

Pedro María Alarcón Elbal

Estudio de los dípteros mamófilos
del género *Culicoides* Latreille,
1809 (Diptera, Ceratopogonidae)
potenciales vectores de patógenos
al ganado en Castilla-La Mancha

Departamento
Patología Animal

Director/es
Lucientes Curdi, Javier
Calvete Margolles, Carlos

<http://zaguan.unizar.es/collection/Tesis>

© Universidad de Zaragoza
Servicio de Publicaciones

ISSN 2254-7606

Tesis Doctoral

ESTUDIO DE LOS DíPTEROS MAMÓFILOS DEL
GÉNERO *CULICOIDES* LATREILLE, 1809
(DIPTERA, CERATOPOGONIDAE) POTENCIALES
VECTORES DE PATÓGENOS AL GANADO EN
CASTILLA-LA MANCHA

Autor

Pedro María Alarcón Elbal

Director/es

Lucientes Curdi, Javier
Calvete Margolles, Carlos

UNIVERSIDAD DE ZARAGOZA

Patología Animal

2015



Universidad Zaragoza

ESTUDIO DE LOS DÍPTEROS MAMÓFILOS DEL
GÉNERO *CULICOIDES* LATREILLE, 1809
(DIPTERA, CERATOPOGONIDAE) POTENCIALES
VECTORES DE PATÓGENOS AL GANADO EN
CASTILLA-LA MANCHA



TESIS DOCTORAL

PEDRO MARÍA ALARCÓN-ELBAL

2015







Departamento de
Patología Animal
Universidad Zaragoza

ESTUDIO DE LOS DÍPTEROS MAMÓFILOS DEL
GÉNERO *CULICOIDES* LATREILLE, 1809
(DIPTERA, CERATOPOGONIDAE) POTENCIALES
VECTORES DE PATÓGENOS AL GANADO EN
CASTILLA-LA MANCHA

Memoria presentada por

D. PEDRO MARÍA ALARCÓN-ELBAL

para optar al grado de Doctor en Veterinaria

Directores:

Dr. Javier Lucientes Curdi

Dr. Carlos Calvete Margolles



Facultad de Veterinaria
Universidad Zaragoza



D. Javier Lucientes Curdi, Profesor Titular de Universidad del Departamento de Patología Animal de la Facultad de Veterinaria de la Universidad de Zaragoza,

D. Carlos Calvete Margolles, Investigador de la Unidad de Sanidad Animal del Centro de Investigación y Tecnología Agroalimentaria del Gobierno de Aragón,

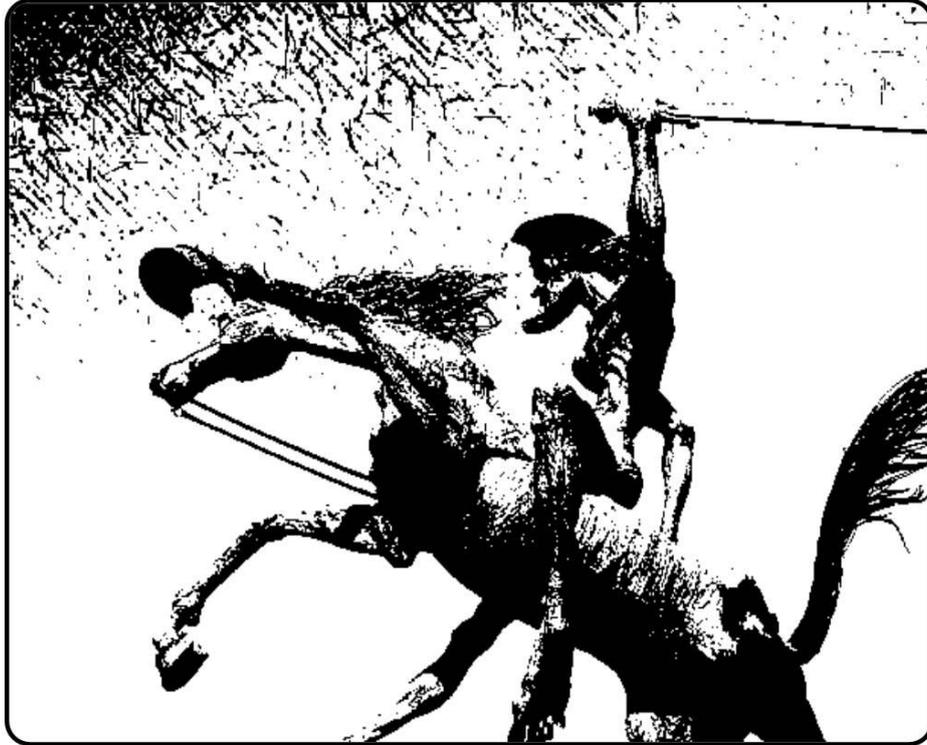
Informan:

Que la memoria titulada **“Estudio de los dípteros mamófilos del género *Culicoides* Latreille, 1809 (Diptera, Ceratopogonidae) potenciales vectores de patógenos al ganado en Castilla-La Mancha”**, presentada por el Licenciado en Ciencias Biológicas **D. Pedro María Alarcón Elbal**, ha sido realizada bajo su dirección, cumpliendo los requisitos exigidos en la legislación vigente y ajustándose al proyecto de Tesis Doctoral inicialmente presentado para optar al grado de Doctor en Veterinaria.

Zaragoza, a 13 de abril de 2015.

Javier Lucientes Curdi
Doctor en Veterinaria

Carlos Calvete Margolles
Doctor en Veterinaria



"... y sé que la senda de la virtud es muy estrecha,
y el camino del vicio, ancho y espacioso; y sé que sus fines y
paraderos son diferentes, porque el del vicio, dilatado y
espacioso, acaba en la muerte, y el de la virtud, angosto y
trabajoso, acaba en vida, y no en vida que se acaba,
sino en la que no tendrá fin..."

• • •

DON QUIJOTE DE LA MANCHA

El presente trabajo está dedicado:

A mis padres, Pepa y Leo

A mi hermana, Ana María

por vuestro amor y apoyo incondicionales

*A toda la gente humilde de mi generación que tuvo la valentía
de hacer de la ciencia su profesión, jóvenes a los que nunca nadie les regaló nada
y que actualmente perseveran y luchan por encontrar una oportunidad laboral digna y merecida*

A la memoria de Vicente Nicolau y Ángel Elbal

**por sembrar en mí buena parte del germen de la curiosidad
y del amor a la naturaleza**

AGRADECIMIENTOS

Y es entonces cuando me desprendo de las ataduras y la rigidez de la escritura científica, esa que indefectiblemente está por llegar en las siguientes páginas de este manuscrito, para ser realmente yo. Entretanto, me acompaño de unas buenas piezas de jazz con la intención de encontrar la inspiración, confinar las palabras exactas que me permitan ser tan sincero como justo con cada una de las personas que ha intervenido positivamente, de un modo u otro, al desenlace de este capítulo de mi vida. Y curiosamente, como si de un guiño del destino se tratara, suena para inaugurar la función “As time goes by”:

You must remember this / A kiss is just a kiss, a sigh is just a sigh /

The fundamental things apply / As time goes by

Ciertamente, en ocasiones es complicado encontrar las fuerzas necesarias para seguir en pie, para levantarse a diario con optimismo, para perseverar sin desmoronarse. Todas las personas a continuación mencionadas han tenido buena culpa de que haya sido capaz de recorrer el camino con mi sonrisa por bandera, aun cuando no han venido bien dadas. De forma general, muchas gracias por las miradas, los abrazos, los consejos, las conversaciones y todos los gestos de aprecio y cariño recibidos.

Esta historia comienza escribiéndose con el nombre propio de **Javier Lucientes**, quien en su día, ya hace algunos años, me animó para embarcarme en esta complicada travesía. Nunca tendré palabras suficientes para agradecer toda la confianza que durante estos años, y aun durante los anteriores, has tenido en mi persona. Siempre estaré tremendamente orgulloso de poder decir que hubo una época en la que formé parte de tu equipo. Gracias por haberme tendido tantas manos en todo este tiempo, por tus enseñanzas vitales y por estar siempre ahí a pesar de todos esos líos que nunca te permites aparcar.

El otro gran protagonista de este periplo es **Carlos Calvete**. No puedo ni imaginar la cantidad de correos que nos hemos intercambiado en los últimos años. Mucho menos aun concibo cómo has tenido la santa paciencia para contestar siempre cada uno de ellos y perseverar en tus indicaciones, que en la mayoría de los casos siempre me han sido difíciles de comprender, fruto de una torpeza estadística a la que he ido poco a poco sobreponiéndome, no sin esfuerzo. Gracias por poner orden en esto desde el principio, por tus lecciones y por todo el tiempo que me has regalado.

En lo que respecta al equipo humano de la unidad de Parasitología y Enfermedades Parasitarias, del Departamento de Patología Animal de la Facultad de Veterinaria de la Universidad de Zaragoza, hay dos personas cuya implicación y trabajo dentro de este proyecto han sido más que notables y a los que les debo un agradecimiento especial, pues esta Tesis también es suya, aunque sus nombres no salgan en portada. Todavía recuerdo aquel primer día en el que **Rosa Estrada** me enseñó las pautas para identificar taxonómicamente a los diferentes protagonistas de esta historia, los *Culicoides*. No miento si digo que fueron varias las noches en las que no hice otra cosa que soñar con miles de alas manchadas, patrones y patrones que me venían a la mente y, en cierto modo, atormentaban mi descanso. Al principio me pareció una rutina, cuanto menos, muy laboriosa. Hoy no me cabe la menor duda de que me quedaba corto con aquella apreciación. Afortunadamente, pronto encontré un buen compañero de batallas en la bancada de enfrente, **Víctor Carmona**, cuyos consejos y saber, siempre bien recibidos, me ayudaron a lidiar con la faena de un modo más eficiente y, sobre todo, alegre. Mucho hemos vivido desde entonces juntos, hermanito pequeño, y siempre has tenido la frase perfecta para cada una de las situaciones que nos ha tocado compartir. Gracias por tu amistad, por tu sabiduría y por tu sentido del humor. Han sido muchas las horas compartidas en el laboratorio a vuestro lado y muchas las cosas que me habéis enseñado en este tiempo, por lo que os estoy infinitamente agradecido, además de por

haber sido parte fundamental del costoso trabajo que ha posibilitado la realización de todo esto.

En este orden, quiero agradecer a la Dirección General de Agricultura y Ganadería de la Consejería de Agricultura de la Junta de Comunidades de Castilla-La Mancha, en especial a **Tirso Yuste**, su interés y apoyo en la realización del presente trabajo, y a su personal por la realización de los muestreos de campo. Asimismo, agradecer a la Subdirección General de Sanidad e Higiene Animal y Trazabilidad del Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente por permitirnos utilizar la Base de Datos del Programa Nacional de Vigilancia Entomológica de la Lengua Azul.

De vuelta a mis compañeros/as de la Universidad de Zaragoza, mi amiga **Sarah Delacour** merece una mención especial. Una llamada tuya fue la que lo cambió todo, y eso no se me olvidará nunca. Después de eso, e incluso antes, durante los tiempos en que cursábamos juntos el máster en la Universidad de Valencia, siempre has sido una persona especial, increíblemente trabajadora y humilde. Gracias por todo lo que hiciste por mí desde el primer hasta el último día que estuve en Zaragoza. Ha sido un placer trabajar a tu lado y contar con tu confianza y amistad. Por supuesto, no podría olvidarme en este punto de **Ignacio Ruiz**, amigo y compañero, no solo de muestreos sino también de viajes, congresos y alguna que otra travesura. Papi, eres un tipo con muchos recursos, espero que todo te vaya muy bien en las aventuras que emprendas en adelante. Algún día recordaremos juntos las viejas historias de la Caninha da Roça, del Cordon Bleu y de los jarrones chino-cubanos de la dinastía Ming. Todo mi cariño y agradecimiento para el resto del equipo con los que he compartido tantos buenos momentos durante mis años maños, entre los que destacan **Rocío Pinal, Mikel Bengoa, José Miguel Marcén, Adriana Esteban, Paz Peris, Ángel Casanova, Lyda Pascual, Ana Peris, Julieta Zacarias, Ana Muñoz y Vladimir Oropeza**, así como al conjunto de profesores que conforman la Unidad de Parasitología y Enfermedades Parasitarias. No podría olvidarme en este punto de una de las personas que más apoyo y ánimo me ha dado siempre y con la que más conversaciones he compartido. A pesar de no ser un "parásito" siempre te he querido como tal, y como suelo decirte, creo firmemente que llegará el día en que nos juntemos y nos riemos de todo esto. **Rodrigo Jerez**, muchas gracias por el sinfín de enseñanzas y por tus sabios consejos. Te deseo mucha suerte en tu travesía hacia el monte Olimpo, hermanito mayor.

De entre los compañeros ajenos a la Universidad de Zaragoza, en primer lugar debo agradecer la confianza de dos personas especiales, las cuales confiaron en mí ya hace muchos años, incluso cuando ni yo mismo lo hacía, y me brindaron la oportunidad de trabajar con ellos en proyectos fascinantes, siempre recibiendo grandezas de su parte. Querido **Lorenzo Diéguez**, del Departamento de Control de Vectores, Unidad Municipal de Higiene y Epidemiología de Camagüey, Cuba, nagüe muchas gracias por tu amistad y por tener siempre en cuenta a este humilde "gallego". Ya tú sabes, el día que menos te lo esperes me tienes por ahí contigo, compadre, y entonces vamos a formar tremendo equipo. Y no es broma... Querido **José Marín Sánchez**, del Departamento de Parasitología, Laboratorio Regional de Sanidad Animal de Extremadura, muchas gracias por todos estos años de amistad, por tu confianza y por tu sentido de la justicia. Pronto las cosas se van a dar como tú quieres, simplemente porque te lo mereces. Eso sí, tendrás que sacar tiempo porque tú y yo tenemos un viaje pendiente y de esa no te libras, amigo. Ya sabes, para jartarnos a... comer.

En otro plano, hay varios colegas que me han apoyado y me han transmitido mucha fuerza en los últimos tiempos, a lo que me gustaría agradecer su amistad y gran compañerismo. Querido **Juan Rueda**, del Departamento de Microbiología y Ecología de la Universidad de Valencia, éste es nuestro año y eso significa que dentro de poco tendremos que buscar nuevos retos. Muchas gracias por tu calidez, por tu confianza, por tus consejos y por esas conversaciones de "croissant & café" que han venido siendo habituales en los últimos tiempos. Todo va a ir bien, ya verás. Queridos **Antonio G. Valdecasas** y **Ricardo García**, del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid, muchas gracias por acogerme

tan bien en Madrid, por vuestras llamadas y por esa constante preocupación por mí. Sé que os estoy haciendo esperar con esto, pero tranquilos que lo bueno ya viene llegando. Las enseñanzas recibidas en la Taberna de Buendi, al amparo de los "Pétalos del Bierzo" e ibéricos varios, serán siempre recordadas con sumo cariño. Queridos **Mikel González**, del Sand Fly Research Group, Faculty of Life Sciences, Keele University, UK, y **Sergio López**, del Departamento de Química Biológica y Modelización Molecular de Barcelona, muchas gracias por los ánimos que me habéis mandado y la confianza que habéis depositado en mí este último año, aun sin haber tenido la oportunidad de conocernos en persona. Me ha encantado formar parte de vuestras locuras. Queridos **Francisco Collantes** y **Juan Antonio Delgado**, del Departamento de Zoología y Antropología Física, Facultad de Biología de la Universidad de Murcia, muchas gracias por los ánimos que me habéis dado para terminar la tesis y por el humor que os caracteriza, majos. Al final he tenido que dejar las zarandajas y centrarme en esto. Querido **Sergio Cerrillo**, de Agrométodos S.A., muchas gracias por los ánimos y por ese optimismo tan característico que desprendes. Quien te conoce sabe que tú sí que estás hecho un crack!

No puedo dejar de acordarme de todos mis compañeros/as del Observatorio Latinoamericano contra el Dengue A. C., en especial de aquellos que más fuerzas me han mandado en los últimos tiempos y con los que me unen lazos muy vigorosos, como son mis queridos comandantes **Marco Antonio Castillo** y **Luz Elena Ureña**, del Departamento de Salud Pública de la Universidad de Guadalajara, México, mi muy estimada amiga **Lilian Porta**, del Departamento de Epidemiología de la D.N.S.F.F.AA. de Montevideo, Uruguay, y mi hermano loco **André Ribas**, del Departamento de Medicina Preventiva e Social, Universidade Estadual de Campinas, Brasil. Y como no, muchas gracias a **Alejandra Mena**, de la Universidad de Guadalajara, por todas las buenas vibraciones regaladas en estos últimos tiempos y por ese lindo candor que te caracteriza. Toda mi gratitud hacia este grupo de grandes profesionales por contar siempre conmigo y regalarme vuestra amistad desde el primer momento.

En este punto y siguiendo con la tendencia internacionalista, es necesario dejar constancia del enorme agradecimiento que debo a mi querida **Merxe Ruiz**, mi santiaguera preferida, por haber estado siempre pendiente en los momentos en los que la estadística se me atragantaba al extremo de la asfixia. Bueno compa, afortunadamente la luz al final del túnel se ha terminado revelando ante mí. Gracias por tu apoyo, tu paciencia y tu sonrisa infinitas. Bendito el día que me cogiste el teléfono!

En algunas ocasiones he necesitado la ayuda de algunos compañeros, los cuales me han ayudado a mejorar y completar buena parte del material gráfico que ha compuesto este trabajo, por lo que no puedo de dejar de agradecer nuevamente a **José Marín Sánchez** y **Mikel González**, así como a **José Luis Gómez** y **Federico Fernández** por su colaboración y ayuda en este punto.

De entre mi gente más cercana, me gustaría agradecer a **Alberto Chordá** y **Nacho Ibáñez**, ambos compañeros y grandísimos amigos de la Universidad de Valencia, los ánimos que en estos últimos tiempos me habéis regalado durante muchas noches de tertulia y reflexiones al amparo de unas cervezas. Vosotros que también habéis pasado por esto mismo sabéis el esfuerzo y el desgaste que supone. Ahora solo queda ver qué nos depara el futuro. En este tiempo también he recibido el apoyo y los ánimos de muchos amigos de los cuales no me gustaría olvidarme, entre otros, mis queridos **Carles Herrero**, **David Ruipérez**, **Juan Artal** y **Javier López**.

En el plano personal, gracias eternas a mis padres, **Leo Alarcón** y **Pepa Elbal**, y a la persona a quien más quiero en este mundo, mi hermana **Ana M^a Alarcón**, a quienes además dedico este trabajo con todo mi afecto. Simplemente lo sois todo para mí. Es complicado decir más con menos. Quería agradecer de todo corazón a **Alexandra Ruiz** todo el tiempo y el cariño que me has regalado en este último año. No creo haber sido merecedor de él, sinceramente. Siempre gracias por preocuparte tanto por mí, nena.

Ha habido un testigo de excepción, alguien que ha estado a mi lado prácticamente durante toda la redacción de este trabajo y que ha sido mi compañero fiel en todo momento. Muchas gracias por cuidar de mí y por no dejarme perder la cordura, por regalarme esa bondad perfecta que solo poseen los animales no-humanos, mi querido **Piti "Pitillo" Alarcón**.

Para terminar, gracias infinitas a toda esa música que ha formado parte de la banda sonora de esta Tesis Doctoral, que ha sido la medicina sonora que ha aliviado todos mis males, la energía y fuerza para cada momento complicado. Siempre estás ahí cuando te necesito.

La verdad es que no sé bien lo que vendrá después de esto, pero estoy convencido de que será algo realmente bueno. Mientras tanto, trataré de seguir disfrutando con las pequeñas cosas de la vida, haciendo ciencia aunque sea en una buhardilla, intentando comprender mejor el mundo que me rodea y buscando el apeadero para montarme en mi personal "Zion Train":

Don't gain the world and lose your soul / Wisdom is better than silver or gold

RESUMEN

Los insectos del género *Culicoides* Latreille, 1809 (Diptera, Ceratopogonidae) comprenden un extenso grupo de pequeños dípteros de distribución mundial con una destacada importancia dentro del ámbito de la entomología médico-veterinaria. Aproximadamente el 96% de las especies se alimentan de sangre de vertebrados, principalmente mamíferos, incluido el ser humano, pero también de aves, reptiles y anfibios. Consecuencia de esta hematofagia, estos insectos desempeñan un papel esencial como vectores de agentes patógenos, de naturaleza parasitaria pero sobre todo viral, originando daños directos e indirectos de repercusión principalmente veterinaria aunque también médica, sin olvidar los enormes costes económicos derivados de las acciones de vigilancia y control emprendidas en la lucha contra las enfermedades producidas por estos patógenos.

En nuestro país, históricamente los *Culicoides* han sido objeto de atención en relación a la transmisión de arbovirosis al ganado. La peste equina africana (1966, 1987-1990), la lengua azul (1956-1969, 2000-actualidad) y más recientemente el virus Schmallenberg (2012) han originado un fuerte perjuicio socioeconómico a raíz de las pérdidas directas causadas en la producción ganadera y al sobrecoste originado por las actuaciones de control. Especial mención merece la lengua azul, también conocida como fiebre catarral ovina, enfermedad de distribución mundial que afecta a una gran variedad de rumiantes tanto domésticos como salvajes y que en los últimos años ha presentado una clara expansión en los países de la cuenca del Mediterráneo. La península ibérica y, más recientemente, las Islas Baleares han sufrido incursiones esporádicas de esta enfermedad. No fue hasta la aparición en el año 2000 y 2003 de nuevos brotes en las Islas Baleares, tras una ausencia de 40 años, pero sobre todo en 2004 en la España peninsular, cuando las alarmas a nivel veterinario propiciaron la creación y puesta en marcha del Programa Nacional de Vigilancia Serológica y Entomológica frente a la Lengua Azul, el cual ha permitido ahondar sobremanera en el conocimiento de la bionomía de estos insectos, sobre todo de aquellos potencialmente transmisores de patógenos.

Teniendo en cuenta que la transmisión de enfermedades al ganado está mediada por aquellos *Culicoides* que presentan preferencias tróficas mamófilas y/o generalistas, conocer cómo afectan los diferentes factores físicos, químicos y biológicos a la biología de cada especie es indispensable a la hora de establecer programas futuros de vigilancia entomológica. Por otro lado, la Comunidad Autónoma de Castilla-La Mancha, debido a su situación espacial y a su heterogeneidad biogeográfica, constituye un área en la que las condiciones bioclimáticas reinantes son favorecedoras de la existencia de un elevado número de especies con diferentes requerimientos de hábitat, posicionándose como una región privilegiada para el estudio y caracterización de las principales especies mamófilas de *Culicoides* existentes en la península ibérica. Por estos motivos, el presente trabajo profundiza en las diferencias distribucionales y fenológicas de las especies de *Culicoides* en Castilla-La Mancha, concretamente de aquellos con preferencias tróficas mamófilas, así como en el estudio de los factores ambientales y ecológicos que condicionan dicha distribución y fenología.

El cuerpo de la presente Tesis Doctoral consta de tres capítulos que tratan de profundizar, bajo diferentes enfoques, en el conocimiento sobre estos dípteros en Castilla-La Mancha dentro de un marco de estudio derivado íntegramente del Programa Nacional de Vigilancia Serológica y Entomológica frente a la Lengua Azul.

A partir de los datos de monitorización de las poblaciones de *Culicoides* obtenidos en el citado Programa, se eligieron, en cada una de las cinco provincias castellano-manchegas, tres estaciones de muestreo ubicadas en las cercanías de instalaciones ganaderas de rumiantes, en las que se llevó a cabo la monitorización desde enero de 2007 hasta diciembre de 2009. En estas estaciones los individuos

adultos de *Culicoides* fueron capturados con trampas de luz tipo mini CDC que se pusieron en funcionamiento una noche cada semana durante todo el periodo de estudio. Una vez las muestras fueron remitidas al laboratorio, se procedió al procesado e identificación de los ejemplares según su patrón alar.

A partir de los datos obtenidos, en el **Capítulo I** se ha realizado una primera aproximación descriptiva de la comunidad de *Culicoides* de Castilla-La Mancha, para luego centrar el grueso del trabajo en aquellas especies y complejos eminentemente mamófilos y con una presencia representativa en el área de estudio. En total se identificaron 19 especies más un complejo específico, aportando desde un punto de vista faunístico 10 nuevas citas para esta comunidad autónoma. De entre todas ellas, se trabajó finalmente con *C. imicola*, *C. obsoletus s.l.*, *C. circumscriptus*, *C. newsteadi*, *C. pulicaris*, *C. punctatus*, *C. nubeculosus* y *C. parroti*, llevando a cabo una descripción detallada de la variación espacial y temporal de su abundancia, así como de la variación de su estado gonotrófico.

En el **Capítulo II**, en una primera aproximación, se ha tratado de identificar los patrones de distribución espacial de la comunidad de especies objeto de estudio a partir de la covariación de su abundancia y de su asociación con un conjunto de variables geoclimáticas recogidas de forma rutinaria durante el plan nacional de vigilancia. Los resultados obtenidos han evidenciado que la comunidad de especies puede diferenciarse en tres grupos cuya distribución estaría afectada por el tipo de cobertura vegetal y por la granulometría del suelo. En una segunda aproximación, se ha tratado de determinar los factores biológicos asociados a la abundancia media de cada una de las especies a nivel espacial, estimándose la cantidad de variación espacial que puede ser explicada por los factores biológicos contemplados en este estudio. El porcentaje de variación explicado ha oscilado desde el 29,6% para *C. imicola*, cuya distribución ha estado únicamente asociada a la granulometría del suelo, hasta el 88,4 % y 98,5% para *C. parroti* y *C. nubeculosus*, respectivamente, cuya distribución espacial ha estado asociada tanto a la granulometría del suelo como al uso y cobertura vegetal del mismo, a las características de las explotaciones ganaderas y a determinadas variables climáticas. Para *C. obsoletus s.l.* y *C. pulicaris*, el porcentaje de variación explicada ha presentado valores intermedios (53% y 59,6%, respectivamente) siendo las características de las explotaciones ganaderas y el uso del suelo (en el caso de *C. pulicaris*) los factores asociados a su distribución.

Finalmente, en el **Capítulo III** se han realizado dos aproximaciones en las que se ha tratado de explorar la variación temporal de la abundancia de cada especie a escala inter e intra-anual, así como su asociación con los datos climáticos recogidos rutinariamente en el plan nacional de vigilancia, con el fin de valorar la utilidad de éstos en el desarrollo de potenciales modelos predictivos de la dinámica de las poblaciones de *Culicoides*. La varianza explicada ha sido notablemente mayor para todas las especies en la aproximación inter-anual, alcanzando algunas como *C. imicola* y *C. pulicaris* un porcentaje cercano al 90%, mientras que las especies con porcentajes de explicación más bajos siempre han estado por encima del 50%. En contraposición, en la aproximación intra-anual ninguna especie ha superado este valor, mientras que alguna como *C. pulicaris* no ha llegado a rebasar el 15%. En la aproximación inter-anual se ha observado que el componente espacial es el mayor determinante de la variación para todas las especies, siendo éste mucho más importante que la propia variación inter-anual explicada por el año y las variaciones climáticas. Por su parte, en la aproximación intra-anual, si bien se ha evidenciado la asociación de las temperaturas diarias y estacionales con la variación de la cuantía de las capturas a lo largo del año, ha destacado, por su parte, el mayor poder de explicación de la autocorrelación entre las capturas y las capturas realizadas en muestreos anteriores, sugiriendo que los datos climáticos que ha sido posible recoger de manera rutinaria en el plan nacional no son suficientes como para desarrollar modelos predictivos de la variación temporal de las poblaciones de *Culicoides* a lo largo del año.

ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS	20
RESUMEN	26
ÍNDICE	30
1. INTRODUCCIÓN	
1.1. LA CIENCIA DE LA ENTOMOLOGÍA MÉDICO-VETERINARIA	36
1.2. EL CONCEPTO DE VECTOR	38
1.3. EL ORDEN DIPTERA.....	40
1.4. LA FAMILIA CERATOPOGONIDAE.....	41
1.5. EL GÉNERO <i>CULICOIDES</i>	41
1.5.1. GENERALIDADES.....	41
1.5.2. CICLO BIOLÓGICO.....	42
1.5.2.1. HUEVO.....	42
1.5.2.2. LARVA	43
1.5.2.2.1. MORFOLOGÍA	43
1.5.2.2.2. BIOECOLOGÍA	44
1.5.2.3. PUPA	44
1.5.2.3.1. MORFOLOGÍA	44
1.5.2.3.2. BIOECOLOGÍA	45
1.5.2.4. ADULTO	45
1.5.2.4.1. MORFOLOGÍA	45
1.5.2.4.2. BIOECOLOGÍA	47
1.5.3. LOS <i>CULICOIDES</i> EN ESPAÑA	51
1.5.4. IMPORTANCIA MÉDICO-VETERINARIA	59
1.5.4.1. DAÑOS DIRECTOS	60
1.5.4.2. DAÑOS INDIRECTOS	61
1.5.4.2.1. TRANSMISIÓN DE PARÁSITOS	63
1.5.4.2.1.1. PROTOZOOSIS	63
1.5.4.2.1.1.1. HAEMOPROTEOSIS	63
1.5.4.2.1.1.2. INFECCIÓN POR <i>HEPATOCYSTIS</i>	63
1.5.4.2.1.1.3. LEUCOCITOOZONOSIS	64
1.5.4.2.1.2. NEMATODOSIS	64
1.5.4.2.1.2.1. MANSONELLOSIS	64
1.5.4.2.1.2.2. ONCOCERCOSIS	65
1.5.4.2.2. TRANSMISIÓN DE ARBOVIRUS	65
1.5.4.2.2.1. BUNYAVIRIDAE	66
1.5.4.2.2.1.1. FIEBRE DE OROPOUCHE	66
1.5.4.2.2.1.2. ENFERMEDAD DE AKABANE	66
1.5.4.2.2.1.3. VIRUS SCHMALLEMBERG	67
1.5.4.2.2.2. REOVIRIDAE	67
1.5.4.2.2.2.1. PESTE EQUINA AFRICANA	67
1.5.4.2.2.2.2. ENFERMEDAD EPIZOÓTICA HEMORRÁGICA	68
1.5.4.2.2.2.3. LENGUA AZUL	68
1.5.4.2.2.3. RHABDOVIRIDAE	70

1.5.4.2.2.3.1. FIEBRE EFÍMERA BOVINA	70
1.5.4.2.2.3.2. ESTOMATITIS VESICULAR	71
2. OBJETIVOS	76
3. MATERIAL Y MÉTODOS	
3.1. EL PROGRAMA NACIONAL DE VIGILANCIA ENTOMOLÓGICA DE LA LENGUA AZUL	80
3.2. DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO	82
3.2.1. SITUACIÓN GEOGRÁFICA	82
3.2.2. OROGRAFÍA	83
3.2.3. CARACTERÍSTICAS CLIMATOLÓGICAS	83
3.2.4. BIOGEOGRAFÍA	84
3.2.5. USOS DEL SUELO	85
3.2.6. SECTOR AGRÍCOLA	85
3.2.7. SECTOR GANADERO	85
3.3. OBTENCIÓN DE DATOS PRIMARIOS	86
3.3.1. ESTACIONES DE MUESTREO	87
3.3.2. TRABAJO DE CAMPO	92
3.3.2.1. CAPTURA DE <i>CULICOIDES</i> ADULTOS	92
3.3.2.2. RECOGIDA DE DATOS CLIMÁTICOS	94
3.3.2.3. ENVÍO DE MUESTRAS	94
3.3.3. TRABAJO DE LABORATORIO	95
3.3.3.1. TAMIZADO	95
3.3.3.2. PREPARACIÓN E IDENTIFICACIÓN	95
3.4. OBTENCIÓN DE DATOS SECUNDARIOS	98
3.4.1. DATOS CLIMÁTICOS	98
3.4.2. DATOS EDÁFICOS	98
3.4.2.1. COMPOSICIÓN DEL SUELO	98
3.4.2.2. USO Y OCUPACIÓN DEL SUELO	100
3.5. ANÁLISIS Y TRATAMIENTO ESTADÍSTICO DE LOS DATOS	100
3.5.1. CAPÍTULO I	103
3.5.1.1. ESTUDIO DE LA DINÁMICA POBLACIONAL DE LOS <i>CULICOIDES</i> MAMÓFILOS DE CLM.....	103
3.5.2. CAPÍTULO II	103
3.5.2.1. ESTUDIO DE LOS FACTORES GEOCLIMÁTICOS ASOCIADOS A LA COMPOSICIÓN DE LA COMUNIDAD DE <i>CULICOIDES</i> EN CLM	103
3.5.2.2. ESTUDIO ESPECÍFICO DE LOS FACTORES ASOCIADOS A LA VARIACIÓN ESPACIAL DE LA ABUNDANCIA MEDIA DE LOS <i>CULICOIDES</i> MAMÓFILOS DE CLM	104
3.5.3. CAPÍTULO III	104
3.5.3.1. ANÁLISIS DE LA VARIACIÓN INTER -ANUAL DE LA ABUNDANCIA DE <i>CULICOIDES</i> MAMÓFILOS EN CLM	104
3.5.3.2. ANÁLISIS DE LA VARIACIÓN INTRA -ANUAL DE LA ABUNDANCIA DE <i>CULICOIDES</i> MAMÓFILOS EN CLM	105
4. RESULTADOS	
4.1. CAPÍTULO I	110
4.1.1. COMPOSICIÓN DE LA COMUNIDAD DE <i>CULICOIDES</i> DE CLM	110
4.1.2. ESTUDIO DE LA DINÁMICA POBLACIONAL DE LOS <i>CULICOIDES</i> MAMÓFILOS DE CLM	125
4.1.2.1. <i>CULICOIDES IMICOLA</i>	126

4.1.2.2. <i>CULICOIDES OBSOLETUS S.L.</i>	130
4.1.2.3. <i>CULICOIDES CIRCUMSCRIPTUS</i>	134
4.1.2.4. <i>CULICOIDES NEWSTEADI</i>	138
4.1.2.5. <i>CULICOIDES PULICARIS</i>	142
4.1.2.6. <i>CULICOIDES PUNCTATUS</i>	146
4.1.2.7. <i>CULICOIDES NUBECULOSUS</i>	150
4.1.2.8. <i>CULICOIDES PARROTI</i>	154
4.2. CAPITULO II	158
4.2.1. ESUDIO DE LOS FACTORES GEOCLIMÁTICOS ASOCIADOS A LA COMPOSICIÓN DE LA COMUNIDAD DE <i>CULICOIDES</i> EN CLM	158
4.2.1.1. REDUCCIÓN DE LA MATRIZ DE DATOS BIOLÓGICOS MEDIANTE ACP	159
4.2.1.2. REDUCCIÓN DE LA MATRIZ DE VARIABLES GEOCLIMÁTICAS MEDIANTE ACP	160
4.2.1.3. ANÁLISIS DE CORRELACIÓN	163
4.2.2. ESTUDIO ESPECÍFICO DE LOS FACTORES ASOCIADOS A LA VARIACIÓN ESPACIAL DE LA ABUNDANCIA MEDIA DE LOS <i>CULICOIDES</i> MAMÓFILOS DE CLM	166
4.2.2.1. <i>CULICOIDES IMICOLA</i>	167
4.2.2.2. <i>CULICOIDES OBSOLETUS S.L.</i>	168
4.2.2.3. <i>CULICOIDES PULICARIS</i>	169
4.2.2.4. <i>CULICOIDES NUBECULOSUS</i>	170
4.2.2.5. <i>CULICOIDES PARROTI</i>	171
4.3. CAPÍTULO III	172
4.3.1. ANÁLISIS DE LA VARIACIÓN INTER E INTRA-ANUAL DE LA ABUNDANCIA DE <i>CULICOIDES</i> MAMÓFILOS EN CLM	172
4.3.1.1. <i>CULICOIDES IMICOLA</i>	173
4.3.1.2. <i>CULICOIDES OBSOLETUS S.L.</i>	177
4.3.1.3. <i>CULICOIDES CIRCUMSCRIPTUS</i>	181
4.3.1.4. <i>CULICOIDES NEWSTEADI</i>	185
4.3.1.5. <i>CULICOIDES PULICARIS</i>	189
4.3.1.6. <i>CULICOIDES PUNCTATUS</i>	193
4.3.1.7. <i>CULICOIDES NUBECULOSUS</i>	197
4.3.1.8. <i>CULICOIDES PARROTI</i>	201
4.3.1.9. COMPARATIVA DE LA PARTICIÓN DE LA VARIACIÓN ENTRE ESPECIES	203
5. DISCUSIÓN	
5.1. CAPITULO I	208
5.1.1. COMPOSICIÓN DE LA COMUNIDAD DE <i>CULICOIDES</i> DE CLM	208
5.1.2. DINÁMICA POBLACIONAL DE LOS <i>CULICOIDES</i> MAMÓFILOS DE CLM	210
5.1.2.1. <i>CULICOIDES IMICOLA</i>	210
5.1.2.2. <i>CULICOIDES OBSOLETUS S.L.</i>	212
5.1.2.3. <i>CULICOIDES CIRCUMSCRIPTUS</i>	214
5.1.2.4. <i>CULICOIDES NEWSTEADI</i>	215
5.1.2.5. <i>CULICOIDES PULICARIS</i>	216
5.1.2.6. <i>CULICOIDES PUNCTATUS</i>	217
5.1.2.7. <i>CULICOIDES NUBECULOSUS</i>	218
5.1.2.8. <i>CULICOIDES PARROTI</i>	218
5.2. CAPITULO II	220
5.2.1. <i>CULICOIDES IMICOLA</i>	221
5.2.2. <i>CULICOIDES OBSOLETUS S.L.</i>	223

5.2.3. <i>CULICOIDES CIRCUMSCRIPTUS</i>	226
5.2.4. <i>CULICOIDES NEWSTEADI</i>	227
5.2.5. <i>CULICOIDES PULICARIS</i>	227
5.2.6. <i>CULICOIDES PUNCTATUS</i>	228
5.2.7. <i>CULICOIDES NUBECULOSUS</i>	229
5.2.8. <i>CULICOIDES PARROTI</i>	231
5.3. CAPITULO III	232
5.3.1. ANÁLISIS DE LA VARIACIÓN INTER-ANUAL DE LA ABUNDANCIA DE <i>CULICOIDES</i> MAMÓFILOS EN CLM	232
5.3.1.1. SUBGÉNERO <i>AVARITIA</i>	233
5.3.1.2. SUBGÉNERO <i>BELTRANMYIA</i>	236
5.3.1.3. SUBGÉNERO <i>CULICOIDES</i>	237
5.3.1.4. SUBGÉNERO <i>MONOCULICOIDES</i>	238
5.3.2. ANÁLISIS DE LA VARIACIÓN INTRA-ANUAL DE LA ABUNDANCIA DE <i>CULICOIDES</i> MAMÓFILOS EN CLM	239
5.3.2.1. SUBGÉNERO <i>AVARITIA</i>	240
5.3.2.2. SUBGÉNERO <i>BELTRANMYIA</i>	242
5.3.2.3. SUBGÉNERO <i>CULICOIDES</i>	242
5.3.2.4. SUBGÉNERO <i>MONOCULICOIDES</i>	244
6. CONCLUSIONES	248
7. ANEXOS	
7.1. ESQUEMAS ILUSTRATIVOS DE LOS CARACTERES MORFOLÓGICOS DE IMPORTANCIA TAXONÓMICA EN <i>CULICOIDES</i>	252
7.2. FAUNÍSTICO	254
7.2.1. <i>CULICOIDES IMICOLA</i>	254
7.2.2. <i>CULICOIDES OBSOLETUS S.L.</i>	255
7.2.3. <i>CULICOIDES CIRCUMSCRIPTUS</i>	256
7.2.4. <i>CULICOIDES NEWSTEADI</i>	257
7.2.5. <i>CULICOIDES PULICARIS</i>	258
7.2.6. <i>CULICOIDES PUNCTATUS</i>	258
7.2.7. <i>CULICOIDES NUBECULOSUS</i>	259
7.2.8. <i>CULICOIDES PARROTI</i>	260
7.3. LÁMINAS	262
8. BIBLIOGRAFÍA	268
LISTADO DE FIGURAS	296
LISTADO DE TABLAS	304
LISTADO DE ABREVIACIONES	310



1. INTRODUCCIÓN

1.1. LA CIENCIA DE LA ENTOMOLOGÍA MÉDICO-VETERINARIA

La palabra entomología es un neologismo acuñado por el botánico francés Charles Bonnet (1720-1793) en 1745 usando el griego έντομον (éntomon = insecto), λόγος (lógos = palabra, expresión, tratado, estudio) más el sufijo o -ία/-εία (-ía = acción, cualidad). La ciencia de la entomología abarca, en sentido estricto, el estudio científico de los hexápodos o Insecta, si bien cuando nos adentramos en alguna rama aplicada de ésta el término suele asumir un significado más extenso (Kettle 1984). Muchos insectos y otros artrópodos tienen importancia médica y veterinaria por causar estados patológicos o transmitir organismos patógenos a las personas y/o los animales (Harwood & James 1987). Es por esto que se define la entomología médico-veterinaria como la ciencia que se ocupa del estudio de los organismos del filo Arthropoda considerándolos como agentes causantes o transmisores de enfermedades al ser humano y los animales, es decir, realiza el estudio teniendo en cuenta la forma en que dichos invertebrados actúan al propagar enfermedades así como su comportamiento, ambos en estrecha relación con la difusión de dichas patogenicias (Cabello 1966). Así pues, la entomología médico-veterinaria no se restringe al estudio de los insectos sino que también incluye el estudio de otros artrópodos de especial interés sanitario, como los de la clase Arachnida.

Históricamente ha existido una interacción muy significativa entre la entomología y las ciencias médicas y veterinarias, jugando algunos artrópodos un papel muy importante en el desarrollo de la civilización y la industria pecuaria. Epidemias de enfermedades transmitidas por artrópodos han influenciado de forma muy marcada la historia del ser humano. No se puede olvidar que muchas de las pandemias que han diezmando la población humana en el pasado están íntimamente ligadas a los artrópodos y que, en la actualidad, algunos siguen transmitiendo patógenos causantes de muchas enfermedades de alta mortalidad y morbilidad, en amplias áreas del globo (Fernández-Rubio et al. 2014). De la misma manera, son causa de enfermedad en animales domésticos, de vida silvestre y en cautiverio, y afectan significativamente la producción animal y las prácticas en la industria pecuaria, tanto por la pérdida que producen directamente como por el gasto económico que supone la aplicación de medidas para su control (Peribáñez López et al. 1997). En la historia natural de estas enfermedades participa un agente etiológico, el reservorio y el artrópodo transmisor o vector. El objetivo final de esta ciencia es controlar, prevenir y, si es posible, erradicar las enfermedades humanas y animales relacionadas con estos artrópodos.

Estos problemas, frecuentemente ocasionados por la picadura del artrópodo o los perjuicios que generan los patógenos transmitidos por ectoparásitos, han sido objeto de estudio desde la antigüedad. No obstante, se reconoce el inicio del estudio de la entomología médico-veterinaria en las postrimerías del siglo XIX, cuando los artrópodos chupadores de sangre fueron identificados por primera vez como vectores de patógenos a humanos y animales. La primera confirmación no se produjo hasta 1877, cuando el médico escocés Patrick Manson (1844-1922), trabajando en China, encontró que los estadios evolutivos del nematodo *Wuchereria bancrofti* (Cobbold, 1877), el agente causal de la filariasis bancroftiana, ocurrían en el mosquito *Culex fatigans* Wiedemann, 1828, conocido hoy como *Culex quinquefasciatus* Say, 1823. Manson incorrectamente dedujo que la enfermedad se transmitía por contacto con la piel y el agua en donde los mosquitos depositaban sus huevos. Sin embargo, no sería hasta el año 1900, cuando el también escocés George Carmichael Low (1872-1952) determinó el método de transmisión real al descubrir la presencia del nematodo en la probóscide del mosquito vector (Boyd 1949). Desde ese momento se abrió un inmenso campo a las futuras generaciones de investigadores, las cuales se han venido ocupando del estudio de las diferentes especies de artrópodos, áreas de distribución, ciclos bióticos y su relación como posibles vectores de gran número de patógenos. Es por ello que, dada la elevada cantidad de descubrimientos relevantes en este tema, el periodo de cincuenta años a partir del 1877 se considera como la época de oro de la entomología médico-veterinaria.

La interacción de agentes patógenos, reservorios, hospedadores susceptibles y el ambiente compartido por humanos y animales conlleva a la aparición de diversas enfermedades que, por sus consecuencias sobre la salud de la comunidad y la sanidad animal, se convierten en serios limitantes para el bienestar. Las enfermedades compartidas por humanos y animales, más conocidas como zoonosis, ocupan un papel relevante al ocasionar epidemias y pandemias. Desde finales del pasado siglo han ocupado la atención del mundo y se teme que en el futuro puedan constituir un factor limitante para la salud pública y el comercio internacional (Mesa et al. 2005).

La necesidad de combatir las enfermedades animales a nivel mundial fue el motivo por el cual se creó la Oficina Internacional de Epizootias (OIE) gracias al acuerdo internacional firmado el 25 de enero de 1924. En mayo de 2003 la Oficina se convirtió en la Organización Mundial de Sanidad Animal, pero conserva su acrónimo histórico OIE, siendo ésta una organización intergubernamental encargada de mejorar la sanidad animal en el mundo. La Organización Mundial del Comercio (OMC) ha reconocido las normas dictadas por la OIE, que en 2015 cuenta con 180 países miembros, como normas de referencia mundial. La OIE mantiene relaciones permanentes con otras 45 organizaciones internacionales y regionales, y dispone de oficinas regionales y sub-regionales en todos los continentes. Desde su creación, la OIE se ha centrado resueltamente en la prevención y el control de la propagación de las

enfermedades animales pero también zoonóticas, por lo que más que nunca toma especial relevancia el concepto recientemente surgido “Un Mundo, Una Salud”, que subraya la súbita toma de conciencia colectiva del vínculo existente entre las enfermedades animales y la salud pública (OIE 2009). Esta idea, creada por la Sociedad para la Conservación de la Vida Silvestre (WCS), es un nuevo enfoque multidisciplinar y multisectorial cuyo fin es promover y crear un mejor entendimiento de las causas de la aparición y la difusión de las enfermedades infecciosas (FAO 2009).

A raíz de resoluciones adoptadas por el Comité Internacional y recomendaciones emitidas por las Comisiones Regionales, se encomendó a la Sede de la OIE que elaborase una lista única de Enfermedades de Declaración Obligatoria (EDO) para animales terrestres y acuáticos para sustituir a las antiguas Listas A y B. En 2005 se utilizó la primera lista única, año en el cual se organizó un Grupo *ad hoc* sobre la notificación de enfermedades y agentes patógenos de los animales para examinar las enfermedades según los criterios de inclusión de una enfermedad determinada en la lista. Esta lista se revisa periódicamente y en caso de enmiendas adoptadas por la Asamblea mundial de Delegados durante su Sesión General anual, la lista nueva entra en vigor a partir del 1 de enero del año siguiente (Tabla 1).

Enfermedades asociadas a artrópodos continúan constituyendo en la actualidad un gran problema en muchos países, especialmente en los subdesarrollados, afectando a la población humana y animal. Nuevas estirpes de patógenos, así como nuevos agentes causantes de enfermedades transmitidos por artrópodos, están causando serios problemas de salud local y/o internacional. Además, otras enfermedades ya supuestamente controladas, en franco descenso o prácticamente desaparecidas, vuelven a suponer una amenaza sanitaria. De hecho, la emergencia y reemergencia de enfermedades vectoriales es reconocida como un asunto de gran preocupación en las autoridades internacionales que tienen que lidiar con la sanidad animal y la salud pública mundial (Gubler 2001). Esta situación es una consecuencia de varios factores, entre ellos, las actividades humanas relacionadas con el comercio internacional, la intrusión de sectores de la población en zonas selváticas y la aparición de organismos resistentes a biocidas, drogas o antibióticos (Weissenbacher et al. 1998).

Toda esta grave situación a nivel mundial ha conducido a la intensificación de la investigación en la lucha y el control de plagas, capítulo muy importante en el control de las enfermedades transmitidas por artrópodos. Una lucha antivectorial eficaz sólo puede tener éxito contando con un perfecto conocimiento del vector a combatir, su taxonomía, su ciclo biológico, su distribución y sus relaciones con las personas y los animales. Independientemente de la metodología que adoptemos, las actuaciones deben enmarcarse en estrategias tendentes a la reducción de las poblaciones hasta alcanzar un umbral de tolerancia, nunca asumiendo estrategias de erradicación de especies. Las posibilidades actuales para reducir las poblaciones se basan en la combinación de métodos culturales, mecánicos, biológicos y químicos, éstos últimos con una marcada tendencia encaminada a la reducción en su uso en pos de fomentar cada vez más métodos sostenibles y respetuosos con el medio ambiente.

1.2. EL CONCEPTO DE VECTOR

El concepto general de vector biológico hace referencia a aquel organismo capaz de actuar como intermediario en el transporte y transmisión de un microorganismo patógeno entre hospedadores (Marquard et al. 2000). Los artrópodos que actúan como transmisores más o menos necesarios (incluso imprescindibles) se denominan vectores. Transmiten el patógeno desde un animal o persona enferma, incluso asintomático (reservorio), a otro individuo sano (Fernández-Rubio et al. 2014). En la naturaleza existe una enorme diversidad de vectores, los cuales podrían dividirse en dos grupos principales: los vectores mecánicos (o transmisores) y los biológicos. En los vectores mecánicos el agente transmitido no evoluciona ni se multiplica y la asociación es inespecífica, siendo dicho organismo un transportador no indispensable para la supervivencia del agente patógeno y nunca la vía principal de transmisión

Tabla 1. Enfermedades, infecciones e infestaciones de la Lista de la OIE en vigor en 2015, transmitidas o causadas por artrópodos (OIE 2015).

ENFERMEDAD	AGENTE ETIOLÓGICO	VECTOR/ES
ENFERMEDADES, INFECCIONES E INFESTACIONES COMUNES A VARIAS ESPECIES		
Cowdriosis	<i>Ehrlichia ruminantium</i>	<i>Amblyomma</i> spp.
Encefalitis japonesa	<i>Flavivirus</i> sp.	<i>Culex</i> spp. / <i>Aedes</i> spp.
Encefalomielitis equina del Este	<i>Alphavirus</i> sp.	Culicidae
Enfermedad hemorrágica epizootica	<i>Orbivirus</i> sp.	<i>Culicoides</i> spp.
Estomatitis vesicular	<i>Vesiculovirus</i> sp.	Simuliidae / <i>Lutzomyia</i> spp. / <i>Culicoides</i> spp.
Fiebre del Nilo occidental	<i>Flavivirus</i> sp.	<i>Culex</i> spp. / <i>Aedes</i> spp.
Fiebre del Valle del Rift	<i>Flebovirus</i> sp.	<i>Aedes</i> spp.
Fiebre hemorrágica de Crimea-Congo	<i>Nairovirus</i> sp.	Ixodidae
Fiebre Q	<i>Coxiella burnetii</i>	Ixodidae
Lengua azul	<i>Orbivirus</i> sp.	<i>Culicoides</i> spp.
Miasis		<i>Chrysomya bezziana</i> <i>Cochliomyia hominivorax</i>
Surra	<i>Trypanosoma evansi</i>	<i>Haematobia irritans</i> / <i>Tabanus</i> spp. / <i>Stomoxys</i> spp.
Tularemia	<i>Francisella tularensis</i>	Ixodidae / Tabanidae / Culicidae
ENFERMEDADES E INFECCIONES DE LOS BOVINOS		
Anaplasmosis bovina	<i>Anaplasma marginal</i>	<i>Dermacentor</i> spp. / <i>Boophilus</i> spp. / Tabanidae
Babesiosis bovina	<i>Babesia</i> sp.	<i>Rhipicephalus</i> spp. / <i>Haemaphysalis</i> spp.
Theileriosis	<i>Theileria</i> sp.	<i>Rhipicephalus</i> spp. / <i>Hyalomma</i> spp.
Tripanosomosis (Nagana)	<i>Trypanosoma</i> sp.	<i>Glossina</i> spp.
ENFERMEDADES E INFECCIONES DE LOS ÉQUIDOS		
Encefalomielitis equina del Oeste	<i>Alphavirus</i> sp.	Culicidae
Encefalomielitis equina venezolana	<i>Alphavirus</i> sp.	Culicidae / Simuliidae / Ixodidae
Piroplasmosis equina	<i>Babesia caballi</i> / <i>Theileria equi</i>	<i>Dermacentor</i> spp.
Peste equina africana	<i>Orbivirus</i> sp.	<i>Culicoides</i> spp.
ENFERMEDADES E INFECCIONES DE LOS SUIDOS		
Peste porcina africana	<i>Asfvirus</i> sp.	<i>Ornithodoros</i> spp. / <i>Stomoxys calcitrans</i>
ENFERMEDADES E INFECCIONES DE LOS LAGOMORFOS		
Mixomatosis	Virus Myxoma	<i>Spilopsyllus cuniculi</i> / Culicidae
ENFERMEDADES, INFECCIONES E INFESTACIONES DE LAS ABEJAS		
Acarapisosis		<i>Acarapis woodi</i>
Tropilaelapsosis		<i>Tropilaelaps clareae</i> / <i>Tropilaelaps koenigerum</i>
Aethinosis		<i>Aethina tumida</i>
Varroosis		<i>Varroa</i> spp.
OTRAS ENFERMEDADES E INFECCIONES		
Leishmaniosis	<i>Leishmania</i> sp.	<i>Phlebotomus</i> spp. <i>Lutzomyia</i> spp.

del mismo. En los vectores biológicos el agente transmitido se multiplica o evoluciona y la asociación patógeno-vector es específica e indispensable para la supervivencia del agente patógeno, siendo el vector la vía principal de transmisión. Se han descrito numerosas especies como potenciales vectores de diferentes patógenos, siendo los hexápodos y dentro de éstos el grupo de los dípteros los más importantes, ya que presentan una gran cantidad de especies implicadas en ciclos de transmisión de enfermedades tan notables como la malaria, la fiebre amarilla, la oncocercosis o la leishmaniasis (Lehane 2005).

Una óptima comprensión de la distribución y dinámica poblacional de los vectores es fundamental para la evaluación y gestión de los riesgos asociados a dichas enfermedades. Los insectos, por ser organismos poiquilotermos y por lo general de corta vida, presentan una o más generaciones durante las estaciones más cálidas del año. Conocer la dinámica poblacional de un insecto plaga, definida por Coulson & Witter (1990) como el estudio del cambio en la distribución y abundancia de la población a través del espacio y del tiempo, proporciona cuanto menos una visión de las épocas de máxima y mínima abundancia. Estos datos son importantes en el planteamiento de estrategias de control vectorial (Southwood 1978) y de su análisis se desprenden decisiones de vital importancia como la determinación de periodos de riesgo de transmisión y se esclarecen los mecanismos de hibernación de los vectores y los patógenos. Por otro lado, el estudio del ciclo gonotrófico o intervalo de oviposición, definido como el proceso fisiológico indispensable en los artrópodos hematófagos para el desarrollo de sus ovarios (ovogénesis), refiriéndose a su vez al tiempo que transcurre entre dos oviposiciones, se utiliza como una medida de capacidad vectorial en estos hematófagos y muestra la eficiencia como vector dependiendo de la cantidad de tomas de sangre que realice el artrópodo durante su vida sobre el hospedador (Klowden & Briegel 1994). Por tanto, el análisis del ciclo gonotrófico es esencial para determinar el inicio del periodo de riesgo de transmisión de las enfermedades.

1.3. EL ORDEN DÍPTERA

De entre los artrópodos, un grupo se ha adaptado a alimentarse de sangre que toman de los vertebrados superiores. Son los denominados hematófagos y lo componen varias familias que están comprendidas en los órdenes Phthiraptera, Hemiptera, Diptera y Siphonaptera (puntualmente también algunos Lepidoptera, Dermaptera y Thysanoptera) en la clase Insecta (Hexapoda) e Ixodida en la clase Arachnida. Este hábito hematófago está ampliamente difundido dentro del orden Diptera. Los dípteros son, después de los coleópteros y los lepidópteros, con alrededor de 120.000 especies, el orden de la clase Insecta con más especies descritas. Este orden se subdivide en dos subórdenes según la taxonomía clásica: Nematocera y Braquicera. Los primeros se conocen vulgarmente como mosquitos y los segundos como moscas. La familia Psychodidae (subfamilia Phlebotominae), Culicidae, Simuliidae, Ceratopogonidae, Tabanidae, Glossinidae y Muscidae, principalmente, tienen especies que se alimentan de sangre, actuando en estos casos como ectoparásitos temporales pues únicamente es en el momento de alimentarse cuando visitan los imágos a sus hospedadores (Lucientes & Castillo 1997).

El término mosquito se refiere, de modo genérico, a cualquier díptero (incluso otros insectos) de pequeñas dimensiones. Son los dípteros hematófagos los organismos que han cambiado el curso de la historia, detenido la ambición de grandes conquistadores y la expansión del colonialismo, así como un factor decisivo en la viabilidad del progreso de muchas naciones (Spielman & D'Antonio 2001). Los registros referentes a la desolación causada por la fiebre amarilla o la tripanosomiasis se remontan muy atrás en el tiempo, encontrándose evidencias de la existencia del paludismo ya incluso en el periodo Neolítico (Mattingly 1973). En tiempos históricos, éstas y otras enfermedades transmitidas por dípteros han sido determinantes en el florecimiento, decadencia y caída de imperios, así como el establecimiento (o no establecimiento) de nuevas áreas y en la construcción de proyectos de ingeniería (Harwood & James 1987).

Los dípteros se caracterizan por poseer un par de alas membranosas que se articulan en el mesotórax, mientras que el segundo par de alas se encuentra modificado formando dos cortas estructuras claviformes (en forma de maza) denominadas balancines o halterios. Machos y hembras se alimentan de sustancias azucaradas como néctar y exudados de frutos, pero las últimas necesitan a su vez, en muchas especies, ingerir sangre para poder desarrollar los huevos (Carles-Tolrá 1997). La importancia sanitaria de los dípteros se debe, precisamente, a este hábito alimenticio, ocasionando daños directos producto de la picadura, generalmente lesiones dérmicas, e indirectos como ocurre con las especies relacionadas con la transmisión de patógenos responsables de enfermedades. Es por esto que los hematófagos son frecuentemente vectores de enfermedades infecciosas, de manera que a menudo es en ellos sobre los que se centran la mayor parte de los esfuerzos de control.

1.4. LA FAMILIA CERATOPOGONIDAE

La familia Ceratopogonidae incluye pequeños dípteros del suborden Nematocera, de cuerpo alargado y alas estrechas, vulgarmente denominados jejenes aunque también conocidos con otros nombres como beatillas, purrujas, chaquistes, polvorines o majes en América Latina y "biting midges", "no-see-ums", "punkies", "five-O's" o "moose flies" en países de habla anglosajona. Conjuntamente con Chironomidae, Simuliidae y Thaumaleidae conforma la superfamilia Chironomoidea, perteneciente al infraorden Culicomorpha. A nivel mundial, se conocen 109 géneros actuales distribuidos y 6.056 especies (Borkent 2014).

Dentro de esta familia, son tan solo cuatro los géneros cuyas hembras presentan hábitos hematófagos: *Austroconops* Wirth & Lee, 1959, endémico de Australia, y los cosmopolitas *Leptoconops* Skuse, 1889, *Forcipomyia* Meigen, 1818 (solo aquellas especies incluídas en el subgénero *Lasiohelea* Kieffer, 1921) y *Culicoides* Latreille, 1809. Este último es particularmente importante desde el punto de vista sanitario y es el numéricamente mejor representado, con 1.322 especies (Ronderos et al. 2004, Borkent 2014).

1.5. EL GÉNERO *CULICOIDES*

Culicoides Latreille, 1809 (genus) = *Padrosia* Rafinesque, 1815 = *Remmia* Glukhova, 1977 = *Sensiculicoides* Schevchenko, 1977

1.5.1. GENERALIDADES

Los insectos del género *Culicoides* (Diptera, Ceratopogonidae) comprenden un grupo de pequeños dípteros de la familia Ceratopogonidae de gran importancia médico-veterinaria a nivel mundial. Muchas especies atacan al ser humano y los animales domésticos pudiendo transmitir nematodos, protozoos y virus patógenos, logrando ser además su picadura extremadamente molesta. Fueron descritos por primera vez a principios del siglo XIX por el francés Pierre André Latreille (1762-1833) (Fig. 1A), uno de los más relevantes entomólogos de la historia gracias a sus trabajos en sistemática y taxonomía de artrópodos.

Los *Culicoides* son el género más rico en especies de los aproximadamente 125 géneros de ceratopogónidos conocidos hasta el momento, con un total de 1.340 especies y 39 subgéneros descritos alrededor del planeta, excluyendo 46 registros fósiles procedentes de ámbar del Báltico (Grogan & Szadziwski 1988, Pagès 2010), los cuales evidencian una historia evolutiva que se remonta 90 millones de años atrás, tiempo en el cual ya se alimentaban de la sangre de vertebrados (Borkent 2004). Las categorías taxonómicas más importantes en las que se incluyen estos dípteros pueden verse en la Fig.

1B, si bien una clasificación pormenorizada de las categorías intermedias puede consultarse en la base taxonómica de datos del NCBI (2015). De distribución Holártica, pueden encontrarse en todo tipo de regiones, desde el nivel del mar a los 4.000 msnm, a excepción de algunas pequeñas zonas de Nueva Zelanda, la Patagonia, el archipiélago de Hawái y la Antártida (Mellor et al. 2000).



Figura 1. A) Pierre André Latreille, de Wikipedia.org. **B)** Clasificación taxonómica de los *Culicoides*.

Por lo general, aproximadamente un 96% de las especies se alimentan de sangre de vertebrados, principalmente mamíferos, incluido el ser humano, pero también de aves, reptiles y anfibios, los cuales encuentran mediante un complejo proceso odorífero (Meiswinkel et al. 2004a). De este rol hematófago se derivan las fuertes implicaciones que tienen estos pequeños artrópodos como transmisores de patógenos a los animales y a las personas, así como el daño directo que causan con su molesta picadura, si bien hasta el momento aproximadamente 60 especies del total han sido confirmadas como vectores (Borkent 2004).

1.5.2. CICLO BIOLÓGICO

Los *Culicoides* son insectos holometábolos o endopterigotos, es decir, de metamorfosis compleja, por lo que su ciclo se compone de cuatro fases: huevo, larva (L1, L2, L3 y L4), pupa y adulto (Fig. 2).

1.5.2.1. HUEVO

Por lo general, aproximadamente el 90% de las hembras de *Culicoides* ovipositan en zonas ricas en materia orgánica y con presencia de humedad o agua, requisitos ambos indispensables para el posterior desarrollo de los estadios inmaduros (Kettle 1962a, Conte et al. 2007a). Como grupo utilizan una gran variedad de microhábitats para la puesta de huevos y cría de las larvas, entre los que se encuentran pantanos y ciénagas, bordes de lagos, arroyos y ríos, barro junto a estanques y charcos, áreas musgosas, zonas de escorrentía, dendrotelmas, maderas y hojas en descomposición, heces de ganado, estiér-

col y sistemas de alcantarillado, entre otros (Uslu & Dik 2010).

Los huevos son alargados, de una longitud entre 250 y 500 μm . Recién depositados son de color blanco aunque se oscurecen al entrar en contacto con el aire, tornándose marrones. Son puestos en racimos o grupos en sustratos húmedos y el número ovipositado por cada hembra es muy variable siendo de 30 a 200 por puesta, en dependencia de la especie (Blackwell 2008), aunque este número también está influido por otras condiciones extrínsecas como la cantidad ingerida de sangre, tendiendo las hembras autógenas a producir menor número de huevos. Habitualmente y con temperatura suaves, la eclosión tiene lugar a los pocos días e incluso horas, aunque estos valores obviamente pueden variar significativamente según la especie y las variables bioclimáticas existentes.

1.5.2.2. LARVA

1.5.2.2.1. MORFOLOGÍA

Las larvas son alargadas y delgadas, lo cual les confiere un aspecto vermiforme y cilíndrico, y constan de 13 segmentos con un tamaño cercano a los 0,5 mm de longitud en L1 y alcanzando la L4, tras tres mudas, una longitud de hasta 1 cm en las especies más grandes, aunque este rango suele oscilar en la mayoría entre 2 y 5 mm. El cuerpo es blanco translúcido, la cápsula cefálica amarilla y marrón y el tórax tiene marcas con un patrón característico de pigmentación subcutánea, siendo los segmentos abdominales y torácicos de tamaño parecido, lo cual confiere una apariencia fusiforme y tubular que favorece el desplazamiento por el medio con un movimiento serpentino particular. Los miembros de este género poseen setas inconspicuas, excepto las cuatro pares de setas en la parte terminal caudal, y carecen de apéndices torácicos y abdominales.

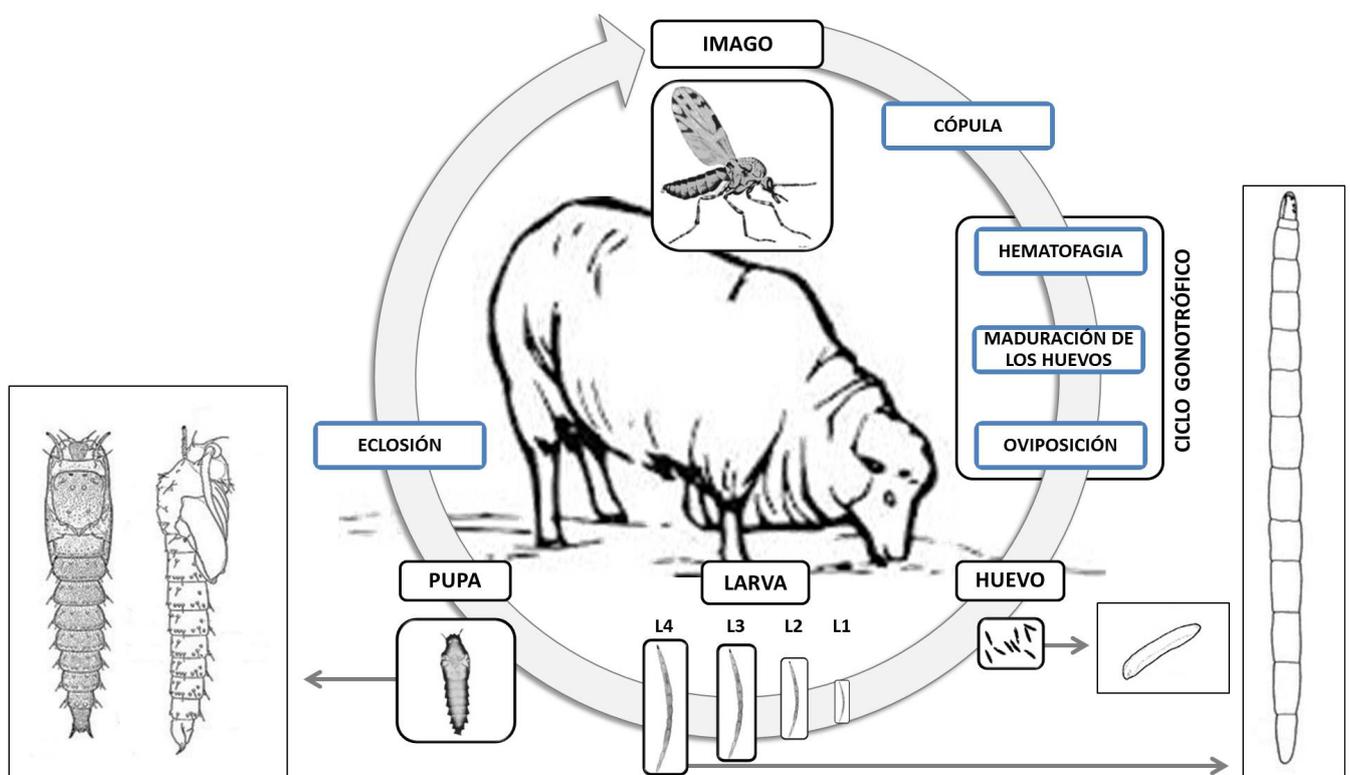


Figura 2. Ciclo biológico de *Culicoides* sp., adaptado de Blanton & Wirth (1979).

Estas formas preimaginales no tienen espiráculos, es decir, poseen un sistema de respiración apneústico, por lo que dependen de respiración cuticular, aunque si tienen un par de papilas bífidas anales con función osmorreguladora que son evertidas por el ano. Las piezas bucales se caracterizan por presentar un par de mandíbulas no opuestas a nivel exterior, que se mueven verticalmente y rotan parcialmente mientras la larva se alimenta. En la cavidad oral pueden distinguirse unas estructuras esclerotizadas denominadas epifaringe e hipofaringe, cuyas funciones son las de desmenuzar las partículas de alimento y mover éste al tracto digestivo, respectivamente.

1.5.2.2.2. BIOECOLOGÍA

Las larvas son omnívoras y se alimentan de forma oportunista dependiendo de la especie, de detritos, bacterias, algas, hongos, protozoos, rotíferos, diatomeas e incluso nematodos y pequeños invertebrados acuáticos y semiacuáticos (Blanton & Wirth 1979, Chaker 1983). El tipo de alimentación tan variable, aunque característico de cada especie, determina las diferencias en la morfología de las estructuras encargadas de triturar el alimento (Kettle & Lawson 1952). El periodo para completar el desarrollo larval es variable e influido sobremanera por la temperatura, como en todo organismo poiquiloterma, pero también por otros factores como las horas de iluminación y la disponibilidad de nutrientes, pudiendo oscilar entre varios días a unos meses. Se localizan en la capa superficial del medio en el que viven a una profundidad que oscila entre 0 y 12 cm, aunque la mayoría se encuentran entre 0 y 5 cm y raramente a profundidades mayores de 8 cm (Uslu & Dik 2006), por lo que las propiedades edáficas del medio influyen especialmente en las poblaciones de *Culicoides* presentes en una zona (Foxi & Delrio 2010). En general necesitan abundante materia orgánica que sirve de nutrientes a los pequeños organismos de vida libre que son la base de su alimentación. Estos hábitats de cría varían mucho y pueden ser desde barros en zonas encharcadas, a agujeros de árboles con restos vegetales, frutos en descomposición, barros en praderas o cerca de abrevaderos e incluso en las propias heces de los animales, especialmente en las de ganado vacuno (Lucientes et al. 2008). Meiswinkel et al. (2004b) clasifican este amplio rango de biotopos en cuatro categorías esenciales: 1) suelos saturados de agua en la interfase comprendida entre hábitats acuáticos y terrestres; 2) estiércol de grandes mamíferos; 3) oquedades de árboles, plantas y cavidades rocosas y; 4) materia orgánica vegetal en descomposición.

El efecto de los microhábitats sobre la distribución de los *Culicoides* ha sido considerado en relación con la biomasa vegetal, la cantidad de clorofila y la absorción de la luz, así como la cobertura y la productividad vegetal, las cuales se han correlacionado con la humedad del suelo y las precipitaciones. La temperatura de la superficie y la estructura de la vegetación aérea también deben ser tenidas en consideración, pues son factores que influyen en la distribución de estos dípteros, debido a la disponibilidad de los sitios de cría para las larvas y lugares de reposo para los adultos. El tamaño y la calidad de los biotopos aptos para el desarrollo preimaginal influyen el tamaño poblacional de las siguientes generaciones, lo cual depende no solo del tipo de suelo sino de otros factores asociados, como ocurre en el caso de las explotaciones ganaderas, a la frecuencia de eliminación de las heces o la disponibilidad y cercanía de fuentes de agua (Purse et al. 2006).

1.5.2.3. PUPA

1.5.2.3.1. MORFOLOGÍA

La pupa suele ser de color marrón y tiene un par de protuberancias protorácicas respiratorias, cortas pero conspicuas, con múltiples aperturas espiraculares en la punta. Los tubos respiratorios repelen el agua, lo que permite la obtención de oxígeno atmosférico durante la metamorfosis a la etapa adulta.

Este hecho, unido a un bolsillo de aire situado bajo los parches alares, también llamados pterotecas, provee flotación para mantener la pupa en superficie.

1.5.2.3.2. BIOECOLOGÍA

Este estadio es bastante inactivo y no se alimenta, es decir, es una forma áfaga, por lo que es de corta duración, eclosionando el imago trascurridos entre 1 y 3 días tras la ninfosis, en condiciones favorables (Mellor et al. 2000).

1.5.2.4. ADULTO

1.5.2.4.1. MORFOLOGÍA

Posteriormente emergen los adultos, que inicialmente son claros y a las pocas horas adquieren su coloración final gracias a la esclerotización de sus estructuras. Los machos aparecen con anterioridad a las hembras y su esperma está listo pasadas 24 horas de la eclosión. Estos adultos tienen un tamaño entre 1 y 5 mm de longitud, aunque las especies presentes en la península ibérica están dentro de un rango cercano entre 1 y 3 mm (Sánchez Murillo 2009).

Las piezas bucales, de tipo picador en las hembras, están adaptadas para cortar y lacerar el tejido, por lo que pertenecen al subtipo tábano, caracterizado por tener estiletes aplanados parecidos a navajas. Las partes bucales se encuentran envueltas ventralmente por un *labium*, donde se sitúan el labro epifaríngeo, un par de mandíbulas dentadas distalmente, un par de maxilas dentadas y la hipofaringe, que contiene el canal por donde la saliva es inyectada cuando se produce la alimentación (Cornet 1974). Los dientecillos serrados en los dos bordes mandibulares y los dientecillos de la lacinia maxilar están curvados en la punta hacia la base de la estructura y sirven para el anclaje durante la alimentación (ver Fig. 50 en Anexos). En los machos el aparato bucal presenta una probóscide más corta y menos esclerotizada, con piezas bucales más pequeñas debido a las preferencias florícolas.

Estos dípteros poseen unos órganos sensoriales particulares, encontrándose los más característicos en los palpos maxilares y las antenas. Asociados a las partes bucales hay un par de palpos maxilares con cinco segmentos, localizándose en el tercero una foseta sensorial compuesta de diminutas sensilas con aspecto de maza que le confiere un aspecto engrosado, en mayor o menor medida, a este segmento. El número, disposición y el aspecto de estos órganos proporciona valiosa información en cuanto a la discriminación sistemática de algunas especies (Rowley & Cornford 1972). Las antenas están formadas por 15 segmentos que constan de un pro-escapo basal, un escapo voluminoso globular con el órgano de Jacobson y 13 flagelómeros. Los segmentos antenales (antenómeros) tienen diferentes órganos sensoriales llamados sensilas, siendo las más importantes las celocónicas, tricoideas y quéticas, ya que su número y patrón es muy utilizado en la clasificación taxonómica (ver Fig. 51 en Anexos). En la cabeza se encuentran un par de ojos compuestos que, como en la mayoría de los dípteros, ocupan la mayor parte de la superficie de la cápsula cefálica. Las unidades estructurales que los forman son los omatidios. En las hembras los ojos compuestos pueden unirse frontalmente (holópticos) o permanecer separados por un espacio interocular (dicópticos), mientras que en los machos siempre se presentan unidos.

Como en todos los dípteros, las alas están ancladas a uno de los tres segmentos que conforman el tórax, concretamente al mesotórax, y cuando el insecto está en reposo se sitúan en forma de tejadillo sobre un abdomen compuesto de diez segmentos aproximadamente iguales, excepto el segmento terminal reducido, donde encontramos las estructuras genitales. Estas alas son membranosas, estre-

chas, redondeadas en su extremo distal y con una venación exigua característica que distingue a los Ceratopogonidae de otros dípteros, siendo los patrones alares en *Culicoides* la base para la identificación morfológica debido a la alta variabilidad interespecífica en la pigmentación (Rawlings 1996) (Fig. 3). De este modo, la vena radial (R) es robusta y confluye con la vena costal (C) constituyendo la primera y segunda celda radial (r_1 y r_2), características de la familia (ver Fig. 52 Anexos). Recientemente se ha evaluado la utilidad de técnicas más novedosas como el estudio molecular del gen citocromo oxidasa subunidad I (COI) (Pagès y Sarto i Monteys 2005) o la morfometría geométrica basada en la forma y tamaño del ala para diferenciar especies similares del subgénero *Culicoides* (Muñoz-Muñoz et al. 2011), habiéndose revelado como herramientas potencialmente poderosas en la discriminación de especies crípticas. Por último, los apéndices o patas pueden poseer diferentes colores o bandas que pueden servir como un carácter diferenciador, además de la presencia de estructuras características como espinas o cerdas (González & Goldarazena 2011).

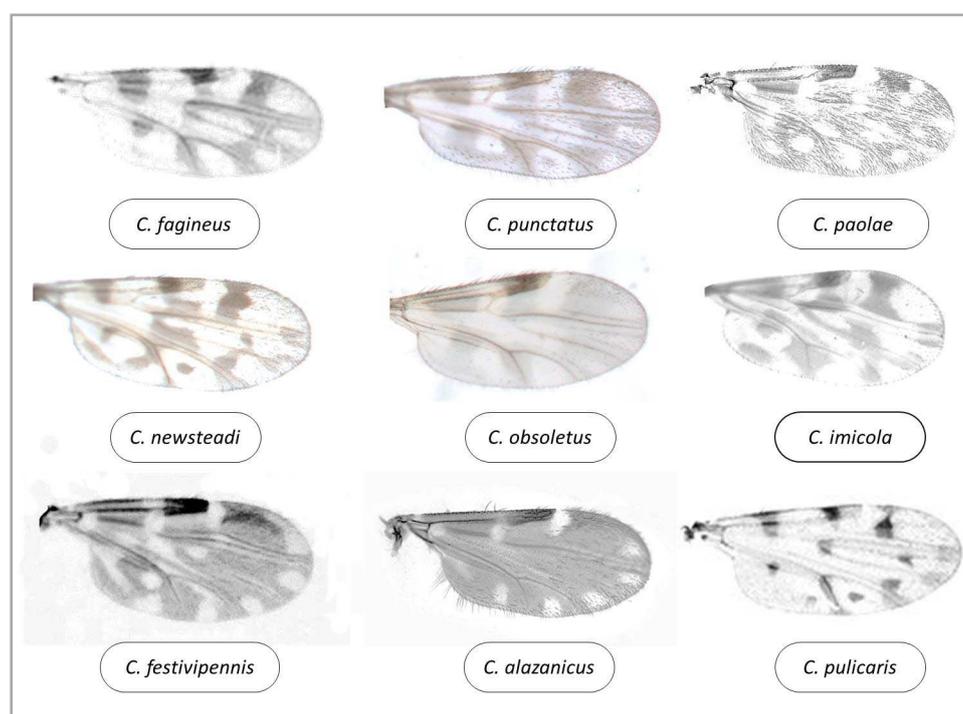


Figura 3. Alas de diferentes especies de *Culicoides* presentes en España.

El abdomen femenino es relativamente grueso, con el extremo ligeramente cónico y un par de cercos terminales pequeños y redondeados visibles por debajo del noveno esternito. El orificio genital se abre entre el octavo y noveno esternito y rodeando a éste se abren las placas genitales quitinosas que presentan diversas morfologías. Internamente, la hembra posee de una a tres estructuras esclerotizadas denominadas espermatecas, por lo general de forma oval a piriforme, situadas a nivel del sexto o séptimo segmento abdominal. Las espermatecas están unidas por conductos hialinos que se fusionan en un conducto común, en cuya unión se encuentra un pequeño anillo esclerotizado (ver Fig. 53 en Anexos). En la mayoría de las especies con dos espermatecas también hay una tercera rudimentaria y más pequeña. El número y forma de las espermatecas funcionales y la presencia o ausencia del anillo son importantes en la identificación específica (Blanton & Wirth 1979) (Fig. 4A y 4B).

En los machos el abdomen es más alargado y presenta unas estructuras prominentes en el noveno terguito, frecuentemente en forma trapezoidal, las cuales ejercen un importante papel durante la cópula

y son de primordial importancia en la clasificación del grupo y la identificación de especies. En la parte más distal del parámero se encuentran habitualmente unas estructuras situadas a ambos lados que reciben el nombre de procesos apicolaterales, pudiendo aparecer asimismo otras estructuras llamadas lóbulos accesorios que forman entre sí una sutura cuya profundidad puede variar hasta el punto de ser imperceptible. Los cercos aparecen por debajo de la parte centro-apical. Los parámetros, que aparecen en la parte central, son dos estructuras quitinizadas y dispuestas verticalmente que pueden aparecer separadas o fusionadas, mientras que el *aedeagus* es único y muy variable según especies, por lo que ambas estructuras son taxonómicamente muy relevantes. Del mismo modo aparecen otras estructuras a ambos lados del terguito, prominentes y con forma de pinza, llamadas estilos, articuladas en una parte basal y otra distal e insertadas básico-lateralmente al terguito (ver Fig. 54 en Anexos). Esta inserción, que puede ser mediante uno o dos apodemas, también posee cierto valor taxonómico en relación a la morfología que adopten (González & Goldarazena 2011) (Fig. 4C).

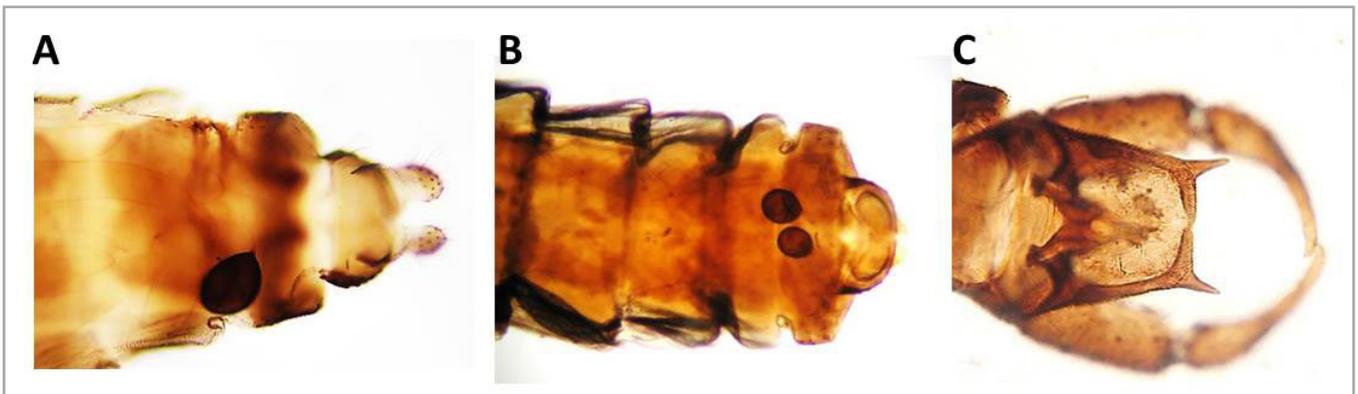


Figura 4. Genitalias, donde: **A)** ♀ *C. circumscriptus*; **B)** ♀ *C. newsteadi* y; **C)** ♂ *C. parroti*. Material gráfico: José Marín Sánchez Murillo.

Anomalías anatómicas y morfológicas han sido citadas en *Culicoides*, producto del hallazgo de ejemplares anormales en los que algunos caracteres sexuales primarios, pero más usualmente secundarios, han cambiado en alguna medida a la dirección del sexo opuesto. Brust (1966) relata las diferencias morfológicas y genéticas entre estos individuos: los ginandromorfos y los intersexo. El ginandromorfo contiene genéticamente una mezcla de células masculinas y femeninas, es decir, un mosaico genotípico que fenotípicamente se presenta como una combinación de tejidos masculinos y femeninos, por lo que el individuo ginandromorfo presenta partes masculinas y femeninas claramente diferenciadas. Los intersexo, en cambio, son individuos en los que todo su cuerpo tiene un genotipo definido (masculino o femenino) pero en el que el fenotipo de los órganos sexuales está, en parte o completamente, transformado al del sexo opuesto (Narita et al. 2010). Los especímenes intersexo de Ceratopogonidae presentan alteraciones morfológicas en antenas, aparato bucal, alas y genitalia, principalmente. En *Culicoides* estas anomalías han sido descritas principalmente en especies Neárticas y Paleárticas (Callot & Kremer 1963, Smith & Perry 1967, McKeever et al. 1997). En España se han encontrado individuos de *Culicoides circumscriptus* Kieffer, 1918 intersexo parasitados por mermítidos (Sarto i Monteys et al. 2003) y no parasitados (Sánchez Murillo et al. 2011a).

1.5.2.4.2. BIOECOLOGÍA

La mayoría de las hembras de *Culicoides* son hematófagas, aunque hay algunas especies autógenas, es decir, tienen la capacidad de llevar a cabo una maduración inicial de los huevos sin una fuente proteica exógena, por lo que no necesitan ingesta de sangre para efectuar la primera puesta, como es el caso de *Culicoides impunctatus* Goetghebuer, 1920 y *C. circumscriptus* (Blackwell et al. 1992, Boorman

& Goddard 1970a). Asimismo las hembras pueden obtener energía y una excelente fuente de carbohidratos alimentándose de exudados vegetales, flores o frutas. Existen especies partenogenéticas como son *Culicoides bermudensis* Williams, 1956 y *Culicoides bambusicola* Lutz, 1913 (González & Goldarazena 2011) y otras que utilizan estrategias más complejas como *Culicoides anophelis* Edwards, 1922, una especie del Sudeste Asiático que obtiene su alimento alimentándose sobre el abdomen de culícidos repletos, previamente alimentados de un vertebrado, habitualmente del género *Anopheles* (Chhilar & Chaudhry 2010).

Los *Culicoides* son ectoparásitos polixenos ya que la hematofagia puede llevarse a cabo de diferentes hospedadores, los cuales encuentran mediante un compendio de estímulos de naturaleza visual y química (van Middelaar 2008, de Jong & Knols 1996). Existen multitud de semioquímicos emitidos por los hospedadores resultado de su metabolismo tales como el CO₂, ácido láctico, acetona u octenol, que son estimulantes de ciertos receptores de los insectos (Bhasin et al. 2000), pero también otros factores ambientales, como la radiación solar, velocidad del viento, temperatura y humedad, pueden actuar condicionando esta actividad (Blackwell et al. 1996, Blackwell et al. 1997).

La disponibilidad de los vertebrados que componen la fuente de alimento de los *Culicoides* puede determinar la distribución y la población local de éstos, tanto por el número como por las especies animales disponibles (Meiswinkel et al. 2000), influyendo en la densidad poblacional en los sitios de cría y los fenómenos de dispersión debidos a la falta de animales sobre los que realizar la toma de sangre, tan necesaria para la maduración de los huevos (Kettle 1995).

El estudio de los patrones alimenticios de los insectos hematófagos es determinante para entender la epidemiología de las enfermedades vectoriales (Ninio et al. 2011a). Gracias a diferentes técnicas como los test de precipitina, anticuerpos fluorescentes, aglutinación, ELISA y, más recientemente, técnicas de PCR se ha podido profundizar acerca de la apetencia selectiva de hospedadores sobre los cuales los *Culicoides* llevan a cabo la acción hematofágica (Blackwell 2008), lo cual proporciona valiosa información sobre la etología alimentaria en condiciones naturales. Según sus preferencias tróficas, podemos encontrar aquellos de exigencias poco selectivas (zoófilos o generalistas), los cuales realizan su alimentación sobre gran variedad de hospedadores vertebrados, excepto el ser humano. Los ornitófilos muestran especial atracción por las aves y en general se alimentan de ellas, mientras que los mamófilos lo hacen de mamíferos, cuyo atrayente químico general suele ser el 1-octen-3-ol, aunque también otros como la acetona, butanona y L-(+)-láctico. La respuesta a ellos puede estar acrecentada además por el CO₂ producto de la respiración (Blackwell 2008). Hay incluso algunas especies que demuestran una especial querencia por los humanos como es el caso de *Culicoides furens* (Poey, 1853) en EE. UU. y El Caribe (Kettle & Linley 1969), *C. impunctatus* en Alaska (Jenkins 1948), *Culicoides ornatus* Taylor, 1913 en el litoral australiano (Whelan 2003) o *Culicoides fulvithorax* (Austen, 1912) en Nigeria (Agbodale et al. 2006), a las cuales se les denomina antropófilas o eusinantrópicas.

Jamnback (1965) estudió la relación entre el número de sensilas celocónicas de los flagelómeros antenales y las preferencias tróficas de los *Culicoides*. Este estudio sugiere que las especies mamófilas presentan una reducción de estos órganos sensoriales resultado de una adaptación asociada al tamaño relativo de los animales grandes y, en consecuencia, a la cantidad de olor producido en comparación con las aves, por lo general de menor tamaño. Estudios moleculares recientes han revelado que algunas especies de *Culicoides* que se supone se alimentaban exclusivamente de aves o mamíferos domésticos se alimentan también de los seres humanos, lo cual parece poner de relevancia una plasticidad trófica en relación a las condiciones del entorno (Santiago-Alarcón et al. 2012). De ello se desprende que las enfermedades transmitidas por estos vectores generalistas, entre los que destaca *Culicoides obsoletus* Meigen, 1918, son de especial interés debido a la capacidad para transmitir patógenos entre hospedadores muy diferentes, actuando como vectores puente (Lassen 2012).

El biorritmo y los niveles de actividad, así como la búsqueda de hospedadores para su alimentación, están fuertemente supeditados a las condiciones meteorológicas existentes, siendo las más relevantes la intensidad lumínica, temperatura, velocidad del viento, humedad y precipitación. Cuando estas variables ambientales crean condiciones desfavorables la actividad de los *Culicoides* se ve fuertemente perjudicada (Mellor et al. 2000). En cuanto a su ritmo circadiano, la mayoría de las especies poseen en general una actividad crepuscular (son activos durante el crepúsculo, por tanto al amanecer o al anochecer) y nocturna, si bien hay especies como *Culicoides brunnicans* Edwards, 1939 y *Culicoides nubeculosus* Meigen, 1818 que parecen tener una mayor tolerancia a la actividad durante el día (European Commission 2012). Cuando empieza a caer la intensidad de la luz su actividad se dispara por lo que normalmente suelen empezar a volar al ponerse el sol, hecho que va ligado a una disminución de la temperatura y aumento de la humedad ambiental. Sin embargo, parece que la oscuridad total suprime su actividad, por lo que se considera que los ciclos lunares podrían influir notablemente sobre el estado de estos dípteros (Lillie et al. 1988). En días cubiertos y con elevada humedad ambiente pueden incluso volar durante el día. Recientemente se ha comprobado que llegan a penetrar activamente dentro de las estabulaciones para alimentarse de los animales que se encuentran en su interior, por lo que no sólo tienen un comportamiento exófilo sino también endófilo, es decir, la ingesta de sangre, la zona de reposo habitual e incluso el desarrollo de los estadios preimaginales pueden tener lugar en un ambiente cerrado (Lucientes et al. 2008, Zimmer et al. 2010, Ninio et al. 2011a).

El cortejo puede realizarse de diferentes maneras según las especies. En el primer caso, se producen grandes enjambres junto a lugares acuáticos o cerca de sitios de reproducción potencial (Kettle 1962b). Se produce un reconocimiento específico donde el macho reconoce a la hembra según el batido de las alas, junto con la intervención de feromonas sexuales. Si la hembra es receptiva, la cópula se produce junto a la vegetación cercana. En el segundo caso, menos común entre los *Culicoides*, no se forman enjambres. El macho y la hembra se localizan mediante estímulos olorosos y visuales para posteriormente tener lugar la cópula. Un tercer caso todavía menos común, que tiene lugar en *C. nubeculosus* y *Culicoides punticollis* Becker, 1903 (ambas especies peninsulares), es aquel en el que ambos sexos se ven atraídos por el mismo hospedador y el macho busca a la hembra que recientemente se haya alimentado de sangre, produciendo ésta una excreción de feromona sexual, n-heptadecano, que es dispersada mediante la agitación y el acicalamiento del cuerpo (Mordue & Mordue 2003). De esta manera el macho es atraído y copula con ella, transfiriéndole el esperma, considerándose éste un comportamiento heredado de sus ancestros más antiguos, los Culicomorpha (González & Goldarazena 2011).

La postura de cópula consiste en la unión de los extremos terminales del macho y la hembra, quedando los individuos enfrentados entre ellos. La genitalia del macho rota temporalmente 180° justo antes de la cópula, para de esta forma posicionarse en contacto con la genitalia femenina. Después de la inseminación, ambos sexos se separan haciendo uso de las patas posteriores (Blanton & Wirth 1979). En algunas especies el esperma acumulado por las hembras durante una cópula es suficiente para fecundar varias puestas de huevos en diferentes periodos, mientras que en otras especies, en cambio, necesitan copular en varias ocasiones (Mullen 2009).

Aunque hay especies univoltinas, la mayoría producen más de una generación anual, es decir son multivoltinas. Debido al solapamiento de generaciones y de ciclos de oviposición múltiples, pueden existir poblaciones de una especie mientras prevalezcan las condiciones óptimas. No obstante, cada especie presenta una fenología característica. El ciclo gonotrófico se define como el periodo de tiempo entre una alimentación completa por parte de la hembra y la siguiente, con la consiguiente maduración y oviposición de los huevos. Mayoritariamente se acepta que dichos estadios se pueden discriminar por la observación del abdomen (Dyce 1969), si bien algunos autores han demostrado las limitaciones del método (Braverman & Mumcuoglu 2009). De este modo se diferencian cuatro estadios gonotróficos: A) hembras nulíparas en las cuales no se observa pigmentación abdominal ya que tras su emergencia

aún no se ha alimentado de sangre; B) hembras repletas alimentadas con sangre que presentan el abdomen hinchado y rojizo debido a la ingesta; C) hembras grávidas, en las que se observan dos sacos repletos de huevos listos para la oviposición y; D) hembras paras o paridas, una vez ha depositado los huevos y se observa un abdomen con pigmentación rojiza debido a los restos de la sangre ingerida anteriormente (del Río 2012) (Fig. 5).

En condiciones normales, los adultos no son buenos voladores y se desplazan como mucho unos pocos centenares de metros, aunque hay hembras que son capaces de volar varios km en busca de hospedadores de los que alimentarse, como es el caso de *Culicoides mississippiensis* Hoffman, 1926 que puede viajar más de 3 km en 24 horas en ausencia de viento (Blackwell 2008). En este aspecto, se ha comprobado que en determinadas condiciones de temperatura del suelo se forman corrientes ascendentes que pueden elevarlos decenas de metros sobre el mismo. En general, la actividad de los *Culicoides* disminuye durante periodos con fuertes vientos, incrementándose la mortalidad de los adultos. Aun con todo, si se generan corrientes de aire con una velocidad de unos 10 m/s, una temperatura que no sobrepase los 30 °C y una humedad superior al 25%, éstas pueden llegar a transportar vivos a estos insectos centenares de km, desplazándolos de un país a otro o incluso de un continente a otro, colonizando nuevas zonas y portando patógenos, en el caso de estar infectados. Este hecho ha sido muy estudiado y los resultados muestran claramente que la acción del viento en relación a la dispersión de mosquitos infectados ha sido el factor responsable en la propagación de muchas epizootias. Claro ejemplo de ello fue la dispersión de la peste equina africana (PEA) desde Senegal a cabo Verde en 1943, desde Turquía a Chipre en 1960 o desde Marruecos a España en 1966, mediante *Culicoides* transportados por la acción de corrientes de viento (Sellers et al. 1977, Sellers 1978), o más recientemente, los brote de lengua azul (LA) acaecidos en las Islas Baleares en 2000 y en Cerdeña en 2000 y 2001, favorecido por lo que se cree fueron *Culicoides* infectados transportados por corrientes de aire procedentes de África del Norte (Alba et al. 2004, Blackwell 2008), o la incursión del serotipo 1 del virus de la lengua azul (VLA) en el País Vasco durante 2007 y 2008 a partir de individuos infectados procedentes del sur de la península ibérica, posiblemente también transportados por corrientes de aire (García-Lastra et al. 2012). La influencia del viento en otras enfermedades ocasionadas por *Culicoides* como el virus Schmallenberg (VSB) también ha sido estudiada recientemente mediante la utilización de modelos matemáticos en Europa (Sedda & Rogers 2013).

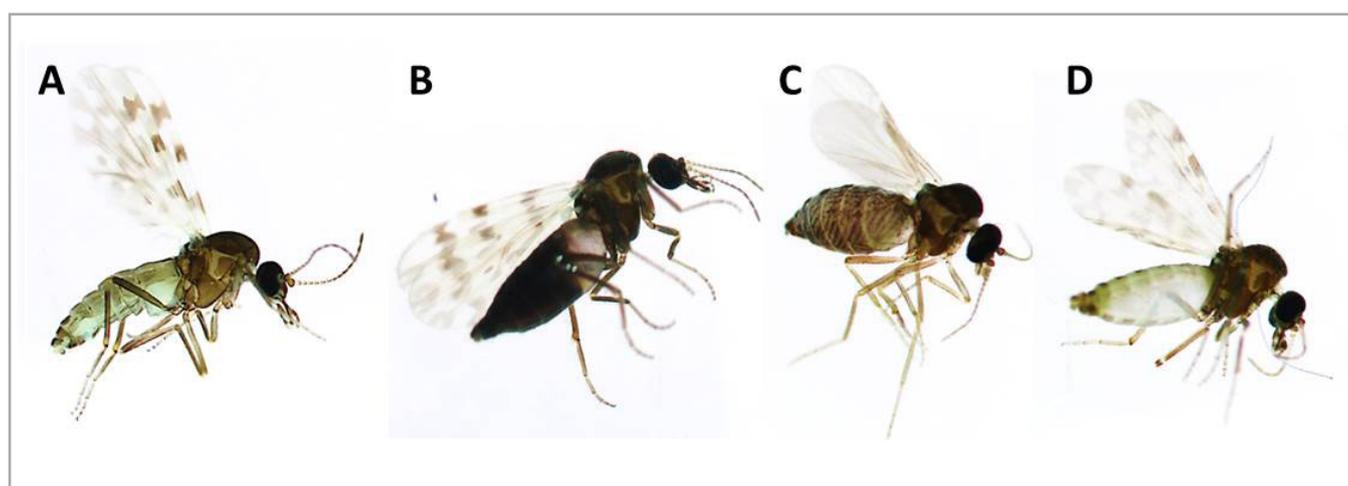


Figura 5. Estados gonotróficos, donde: **A)** *C. newsteadi* nulípara; **B)** *C. punctatus* repleta alimentada con sangre; **C)** *C. achrayi* grávida y; **D)** *C. circumscriptus* para o parida.

1.5.3. LOS *CULICOIDES* EN ESPAÑA*1

Los primeros registros de individuos del género *Culicoides* en España se deben al presbítero católico de origen austriaco Gabriel Strobl (1846-1925), el cual no solo realizó importantes aportaciones en el campo de la entomología sino también en el de la botánica. Strobl (1900) realizó estudios de entomofauna en Andalucía (Sierra Nevada) y Cataluña, incorporando las primeras especies para España:

- *Culicoides pulicaris* (Linnaeus, 1758) (nombrado como *Ceratopogon pulicaris* Linnaeus, 1758)
- *C. punticollis* (nombrado como *Ceratopogon algecirensis* Strobl, 1900 - Nombre suprimido por ICZN Opinion 1643)

Un lustro después, Strobl (1906) prosigue sus estudios en estas CC. AA. y encuentra una nueva especie:

- *C. obsoletus* (nombrado como *Ceratopogon varius* Winnertz, 1825)

Antes de acabar la primera década del siglo XX, Czerny & Strobl (1909) relegan *Ceratopogon algecirensis* a variedad de *Ceratopogon (Culicoides) pulicaris*.

No fue hasta unos años más tarde, de la mano de Arias Encobet (1912), cuando se publica el primer catálogo de los dípteros presentes en España. El trabajo incluye una recopilación de lo divulgado hasta el año 1909, éste inclusive. Esta obra de referencia ya hace mención a los individuos encontrados por Strobl (1900, 1906) como: *pulicaris* L. *Ceratopogon* - Sierra Nevada (Strobl); *pulicaris* L. var. *algecirasensis* Strobl - Algeciras (Strobl) y; *varius* Winn. *Ceratopogon* - Algeciras, Malgrat (Strobl). Nótese en este caso la pequeña diferencia nomenclatural que atribuye este autor a *C. algecirasensis*, nombrándola en esta ocasión como *C. algecirasensis*.

Tuvieron que pasar varias décadas hasta que la investigación de este taxón fuera retomada, hecho debido en parte a que los dipterólogos de la época realizaban en su mayoría trabajos encaminados hacia la tan necesaria lucha antipalúdica y los anofelinos. Tras este parón, el cual abarca medio siglo, entra en escena Juan Gil Collado, ilustre entomólogo jienense quien, en 1929 y tras sus años postdoctorales, recibe el título otorgado por la Dirección General de Sanidad de Entomólogo Facultativo de la lucha antipalúdica. En un estudio realizado en Badajoz, de Prada & Gil Collado (1959) citan 11 especies, ocho de ellas descritas por primera vez en España, y añaden algunas observaciones sobre éstas proponiendo una primera clave para su determinación. Las nuevas especies fueron:

- *C. circumscriptus*
- *Culicoides fascipennis* Steager, 1839
- *C. impunctatus*
- *C. nubeculosus*
- *Culicoides festivipennis* Austen, 1921 (nombrado como *Culicoides odibilis* Austen, 1921)
- *Culicoides parroti* Kieffer, 1922

*1 El contenido íntegro de este apartado, aun con ligeras modificaciones, está adaptado de Alarcón-Elbal & Lucientes (2012).

- *Culicoides pictipennis* (Staeger, 1839)
- *Culicoides riethi* Kieffer, 1913

En la década de los setenta dos estudios permitieron incrementar el número de especies descritas de 11 a 16. En el primero de ellos, Callot et al. (1975) añaden tres especies, encontradas en un estudio previo en 1970 en la provincia valenciana de Alicante:

- *Culicoides catanei* Clastrier, 1957
- *Culicoides jumineri* Callot & Kremer, 1969
- *Culicoides maritimus* Kieffer, 1924 (nombrado como *Culicoides submaritimus* Dzhafarov, 1957)

Por su parte, Sánchez-Covisa et al. (1979) descubren en los alrededores de Madrid las siguientes especies arborícolas:

- *Culicoides fagineus* Edwards, 1939
- *Culicoides haranti* Rioux, Descous & Pech, 1959

El punto de inflexión en el conocimiento de estos dípteros en España está marcado sin duda por la década de los ochenta, momento en el que numerosos estudiosos retoman el campo viendo la luz algunos trabajos que ayudan a comprender la biología y la distribución de estos dípteros en el país. Sahuquillo Herráiz & Gil Collado (1982a) describen siete nuevas especies para España en Navarra:

- *Culicoides accraensis* Carter, Ingram & Macfie, 1920
- *Culicoides kibunensis* Tokunaga, 1937 (nombrado como *Culicoides cubitalis* Edwards, 1939)
- *Culicoides newsteadi* Austin, 1921 (nombrado como *Culicoides halophilus* Kieffer, 1924)
- *Culicoides minutissimus* (Zettersted, 1865)
- *Culicoides subfasciipennis* Kieffer, 1925
- *Culicoides truncorum* Edwards, 1939 (nombrado como *Culicoides sylvarum* Callot & Kremer, 1961)
- *Culicoides vexans* (Staeger, 1839)

Fruto del estudio de un macho sin determinar recogido por de Prada & Gil Collado (1959) en Badajoz, Sahuquillo Herráiz & Gil Collado (1982b) describen una nueva especie para España y para Europa:

- *Culicoides sahariensis* Kieffer, 1923

Havelka (1982) cita dos nuevas especies en el noreste de España, en la provincia de Gerona. Este trabajo no ve la luz hasta 1983, por lo que no puede discutirse la primera autoría de *C. minutissimus* a Sahuquillo Herráiz & Gil Collado (1982a), también encontrada por Havelka pero descrita con anterioridad por éstos. Las especies nuevas, y que elevan a 26 el número total, son:

- *Culicoides punctatus* (Meigen, 1804)
- *Culicoides longipennis* Khalaf, 1957

Gil Collado & Sahuquillo Herráiz (1983) hacen una primera revisión de la fauna de *Culicoides* en diversas regiones de España. En su trabajo señalan 12 nuevas citas para la España peninsular, aunque en la tabla resumen el número es de 13, hecho que se explica de la suma de las siete especies encontradas

por Sahuquillo Herráiz & Gil Collado (1982a), la cita de *C. sahariensis* de ese mismo año (Sahuquillo Herráiz & Gil Collado 1982b) y las que realmente aporta su nuevo trabajo. Aun así, estos datos se refieren en su gran mayoría a los hallazgos que Sahuquillo Herráiz (1981) refleja en su Tesis Doctoral, fruto del muestreo en las provincias de Valencia y Navarra. Hay que apuntar que Gil Collado & Sahuquillo Herráiz (1983) no tienen en cuenta el trabajo de Havelka (1982), por lo que también consideran *C. longipennis* como primera cita. Realmente este trabajo aporta cuatro nuevas especies, las cuales hacen ascender a 30 el número total:

- *Culicoides almeidae* Cambournac, 1970
- *Culicoides corsicus* Kremer, LeBerre & Beaucournu-Saguez, 1971
- *Culicoides duddingstoni* Kettle & Lawson, 1955
- *Culicoides segnis* Campbell & Clinton, 1959

Ese mismo año, Mellor et al. (1983) amplían el listado en 10 especies, centrando por primera vez el estudio en el rol como vectores de arbovirus de estos dípteros. Es este el primer artículo en el que se informa de la presencia del que sería principal vector de la LA en nuestro país, *Culicoides imicola* Kieffer, 1913, aunque la enfermedad era considerada entonces exótica para Europa. Las especies que se añaden al catálogo son:

- *C. brunnicans*
- *Culicoides gejjelensis* Dzhafarov, 1964
- *Culicoides griseidorsum* Kieffer, 1818 (nombrado como *Culicoides saevanicus* Dzhafarov, 1960)
- *Culicoides heteroclitus* Kremer & Callot, 1965
- *C. imicola*
- *Culicoides kurensis* Dzhafarov, 1960
- *Culicoides odiatus* Austen, 1921
- *Culicoides saevus* Kieffer, 1922
- *Culicoides shaklawensis* Khalaf, 1957
- *Culicoides vidourlensis* Callot, Kremer, Molet & Bach, 1968

El último trabajo obtenido en esta década (Gil Collado & Sahuquillo Herráiz 1985), aunque no supone ninguna nueva incorporación al listado de especies, proporciona una interesante primera clave de identificación de los ceratopogónidos de España. Aun así, el número se incrementa en más del doble en esta década, alcanzando las 40 especies.

En la década de los noventa, el primer estudio realizado por parte del entonces Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación (MAPA) sobre la distribución y prevalencia de estos dípteros añade cinco especies nuevas (Anónimo 1992):

- *Culicoides begueti* Clastrier, 1957
- *Culicoides chiopterus* (Meigen, 1830)
- *Culicoides helveticus* Callot, Kremer & Deduit, 1962

- *Culicoides poperinghensis* Goetghebuer, 1953
- *Culicoides univittatus* Vimmer, 1932

Ese mismo año, en el V congreso Ibérico de Entomología celebrado en Lisboa, Capela et al. (1992) citan una nueva especie para España y Portugal:

- *Culicoides achrayi* Kettle & Lawson, 1955

Un año más tarde, Ortega (1993) suma dos especies más, encontradas en esta ocasión en Andalucía, aumentando el total a 48:

- *Culicoides bahrainensis* Boorman, 1989
- *Culicoides marclei* Callot, Kremer & Basset, 1968

Rawlings (1996) publica una clave para la identificación de los *Culicoides* de la península ibérica utilizando un sistema simplificado basado en el patrón de manchas alares, tan característico de estos nematóceros. El objetivo del trabajo era que las claves pudieran servir como el instrumento más importante para desarrollar sistemas informáticos de reconocimiento de géneros, familias y especies de insectos por medio de imágenes. Además, hace una revisión completa de las especies descubiertas hasta la fecha para España y Portugal, añadiendo una nueva cita en Asturias, atribuida a Rawlings & Abella (no publicado), publicación que no alcanza nunca a ver la luz. Esta especie aquí mencionada por primera vez es:

- *Culicoides dewulfi* Goetghebuer, 1936

En los dos años posteriores, el entomólogo francés Jean-Claude Delécolle y sus colaboradores comienzan a estudiar los ceratopogónidos de la península ibérica, y es gracias a esto que hacen su primera aportación en Delécolle et al. (1997), describiendo la especie número 50:

- *Culicoides brevifrontis* Smatov & Isimbekov, 1971

El holandés Art Borkent cita por primera vez una especie en la España insular, concretamente en Borkent (1997), tras hacer una reexaminación de los ejemplares encontrados por Santos Abreu (1918), apuntando para las Islas Canarias:

- *Culicoides analis* Santos Abreu, 1918

Delécolle & Ortega (1998) descubren una nueva especie para el mundo en España, muy similar a *C. fagineus*, aunque con ligeras diferencias morfológicas:

- *Culicoides subfagineus* Delécolle & Ortega (1988)

Ortega et al. (1999) en un estudio sobre las especies más abundantes de Andalucía realizado en 1990 y 1991, añaden otra especie, cerrando esta década con un total de 53:

- *Culicoides scoticus* Downes & Kettle, 1952

En este trabajo, Ortega et al. (1999) anotan por primera vez cuatro especies cuyas primeras citas ya se encontraban en la literatura, pues nombran a *Culicoides agathensis* Callot, Kremer & Rioux 1963, que es sinónimo de *C. univittatus* y que ya había sido descrito por Anónimo (1992). También se incluyen *C. bahrainensis* y *C. marclei*, descritos en Ortega (1993), hecho este que puede explicarse, más siendo la misma persona autor de ambos trabajos, por no considerarse formal la cita de 1993 al haberse realizado ésta en un congreso. Finalmente, también aparece como nueva especie *C. odiatus*, el cual había

sido descrito por Mellor et al. (1983).

El nuevo siglo se inicia con la noticia de la declaración de un brote de LA en las Islas Baleares durante los meses de septiembre y octubre de 2000. Cuatro años después la enfermedad se presenta en la península ibérica, afectando en octubre de 2004 a las CC. AA. de Andalucía y Extremadura y a la ciudad de Ceuta, dejando tras más de una década un balance negativo considerable debido a las miles de muertes producidas en la cabaña ganadera y las pérdidas económicas derivadas de la vigilancia y el control de la enfermedad. Es debido a esta circunstancia que desde principios del siglo XXI el estudio de los dípteros del género *Culicoides* cobra una gran relevancia en nuestro país.

Delécolle (2002) cita ocho especies nuevas en otra nueva obra de referencia para la dipterología española, el Catálogo de Dípteros de España:

- *Culicoides montanus* Shakirzjanova, 1962
- *Culicoides dzhafarovi* Remm, 1967
- *Culicoides malevillei* Kremer & Coluzzi, 1971
- *Culicoides santonicus* Callot, Kremer, Rault & Bach, 1966
- *Culicoides simulator* Edwards, 1939
- *Culicoides submaritimus* Dzhafarov, 1962
- *Culicoides picturatus* Kremer & Deduit, 1961
- *Culicoides pseudoheliophilus* Callot & Kremer, 1961 (nombrada como *Culicoides albihalteratus* Goetghebuer, 1935)

Las dos últimas especies, aunque no las nombra como primeras citas, son en esta ocasión la primera vez que aparecen en la bibliografía para España. En este trabajo se nombran un total de 53 especies, incluyendo *C. submaritimus*, ya que reconsidera la sinonimia de ésta con *C. maritimus*, dejando la puerta abierta a que ambas sean subespecies por lo que aparecen separadas. Casi una década después, Talavera et al. (2011) las definen como dos especies diferentes, basándose tanto en diferencias morfológicas como en estudios moleculares.

Delécolle (2002) no nombra a *C. accraensis* (descrito en Sahuquillo Herráiz & Gil Collado 1982a), *C. griseidorsum* (descrito en Mellor et al. 1983), *C. helveticus* y *C. poperinghensis* (descritos en Anónimo 1992), *C. achrayi* (descrito por Capela et al. 1992) y *C. bahrainensis* y *C. marleti* (descritos en Ortega 1993). Prueba de ello es que cita a *C. begueti* como primera nota en España, cuando había sido encontrada una década antes por Anónimo (1992). Tampoco cita a *C. dewulfi*, apuntado en Rawlings (1996). Partiendo de este punto y bajo estas consideraciones, son 61 las especies descritas en este momento tras el análisis de Delécolle (2002).

Sarto i Monteys & Saiz-Ardanaz (2003) descubren dos nuevas especies, siendo la primera nueva cita para España y la segunda para la península ibérica:

- *Culicoides pallidicornis* Kieffer, 1919
- *Culicoides flavipulcaris* Dzhafarov, 1964

Fruto del trabajo de vigilancia entomológica contra la LA en Cataluña, Ventura et al. (2005) encuentran dos nuevas citas para la península ibérica. En este trabajo se apunta por vez primera el hecho de una discriminación específica por técnicas de diagnóstico molecular. Las especies nuevas fueron:

- *Culicoides deltus* Edwards, 1939
- *Culicoides alazanicus* Dzhafarov, 1961

Goldarazena et al. (2008) detectan por primera vez *C. imicola* en el País Vasco, pero gracias a su estudio en relación a la LA en el norte de España, descubren tres especies desconocidas hasta el momento para la península:

- *Culicoides lupicaris* Downes & Kettle, 1952
- *Culicoides comosioculatus* Tokunaga, 1956
- *Culicoides stigma* (Meigen, 1818)

En Cataluña, Sarto i Monteys et al. (2009) descubren dos especies que, aunque citadas anteriormente en Portugal, no se habían encontrado en España, incrementando el número total a 70:

- *Culicoides derisor* Callot & Kremer, 1965
- *Culicoides furcillatus* Callot, Kremer & Paradis, 1962

Por otra parte, el trabajo desarrollado por González & Goldarazena (2011) en diversas localidades del País Vasco permite elevar a 75 este número. Este trabajo está recogido en un libro que recopila gran cantidad de material visual y aporta una guía práctica para su identificación y control, el primer trabajo con este formato sobre *Culicoides* en nuestro país. Las especies nuevas son:

- *Culicoides semimaculatus* Clastrier, 1958
- *Culicoides heliophilus* Edwards, 1921
- *Culicoides clastrieri* Callot, Kremer & Deduit, 1962
- *Culicoides paradisionensis* Boorman, 1988
- *Culicoides tauricus* Gutsevich, 1959

También nombran a *C. picturatus* y *C. comosioculatus* como primeras citas, pero Delécolle (2002) en el Catálogo de Dípteros de España ya había apuntado la primera y Goldarazena et al. (2008), la segunda.

En ese mismo año, en Cataluña, Talavera et al. (2011) encuentran cinco nuevas especies, siendo la primera especie el primer registro para Europa, la segunda y la tercera para la península, y la cuarta y quinta para España:

- *Culicoides yemenensis* (Boorman, 1989)
- *Culicoides coluzzii* Callot, Kremer & Bailly-Choumara, 1970
- *Culicoides sejfadinei* Dzhafarov, 1958
- *Culicoides pseudopallidus* Khalaf, 1961
- *Culicoides indistinctus* Khalaf, 1961

Estos autores proponen realizar una revisión de la sinonimia de *C. odiatus* y *C. indistinctus* Khalaf, 1961, propuesto por Remm (1981), por lo que ambas especies aparecen separadas por primera vez. También ponen en duda la sinonimia de *C. sahariensis* y *C. coluzzi*, propuesta por Boorman (1989) y Rawlings (1996), ya que sus estudios morfológicos y moleculares detectan diferencias entre estos individuos,

por lo que no están considerados aquí como una misma especie.

Estrada et al. (2011) obtienen a finales de ese mismo año la primera cita en la península ibérica de una especie de distribución reciente entre los países mediterráneos y cuya expansión a nivel español se ha confirmado recientemente (Sánchez-Murillo et al. 2012). Diversos autores han discutido si realmente se trata de *Culicoides jamaicensis* Edwards, 1922, habiéndose podido introducir en Europa 500 años atrás gracias a los viajes de Cristóbal Colón (Meiswinkel et al. 2004c), siendo esta nueva especie:

- *Culicoides paolae* Boorman, 1996

Romón et al. (2012) proponen tres especies nuevas para la península ibérica a esta lista, pero todas ellas ya habían sido nombradas anteriormente y no pueden incorporarse como tal a la actualización. La primera de ellas, *C. riethi*, había sido nombrado por de Prada & Gil Collado (1959) en Badajoz y recogido en anteriores actualizaciones y trabajos, tales como Gil Collado & Sahuquillo Herráiz (1983) y González & Goldarazena (2011), trabajo éste último que también recoge la primera cita de *C. semimaculatus* en el País Vasco, también considerada por Romón et al. (2012) erróneamente como nueva cita. Por último, también listan en esta categoría a *C. indistinctus*, pero los primeros en recogerla como una especie distinta a *C. odiatius* son Talavera et al. (2011), un año antes en Cataluña.

Con toda seguridad, estas imprecisiones a la hora de otorgarse nuevas citas en trabajos tan próximos en el tiempo, como es este caso o el de Sahuquillo Herráiz & Gil Collado (1982a) y Havelka (1982), son inherentes al proceso de evaluación y revisión de los trabajos científicos, el cual es sabido puede durar varios meses (en el mejor de los casos), tiempo más que suficiente para que otros autores expongan novedades que no hayan podido ser tenidas en cuenta en un principio. Por tanto y demás, es obvio que estas aportaciones pueden considerarse válidas al tener en cuenta el contexto temporal de cada una de ellas, si bien con la literatura en mano las autorías deben ser concedidas al trabajo publicado con más anterioridad.

En conclusión y a día de hoy, hay descritas en España 81 especies de *Culicoides*, repartidas en nueve subgéneros, un grupo misceláneo (subgénero indefinido) y un *nomen dubium* (Tabla 2), aunque es más que probable que este número se encuentre subestimado. Trabajos recientes como el de Ramilo et al. (2013), que encuentran una nueva especie perteneciente al subgénero *Culicoides* en Francia y Portugal que denominan *Culicoides paradoxalis* Ramilo & Delécolle, 2013 hacen especular que este número seguirá incrementándose según persevere el estudio de este género en nuestro país. Por su parte, el estudio realizado por Durán (2012) en zonas no ganaderas del interior de la península ibérica arroja algo de controversia sobre el número final de *Culicoides* descritos en España. Este autor describe para Castilla-La Mancha (CLM) la presencia de *C. odibilis* s.l., *C. sphagnumensis* s.l. y *C. similis* s.l., entre otras especies anteriormente ya descritas en el país. El hecho de que éstos se presenten como complejos específicos o *sensu lato* sin hacer referencia a las especies *sensu stricto* a las que respectivamente corresponden no hace posible poder añadirlos al catálogo, si bien un estudio más detallado de las mismas podría plantear nuevos e interesantes datos al respecto.

En relación a esto último, es importante destacar que el término “complejo” determina grupos de especies en los que las hembras presentan características morfológicas muy similares, por lo que es difícil su diferenciación y se hace necesario recurrir a técnicas moleculares (del Río 2012). Es por ello que debido a la existencia de estas especies crípticas se considera preciso desarrollar técnicas moleculares específicas que permitan esclarecer las dudas sobre las diferentes sinonimias aparentes, pues existen variaciones intraespecíficas importantes que añaden, más si cabe, gran complejidad al grupo. La asignatura pendiente que supone la correcta taxonomía de los *Culicoides* vectores incluidos en complejos específicos puede acometerse a través de una red de colaboración que abarque a todos los especialistas en ceratopogónidos a nivel Paleártico y Neártico (Meiswinkel et al. 2004d).

Tabla 2. Listado de especies de *Culicoides* presentes en España, agrupado por subgéneros y por orden alfabético.

SUBGÉNERO	AUTORES DE LAS PRIMERAS CITAS PARA ESPAÑA
Avaritia Fox, 1955	
<i>C. chiopterus</i> (Meigen, 1830)	Anónimo (1992)
<i>C. dewulfi</i> Goethebuer, 1936	Rawlings (1996)
<i>C. imicola</i> Kieffer, 1913	Mellor et al. (1983)
<i>C. montanus</i> Shakirzjanova, 1962	Delécolle (2002)
<i>C. obsoletus</i> (Meigen, 1818)	Strobl (1906)
<i>C. scoticus</i> Downes & Kettle, 1952	Ortega et al. (1999)
Beltranmyia Vargas, 1953	
<i>C. brevipronotus</i> Smatov & Isimbekov, 1971	Delécolle et al. (1997)
<i>C. circumscriptus</i> Kieffer, 1918	De Prada & Gil Collado (1959)
Culicoides Latreille, 1809	
<i>C. almeidae</i> Cambournac, 1970	Gil Collado & Sahuquillo Herráiz (1983)
<i>C. deltus</i> Edwards, 1939	Ventura et al. (2005)
<i>C. fagineus</i> Edwards, 1939	Sánchez-Covisa et al. (1979)
<i>C. flavipulicaris</i> Dzhafarov, 1964	Sarto i Monteys & Saiz-Ardanaz (2003)
<i>C. impunctatus</i> Goethebuer, 1920	Prada & Gil Collado (1959)
<i>C. lupicaris</i> Downes & Kettle, 1952	Goldarazena et al. (2008)
<i>C. newsteadi</i> Austen, 1921	Sahuquillo Herráiz & Gil Collado (1982a)
<i>C. pulicaris</i> (Linnaeus, 1758)	Strobl (1900)
<i>C. punctatus</i> (Meigen, 1818)	Havelka (1982)
<i>C. subfagineus</i> Delécolle & Ortega, 1999	Delécolle & Ortega (1998)
Monoculicoides Khalaf, 1954	
<i>C. helveticus</i> Callot, Kremer & Deduit, 1962	Anónimo (1992)
<i>C. nubeculosus</i> (Meigen, 1830)	De Prada & Gil Collado (1959)
<i>C. parroti</i> Kieffer, 1922	De Prada & Gil Collado (1959)
<i>C. puncticollis</i> (Becker, 1903)	Strobl (1900)
<i>C. riethi</i> Kieffer, 1914	De Prada & Gil Collado (1959)
<i>C. stigma</i> (Meigen, 1818)	Goldarazena et al. (2008)
Oecacta Poey, 1853	
<i>C. alazanicus</i> Dzhafarov, 1961	Ventura et al. (2005)
<i>C. begueti</i> Clastrier, 1957	Anónimo (1992)
<i>C. brunnicans</i> Edwards, 1939	Mellor et al. (1983)
<i>C. cataneii</i> Clastrier, 1957	Callot et al. (1975)
<i>C. clastrieri</i> Callot, Kremer & Deduit, 1962	González & Goldarazena (2011)
<i>C. comosioculatus</i> Tokunaga, 1956	Goldarazena et al. (2008)
<i>C. derisor</i> Callot & Kremer, 1965	Sarto i Monteys et al. (2009)
<i>C. duddingstoni</i> Kettle & Lawson, 1955	Gil Collado & Sahuquillo Herráiz (1983)
<i>C. dzhafarovi</i> Remm, 1967	Delécolle (2002)
<i>C. festivipennis</i> Kieffer, 1914	De Prada & Gil Collado (1959)
<i>C. furcillatus</i> Callot, Kremer & Paradis, 1962	Sarto i Monteys et al. (2009)
<i>C. gejelensis</i> Dzhafarov, 1964	Mellor et al. (1983)
<i>C. griseidorsum</i> Kieffer, 1818	Mellor et al. (1983)
<i>C. haranti</i> Rioux, Descous & Pesch, 1959	Sánchez-Covisa et al. (1979)
<i>C. heliophilus</i> Edwards, 1921	González & Goldarazena (2011)
<i>C. heteroclitus</i> Kremer & Callot, 1965	Mellor et al. (1983)
<i>C. jumineri</i> Callot & Kremer, 1969	Callot et al. (1975)
<i>C. kibunensis</i> Tokunaga, 1937	Sahuquillo Herráiz & Gil Collado (1982a)
<i>C. kurensis</i> Dzhafarov, 1960	Mellor et al. (1983)
<i>C. longipennis</i> Khalaf, 1957	Havelka (1982)
<i>C. malevillei</i> Kremer & Coluzzi, 1971	Delécolle (2002)
<i>C. maritimus</i> Kieffer, 1924	Callot et al. (1975)
<i>C. paradisionensis</i> Boorman, 1988	González & Goldarazena (2011)
<i>C. pictipennis</i> Staeger, 1839	De Prada & Gil Collado (1959)
<i>C. poperinghensis</i> Goethebuer, 1953	Anónimo (1992)
<i>C. pseudoheliophilus</i> Callot & Kremer, 1961	Delécolle (2002)
<i>C. pseudopallidus</i> Khalaf, 1961	Talavera et al. (2011)
<i>C. santonicus</i> Callot, Kremer, Rault & Bach, 1966	Delécolle (2002)
<i>C. semimaculatus</i> Clastrier, 1958	González & Goldarazena (2011)
<i>C. shaklawensis</i> Khalaf, 1957	Mellor et al. (1983)

<i>C. simulator</i> Edwards, 1939	Delécolle (2002)
<i>C. submaritimus</i> Dzhafarov, 1962	Delécolle (2002)
<i>C. truncorum</i> Edwards, 1939	Sahuquillo Herráiz & Gil Collado (1982a)
<i>C. univittatus</i> Vimmer, 1932	Anónimo (1992)
<i>C. vexans</i> Staeger, 1839	Sahuquillo Herráiz & Gil Collado (1982a)
<i>C. vidourensis</i> Callot, Kremer, Molet & Bach, 1968	Mellor et al. (1983)
Pontoculicoides Remm, 1968	
<i>C. saevus</i> Kieffer, 1922	Mellor et al. (1983)
<i>C. seiffadinei</i> Dzhafarov, 1958	Talavera et al. (2011)
<i>C. tauricus</i> Gutsevich, 1959	González & Goldarazena (2011)
Silvaticulicoides Glukhova, 1972	
<i>C. achrayi</i> Kettle & Lawson, 1955	Capela et al. (1992)
<i>C. fascipennis</i> (Staeger, 1839)	De Prada & Gil Collado (1959)
<i>C. pallidicornis</i> Kieffer, 1919	Sarto i Monteys & Saiz-Ardanaz (2003)
<i>C. picturatus</i> Kremer & Deduit, 1961	Delécolle (2002)
<i>C. subfasciipennis</i> Kieffer, 1919	Sahuquillo Herráiz & Gil Collado (1982a)
Synhelea Kieffer, 1925	
<i>C. accraensis</i> Carter, Ingram & Macfie, 1920	Sahuquillo Herráiz & Gil Collado (1982a)
<i>C. coluzzii</i> Callot, Kremer & Bailly-Choumara, 1970	Talavera et al. (2011)
<i>C. corsicus</i> Kremer, Leberre & Beaucournu-Saguez, 1971	Gil Collado & Sahuquillo Herráiz (1983)
<i>C. sahariensis</i> Kieffer, 1923	Sahuquillo Herráiz & Gil Collado (1982b)
<i>C. yemenensis</i> (Boorman, 1989)	Talavera et al. (2011)
Wirthomyia Vargas, 1973	
<i>C. minutissimus</i> (Zetterstedt, 1855)	Sahuquillo Herráiz & Gil Collado (1982a)
<i>C. segnis</i> Campbell & Clinton, 1959	Gil Collado & Sahuquillo Herráiz (1983)
Indefinido	
<i>C. bahrainensis</i> Boorman, 1989	Ortega (1993)
<i>C. marclei</i> Callot, Kremer & Basset, 1968	Ortega (1993)
<i>C. odiatus</i> Austen, 1921	Mellor et al. (1983)
<i>C. paolae</i> Boorman, 1996	Estrada et al. (2011)
Nomen dubium	
<i>C. analis</i> Santos Abreu, 1918	Borkent (1997)

El advenimiento de las técnicas de amplificación de ADN y los métodos de secuenciación automatizada han facilitado la disponibilidad de la aplicación de secuencias nucleotídicas en los estudios filogenéticos. Diferentes procedimientos moleculares han sido desarrolladas en este sentido utilizando técnicas de PCR para el estudio de marcadores mitocondriales (Nolan et al. 2007) y de ADN ribosómico (Gomulsky et al. 2006) en *Culicoides*. El desarrollo de la técnica PCR multiplex para la identificación inequívoca de especies crípticas utilizando regiones de ADN mitocondrial marcador genético, concretamente del COI, es ya una realidad (Lehman et al. 2012), tratándose de una técnica versátil, rápida y relativamente económica. No obstante, se ha demostrado que el potencial de estas herramientas moleculares necesita estar íntimamente vinculado a un profundo conocimiento anatómico-morfológico de los *Culicoides*, con tal de poder interpretar correctamente toda la información obtenida (Pagès 2010).

1.5.4. IMPORTANCIA MÉDICO-VETERINARIA

Los *Culicoides* son insectos frecuentemente considerados como plaga. Esta circunstancia deriva de las grandes molestias generadas a animales de granja, domésticos y silvestres, pudiendo llegar a producir también graves perjuicios al ser humano, producto de su picadura. No obstante, es esencial considerar principalmente el papel que estos insectos desempeñan como vectores de agentes patógenos, de naturaleza parasitaria pero sobretodo viral, originando daños indirectos de enorme importancia médica y veterinaria. Protozoos sanguíneos transmitidos por estos dípteros causan enfermedades en aves y otros vertebrados y ciertos nematodos producen mansonellosis en humanos y oncocercosis en animales domésticos y salvajes. Entre las enfermedades virales más importantes consta la fiebre de Oro-

pouche en humanos, y la LA o la enfermedad epizoótica hemorrágica (EEH) en rumiantes. Las pérdidas económicas que se derivan de los daños directos e indirectos suponen un lastre monetario de grandes proporciones por lo que el objetivo último de cualquier programa de control debe ser desarrollar estrategias incluidas dentro del manejo integrado de plagas que permitan reducir las poblaciones por debajo del nivel de daño económico.

1.5.4.1. DAÑOS DIRECTOS

Las picaduras, que muchas veces se pasan por alto al no observarse el agente causal debido a las pequeñas dimensiones de estos dípteros, pueden ocasionar reacciones inmediatas o tardías. Dependiendo del grado de sensibilidad de las personas a los componentes de la saliva pueden producirse cuadros que van desde un leve prurito a dermatitis alérgica, pápulas, pústulas producto de sobreinfección por rascado o reacciones más severas como los eczemas dérmicos, descamación y cicatrices con alteración en la pigmentación de la piel (Sherlock & Guitton 1965, Kettle 1995, Fernández-Rubio et al. 2014). Se han constatado incluso cuadros asmáticos típicos en personas sin antecedentes alérgicos tras picaduras producidas por un elevado número de *Culicoides* en Latinoamérica (Ronderos et al. 2003). En la costa litoral de Australia, especialmente en las orillas templadas, también se han descrito problemas causados por tres grupos de especies involucradas en picaduras al hombre: *C. ornatus*, *Culicoides immaculatus* Lee & Reye, 1953 y *Culicoides molestus* (Skuse, 1889) (Reye 1964).

Casos similares acontecen en muchos otros lugares del planeta, pero el mejor ejemplo de picador nocivo lo encontramos en la especie *C. furens*, que cría en pantanos salinos y hábitats similares a lo largo de las costas del Atlántico y golfo de México, desde Massachusetts hasta Brasil, a través de las Indias Occidentales y a lo largo de las costas del Pacífico, desde México hasta Ecuador (Takken & Knols 2010). Repetidas veces se ha referido que pican furiosamente, en especial en la región Caribe y Brasil, en Sao Paulo y en la ciudad de Salvador (estado de Bahía), donde se registraron en el término de un año 211 casos con graves reacciones en la piel causadas por las picaduras de *Culicoides paraensis* (Goeldi, 1905), con una aparente mayor incidencia en las mujeres y en la población joven (Sherlock & Guitton 1965, Takken & Knols 2010). En Nigeria, se estudió la percepción de un grupo de personas respecto a la molestia ocasionada por *C. fulvithorax*, encontrando que el 86,5% ($n=854$) había sufrido reacciones cutáneas, como inflamación y prurito a causa de las picaduras de esta especie (Agbodale et al. 2005).

Algunas especies constituyen un serio problema económico, por ejemplo en regiones costeras de verano, particularmente cerca de zonas de agua dulce, donde pueden ser tan molestas que ahuyentan a los campistas y pescadores, causando en definitiva un grave perjuicio en términos de reducción de turismo y actividades al aire libre. En Europa, buen ejemplo de ello son los casos en la costa oeste de Escocia, donde el desmesurado incremento estacional de la población de *C. impunctatus* (conocido aquí como el jején de las Tierras Altas) es responsable de entre el 70% y el 95% de los ataques a humanos (Blackwell et al. 2003), provocando perturbaciones no sólo en el desarrollo de la industria al aire libre sino también en la agricultura y la actividad forestal (Campbell & Pelham-Clinton 1960, Mands et al. 2004, Carpenter et al. 2006). Otra especie Paleártica, *C. pulicaris*, también interfiere seriamente con las operaciones de los agricultores cerca de las áreas donde se reproduce el díptero, adquiriendo sus poblaciones proporciones de plaga por la reducción en la calidad de vida de las personas (Harwood & James 1987).

En el resto del mundo las molestias causadas por las picaduras de *Culicoides* a seres humanos son bien conocidas desde hace mucho tiempo. En el Sudeste Asiático se han notificado casos de esta incómoda antropofilia en Indonesia, Filipinas, India y Laos (Wirth & Hubert 1989). En Sudáfrica, *Culicoides leucostictus* (Kieffer, 1911) y *Culicoides rhizophorensis* Khamala & Kettle, 1971 se han citado picando en huma-

nos, aunque dada la ornitofilia del primero se piensa que en este caso puede atacar a las personas de manera oportunista (Nevill & Nevill 1995).

A nivel mundial, sobre todo équidos y en menor medida óvidos se ven afectados por la picazón dulce, la dermatitis recurrente de verano (SSRD), hipersensibilidad a *Culicoides*, sarna de verano o dermatitis alérgica equina, todos ellos nombres por los que se conoce esta enfermedad recurrente, crónica y dérmica que tiene lugar en el verano, causada por la picadura de *Culicoides* (González & Goldarazena 2011). Clínicamente se observa como una dermatitis que afecta a la región de la cruz o “withers”, crin, cola y orejas, aunque el lomo, la línea media ventral y otras áreas del cuerpo pueden verse afectadas.

La respuesta del tejido dérmico se debe principalmente a los fluidos salivares introducidos en la herida mientras el mosquito está alimentándose. Esta saliva, al igual que la de otros muchos hematófagos, posee componentes anticoagulantes y vasodilatadores (Pérez de León & Tabachnick 1996). Recientemente, una amplia gama de genes codificantes para proteínas salivales fueron caracterizados a partir de *Culicoides sonorensis* Wirth & Jones, 1957 y se identificaron varias proteínas implicadas en funciones tales como la hemostasis, la unión de feromonas y la digestión (Campbell et al. 2005). Caballos no sensibilizados usualmente reaccionan a las picaduras desarrollando una pequeña pápula sin incomodidad aparente. En cambio, los sensibilizados reaccionan de forma más severa, produciéndose inflamación local y prurito, lo que produce irritabilidad, rascado, heridas abiertas e infecciones secundarias, produciéndose incluso casos severos que requieren no solo de asistencia veterinaria sino en ocasiones de eutanasia (Anderson et al. 1988). Casos acontecidos en Inglaterra son un claro ejemplo de ello, donde *C. pulicaris* está directamente vinculado con la enfermedad en caballos (Mellor & McCraig 1974) y *C. obsoletus s.l.* con la dermatitis de las ovejas (Yeruham et al. 1993). Mediante pruebas de inoculación de saliva en caballos se ha comprobado que otros dípteros hematófagos producen reacciones dérmicas parecidas, aunque nunca muestran una patogenia tan manifiesta como la causada por los *Culicoides* (Quinn et al. 1983).

1.5.4.2. DAÑOS INDIRECTOS

Los *Culicoides* pueden actuar como vectores en la transmisión de protozoos, nematodos y virus que producen enfermedad en los humanos y los animales domésticos y salvajes, especialmente mamíferos ungulados (Mullen 2009). A lo largo de la última década han tenido un papel muy importante en la epidemiología de la mayor epizootia de LA jamás detectada en Europa y han obligado a vacunar a millones de cabezas de ganado para evitar las devastadoras consecuencias que esta enfermedad es capaz de provocar.

En el ámbito de la salud pública, las únicas enfermedades conocidas transmitidas por los *Culicoides* al ser humano son la mansonellosis, causada por filarias del género *Mansonella* en América y África, y el virus de Oropouche (VORO) en Centro y Sudamérica, ambas circunscritas a la región tropical y subtropical.

A nivel mundial, es en el campo de la sanidad animal donde reside la mayor repercusión de los *Culicoides* en relación a la transmisión de enfermedades. Los parásitos han sido, son y seguirán siendo causantes de graves pérdidas económicas en las explotaciones pecuarias alrededor del mundo, a pesar de las fuertes medidas de tipo preventivo y curativo que se ejecutan para su control. Esto se debe primordialmente a que los parásitos, por lo general, son causantes de una gran morbilidad que en la mayoría de veces el productor no mide debido a la baja mortalidad. Entre estos agentes de enfermedades transmitidos por *Culicoides* se encuentran algunos protozoos de aves y nematodos que afectan a equinos. Sin embargo, el mayor impacto de los *Culicoides* en el ámbito veterinario se centra en la transmisión de virosis, las cuales originan consecuencias negativas de grandes proporciones a nivel sanitario pero también económico.

La actividad ganadera aporta en España en torno al 40% de la producción final agraria, lo que indica su gran importancia económica, social y ambiental (MARM 2008). Las enfermedades del ganado presentan dos tipos de problemas para los seres humanos: socioeconómicos y de salud (Fig. 6).



Figura 6. Efectos de las enfermedades animales en el bienestar de los seres humanos, adaptado de FAO (2009).

Desde el punto de vista de los productores, las enfermedades pecuarias son fundamentalmente un problema de tipo económico. Las patologías de afección ganadera reducen la producción y la productividad, perturban el comercio, las economías locales y regionales y exacerban la pobreza. En el ámbito biológico, los patógenos compiten por el potencial productivo de los animales y reducen la proporción que puede ser empleada para usos humanos. Un animal enfermo produce menos carne, menos leche y menos huevos, proporciona menos potencia de tiro y unos alimentos y fibras de peor calidad. En términos económicos disminuye la producción, se incrementan los costes y caen los beneficios (FAO 2009).

Uno de los ejemplos más notorios y próximos en el tiempo es el de la incidencia de los brotes de PEA en España, cuyos costos estimados ascendieron a 20 millones de USD durante las epidemias de 1967, 1987 y 1988-1990 (Mellor & Boorman 1995). Una referencia más actual es la enfermedad de la LA, la cual ha acaparado en muchas regiones españolas gran parte de los recursos económicos de sanidad animal en su lucha, control y erradicación, recursos gracias a los cuales actualmente se encuentra en un avanzado nivel de control. El mayor desembolso realizado en el control de la enfermedad ha sido el coste que ha tenido la aplicación del programa de vacunación, efectuado con respecto a los serotipos circulantes en el territorio peninsular. Por poner un ejemplo, la inversión total en Extremadura ha sido superior a los 36 millones de €, con un importe mayor en los años 2008 y 2009, debido a la primer vacunación de los serotipo 1 y 8, respectivamente, que obligó a realizar dos actuaciones en el 100% de los animales (Sanz et al. 2012). Las infecciones producidas por el VLA son tremendamente costosas por varios motivos (del Río 2012), entre los que destacan los costes asociados a síntomas clínicos en los animales, sacrificio de los animales infectados (en España supusieron un coste cercano a los 500.000 € en 2010), vigilancia (3,5 millones de € en 2010) (RASVE 2012), la ya mencionada vacunación (>100

millones de € en 2008 en España) y la pérdida de comercio debido a las barreras interpuestas para los movimientos internacionales de animales y sus productos (incluyendo semen y embriones) (Holbrook et al. 1996).

Estas implicaciones económicas, derivadas fundamentalmente de las medidas de erradicación, se hacen más patentes cuando en el ciclo epidemiológico entran las especies salvajes, dada la dificultad para el acceso y manejo de estos animales (Caron et al. 2013, Arenas-Montes et al. 2013).

1.5.4.2.1. TRANSMISIÓN DE PARÁSITOS

1.5.4.2.1.1. PROTOZOOSIS

Los *Culicoides* son vectores de protozoos parásitos sanguíneos de reptiles, aves y mamíferos. Estos protozoos, también llamados haemosporidios o gimnesporidios (Sporozoa: Haemosporida), son un grupo de protistas heteroxenos ampliamente distribuidos en la naturaleza que requieren de la intervención de dípteros hematófagos como vectores (Valkiūnas et al. 2005). Tres son los géneros transmitidos por *Culicoides*: *Haemoproteus* sp., *Hepatozoon* sp. y *Leucocytozoon* sp.

El ciclo de transmisión de las hemosporeidiosis mediadas por *Culicoides* se inicia cuando el insecto consume la sangre de su hospedador e ingiere los gametocitos parásitos, formas que posteriormente se desarrollarán en el tubo digestivo del vector en microgametos (♂) y macrogametos (♀), dando lugar a la reproducción sexual del parásito. La unión de estos gametos formará el cigoto, que se diferenciará en un oocineto y, tras penetrar el tubo digestivo del vector, se dividirá mediante reproducción asexual (esporogonia) dando lugar a los esporozoitos. Estas últimas fases representan las formas infectivas del parásito que migrarán a las glándulas salivares del vector para introducirse en un nuevo hospedador vertebrado con la picadura del insecto. Posteriormente y ya en los tejidos internos del hospedador, el parásito desarrolla una fase de reproducción asexual donde los merozoitos resultantes invadirán los eritrocitos (glóbulos rojos) del torrente circulatorio. Allí los parásitos continuarán desarrollándose en forma de merontes (esquizontes) o de gametocitos (precursores de gametos), los cuales podrán infectar nuevos *Culicoides* que se alimenten del hospedador, cerrando así el ciclo de transmisión (Martínez de la Puente 2010).

1.5.4.2.1.1.1. HAEMOPROTEOSIS

Infección parasitaria por protozoos del género *Haemoproteus* Kruse, 1890 (Haemosporida, Haemoproteidae), transmitidos por insectos del género *Culicoides*, hipoboscidos (Diptera, Hippoboscidae) y tábanos (Diptera, Tabanidae) (Valkiūnas 2005). Estos haemosporidios afectan principalmente a aves (Fallis & Benet 1961), aunque también reptiles y anfibios, causando en la mayoría de las ocasiones poco o ningún daño aparente a sus hospedadores (Garvin & Greiner 2003).

1.5.4.2.1.1.2. INFECCIÓN POR HEPATOCYSTIS

Infección parasitaria por protozoos del género *Hepatozoon* Miller, 1908 (Haemosporida, Plasmodiidae). Estos hemoparásitos son transmitidos únicamente por *Culicoides* y parasitan primates, murciélagos, hipopótamos y ardillas en el Viejo Mundo, siendo los dos primeros grupos los más comúnmente afectados (Garnham et al. 1961). Aunque la infección por *Hepatozoon* normalmente no causa fiebre, puede causar anemia en el hospedador vertebrado.

1.5.4.2.1.1.3. LEUCOCITOZOONOSIS

Infección parasitaria de aves transmitida por protozoos del género *Leucocytozoon* Ziemann, 1898 (Achromatorida, Leucocytozoidae). A nivel mundial han sido incriminados en esta transmisión algunas especies miembros de la familia Simuliidae, específicamente los géneros *Simulium*, *Prosimulium*, *Cnephia* y *Twinia*, a excepción de *Leucocytozoon caulleryi* Mathis & Leger, 1909 que es transmitido por *Culicoides arakawae* (Arakawa, 1910) (Fallis & Desser 1977). Esta especie causa daño significativo en la industria avícola de pollos de Japón y otros países del Sudeste Asiático, donde se conoce como leucocytozoonosis aviar o enfermedad hemorrágica de Bangkok (Akiba 1960).

1.5.4.2.1.2. NEMATODOSIS

Los *Culicoides* son vectores de algunos nematodos parásitos al ser humano y los animales. Estos vermes pseudocelomados, de aspecto alargado y cilíndrico, también son conocidos como filarias (Rhabditea: Spirurida) y presentan un ciclo biológico heteroxeno, teniendo por hospedador intermediario un artrópodo hematófago, entre los que también se encuentran algunos de las familias Culicidae, Psychodidae o Tabanidae. Los géneros que pueden transmitir los *Culicoides* son *Mansonella* sp. al ser humano y *Onchocerca* sp. a mamíferos ungulados.

El ciclo de transmisión de las filariosis se inicia cuando el insecto consume sangre de un hospedador definitivo e ingiere las microfilarias que circulan por la sangre periférica. Dentro del insecto, estas microfilarias se dirigen de la luz del estómago a los músculos torácicos, donde estos vermes crecen y metamorfosean, de inmóviles se vuelven móviles y en dos semanas aproximadamente se dirigen, por debajo de la envoltura de la probóscide del díptero, hacia afuera. Cuando el díptero realiza otra toma de sangre, se introducen en la herida puntiforme efectuada en la piel o sus inmediaciones, penetrando a través de la dermis en el hospedador definitivo. Estas larvas en fase infectiva se dirigen a determinadas localizaciones donde los gusanos adultos eventualmente madurarán. Los del sexo femenino, en ciertas localizaciones del cuerpo humano dan lugar a nuevos embriones o microfilarias, las cuales de modo constante o periódico emigran hacia los vasos sanguíneos periféricos donde podrán infectar nuevos dípteros que se alimenten del hospedador, cerrando así el ciclo de transmisión. El periodo de incubación depende de cada especie, pero suele ser de un año aproximadamente, desde que las hembras de esta nueva generación producen una nueva progenie de microfilarias (Sasa 1976).

1.5.4.2.1.2.1. MANSONELLOSIS

Filariasis producida por los parásitos del género *Mansonella* (Nematoda, Onchocercidae) (sin. *Tetrapeptonema*). La producida por *Mansonella ozzardi* (Manson, 1897) se presenta estrictamente en el continente americano, citándose en Brasil, Venezuela, Colombia, Argentina, Guyana, Guayana Francesa, Panamá, Guatemala, península de Yucatán y las Islas de India Occidental, donde afecta a personas principalmente autóctonas que habitan áreas selváticas calurosas (Medeiros & Py-Daniel 2004). La transmisión se hace a través de insectos hematófagos de los géneros *Culicoides* y *Simulium*. Las filarias viven libres en las cavidades abdominal y torácica y las microfilarias circulan en sangre periférica sin periodicidad, habiéndose hallado también en biopsia de piel. Aunque se considera poco patógeno para el ser humano, puede causar fiebre, cefalea, linfadenitis y exantemas cutáneos eritematosos (Bartolini et al. 1999). También las extremidades pueden experimentar sensación de frío por vasoconstricción debida a una supuesta toxina de las microfilarias. Las especies de *Culicoides* implicadas son *C. furens*, *C. paraensis*, *Culicoides barbosai* Wirth & Blanton, 1956 y *Culicoides phlebotomus* (Williston, 1896) (Nathan 1981, Lowrie & Raccurt 1984).

En África la mansonellosis es producida por *Mansonella perstans* (Manson, 1891) y *Mansonella streptocerca* (Macfie & Corson, 1922) (anteriormente *Dipetalonema streptocerca*). Estas microfilarias se encuentran en la sangre periférica y en las capas superficiales de la piel, respectivamente (Ash & Orihel 2007). Ambas son transmitidas por *Culicoides austeni* Carter, Ingram & Macfie, 1920 y *Culicoides grahami* Austen, 1909 y también por *Culicoides inornatipennis* Carter, Ingram & Macfie 1920 la primera de ellas (Udoitung et al. 2007). Al igual que las americanas, éstas tampoco producen una patología específica, por lo que la gran mayoría de los infestados son asintomáticos, aunque pueden ocurrir reacciones de tipo alérgico.

1.5.4.2.1.2.2. ONCOCERCOSIS

La oncocercosis equina está causada por *Onchocerca cervicalis* Raillet & Henry, 1910, un nematodo cosmopolita transmitido exclusivamente por *Culicoides* (Steward 1933). Los équidos (caballos, mulas y asnos) son su único hospedador y en países como Australia o EE. UU. causa dermatitis u oncocercosis cutánea equina. Las filarias se localizan en el tejido conjuntivo en la zona del ligamento, principalmente de la nuca pero también en otras localizaciones como el cuello y entre los hombros, causando una dermatitis pruriginosa, alopecia, despigmentación, descamación y formación de pápulas ulcerosas, con edemas en la línea media ventral, anorexia, fiebre, queratitis, blefaritis y una considerable disminución del rendimiento en el trabajo (Anderson 1992). El diagnóstico se realiza mediante la detección de microfilarias por biopsia en piel y una vez tratado, el animal responde favorablemente y se restablece en pocas semanas (Mellor 1974).

Existen otras nematodosis transmitidas por *Culicoides* que infestan hospedadores bovinos y equinos. *Onchocerca reticulata* Diesing, 1841 es otro parásito cosmopolita que se aloja en los ligamentos suspensorios y en los tendones del caballo, lo que procura molestias enormes, provocando cojeras, hinchazones y eventualmente nódulos originados por calcificaciones provocadas por filarias muertas. Las microfiliarias pueden invadir la córnea y el iris, irritándolo, provocando su destrucción paulatina hasta llegar a la ceguera (Cello 1971). *Onchocerca gibsoni* (Cleland & Johnston, 1910), distribuida en Australia, Sudeste Asiático y África Austral, y *Onchocerca gutturosa* Neumann, 1910 en Europa, afectan al ganado vacuno, aunque se consideran no patogénicas (Anderson 1992).

1.5.4.2.2. TRANSMISIÓN DE ARBOVIRUS

Los arbovirus son virus ARN transmitidos usualmente a vertebrados por artrópodos. Reciben este nombre por el acrónimo derivado del inglés "arthropod-borne virus", traducido literalmente como "virus llevados por artrópodos". Los arbovirus se multiplican tanto en el hospedador vertebrado como en el vector, por tanto, abarcan únicamente los virus transmitidos biológicamente.

La presencia de estos arbovirus es un factor importante tanto en la introducción de enfermedades emergentes como en la transmisión de enfermedades poco usuales en nuestra área geográfica. Alrededor del mundo se han aislado más de 75 arbovirus diferentes en *Culicoides*, la mayoría de los cuales pertenecen a las familias Bunyaviridae (20), Reoviridae (19) y Rabdoviridae (11) (Mellor et al. 2000, Meiswinkel et al. 2004b). Además, el 45% de estos virus parecen ser exclusivos de estos dípteros, ya que nunca se han encontrado en otro grupo de artrópodos (Pagés 2010).

El ciclo de transmisión de las arbovirosis se inicia cuando una hembra adulta no infectada se alimenta de un hospedador virémico e ingiere sangre o líquidos hísticos con suficientes partículas víricas como para infectar al vector. La especificidad en la transmisión de virus por parte de estos artrópodos es debida a unos receptores específicos que disponen en la pared de su intestino medio, el cual hace

las funciones de estómago. En contacto con las partículas víricas ingeridas, estos receptores activan el proceso de fagocitación permitiendo el paso de esta primera barrera, favoreciendo su multiplicación activa a ese nivel y su posterior diseminación a través de la hemolinfa a otros órganos y células hasta que llegar a las glándulas salivales, donde se produce la replicación viral y se almacena para ser liberado a los conductos salivales junto con la saliva en las posteriores ingestas de sangre, infectando nuevos hospedadores siempre que estos sean susceptibles a la enfermedad (Mellor 2004). Después de un periodo de latencia, que variará en función del virus, las condiciones ambientales y la especie, el nuevo hospedador recién infectado desarrollará una viremia suficientemente alta para poder infectar nuevos dípteros que se alimenten de él, cerrando así el ciclo de transmisión (Pagés 2010). A pesar de su desarrollo en otros órganos internos y a diferencia de otros dípteros, en los *Culicoides* los virus no llegan a pasar al ovario. Esto significa que *a priori* no hay posibilidad de transmisión transovárica, por tanto para que una hembra se infecte debe haber ingerido indefectiblemente sangre de un animal virémico (Lucientes 2008). Esta transmisión es biológica propagativa, ya que el virus no sufre cambios morfológicos en el vector, solo se multiplica.

En cualquier sistema vector-arbovirus se presentan una serie de barreras a la infección, la presencia o ausencia de las cuales determina parcialmente la competencia vectorial del artrópodo. Han sido demostradas varias barreras a la infección en el vector: en el intestino medio, en las glándulas salivales y a nivel de los ovarios (del Río 2012). Dichas barreras pueden variar si se produce un cambio en factores externos, como en el caso de *C. nubeculosus*, especie común en Europa que se considera incapaz de transmitir el VLA debido a la Barrera a la Infección del Intestino Medio (MIB). Sin embargo, cuando las larvas de esta especie se crían a distintas temperaturas, el virus se replica a un alto título en los adultos infectados (Wittmann 2000).

1.5.4.2.2.1. BUNYAVIRIDAE

Es la familia más grande de virus de vertebrados. Son virus de 80-120 nm de diámetro, con una nucleocápside helicoidal rodeada por una envoltura, cuyo genoma consiste en tres segmentos ARN de cadena sencilla y polaridad negativa (Elliot 1990).

1.5.4.2.2.1.1. FIEBRE DE OROPOUCHE

La fiebre de Oropouche es una zoonosis producida por el VORO, un bunyavirus miembro del género *Orthobunyavirus*, del grupo Simbu, familia Bunyaviridae, transmitido por la picadura de *C. paraensis* (Pinheiro et al. 1981). La enfermedad produce en personas un cuadro similar al dengue y es una de las virosis más importantes de Sudamérica y América Central, causando epidemias y miles de casos clínicos en Brasil, Panamá y Perú (Watts et al. 1997).

Tiene un periodo de incubación de 4-8 días, con rango de 3-12 días. El inicio es súbito, generalmente con fiebre, cefalea, artralgia, mialgias, escalofríos, y a veces náuseas y vómitos persistentes hasta 5-7 días. Ocasionalmente puede presentarse meningoencefalitis y en algunos pacientes la convalecencia puede demorar semanas (Heyman 2005). En animales, el VORO ha sido aislado únicamente del perezoso de tres dedos (*Bradypus tridactylus*) en Brasil (Pinheiro et al. 1981).

1.5.4.2.2.1.2. ENFERMEDAD DE AKABANE

La enfermedad de Akabane es viral de carácter infeccioso no contagioso causada por el virus Akabane (VA), un bunyavirus del género *Orthobunyavirus* y del serogrupo Simbu. Las infecciones sintomáticas

se observaron sólo en ganado bovino, ovejas y cabras. En los adultos, las infecciones que pasan desapercibidas, en meses posteriores pueden provocar abortos, mortinatos y anomalías congénitas en los neonatos, los más afectados mueren o deben ser eutanasiados (Matumoto & Inaba 1980).

Algunas cepas del VA pueden causar brotes de encefalomielitis en terneros y ganado bovino adulto. El virus se transmite por *Culicoides* y también por mosquitos culícidos. En Japón, el vector principal es *Culicoides oxystoma* Kieffer, 1910. *Culicoides brevitarsis* Kieffer, 1917 parece ser el vector principal en Australia, pero el virus también se ha encontrado en *Culicoides wadai* (Kitaoka, 1980), *Culicoides milnei* Austen, 1909 y *C. imicola*, las cuales pueden transmitir VA en África (Spickler et al. 2010).

No se han informado de infecciones por VA en humanos.

1.5.4.2.2.1.3. VIRUS SCHMALLEMBERG

El VSB es un bunyavirus del género *Orthobunyavirus* y del serogrupo Simbu. La infección por VSB afecta a los rumiantes con una manifestación de signos clínicos que varía según las especies: los bovinos adultos han mostrado formas leves o agudas de enfermedad durante la temporada de actividad de los vectores mientras que las malformaciones congénitas han afectado a más especies de rumiantes (hasta la fecha: bovinos, ovinos, caprinos y bisontes). Algunas granjas lecheras de ganado ovino y bovino también han notificado diarrea (Hoffmann et al. 2012).

El VSB fue detectado por vez primera en noviembre de 2011 en Alemania y ya en diciembre de ese mismo año se notificaron malformaciones congénitas en corderos recién nacidos en Holanda, donde el virus se detectó y aisló del tejido cerebral. Hasta mayo de 2012 Holanda, Bélgica, Alemania, Reino Unido, Francia, Luxemburgo, España e Italia habían notificado partos de fetos muertos y malformaciones congénitas con resultados positivos a PCR. La enfermedad se transmite inicialmente a los animales por varias especies de insectos del género *Culicoides*, siendo los del complejo *Obsoletus* los vectores naturales del virus, pero también verticalmente *in utero* (Rasmusen et al. 2012, Lehmann et al. 2012).

No se han informado de infecciones por VSB en humanos.

1.5.4.2.2.2. REOVIRIDAE.

Los reovirus son virus desnudos con ARN de doble cadena (60-80 nm de diámetro), lineal y segmentado con una cápside icosaédrica envuelta que infectan a vertebrados, invertebrados, plantas superiores, hongos y bacterias (Gould & Hyatt 1994).

1.5.4.2.2.2.1. PESTE EQUINA AFRICANA

La PEA es una enfermedad infecciosa no contagiosa que resulta de la infección con el virus de la PEA (VPEA), un reovirus miembro del género *Orbivirus*, del cual se conocen nueve serotipos. El serotipo 4 causó un brote en España y en Portugal entre 1987 y 1990 (MARM 2011). Los caballos son la especie más susceptible, con una tasa de mortalidad entre el 50-95%, mientras que en mulos suele mostrarse la enfermedad de forma más leve (50% de mortalidad), y en burros (10% de mortalidad) y cebras de forma inaparente o subclínica (MAPA 2003), si bien los individuos de estas especies previamente infectados con un serotipo diferente del virus pueden presentar infecciones leves o asintomáticas (Mellor & Hamblin 2004). Los perros también pueden contraer la enfermedad al comer carne de caballo infectada, desarrollando un cuadro clínico agudo con elevada mortalidad, aunque no tienen ninguna im-

portancia epidemiológica al no replicarse el virus en ellos y desarrollar escasas viremias (MAPA 2003).

Esta virosis es endémica en las regiones Subsahariana central y oriental de África. Algunas veces, esta enfermedad se puede propagar a África Austral y ocasionalmente al Norte de África. Se ha informado de brotes fuera de África y otras partes de Medio Oriente, como también en España, Portugal, Pakistán e India. Se sabe que tanto la especie *C. imicola* como *Culicoides bolitinos* Meiswinkel, 1989 transmiten la PEA en campo; siendo la primera el vector principal, aunque es posible que otras especies puedan propagar también este virus (MARM 2011). De hecho, durante el brote de PEA en España entre 1987-1990, Mellor et al. (1990) aislaron el VPEA de homogeneizados constituidos casi en su entera totalidad de individuos pertenecientes al complejo *pulicaris* y al complejo *Obsoletus*.

Los humanos no son hospedadores naturales del VPEA y no se han observado casos después del contacto con cepas de campo.

1.5.4.2.2.2. ENFERMEDAD EPIZOÓTICA HEMORRÁGICA

La EEH es viral de carácter infeccioso no contagioso causada por el virus de la EEH (VEEH), un virus miembro del género *Orbivirus*, del cual se conocen 7 serotipos (Anthony et al. 2009). Afecta gravemente a ciertas razas de ciervos, mientras que las infecciones en otros rumiantes suelen cursar sin sintomatología clínica (Pagès 2010). Debido a su patogenicidad y gran poder de transmisión/difusión, forma parte de las enfermedades de la Lista de la OIE y en la Lista de las EDO de la Unión Europea (UE). En los últimos años la EEH de los ciervos ha estado presente en poblaciones de ciervos de América del Norte y periódicamente ha causado problemas de epidemias en poblaciones de ciervos silvestres.

Algunos de estos virus pueden llegar a causar problemas en ganado, aunque normalmente cursan de forma asintomática y raramente producen mortalidad, y suelen estar asociados a epidemias en animales silvestres. No obstante, un serogrupo llamado Ibakari, que produce la enfermedad de Ibakari, han causado importantes epidemias en ganado, por lo que en algunos países esta enfermedad se considera un sinónimo de la enfermedad hemorrágica del ciervo en el ganado bovino (MARM 2009). Los dípteros del género *Culicoides* son los únicos insectos conocidos transmisores de EEH, siendo las especies *C. sonorensis* y *Culicoides variipennis* (Coquillett, 1901) las más importantes (Ruder et al. 2012).

Ningún serotipo de VEEH infecta a los humanos, ni siquiera el Ibakari.

1.5.4.2.2.3. LENGUA AZUL

La LA o fiebre catarral ovina es una enfermedad vírica de carácter infeccioso no contagioso, causada por el VLA, un virus miembro del género *Orbivirus* del cual se han identificado 27 serotipos (Jenckel et al. 2015). Ciertos autores recomiendan tratar la LA como si fueran 26 enfermedades diferentes ya que los síntomas, lesiones, morbilidad y mortalidad varían mucho de un serotipo a otro y necesitan incluso vacunas diferentes (Lucientes 2008). Los serotipos detectados en España en los últimos años han sido:

- Serotipo 1: detectado en España por primera vez en julio del 2007. En octubre de 2014 se ha constatado la recirculación fuera de los límites de la zona de vacunación obligatoria (RASVE 2015).
- Serotipo 2: detectado en las islas de Mallorca y Menorca por primera vez en septiembre del 2000.
- Serotipo 4: detectado por primera vez en 2003 en Menorca y en octubre de 2004 en el territorio peninsular. Tras su erradicación se detectó nuevamente en octubre de 2010 y recientemente en septiembre de 2014 (RASVE 2015).

- Serotipo 8: detectado por primera vez en la península en enero del 2008 (MAGRAMA 2012). España fue declarada oficialmente libre de este serotipo el 15 de enero de 2013.
- Serotipo 10: si bien este serotipo no se ha detectado recientemente en el país, fue el causante del primer brote de LA del que se tiene constancia en España, el cual comenzó en 1956 y no fue erradicado hasta 1960, provocando la muerte de 179.000 ovejas (Ortega et al. 1999).

El VLA afecta de forma global a una gran variedad de rumiantes domésticos y salvajes como ovejas, cabras, bovinos, búfalos, ciervos, antílopes, dromedarios, ovino cimarrón y alces. Las manifestaciones clínicas varían mucho entre las diferentes especies animales hasta el punto de no presentar signos clínicos en algunas, pero es sin duda el ganado ovino el que sufre el cuadro clínico más grave, con morbilidad significativa y alta mortalidad al cabo de 8-10 días (Spickler et al. 2010). Las ovejas afectadas pueden presentar erosiones y ulceraciones en las membranas mucosas, disnea, cojera a causa de necrosis muscular e inflamaciones de la banda coronaria. En algunas ovejas se pueden desprender las pezuñas y los animales que sobreviven pueden perder parte o la totalidad de su lana, pero también pueden producirse malformaciones y abortos. En casos de mayor severidad el animal desarrolla lesiones en la boca y el hocico con ulceración y abultamiento del tejido, dificultad respiratoria por acumulación de líquido en los pulmones y hemorragia interna. Es de hecho el color azul que generan los animales en la boca resultado de la cianosis lo que da el nombre a la enfermedad. La muerte viene como resultado de congestión pulmonar y hemorragia interna masiva (MacLachlan et al. 2009) (Fig. 7).

La enfermedad fue descrita por primera vez en 1876 en Sudáfrica por la Cattle and Sheep Diseases Commission, supuestamente tras la introducción de ovinos europeos en la zona, describiéndose el proceso inicialmente como una "fiebre" o "fiebre catarral malarica" (Carbonero Martínez et al. 2005).



Figura 7. Síntomas y lesiones más frecuentes sobre ganado ovino causados por el virus de la lengua azul. Individuos afectados por el serotipo 4 en el brote de 2004 en la localidad de Miajadas, provincia de Cáceres, donde: **A)** sialorrea, descarga nasal, edema submandibular y palpebral; **B)** glositis, lengua tumefacta y cianótica; **C)** hiperemia, inflamación y necrosis de la mucosa gingival y nasal y; **D)** aborto. Material gráfico: José Luis Gómez Tejada.

En la actualidad el VLA se ha encontrado en muchas partes del mundo, como África, Europa, Medio Oriente, Australia, el Pacífico Sur, Norteamérica y Asia Meridional. En los últimos años la LA ha presentado una clara expansión en los países de la cuenca del Mediterráneo, tanto europeos como de África del Norte, registrándose brotes de la enfermedad en países donde hacía tiempo parecía estar ausente. Hace más de medio siglo que se documentó en Sudáfrica a los *Culicoides* como vectores biológicos del VLA en condiciones naturales (Du Toit 1944), lo que posteriormente abriría un gran campo de investigación alrededor de estos dípteros. Hoy se conoce que el VLA también puede ser transmitido a partir de semen, embriones infectados, a través de la placenta y por transferencia de sangre a partir de un animal infectado (Menzies et al. 2008). *Culicoides sonorensis* es el principal vector en EE. UU., *C. brevitarsis* en Australia y *C. imicola* en África, Medio Oriente y Sudeste Asiático (Anthony et al. 2010). Este último es también el vector principal en Europa Meridional, si bien otras especies de *Culicoides* han tomado gran importancia como es el caso de *C. obsoletus*, *C. scoticus*, *C. dewulfi* y *C. chiopterus* dentro del subgénero *Avaritia* y *C. lupicaris* y *C. pulicaris* dentro del subgénero *Culicoides*, sobre todo en zonas del Norte de Europa. El papel de otras especies como potenciales vectores de la enfermedad, como *C. nubeculosus* o *C. punctatus*, no está aun suficientemente clarificado (Mehlhorn et al. 2009).

La LA no es una amenaza para la salud humana. Sin embargo, una infección en humanos ha sido documentada en un operario del laboratorio y deben tomarse medidas de precaución cuando se trabaje con este virus (Spickler et al. 2010).

1.5.4.2.2.3. RHABDOVIRIDAE

Gran familia de virus cilíndricos de nucleocápside helicoidal, ARN de cadena sencilla y sentido negativo, con una longitud de 13-16 kb que comprende a seis géneros con especies que infectan a vertebrados, invertebrados y plantas (Brown et al. 1979).

1.5.4.2.2.3.1. FIEBRE EFÍMERA BOVINA

La fiebre efímera bovina (FEB) es una enfermedad viral de carácter infeccioso no contagioso causada el virus de la FEB (VFEB), un virus del género *Ephemerovirus*, con un solo serotipo. La enfermedad clínica ha sido observada únicamente en el ganado bovino (*Bos* sp.) y en búfalos de agua (*Bubalus bubalus*), sin embargo, se han encontrado anticuerpos neutralizantes en el búfalo africano (*Syncerus caffer*), y en algunas especies de ciervos y antílopes de África; así como en el ciervo de Australia. Se caracteriza por una súbita elevación de la temperatura, depresión, rigidez y cojera (St George 1988). La gravedad clínica parece inconsistente con la subsecuente rápida recuperación de los animales afectados, aunque es importante desde el punto de vista económico. Produce la pérdida de la producción en forma de reducción en la producción láctea, pérdida de la condición corporal, aborto, esterilidad temporaria en los toros y recuperación prolongada en algunos animales, como así también restricciones en la comercialización. Si bien la mortalidad en general es baja, el ganado bovino en buenas condiciones se ve gravemente afectado, habiéndose descrito índices de mortalidad del 30% en ganado bovino muy pesado (Spickler et al. 2010).

Los países donde se presenta la FEB son aquellos localizados a ambos lados del ecuador incluyendo a todos los países de África y los asiáticos Israel, Siria, Irak, Irán, Pakistán, India, Bangladesh, China y Japón, y a través del Sudeste Asiático hasta Australia. La enfermedad no se ha citado en Europa o América. El VFEB ha sido aislado de mosquitos de la familia Culicidae (Subfamilias Anophelinae y Culicinae) en Australia, y de miembros del género *Culicoides* en África (Mellor 1996, Spickler et al. 2010).

No existen pruebas de que los humanos puedan contraer el VFEB.

1.5.4.2.2.3.2. ESTOMATITIS VESICULAR

La estomatitis vesicular (EV) es una enfermedad viral zoonótica y contagiosa causada por el virus de la EV (VEV), un virus del género *Vesiculovirus* (Yuill 1981). Actualmente, se sabe que cuatro virus causan estomatitis vesicular, siendo los dos principales serotipos el New Jersey e Indiana. La EV afecta principalmente a caballos, burros, mulas, bovinos y cerdos, aunque se ha encontrado evidencia serológica de infección en muchos otros animales, incluido el ser humano. La EV se caracteriza por vesículas, pápulas, erosiones y úlceras; estas lesiones se encuentran sobre todo alrededor de la boca, pero también pueden estar presentes en las patas, rodete coronario y pezones (especialmente en vacas en producción) y prepucio. Tiene importancia a nivel de producción pues las lesiones son dolorosas y pueden causar anorexia, disminución de la ingesta de agua y cojera (Arboleda et al. 2001).

Esta enfermedad está circunscrita al continente Americano y se extiende endémicamente por todo EE. UU., México, América Central, Ecuador, Perú, Panamá, Colombia, Venezuela y, esporádicamente, Argentina y Brasil. Los vectores biológicos incluyen flebotominos (*Lutzomyia* sp.), moscas negras (familia Simuliidae) y *Culicoides*, siendo *C. sonorensis* una de las especies implicadas (Mead et al. 2004, Drolet et al. 2005, Pérez de León & Tabachnick 2006). La enfermedad también se puede transmitir por contacto directo y por exposición a fómites contaminados.

En las personas, la EV es una enfermedad aguda que se asemeja a la influenza. Los humanos pueden infectarse al manipular animales afectados, fómites contaminados, tejidos, cultivos de sangre o del virus (Reif et al. 1987).

Tabla 3. Otros arbovirus transmitidos por *Culicoides*, adaptado de Mullen (2009).

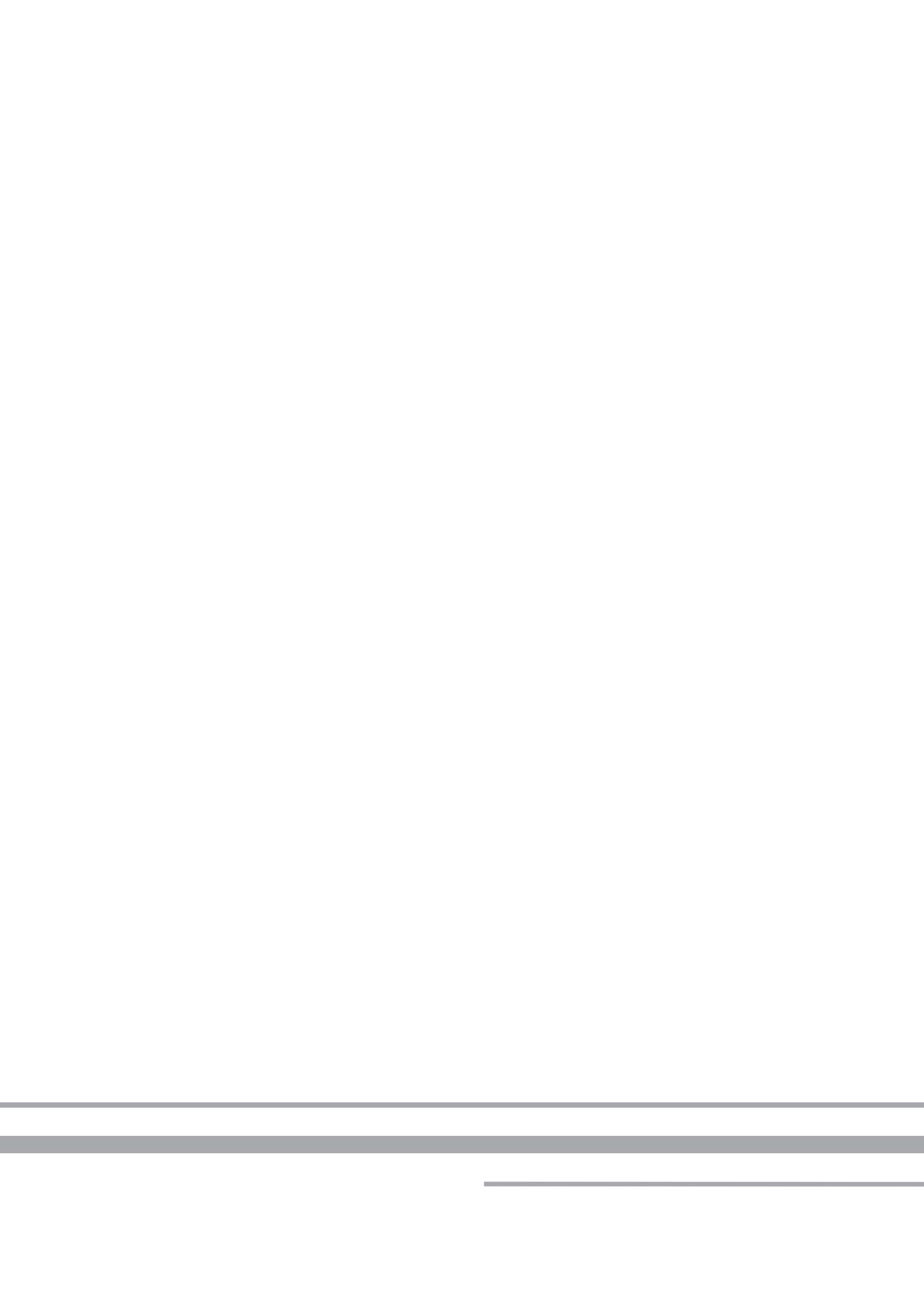
VIRUS	HOSPEDADOR	DISTRIBUCIÓN	VECTOR/ES
BUNYAVIRIDAE			
Grupo Bunyamwera			
Lokern	Liebres	Norte América	<i>C. variipennis s.l.</i>
Main Drain	Liebres	Norte América	<i>C. variipennis s.l.</i>
Grupo Simbu			
Aino	Vacas, ovejas, búfalos	Japón	<i>C. brevitarsis</i>
Buttonwillow	Liebres	EE.UU.	<i>C. variipennis s.l.</i>
Douglas	Vacas, ovejas, cabras, caballos, búfalos	Oceanía	<i>C. brevitarsis</i>
Peaton	Vacas	Australia	<i>C. brevitarsis</i>
Sabo	Vacas, cabras	Nigeria	<i>C. imicola</i>
Sango	Vacas	Nigeria, Kenia	<i>Culicoides</i> spp.
Sathuperi	Vacas	Nigeria, Kenia, India	<i>Culicoides</i> spp.
Shamonda	Vacas	Nigeria	<i>C. imicola</i>
Shuni	Humanos, vacas	Nigeria, Sudáfrica	<i>Culicoides</i> spp.
Thimiri	Aves	Egipto, India, Australia	<i>C. histrio</i>
Tinaroo	Vacas, ovejas, cabras, búfalos	Australia	<i>C. brevitarsis</i>
Utinga	Perezosos	Panamá, Brasil	<i>C. diabolicus</i>
Utive	Perezosos	Panamá	<i>C. diabolicus</i>
Otros			
Fiebre hemorrágica de Crimea-Congo	Humanos, vacas	África, Asia	<i>Culicoides</i> spp.
Dugbe	Humanos, vacas	África	<i>Culicoides</i> spp.
Fiebre del valle del Rift	Humanos, vacas, ovejas, cabras, búfalos, antílopes, camellos	África	<i>Culicoides</i> spp.
REOVIRIDAE			
Grupo Palyam			
Bunyip Creek	Vacas, ovejas, ciervos, búfalos	Australia	<i>C. brevitarsis</i>
Chuzan	Vacas	Japón	<i>C. oxystoma</i>
D'Aguilar	Vacas, ovejas	Australia	<i>C. brevitarsis</i>
Marrakal	Búfalos	Australia	<i>C. oxystoma</i>
Grupo Wallal			
Mudjinbarry	Marsupiales	Australia	<i>C. marksi</i>
Wallal	Marsupiales	Australia	<i>C. marksi</i>
Grupo Warrengo			
Mitchell River	Vacas, marsupiales	Australia	<i>Culicoides</i> spp.
Warrengo	Vacas, marsupiales	Australia	<i>C. dycei</i> <i>C. marksi</i>
RHABDOVIRIDAE			
Kotonkan	Vacas, ovejas, ratas, erizos	África	<i>Culicoides</i> spp.
Tibrogargan	Vacas, búfalos de agua	Australia	<i>C. brevitarsis</i>



2. OBJETIVOS

Los objetivos planteados en el presente estudio fueron:

- 1)** Actualizar los conocimientos sobre las especies del género *Culicoides* presentes en Castilla-La Mancha.
 - 1.1)** Determinar la diversidad faunística del género *Culicoides* presente en las inmediaciones de las instalaciones ganaderas en Castilla-La Mancha.
 - 1.2)** Estudiar la composición faunística y el ciclo fenológico de las principales especies de *Culicoides* mamíferos con interés veterinario.
- 2)** Caracterizar la variación espacial de la abundancia de las especies de *Culicoides* mamíferos.
 - 2.1)** Determinar el patrón de distribución espacial de la comunidad de *Culicoides* mamíferos y su asociación con variables geoclimáticas recogidas a nivel de mesoescala.
 - 2.2)** Identificar los factores biológicos asociados a la variación espacial de la abundancia de cada una de las especies de *Culicoides* mamíferos.
- 3)** Estudiar la variación temporal de la abundancia de cada especie a escala inter e intra-anual y su asociación con los datos climáticos recogidos rutinariamente en el plan nacional de vigilancia, estimando el valor de éstos datos como elementos predictivos de la abundancia de las diferentes especies de *Culicoides* mamíferos.
 - 3.1)** Identificar los factores climáticos recogidos rutinariamente en el plan nacional de vigilancia asociados a la variación inter-anual de la abundancia de las especies de *Culicoides*, cuantificar su poder explicativo y caracterizar la naturaleza de sus interacciones en su relación con la variabilidad inter-anual de las especies.
 - 3.2)** Identificar los factores climáticos recogidos rutinariamente en el plan nacional de vigilancia asociados a la variación intra-anual de la abundancia de las especies de *Culicoides*, cuantificar su poder explicativo y caracterizar la naturaleza de sus interacciones en su relación con la variabilidad intra-anual de las especies.



3. MATERIAL Y MÉTODOS

3.1. EL PROGRAMA NACIONAL DE VIGILANCIA ENTOMOLÓGICA DE LA LENGUA AZUL

El marco de estudio así como la metodología del presente trabajo se encuentran íntimamente ligados a la ejecución del Programa de Control y Erradicación de la Lengua Azul en España. Esta arbovirosis se posicionó durante la primera década del nuevo milenio como una de las principales preocupaciones sanitarias, no solo del sector ganadero sino también de las autoridades veterinarias europeas, consecuencia del fuerte perjuicio socioeconómico devenido por la enfermedad. Debido a su patogenicidad y gran poder de transmisión y difusión, esta epizootia forma parte de las EDO según los criterios de la OIE y la UE, por lo que su aparición aun hoy supone graves restricciones al comercio de animales vivos, semen y óvulos dentro de cualquier país afectado. Asimismo, conlleva una gran carga económica pues son costosos los gastos derivados de su prevención, vigilancia y erradicación. Es por ello ineludible acometer en este punto un pequeño resumen de las actividades llevadas a cabo dentro de este programa para poder entender la metodología y las técnicas utilizadas que han hecho posible obtener los resultados plasmados en el presente trabajo, derivados sin duda de un más que notorio esfuerzo colectivo en el que los servicios veterinarios oficiales de la Consejería de Agricultura de CLM han desempeñado un papel trascendental.

Históricamente, la península ibérica y, más recientemente, las Islas Baleares han sufrido incursiones esporádicas de LA (Manso-Ribeiro et al. 1957, Miranda et al. 2003). Los primeros registros se remontan a mediados del siglo pasado, con el primer brote conocido datado el 6 de agosto de 1956 en Badajoz, asociado a un brote acaecido en Portugal (Ortega et al. 1999) (Fig. 8). La enfermedad pudo haberse extendido desde Marruecos a Portugal y al sur de España a través *Culicoides* infectados transportados por el viento y, aunque se expandió por las provincias cercanas, fue erradicada gracias a las labores de desinfección y vacunación en el año 1960 (Sellers et al. 1977).

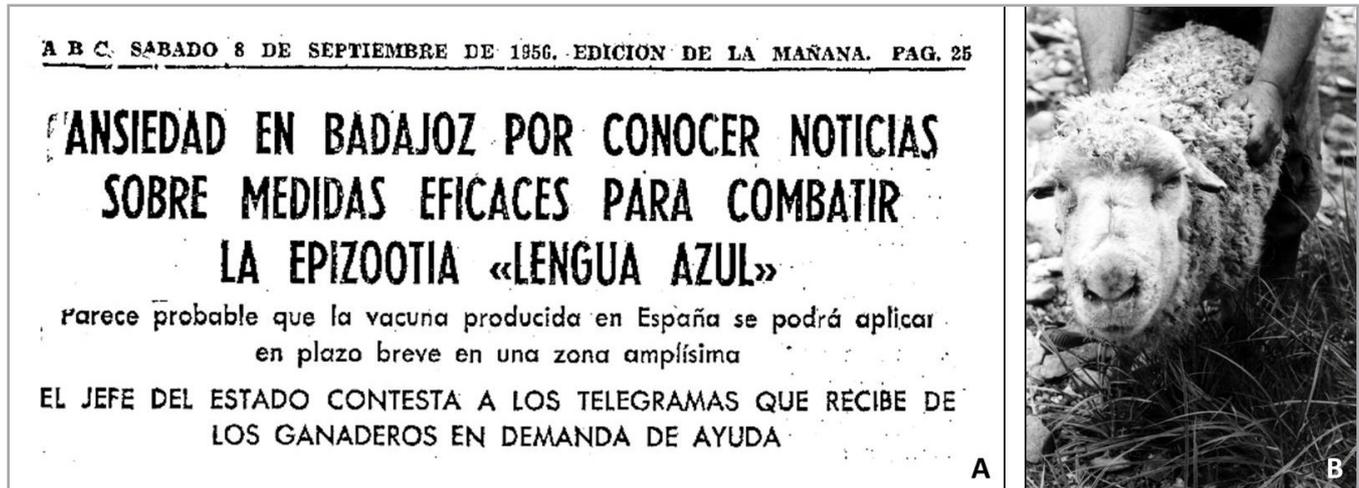


Figura 8. A) Recorte de prensa del diario ABC del 8 de septiembre de 1956 informando del brote de LA acaecido en Badajoz. **B)** Oveja afectada por LA.

La aparición en el año 2000 y 2003 de nuevos brotes en las Islas Baleares tras una ausencia de 40 años, pero sobre todo en el 2004 en la España peninsular, concretamente en la Comunidad Autónoma de Andalucía, motivó por parte del MAPA, la creación y puesta en marcha del Programa Nacional de Vigilancia Serológica y Entomológica frente a la Lengua Azul. En octubre de 2005, la enfermedad reapareció en las CC. AA. de Andalucía y Extremadura y aparece por primera vez en CLM, Castilla y León y Madrid, con un número total de 88 focos (Allepuz et al. 2010). Durante estos últimos años se iniciaron las primeras medidas de comunicación y coordinación tanto nacionales como internacionales, con los Estados Miembros de la UE de Portugal, Francia e Italia, debido a su vecindad y, por consiguiente, susceptibilidad de padecer la enfermedad (González & Goldarazena 2011). El programa contaba con tres aspectos básicos: la vigilancia serológica y virológica, las inspecciones clínicas en las explotaciones de ganado ovino y el estudio entomológico.

El Programa Nacional de Vigilancia Entomológica se fundamentó en tres pilares básicos: 1) conocer las especies de *Culicoides* asociadas a la producción de rumiantes domésticos, con especial atención a la detección de aquellas potencialmente transmisoras de LA; 2) caracterizar la distribución de las poblaciones de vectores y monitorizar su abundancia y; 3) estudiar la evolución y periodos de actividad para delimitar periodos de riesgo de transmisión de la enfermedad. Cabe destacar en este punto la gran importancia de estos programas de vigilancia entomológica, pues son considerados herramientas indispensables para la monitorización, control y toma de decisiones sobre numerosas enfermedades transmitidas por insectos (Calvete et al. 2009a).

La LA había manifestado una clara tendencia expansiva desde el año 1999, tanto en la cuenca del Mediterráneo, a la que tradicionalmente se encontraba circunscrita, como en zonas y países donde nunca

se había detectado previamente (Álvarez et al. 2011). Consecuencia de ello la vigilancia debía extenderse a todo el territorio nacional, por lo que para la monitorización se dividió España en cuadrículas de 50 km de lado. En total, el mapa nacional peninsular quedó cubierto por 212 unidades geográficas, a las que se sumaron 13 de las Islas Baleares, Islas Canarias, y las ciudades autónomas de Ceuta y Melilla.

En una primera fase, se seleccionaron únicamente una cuadrícula de cada dos y en cada una de las elegidas se escogió una explotación ganadera de un municipio o localidad donde se colocó una trampa de captura de insectos. Dichos dispositivos se ponían en funcionamiento una noche cada semana durante todo el año y se les denominó "estaciones permanentes"; creando el conjunto de ellas la Red de Estaciones Permanentes de Vigilancia Entomológica de la Lengua Azul.

A lo largo de tiempo, y ante la necesidad de ampliar los conocimientos de las principales especies de vectores que estaban involucradas en la transmisión de la LA, se fue modificando el planteamiento inicial. Es por esto que el número de trampas colocadas no permaneció constante desde el año 2004 hasta la actualidad, ya que a medida que transcurrieron los años se aumentó el número hasta cubrir todas las cuadrículas seleccionadas. Además, en aquellos lugares donde la información era insuficiente se realizaron como complemento los denominados "muestreos de refuerzo", en los cuales se monitorizó en determinados momentos del año y las trampas se mantuvieron activas durante dos noches seguidas, a fin de aumentar la posibilidad de detección de las especies de *Culicoides*.

En sus inicios, el diseño estuvo orientado al principal vector responsable de los brotes víricos en la península ibérica, *C. imicola*, ya que los primeros brotes registrados en España desde el año 2000 hasta el 2008 revelaban que era esta especie, de origen afroasiático, la responsable de transmitir la enfermedad en las Islas Baleares, Andalucía, CLM, Castilla y León, Madrid y Extremadura. Posteriormente, los nuevos brotes observados en el País Vasco en noviembre de 2007 producidos por el serotipo 1 del VLA, en ausencia de *C. imicola*, demostró la participación de otros vectores, como *C. obsoletus s.l.*, *C. pulicaris s.l.* o *C. nubeculosus* (Calvete et al. 2008). La implicación de estas especies (sobre todo *C. obsoletus s.l.*) en la transmisión de algunos serotipos de LA en Europa (Purse et al. 2007) y también en España (Calvete et al. 2008) motivó una ampliación del programa con el objeto de monitorizar también las poblaciones de estas especies en nuestro país.

El Programa de Vigilancia Entomológica, coordinado desde la Facultad de Veterinaria de la Universidad de Zaragoza y desarrollado en España desde 2004, ha permitido disponer de información básica de la presencia y actividad de la especie alóctona *C. imicola* y de otras especies de *Culicoides* en toda España. Los datos conseguidos han sido esenciales en la toma de decisiones en cuanto a las actuaciones sanitarias frente a la LA, como son el calendario de vacunaciones o la liberación de movimientos pecuarios. La rapidez en la disposición de esa información y su transmisión a todos los estamentos implicados (Ministerio de Agricultura, CC. AA. y ciudades autónomas, Comisión Europea) ha sido otro factor fundamental en el éxito de esta vigilancia.

3.2. DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO

3.2.1. SITUACIÓN GEOGRÁFICA

La Comunidad Autónoma de CLM está situada en el centro de España, al sur de la Cordillera Central o Carpetana, siendo sus coordenadas: 39° 52' 00" N, 04° 01' 00" O.

Con una extensión superficial de 79.462 km², CLM representa el 15,7% de la extensión del territorio nacional y ocupa fundamentalmente la submeseta sur de la península ibérica y parte de los sistemas montañosos que delimitan en gran medida su perímetro: Sistema Central al norte, Ibérico al este y

Prebético y Sierra Morena al sur. Su territorio es atravesado por los ríos Tajo, Guadiana, Segura y Júcar, entre otros, y limita al norte con Madrid y Castilla y León, al oeste con Extremadura, al este con Aragón y la Comunidad Valenciana y al sur con Andalucía y la Región de Murcia.

Está integrada por las provincias de Ciudad Real, que con una extensión de 19.813 km² es la mayor de la región, seguida de Cuenca, con 17.140 km². Toledo es la tercera provincia en extensión, con 15.370 km², Albacete con 14.924 km² ocupa el cuarto lugar y, por último, Guadalajara con 12.214 km² es la provincia menos extensa (GCLM 2008).

Las características geográficas de CLM no solo convierten a esta comunidad autónoma en la más diversa del país desde un punto de vista biogeográfico, sino que también es una región biológicamente privilegiada, siendo éstos los motivos de su elección a la hora de llevar a cabo el presente estudio.

3.2.2. OROGRAFÍA

En la comunidad se distinguen claramente dos tipos de relieve. Por una parte, la Meseta, una gran llanura uniforme con poco relieve. Dentro de esa uniformidad, el relieve más destacable es el formado por los Montes de Toledo, donde encontramos altitudes superiores a los 1.000 msnm como Las Villuercas (1.601 msnm) y Rocigalgo (1.447 msnm). Está dividida entre los valles del río Tajo y del Guadiana.

Por otra parte, la zona más montañosa, que rodea la Meseta y sirve de límite natural de la comunidad. En el norte de la provincia de Guadalajara, limitando con Madrid y Segovia, se encuentra un conjunto montañoso, perteneciente al Sistema Central, del que destacan las sierras de Pela, Ayllón, Somosierra, Barahona y Ministra, y en el cual nacen los ríos Jarama, Cañamares y Henares. El Sistema Central penetra también en la región por la provincia de Toledo, en lo que es el sector meridional de la Sierra de Gredos, conocido como Sierra de San Vicente, que se encuentra delimitada al norte por el río Tiétar y al sur por el Alberche y el Tajo.

Al sur de dicho sistema se sitúan los Montes de Toledo, que atraviesan la región de oeste a este, marcando la divisoria entre el Tajo y el Guadiana, formando parte de la vertiente meridional de la cuenca del primero y de la septentrional del segundo.

Al noreste se encuentra el Sistema Ibérico, donde existe una importante acción fluvial y sobre todo cárstica, que ha dado lugar a parajes como la Ciudad Encantada, los Callejones de Las Majadas o las Hoces del Cabriel.

En el suroeste se encuentra la cordillera de Sierra Morena, que constituye el reborde sur de la Meseta Central y que sirve límite con Andalucía. En ella destacan dentro de la región Sierra Madrona, Sierra de Alcudia y Sierra de San Andrés. En el otro extremo sur de la comunidad se encuentra la Sierra de Alcaraz y la Sierra del Segura que forman parte del Sistema Bético.

Casi el 70% del territorio, 53.091 km², está ubicado entre los 601 y 1.000 msnm. El porcentaje de superficie de España comprendido en este rango de altitud es de un 39%, del cual el 27% corresponde a CLM (GCLM 2008).

3.2.3. CARACTERÍSTICAS CLIMATOLÓGICAS

Castilla-La Mancha posee un clima continental subtropical caracterizado por inviernos relativamente frescos y veranos muy cálidos. Las precipitaciones son entre moderadas y escasas en la mayor parte del territorio pero con una elevada variabilidad temporal, alternándose periodos de sequía con otros de precipitaciones relativamente abundantes. No obstante, la mayor elevación topográfica de las zonas

orientales de las provincias de Cuenca y Guadalajara induce matices climáticos relativos a la cantidad y estacionalidad de las precipitaciones (de Castro Muñoz de Lucas 2009).

El piso bioclimático mesomediterráneo seco es claramente dominante en el clima actual de CLM, pues ocupa cerca de un 70% del territorio y se extiende por la meseta y casi la totalidad de las provincias de Toledo y Ciudad Real, exceptuando los principales sistemas montañosos. El horizonte superior del termotipo mesomediterráneo es el predominante, en tanto que el mesomediterráneo inferior o cálido penetra ligeramente en la región remontando los valles del Tajo, Guadiana, Segura y Júcar-Cabriel, así como el del Jándula, afluente del Guadalquivir. Algo más de un 20% de la región tiene climas de montaña, supramediterráneos o más fríos, que se concentran en el Sistema Ibérico (parameras de Molina y La Alcarria, Montes Universales y Serranía de Cuenca), Sistema Central (sierra de Ayllón y aledañas), en las sierras béticas o sub-béticas (Alcaraz, Calares, Segura y Las Cabras) y en las cumbres oretanas (Montes de Toledo) y mariánicas (sierra Madrona, la principal cadena regional del conjunto de alineaciones de sierra Morena), así como en la sierra de San Vicente, estribación meridional del Sistema Central. Los termotipos oromediterráneo y orosubmediterráneo abarcan una escasa extensión y están representados en la alta montaña de Ayllón, en los Montes Universales, en la Serranía de Cuenca y en la sierra de Las Cabras (Fernández González et al. 2009). (Fig. 10 y 11).

Esta comunidad autónoma se puede incluir dentro de la tradicionalmente denominada "España Seca". Las precipitaciones no son muy abundantes siguiendo un patrón muy parecido al del clima mediterráneo típico, presentando un notable gradiente desde el centro de la comunidad, donde no se alcanzan los 400 mm al año, hacia las montañas en donde la precipitación anual supera generalizadamente los 600 mm y los ombrotipos dominantes son subhúmedos y húmedos; estos últimos cobran cierta extensión en las sierras de Ayllón y Pela y en la Serranía de Cuenca y Montes Universales, aunque también alcanzan una representación marginal en los restantes sistemas montañosos. En la cuenca del Segura (sureste de Albacete) se detecta con nitidez un área con precipitaciones inferiores a 350 mm anuales y ombrotipo semiárido superior. Con respecto a la mediterraneidad, los climas templados, sin aridez estival, se localizan en las áreas de montaña de los Sistemas Central e Ibérico, en los que también ocupan extensiones relevantes los veranos de tipo submediterráneo, que tienen una representación muchos más puntuales y fragmentarios en los restantes sistemas montañosos (de Castro Muñoz de Lucas 2009).

3.2.4. BIOGEOGRAFÍA

En la actual división biogeográfica, España se sitúa dentro del Reino Holártico, que se extiende por los continentes al norte del trópico de Cáncer, ocupando dos regiones, la Región Eurosiberiana y la Región Mediterránea, que se subdividen a su vez en cinco subregiones, 13 provincias, 14 subprovincias, 67 sectores y 246 distritos (Rivas-Martínez 2005).

En la península ibérica existen ocho provincias biogeográficas, de las cuales cinco están presentes en CLM, es decir, ninguna otra comunidad española es biogeográficamente tan diversa. Estas provincias son: Mediterránea Ibérica Occidental, Mediterránea ibérica Central, Catalano-Provenzal Balear, Murciano-Almeriense y Bética; con los siguientes nueve sectores: Guadarrámico, Toledano-Tagano, Mariánico-Monchiquense, Celtibérico-Alcarreño, Mestracense, Manchego, Valenciano-Tarraconense, Murciano y Subbético.

El sector de mayor extensión, aunque también el más degradado por la acción humana, es el Manchego, seguido del Celtibérico-Alcarreño, Toledano-Tagano y Mariánico-Monchiquense. De extensión menor, pero con comunidades vegetales de gran interés, son los sectores Maestracense, Guadarrámico y Subbético. Completan el cuadro dos pequeñas manifestaciones marginales de los sectores Murciano

y Valenciano-Tarraconense.

Dependiendo de la litología general, del piso bioclimático y del ombroclima, se han definido para estos dominios biogeográficos un total de 20 grandes series zonales de vegetación, que engloban tanto las asociaciones climáticas como subseriales más representativas de la comunidad autónoma.

3.2.5. USOS DEL SUELO

De acuerdo con el uso principal de la tierra, la presencia o ausencia de arbolado y la estructura de la formación vegetal, la superficie de CLM se puede clasificar en agrícola y ganadero (49%), forestal (24%) y otras superficies (27%) (GCLM 2008).

- Se entiende por terreno agrícola y ganadero la superficie destinada a la producción agrícola u ocupada por especies destinadas a la alimentación del ganado.
- El terreno forestal es aquel compuesto por especies vegetales de carácter forestal tanto de porte arbóreo, como arbustivo o herbáceo.
- Los terrenos considerados como improductivos incluyen tanto superficies ocupadas por actividades humanas no agrarias (núcleos urbanos e industriales, instalaciones deportivas, red viaria de comunicación, embalses, explotaciones mineras, etc.), como superficies naturales no dedicadas a usos agrarios (ríos y zonas húmedas, saladares, pedrizas).

3.2.6. SECTOR AGRÍCOLA

La agricultura castellano-manchega ha tenido y tiene un papel clave en la economía regional. Es la región española con mayor extensión de tierras de cultivo, siendo también la segunda en cuanto a hectáreas de secano dedicadas a cultivos herbáceos y cultivos leñosos; además los barbechos ocupan otro espacio importante. Los cultivos y plantaciones de regadío suponen una pequeña proporción, dedicadas principalmente a cultivos herbáceos como maíz, hortalizas y algunos cultivos industriales (GCLM 2008).

Debido a la aridez del terreno, con un 52% del suelo de secano, las actividades agropecuarias se han basado históricamente en el cultivo del trigo (37%), vid (17,2%) y olivo (6,6%). Castilla-La Mancha posee una de las áreas más extensas de toda Europa para cultivo de la vid con casi 700.000 ha. Este cultivo predomina en el oeste y suroeste, aunque está generalizado por toda CLM, produciendo en 2005 un total de 3.074.462 toneladas de uva, lo que supuso el 53,40% de la producción española. Tras la uva, el producto agrario más producido es la cebada con el 25% del total nacional equivalente a 2.272.007 toneladas (GCLM 2008).

3.2.7. SECTOR GANADERO

Castilla-La Mancha posee una marcada tradición ganadera, sin embargo este sector apenas supone el 23% de la Producción Final Agraria (PFA) de la región, porcentaje muy inferior al que representa a nivel nacional (39,4%). A pesar de esta situación hay que destacar la enorme importancia del ganado ovino, sector ganadero principal de comunidad y con un puesto destacado en España (16% del censo). Con un total de 16.000 explotaciones ganaderas contabilizadas en el año 2009, en donde el 70% de ellas es de pequeños rumiantes, el sistema más frecuente es el semi-extensivo, con dependencia del consumo de alimento en campo a través del pastoreo de rastrojos y subproductos de cosechas, ya que la presen-

cia de pastos y praderas de uso ganadero no es muy abundante en la región (Molina Casanova 2009).

En cuanto a los rumiantes, el ganado vacuno localizado tiene una importancia relativamente escasa ya que apenas supone el 6% del censo nacional. Su distribución se concentra en dos provincias, Toledo y Ciudad Real, siendo su orientación productiva eminentemente cárnica, ya que más del 80% de las reproductoras son de razas cárnicas y se explotan como vacas madre, en extensivo. Los datos de 2009 registran un censo total de ovino en CLM que supera los 2,5 millones de animales. En lo que a ganado caprino se refiere, esta comunidad posee casi el 16% del censo nacional, con un equilibrio entre producción de carne y de leche, lo que configura una explotación característica de tipo mixto. La distribución del censo ganadero por provincias se presenta en la Tabla 4, donde se localizan las diferentes especies ganaderas y su importancia relativa. Con una preponderancia clara de la especie ovina, no hay que menospreciar el peso de los monogástricos (Molina Casanova 2009).

Tabla 4. Efectivos de ganado en CLM por provincias, adaptado de INE (2009), donde: NE) número de explotaciones; NA) número de animales; UG) unidades ganaderas; (*) caballos, mulas y asnos y; (**) solo hembras reproductoras. Disponible en Internet en: [www.ine.es/CA/Inicio.do].

	VACUNO			OVINO			CAPRINO			EQUINO (*)		
	NE	NA	UG	NE	NA	UG	NE	NA	UG	NE	NA	UG
Guadalajara	136	15.938	10.721	462	212.790	21.279	200	13.750	1.375	152	819	655
Cuenca	77	10.356	6.148	772	501.425	50.142	458	26.043	2.604	183	696	556
Albacete	67	11.266	8.177	1.089	528.139	52.813	836	89.095	8.909	309	1.551	1.240
Ciudad Real	697	99.288	69.555	1.919	886.378	88.637	894	143.793	14.379	503	2.929	2.343
Toledo	1.613	219.413	148.022	1.192	451.494	45.149	588	103.475	10.347	793	5.312	4.249
CLM	2.590	356.261	242.623	5.434	2.580.226	258.020	2.976	376.156	37.614	1.904	11.307	9.043
% sobre España	2,3	6,1		7,9	15,7		9,9	15,9		3,8	3,5	
	PORCINO			AVES			CONEJOS (**)			COLMENAS		
	NE	NA	UG	NE	NA	UG	NE	NA	UG	NE	NA	UG
Guadalajara	26	12.242	2.587	165	5.199.705	72.964	27	2.684	53	79	6.400	-
Cuenca	106	150.552	36.923	333	6.217.808	56.927	69	22.604	425	118	22.402	-
Albacete	72	223.745	46.414	366	1.840.996	15.435	127	42.574	851	69	10.540	-
Ciudad Real	255	85.557	19.452	445	991.417	9.261	36	4.596	91	170	37.519	-
Toledo	740	931.637	230.785	666	11.173.223	145.055	53	1.588	31	55	8.176	-
CLM	119	1.403.733	336.161	1.975	25.423.149	299.642	312	74.046	1.451	491	85.037	-
% sobre España	1,7	5,7		2,0	12,6		1,2	6,8		6,1	13,5	-

Como resultado de toda la actividad ganadera descrita, se producen residuos ganaderos como el estiércol, el purín y la yacija. Estos no deben ser considerados en su totalidad como tales residuos sino también como abonos capaces de aportar al suelo un potencial de materia orgánica importante, aunque también tendrán, probablemente, un papel muy importante como biotopos larvarios para algunos *Culicoides*.

3.3. OBTENCIÓN DE DATOS PRIMARIOS

Los datos primarios son aquellos que el investigador obtiene directamente de la realidad, recolectándolos con sus propios instrumentos. El conteo total es el mejor método para conocer el número de individuos que vive en un lugar o un área determinada. Para poblaciones de animales y plantas la utilización de este método de conteo tan solo es posible para pocas especies, en general grandes vertebrados y plantas en áreas pequeñas (Krebs 1978). En términos generales, el muestreo de insectos implica la valoración de una pequeña porción de la población y la utilización de esta muestra para estimar el total. En este caso se utilizará el procedimiento de captura y extracción, muy aplicado al estudio

de poblaciones que se han convertido en plaga. Dicho método consiste en colectas sucesivas que se realizan manteniendo constante el esfuerzo de muestreo, de tal modo que las capturas por unidad de esfuerzo son comparables. Los individuos capturados se van extrayendo de la población por lo que se retiran del área de estudio (Ramírez González 2006).

3.3.1. ESTACIONES DE MUESTREO

A nivel del Programa Nacional de Vigilancia Entomológica frente a la Lengua Azul, un número limitado de estaciones se mantuvieron activas durante todo el año, especialmente aquellas situadas en zonas de riesgo. Sin embargo, el número de estas estaciones se fue reduciendo con el tiempo, con objeto de optimizar el esfuerzo logístico y económico y seguir manteniendo un nivel de información suficiente y acorde con el histórico de datos recopilados hasta entonces. Por ello, con el paso del tiempo un número cada vez más limitado de estaciones estaban activas durante todo el año. Además, en función de cada comunidad, se fue modificando la localización de las estaciones, cambiando en ocasiones su ubicación a otras explotaciones próximas o, directamente, a localidades diferentes, pero siempre respetando el esquema propuesto de distribución por comarcas.

Tabla 5. Estaciones de vigilancia entomológica de la LA en CLM en el periodo 2007-2009, donde: *¹) datos de agosto a diciembre; *²) datos de enero a abril; *³) datos de enero a febrero y; *⁴) datos mensuales. Las estaciones remarcadas en fondo oscuro constituyen aquellas que fueron seleccionadas para el estudio.

	2007	2008	2009
ALBACETE	Bienservida	Bienservida	Bienservida
	Hellín	Hellín	Hellín
	Villapalacios	Villapalacios	Villapalacios
CIUDAD REAL	-	Alhambra * ¹	Alhambra * ²
	Almadenejos	Almadenejos	Almadenejos
	Argamasilla del Alba	Argamasilla del Alba	Argamasilla del Alba
	Campo de Criptana	Campo de Criptana	Campo de Criptana
	Daimiel	Daimiel	Daimiel * ³
	Malagón	Malagón	Malagón
	Navacerrada	Navacerrada	Navacerrada
	Retuerta del Bullaque	Retuerta del Bullaque	Retuerta del Bullaque
	-	-	Torralba
CUENCA	Buenache de Alarcón	Buenache de Alarcón	Buenache de Alarcón
	Las Pedroñeras	Las Pedroñeras	Las Pedroñeras
	Villar del Infantado	Villar del Infantado	Villar del Infantado
GUADALAJARA	Sigüenza	Sigüenza	Sigüenza
	Tierzo	Tierzo	Tierzo
	Yunquera de Henares	Yunquera de Henares	Yunquera de Henares
TOLEDO	Belvis de la Jara	Belvis de la Jara	Belvis de la Jara
	Puebla de Montalbán	Puebla de Montalbán	Puebla de Montalbán
	-	-	Oropesa * ⁴
	Tembleque	Tembleque	-
	Velada	Velada	Velada
	Villanueva de Alcardete	Villanueva de Alcardete	Villanueva de Alcardete

Teniendo en cuenta las anteriores consideraciones, se seleccionaron 15 estaciones de muestreo en CLM (Tabla 5), presentándose una densidad de una trampa cada 5.097 km². Se trabajó con tres estaciones por provincia, en las cuales se obtuvieron capturas permanentes ininterrumpidas desde enero de 2007 a diciembre de 2009, procurando abarcar el máximo territorio y con características bien diferenciadas entre ellas, a fin de trabajar con la mayor variabilidad posible. La localización geográfica de estas estaciones puede consultarse en la Fig. 9, así como su correspondencia con el mapa de termotipos y ombrotipos de CLM, en la Fig. 10 y 11, respectivamente. Las diferentes características de estas estaciones están resumidas en la Tabla 6.

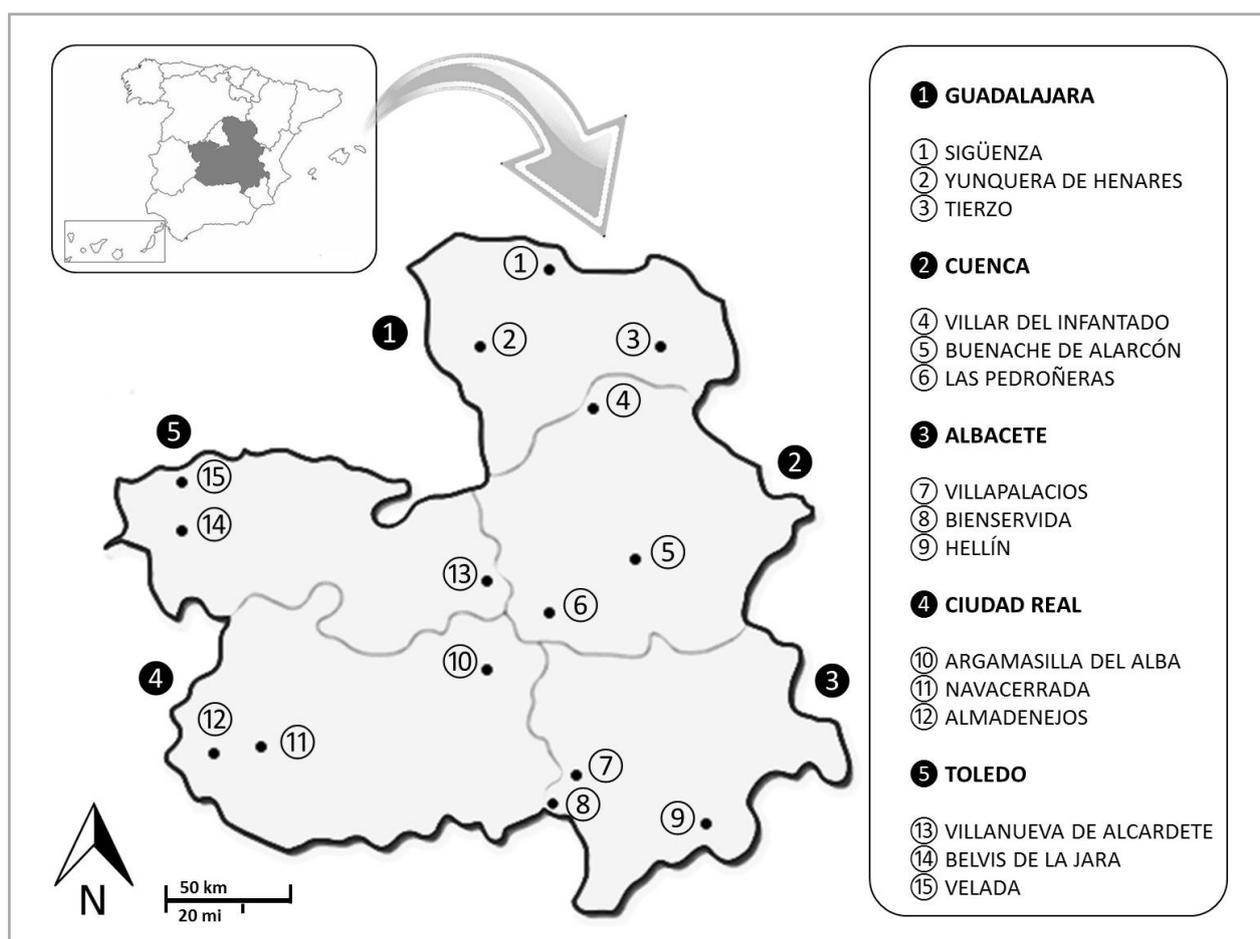


Figura 9. Área de estudio y estaciones de muestreo.

P	E	COORDENADAS	ALTITUD	TT	OT	TE	TG	CMA	ZP	ZCR	ZCS	ZMB
1	①	30S 521592 4550302	991	SMi	SHi	S	V/O	1.430	X	X	✓	✓
	②	30S 485436 4513922	718	MMS	SES	I	V	210	✓	X	✓	✓
	③	30S 589953 4511520	1.161	SMS	SHS	E	O/C	515	✓	X	✓	✓
2	④	30S 544032 4478670	767	MMS	SES-SHi	E	O	2.500	✓	X	✓	X
	⑤	30S 571637 4390282	833	MMS	SES	S	O/C	420	✓	✓	✓	X
	⑥	30S 526475 4370297	761	MMS	SEi	I	V/O/C	1.600	✓	✓	✓	✓
3	⑦	30S 535533 4272712	800	MMS	SES	S	O/C	1.300	✓	✓	✓	✓
	⑧	30S 522921 4266245	777	SMi	SHi	E	V	400	✓	X	✓	✓
	⑨	30S 614338 4258692	468	MMi	SEi-SAS	I	V	40	X	✓	✓	X
4	⑩	30S 491355 4330171	671	MMS	SEi	E	O	1.000	✓	✓	✓	X
	⑪	30S 375454 4291215	614	MMi	SES	E	V/O/C	360	✓	X	✓	✓
	⑫	30S 353110 4289287	556	MMi	SEi	I	V	3.000	✓	X	✓	✓
5	⑬	30S 498131 4393529	650	MMS	SEi	S	V/O	S.D.	✓	✓	✓	X
	⑭	30S 334365 4407125	420	MMi	SES	E	O	S.D.	✓	X	✓	X
	⑮	30S 332329 4435330	391	MMi	SHi	I	V/O	650	✓	X	✓	X

Tabla 6. Propiedades de las estaciones de muestreo, donde P: provincia, donde: **1** Guadalajara; **2** Cuenca; **3** Albacete; **4** Toledo y; **5** Ciudad Real. E.: estación, donde: **1**) Sigüenza; **2**) Yunquera de Henares; **3**) Tierzo; **4**) Villar del Infantado; **5**) Buenache de Alarcón; **6**) Las Pedroñeras; **7**) Villapalacios; **8**) Bien-servida; **9**) Hellín; **10**) Argamasilla del Alba; **11**) Navacerrada; **12**) Almadenejos; **13**) Villanueva de Alcardete; **14**) Belvis de la Jara y; **15**) Velada. A. (msnm): altitud en metros sobre el nivel del mar. TT.: termostipo, donde SMi: supramediterráneo horizonte inferior, MMS: mesomediterráneo horizonte superior, SMS: mesomediterráneo horizonte superior, SHi: subhúmedo horizonte inferior, OT.: ombrotipo, donde SES: seco horizonte superior, SEi: seco horizonte inferior, SHS: subhúmedo horizonte superior, SHi: subhúmedo horizonte inferior, SAS: semiárido horizonte superior. T.E.: tipo de explotación, donde S: semiextensivo, I: intensivo, E: extensivo. T.G.: tipo de ganado, donde V: vacuno, O: ovino, C: caprino. C.M.A.: censo medio aproximado, donde S.D.: sin datos. Z.P.: zona de pastos, Z.C.R.: zona con cultivos de regadío, Z.C.S.: zona con cultivos de secano y Z.M.B.: zona con monte bajo, donde X ausencia y ✓ presencia.

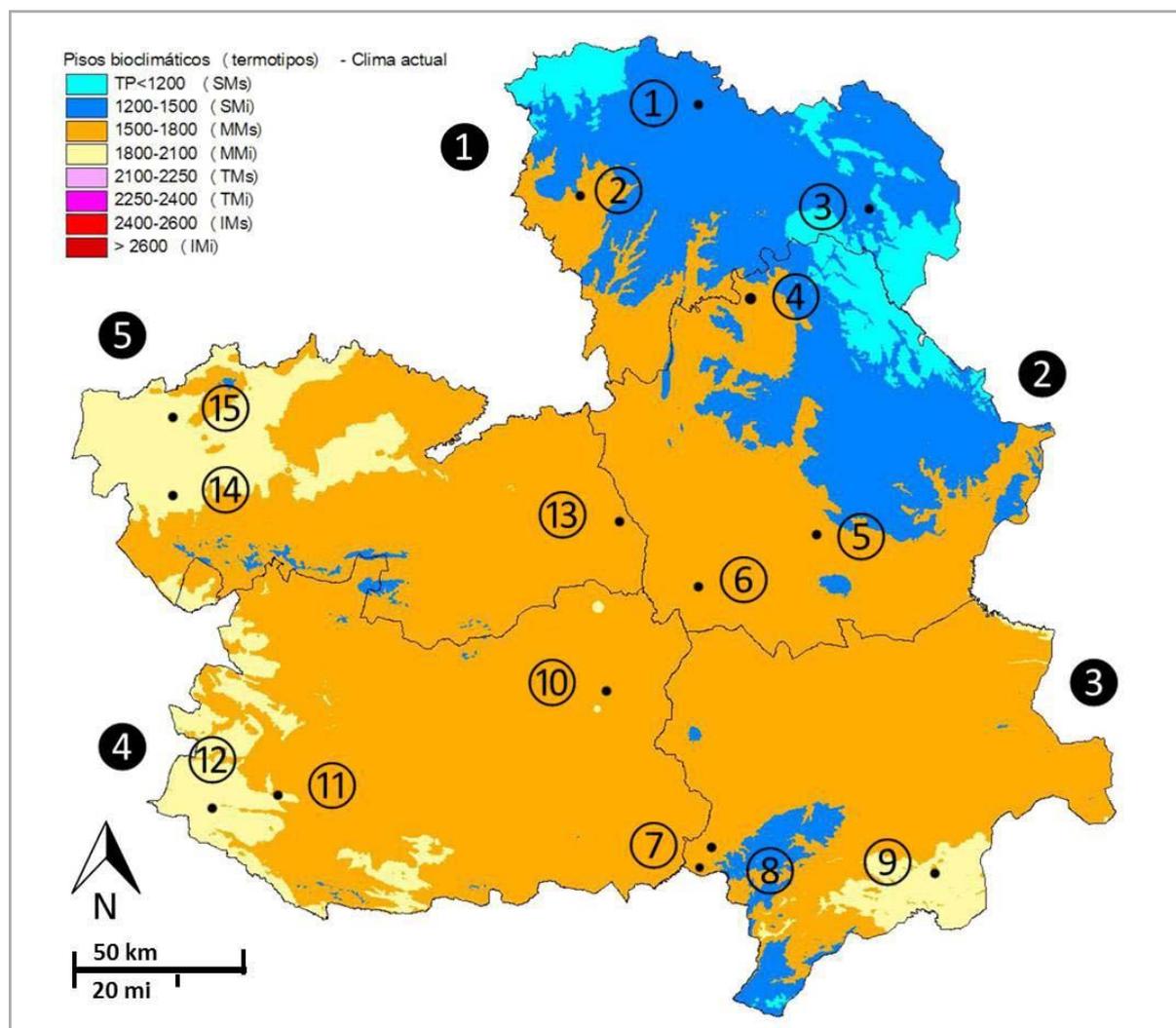


Figura 10. Pisos bioclimáticos (termotipos) de CLM basados en la temperatura positiva anual (equivalente en la práctica totalidad del territorio, salvo las cumbres más elevadas, a la temperatura media anual) y estaciones de muestreo, donde IM, TM, MM y SM corresponden a los termotipos infra-, termo-, meso- y supramediterráneo; las letras i y s designan los horizontes inferior (o más cálido) y superior (o más fresco) de cada termotipo, respectivamente. El horizonte supramediterráneo superior incluye el termotipo orosubmediterráneo, no visualizable en la escala empleada. Los valores umbrales de cada horizonte se indican en unidades de temperatura positiva anual (temperatura en décimas de °C). En cuanto a estaciones: **1)** Guadalajara; **2)** Cuenca; **3)** Albacete; **4)** Toledo y; **5)** Ciudad Real. E.: estación, donde: 1) Sigüenza; 2) Yunquera de Henares; 3) Tierzo; 4) Villar del Infantado; 5) Buenache de Alarcón; 6) Las Pedroñeras; 7) Villapalacios; 8) Bienservida; 9) Hellín; 10) Argamasilla del Alba; 11) Navacerrada; 12) Almadenejos; 13) Villanueva de Alcardete; 14) Belvis de la Jara y; 15) Velada. . Adaptado de Fernández González et al. (2009).

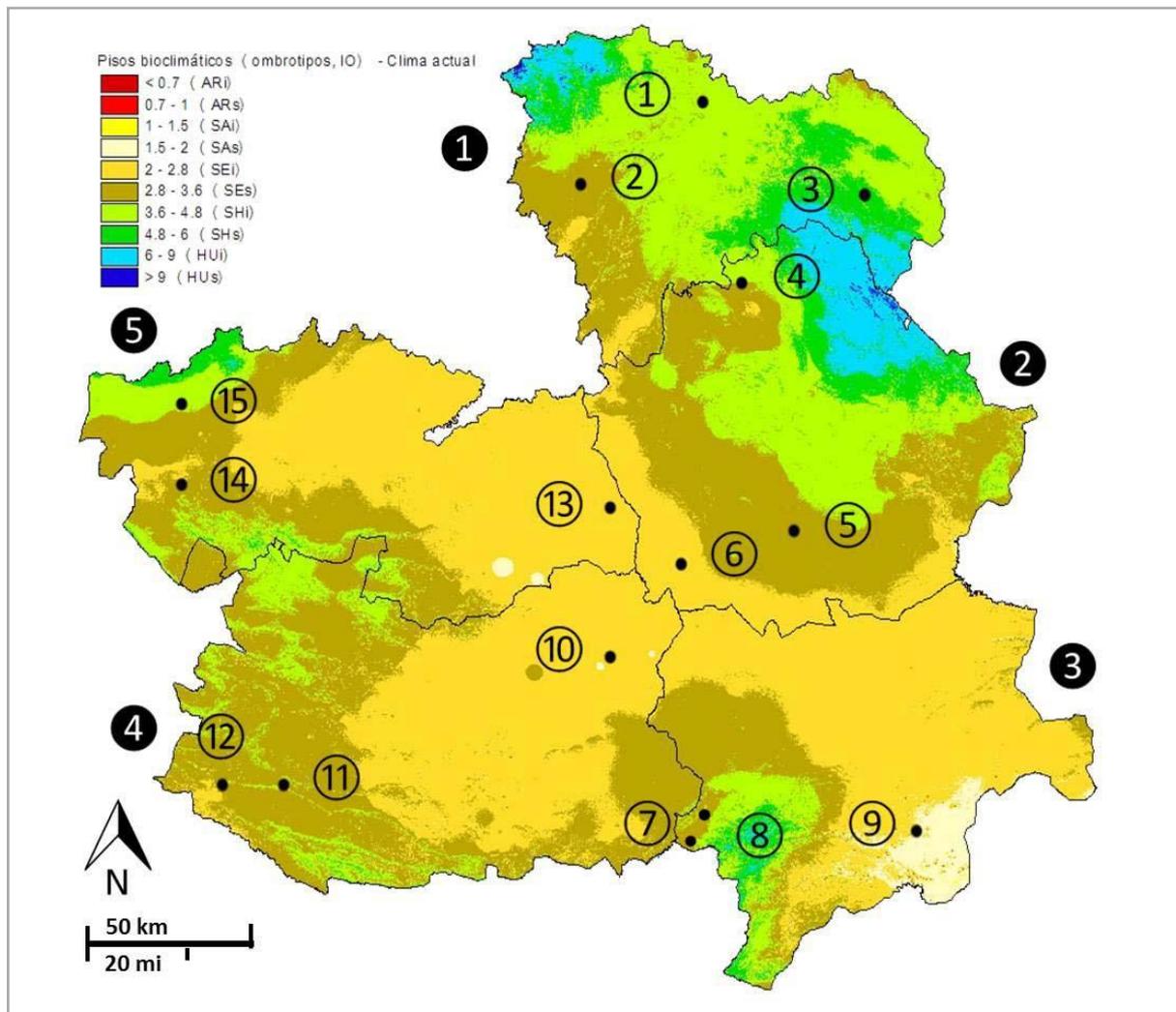


Figura 11. Pisos bioclimáticos (ombrotipos) de CLM basados en el índice ombrotérmico anual (equivalente al cociente entre la precipitación y la temperatura positiva anual) y estaciones de muestreo, donde las abreviaturas AR, SA, SE, SH y HU corresponden a los ombrotipos árido, semiárido, seco, subhúmedo y húmedo; las letras i y s designan los horizontes inferior (o más seco) y superior (o más lluvioso) de cada ombrotipo, respectivamente. En cuanto a estaciones: **1)** Guadalajara; **2)** Cuenca; **3)** Albacete; **4)** Toledo y; **5)** Ciudad Real. E.: estación, donde: 1) Sigüenza; 2) Yunquera de Henares; 3) Tierzo; 4) Villar del Infantado; 5) Buenache de Alarcón; 6) Las Pedroñeras; 7) Villapalacios; 8) Bienservida; 9) Hellín; 10) Argamasilla del Alba; 11) Navacerrada; 12) Almadenejos; 13) Villanueva de Alcardete; 14) Belvis de la Jara y; 15) Velada. . Adaptado de Fernández González et al. (2009).

3.3.2. TRABAJO DE CAMPO

3.3.2.1. CAPTURA DE *CULICOIDES* ADULTOS

Las trampas de luz son un medio eficaz y productivo de recolección de dípteros hematófagos, tanto en cuanto a número de individuos capturados como a la diversidad de las especies representadas (Service 1977). Estas trampas se utilizan en colectas nocturnas y sirven para atraer insectos con fototropismo positivo. Una alta diversidad de insectos nocturnos es atraída a la luz y, aunque no se conoce con certeza la razón de esta atracción, se ha postulado que muchos de ellos se orientan en su vuelo tomando como referencia algún punto luminoso en el cielo, que puede ser la luna o las estrellas más cercanas a La Tierra (Barnard & Jones 1980).

Para la captura de individuos adultos de *Culicoides* se emplearon trampas de luz suctoras tipo mini CDC (Modelo Miniature blacklight trap 1212, John W. Hock Company, Gainesville, EE. UU.), con luz ultra violeta (UV) y célula fotoeléctrica incorporada. Esta trampa, originalmente descrita por Sudia & Chamberlain (1962), fue desarrollada con el fin de proporcionar un dispositivo de muestreo fiable y portátil para la colección de mosquitos y flebotomos implicados en la transmisión de arbovirosis. Más tarde, demostró ser también altamente eficaz en la captura de *Culicoides* (Capela et al. 1993, Miranda et al. 2004), por lo que en la actualidad es uno de los métodos más extendidos, junto con la trampa Onderstepoort, para estudios de monitorización de estas poblaciones o para la captura de un elevado número de ejemplares (del Río 2012). En relación al uso de diferentes trampas, estudio llevados a cabo por Venter et al. (2009a) indican una eficiencia menor en la captura de *Culicoides* empleando trampas mini CDC comparadas con trampas tipo Onderstepoort. Estas diferencias se deben a la fuente de luz más potente usada por las trampas Onderstepoort, no obstante el gasto energético de éstas, su instalación y su coste hacen que presenten una menor operatividad que las mini CDC.

Estos dispositivos poseen ciertas características que garantizan la eficacia de su uso, como es una buena selectividad de captura, fuente de luz apropiada, construcción resistente, disponibilidad de repuestos y buena autonomía (González & Goldarazena 2011). Fabricada mayoritariamente con materiales plásticos, la ligereza que ofrece (~ 0.8 kg) hace que sea una trampa de fácil utilización en zonas de difícil acceso y poca capacidad de maniobrabilidad, lo que la convierten en una herramienta versátil y de fácil manejo. La trampa consta de una parte superior con una cubierta opaca a modo de platillo, que evita que en caso de lluvia penetre el agua en el interior, y una arandela en la parte central que permite su suspensión por medio de un cordel a cualquier estructura en las proximidades de la explotación (ramas de árbol, soportes, postes). Adosada a la base del platillo encontramos la fuente lumínica en forma de tubo de luz UV negra de 4 W y 15 cm de longitud, cuya elección responde a los datos aportados por Anderson & Linhares (1989), más tarde confirmados por Venter et al. (2009b) y Jenkins & Young (2010), que reconocen una mayor efectividad de esta luz frente a la blanca o la incandescente. Debajo de la fuente de atracción y separado por una malla metálica de 5 mm de luz se localiza un ventilador, el cual crea una corriente de aspiración que capta a los individuos que acuden a las proximidades y los introduce en una sistema de contención. Este sistema está constituido por un embudo de tela que lleva en su extremo un recipiente de plástico, en el que se coloca el medio de conservación (Fig. 12). El recomendado es el uso de una mezcla a partes iguales de alcohol 96% con propilenglicol (anticongelante de automóvil) y con agua, donde se almacenan y conservan los insectos capturados ya que conviene evitar la alteración y degradación de los individuos para asegurar una correcta clasificación (MARM 2008).

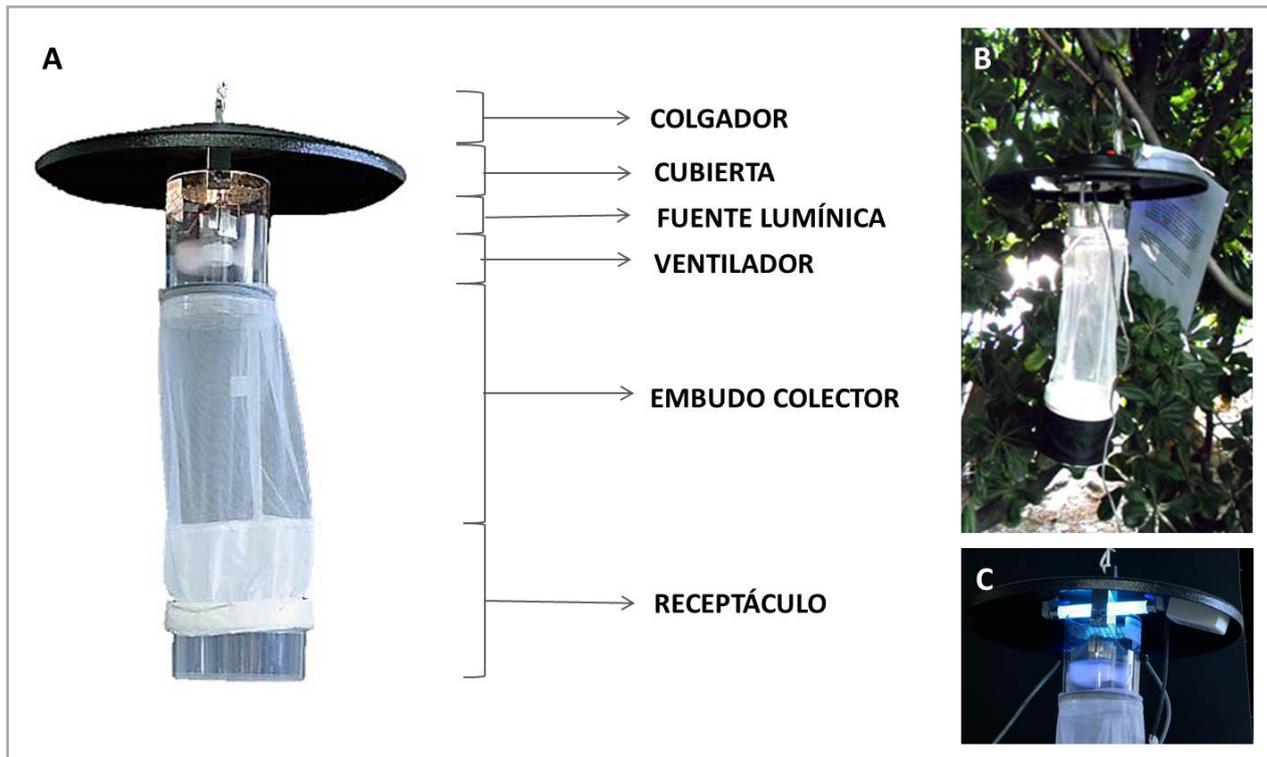


Figura 12. Trampa de luz tipo mini CDC, donde: **A)** modelo general y partes; **B)** trampa colocada sobre el terreno y; **C)** detalle de la luz UV en funcionamiento.

Este sistema puede funcionar con baterías de 6 V e incluso a pilas, pudiéndose conectar mediante un transformador a la corriente eléctrica en caso de que sea necesario, con conexión a 220 V. Aun así, la autonomía de las trampas es de aproximadamente dos días, por lo que, siempre que no se conecte a la red eléctrica, se requiere la recarga de las baterías o la sustitución continua de pilas, cualquiera que sea el caso. Como estos dípteros tienen, en general, una actividad crepuscular y nocturna, estas trampas deben funcionar desde el anochecer hasta el amanecer, por lo que incorporan una célula fotoeléctrica tipo PhotoSwitch (LCS-2) que regula automáticamente el periodo de muestreo.

Para la realización de los muestreos, las trampas se pusieron en funcionamiento con una periodicidad semanal, actuando desde el anochecer hasta el amanecer una noche de cada semana. Éstas se colocaron en lugares favorables de albergar *Culicoides*, utilizando para ello los siguientes criterios de ubicación:

- Cercanía de instalaciones ganaderas de rumiantes o zonas de alta carga ganadera de especies susceptibles.
- Exterior de las instalaciones cerradas (no suelen entrar en el interior de las casas o establos a no ser que presenten grandes superficies abiertas), entre 5 y 8 m del lugar donde se encontraban los animales.
- Altura de colocación de entre 1,5 y 2 m sobre el suelo.
- Zonas alejadas de la presencia de luces artificiales y con poco viento o protegidas de éste, ya que los cambios climáticos alteran la normal actividad de los insectos y los adultos dejan de volar a velocidades del aire superiores a 3 m/s (MARM 2008).

El uso continuado de estas trampas a la intemperie puede provocar el deterioro o avería de las mismas, por lo que fue necesaria una revisión constante por parte de personal cualificado para su sustitución o

reparación en caso de producirse. Además se procedió a cambiar el tubo fluorescente cada año, pues pasado este tiempo apenas emite ya radiación UV (MARM 2011).

Como consecuencia de las características intrínsecas del Programa Nacional de Vigilancia Entomológica en el que se enmarca este trabajo de investigación, tales como la baja densidad de estaciones de muestreo o los factores derivados del uso de las trampas mini CDC, la abundancia y la detección de especies pudo haberse visto subestimada durante el presente estudio. Como apunta del Río (2012), cuando las trampas de luz se sitúan en zonas cercanas a los animales como en nuestro estudio, se debe tener en cuenta que no se conoce el porcentaje de la población de *Culicoides* que dichas trampas interceptan y que, posiblemente, tan solo se captura una pequeña proporción de la población total. La comparación de capturas obtenidas mediante trampas de luz con las de otros métodos de muestreo (trampas de CO₂, muestreo directo sobre animales, "truck-trapping") demuestran importantes variaciones tanto en número de individuos como en número de especies (Holbrook & Wuerthele 1984, Anderson & Linhares 1989), pudiendo ser subestimadas algunas especies de importancia en la transmisión de patógenos (Carpenter et al. 2008). Aun teniendo en cuenta las anteriores consideraciones, cabe destacar que el uso continuado del mismo elemento de captura durante el ensayo permite comparar las variaciones experimentadas en el tiempo y el espacio.

3.3.2.2. RECOGIDA DE DATOS CLIMÁTICOS

La actividad de los *Culicoides* está muy afectada por las condiciones atmosféricas, fundamentalmente por las temperaturas mínimas (Verhoef et al. 2014). A fin de establecer la relación de la temperatura con la dinámica poblacional de *Culicoides*, con las estaciones de muestreo se instalaron conjuntamente termómetros para el registro de temperaturas máximas y mínimas diarias durante la sesión de captura. Estos dispositivos se colocaron siempre bajo algún tipo de protección para evitar la luz solar directa y la lluvia, en lugares sin demasiado polvo y donde no podían acceder los animales.

3.3.2.3. ENVÍO DE MUESTRAS

Para el envío de las muestras, el contenido de los recipientes de captura se filtró en una tela de gasa suficientemente fina y tupida lo que permite que los insectos queden retenidos, no utilizando para ello tela de gasa médica pues dificulta mucho la separación de los individuos al quedar retenidos entre las fibras de ésta. El contenido de esta filtración se pasó a un nuevo recipiente, esta vez con alcohol 70%, y se procedió al etiquetado doble del mismo.

La gasa con los insectos son enviados al laboratorio en recipientes plásticos (con alcohol de 70%) herméticamente cerrados e identificados con código. Los recipientes con las muestras de cada día se rotularon con la fecha de recogida, localidad y código de la explotación con una etiqueta adhesiva en el exterior (nunca en la tapa) y otra etiqueta interior, ambas realizadas con grafito para impedir el borrado en caso de extravasación del alcohol. Por evitar este contratiempo, la tapa fue asegurada con película autosellante moldeable para que el líquido no se extravasase en el proceso de transporte al laboratorio, individualizando asimismo cada recipiente en bolsas plásticas.

Junto con cada muestra se envió una hoja de campo o ficha donde se incluyó, además de los datos del etiquetado, otros como el nombre del técnico, la duración del muestreo, temperatura máxima y mínima, humedad relativa (HR) máxima y mínima, observaciones e incidencias. La HR finalmente no se utilizó en los análisis estadísticos al no contar con series completas para todas las estaciones.

3.3.3. TRABAJO DE LABORATORIO

3.3.3.1. TAMIZADO

Conforme las muestras llegaban al laboratorio, se le dió un número de entrada a cada una y se rellenó una ficha específica de identificación. Es entonces cuando se inició la labor de procesado de las muestras, cuyo primer paso fue el del tamizado. Es fácil encontrar en estos recipientes una gran cantidad de insectos tales como coleópteros, isópteros, himenópteros, lepidópteros u otros dípteros (e incluso arácnidos) de mayor tamaño que los *Culicoides* y cuyos restos entorpecen mucho la manipulación de la muestra. Para ello se utilizó un tamiz de 5 mm de luz que permite el paso de los insectos objeto de nuestro estudio, pero no de aquellos de mayor tamaño pertenecientes a otros grupos y que son descartados.

El contenido de este tamizado se pasó a una bandeja rectangular de plástico blanco donde se procedió a la separación ocular de otros pequeños insectos que han atravesado el tamiz debido a su pequeño tamaño pero que no pertenecen al género *Culicoides*, entre los que suelen encontrarse en su mayoría dípteros representantes de las familias Psychodidae, Sciaridae, Chironomidae, Simuliidae y otros Ceratopogonidae no *Culicoides*. En ocasiones es compleja la discriminación con algunas de las familias anteriormente mencionadas, sobre todo cuando estamos hablando de especies de *Culicoides* que presentan un patrón alar poco aparente, por lo que estos individuos fueron apartados junto al resto de los positivos y su diferenciación se llevó a cabo bajo lupa binocular, si es posible, o por medio de preparaciones específicas para su posterior estudio con microscopio.

3.3.3.2. PREPARACIÓN E IDENTIFICACIÓN

La correcta identificación de los insectos vectores de patógenos es esencial para evaluar el riesgo de transmisión de enfermedades (Meiswinkel et al. 2004a). La identificación taxonómica se realizó mediante visualización directa del patrón alar con una lupa binocular o estereomicroscopio (SMZ1000 Zoom Stereomicroscope, Nikon, Tokio, Japón), atendiendo a la clave de Rawlings (1996). Este patrón es el carácter más importante en la clasificación de los *Culicoides*, bastando con su estudio para lograr la identificación en muchas especies, aunque en otras pueden presentarse complicaciones para realizar dicha confirmación. Este hecho, condicionado en gran medida por la existencia de especies con patrones alares poco aparentes, hace necesario el montaje de estos individuos en preparaciones para su examen al microscopio. Para la discriminación del estado gonotrófico de cada individuo se recurrió a la observación directa de la pigmentación abdominal, atendiendo al criterio detallado en la Introducción (Fig. 5).

Los individuos que para su identificación no requirieron montaje, se almacenaron en tubos Eppendorf con su correspondiente etiquetado y utilizando alcohol etílico al 70%, que es el medio de conservación más comúnmente utilizado en la preservación de insectos, al que se agregó unas pocas gotas de glicerina a fin de impedir la desecación en caso de evaporarse el alcohol durante ese tiempo. El volumen de la solución debe ser de cinco o más veces mayor que el de los insectos a preservar. Este tipo de preservación requiere la revisión periódica de las muestras para reponer el alcohol que se evapore y para el cambio de alcohol sucio en algunas muestras, también es recomendable colocar las muestras en lugares frescos, secos y oscuros para disminuir la evaporación y la decoloración que pueda provocar la luz a los organismos (anaqueles o gabinetes entomológicos cerrados). El etiquetado se realizó con lápiz en una pequeña etiqueta que se adhiere al vial y que además se envolvió con cinta adhesiva transparente con el fin de asegurar la fijación.

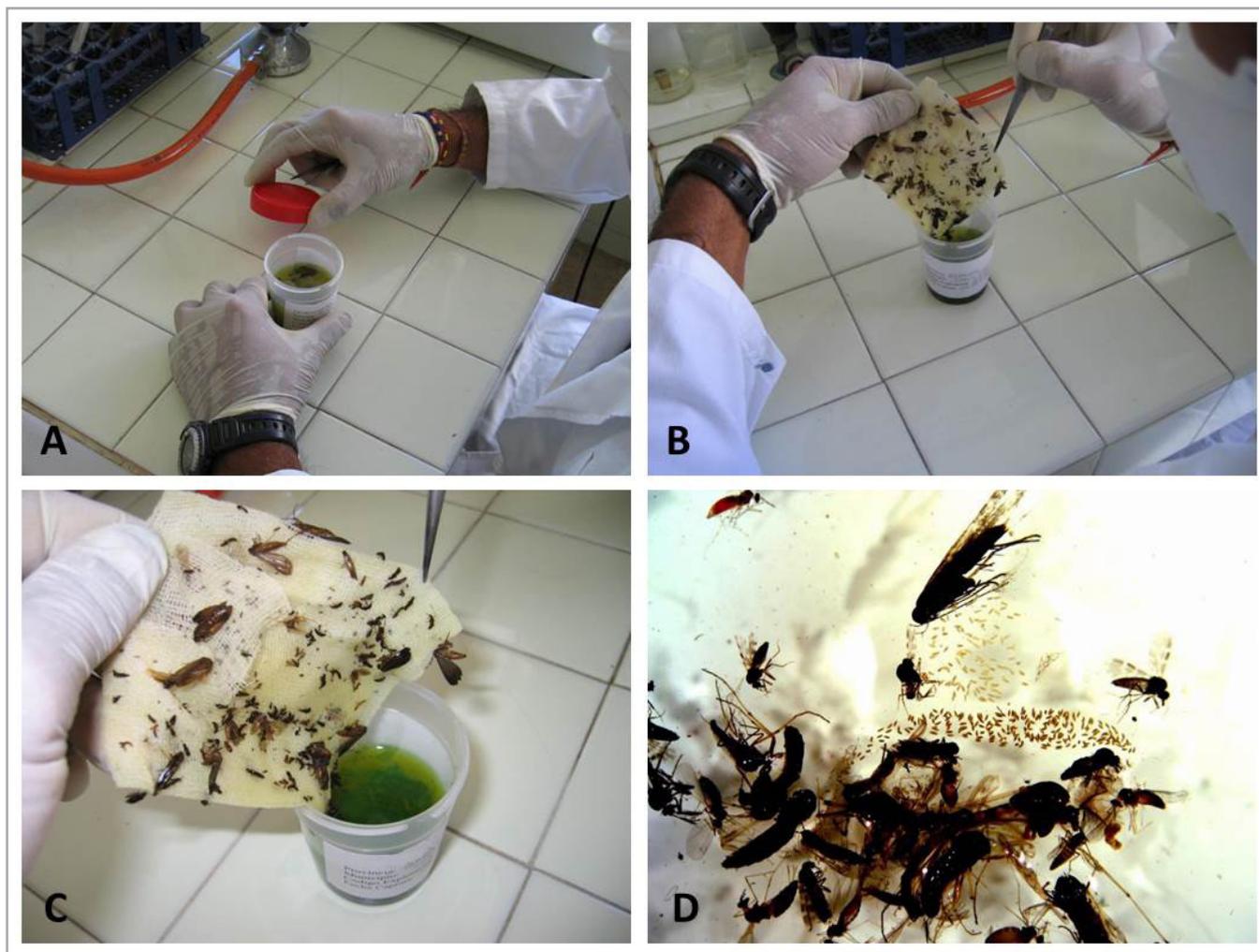


Figura 13. Diferentes etapas del procesado de las muestras, donde: **A)** recepción y apertura de la muestra; **B)** artrópodos en la tela de gasa original; **C)** detalle y; **D)** aspecto del contenido parcial de una muestra procedente del programa nacional, previo al tamizado y bajo la lupa binocular.

Es necesario seguir un procedimiento específico si se requiere el montaje a fin de obtener buenos ejemplares y una conservación permanente de los mismos, lo que permite disponer de preparaciones en buen estado durante un periodo de tiempo prolongado. Se parte de individuos conservados en alcohol 70%, por lo que hay que eliminar el agua en la mayor parte posible, lo cual se consigue sumergiendo los ejemplares en una batería de alcoholes de gradación creciente. Para ello se utilizaron placas de porcelana, tipo acuarela, donde se introdujo alcohol 90%, 96% y absoluto en tres oquedades contiguas, pasando los ejemplares de la menor graduación a la mayor en periodos de 10 min, hasta terminar en alcohol absoluto. Tras esto se logra una deshidratación casi total de los ejemplares, con lo que se asegura una mejor fijación y mayor durabilidad de la muestra.

Antes de comenzar el procedimiento, los portaobjetos a emplear para el montaje fueron limpiados con alcohol absoluto, tras lo cual se coloca el individuo sobre éste y se cubre con una gota de líquido de montaje depositado cuidadosamente con ayuda de una pipeta Pasteur plástica. Tras ello se procedió, bajo lupa a 12-15X de aumento, a la disección de la cabeza, alas, patas-tórax y abdomen con la ayuda de alfileres entomológicos finos (Nº 0-2). Las partes deben colocarse separadas y preferiblemente equidistantes, pues ello ayudará al mejor estudio de cada una de ellas. Se diseca en primer lugar la cabeza y se coloca en la parte superior derecha de la gota. Luego se separan las alas del tórax

y se disponen debajo de la cabeza, en la parte inferior derecha. El tórax, con cuidado de no dañar las patas, se separa del abdomen y se ubica al lado de las alas, por lo que finalmente el abdomen queda dispuesto en la parte superior izquierda de la gota. Una vez así dispuestas, se procedió a cubrir con un cubre-objetos procurando evitar la formación de burbujas en el interior. Si esto sucede, puede aplicársele calor seco al porta por cortos espacios de tiempo para que ayude a la difusión del gas fuera de la preparación.

El medio de montaje empleado para esta labor fue el denominado líquido de Hoyer, que es preparado en el laboratorio con la mezcla de los siguientes productos: 50 ml de agua destilada, 30 g de goma arábiga, 200 g de hidrato de cloral y 20 ml de glicerina. Esta solución, además de su rápida y fácil preparación, ofrece la ventaja de la recuperación de los especímenes del porta-objetos si se desea con la adición de agua, ya que es un medio hidrosoluble (González & Goldarazena 2011). Esta higroscopía hace necesario el posterior sellado de las preparaciones ya que éstas tienden a absorber agua del ambiente, lo que puede acabar por deteriorar la muestra transcurrido cierto tiempo. Las muestras, correctamente rotuladas con el número de explotación, fecha y municipio, se almacenaron en una estufa a 45 °C durante dos semanas antes del sellado, el cual se llevó a cabo con un esmalte sintético (laca de uñas) mediante un pincel, cubriendo los bordes del cubre con pintura. Tras el secado de éste, las muestras estuvieron aptas para su estudio al microscopio óptico y su posterior almacenaje en tiradores plásticos dentro de archivadores para porta-objetos.

La visualización de estas preparaciones se realizó con un microscopio (Modelo Eclipse 80i, Nikon, Tokio, Japón) y las fotografías fueron tomadas con una cámara para microscopía de alta resolución (Modelo DS-Ri1, Nikon, Tokio, Japón) a través del ocular. Los caracteres que tienen especial relevancia para la sistemática son el tamaño, radio antenal (AR: longitud de los segmentos del 11 al 15/longitud de los segmentos del 3 al 10) y distribución de las sensilas celocónicas en las antenas; dimensiones, radio palpo-probóscide y radio cabeza-probóscide; longitud (distancia desde el *arculus* a la parte más distal del ala) y ubicación de las áreas blancas en las celdas de las alas; medidas de las diversas partes de las patas así como el número de cerdas espiciformes en tibias posteriores y el número, forma y tamaño de las espermatecas en el abdomen de las hembras y las estructuras de la genitalia de los machos (Cornet 1974, Perruolo 2006). Para la identificación de los *Culicoides* en preparaciones microscópicas se emplearon las claves de Delécolle (1985) y Glukhova (2005).

Tradicionalmente, la evaluación de caracteres morfológicos ha sido la principal herramienta para la distinción y clasificación de las especies de *Culicoides*. Sin embargo, este método es muy limitado a la hora de clasificar especies crípticas o isomórficas, es decir, aquellas que son morfológicamente similares pero genéticamente diferentes. Existe una gran dificultad para diferenciar estas especies en base a las características distintivas de las hembras (que son los individuos capturados mayoritariamente por las trampas mini CDC), ya que la diferencia entre los patrones alares es muy sutil en la mayoría de los casos, presentando incluso superposición de caracteres. Para solventar este problema se han desarrollado recientemente varias técnicas, entre las que se incluyen herramientas morfométricas (Pagès & Sarto i Monteys 2005, Pagès et al. 2009, Augot et al. 2010, Muñoz-Muñoz et al. 2011), técnicas moleculares de PCR como el análisis del COI (Nolan et al. 2007), el análisis del primer y segundo espaciadores internos transcritos (ITS) del ADN ribosomal (Gomulski et al. 2006) y el uso de claves de identificación interactiva basado en elementos morfológicos (Mathieu et al. 2012). Las técnicas moleculares se han revelado como un procedimiento muy fiable para la identificación de especies crípticas (Pagès & Sarto i Monteys 2005, Nolan et al. 2007, Augot et al. 2010, Lehmann et al. 2012), pero su aplicabilidad resulta compleja y poco práctica dentro de una rutina con las características del programa nacional.

Teniendo en cuenta que *C. scoticus* se encuentra frecuentemente en biocenosis con *C. obsoletus* s.s., que se considera además un vector de igual relevancia (González & Goldarazena 2011), y que las hem-

bras ambas especies son morfológicamente muy similares, no se procedió a la diferenciación específica, de modo que en el presente estudio se trabajó de forma general con *C. obsoletus s.l.*, también conocido como complejo *Obsoletus*.

3.4. OBTENCIÓN DE DATOS SECUNDARIOS

Los datos secundarios son registros escritos que proceden de un contacto con la práctica pero que provienen de la explotación de información no recogida directamente por el investigador, por ejemplo bases de datos o análisis realizados con anterioridad por otros estudiosos. Con el fin de construir una tabla de datos global y generar una mayor riqueza de recursos se hicieron servir otras bases de información que se sumaron a los datos primarios obtenidos en laboratorio.

3.4.1. DATOS CLIMÁTICOS

El clima determina la capacidad de los insectos para prosperar o persistir bajo condiciones naturales en una localidad dada (Silveira et al. 1976), ya que son animales poiquilotermos y por consiguiente incapaces de mantener una temperatura interna relativamente constante. Es por ello que el estudio de la influencia de las condiciones ambientales sobre el desarrollo de insectos plagas y enfermedades suministra las bases para la predicción de brotes epidémicos.

Se realizó una búsqueda y recopilación de información climática histórica, estandarizada y de libre acceso, la cual fue obtenida del servidor mundial WorldClim (Hijmans et al. 2005) para el cuadrante abarcado por nuestra área de estudio, disponibles en www.worldclim.com. Los datos de WorldClim son generados mediante la interpolación de la media de los datos climáticos mensuales de las estaciones meteorológicas de una red de resolución de 30 arcsec (a menudo denominado como "1 km" de resolución).

La temperatura es un factor crítico del que depende tanto la densidad vectorial como la capacidad vectorial: aumenta o disminuye la supervivencia del vector, condiciona la tasa de crecimiento de la población de vectores, cambia la susceptibilidad del vector a los patógenos, modifica el periodo de incubación extrínseca del patógeno en el vector y cambia la actividad y el patrón de la transmisión estacional. Por otra parte, el aumento de las precipitaciones aumenta el número y la calidad de los criaderos así como la densidad de vegetación, lo que proporciona a su vez ecosistemas en los que resguardarse (López Vélez & Molina Moreno 2005). Dentro de la base de datos WorldClim, hay variables bioclimáticas que se derivaron de la temperatura mensual y valores de precipitación para generar las variables más significativas biológicamente. Las variables bioclimáticas que se tuvieron en cuenta fueron aquellas que representan las tendencias anuales: temperatura media anual y su estacionalidad y la precipitación acumulada anual media.

3.4.2. DATOS EDÁFICOS

3.4.2.1. COMPOSICIÓN DEL SUELO

Las larvas de *Culicoides* pueden desarrollarse en multitud de microhábitats, como charcos, corrientes de agua, lodazales, playas, pantanos, huecos de árboles, irrigaciones, suelos saturados, estiércol de animales o frutas en descomposición, entre otros muchos (da Silva et al. 2010). Por tanto, la composición del suelo es un factor que influye determinantemente en la presencia de las especies de una zona, pues cada una tiene unos hábitats preferentes en los que llevar a cabo su desarrollo preimaginal.

Los tipos de suelo pueden incluir arcilla, limo o arena, con diferentes mezclas de cada uno presente en diferentes entornos. En general, las partículas pequeñas de suelo granular promueven una mejor circulación del agua, aire y nutrientes que las partículas más grandes siempre y cuando los gránulos no estén demasiado apretados entre sí, como en los suelos arcillosos. De los tres tipos de suelo, la arena contiene el tamaño de partícula más grande, mientras que los materiales de limo tienen una mezcla homogénea de arena y arcilla, que permite que los materiales circulen a través.

Para determinar la composición de los suelos de cada una de nuestras estaciones de muestreo se ha recurrido a la Base de Datos Armonizada de los Suelos del Mundo (HWSD) de libre acceso en Internet, versión 1.21 del 7 de marzo de 2012 (FAO et al. 2012).

La HWSD consiste en una base de celdas de 30 arcsec incluyendo más de 15.000 unidades cartográficas de suelo a lo que armoniza actualizaciones regionales y nacionales de información de suelos del planeta (SOTER, ESD, Mapa de Suelos de China, WISE) con la información contenida entre la escala de 1: 500.000 del Mapa Mundial de Suelos de la FAO-UNESCO.

La base de datos compiladas en formato ráster consisten en 21.600 filas y 43.200 columnas, las cuales se asocian a datos de propiedades de suelo armonizados. El uso de esa estructura permite la asociación de los datos de atributo con el mapa ráster para su ilustración o consultar la estructura en términos de unidades de suelo y la caracterización propiedades del suelo seleccionadas (carbono orgánico del suelo, pH, capacidad de almacenamiento de agua, profundidad del suelo, capacidad de intercambio catiónico del suelo y la fracción de arcilla, bases intercambiables totales, contenido de limo y yeso, porcentaje de sodio intercambiable, salinidad, clases texturales y granulometría).

Para el estudio, se ha trabajado con los datos dominantes de la capa superficial de suelo (0-30 cm de profundidad) de la fracción de arcilla (F.Arc.%), la fracción de limo (F.Lim.%), la fracción de arena (F.Are.%) y el carbono orgánico (C.Org.% en peso) (Tabla 7).

Tabla 7. Datos dominantes de la capa superficial del superficial del suelo obtenidos del HWSD, donde F. Arc. (%) es Fracción de arcilla de la capa superficial del suelo (0-30 cm), F. Lim. (%) es Fracción de limo de la capa superficial del suelo (0-30 cm), F. Are. (%) es Fracción de arena de la capa superficial del suelo (0-30 cm) y C. Org. (% en peso) es Carbono orgánico de la capa superficial del suelo (0-30 cm). La leyenda numérica de provincias y estaciones se corresponde con la de la Fig. 9.

P	E	F. Arc. (%)	F. Lim. (%)	F. Are. (%)	C. Org. (% peso)
1	①	41,00	36,00	23,00	2,72
	②	42,00	34,00	24,00	1,61
	③	19,00	32,00	49,00	0,87
2	④	36,00	43,00	21,00	0,65
	⑤	19,00	32,00	49,00	0,87
	⑥	36,00	43,00	21,00	0,65
3	⑦	19,00	32,00	49,00	0,87
	⑧	77,00	14,00	9,00	1,83
	⑨	78,00	13,00	9,00	0,70
4	⑩	36,00	43,00	21,00	0,65
	⑪	34,00	48,00	18,00	0,60
	⑫	36,00	43,00	21,00	0,65
5	⑬	36,00	43,00	21,00	0,65
	⑭	36,00	43,00	21,00	0,65
	⑮	47,00	34,00	19,00	0,98

3.4.2.2. USO Y OCUPACIÓN DEL SUELO

Los estudios sobre ocupación del suelo están basados en la caracterización sistemática de la cobertura de la superficie terrestre, a partir de los patrones de información que proporcionan imágenes aéreas o de satélite. El término, derivado del inglés "land cover", se refiere a la representación de aquello que puede identificarse o detectarse (manual o automáticamente) en la superficie terrestre a partir de una fuente de datos homogénea, generalmente una imagen de satélite o una fotografía, y para un nivel de detalle dado (GeoPlaDes 2009). La cobertura del suelo categoriza la superficie terrestre en distintas unidades según sus propiedades biofísicas, como por ejemplo, superficie urbana, cultivo o arbolado forestal, entre otros.

Para determinar la ocupación de los suelos de cada una de nuestras estaciones de muestreo se ha recurrido a la base de datos de CORINE Land Cover 2006 (CLC2006), que es una actualización del CLC2000 referida al año 2006 y la generación de una base de datos de cambios ocurridos durante los años 2000-2006, dentro del programa europeo Global Monitoring for Environment and Security (GMES). Las principales características de esta base de datos son:

- Escala de Referencia: 1: 100.000.
- Sistema geodésico de referencia ETRS89 y Sistema cartográfico de representación UTM.
- Fotointerpretación sobre imagen de referencia Landsat TM en el año 1990, Landsat7 en el año 2000 e imágenes SPOT4 en el año 2006.
- Unidad mínima cartografiable: 25 ha, en el caso de cambios en la ocupación del suelo: 5 ha.
- Clasificación de tipo jerárquico que consta de categorías con información a nivel regional, las cuales pueden ser agregadas en niveles superiores de las categorías a nivel nacional, divididas en tres niveles con 44 clases de coberturas y usos del suelo (IGN 2013).

Se obtuvieron los porcentajes de los diferentes usos y ocupaciones del suelo (Tabla 8) en una cuadrícula de 8x8 km centrada en cada estación de muestreo (Tabla 9).

3.5. ANÁLISIS Y TRATAMIENTO ESTADÍSTICO DE LOS DATOS

En ecología, el concepto "abundancia" hace referencia al número de individuos que presenta una comunidad por unidad de superficie o de volumen. En el presente trabajo se hace referencia repetidamente a este concepto, aunque realmente a lo que se refiere es a la cuantía de las capturas, que es un índice relativo de la abundancia real. Este índice a su vez se encuentra modulado por otros factores, como la capturabilidad de las diferentes especies, lo cual está influenciado por una serie de elementos externos e inespecíficos, pero también por factores intrínsecos de cada especie. Sobre este conocimiento y estas asunciones, con el fin de simplificar la terminología empleada se ha utilizado el término "abundancia" para hacer referencia a la cuantía de las capturas, aunque estrictamente el término adecuado sería "abundancia observada".

La herramienta que se utilizó para el análisis de los datos fue el programa estadístico SPSS® Statistics 20 (IBM® Corp. New York, EE. UU.). Los métodos estadísticos empleados en cada caso se exponen a continuación, ordenados en función de los diferentes estudios para los cuales se han hecho servir.

Tabla 8. Leyenda de coberturas terrestres, según metodología CLC.

CAPA	NIVEL 1	NIVEL 2	NIVEL 3	
1	Superficies artificiales	Zona urbana	Tejido urbano continuo	
2			Tejido urbano discontinuo	
3		Zonas industriales, comerciales y de transportes	Zona industrial o comercial	
4			Redes viarias, ferroviarias y terrenos asociados	
5			Zonas portuarias	
6			Aeropuertos	
7		Zonas de extracción minera, vertederos y de construcción	Zonas de extracción minera	
8			Escombrera y vertederos	
9			Zonas de construcción	
10		Zonas verdes artificiales, no agrícolas	Zonas verdes urbanas	
11			Instalaciones deportivas y recreativas	
12	Zonas agrícolas	Tierras de labor	Tierras de labor en secano	
13			Terrenos regados permanentemente	
14			Arrozales	
15		Cultivos permanentes	Viñedos	
16			Frutales	
17			Olivares	
18		Praderas	Praderas	
19		Zonas agrícolas heterogéneas	Cultivos anuales asociados con cultivos permanentes	
20			Mosaico de cultivos	
21			Terrenos principalmente agrícolas, pero con importantes espacios de vegetación natural	
22	Sistemas agroforestales			
23	Zonas forestales con vegetación natural y espacios abiertos	Bosques	Bosques de frondosas	
24			Bosques de coníferas	
25			Bosque mixto	
26		Espacios de vegetación arbustiva y/o herbácea	Pastizales naturales	
27			Landas y matorrales	
28			Vegetación esclerófila	
29			Matorral boscoso de transición	
30		Espacios con poca o sin vegetación	Playas, dunas y arenales	
31			Roquedo	
32			Espacios con vegetación escasa	
33			Zonas quemadas	
34		Zonas húmedas	Zonas húmedas continentales	Glaciares y nieves permanentes
35				Humedales y zonas pantanosas
36	Turberas			
37	Zonas húmedas litorales	Marismas		
38		Salinas		
39	Zonas llanas intermareales			
40	Superficies de agua	Aguas continentales	Cursos de agua	
41			Láminas de agua	
42		Aguas marinas	Lagunas costeras	
43			Estuarios	
44			Mares y océanos	

Tabla 9. Valores de los diferentes usos y ocupaciones del suelo obtenidos del CLC2006 para cada una de las estaciones de muestreo, donde C. corresponde a Capa, P.A.A.M. es precipitación acumulada anual media, T.M.A. es temperatura media anual y E.T.M.A. es estacionalidad de la temperatura media anual. P: provincia, donde **1)** Guadalajara; **2)** Cuenca; **3)** Albacete; **4)** Toledo y; **5)** Ciudad Real. E.: estación, donde: **1)** Sigüenza; **2)** Yunquera de Henares; **3)** Tierzo; **4)** Villar del Infantado; **5)** Buenache de Alarcón; **6)** Las Pedroñeras; **7)** Villapalacios; **8)** Bienservida; **9)** Hellín; **10)** Argamasilla del Alba; **11)** Navacerrada; **12)** Almadenejos; **13)** Villanueva de Alcardete; **14)** Belvis de la Jara y; **15)** Velada.

P	E	C. 1-11	C. 12	C. 13	C. 15	C. 16	C. 17	C. 18	C. 20	C. 21	C. 22	C. 23
1	①	2,13	33,58	0,00	0,00	0,00	0,00	0,78	0,34	0,00	0,00	16,22
	②	2,48	52,58	33,64	0,00	0,00	0,00	0,00	1,30	9,44	0,09	0,00
	③	0,00	20,56	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	4,67	8,92	0,00	4,84
	④	0,00	44,16	3,41	0,00	0,00	2,25	0,00	0,81	27,55	0,00	2,31
	⑤	0,55	45,02	0,17	0,00	0,00	4,56	0,00	12,89	14,34	0,00	4,66
2	⑥	2,81	32,52	1,84	34,33	0,00	0,00	0,00	19,88	7,61	0,00	0,00
	⑦	0,00	3,17	3,84	0,00	0,00	5,09	0,00	0,47	0,00	0,00	13,75
	⑧	0,00	47,06	0,00	0,00	0,16	16,14	0,00	2,42	1,89	1,78	0,06
	⑨	0,00	16,67	3,34	0,00	19,45	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	⑩	0,00	6,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	87,91	0,83	0,48	0,00
4	⑪	0,00	10,42	0,00	0,00	0,00	4,39	0,00	9,13	17,70	10,41	0,00
	⑫	0,00	0,80	0,14	0,00	0,00	0,73	0,00	0,00	0,00	71,02	0,00
	⑬	0,03	13,23	0,00	21,41	0,00	0,64	0,00	56,03	0,00	0,00	0,00
	⑭	0,81	52,75	6,83	0,00	0,00	14,58	0,00	7,81	0,00	1,98	2,52
	⑮	0,86	23,73	1,08	0,00	0,00	0,00	0,00	7,80	0,00	3,77	18,38
P	E	C. 24	C. 25	C. 26	C. 28	C. 29	C. 32+33	C. 35-39	C. 40+43	P.A.A.M.	T.M.A.	E.T.M.A.
1	①	0,78	0,00	30,64	3,47	12,06	0,00	0,00	0,00	484	10,96	664,30
	②	0,00	0,00	0,00	0,00	0,47	0,00	0,00	0,00	434	12,41	681,16
	③	13,09	26,00	8,17	3,06	10,67	0,00	0,00	0,00	530	9,58	660,40
	④	9,27	1,97	0,00	2,98	5,30	0,00	0,00	0,00	461	11,96	679,02
	⑤	9,48	0,00	0,52	0,55	5,56	0,00	0,00	1,70	469	12,71	679,96
2	⑥	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00	430	13,78	693,59
	⑦	14,95	24,42	1,66	21,58	11,06	0,00	0,00	0,00	458	13,45	688,31
	⑧	1,67	0,00	0,00	25,28	2,64	0,89	0,00	0,00	428	14,44	689,10
	⑨	4,20	0,00	0,00	33,83	16,03	6,47	0,00	0,00	346	15,78	634,27
	⑩	0,00	0,00	0,00	0,23	4,53	0,00	0,00	0,00	420	14,44	701,33
4	⑪	7,25	0,00	0,56	12,38	27,77	0,00	0,00	0,00	511	14,82	723,10
	⑫	0,00	0,00	5,52	21,80	0,00	0,00	0,00	0,00	509	15,70	722,83
	⑬	0,00	0,00	4,48	0,58	3,59	0,00	0,00	0,00	438	13,61	700,08
	⑭	0,00	0,00	2,17	9,38	0,06	0,00	0,00	1,11	370	15,68	693,75
	⑮	0,00	0,00	21,38	8,63	14,39	0,00	0,00	0,00	360	15,24	685,56

3.5.1. CAPÍTULO I

3.5.1.1. ESTUDIO DE LA DINÁMICA POBLACIONAL DE LOS *CULICOIDES* MAMÓFILOS DE CLM

En el caso del estudio de la distribución espacial y temporal de los *Culicoides* mamófilos de interés sanitario presentes en las proximidades de las instalaciones ganaderas de CLM y con el objetivo de representar con fiabilidad los valores medios de abundancia de las especies capturadas, se recurrió a la técnica estadística conocida como “bootstrap” o “bootstrapping”. Se utilizó dicho algoritmo para calcular tanto la media aritmética como el IC del 95%, obteniendo una muestra correspondiente a la realización de $n=1.000$ réplicas aleatorias independientemente distribuidas.

- El “bootstrap” (Efron 1979) es un tipo de técnica de remuestreo de datos o “resampling” que permite resolver problemas relacionados con la estimación de intervalos de confianza o la prueba de significación estadística. En esencia, el método permite aproximar la distribución de muestreo de un estadístico y de sus propiedades mediante la creación un gran número de muestras con reposición de los datos observados gracias al cómputo por ordenador (Ledezma 2008). Este algoritmo se utiliza de modo general cuando hay pocos datos y no se tiene seguridad de cuál es la distribución subyacente a los mismos, o bien si se conoce a ciencia cierta que dicha distribución no es normal.

3.5.2. CAPÍTULO II

3.5.2.1. ESTUDIO DE LOS FACTORES GEOCLIMÁTICOS ASOCIADOS A LA COMPOSICIÓN DE LA COMUNIDAD DE *CULICOIDES* EN CLM

En primer lugar, se ha tratado de identificar el patrón de distribución espacial de la comunidad de *Culicoides* mamófilos teniendo en cuenta la covariación conjunta de la abundancia de todas las especies consideradas. Para el análisis de la estructura de covariación entre especies se recurrió a la realización de un técnica estadística de síntesis de la información con los datos de abundancia media estimados por localidad para cada especie.

- El método de análisis de componentes principales o ACP es una técnica matemática que no requiere la suposición de normalidad multivariante de los datos y que permite comprender mejor la estructura de correlación existente entre las variables que definen un sistema y establecer hipótesis sobre la interrelación existente entre las mismas (Chatfield & Collins 1980). En esencia se trata de una técnica utilizada para reducir la dimensionalidad de un conjunto de datos e intuitivamente sirve para hallar las causas de la variabilidad de dicho conjunto y ordenarlas por importancia. Con este análisis, a partir de un conjunto grande de variables reales, se obtiene un conjunto de variables artificiales o sintéticas que, con menos variables, son capaces de reproducir una gran parte de la variabilidad de las variables reales originales. Las nuevas variables son combinaciones lineales de las anteriores y se van construyendo según el orden de importancia en cuanto a la variabilidad total que recogen de la muestra.

En segundo lugar, se ha tratado de valorar si la estructura espacial de covariación de la comunidad de *Culicoides* mamófilos pudiera estar asociada a ciertas variables recogidas a nivel de meso-escala. Para ello, debido al elevado número de variables geoclimáticas recogidas y al hecho de estar correlacionadas entre sí, se ha recurrido a otro ACP con el que se han extraído los factores o componentes principales de variación de dichas variables geoclimáticas.

A partir de los factores o componentes principales estimados en ambos ACP, se ha procedido a realizar un análisis de correlación paramétrico (Pearson) con el objetivo de explorar las correlaciones entre los factores de covariación de la abundancia de las diferentes especies con los factores o componentes principales geoclimáticos.

- La cuantificación de la fuerza de la relación lineal entre dos variables cuantitativas se estudia por medio del cálculo del coeficiente de correlación de Pearson. Dicho coeficiente oscila entre -1 y +1. Un valor de -1 indica una relación lineal o línea recta positiva perfecta. Una correlación próxima a cero indica que no hay relación lineal entre las dos variables. A diferencia de la covarianza, la correlación de Pearson es independiente de la escala de medida de las variables.

3.5.2.2. ESTUDIO ESPECÍFICO DE LOS FACTORES ASOCIADOS A LA VARIACIÓN ESPACIAL DE LA ABUNDANCIA MEDIA DE LOS *CULICOIDES* MAMÓFILOS DE CLM

Mientras en las dos aproximaciones anteriores se ha trabajado a nivel de la comunidad de *Culicoides*, en la tercera aproximación se ha tratado de hacer un análisis individualizado a nivel específico de los factores biológicos asociados a la abundancia media a nivel espacial, así como estimar la cantidad de variación espacial que puede ser explicada por este tipo de variables en cada especie. Para ello se ha recurrido al ajuste de modelos de regresión lineal múltiple en los que, como variables predictoras, además de los factores ACP geoclimáticos extraídos anteriormente, se han introducido datos de micro-escala recogidos *in situ* durante los muestreos realizados en el plan nacional. En todos los modelos, la variable dependiente ha sido la media aritmética de la abundancia de cada especie en cada localidad. Para la estimación del modelo final de regresión se ha utilizado un algoritmo de selección “hacia atrás” con un valor de $p > 0,05$ como parámetro de exclusión de las variables predictoras contenidas en el modelo inicial.

- El análisis de regresión lineal o ajuste lineal es un método matemático que modela la relación entre una variable dependiente (Y), las variables independientes (X_i) y un término aleatorio (ϵ). Tanto en el caso de dos variables (regresión simple) como en el de más de dos variables (regresión múltiple), este análisis puede utilizarse para explorar y cuantificar la relación entre esta variable dependiente y una o más variables independientes o predictoras, con el propósito de averiguar en qué medida la variable dependiente puede estar explicada por la(s) variable(s) independiente(s) y obtener predicciones en la variable dependiente a partir de la(s) variable(s) independiente(s). Debido a la gran cantidad de variables predictoras que se manejan en el presente estudio, se utilizará el análisis de regresión múltiple, en el cual la ecuación de regresión ya no define una recta en el plano, sino un hiperplano en un espacio multidimensional. De acuerdo con este modelo o ecuación, la Y se interpreta como una combinación lineal de un conjunto de K variables independientes (X_k), cada una de las cuales va acompañada de un coeficiente (β_k) que indica el peso relativo de esa variable en la ecuación. La ecuación incluye además una constante (β_0) y un componente aleatorio o residuo (ϵ) que recoge todo lo que las variables independientes no son capaces de explicar.

3.5.3. CAPITULO III

3.5.3.1. ANÁLISIS DE LA VARIACIÓN INTER-ANUAL DE LA ABUNDANCIA DE *CULICOIDES* MAMÓFILOS EN CLM

Se ha tratado de analizar hasta qué punto la variabilidad inter-anual de las especies se puede explicar a partir de los datos climáticos recogidos rutinariamente en el plan nacional de vigilancia. Estas variables

“climáticas” han sido la temperatura máxima y la temperatura mínima recogidas durante las sesiones de muestreo. Como la variación de la abundancia está relacionada con el componente espacial y los factores biológicos asociados a él (conocidos y desconocidos), en este apartado se ha incluido otra variable predictora, denominada “localidades”, a fin de controlar esa variación espacial y poder separar la variación asociada a los cambios en las temperaturas. No obstante, como además puede haber variación asociada a otros factores no identificados que hayan podido cambiar con el año, también se ha introducido una tercera variable, denominada “años”, como forma de controlar esos posibles cambios. Así pues, con estos tres grupos de variables predictoras (climáticas, localidades y años) se ha realizado una aproximación mediante el ajuste de diferentes regresiones múltiples en las que también se ha utilizado un algoritmo de selección “hacia atrás”. En todos estos modelos, la variable dependiente ha sido la abundancia media anual de cada especie, estimada para cada localidad, transformada a su logaritmo neperiano. Esta transformación ha sido necesaria para la normalización de su distribución y la reducción de la homocedasticidad.

Posteriormente se ha realizado un análisis de partición de la variación para cuantificar la capacidad explicativa de cada una de estas variables e identificar la estructura de la interacción o solapamiento de los efectos entre ellas. Para ello, previamente se ha ajustado en primer lugar una serie de modelos de regresión parciales con el fin de cuantificar la variación total explicada (R^2) por cada una de las variables solas o en combinación con las demás. Posteriormente, se ha ajustado un modelo final en el que se han incluido todas las variables seleccionadas en los modelos parciales para estimar la variación máxima explicada por el conjunto de variables predictoras. Finalmente, a partir de los diferentes R^2 obtenidos, se ha realizado el análisis de partición de la variación para determinar la capacidad predictiva de cada grupo de variables.

- La partición de la variación es un método cuantitativo mediante el cual la variabilidad existente en una variable dependiente puede ser descompuesta en componentes independientes que reflejen la importancia relativa de distintas variables o grupos de variables explicativas, así como sus efectos conjuntos (Borcard et al. 1992, Cushman & McGarigal 2002). Esto nos permite especificar qué parte de la variación del modelo final se explica por el efecto puro de cada factor y qué proporción es atribuible a su efecto compartido (Legendre 1993). En este caso permite analizar simultáneamente el efecto de varios factores ambientales sobre la abundancia de una especie, descubriendo así el efecto conjunto de todos los factores y el efecto puro de cada uno de ellos (Legendre et al. 2005).

3.5.3.2. ANÁLISIS DE LA VARIACIÓN INTRA-ANUAL DE LA ABUNDANCIA DE *CULICOIDES* MAMÓFILOS EN CLM

Se ha tratado de valorar la asociación de los datos climáticos recogidos en el plan nacional (“temperaturas diarias”) con la variación intra-anual de las especies objeto de estudio y explorar la naturaleza de la asociación entre esta variación y las variables climáticas correspondientes. Dentro de estas temperaturas diarias, se incorporaron las variables temperatura mínima y máxima, además de sus respectivos componentes cuadráticos, a fin de explorar la relación de dichas variables con la abundancia de *Culicoides* en el tiempo. La variable temperatura mínima se positivó sumado el valor +18 a todos los registros (ya que éste fue el valor más bajo de la temperatura mínima registrado durante el periodo de muestreo) para poder utilizar su cuadrado en los análisis. Se crearon además dos variables predictoras que describiesen el escenario climático intra-anual y que permitiesen explorar el papel de las condiciones de temperatura en el momento de la captura, denominadas “temperaturas estacionales”, en este caso la temperatura promedio y el gradiente de evolución de la temperatura media. La temperatura promedio en el periodo del año en que se realiza la captura (T^a Med. MM3) se introdujo con objeto de

tamponar las variaciones diarias de temperatura y se estimó como la media aritmética de la temperatura media de tres muestreos consecutivos. En el caso del gradiente de evolución de la temperatura media en el periodo del año en el que se realiza la captura (Grad. T^a Med.), lo que se pretendió fue considerar la tendencia creciente o decreciente de las temperaturas y se calculó a partir de la diferencia entre temperatura promedio de un muestreo y el valor de la temperatura promedio del muestreo anterior. De este modo, un gradiente con signo negativo para un muestreo N , indicaría una disminución de la temperatura promedio respecto a la calculada para el muestreo $N-1$.

Por otro lado, en las series temporales la cuantía de las capturas obtenida en un muestreo determinado N realizado en una localidad concreta, está altamente relacionado con la abundancia media poblacional existente en esa localidad, así como, y de manera más directa, con la abundancia poblacional (o cuantía de las capturas) estimadas en muestreos anteriores. Por este motivo, y con el objetivo de controlar tanto las variaciones de abundancia ocasionadas por factores no controlados asociados a la localidad y la propia abundancia media existente en cada localidad, se incluyó una nueva variable predictora, denominada variable "auto-correlacionada" que representase la auto-correlación existente entre la cuantía de las capturas en el muestreo N , con la cuantía de las capturas estimadas anteriormente. Para ello se estimó la matriz de correlación (Curriero et al. 2005) entre la cuantía de las capturas de cada especie en el muestreo N y un grupo de 18 variables que comprendió la cuantía de las capturas obtenidas en los muestreos $N-1$ a $N-6$, así como la media de las capturas para los diferentes pares, tríos y cuartetos de muestreos consecutivos en ese mismo periodo ($N-1$ a $N-6$). El máximo asociativo fue de cuatro muestreos semanales, teniendo en cuenta la duración general del desarrollo preimaginal de los *Culicoides* y la diferencia temporal entre dos cohortes consecutivas en climas templados, respectivamente (Mullen 2009). De este grupo de 18 variables, se seleccionó aquella con el mayor coeficiente de correlación de Pearson para ser incluida como variable predictora representante de la auto-correlación temporal de las capturas. Antes de ajustar el modelo estadístico, se eliminaron los datos correspondientes a los meses con menos capturas para todas las especies (enero, febrero, marzo y diciembre) y los datos correspondientes a aquellas localidades en las que en un año concreto se capturaron menos de 50 ejemplares para cada especie. Puesto que los datos de abundancia no siguen una distribución perfecta, tanto la variable dependiente (abundancia en el día de captura) como los promedios de intervalos anteriores utilizados fueron transformados a su logaritmo neperiano (\ln).

Así pues, con estos tres grupos de variables (temperaturas diarias, temperaturas estacionales y auto-correlacionada) se ha llevado a cabo el mismo procedimiento estadístico que en el análisis inter-anual, realizándose en primer lugar una aproximación mediante el ajuste de diferentes regresiones múltiples y, posteriormente, un análisis de partición de la variación para cuantificar la capacidad explicativa de cada una de estas variables e identificar la estructura de la interacción o solapamiento de los efectos entre ellas.

4. RESULTADOS

4.1. CAPÍTULO I

4.1.1. COMPOSICIÓN DE LA COMUNIDAD DE *CULICOIDES* DE CLM

Se trabajó con un volumen final de 2.340 muestras recogidas durante el periodo de estudio, el cual comprendió exactamente desde el 2 de enero de 2007 hasta el 28 de diciembre de 2009. Tras el procesamiento de las mismas se recolectaron un total de 82.181 individuos del género *Culicoides*, con una media de 32,02 (\pm 121,43) ejemplares por muestra. La cantidad de individuos capturados por especie, año y estación puede consultarse en la Tabla 10, mientras que la frecuencia de captura de las diferentes especies desglosadas en función de la estación y el año puede consultarse en la Tabla 11 y gráficamente en la Figura 14 (A, B, C y D).

El trabajo de identificación taxonómica proporcionó un resultado final de 19 especies más un complejo específico, pertenecientes a seis subgéneros, todas ellas incluidas en el catálogo nacional de *Culicoides* (Alarcón-Elbal & Lucientes, 2012) (Tabla 12). Las especies de *Culicoides* en las cuales se ha basado el grueso del estudio son aquellas eminentemente mamófilas y/o generalistas potenciales vectores de enfermedades al ganado en CLM, con o sin importancia médico-veterinaria conocida, con una presencia representativa y no anecdótica, facilitándose un recuento total y un recuento individualizado, siendo éstas: *C. imicola*, *C. obsoletus s.l.*, *C. circumscriptus*, *C. newsteadi*, *C. pulicaris*, *C. punctatus*, *C. nubeculosus* y *C. parroti*.

Tabla 10. Cantidad de individuos capturados por especie, año y estación en CLM, donde los números corresponden a las diferentes provincias y estaciones descritas en la leyenda de la Fig. 9. En el grupo *Culicoides* spp. se incluyen el resto de especies capturadas que no han formado parte del grueso de estudio: *C. fagineus*, *C. puncticollis*, *C. brunnicans*, *C. festivipennis*, *C. jumineri*, *C. kurensis*, *C. maritimus*, *C. pictipennis*, *C. univitatus*, *C. achrayi*, *C. fascipennis* y *C. pallidicornis*

	<i>C. imicola</i>			<i>C. obsoletus s.l.</i>			<i>C. circumscriptus</i>			<i>C. newsteadi</i>			<i>C. pulicaris</i>			<i>C. punctatus</i>			<i>C. nubeculosus</i>			<i>C. parraxi</i>			<i>Culicoides</i> spp.			Σ
	2007	2008	2009	2007	2008	2009	2007	2008	2009	2007	2008	2009	2007	2008	2009	2007	2008	2009	2007	2008	2009	2007	2008	2009	2007	2008	2009	
①	1	1	22	341	367	49	228	279	3	186	52	31	550	65	12	278	731	196	0	222	0	3	133	20	54	1	34	4.918
②	0	1	0	7	11	10	0	11	6	11	5	92	30	1	0	0	120	191	0	0	0	0	0	0	1	0	10	560
③	0	0	0	467	20	4	129	0	12	885	122	309	975	181	106	220	205	154	1	0	3	3	0	38	0	33	4.839	
④	4	1	4	41	40	10	0	0	3	7	12	37	42	5	8	0	105	60	0	0	0	1	0	0	2	1	8	542
⑤	1	0	0	9	229	66	1	3	1	22	15	26	38	9	7	0	157	34	0	0	0	0	0	0	0	1	1	775
⑥	0	0	0	0	5	1	0	2	0	5	2	13	25	0	0	7	34	34	0	0	0	0	0	0	0	0	0	119
⑦	1.970	3	149	160	1	3	7	0	0	1.409	14	112	317	0	6	280	0	58	0	0	0	4	0	0	12	1	2	4.508
⑧	537	498	0	44	29	1	167	538	0	145	38	0	227	165	2	110	10	4	4	149	0	2	29	0	193	52	0	2.944
⑨	32	1	2	97	0	1	3	1	2	98	1	0	3	0	0	28	0	2	0	0	0	0	0	0	1	0	0	272
⑩	1	2	5	0	2	0	3	3	2	2	1	9	19	0	0	78	10	18	0	1	0	1	0	0	0	1	13	171
⑪	980	401	941	0	12	13	232	251	126	573	363	343	205	57	41	411	69	57	3	38	27	2	1	29	53	38	676	5.942
⑫	2.349	180	492	13	3	9	3	27	17	1.049	112	372	6	0	2	13	4	60	0	1	0	1	0	7	12	6	128	4.866
⑬	3.234	681	35	2.186	154	8	1.745	439	76	1.005	862	119	1.883	314	2	6.216	1.068	997	11	38	0	0	0	0	24	12	180	21.289
⑭	7.363	2.523	2.477	14	234	75	744	833	809	528	301	108	203	389	24	1.393	423	220	0	0	72	1	0	7	562	123	1.400	20.826
⑮	1.333	595	582	311	38	7	736	87	171	628	209	124	305	181	10	522	447	69	37	14	78	1	0	4	1.253	570	1.298	9.610
Σ	17.805	4.887	4.709	3.690	1.145	257	3.998	2.474	1.228	6.553	2.109	1.695	4.828	1.367	220	11.466	3.356	2.154	553	464	177	19	166	67	2.205	806	3.783	82.181

Tabla 11. Frecuencia (%) de captura de las diferentes especies de *Culicoides* de CLM desglosadas en función de la estación y el año, donde los números corresponden a las diferentes provincias y estaciones descritas en la leyenda de la Fig. 9. En el grupo *Culicoides* spp. se incluyen el resto de especies capturadas que no han formado parte del grueso de estudio: *C. fagineus*, *C. puncticolis*, *C. brunnicans*, *C. festivipennis*, *C. jumineri*, *C. kurensis*, *C. maritimus*, *C. pictipennis*, *C. univitattus*, *C. achrayi*, *C. fascipennis* y *C. pallidicornis*

	<i>C. imicola</i> (%)			<i>C. obsoletus</i> s.l. (%)			<i>C. circumscriptus</i> (%)			<i>C. newsteadi</i> (%)			<i>C. pulicaris</i> (%)			<i>C. punctatus</i> (%)			<i>C. nubeculosus</i> (%)			<i>C. parroti</i> (%)			<i>Culicoides</i> spp. (%)		
	2007	2008	2009	2007	2008	2009	2007	2008	2009	2007	2008	2009	2007	2008	2009	2007	2008	2009	2007	2008	2009	2007	2008	2009	2007	2008	2009
①	0,04	0	6	12,63	20	13	8,44	15	1	6,89	3	8	20,37	4	3	39,22	39	53	10,3	12	0	0,11	7	5	2	0	9
②	0	1	0	6,86	7	3	0	7	2	10,78	3	30	29,41	1	0	51,96	81	62	0	0	0	0	0	0	0,98	0	3
③	0	0	0	12,66	4	1	3,5	0	2	23,99	22	50	26,43	37	17	26,35	37	25	5,96	0	0	0,08	1	0	1,03	0	5
④	1,61	1	3	16,53	24	8	0	0	2	2,82	7	28	16,94	3	6	60,89	64	46	0	0	0	0,4	0	0	0,81	1	6
⑤	11,83	0	0	0,19	55	49	1,25	1	1	1,54	4	19	1,44	2	5	83,75	38	25	0	0	0	0	0	0	0	0	1
⑥	0	0	0	0	31	2	0	13	0	9,09	13	27	45,45	0	0	45,45	44	71	0	0	0	0	0	0	0	0	0
⑦	47,37	16	45	3,85	5	1	0,17	0	0	33,88	74	34	7,62	0	2	6,73	0	18	0	0	0	0,1	0	0	0,29	5	1
⑧	37,58	33	0	3,08	2	14	11,69	36	0	10,15	3	0	15,89	11	29	7,7	1	57	0,28	10	0	0,14	2	0	13,51	3	0
⑨	12,21	33	29	37,02	0	14	1,15	33	29	37,4	33	0	1,15	0	0	10,69	0	29	0	0	0	0	0	0	0,38	0	0
⑩	0,97	10	11	0	10	0	2,91	15	4	1,94	5	19	18,45	0	0	75,73	50	38	0	5	0	0	0	0	0	5	28
⑪	39,85	33	42	0	1	1	9,43	20	6	23,3	30	15	8,34	5	2	16,71	6	3	0,12	3	1	0,08	0	1	2,16	3	30
⑫	67,13	53	45	0,37	1	1	0,09	8	2	29,98	33	34	0,17	0	0	1,89	4	6	0	0	0	0,03	0	1	0,34	2	12
⑬	19,84	19	2	13,41	4	1	10,7	12	5	6,16	24	8	11,55	9	0	38,13	30	70	0,07	1	0	0	0	0	0,15	0	13
⑭	68,13	52	48	0,13	5	1	6,88	17	16	4,89	6	2	1,88	8	0	12,89	9	4	0	0	1	0,01	0	0	5,2	3	27
⑮	26	28	25	6,07	2	0	14,36	4	7	12,25	10	5	5,95	8	0	10,18	21	3	0,72	1	3	0,02	0	0	24,44	27	55

Tabla 12. Listado de las especies de *Culicoides* halladas en el estudio en CLM, donde el símbolo † indica aquellas que representan una primera cita para la comunidad y el símbolo * muestra las especies sobre las que se ha centrado el grueso del estudio.

SUBGÉNERO	ESPECIE	HÁBITOS ALIMENTICIOS
Avaritia Fox, 1955	<i>C. imicola</i> *	Mamófilo
	<i>C. obsoletus s.l.</i> *	Mamófilo
Beltranmyia Vargas, 1953	<i>C. circumscriptus</i> *	Ecléctico
Culicoides Latreille, 1809	<i>C. fagineus</i> 1939 †	Desconocido
	<i>C. newsteadi</i> *	Mamófilo
	<i>C. pulicaris</i> *	Mamófilo
	<i>C. punctatus</i> *	Mamófilo
Monoculicoides Khalaf, 1954	<i>C. nubeculosus</i> † *	Mamófilo
	<i>C. parroti</i> *	Mamófilo
	<i>C. puncticollis</i> †	Mamófilo
Oecacta Poey, 1853	<i>C. brunnicans</i> †	Mamófilo
	<i>C. festivipennis</i>	Ornitófilo
	<i>C. jumineri</i> †	Desconocido
	<i>C. kurensis</i> †	Desconocido
	<i>C. maritimus</i> †	Desconocido
	<i>C. pictipennis</i> †	Desconocido
	<i>C. univitattus</i>	Ornitófilo
Silvaticulicoides Glukhova, 1972	<i>C. achrayi</i> †	Desconocido
	<i>C. fascipennis</i>	Desconocido
	<i>C. pallidicornis</i> †	Desconocido

Desde un punto de vista cuantitativo, la abundancia observada de cada especie cambia considerablemente en el espacio y en el tiempo. Determinadas especies presentan una ubiquidad y abundancia notables y mantenidas en el tiempo, como es el caso de *C. punctatus*, mientras que otras aparecen puntualmente y nunca en elevadas cantidades, rara vez superando los 100 individuos por año y estación, como *C. parroti*. Otras especies se circunscriben en determinadas zonas, como *C. imicola*, que se presenta sobre todo en las estaciones de la vertiente sudoeste de la comunidad, o *C. obsoletus s.l.*, que aparece en mayor número en las estaciones más septentrionales. La abundancia observada y la distribución de las especies de *Culicoides* mamófilos de CLM durante el periodo 2007-2009 puede visualizarse en la Figura 15 (A, B y C).

En términos biológicos, la especie más abundantemente colectada durante el periodo 2007-2009 ha sido *C. imicola*, sumando la cantidad de 27.401 ejemplares y representando exactamente un tercio (33,3%) del total de *Culicoides* contabilizados en el estudio. Tras ella se encuentra *C. punctatus* con 16.976 ejemplares (20,6%), *C. newsteadi* con 10.357 (12,6%), *C. circumscriptus* con 7.700 (9,4%), *C. pulicaris* con 6.415 (7,8%) y *C. obsoletus s.l.* con 5.092 (6,2%). Por último, *C. nubeculosus* con 1.194 ejemplares (1,4%) y *C. parroti* con 252 (0,3%) son, con diferencia, las especies con un número de capturas más reducido. Las capturas de estas ocho especies han supuesto el 91,75% del porcentaje total (Fig. 16A).

A escala temporal, fue en el año 2007 cuando se recogieron la mayor parte de las capturas, sumando 51.117 el número de individuos de todas las especies (tanto las mamófilas como las que no) colectadas, un 62,2% del total de los tres años. En 2008 este número descendió a 16.774 (20,4%), tendencia que se mantendría también en 2009 bajando esta cifra hasta los 14.290 ejemplares totales (17,4%) (Fig. 16B).

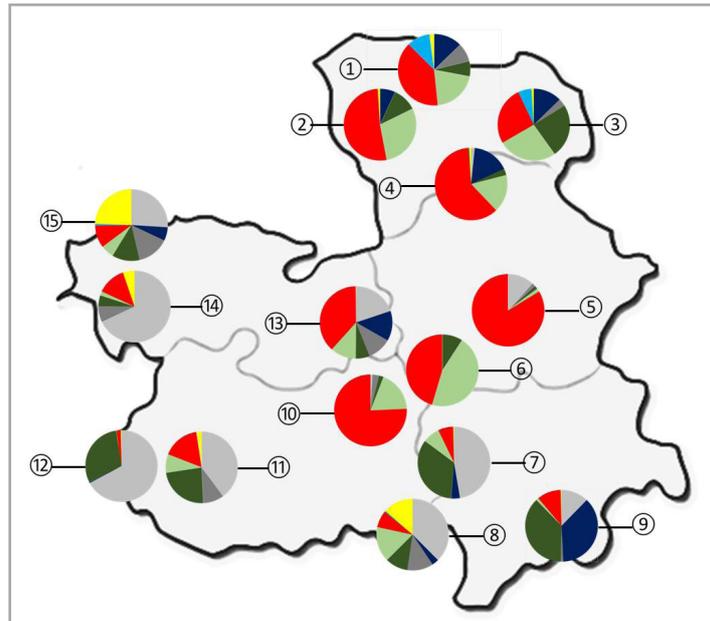


Figura 14A. Frecuencia (%) de captura de las diferentes especies de *Culicoides* mamófilos en las estaciones de CLM en 2007.

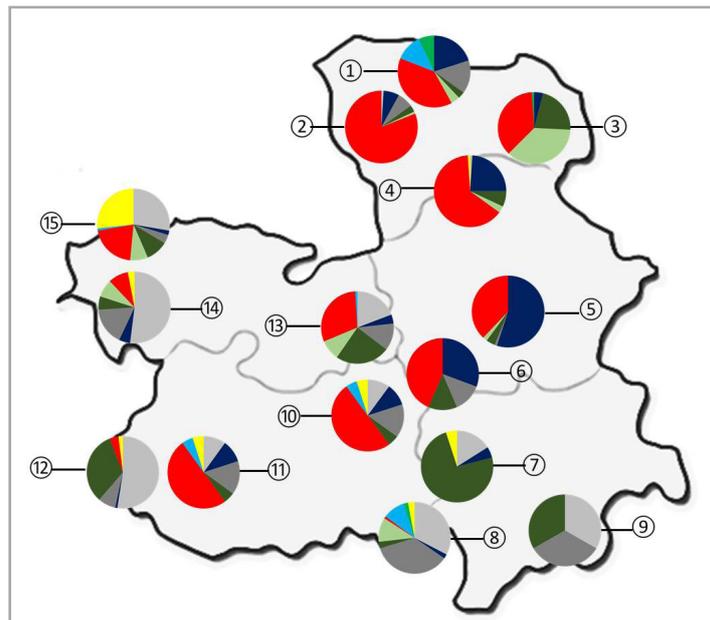


Figura 14B. Frecuencia (%) de captura de las diferentes especies de *Culicoides* mamófilos en las estaciones de CLM en 2008.

• GUADALAJARA ① SIGÜENZA ② YUNQUERA DE HENARES ③ TIERZO • CUENCA ④ VILLAR DEL INFANTADO ⑤ BUENACHE DE ALARCÓN ⑥ LAS PEDROÑERAS • ALBACETE ⑦ VILLAPALACIOS ⑧ BIENSERVIDA ⑨ HELLÍN • CIUDAD REAL ⑩ ARGAMASILLA DEL ALBA ⑪ NAVACERRADA ⑫ ALMADENEJOS • TOLEDO ⑬ VILLANUEVA DE ALCARDETE ⑭ BELVIS DE LA JARA ⑮ VELADA



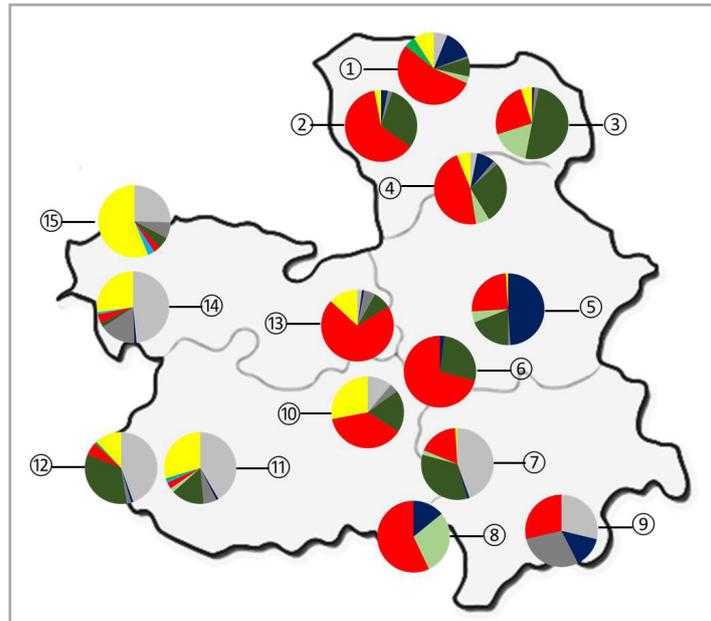


Figura 14C. Frecuencia (%) de captura de las diferentes especies de *Culicoides* mamófilos en las estaciones de CLM en 2009.

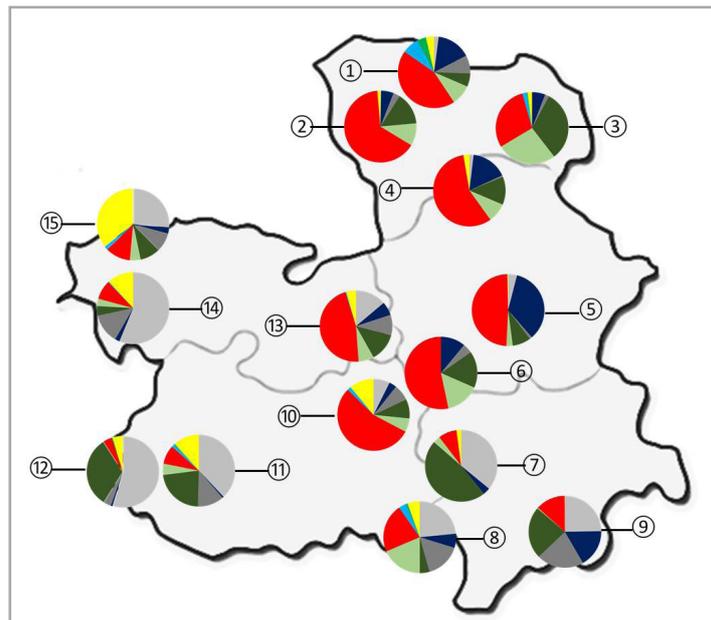


Figura 14D. Frecuencia (%) de captura de las diferentes especies de *Culicoides* mamófilos en las estaciones de CLM total.

• GUADALAJARA ① SIGÜENZA ② YUNQUERA DE HENARES ③ TIERZO • CUENCA ④ VILLAR DEL INFANTADO ⑤ BUENACHE DE ALARCÓN ⑥ LAS PEDROÑERAS • ALBACETE ⑦ VILLAPALACIOS ⑧ BIENSERVIDA ⑨ HELLÍN • CIUDAD REAL ⑩ ARGAMASILLA DEL ALBA ⑪ NAVACERRADA ⑫ ALMADENEJOS • TOLEDO ⑬ VILLANUEVA DE ALCARDETE ⑭ BELVIS DE LA JARA ⑮ VELADA

<i>C. imicola</i>	<i>C. obsoletus</i> s.l.	<i>C. circumscriptus</i>	<i>C. newsteadi</i>	<i>C. pulicaris</i>	<i>C. punctatus</i>	<i>C. nubeculosus</i>	<i>C. parroti</i>	<i>Culicoides</i> spp.

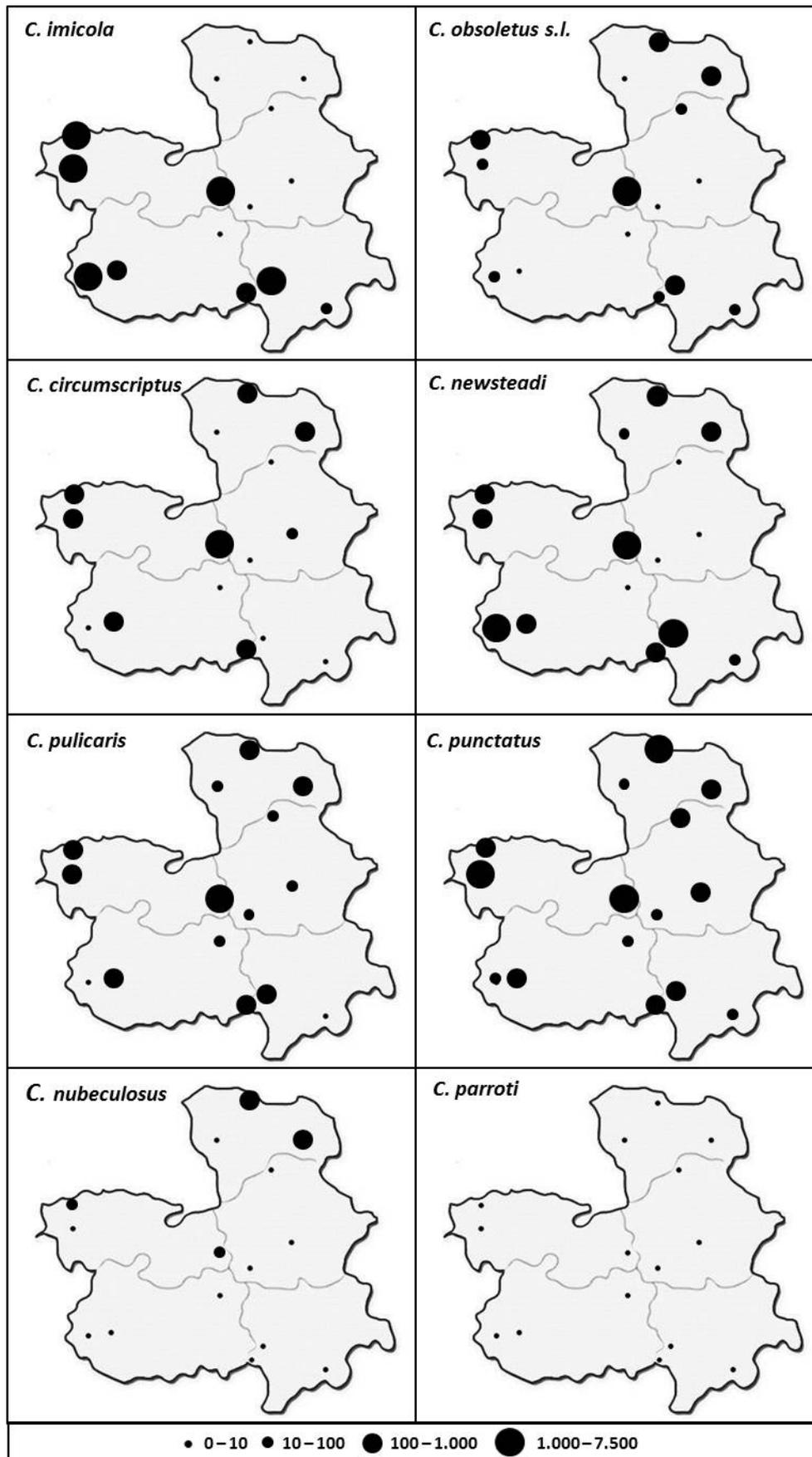


Figura 15A. Intervalos de abundancia media anual de las especies de *Culicoides* mamófilos de CLM durante el año 2007.

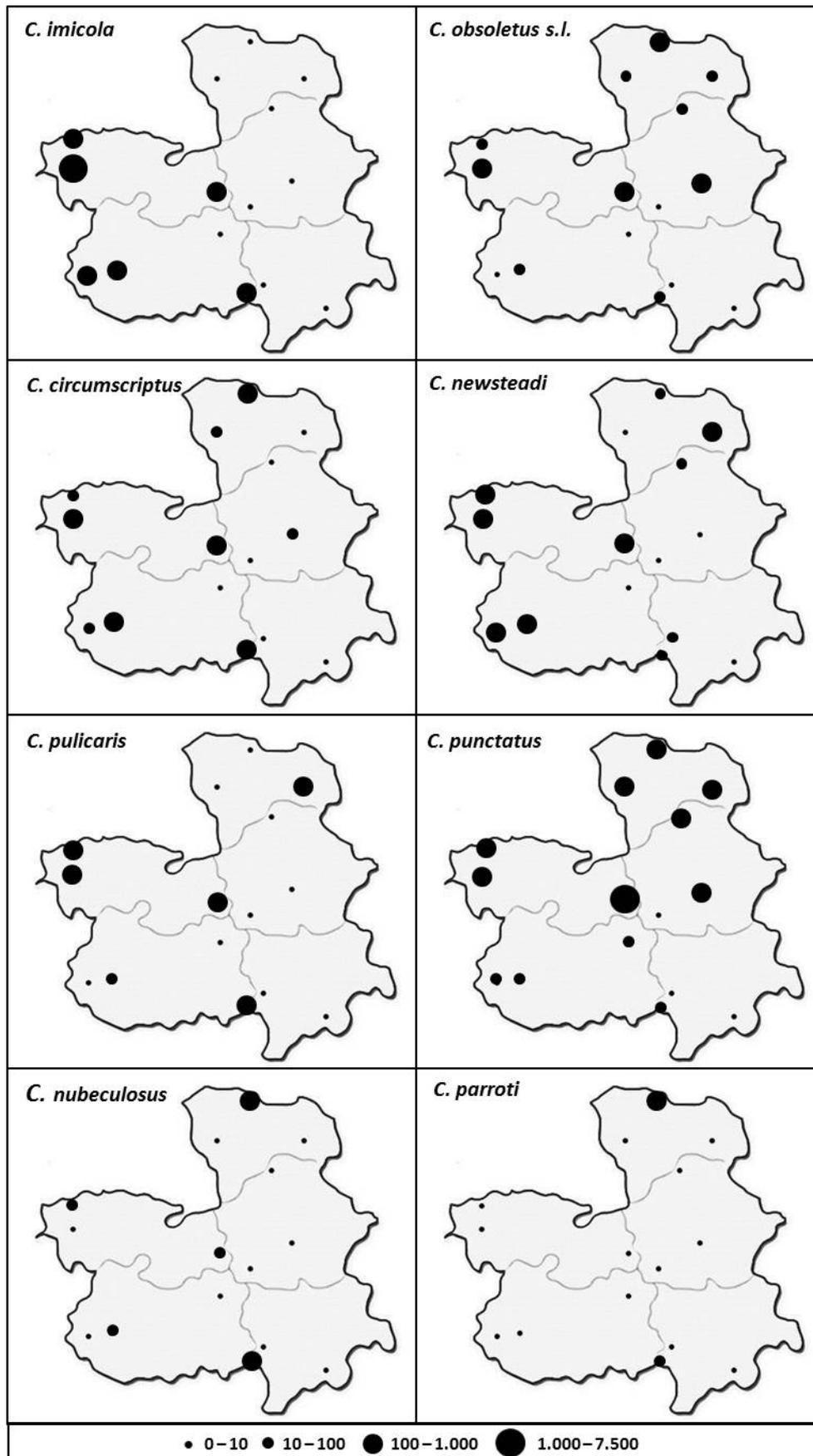


Figura 15B. Intervalos de abundancia media anual de las especies de *Culicoides* mamófilos de CLM durante el año 2008.

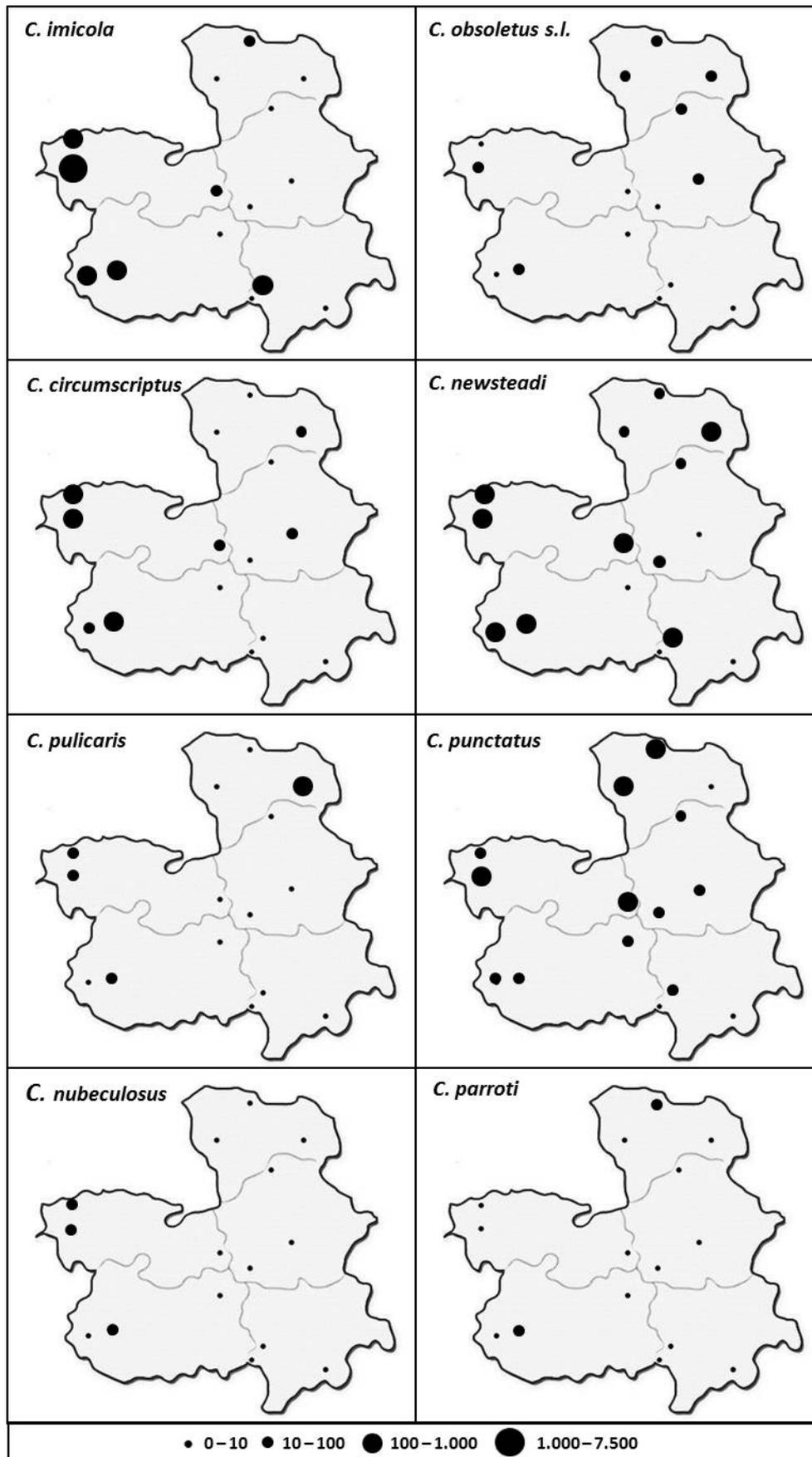


Figura 15C. Intervalos de abundancia media anual de las especies de *Culicoides* mamófilos de CLM durante el año 2009.

En término espaciales, es claramente la provincia de Toledo la que ocupa el primer lugar en cuanto a volumen de *Culicoides* capturados. Con un total de 51.725 ejemplares (62,9%) le siguen Ciudad Real con 10.979 (13,3%), Guadalajara con 10.317 (12,5%), Albacete con 7.724 (9,4%) y por último Cuenca, con tan solo 1.436 ejemplares (1,9%). La estación de muestreo con el número más elevado de capturas es Villanueva de Alcardete (21.289), seguida de la también toledana Belvis de la Jara (20.826). Entre estas dos poblaciones suman más de la mitad (51,2%) de los *Culicoides* capturados en las 15 estaciones. En contraposición, la ciudadrealeña Argamasilla del Alba es la estación con un número más exiguo de capturas con tan solo 171, apenas un 0,2% del total (Fig. 16C).

En relación al ratio sexual, la prevalencia de las hembras sobre los machos en las capturas fue prácticamente constante durante el estudio, en mayor o menor proporción según la especie, si bien las especies menos frecuentes presentaron una proporción de machos más elevada e incluso superior a la de hembras, como en el caso de *C. parroti* con un 59,7%. Por el contrario, la especie con el porcentaje más bajo de machos fue *C. newsteadi* con un 1,1%. La proporción total de machos capturados en el presente estudio fue de 4,6%, mientras que los porcentajes según los estados gonotróficos de las hembras se repartieron en 7,3% para las hembras grávidas, 18,7% para las nulíparas y 69,4% para las paras, siendo este último grupo el más abundante de todos con diferencia (Fig. 17).

El dato puntualmente más destacado es el registrado durante 2007 en Belvis de la Jara, donde se colectaron 7.363 ejemplares pertenecientes a la especie *C. imicola*, representando este único dato prácticamente el 9% del total de *Culicoides* recogidos durante los tres años en las 15 estaciones. Tras este dato aparece el recogido en ese mismo año en Villanueva de Alcardete, donde se contabilizaron 6.216 ejemplares de *C. punctatus*, un 7,6% del total de *Culicoides* obtenidos. Hasta en 18 ocasiones se ha llegado a contar un número igual o superior a los 1.000 individuos de una única especie recolectados en una estación durante un periodo de un año. Por el contrario, hasta en un centenar de ocasiones no se han obtenido capturas de ninguna de estas especies en alguna de las estaciones de muestreo durante algún año de los que componen el periodo de estudio (Tabla 10).

El estudio cualitativo de los datos, abordado mediante la presencia-ausencia, proporciona información relevante sobre algunos aspectos como el periodo de actividad de los vectores. La visualización de estos datos permite, entre otras cosas, comparar los meses donde aparece y desaparece cada especie según la estación. En las estaciones de la provincia de Guadalajara, por ejemplo, *C. imicola* se detecta puntualmente, nunca durante dos meses seguidos, de modo semejante a lo que sucede en Cuenca. Sin embargo, en las estaciones toledanas la especie muestra un periodo de actividad dilatado, abarcando en ocasiones periodos de hasta nueve meses como en el caso de Belvis de la Jara en 2008. De forma general, *C. obsoletus s.l.*, *C. circumscriptus*, *C. newsteadi*, *C. pulicaris* y *C. punctatus* se detectan en todas las estaciones en algún momento durante el periodo de muestreo. *Culicoides imicola* está ausente en la estación guadalajareña de Tierzo y en la conquense Las Pedroñeras, mientras que *C. nubeculosus* y *C. parroti* son las más limitadas, estando presentes tan solo en nueve y ocho estaciones, respectivamente. Los representación gráfica de los datos de la presencia-ausencia puede consultarse en la Figura 18 (A, B, C, D y E) y el resumen de los mismos queda plasmado en la Tabla 13.

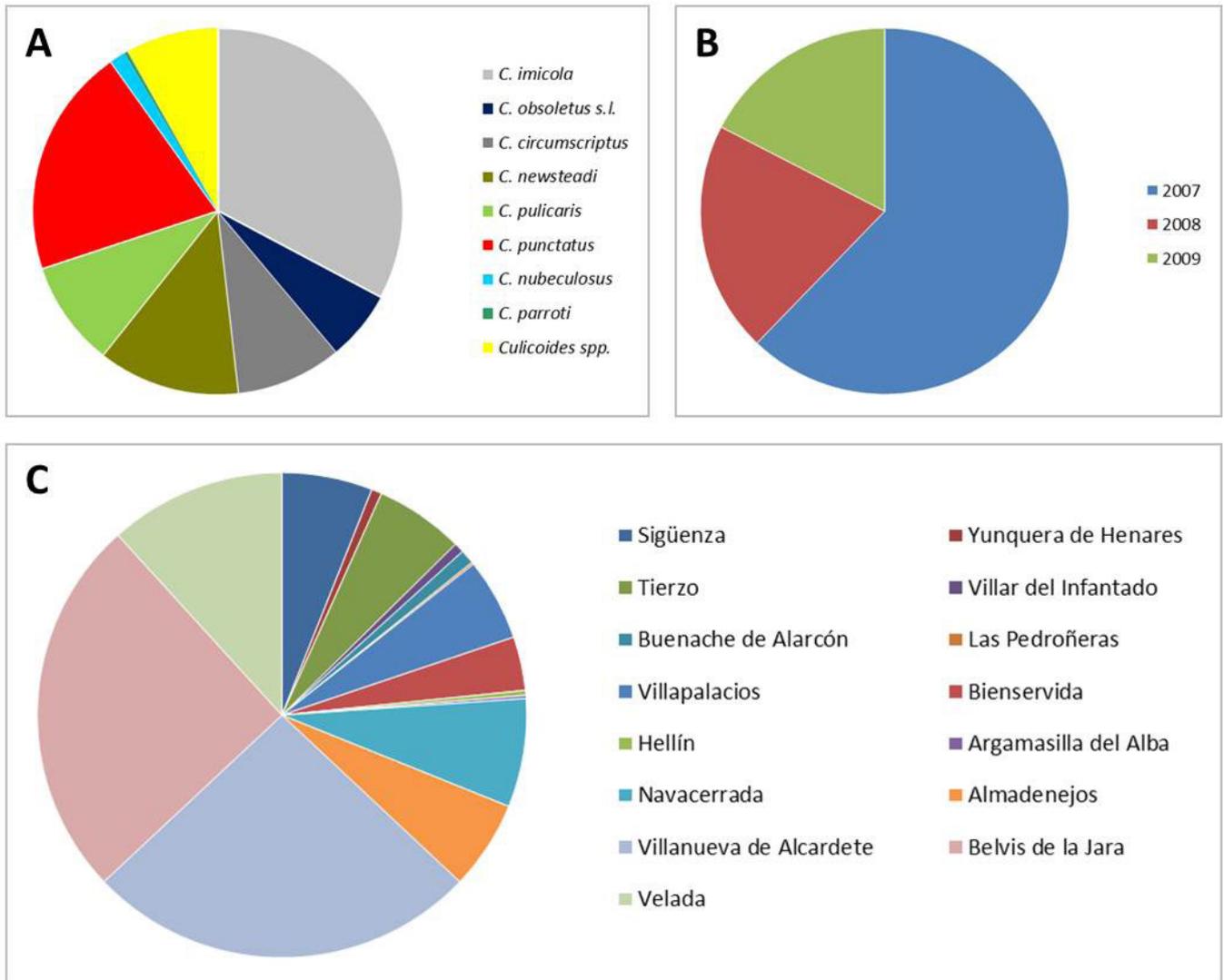


Figura 16. Proporciones de *Culicoides* clasificados según: A) número total de ejemplares de todas las especies capturadas; B) años y; C) estaciones de muestreo.

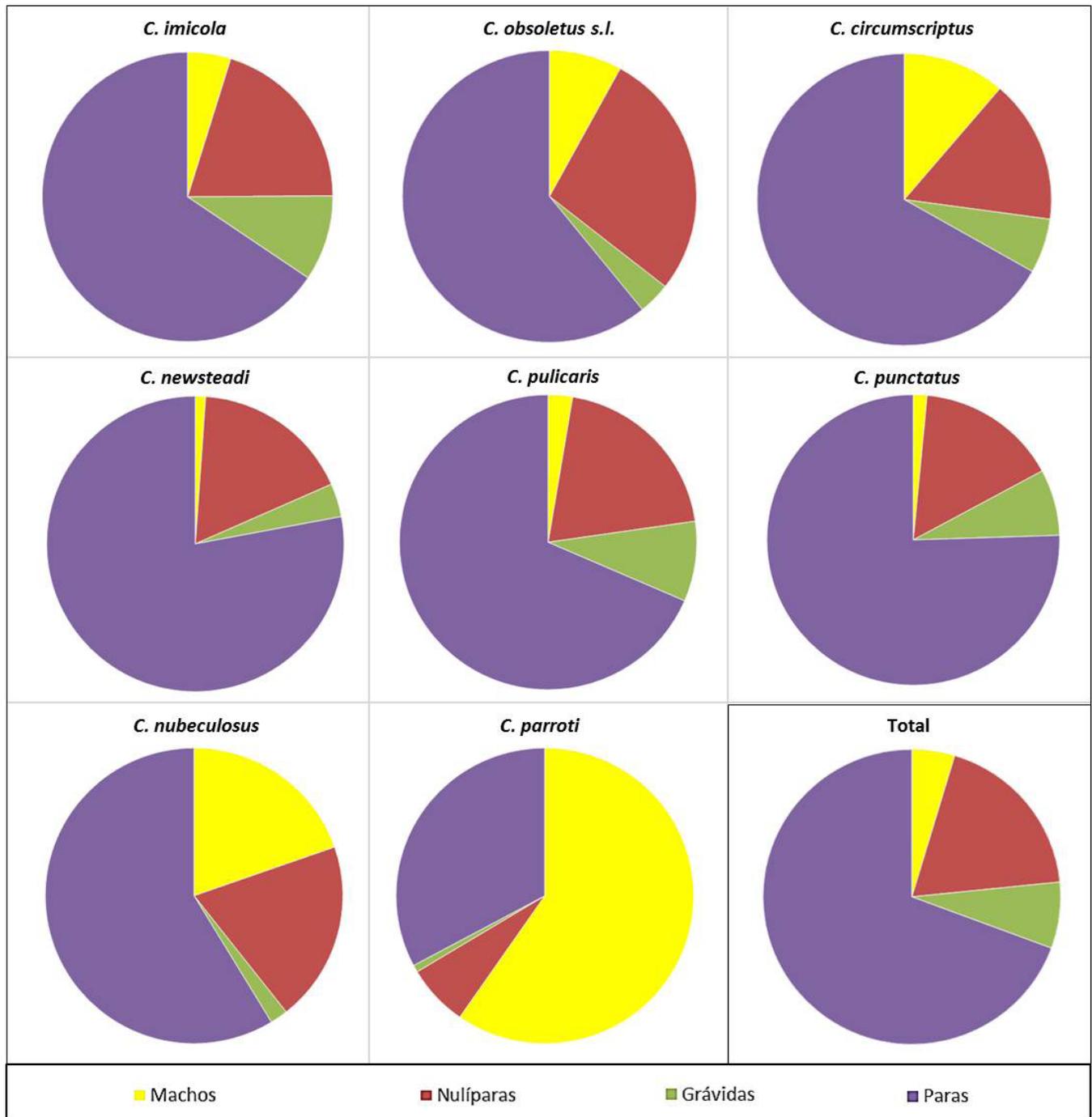


Figura 17. Proporciones totales de machos y hembras, clasificadas según estado gonotrófico.

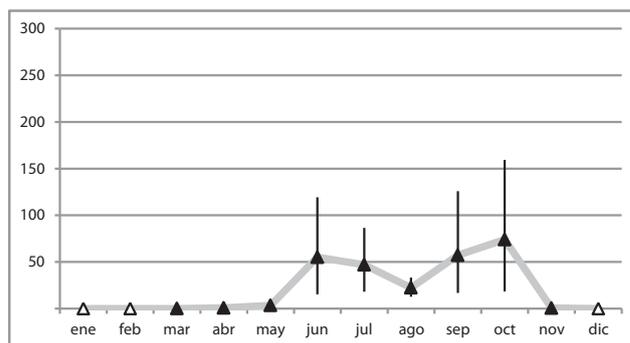
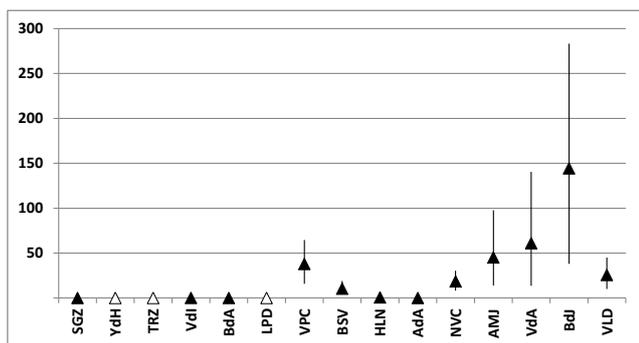
4.1.2. ESTUDIO DE LA DINÁMICA POBLACIONAL DE LOS *CULICOIDES* MAMÓFILOS DE CLM

Una óptima comprensión de la distribución y dinámica poblacional de los *Culicoides* es fundamental para la evaluación y gestión de los riesgos asociados a las enfermedades que pueden vehicular. Así, determinados factores como la estacionalidad, la localización o el tamaño de la población en un momento dado son relevantes para establecer los criterios que definen la importancia de una especie como vector. Por otro lado, el análisis del estado gonotrófico también es esencial para determinar el inicio del periodo de riesgo de transmisión de ciertas enfermedades.

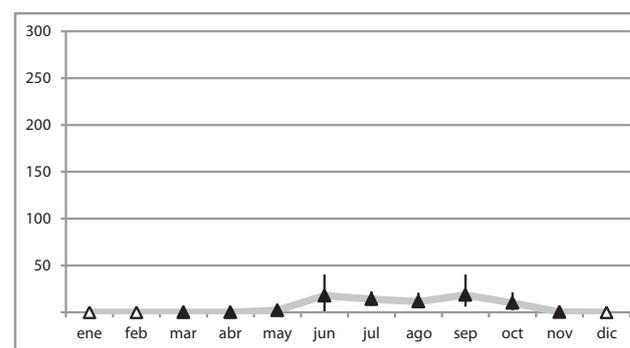
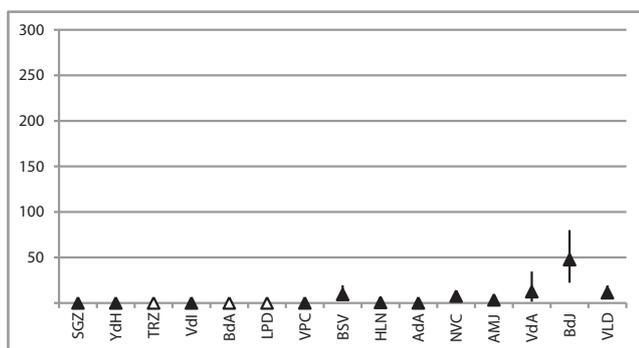
Por estos motivos, y a fin de representar los datos recabados en el área de estudio, a continuación se exponen los resultados mediante gráficos comparativos de barras simples de las capturas medias de cada especie de *Culicoides* en las diferentes estaciones de muestreo y los gráficos lineales simples y evolutivos de las capturas medias de cada especie, por columnas y durante los años 2007, 2008 y 2009, así como la media total. Además, se presenta en forma de gráfico de barras simple el análisis de los porcentajes mensuales entre sexos y estados gonotróficos de las capturas para cada especie, durante los años 2007, 2008 y 2009.

4.1.2.1. *CULICOIDES IMICOLA*

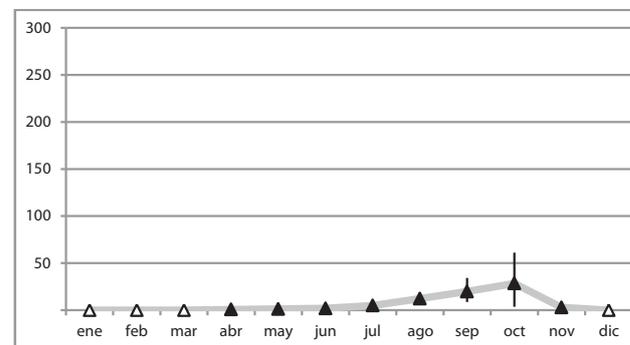
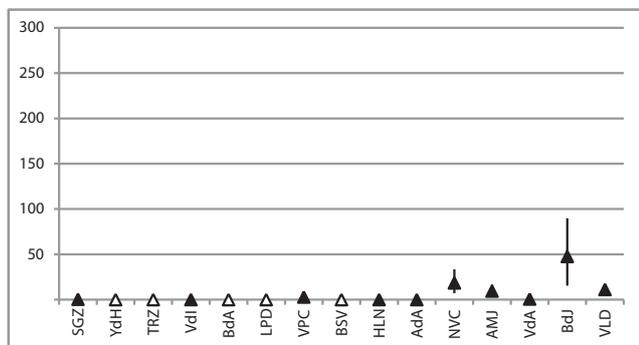
2007



2008



2009



MED

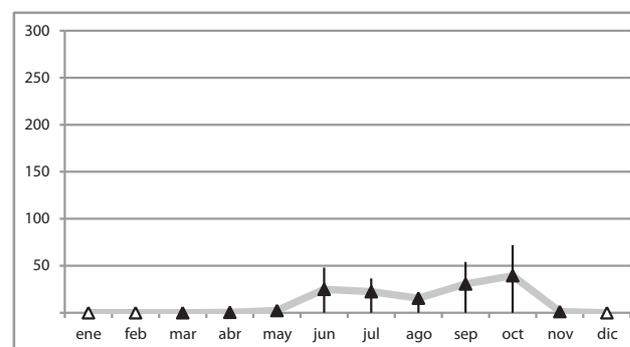
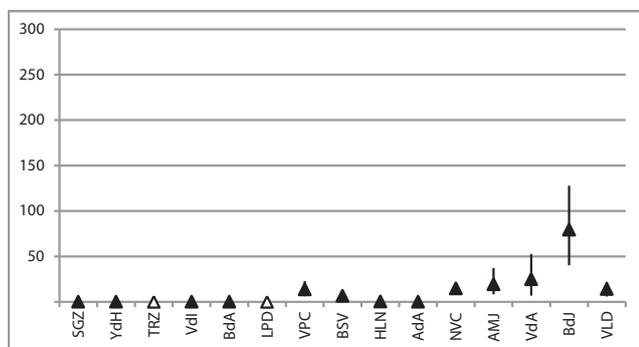


Figura 19A. Gráficos comparativos de barras simples de las capturas medias de *C. imicola* en las diferentes estaciones de muestreo de CLM en los años 2007, 2008 y 2009 y la media total, según los datos obtenidos del muestreo con trampas mini CDC. Se presenta en el eje de abscisas las estaciones de muestreo ordenadas por provincias y en el eje de ordenadas el número medio de ejemplares capturados (▲) y el IC al 95%, donde (△) es ausencia de capturas.

Figura 19B. Gráficos lineales simples y evolutivos de las capturas medias de *C. imicola* en CLM en los años 2007, 2008 y 2009 y la media total, según los datos obtenidos del muestreo con trampas mini CDC. Se presenta en el eje de abscisas la variable temporal a escala mensual y en el eje de ordenadas el número medio de ejemplares capturados (▲) y el IC al 95%, donde (△) es ausencia de capturas.

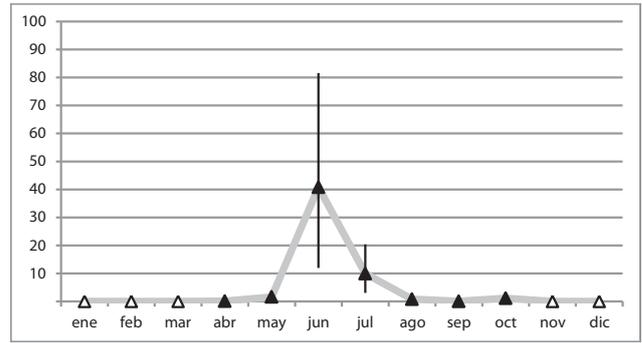
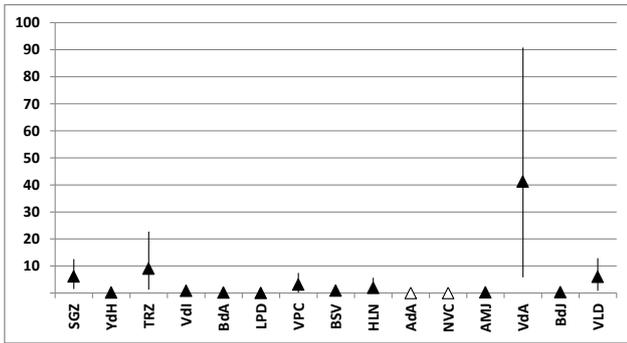
En los gráficos que representan la distribución espacial se observa un notable desequilibrio territorial en cuanto a la abundancia media de *C. imicola* en las diferentes estaciones que conforman el área de estudio. Las estaciones ciudadrealeñas de Navacerrada, Almadenejos y las toledanas Villanueva de Alcardete, Belvis de la Jara y Velada muestran, sobre todo en 2007, medias elevadas en comparación con el resto. Tan solo la estación albaceteña de Villapalacios registra un número comparable a las anteriores durante 2007. Por otro lado, no se obtienen capturas durante el periodo de muestreo en las estaciones de Tierzo, una de las más septentrionales del área de estudio, y Las Pedroñeras, siendo muy escasos e incluso puntuales los restantes datos recopilados en las estaciones de Guadalajara y Cuenca. Comparando dicha distribución a nivel temporal, hay un decrecimiento notable en las capturas medias durante los años 2008 y 2009. Únicamente durante 2007 se observa que la especie llega a aproximarse al número medio de 150 individuos en una localidad, siendo ésta Belvis de la Jara, si bien en los siguientes años no se registra ningún dato superior a los 50 individuos de media en ninguna estación (Fig. 19A). Estos gráficos, junto con los mapas de frecuencia de capturas, demuestran que la especie más relevante en cuanto a la transmisión de la LA en España es especialmente abundante en el suroeste de CLM.

Los gráficos de la dinámica temporal de la especie en el conjunto de las estaciones evidencian un periodo de actividad comprendido entre abril y noviembre, con picos poblacionales en los meses de junio y septiembre-octubre, muy marcados en 2007 pero también presentes en 2008, si bien en 2009 no se observa el primero de estos dos incrementos poblacionales anuales. No se obtienen datos de captura en ninguna estación de muestreo durante los meses de enero, febrero y diciembre en el periodo de estudio (Fig. 19B).

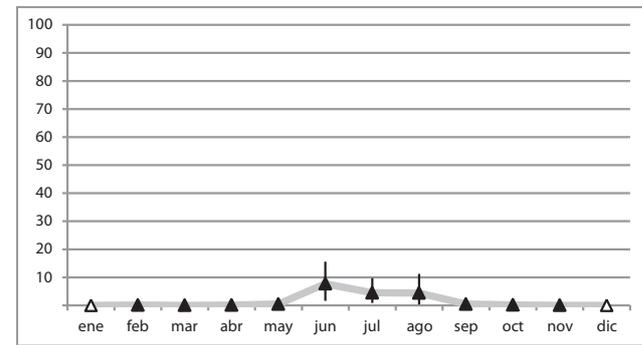
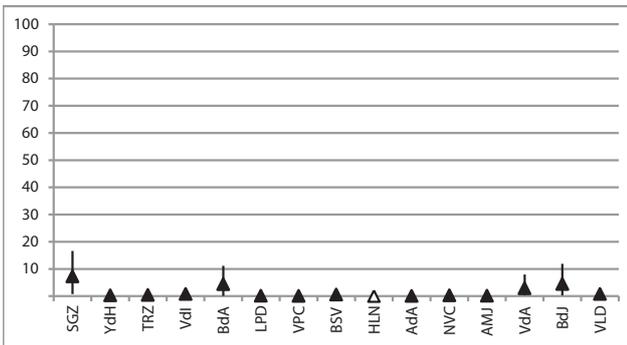
El análisis de los porcentajes entre sexos y estados gonotróficos de las capturas de *C. imicola* revela que la gran mayoría de las capturas pertenecen a hembras nulíparas y paras, siendo sobre todo éstas últimas las más numerosas. En el caso de *C. imicola* en CLM, únicamente durante el mes de abril y noviembre de 2007 y marzo y mayo de 2008 se recogen mayor número de hembras paras que nulíparas. Los machos constituyen el grupo menos cuantioso con diferencia, lo cual puede explicarse de forma general por el hecho de que éstos no necesitan ingerir sangre y por tanto no acuden donde están los animales, es decir, no se encuentran en las inmediaciones donde se colocan las trampas. Por tanto, el registro de capturas abundantes de machos suele ser un indicativo de sitios de cría cercanos (del Río 2012), hecho que no llega a producirse en ningún momento para este vector en nuestro estudio pues el porcentaje es en todo momento muy reducido. Por último, los incrementos de hembras grávidas están bastante en concordancia con aquellos momentos de máxima abundancia de la población total, observándose repuntes muy claros de hembras con huevos en junio-julio y septiembre-octubre de 2007, si bien en los dos años restantes no parece repetirse este patrón (Fig. 20).

4.1.2.2. *CULICOIDES OBSOLETUS S.L.*

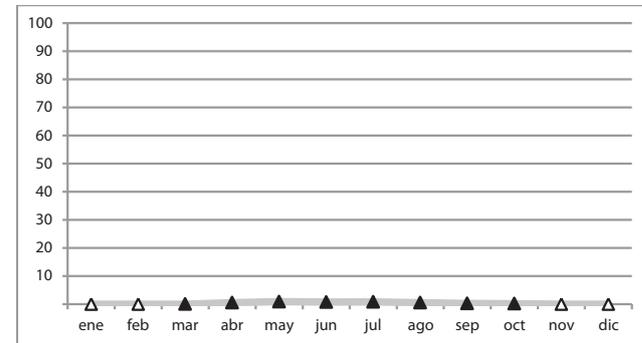
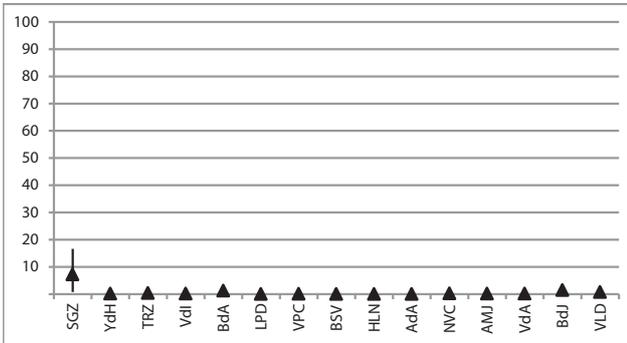
2007



2008



2009



MED

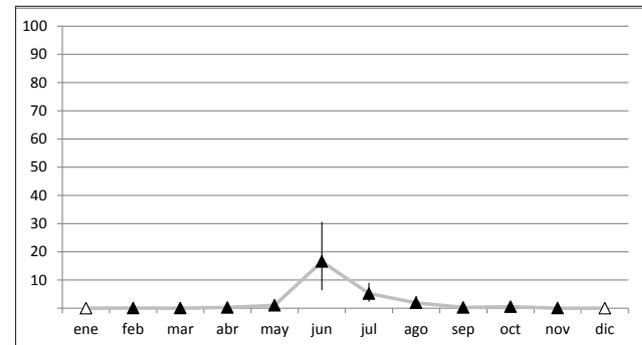
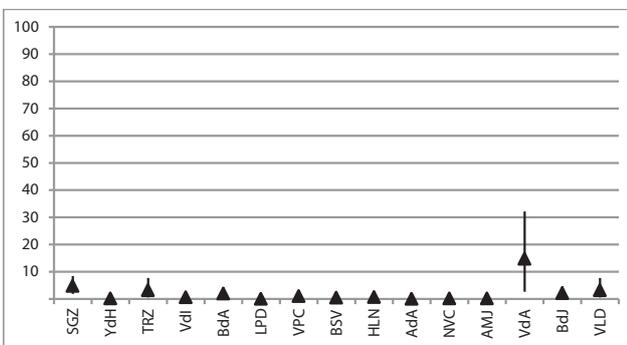


Figura 21A. Gráficos comparativos de barras simples de las capturas medias de *C. obsoletus s.l.* en las diferentes estaciones de muestreo de CLM en los años 2007, 2008 y 2009 y la media total, según los datos obtenidos del muestreo con trampas mini CDC. Se presenta en el eje de abscisas las estaciones de muestreo ordenadas por provincias y en el eje de ordenadas el número medio de ejemplares capturados (▲) y el IC al 95%, donde (△) es ausencia de capturas.

Figura 21B. Gráficos lineales simples y evolutivos de las capturas medias de *C. obsoletus s.l.* en CLM en los años 2007, 2008 y 2009 y la media total, según los datos obtenidos del muestreo con trampas mini CDC. Se presenta en el eje de abscisas la variable temporal a escala mensual y en el eje de ordenadas el número medio de ejemplares capturados (▲) y el IC al 95%, donde (△) es ausencia de capturas.

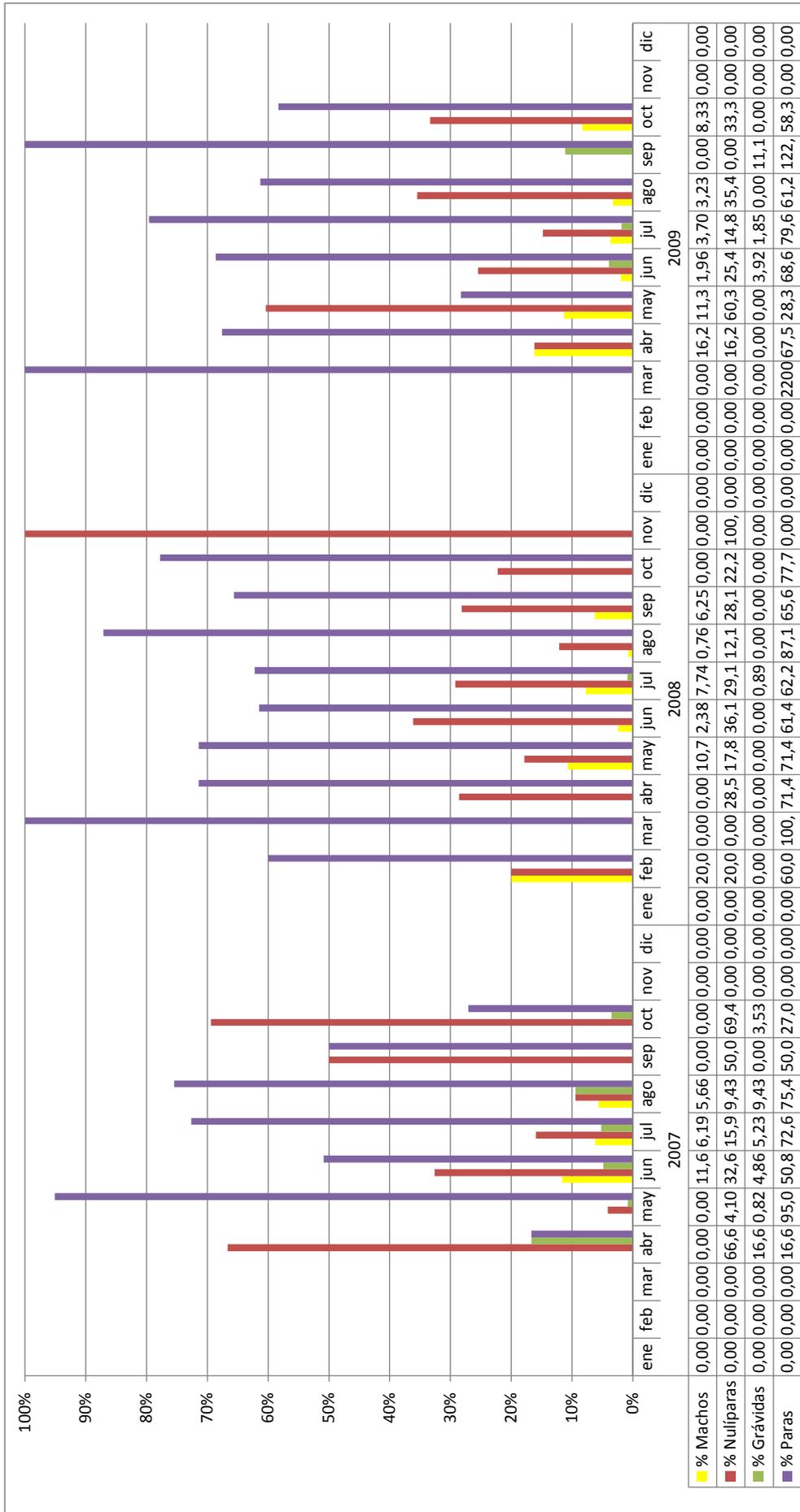


Figura 22. Gráfico de barras simple de los porcentajes mensuales entre sexos y estados gonotróficos de las capturas para *C. obsoletus s.l.*, durante los años 2007, 2008 y 2009.

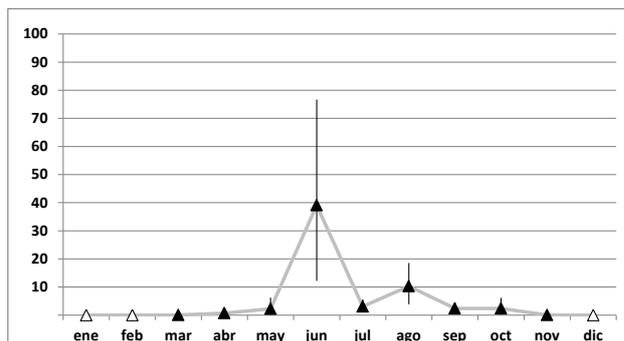
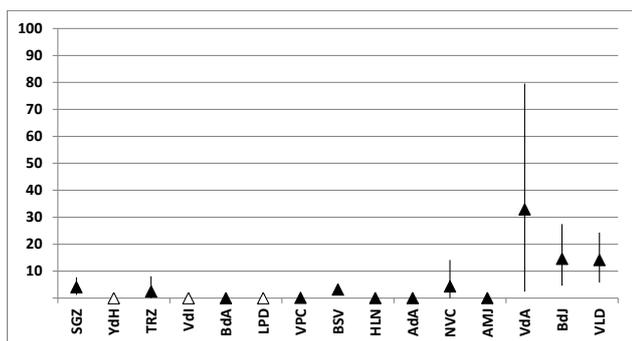
En relación a los gráficos comparativos de las diferentes estaciones de muestreo, se observa que es en Villanueva de Alcardete donde existe una media de individuos más elevada en el total de los tres años, seguida de Tierzo y Velada. Existen además localidades relativamente meridionales como Argamasilla del Alba y Navacerrada, en 2007, y Hellín, en 2008, donde no se producen capturas, siendo escasamente abundante este complejo en las provincias de Cuenca, Albacete y Ciudad Real. Los gráficos muestran que es únicamente durante 2007 cuando *C. obsoletus s.l.* llega a aproximarse al número medio de 40 individuos en una localidad, siendo ésta Villanueva de Alcardete. Éste es el único dato de abundancia remarcable observado durante el trienio de estudio, ya que para el resto de localidades el número medio de individuos capturados raramente supera la veintena. A nivel temporal, y como sucede de forma general para la cantidad de individuos totales de *Culicoides* capturados por año, existe un decrecimiento evidente de esta media durante los años 2008 y 2009, en comparación con 2007 (Fig. 21A).

Los gráficos de la dinámica general de la especie en el total de las estaciones demuestran un periodo de actividad comprendido generalmente entre marzo-abril y octubre, con un pico poblacional muy marcado en el mes de junio, el cual es bastante manifiesto durante 2007 y 2008, si bien en 2009 apenas se observan cambios significativos en la dinámica anual (Fig. 21B).

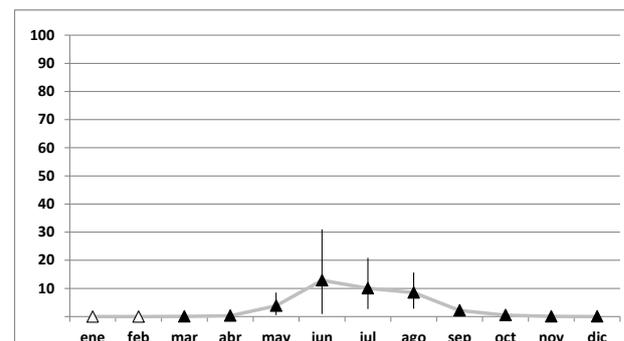
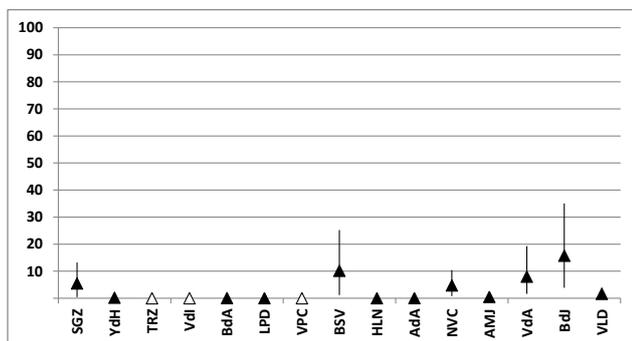
En relación al análisis de los porcentajes entre sexos y estados gonotróficos, se obtiene un mayor porcentaje de hembras nulíparas en cuatro de los 36 meses del periodo de estudio. Tanto es así que en la gran mayoría de los meses positivos a capturas el porcentaje de hembras paras supera holgadamente el 50% del total. En este caso, es el grupo de las hembras grávidas el menos numeroso, viéndose superado en porcentaje e incluso en apariciones mensuales por el grupo de machos, los cuales llegan a suponer en alguna ocasión el 20% de las capturas mensuales, como en febrero de 2008. Son remarcables los porcentajes elevados de hembras paras obtenidos en meses fríos como octubre y noviembre, sobre todo en 2007 y 2008 (Fig. 22).

4.1.2.3. *CULICOIDES CIRCUMSCRIPTUS*

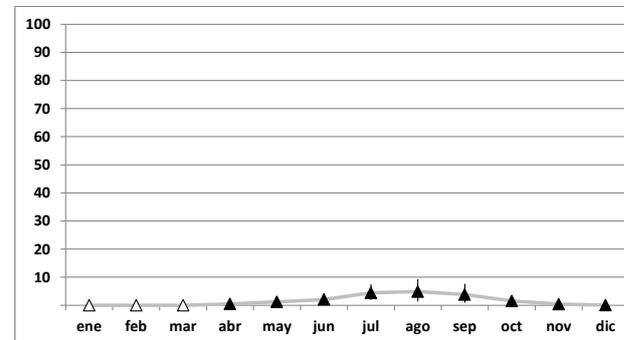
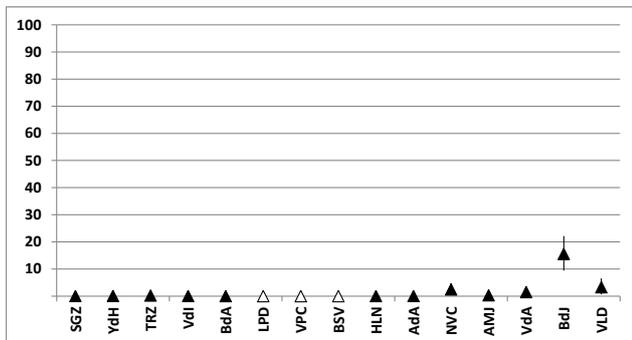
2007



2008



2009



MED

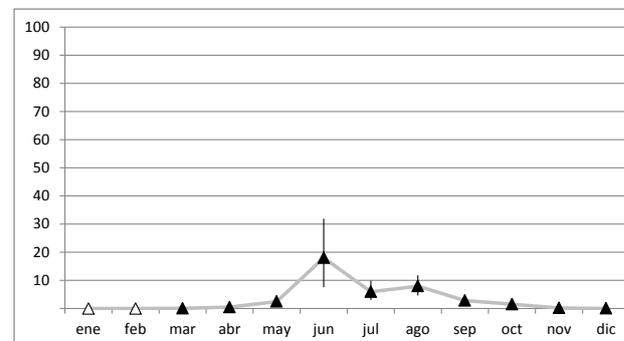
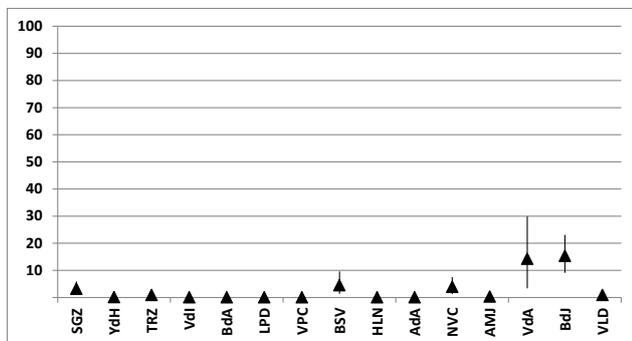


Figura 23A. Gráficos comparativos de barras simples de las capturas medias de *C. circumscriptus* en las diferentes estaciones de muestreo de CLM en los años 2007, 2008 y 2009 y la media total, según los datos obtenidos del muestreo con trampas mini CDC. Se presenta en el eje de abscisas las estaciones de muestreo ordenadas por provincias y en el eje de ordenadas el número medio de ejemplares capturados (▲) y el IC al 95%, donde (△) es ausencia de capturas.

Figura 23B. Gráficos lineales simples y evolutivos de las capturas medias de *C. circumscriptus* en CLM en los años 2007, 2008 y 2009 y la media total, según los datos obtenidos del muestreo con trampas mini CDC. Se presenta en el eje de abscisas la variable temporal a escala mensual y en el eje de ordenadas el número medio de ejemplares capturados (▲) y el IC al 95%, donde (△) es ausencia de capturas.

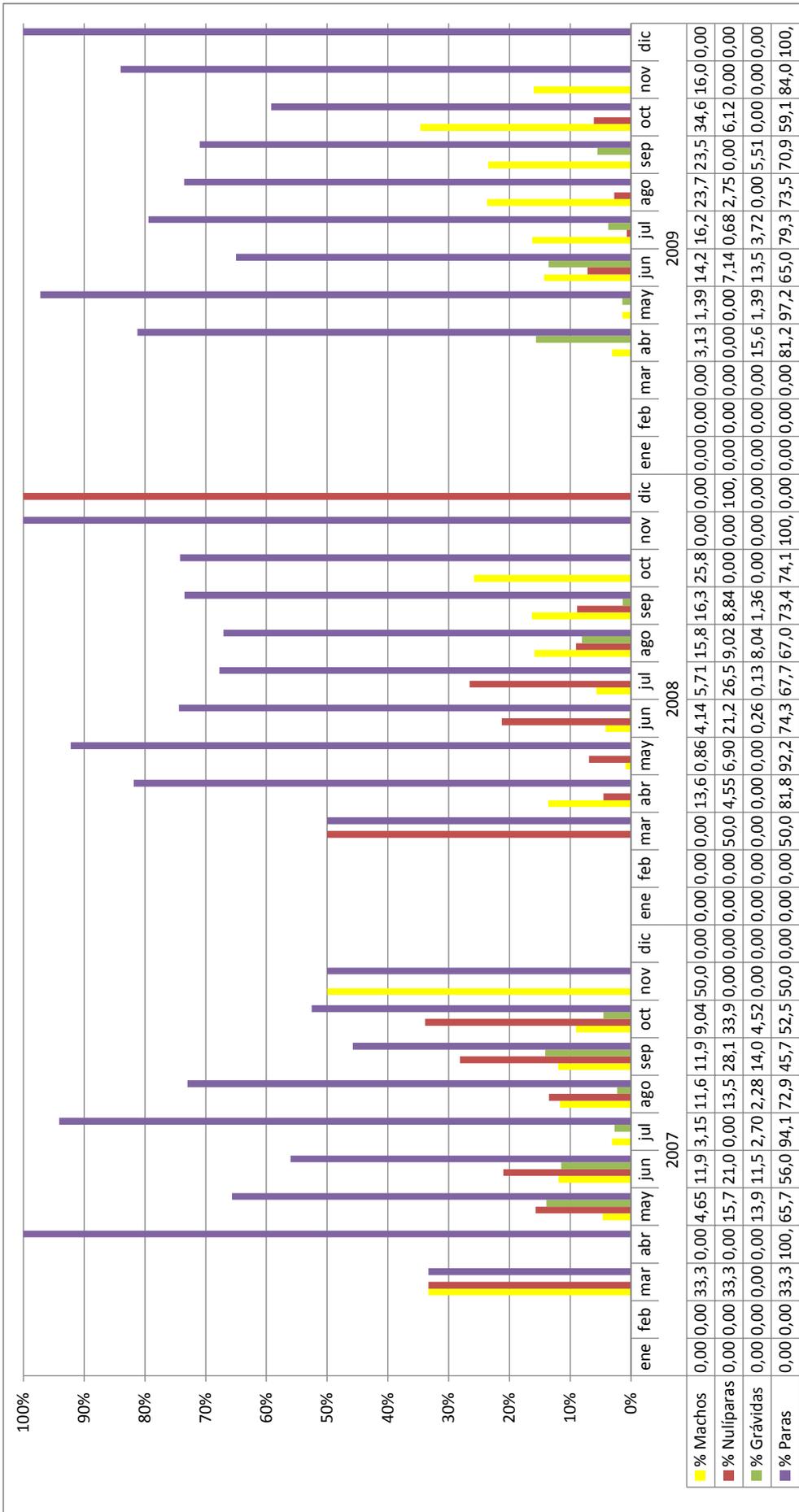


Figura 24. Gráfico de barras simple de los porcentajes mensuales entre sexos y estados gonotróficos de las capturas para *C. circumscriptus*, durante los años 2007, 2008 y 2009.

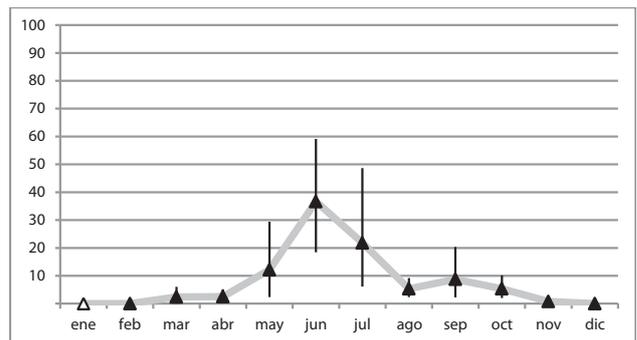
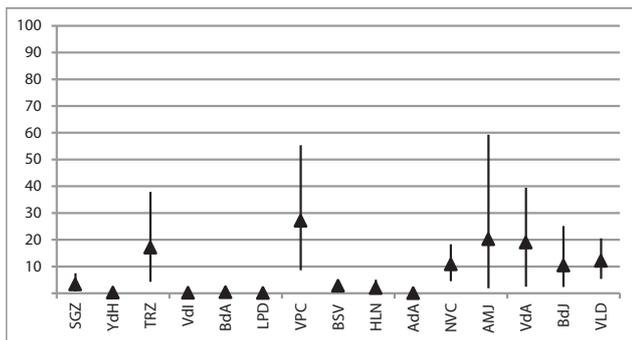
En estos los gráficos comparativos entre estaciones, se observa que son los municipios pertenecientes a la provincia de Toledo, sobre todo Villanueva de Alcardete y Belvis de la Jara, los que aglutinan el mayor número medio de capturas durante el periodo de muestreo. En el resto de provincias, la media de ejemplares capturados por estación no llega a aproximarse a estos valores. Es en 2007 cuando se obtienen los valores medios más elevados, registrándose éstos en el municipio de Villanueva de Alcardete. Conforme pasa el tiempo la cantidad de individuos colectados desciende significativamente hasta el punto de no encontrar capturas en determinadas localidades donde antes se había registrado la presencia del díptero, como Villapalacios o Bienservida, siendo las capturas en 2009 muy escasas en la inmensa mayoría de los municipios, a excepción de Belvis de la Jara. Aun con esto, se recogen ejemplares de *C. circumscriptus* en algún momento del estudio en las 15 estaciones de muestreo (Fig. 23A).

La especie comienza su actividad en el mes de marzo y se pueden producir capturas de individuos hasta el mes de diciembre, como sucede en 2008 y 2009. En junio se produce un pico de población muy marcado durante los años 2007 y 2008, si bien en 2009 no se observa diferencia remarcable en el número de capturas durante los meses más calurosos. En enero y febrero no se captura ningún individuo durante el periodo de muestreo (Fig. 23B).

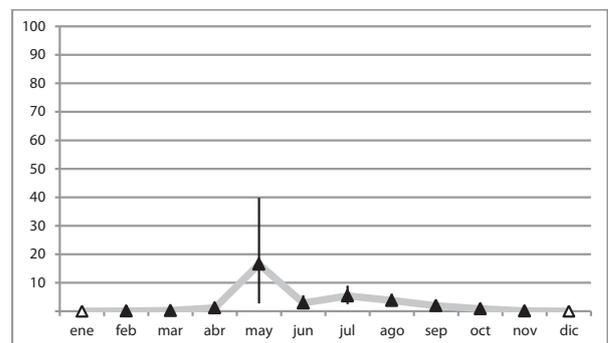
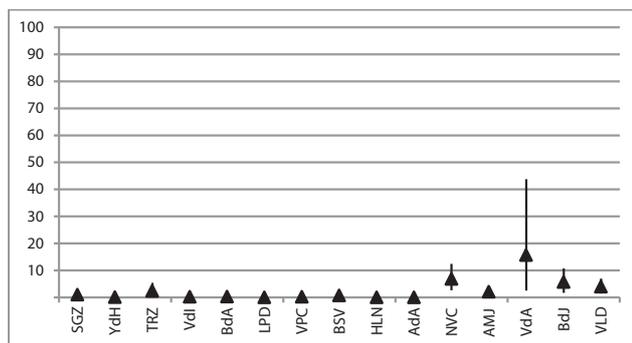
En la mayoría de los meses positivos a capturas el porcentaje de hembras paras supera considerablemente al de hembras nulíparas, aunque durante el primer mes de actividad, en 2007 y 2008, este porcentaje es parejo. Al igual que sucede en otras especies, los elevados porcentajes de hembras paras obtenidos en los meses fríos de octubre, noviembre e incluso diciembre, ponen de manifiesto la existencia de adultos capaces de emerger y sobrevivir en condiciones invernales. El porcentaje de hembras grávidas es más elevado en la época primaveral, si bien esta tendencia no se mantiene en el tiempo pues en 2008 solo se encuentra un número significativo de hembras con huevos en los meses de agosto y septiembre. En cuanto a la captura de individuos machos, los porcentajes son bastante elevados en comparación con los de otras especies, llegando esta cifra a superar en varias ocasiones el 20% del total de capturas mensual y esporádicamente el 40%, como en noviembre de 2007 (Fig. 24).

4.1.2.4. *CULICOIDES NEWSTEADI*

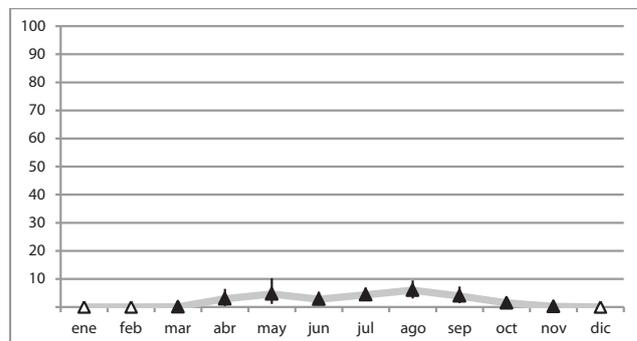
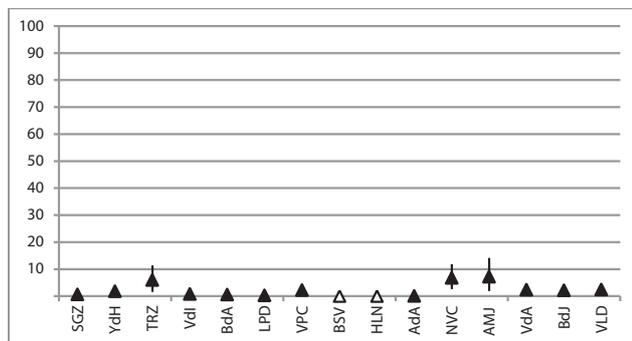
2007



2008



2009



MED

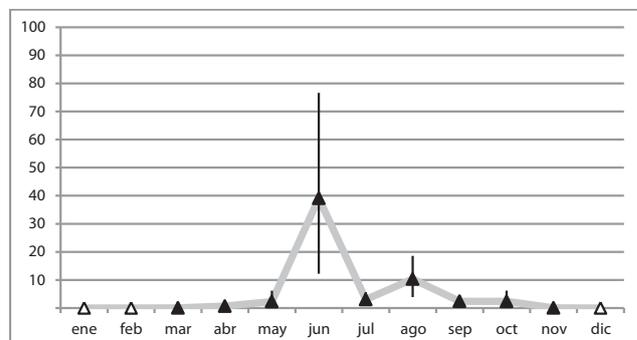
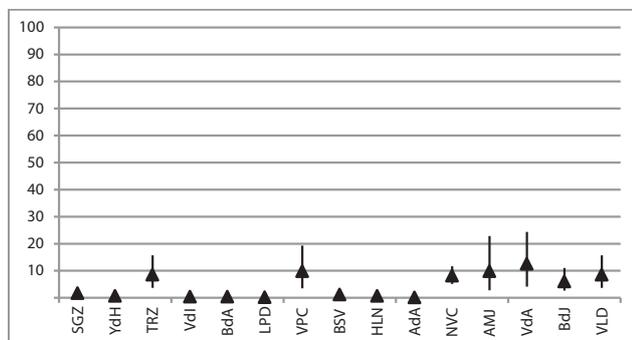


Figura 25A. Gráficos comparativos de barras simples de las capturas medias de *C. newsteadi* en las diferentes estaciones de muestreo de CLM en los años 2007, 2008 y 2009 y la media total, según los datos obtenidos del muestreo con trampas mini CDC. Se presenta en el eje de abscisas las estaciones de muestreo ordenadas por provincias y en el eje de ordenadas el número medio de ejemplares capturados (▲) y el IC al 95%, donde (△) es ausencia de capturas.

Figura 25B. Gráficos lineales simples y evolutivos de las capturas medias de *C. newsteadi* en CLM en los años 2007, 2008 y 2009 y la media total, según los datos obtenidos del muestreo con trampas mini CDC. Se presenta en el eje de abscisas la variable temporal a escala mensual y en el eje de ordenadas el número medio de ejemplares capturados (▲) y el IC al 95%, donde (△) es ausencia de capturas.

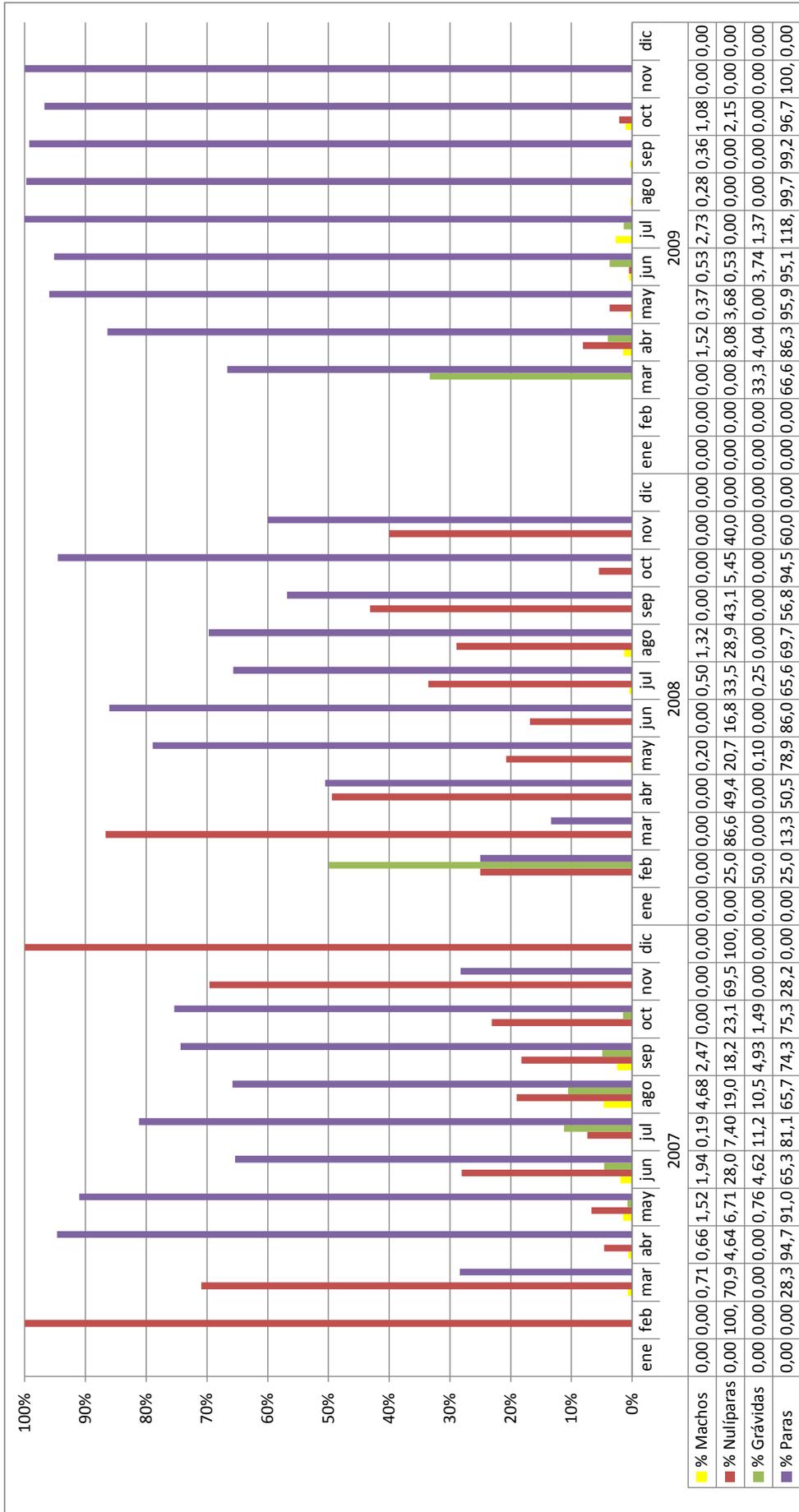


Figura 26. Gráfico de barras simple de los porcentajes mensuales entre sexos y estados gonotróficos de las capturas para *C. newsteadi*, durante los años 2007, 2008 y 2009.

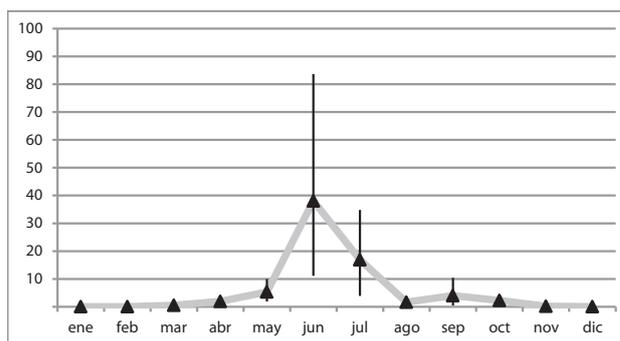
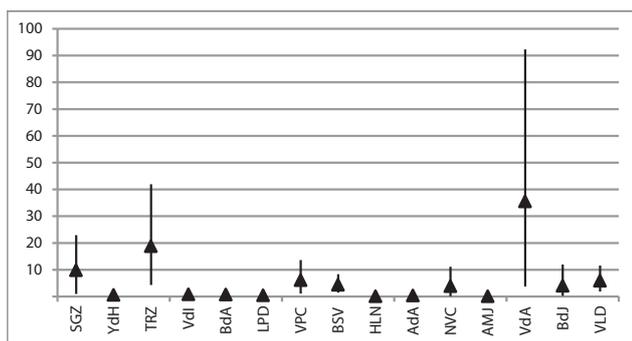
La especie aparece bien representada en todas las provincias excepto en Cuenca, donde las capturas son muy escasas, aunque el díptero está presente siempre en algún momento del trienio en dicha provincia. Solo en 2007 la especie se aproxima a los 30 individuos de media por localidad en el municipio albaceteño de Villapalacios, siendo Toledo la provincia que soporta la mayor cantidad de capturas de forma general y el municipio de Villanueva de Alcardete de forma particular. Temporalmente, es notable el descenso del número de individuos durante 2008 y aún más en 2009, momento en el cual la especie no se captura en ningún momento en Bienservida y Hellín, ambos pertenecientes a Albacete. En cambio, las estaciones de Navacerrada y Almadenejos son las que presentan medias más elevadas durante este año (Fig. 25A).

Culicoides newsteadi comienza su actividad en los meses de febrero-marzo y se producen capturas de individuos hasta el mes de diciembre, como sucede en 2007. Entre mayo y julio de 2007 se presenta un pico de población muy marcado que se acorta un tanto en 2008, donde este pico se presenta tan solo en mayo. En 2009 este incremento poblacional es mucho menor y se ve superado ligeramente por un repunte en el número de capturas producido en agosto. Al comparar el comportamiento de las tres gráficas correspondientes a cada año de muestreo puede observarse que la población empieza a crecer significativamente a partir de mayo para luego experimentar una caída que da lugar a otra subida, cada vez menos abrupta conforme avanzan los años, siendo especialmente clara en 2007 y apenas patente en 2009. Tras este segundo pico, la cantidad de individuos va disminuyendo progresivamente hasta noviembre-diciembre, donde las capturas son muy escasas y en ocasiones inexistentes (Fig. 25B).

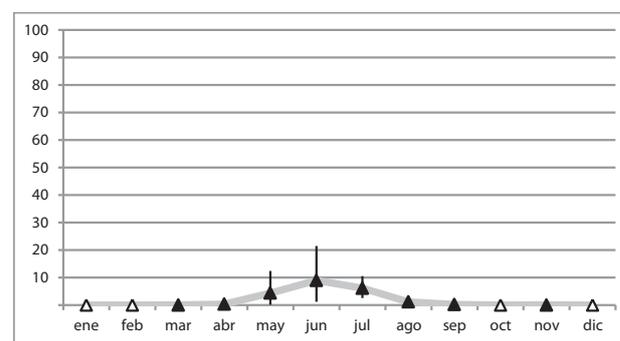
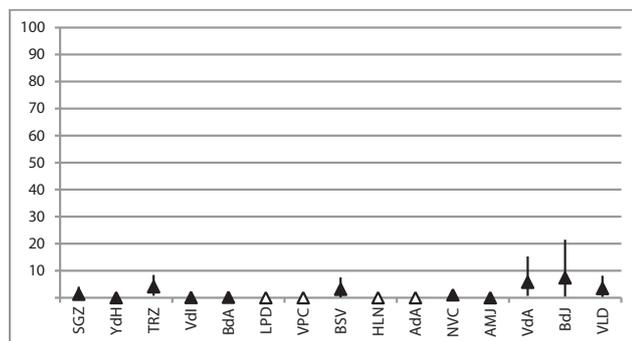
Este relación a la Figura 26, cabe destacar que durante 2007 y 2008 las hembras nulíparas representan al grupo con mayor porcentaje de capturas en los meses fríos, mientras que desde abril hasta octubre dicho porcentaje se invierte en favor de las hembras paras, por otra parte claramente dominantes durante la totalidad de 2009. Las capturas de machos y hembras grávidas son muy escasas, estando alguno de estos grupos o ambos ausentes en muchos meses. Únicamente en 2007 podemos observar que el aumento en el porcentaje de hembras grávidas va proseguido de un aumento de las hembras paras en los meses inmediatamente siguientes. En 2008 y 2009 se observa un elevado porcentaje de hembras grávidas a principios de año, en los meses de febrero y marzo, respectivamente, que no vuelve a recuperarse durante los siguientes meses. El porcentaje de machos es muy bajo y en ningún momento supera el 10% del total mensual de capturas, siendo 2008 en año con menos capturas en relación a este grupo.

4.1.2.5. *CULICOIDES PULICARIS*

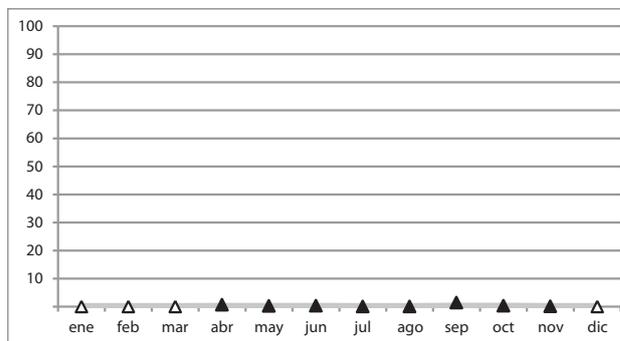
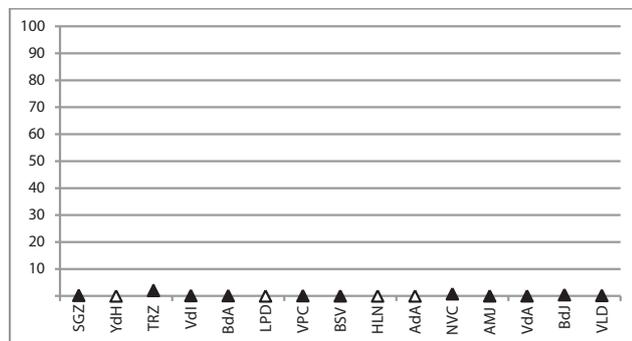
2007



2008



2009



MED

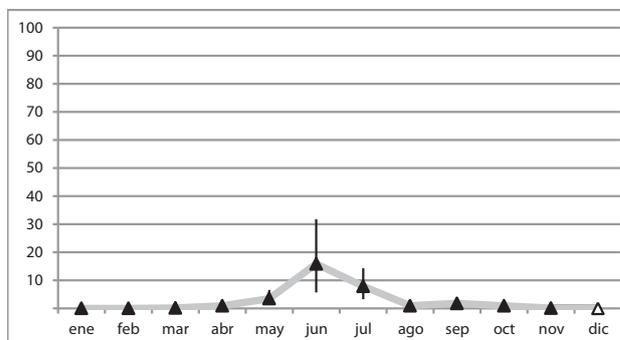
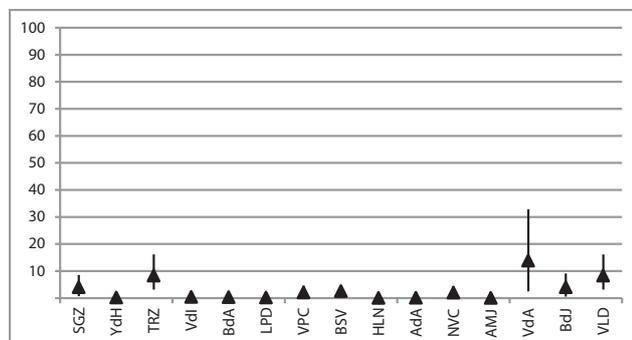


Figura 27A. Gráficos comparativos de barras simples de las capturas medias de *C. pulicaris* en las diferentes estacionesde muestreo de CLM en los años 2007, 2008 y 2009 y la media total, según los datos obtenidos del muestreo con trampas mini CDC. Se presenta en el eje de abscisas las estaciones de muestreo ordenadas por provincias y en el eje de ordenadas el número medio de ejemplares capturados (▲) y el IC al 95%, donde (△) es ausencia de capturas.

Figura 27B. Gráficos lineales simples y evolutivos de las capturas medias de *C. pulicaris* en CLM en los años 2007, 2008 y 2009 y la media total, según los datos obtenidos del muestreo con trampas mini CDC. Se presenta en el eje de abscisas la variable temporal a escala mensual y en el eje de ordenadas el número medio de ejemplares capturados (▲) y el IC al 95%, donde (△) es ausencia de capturas.

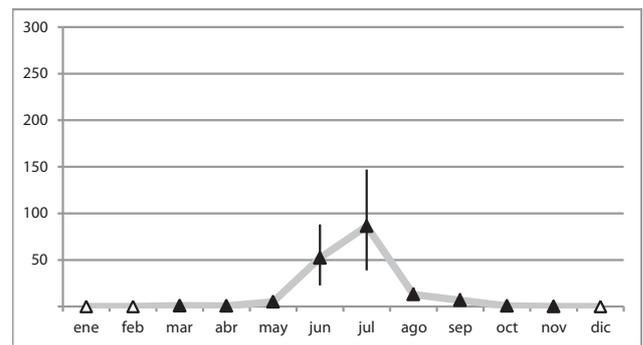
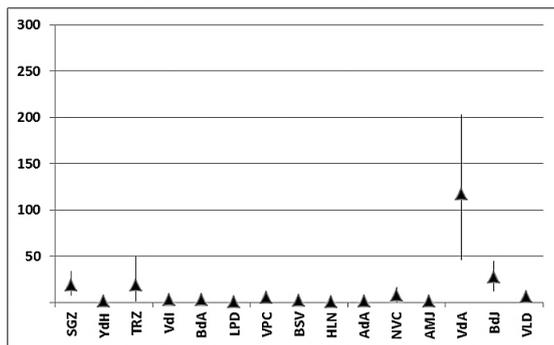
En cuanto a las capturas medias de *C. pulicaris*, se observa un notable desequilibrio territorial en las diferentes estaciones que conforman el área de estudio. Las estaciones guadalajareñas de Sigüenza y Tierzo y las toledanas Villanueva de Alcardete y Velada son las que registran una abundancia media más elevada en el total del trienio, lo cual se refleja perfectamente durante el año 2007. En los años posteriores comienzan a aparecer estaciones en las que no se obtiene ninguna recogida para esta especie, por lo que al final del periodo tan solo Toledo aparece como la provincia en la que se obtienen capturas en todas las estaciones durante los tres años. La tendencia general de decrecimiento en la media de las capturas queda patente también en los resultados obtenidos para esta especie, siendo los datos obtenidos en 2009 muy bajos en comparación con los de años anteriores (Fig. 27A).

Los gráficos de la dinámica temporal muestran un periodo de actividad comprendido entre marzo-abril y noviembre, si bien en 2007 se capturan ejemplares durante todos los meses del año, es decir, la presencia de la especie abarca nueve meses de actividad, siendo ésta testimonial a primeros de diciembre y en los meses más fríos de principio de año. El pico poblacional en el mes de junio es muy marcado en 2007 y 2008, pero en 2009 no se observan grandes diferencias (Fig. 27B).

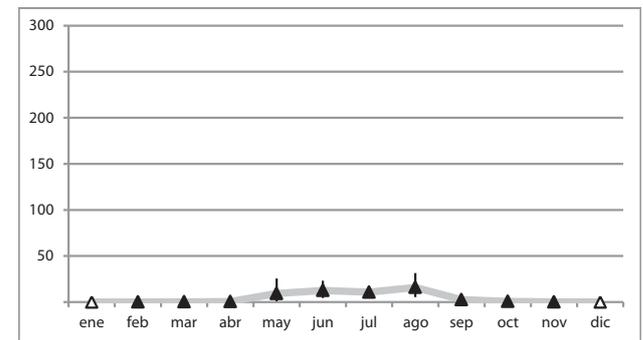
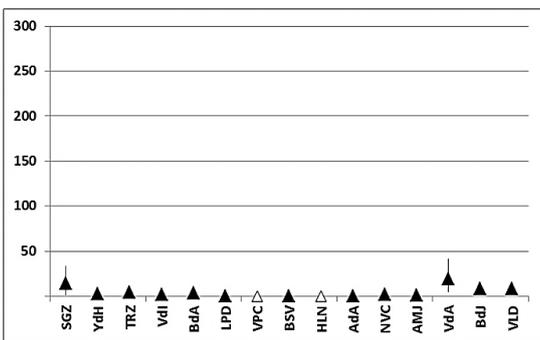
El análisis de los porcentajes entre sexos y estados gonotróficos de *C. pulicaris* revela que los porcentajes de capturas de hembras nulíparas son generalmente mayores que los de hembras paras en los meses fríos, reduciéndose éstos conforme la especie alcanza sus máximos poblacionales. Este fenómeno puede reconocerse muy bien en los datos del año 2007. Por el contrario, el porcentaje de machos nunca supera el 20% y las capturas de hembras grávidas son escasas, más aun durante 2008 y 2009 (Fig. 28).

4.1.2.6. *CULICOIDES PUNCTATUS*

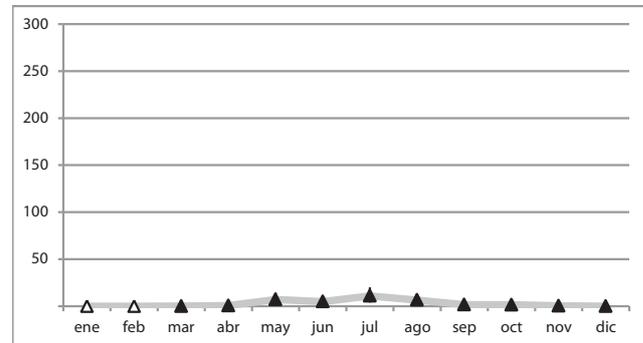
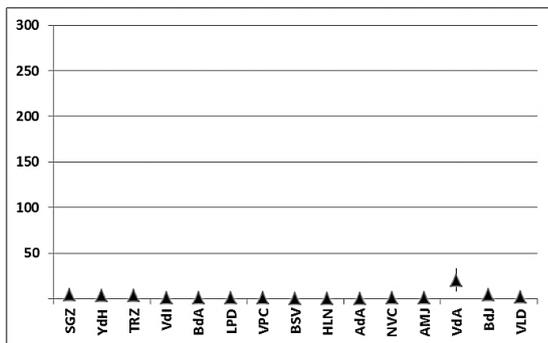
2007



2008



2009



MED

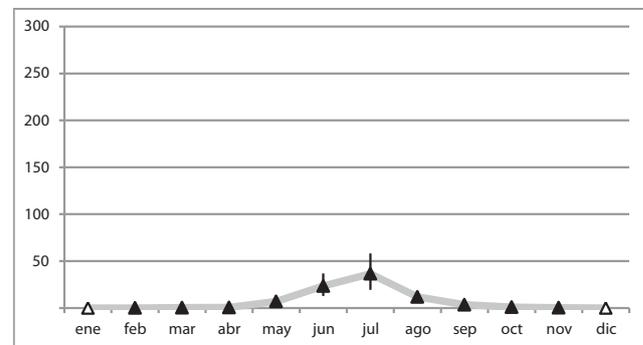
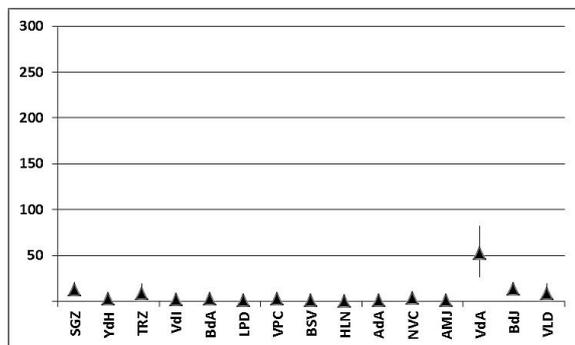


Figura 29A. Gráficos comparativos de barras simples de las capturas medias de *C. punctatus* en las diferentes estaciones de muestreo de CLM en los años 2007, 2008 y 2009 y la media total, según los datos obtenidos del muestreo con trampas mini CDC. Se presenta en el eje de abscisas las estaciones de muestreo ordenadas por provincias y en el eje de ordenadas el número medio de ejemplares capturados (▲) y el IC al 95%, donde (△) es ausencia de capturas.

Figura 29B. Gráficos lineales simples y evolutivos de las capturas medias de *C. punctatus* en CLM en los años 2007, 2008 y 2009 y la media total, según los datos obtenidos del muestreo con trampas mini CDC. Se presenta en el eje de abscisas la variable temporal a escala mensual y en el eje de ordenadas el número medio de ejemplares capturados (▲) y el IC al 95%, donde (△) es ausencia de capturas.

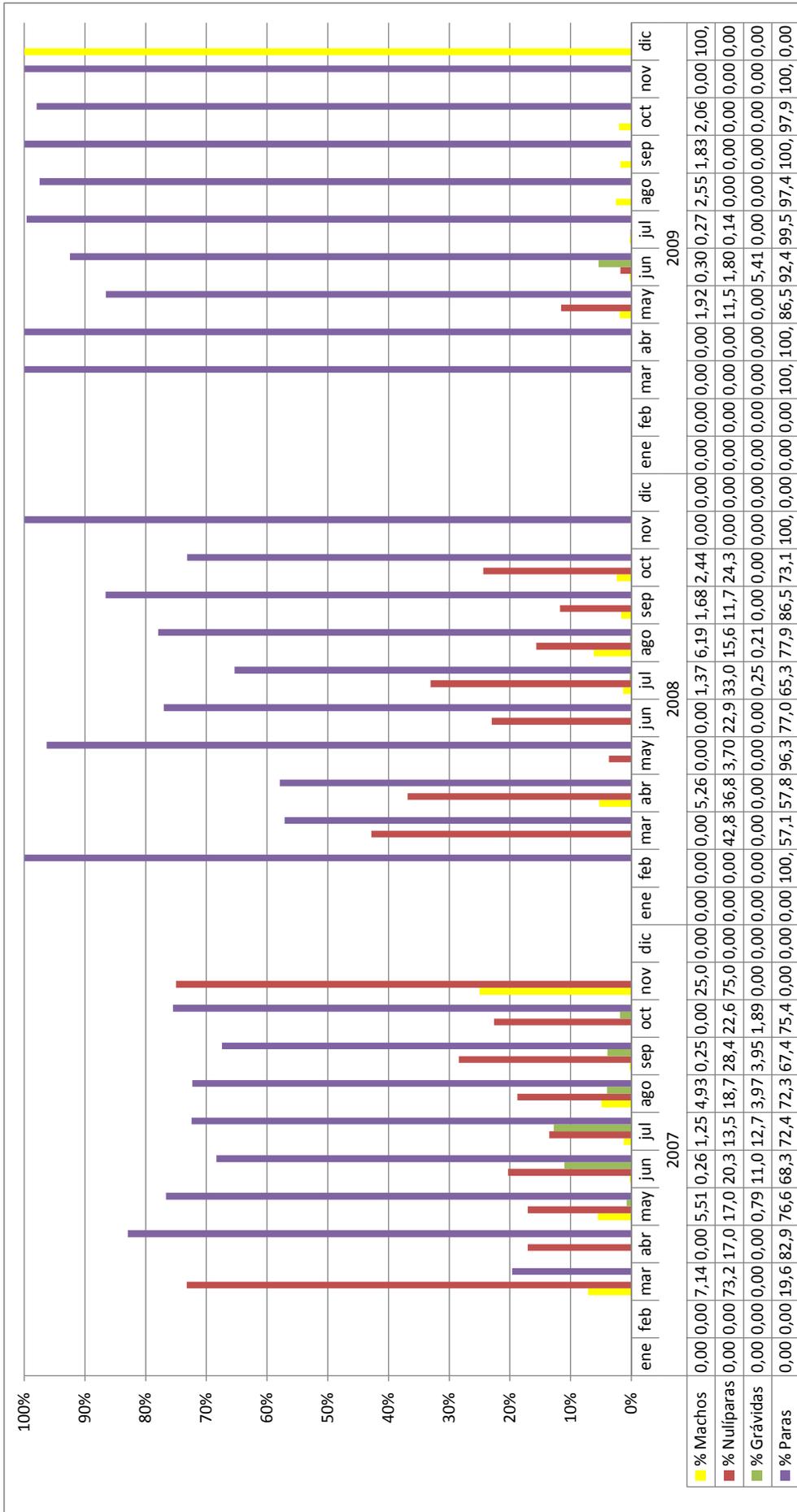


Figura 30. Gráfico de barras simple de los porcentajes mensuales entre sexos y estados gonotróficos de las capturas para *C. punctatus*, durante los años 2007, 2008 y 2009.

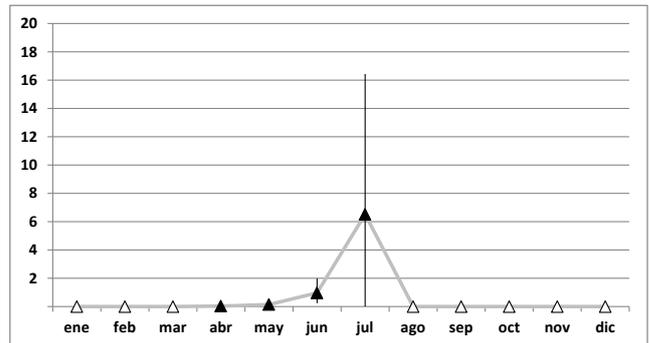
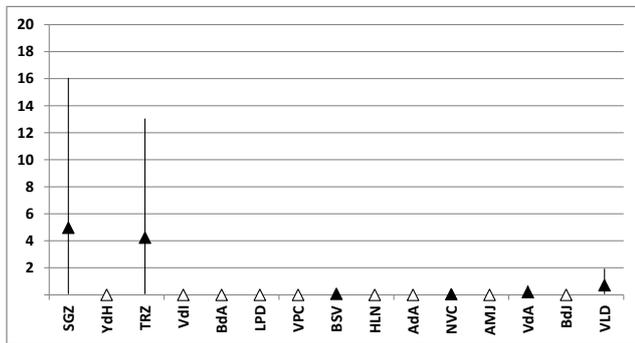
Los gráficos comparativos entre estaciones de muestreo apuntan a una elevada ubicuidad de la especie en CLM, si bien las capturas más elevadas se registran en las provincias de Guadalajara y sobre todo Toledo. En el resto de provincias, los ejemplares capturados son escasos y en algún momento inexistentes, como sucede en el caso de las albaceteñas Villapalacios y Hellín durante 2008. El decrecimiento temporal en la captura de *Culicoides* a nivel general también queda reflejado en los datos obtenidos para esta especie, siendo únicamente en 2007 cuando se observa que llega a superar la media de 100 individuos en una localidad, siendo ésta Villanueva de Alcardete (Fig. 29A).

Los gráficos de la dinámica general de la especie en el total de las estaciones evidencian un periodo de actividad comprendido entre febrero-marzo y noviembre-diciembre. El pico poblacional se sitúa en los meses de junio-julio, lo cual queda muy patente en el año 2007. Durante 2008 y 2009 se observa un ligero incremento de la población en mayo y un descenso marcado en septiembre, pero no se aprecian explosiones poblacionales del mismo modo que sucede en 2007, siendo el total de individuos capturados en cada uno de estos meses calurosos muy parejo. Los meses más fríos se caracterizan por la ausencia de individuos de esta especie (Fig. 29B).

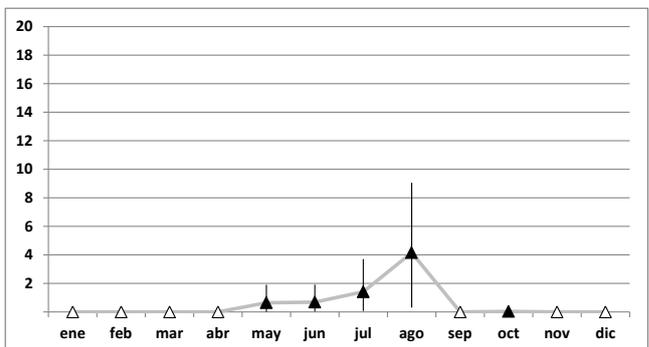
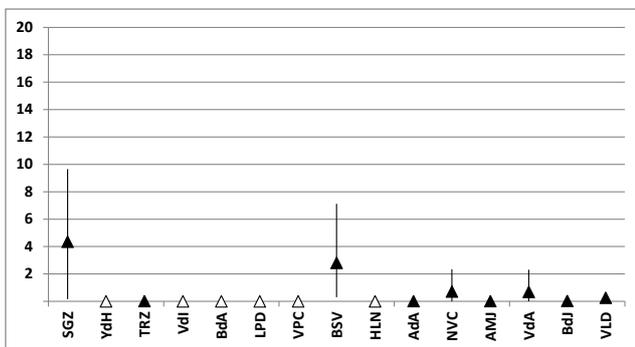
En cuanto al análisis del sexo y el estado gonotrófico, para *C. punctatus* la gran mayoría de las capturas pertenecen a hembras nulíparas y paras, siendo éstas últimas las más numerosas con diferencia. En 2007 se observa que el porcentaje de nulíparas es muy alto en marzo y noviembre, los meses que coinciden con la primera y última captura del año. Entre éste periodo el porcentaje baja más del doble, pero se mantienen prácticamente constante al 20% de abril a septiembre, del mismo modo que el de hembras paras, que se conserva generalmente entre el 60-80%. En 2008 y 2009 se encuentran los mayores porcentajes mensuales para hembras paras, estando en el último de estos años casi ausente el grupo de hembras nulíparas. El porcentaje de hembras grávidas nunca llega superar el 20% durante el trienio, mientras que el de machos sí que lo hace en un par de ocasiones, siempre en los últimos meses del año donde el número total de individuos capturados es muy bajo, de ahí que alcance dichas proporciones. Aun con ello, las capturas de machos se mantienen más o menos constantes durante el periodo (Fig. 30).

4.1.2.7. *CULICOIDES NUBECULOSUS*

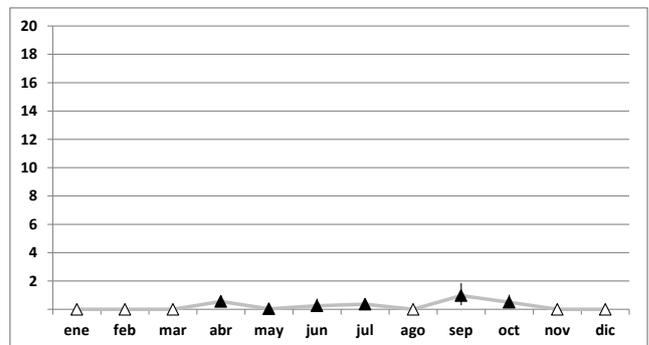
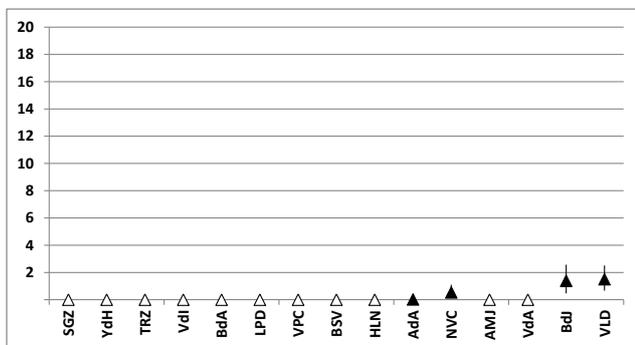
2007



2008



2009



MED

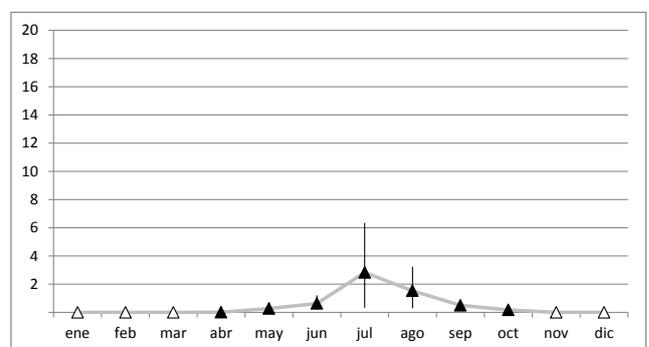
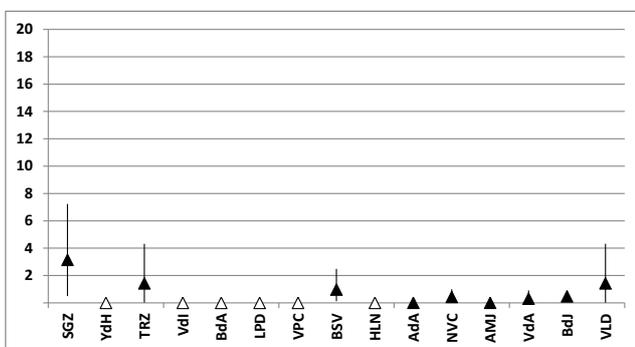


Figura 31A. Gráficos comparativos de barras simples de las capturas medias de *C. nubeculosus* en las diferentes estaciones de muestreo de CLM en los años 2007, 2008 y 2009 y la media total, según los datos obtenidos del muestreo con trampas mini CDC. Se presenta en el eje de abscisas las estaciones de muestreo ordenadas por provincias y en el eje de ordenadas el número medio de ejemplares capturados (▲) y el IC al 95%, donde (△) es ausencia de capturas.

Figura 31B. Gráficos lineales simples y evolutivos de las capturas medias de *C. nubeculosus* en CLM en los años 2007, 2008 y 2009 y la media total, según los datos obtenidos del muestreo con trampas mini CDC. Se presenta en el eje de abscisas la variable temporal a escala mensual y en el eje de ordenadas el número medio de ejemplares capturados (▲) y el IC al 95%, donde (△) es ausencia de capturas.

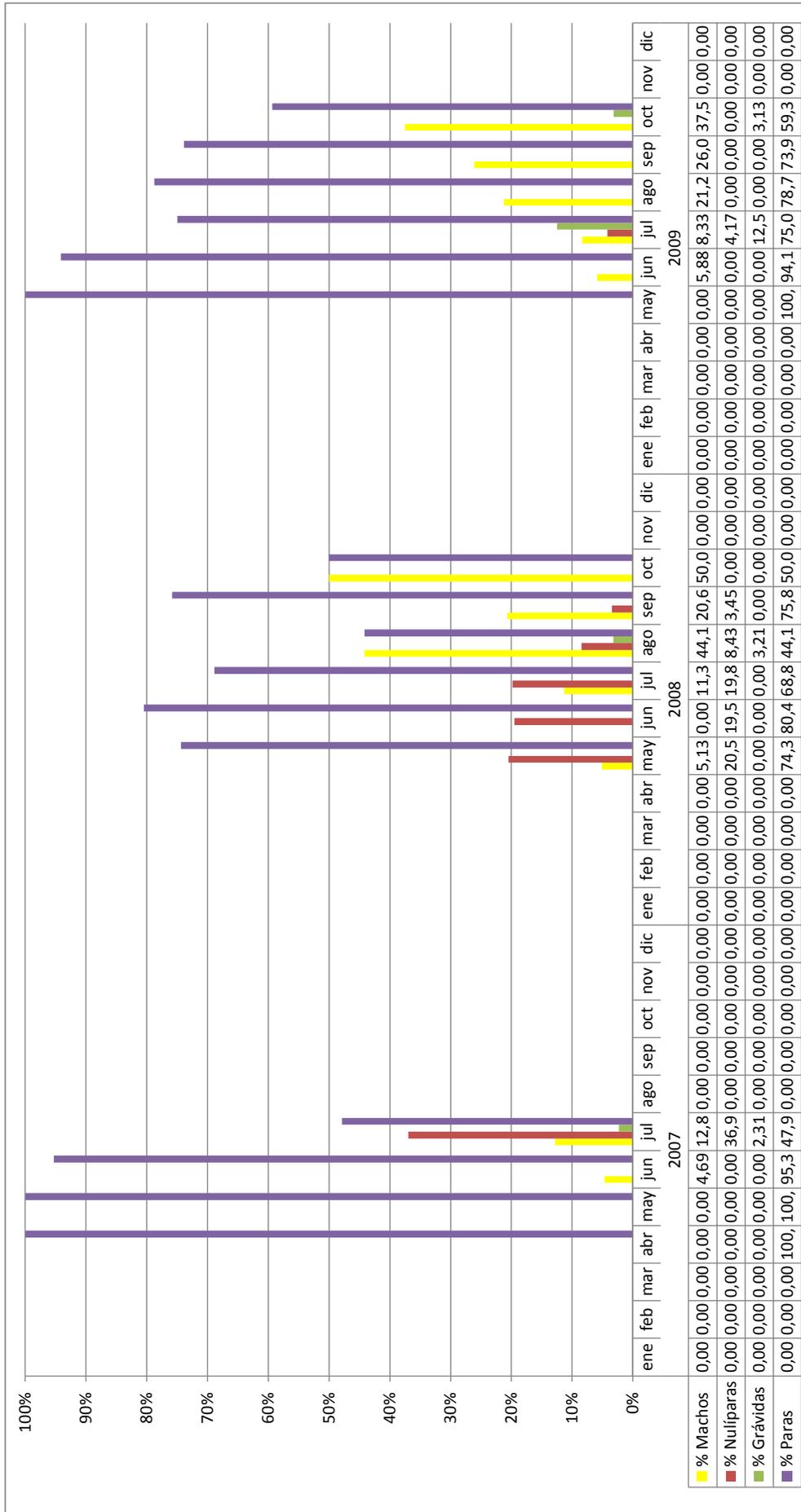


Figura 32. Gráfico de barras simple de los porcentajes mensuales entre sexos y estados gonotróficos de las capturas para *C. nubeculosus*, durante los años 2007, 2008 y 2009.

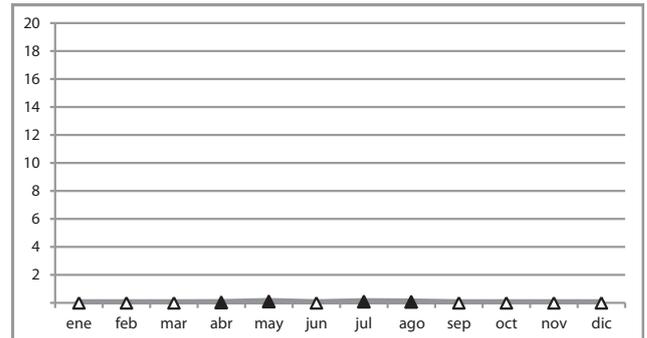
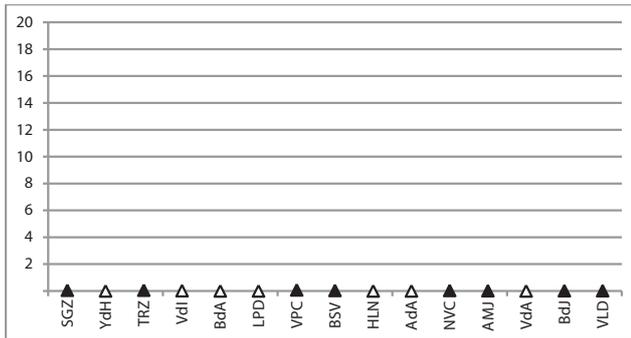
Esta especie se captura puntualmente y de forma muy escasa dentro del área de estudio, hasta el punto de que tan solo las estaciones de Navacerrada y Velada registran capturas durante todo el periodo, mientras en el resto el díptero está ausente o aparece intermitentemente según el año. El valor medio más elevado se registra en Sigüenza en 2007, no sobrepasando éste los seis individuos de media. Como dato significativo, no se registra ninguna captura durante el trienio en las tres estaciones con- quenses (Fig. 31A).

Los gráficos de la dinámica general de la especie en el total de las estaciones evidencian un periodo de actividad irregular aunque generalmente comprendido entre abril y octubre. El pico poblacional se sitúa en los meses de julio-agosto, aunque esta dinámica no se observa en las capturas de 2009. Entre enero-marzo y noviembre-diciembre no se captura ningún ejemplar en las estaciones (Fig. 31B).

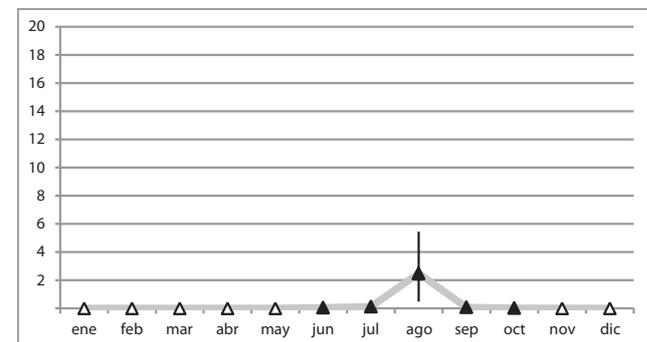
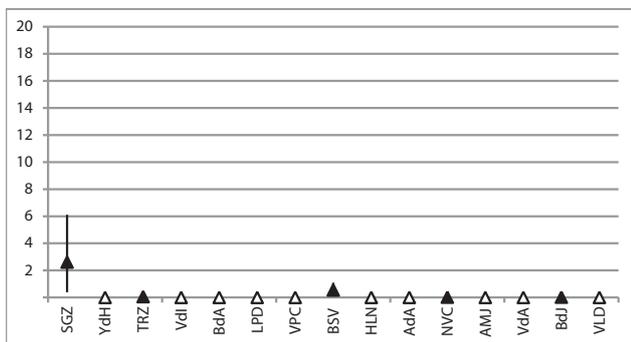
El análisis del estado gonotrófico de las capturas de *C. nubeculosus* evidencia bajos porcentajes de capturas de hembras nulíparas. La mayoría de las capturas pertenecen a hembras paras y machos, siendo las hembras grávidas el grupo menos representado. Llama la atención como durante 2009 se observa una relación inversamente proporcional entre el número de hembras paras y machos. Si bien el porcentaje de hembras paras siempre es igual o mayor que el de machos durante el trienio, en el último año el descenso de estas hembras va acompañado de un incremento paulatino de machos (Fig. 32).

4.1.2.8. *CULICOIDES PARROTI*

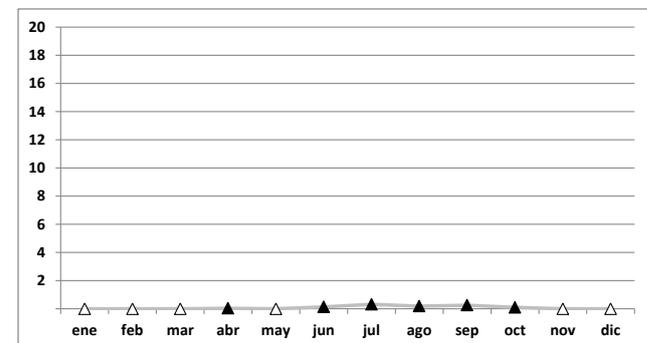
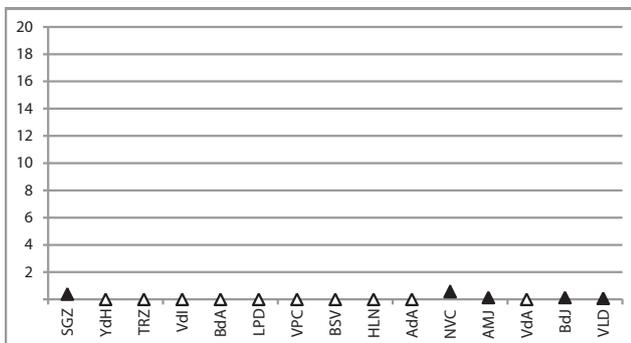
2007



2008



2009



MED

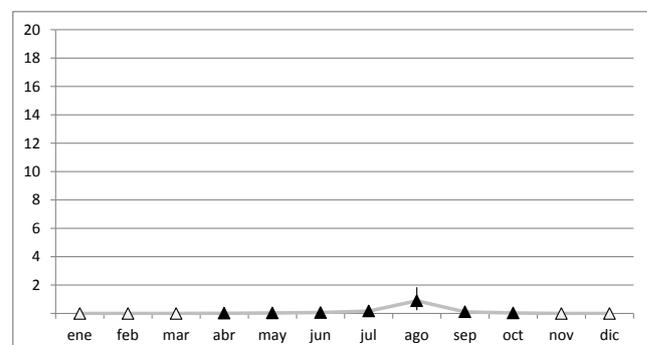
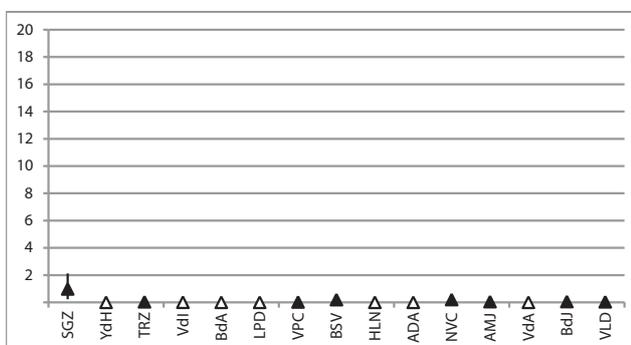


Figura 33A. Gráficos comparativos de barras simples de las capturas medias de *C. parroti* en las diferentes estaciones de muestreo de CLM en los años 2007, 2008 y 2009 y la media total, según los datos obtenidos del muestreo con trampas mini CDC. Se presenta en el eje de abscisas las estaciones de muestreo ordenadas por provincias y en el eje de ordenadas el número medio de ejemplares capturados (▲) y el IC al 95%, donde (△) es ausencia de capturas.

Figura 33B Gráficos lineales simples y evolutivos de las capturas medias de *C. parroti* en CLM en los años 2007, 2008 y 2009 y la media total, según los datos obtenidos del muestreo con trampas mini CDC. Se presenta en el eje de abscisas la variable temporal a escala mensual y en el eje de ordenadas el número medio de ejemplares capturados (▲) y el IC al 95%, donde (△) es ausencia de capturas.



Figura 34. Gráfico de barras simple de los porcentajes mensuales entre sexos y estados gonotróficos de las capturas para *C. parroti*, durante los años 2007, 2008 y 2009.

Esta es la especie que presenta las capturas más exiguas en el área de estudio. Tanto es así que tan solo las estaciones de Sigüenza, Navacerrada y Belvis de la Jara presentan capturas durante todo el periodo, mientras en el resto el díptero está ausente o aparece intermitentemente según el año. El valor medio más elevado se registra en Sigüenza en 2008, no sobrepasando éste los dos individuos de media. Como dato significativo y del mismo modo que sucede con *C. nubeculosus*, no se registra captura alguna durante el trienio en ninguna de las tres estaciones conquenses (Fig. 33A).

La escasez de datos recogidos para esta especie limita mucho el establecimiento de cualquier dinámica poblacional. El único dato reseñable se obtiene en agosto de 2008, mes en el que se observa un leve pico de abundancia. Entre enero-marzo y noviembre-diciembre no se captura ningún ejemplar en las estaciones (Fig. 33B).

El análisis del estado gonotrófico de las capturas de *C. parroti* proporciona por lo general elevados porcentajes de hembras paras y machos, los cuales se incrementan durante 2008-2009. Se encuentran con escasa frecuencia hembras grávidas y el porcentaje de hembras nulíparas no llega a sobrepasar al de hembras paras en ningún mes (Fig. 34).

4.2. CAPÍTULO II

4.2.1. ESTUDIO DE LOS FACTORES GEOCLIMÁTICOS ASOCIADOS A LA COMPOSICIÓN DE LA COMUNIDAD DE *CULICOIDES* EN CLM

Existen una serie de factores asociados con la distribución de los vectores, entre los que se encuentran los derivados de la actividad humana sobre el ecosistema, los hospedadores animales y las propias condiciones geoclimáticas. Además, el hecho de que los estadios inmaduros y los imagos posean no solo diferentes modos de vida sino diferentes regímenes alimentarios, consecuencia de su holometabolismo, implica que los componentes del ecosistema que pueden condicionar el ciclo de vida de estos insectos sean muy numerosos.

La actuación conjunta de los componentes del ecosistema determina no sólo la abundancia y distribución de cada especie individual, sino también su covariación con las demás especies y, por lo tanto, la estructura de la comunidad compuesta por éstas. Con el objetivo de identificar el patrón de distribución espacial de la comunidad de especies de *Culicoides* mamófilos de CLM, los datos de abundancia han sido analizados mediante un primer ACP, que ha evidenciado la estructura de covariación de las diferentes especies. Finalmente, se ha estudiado la asociación entre esta estructura y un amplio conjunto de variables climáticas y geoquímicas del suelo obtenidas a nivel de meso-escala. Para ello, previamente, la dimensionalidad y redundancias del conjunto de variables climáticas y geoquímicas, han sido reducidas mediante un segundo ACP, tras lo cual, la asociación entre la estructura de la comunidad de *Culicoides* y las características climáticas y geoquímicas del suelo han sido exploradas mediante análisis de correlación simples realizados entre los principales componentes de variación.

4.2.1.1. REDUCCIÓN DE LA MATRIZ DE DATOS BIOLÓGICOS MEDIANTE ACP

El ACP identificó tres componentes principales que explicaron el 89,93% de la variación total (Tabla 14), reduciendo el grupo de las ocho variables iniciales originales a un grupo de tres nuevas variables o componentes principales.

Tabla 14. Varianza total explicada. Valores propios, proporción de la varianza explicada y acumulada calculada a partir de la matriz de correlación, donde [% var.] es % de la varianza y [% acum.] es % acumulado. Método de extracción: ACP.

Componente	Autovalores iniciales			Sumas de las saturaciones al cuadrado de la extracción			Suma de las saturaciones al cuadrado de la rotación		
	Total	% var.	% acum.	Total	% var.	% acum.	Total	% var.	% acum.
1	4,174	52,181	52,181	4,174	52,181	52,181	3,456	43,199	43,199
2	1,960	24,494	76,675	1,960	24,494	76,675	1,948	24,348	67,547
3	1,060	13,252	89,927	1,060	13,252	89,927	1,790	22,380	89,927
4	0,574	7,173	97,100						
5	0,177	2,209	99,309						
6	0,035	0,439	99,748						
7	0,016	0,196	99,945						
8	0,004	0,055	100,000						

Tabla 15. Matriz de componentes. Proporción de la variación original explicada por los tres componentes principales de la matriz de correlación. Método de extracción: ACP. Tres componentes extraídos. Solución no rotada.

	Componente		
	1	2	3
<i>C. punctatus</i>	0,941		-0,247
<i>C. pulicaris</i>	0,929		-0,266
<i>C. obsoletus s.l.</i>	0,903		-0,355
<i>C. circumscriptus</i>	0,856	-0,158	0,407
<i>C. newsteadi</i>	0,696	-0,265	
<i>C. parroti</i>	0,129	0,931	0,247
<i>C. nubeculosus</i>	0,289	0,912	0,174
<i>C. imicola</i>	0,543	-0,387	0,737

Según la matriz de componentes plasmada en la Tabla 15, la covariación de la abundancia de las diferentes especies que componen la comunidad de *Culicoides* mamófilos estudiada en CLM determina los siguientes tres grupos o componentes:

- **FEspecies1.** El primer componente posee la mayor capacidad explicativa de los datos. En este caso alcanza el 43,20% del total de la varianza. Este primer componente presenta una fuerte asociación directa con la variación de la abundancia de *C. punctatus* (94,1%), *C. pulicaris* (92,9%), *C. obsoletus s.l.* (90,3%) y *C. circumscriptus* (85,6%), y algo menor con *C. newsteadi* (69,6%). Dentro de este primer componente la variable más explicada corresponde a la abundancia de *C. punctatus*, seguida por la de *C. pulicaris*, ambas especies encuadradas dentro del subgénero *Culicoides* y seguidas muy de cerca por *C. obsoletus s.l.*
- **FEspecies2.** El segundo componente explica un 24,35% del total y en este caso está referido a las especies *C. parroti* (93,1%) y *C. nubeculosus* (91,2%), lo cual relaciona claramente a estas dos especies del subgénero *Monoculicoides*.
- **FEspecies3.** El tercer componente explica un 22,38% del total y está conformado únicamente por la variación de la especie *C. imicola* (73,7%).

4.2.1.2. REDUCCIÓN DE LA MATRIZ DE VARIABLES GEOCLIMÁTICAS MEDIANTE ACP

El ACP identificó nueve componentes principales, los cuales explican el 91,38% de la variación (Tabla 16).

Según la matriz de componentes plasmada en la Tabla 17, la covariación de la abundancia de los diferentes factores geoclimáticos que definen el área de estudio determina los siguientes nueve grupos o componentes o componentes principales:

- **FVarimax1.** El primer componente es el que tiene la mayor capacidad explicativa de los datos, alcanzando el 12,58% del total de la variación. En este componente se observa una asociación directa y de magnitud similar con las variables Capa 32+33, Capa 16 y Capa 28, que corresponden con Espacios con vegetación escasa + Zonas quemadas (96,6%), Frutales (95,6%) y Vegetación esclerófila (71,6%), respectivamente.
- **FVarimax2.** El segundo componente explica un 12,19% del total de la variación. En este componente se observa una asociación directa y de magnitud similar con las variables Capa 21, F. Arc. (%) y Capa 24, que corresponden con Terrenos principalmente agrícolas, pero con importantes espacios de vegetación natural (85,2%), Fracción de arcilla de la capa superficial del suelo (0-30 cm) (76,9%) y Bosques de coníferas (65,7%), respectivamente.
- **FVarimax3.** El tercer componente interpreta el 11,61% del total de la variación. En este componente se observa una asociación directa y de magnitud similar con las variables Capa 26, Capa 18 y Capa 23, que corresponden con Pastizales naturales (91,1%), Praderas (90,8%) y Bosques de frondosas (74,5%), respectivamente.
- **FVarimax4.** El cuarto componente representa un 10,71% del total de la variación. Se presentan con valores positivos de magnitud similar con las variables Capa 35-39 y Capa 15 y un valor negativo alto para la Tª media, que corresponden con Humedales y zonas pantanosas + Turberas + Marismas + Salinas (97,9%), Viñedos (87,6%) y Temperatura media (-61,0%), respectivamente.

Tabla 16. Varianza total explicada. Valores propios, proporción de la varianza explicada y acumulada calculada a partir de la matriz de correlación, donde [% var.] es % de la varianza y [% acum.] es % acumulado. Método de extracción: ACP.

Componente	Autovalores iniciales			Sumas de las saturaciones al cuadrado de la extracción			Suma de las saturaciones al cuadrado de la rotación		
	Total	% var.	% acum.	Total	% var.	% acum.	Total	% var.	% acum.
1	5,542	21,316	21,316	5,542	21,316	21,316	3,272	12,585	12,585
2	4,121	15,849	37,165	4,121	15,849	37,165	3,169	12,189	24,774
3	3,315	12,750	49,916	3,315	12,750	49,916	3,020	11,614	36,388
4	2,964	11,399	61,315	2,964	11,399	61,315	2,785	10,710	47,098
5	2,373	9,126	70,441	2,373	9,126	70,441	2,690	10,348	57,445
6	1,607	6,181	76,623	1,607	6,181	76,623	2,603	10,011	67,456
7	1,437	5,528	82,151	1,437	5,528	82,151	2,277	8,757	76,213
8	1,221	4,696	86,847	1,221	4,696	86,847	2,220	8,537	84,750
9	1,178	4,530	91,376	1,178	4,530	91,376	1,723	6,626	91,376
10	0,899	3,457	94,833						
11	0,568	2,185	97,018						
12	0,484	1,861	98,879						
13	0,189	0,729	99,608						
14	0,102	0,392	100,000						
15	5,513 10 ⁻¹⁶	2,121 10 ⁻¹⁵	100,000						
16	5,087 10 ⁻¹⁶	1,956 10 ⁻¹⁵	100,000						
17	2,997 10 ⁻¹⁶	1,153 10 ⁻¹⁵	100,000						
18	1,872 10 ⁻¹⁶	7,201 10 ⁻¹⁶	100,000						
19	1,761 10 ⁻¹⁶	6,774 10 ⁻¹⁶	100,000						
20	6,688 10 ⁻¹⁷	2,572 10 ⁻¹⁶	100,000						
21	1,060 10 ⁻¹⁷	4,076 10 ⁻¹⁷	100,000						
22	-8,990 10 ⁻¹⁷	-3,458 10 ⁻¹⁶	100,000						
23	-1,258 10 ⁻¹⁶	-4,837 10 ⁻¹⁶	100,000						
24	-3,220 10 ⁻¹⁶	-1,238 10 ⁻¹⁵	100,000						
25	-4,242 10 ⁻¹⁶	-1,631 10 ⁻¹⁵	100,000						
26	-1,742 10 ⁻¹⁵	-6,701 10 ⁻¹⁵	100,000						

- FVarimax5. El quinto componente representa un 10,35% del total de la variación. En este componente se observa una asociación directa y de magnitud similar con las variables Capa 17 y C. Org. (% en peso), que corresponden con Olivares (88,9%) y Carbono orgánico de la capa superficial del suelo (0-30 cm) (87,7%), respectivamente.
- FVarimax6. El sexto componente comprende un 10,01% del total de la variación. Existe un valor negativo alto de la variable F. Lim. (%) y un valor positivo promedio de F. Are. (%), que corresponden con la Fracción de limo de la capa superficial del suelo (0-30 cm) (-92,2%) y la Fracción de arena de la capa superficial del suelo (0-30 cm) (65,1%), respectivamente.

Tabla 17. Matriz de componentes rotados, donde [F. Arc. (%)] es Fracción de arcilla de la capa superficial del suelo (0-30 cm), [C. Org. (% peso)] es Carbono orgánico de la capa superficial del suelo (0-30 cm), [F. Lim. (%)] es Fracción de limo de la capa superficial del suelo (0-30 cm), [F. Are. (%)] es Fracción de arena de la capa superficial del suelo (0-30 cm), [Tª media] es estacionalidad de la temperatura media, [Tª anual] es Temperatura media anual y [Pr. media] es Precipitación acumulada anual media. Método de extracción: ACP. Método de rotación: Normalización Varimax-Kaiser.

	Componente								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Capa 32+33	0,966								
Capa 16	0,956								
Capa 28	0,716	-0,154		-0,215	0,356	0,103	0,212	-0,181	0,415
Capa 29	0,415	0,243	0,301	-0,291	-0,410	0,115	0,139	-0,258	
Capa 21	-0,154	0,852	-0,174		-0,167		-0,108	0,202	
F. Arc. (%)		0,769	-0,104			-0,142	0,295	-0,174	-0,133
Capa 26	-0,121	-0,256	0,911		-0,208	0,124			
Capa 18			0,908			-0,291	-0,165		
Capa 23	-0,100		0,745	-0,101	-0,167	0,399	0,373		-0,119
Capa 35-39				0,979					
Capa 15	-0,107	-0,139	-0,172	0,876	-0,105	-0,121		-0,147	-0,130
Tª media	0,150	-0,328	-0,235	-0,610	0,343	0,413		-0,305	
Capa 1-11	-0,151	-0,112	0,364	0,596			-0,212	0,590	
Capa 17			-0,134	-0,168	0,889	0,236			
C. Org. (% peso)	0,348	-0,146	-0,123	-0,129	0,877	0,109			
F. Lim. (%)				0,165	-0,243	-0,922			
F. Are. (%)		-0,624	0,112			0,651	-0,208		0,107
Pr. anual	-0,452	0,404	0,142		-0,135	-0,517	0,230	-0,145	0,445
Tª anual	0,339	-0,381	-0,396		0,125	0,472	-0,362	-0,236	0,254
Capa 40+43	-0,238	0,401		-0,110	0,357	0,419	-0,256		-0,239
Capa 25							0,956		
Capa 24		0,657		-0,199			0,698	-0,146	
Capa 13			-0,203			-0,100		0,923	
Capa 12	-0,152	0,271	0,134	0,112	0,517	0,146	-0,283	0,625	-0,293
Capa 22	-0,109	-0,170	-0,123	-0,111			-0,147	-0,154	0,893
Capa 20	-0,286	-0,341	-0,358		-0,277	-0,241	-0,284	-0,443	-0,491

- FVarimax7. El séptimo componente comprende un 8,76% del total de la variación. Está representado por valores positivos la Capa 25 y Capa 24, que corresponden con Bosque mixto (95,6%) y Bosque de coníferas (69,8%), respectivamente.

- FVarimax8. El octavo componente representa un 8,54% del total de la variación. Se presentan con valores positivos las variables Capa 13 y Capa 12, que corresponden con Terrenos regados permanentemente (92,3%) y Tierras de labor en seco (62,5%), respectivamente.
- FVarimax9. El noveno y último componente representa un 6,63% del total de la variación. Se presenta con valor positivo únicamente para la variable Capa 22, que corresponde a Sistemas agroforestales (89,3%).

4.2.1.3. ANÁLISIS DE CORRELACIÓN

Con los coeficientes de los tres factores obtenidos de la ACP realizada con los datos biológicos (FEspecies) y los nueve factores de la ACP proveniente de los datos geoclimáticos (FVarimax) el análisis de correlación realizado detectó asociaciones estadísticamente significativas entre diferentes pares de factores (Tabla 18).

Así, los valores obtenidos determinan una correlación significativa entre FEspecies2 y FVarimax3 con un coeficiente de Pearson del 0,896. En este caso el coeficiente toma valores cercano a 1, por lo que la correlación es fuerte y directa. Esto significa que la abundancia *C. parroti* + *C. nubeculosus* en CLM estaría positivamente asociada a la presencia de Pastizales naturales + Praderas + Bosques de frondosas.

Por otro lado, FEspecies3 también está relacionada FVarimax6 con un coeficiente de Pearson del 0,515. En este caso, el coeficiente no toma valores cercanos a 1, por lo que la correlación no es tan fuerte como en el caso anterior. Esto significa que la abundancia de *C. imicola* en CLM estaría relacionada de manera positiva al componente formado por Fracción de limo de la capa superficial + Fracción de arena de la capa superficial, es decir, con la granulometría del suelo.

Tabla 18. Matriz de correlación entre los componentes entre los factores ACP extraídos de las variables biológicas y geoclimáticas, donde [C. de Pearson] es Coeficiente de Pearson y [Sig. (bilateral)] es significatividad bilateral.

	FVarimax1	FVarimax2	FVarimax3	FVarimax4	FVarimax5	FVarimax6	FVarimax7	FVarimax8	FVarimax9
FEspecies1									
C. de Pearson	-0,284	-0,376	0,116	-0,117	0,042	0,053	0,022	-0,264	-0,180
Sig. (bilateral)	0,305	0,168	0,680	0,678	0,882	0,851	0,937	0,342	0,520
N	15	15	15	15	15	15	15	15	15
FEspecies2									
C. de Pearson	0,016	0,027	0,896	-0,012	0,045	-0,397	-0,073	0,002	-0,057
Sig. (bilateral)	0,955	0,923	0,000	0,966	0,874	0,142	0,797	0,994	0,841
N	15	15	15	15	15	15	15	15	15
FEspecies3									
C. de Pearson	-0,065	-0,188	0,181	-0,140	0,468	0,515	-0,206	0,134	0,188
Sig. (bilateral)	0,817	0,502	0,518	0,620	0,078	0,050	0,461	0,634	0,501
N	15	15	15	15	15	15	15	15	15

4.2.2. ESTUDIO ESPECÍFICO DE LOS FACTORES ASOCIADOS A LA VARIACIÓN ESPACIAL DE LA ABUNDANCIA MEDIA DE LOS *CULICOIDES* MAMÓFILOS DE CLM

Existe un elevado número de variables ambientales que tienen influencia directa o indirecta sobre la dinámica poblacional de los vectores. Mediante la utilización de ciertas técnicas estadísticas se pueden desarrollar modelos predictivos que dilucidan las asociaciones entre datos ambientales multivariados y patrones de presencia-ausencia o abundancia de vectores. Estos métodos son capaces de predecir la probabilidad *a posteriori* de la variable dependiente, en este caso la abundancia de *Culicoides*, a partir de un grupo de variables independientes, como datos climáticos o cobertura de la tierra, y de esta forma pueden ser usados para hacer modelos de riesgo a partir de bases de datos.

En nuestro caso se ha recurrido a la estadística como una herramienta exploratoria de asociaciones, no como una herramienta predictiva. Con el objeto de realizar una aproximación individualizada de los factores biológicos asociados a la abundancia media a nivel espacial, así como para estimar la cantidad de variación espacial que puede ser explicada por este tipo de variables en cada especie, se ha recurrido al ajuste de MLG, en este caso regresiones múltiples, en los cuales, además de los factores ACP biológicos de meso-escala anteriores, se han incluido datos de micro-escala recogidos *in situ* durante los muestreos realizados en el plan nacional.

4.2.2.1. *CULICOIDES IMICOLA***Tabla 19.** Coeficientes de regresión parcial para *C. imicola*, incluyendo los intervalos de confianza.

Modelo	Coeficientes no estandarizados	<i>t</i>	Sig.	Intervalo de confianza de 95,0% para <i>B</i>		
				Límite inferior	Límite superior	
1	(Constante)	11,648	2,516	0,026	1,646	21,650
	FVarimax6	11,192	2,335	0,036	0,839	21,545

Tabla 20. Resumen del ANOVA para *C. imicola*.

Modelo	R^2	gl	<i>F</i>	<i>P</i>
1	0,296	14	5,454	0,036

Abundancia de *C. imicola* = 11,648 + 11,192 FVarimax6

El modelo de regresión final explica un 29,6% la variabilidad de la abundancia de *C. imicola* en CLM (Tabla 20), quedando retenida una única variable en el modelo, FVarimax6 (Tabla 19), por lo que la abundancia de la especie estará relacionada con las variables que a su vez conforman este factor sintético, es decir, inversamente con la "fracción de limo de la capa superficial del suelo" y directamente con la "fracción de arena de la capa superficial del suelo".

Cabe destacar que, además de ser la especie con el menor porcentaje de variación explicada en el modelo de regresión final, en este caso se detecta la misma asociación obtenida anteriormente en el análisis de correlación entre los factores ACP extraídos de las variables biológicas y geoclimáticas, en el cual la abundancia de *C. imicola* se presenta igualmente relacionada de manera positiva al componente FVarimax6.

4.2.2.2. *CULICOIDES OBSOLETUS S.L.***Tabla 21.** Coeficientes de regresión parcial para *C. obsoletus s.l.*, incluyendo los intervalos de confianza.

Modelo		Coeficientes no estandarizados	<i>t</i>	Sig.	Intervalo de confianza de 95,0% para <i>B</i>	
					<i>B</i>	Límite inferior
1	(Constante)	-0,097	-0,102	0,920	-2,164	1,971
	T.E.S.	4,709	2,626	0,022	0,802	8,616
	T.G.V.	3,913	2,572	0,024	0,598	7,228

Tabla 22. Resumen del ANOVA para *C. obsoletus s.l.*

Modelo	R^2	gl	<i>F</i>	<i>P</i>
1	0,530	14	6,755	0,011

Abundancia de *C. obsoletus s.l.* = -0,097 + 4,709 T.E.S + 3,913 T.G.V.

Para este complejo, el modelo de regresión final explica un 53,0% la variabilidad de la abundancia de *C. obsoletus s.l.* en CLM (Tabla 22), quedando retenidas dos variables en dicho modelo, T.E.S. y T.G.V. (Tabla 21), de modo que la abundancia de la especie parece estar directamente relacionada con el "tipo de explotación semi-extensiva" y el "tipo de ganado vacuno". Entre ambas variables dicotómicas, es el T.E.S. la que contribuye más notablemente a la abundancia del complejo, si bien no existe una diferencia muy marcada entre la magnitud de ambos coeficientes de regresión.

4.2.2.3. *CULICOIDES PULICARIS***Tabla 23.** Coeficientes de regresión parcial para *C. pulicaris*, incluyendo los intervalos de confianza.

Modelo	Coeficientes no estandarizados	<i>t</i>	Sig.	Intervalo de confianza de 95,0% para <i>B</i>		
				Límite inferior	Límite superior	
1	(Constante)	0,687	0,807	0,436	-1,168	2,542
	T.G.V.	6,124	3,953	0,002	2,749	9,499
	FVarimax1	-2,130	-2,818	0,016	-3,777	-0,483

Tabla 24. Resumen del ANOVA para *C. pulicaris*.

Modelo	R^2	gl	<i>F</i>	<i>P</i>
1	0,596	14	8,854	0,004

Abundancia de *C. pulicaris* = 0,687 + 6,124 T.G.V. - 2,130 FVarimax1

El modelo de regresión final obtenido explica, en este caso, un 59,6% de la variabilidad de la abundancia de *C. pulicaris* en CLM (Tabla 24), quedando retenidas dos variables, T.G.V. y FVarimax1 (Tabla 25). De este modo, la abundancia de esta especie parece estar directamente relacionada con el tipo de ganado vacuno y con las variables que a su vez conforman el componente geoclimático, es decir, "presencia de frutales, espacios con vegetación escasa + zonas quemadas, vegetación esclerófila".

4.2.2.4. *CULICOIDES NUBECULOSUS***Tabla 25.** Coeficientes de regresión parcial para *C. nubeculosus*, incluyendo los intervalos de confianza.

Modelo	Coeficientes no estandarizados	t	Sig.	Intervalo de confianza de 95,0% para B		
				B	Límite inferior	Límite superior
1	(Constante)	0,154	2,980	0,015	0,037	0,271
	FVarimax3	0,636	16,587	0,000	0,549	0,722
	T.E.E.	0,381	5,128	0,001	0,213	0,549
	T.G.V.	0,522	5,780	0,000	0,318	0,726
	FVarimax1	-0,143	-3,536	0,006	-0,234	-0,052
	FVarimax2	-0,091	-2,477	0,035	-0,175	-0,008

Tabla 26. Resumen del ANOVA para *C. nubeculosus*.

Modelo	R ²	gl	F	P
1	0,985	14	117,081	0,000

Abundancia de *C. nubeculosus* = 0,154 + 0,636 FVarimax3 + 0,381 T.E.E. + 0,522 T.G.V. - 0,143 FVarimax1 - 0,91 FVarimax2

El modelo de regresión final explica un 98,5% la variabilidad de la abundancia de *C. nubeculosus* en CLM (Tabla 26), en el cual quedan retenidas cinco variables, FVarimax3, T.E.E., T.G.V., FVarimax1 y FVarimax2 (Tabla 25). La abundancia de esta especie, por lo tanto, parece estar directamente relacionada con la presencia de “pastizales naturales, praderas y bosques de frondosas”, en primera instancia, y posteriormente con “tipo de explotación extensiva” y “tipo de ganado vacuno”. Por contra, está inversamente relacionada con las variables “espacios con vegetación escasa + zonas quemadas, frutales y vegetación esclerófila” y “terrenos principalmente agrícolas, pero con importantes espacios de vegetación natural, fracción de arcilla de la capa superficial del suelo y bosques de coníferas”. En el caso concreto de las variables dicotómicas, aquí es el T.G.V. la que contribuye más notablemente a la abundancia de la especie.

En este caso es destacable que, además de ser la especie con el mayor porcentaje de variación explicada en el modelo de regresión final, se detecta asimismo una asociación parcial ya obtenida anteriormente en el análisis de correlación entre los factores ACP extraídos de las variables biológicas y geoclimáticas, en el cual la abundancia conjunta de *C. nubeculosus* y *C. parroti* se hallaba relacionada de manera positiva con el componente FVarimax3, que en esta ocasión posee el coeficiente de regresión mayor.

4.2.2.5. *CULICOIDES PARROTI***Tabla 27.** Coeficientes de regresión parcial para *C. parroti*, incluyendo los intervalos de confianza.

Modelo		Coeficientes no estandarizados	<i>t</i>	Sig.	Intervalo de confianza de 95,0% para <i>B</i>	
					<i>B</i>	Límite inferior
1	(Constante)	0,107	4,475	0,001	0,055	0,159
	FVarimax3	0,224	9,071	0,000	0,170	0,278
	FVarimax6	-0,074	-2,986	0,011	-0,127	-0,020

Tabla 28. Resumen del ANOVA para *C. parroti*.

Modelo	<i>R</i> ²	gl	<i>F</i>	<i>P</i>
1	0,884	14	45,598	0,000

Abundancia de *C. parroti* = 0,107 + 0,224 FVarimax3 - 0,074 FVarimax6

El modelo de regresión final explica un 88,4% la variabilidad de la abundancia de *C. parroti* en CLM (Tabla 28), quedando retenidas dos variables, FVarimax3 y FVarimax6 (Tabla 27), por lo que la abundancia de la especie estará directamente relacionada con las variables "pastizales naturales, praderas y bosques de frondosas" e inversamente relacionado con las variables "fracción de limo de la capa superficial del suelo y fracción de arena de la capa superficial del suelo".

Del mismo modo que sucede en *C. nubeculosus* y siendo ésta la segunda especie con el mayor porcentaje de variación explicada, se detecta la misma asociación parcial obtenida anteriormente en el análisis de correlación, en el cual la abundancia conjunta de *C. nubeculosus* y *C. parroti* se hallaba relacionada de manera positiva con el componente FVarimax3, nuevamente la variable con el mayor coeficiente de regresión.

4.3. CAPÍTULO III

4.3.1. ANÁLISIS DE LA VARIACIÓN INTER E INTRA-ANUAL DE LA ABUNDANCIA DE *CULICOIDES* MAMÓFILOS EN CLM

Uno de los objetivos perseguidos en los programas de vigilancia entomológica es obtener información sobre los factores que determinan la variación temporal de las poblaciones de vectores, con el fin de poder desarrollar modelos predictivos de su dinámica poblacional que, en la mayoría de los casos, se encuentra asociada a la variación del riesgo de transmisión del agente patógeno de interés.

En este apartado se ha tratado de identificar los factores asociados a la variación poblacional inter e intra-anual de cada una de las especies. Dentro de ambas aproximaciones (inter e intra-anual) en primer lugar se han expuesto los principales factores que, mediante el ajuste de modelos de regresión múltiple, han estado asociados a la dinámica de las poblaciones. Para ello, en primer lugar se presenta una tabla en la que se exponen los parámetros de ajuste estadístico de los diferentes modelos de regresión parciales, indicativos de la capacidad explicativa de cada variable o grupo de variables para la variación de la abundancia. Después, se presenta una segunda tabla con el modelo final de regresión ajustado con todas las variables utilizadas en los modelos parciales de regresión anteriores, siendo éste el mejor modelo explicativo posible obtenido a partir de los datos obtenidos en el programa nacional. No obstante, como este modelo final no es capaz de evidenciar la estructura de interacciones y solapamientos entre todos los grupos de variables, a partir de los modelos parciales de regresión y del propio modelo final se ha realizado un análisis de partición de la variación, sintetizándose gráficamente los resultados en un diagrama de Venn, que describe la importancia, por sí mismo, de cada grupo de variables y de su interacción con los demás en determinar la dinámica de cada especie.

4.3.1.1. *CULICOIDES IMICOLA***Tabla 29.** Varianza explicada (R^2) por los modelos parciales de regresión ajustados con cada grupo de variables - Localidad, Año y Climáticas - y sus combinaciones, para la variación inter-anual de la abundancia de *C. imicola*.

Modelo	R^2	gl	F	P
Modelo Localidad	0,835	14	10,831	0,000
Modelo Año	0,028	2	0,602	0,552
Modelo Climáticas	0,475	3	12,349	0,000
Modelo Climáticas –Año	0,494	5	7,626	0,000
Modelo Climáticas –Localidad	0,846	17	8,729	0,000
Modelo Localidad –Año	0,863	16	10,995	0,000
Modelo Total	0,877	19	9,368	0,000

Tabla 30. Modelo de regresión final ajustado a la variación inter-anual de la abundancia de *C. imicola* ($Ln+1$) utilizando las variables predictoras - Localidad, Año y Climáticas - incluidas en los modelos parciales de regresión.

		Coefficientes no estandarizados	t	Sig.	Intervalo de confianza de 95,0% para B	
		B			Límite inferior	Límite superior
Variables predictoras	Almadenejos	5,358	3,144	0,004	1,848	8,867
	Argamasilla del Alba	-2,608	-0,997	0,328	-7,996	2,779
	Belvis de la Jara	7,344	5,33	0,000	4,506	10,183
	Bienservida	3,209	2,374	0,026	0,425	5,993
	Buenache de Alarcón	-1,388	-0,777	0,444	-5,066	2,290
	Hellín	-2,640	-0,857	0,399	-8,983	3,703
	Las Pedroñeras	-2,034	-1,047	0,305	-6,035	1,967
	Navacerrada	5,206	3,707	0,001	2,313	8,099
	Sigüenza	2,238	1,334	0,194	-1,218	5,694
	Tierzo	1,829	0,565	0,577	-4,834	8,492
	Velada	6,307	5,280	0,000	3,847	8,767
	Villanueva de Alcardete	4,374	2,892	0,008	1,259	7,489
	Villapalacios	2,991	1,740	0,094	-0,549	6,532
	Villar del Infantado	0,023	0,013	0,990	-3,660	3,706
	2007	1,560	2,433	0,022	0,239	2,881
	2008	0,058	0,093	0,926	-1,222	1,338
	Tª Max.	-0,008	-0,031	0,976	-0,524	0,508
	Tª Min.	0,380	0,317	0,754	-2,090	2,849
[Tª Min.] ²	0,015	0,203	0,841	-0,134	0,164	

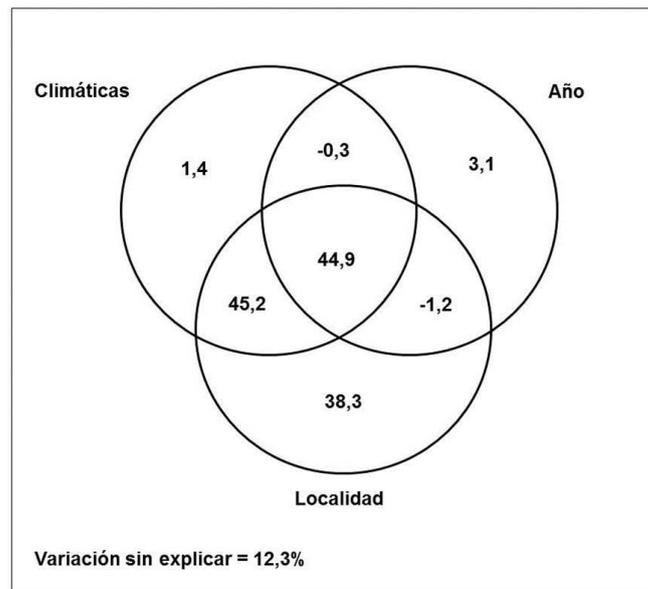


Figura 35. Diagrama de Venn representativo de la partición de la variación inter-anual de la abundancia de *C. imicola*.

En el caso de *C. imicola*, la combinación de los tres grupos de variables permitió explicar un elevado porcentaje de la variación total, hasta un 87,7% (Tabla 29).

La comparación del total de variación explicada por separado por cada grupo de variables en el caso de la variación inter-anual (Tabla 29), sugiere que es la variable "Localidad" la responsable de la mayor variación en la abundancia de esta especie con un 83,5%, seguida de las variables "Climáticas" (47,5%) y por último de la variable "Año" (2,8%). Entrando en detalle sobre la relación de la variación de la abundancia con las variables "Climáticas", esta especie presenta una relación monótonica negativa con la temperatura máxima y una relación monótonica positiva con la temperatura mínima.

Sin embargo, al aplicar el análisis de la partición de la variación, se observa que la variación inter-anual de *C. imicola* estuvo principalmente asociada al efecto solapado e indiferenciable de la "Localidad" y las variables "Climáticas" (45,2%) en primer lugar, al efecto solapado de los tres grupos de variables (44,9%) (Localidad, Climáticas y Año) en segundo lugar, y por último al efecto puro de la variable "Localidad" (38,3%), siendo éste, con diferencia, el mayor efecto puro que ha condicionado la variación inter-anual de esta especie, seguido, muy de lejos, por los efectos puros del "Año" (3,1%) y de las variables "Climáticas" (1,4%) (Fig. 35).

En la Fig. 35 se puede observar, además, la existencia de dos intersecciones con signo negativo en el grupo "Localidad-Año" y "Climáticas-Año", lo cual es indicativo de que cuando las variables van juntas en el mismo modelo explican más variación que la suma de la variación explicada cuando van solas en el modelo, por tanto tienen un efecto supresivo entre sí. En este caso, siendo que es la variable "Año" la que presenta ambas intersecciones negativas, los resultados sugieren que es esta variable la que presentaría un carácter supresivo. Es decir, que no estaría correlacionada por sí misma con la variación inter-anual de *C. imicola* (como lo sugiere el bajo valor de R^2 en el modelo de regresión ajustado solo con esta variable), pero potenciaría su valor predictivo en conjunción con las variables "Climáticas" y/o "Localidad".

Tabla 31. Varianza explicada (R^2) por los modelos parciales de regresión ajustados con cada grupo de variables - Auto-correlacionada, T^a diarias y T^a estacionales - y sus combinaciones, para la variación intra-anual de la abundancia de *C. imicola*.

Modelos	R^2	gl	F	P
Modelo Auto-correlacionada	0,319	1	294,126	0,000
Modelo T ^a diarias	0,211	3	56,032	0,000
Modelo T ^a estacionales	0,005	1	3,069	0,080
Modelo Auto-correlacionada –T ^a estacionales	0,364	3	119,432	0,000
Modelo Auto-correlacionada –T ^a diarias	0,388	4	99,057	0,000
Modelo T ^a diarias –T ^a estacionales	0,291	5	51,369	0,000
Modelo Total	0,396	6	68,258	0,000

Tabla 32. Modelo de regresión final ajustado a la variación intra-anual de la abundancia de *C. imicola* ($Ln+1$) utilizando las variables predictoras - Auto-correlacionada, T^a diarias y T^a estacionales - incluidas en los modelos parciales de regresión.

		Coeficientes no estandarizados		t	Sig.	Intervalo de confianza de 95,0% para B	
		B				Límite inferior	Límite superior
Variables predictoras	Almadenejos	5,358		3,144	0,004	1,848	8,867
	Argamasilla del Alba	-2,608		-0,997	0,328	-7,996	2,779
	Belvis de la Jara	7,344		5,33	0,000	4,506	10,183
	Bienservida	3,209		2,374	0,026	0,425	5,993
	Buenache de Alarcón	-1,388		-0,777	0,444	-5,066	2,290
	Hellín	-2,640		-0,857	0,399	-8,983	3,703
	Las Pedroñeras	-2,034		-1,047	0,305	-6,035	1,967
	Navacerrada	5,206		3,707	0,001	2,313	8,099
	Sigüenza	2,238		1,334	0,194	-1,218	5,694
	Tierzo	1,829		0,565	0,577	-4,834	8,492
	Velada	6,307		5,280	0,000	3,847	8,767
	Villanueva de Alcardete	4,374		2,892	0,008	1,259	7,489
	Villapalacios	2,991		1,740	0,094	-0,549	6,532
	Villar del Infantado	0,023		0,013	0,990	-3,660	3,706
	2007	1,560		2,433	0,022	0,239	2,881
	2008	0,058		0,093	0,926	-1,222	1,338
	T ^a Max.	-0,008		-0,031	0,976	-0,524	0,508
	T ^a Min.	0,380		0,317	0,754	-2,090	2,849
	[T ^a Min.] ²	0,015		0,203	0,841	-0,134	0,164

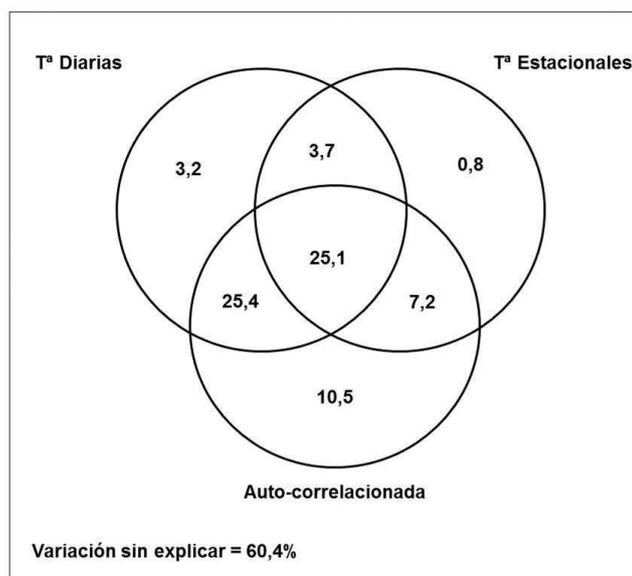


Figura 36. Diagrama de Venn representativo de la partición de la variación intra-anual de la abundancia de *C. imicola*.

En este caso existe un bajo porcentaje de variación total explicada de abundancia de *C. imicola* (39,6%) debido a estas tres variables (Tabla 31).

La comparación del total de variación explicada por separado por cada grupo de variables en el caso de la variación intra-anual (Tabla 31), sugiere que es la variable "Auto-correlacionada" la responsable de la mayor variación en la abundancia de esta especie con un 31,9%, seguida de la variable "Tª diarias" (21,1%) y por último de la "Tª estacionales" (0,5%). En el caso de las "Tª diarias", la especie presenta una relación monótonica positiva con la temperatura máxima, sin embargo muestra una relación no monótonica con la temperatura mínima. La variable "Auto-correlacionada" incluida en el modelo ha sido el promedio de las capturas entre las semanas -1 y -2.

Al aplicar el análisis de la partición de la variación, se observa que la variación intra-anual de *C. imicola* estuvo principalmente asociada al efecto solapado e indiferenciable de la variable "Auto-correlacionada" y "Tª diarias" (25,4%) en primer lugar, al efecto solapado de los tres grupos de variables (25,1%) (Auto-correlacionada, Tª diarias y Tª estacionales) en segundo lugar, y por último al efecto puro de la variable "Auto-correlacionada" (10,5%), siendo éste, con diferencia, el mayor efecto puro que ha condicionado la variación intra-anual de esta especie, seguido por los efectos puros de la "Tª diarias" (3,1%) y de "Tª estacionales" (0,8%) (Fig. 36).

4.3.1.2. *CULICOIDES OBSOLETUS S.L.***Tabla 33.** Varianza explicada (R^2) por los modelos parciales de regresión ajustados con cada grupo de variables - Localidad, Año y Climáticas - y sus combinaciones, para la variación inter-anual de la abundancia de *C. obsoletus s.l.*

Modelo	R^2	gl	F	P
Modelo Localidad	0,511	14	2,240	0,031
Modelo Año	0,090	2	2,070	0,139
Modelo Climáticas	0,134	2	3,350	0,045
Modelo Climáticas –Año	0,202	3	3,466	0,025
Modelo Climáticas –Localidad	0,521	15	2,100	0,042
Modelo Localidad –Año	0,601	16	2,634	0,012
Modelo Total	0,667	17	3,182	0,004

Tabla 34. Modelo de regresión final ajustado a la variación inter-anual de la abundancia de *C. obsoletus s.l.* ($Ln+1$) utilizando las variables predictoras - Localidad, Año y Climáticas - incluidas en los modelos parciales de regresión.

		Coefficientes no estandarizados	t	Sig.	Intervalo de confianza de 95,0% para B	
		B			Límite inferior	Límite superior
Variables predictoras	Almadenejos	-1,392	-1,087	0,287	-4,020	1,236
	Argamasilla del Alba	-6,570	-2,840	0,008	-11,317	-1,824
	Belvis de la Jara	0,934	0,754	0,457	-1,609	3,477
	Bienservida	-0,724	-0,576	0,570	-3,305	1,856
	Buenache de Alarcón	-0,247	-0,172	0,865	-3,191	2,698
	Hellín	-5,862	-2,279	0,031	-11,140	-0,584
	Las Pedroñeras	-3,946	-2,494	0,019	-7,193	-0,700
	Navacerrada	-2,186	-1,604	0,120	-4,984	0,611
	Sigüenza	4,454	3,290	0,003	1,676	7,231
	Tierzo	4,792	2,498	0,019	0,856	8,728
	Velada	1,339	1,138	0,265	-1,076	3,755
	Villanueva de Alcardete	0,616	0,420	0,678	-2,397	3,630
	Villapalacios	-1,906	-1,313	0,200	-4,883	1,072
	Villar del Infantado	-0,486	-0,365	0,718	-3,218	2,245
	2007	2,038	3,421	0,002	0,816	3,260
	2008	1,062	2,012	0,054	-0,021	2,146
	Tª Min.	0,821	2,317	0,028	0,094	1,549

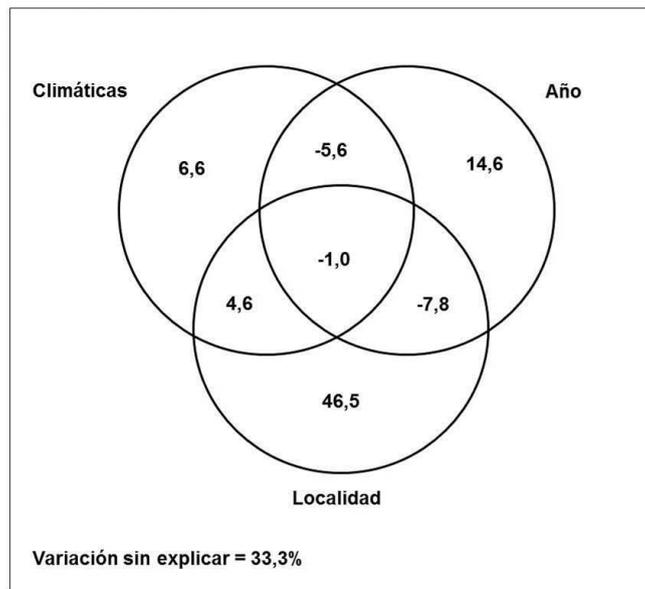


Figura 37. Diagrama de Venn representativo de la partición de la variación inter-anual de la abundancia de *C. obsoletus s.l.*

En el caso de *C. obsoletus s.l.*, la combinación de los tres grupos de variables permitió explicar dos tercios de la variación total, es decir, un 66,6% (Tabla 33).

La comparación del total de variación explicada por separado por cada grupo de variables en el caso de la variación inter-anual (Tabla 33), sugiere que es la variable "Localidad" la responsable de la mayor variación en la abundancia de esta especie con un 51,1%, seguida de las variables "Climáticas" (13,4%) y por último de la variable "Año" (9,0%). En este caso, el complejo presenta una relación monotónica positiva con la temperatura mínima.

Sin embargo, al aplicar el análisis de la partición de la variación, se observa que la variación inter-anual de *C. obsoletus s.l.* estuvo principalmente asociada al efecto puro de la "Localidad" (46,5%) en primer lugar, al efecto puro del "Año" (14,6%), al efecto puro de "Climáticas" (6,6%) y al efecto solapado e indistinguible de las variables "Localidad" y "Climáticas" (4,6%) (Fig. 37).

En la Fig. 37 se puede observar la existencia de tres intersecciones con signo negativo en el grupo "Localidad-Año", "Climáticas-Año" y "Localidad-Año-Climáticas", lo cual es indicativo de la existencia de un efecto supresivo entre sí. La variable "Año" presenta las tres intersecciones negativas, lo que sugiere que es esta variable la que presentaría un carácter supresivo por lo que no estaría correlacionada por sí misma con la variación inter-anual de *C. obsoletus s.l.* pero su valor predictivo se potenciaría en presencia del resto de variables.

Tabla 35. Varianza explicada (R^2) por los modelos parciales de regresión ajustados con cada grupo de variables – Auto-correlacionada, T^a diarias y T^a estacionales - y sus combinaciones, para la variación intra-anual de la abundancia de *C. obsoletus s.l.*

Modelo	R^2	gl	F	P
Modelo Auto-correlacionada	0,196	1	111,004	0,000
Modelo T^a diarias	0,077	3	12,677	0,000
Modelo T^a estacionales	0,081	2	20,161	0,000
Modelo Auto-correlacionada – T^a estacionales	0,211	3	40,542	0,000
Modelo Auto-correlacionada – T^a diarias	0,217	4	31,381	0,000
Modelo T^a diarias – T^a estacionales	0,106	5	10,717	0,000
Modelo Total	0,225	6	21,767	0,000

Tabla 36. Modelo de regresión final ajustado a la variación intra-anual de la abundancia de *C. obsoletus s.l.* ($Ln+1$) utilizando las variables predictoras - Auto-correlacionada, T^a diarias y T^a estacionales - incluidas en los modelos parciales de regresión.

		Coeficientes no estandarizados	t	Sig.	Intervalo de confianza de 95,0% para B	
		B			Límite inferior	Límite superior
Variables predictoras	T^a Max.	0,004	0,376	0,707	-0,016	0,024
	T^a Min. posit.	0,149	2,693	0,007	0,040	0,258
	$[T^a$ Min. posit.] ²	-0,003	-2,734	0,007	-0,005	-0,001
	T^a Med. MM3	0,012	1,159	0,247	-0,008	0,032
	Grad. T^a Med.	0,019	1,614	0,107	-0,004	0,042
	LN_ <i>C.obsoletus</i> 12	0,358	8,304	0,000	0,273	0,443

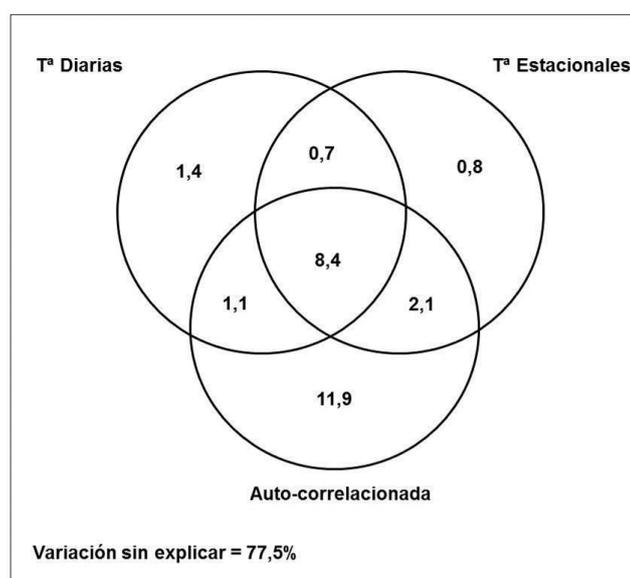


Figura 38. Diagrama de Venn representativo de la partición de la variación intra-anual de la abundancia de *C. obsoletus s.l.*

En este caso existe un bajo porcentaje de variación total explicada de abundancia de *C. obsoletus s.l.* (22,5%) a consecuencia de estas tres variables (Tabla 35).

La comparación del total de variación explicada por separado por cada grupo de variables en el caso de la variación intra-anual (Tabla 35), sugiere que es la variable "Auto-correlacionada" la responsable de la mayor variación en la abundancia de esta especie con un 19,6%, seguida de la variable "T^a estacionales" (8,1%) y de la variable "T^a diarias" (7,7%), presentando en este caso una relación monotónica positiva con la temperatura máxima y una relación no monotónica con la mínima. La variable "Auto-correlacionada" incluida en el modelo ha sido el promedio de las capturas entre las semanas -1 y -2.

Al aplicar el análisis de la partición de la variación se observa que la variación intra-anual del complejo estuvo del mismo modo principalmente asociada al efecto puro de la variable "Auto-correlacionada" (11,9%), seguida del efecto solapado de los tres grupos de variables (8,4%), mostrando el resto de los efectos puros e intersecciones unos valores notablemente menores que éstos (Fig. 38).

4.3.1.3. *CULICOIDES CIRCUMSCRIPTUS***Tabla 37.** Varianza explicada (R^2) por los modelos parciales de regresión ajustados con cada grupo de variables - Localidad, Año y Climáticas - y sus combinaciones, para la variación inter-anual de la abundancia de *C. circumscriptus*.

Modelo	R^2	gl	F	P
Modelo Localidad	0,759	14	6,730	0,000
Modelo Año	0,028	2	0,613	0,547
Modelo Climáticas	0,355	3	7,536	0,000
Modelo Climáticas –Año	0,435	5	5,999	0,000
Modelo Climáticas –Localidad	0,768	17	5,267	0,000
Modelo Localidad –Año	0,787	14	6,461	0,000
Modelo Total	0,807	19	5,509	0,000

Tabla 38. Modelo de regresión final ajustado a la variación inter-anual de la abundancia de *C. circumscriptus* ($Ln+1$) utilizando las variables predictoras - Localidad, Año y Climáticas - incluidas en los modelos parciales de regresión.

	Coeficientes no estandarizados	t	Sig.	Intervalo de confianza de 95,0% para B		
				B	Límite inferior	Límite superior
Variables predictoras	Almadenejos	3,274	1,341	0,192	-1,756	8,304
	Argamasilla del Alba	-1,468	-0,552	0,586	-6,943	4,007
	Belvis de la Jara	5,828	4,010	0,000	2,835	8,821
	Bienservida	1,960	1,546	0,135	-0,651	4,571
	Buenache de Alarcón	-1,044	-0,620	0,541	-4,516	2,427
	Hellín	-1,964	-0,629	0,535	-8,396	4,469
	Las Pedroñeras	-1,811	-0,984	0,334	-5,599	1,978
	Navacerrada	3,434	2,589	0,016	0,703	6,165
	Sigüenza	3,032	2,221	0,036	0,221	5,843
	Tierzo	1,563	1,084	0,289	-1,408	4,534
	Velada	3,843	3,276	0,003	1,427	6,259
	Villanueva de Alcardete	4,259	2,932	0,007	1,267	7,251
	Villapalacios	-1,108	-0,667	0,511	-4,528	2,312
	Villar del Infantado	-1,194	-0,693	0,495	-4,743	2,356
	2007	1,262	2,105	0,046	0,027	2,497
	2008	0,793	1,293	0,208	-0,470	2,057
	Tª Max.	2,931	1,279	0,213	-1,790	7,652
	[Tª Max.]²	-0,065	-1,312	0,201	-0,166	0,037
[Tª Min.]²	0,012	0,483	0,633	-0,039	0,063	

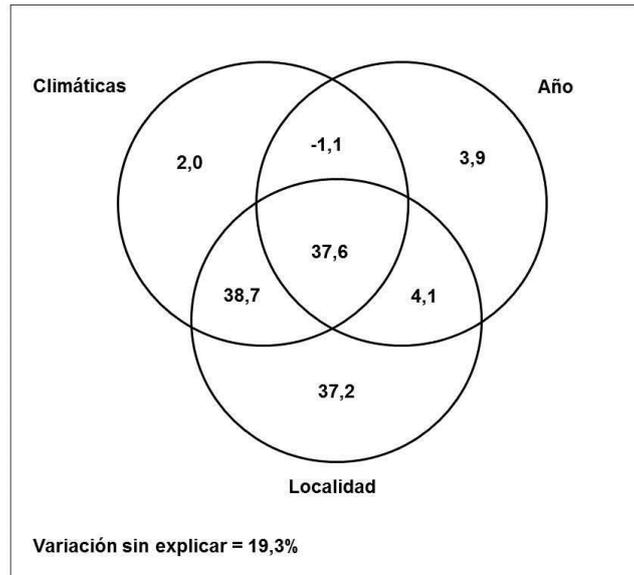


Figura 39. Diagrama de Venn representativo de la partición de la variación inter-anual de la abundancia de *C. circumscriptus*.

En el caso de *C. circumscriptus*, la combinación de los tres grupos de variables permitió explicar un elevado porcentaje de la variación total, hasta un 80,7% (Tabla 37).

La comparación del total de variación explicada por separado por cada grupo de variables en el caso de la variación inter-anual (Tabla 37), sugiere que es la variable "Localidad" la responsable de la mayor variación en la abundancia de esta especie con un 75,9%, seguida de las variables "Climáticas" (35,5%) y por último de la variable "Año" (2,8%). En este caso la especie presenta una relación monotónica positiva con la temperatura mínima y una relación no monotónica con la temperatura máxima.

Una vez aplicado el análisis de la partición de la variación, se observa que la variación inter-anual de esta especie estuvo principalmente asociada al efecto solapado e indiferenciable de la "Localidad" y las variables "Climáticas" (38,7%) en primer lugar, al efecto solapado de los tres grupos de variables (37,6%) en segundo lugar, y por último al efecto puro de la variable "Localidad" (37,2%), siendo éste, con diferencia, el mayor efecto puro que ha condicionado la variación inter-anual de esta especie, seguido, muy de lejos, por los efectos puros del "Año" (3,9%) y de las variables "Climáticas" (2,0%) (Fig. 39).

En la Fig. 39 se puede observar la existencia de una intersección con signo negativo en el grupo "Climáticas-Año", por lo que existiría también un efecto supresivo.

Tabla 39. Varianza explicada (R^2) por los modelos parciales de regresión ajustados con cada grupo de variables – Auto-correlacionada, T^a diarias y T^a estacionales - y sus combinaciones, para la variación intra-anual de la abundancia de *C. circumscriptus*.

Modelo	R^2	gl	F	P
Modelo Auto-correlacionada	0,252	1	200,831	0,000
Modelo T ^a diarias	0,171	2	61,484	0,000
Modelo T ^a estacionales	0,114	2	38,437	0,000
Modelo Auto-correlacionada – T ^a estacionales	0,284	3	78,544	0,000
Modelo Auto-correlacionada – T ^a diarias	0,308	3	88,139	0,000
Modelo T ^a diarias – T ^a estacionales	0,177	4	31,892	0,000
Modelo Total	0,309	5	53,073	0,000

Tabla 40. Modelo de regresión final ajustado a la variación intra-anual de la abundancia de *C. circumscriptus* ($Ln+1$) utilizando las variables predictoras - Auto-correlacionada, T^a diarias y T^a estacionales - incluidas en los modelos parciales de regresión.

		Coefficientes no estandarizados	t	Sig.	Intervalo de confianza de 95,0% para B	
		B			Límite inferior	Límite superior
Variables predictoras	[T ^a Max.] ²	1,513 10 ⁻⁴	1,899	0,058	-1,08 10 ⁻⁵	0,001
	T ^a Min. posit.	0,033	2,922	0,004	0,011	0,055
	T ^a Med MM3	0,009	0,943	0,346	-0,009	0,027
	Grad. T ^a Med.	0,005	0,456	0,649	-0,018	0,028
	LN_C.circumscriptus1	0,398	10,659	0,000	0,325	0,471

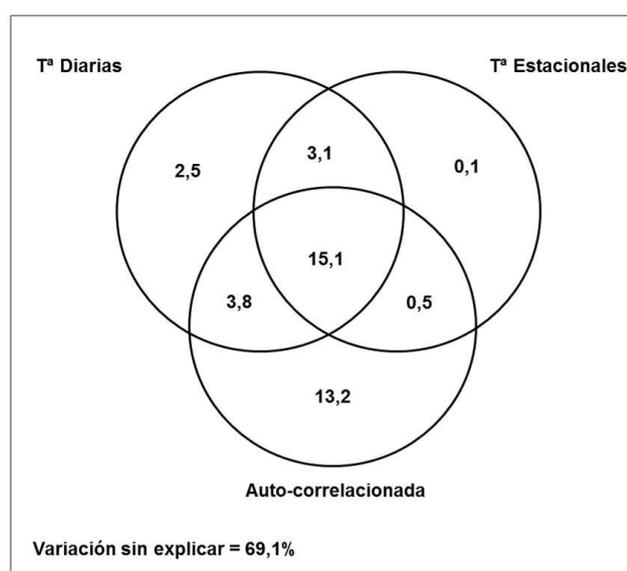


Figura 40. Diagrama de Venn representativo de la partición de la variación intra-anual de la abundancia de *C. circumscriptus*.

En este caso existe un bajo porcentaje de variación total explicada de abundancia de *C. circumscriptus* (30,9%) debido a estas tres variables (Tabla 39).

La comparación del total de variación explicada por separado por cada grupo de variables en el caso de la variación intra-anual (Tabla 39), sugiere que es la variable "Auto-correlacionada" la responsable de la mayor variación en la abundancia de esta especie con un 25,2%, seguida de la variable "T^a diarias" (17,1%) y por último de las "T^a estacionales" (11,4%), presentando una relación monotónica positiva tanto con la temperatura máxima como mínima en el caso de la "T^a diarias". La variable "Auto-correlacionada" incluida en el modelo ha sido el promedio de las capturas entre la semana -1.

Al aplicar el análisis de la partición de la variación, se observa que la variación intra-anual de la especie estuvo principalmente asociada al efecto solapado e indiferenciable de los tres grupos de variables (15,1%) en primer lugar, seguida del efecto puro de la variable "Auto-correlacionada" (13,2%), siendo éste, con diferencia, el mayor efecto puro que ha condicionado la variación intra-anual de esta especie, seguido por los efectos puros de la "T^a diarias" (2,5%) y de "T^a estacionales" (0,1%) (Fig. 40).

4.3.1.4. *CULICOIDES NEWSTEADI***Tabla 41.** Varianza explicada (R^2) por los modelos parciales de regresión ajustados con cada grupo de variables - Localidad, Año y Climáticas - y sus combinaciones, para la variación inter-anual de la abundancia de *C. newsteadi*.

Modelo	R^2	gl	F	P
Modelo Localidad	0,533	14	2,441	0,020
Modelo Año	0,031	2	0,663	0,521
Modelo Climáticas	0,156	1	7,964	0,007
Modelo Climáticas –Año	0,183	3	3,051	0,039
Modelo Climáticas – Localidad	0,537	15	2,244	0,030
Modelo Localidad –Año	0,563	16	2,256	0,029
Modelo Total	0,877	19	9,368	0,000

Tabla 42. Modelo de regresión final ajustado a la variación inter-anual de la abundancia de *C. newsteadi* ($Ln+1$) utilizando las variables predictoras - Localidad, Año y Climáticas - incluidas en los modelos parciales de regresión.

	Coeficientes no estandarizados	t	Sig.	Intervalo de confianza de 95,0% para B		
				B	Límite inferior	Límite superior
Variables predictoras	Almadenejos	0,406	0,288	0,775	-2,485	3,296
	Argamasilla del Alba	0,915	0,360	0,722	-4,305	6,135
	Belvis de la Jara	1,931	1,417	0,168	-0,865	4,728
	Bienservida	2,360	1,707	0,099	-0,478	5,198
	Buenache de Alarcón	0,283	0,179	0,859	-2,956	3,521
	Hellín	0,785	0,277	0,784	-5,019	6,589
	Las Pedroñeras	0,363	0,209	0,836	-3,207	3,934
	Navacerrada	3,031	2,022	0,053	-0,045	6,107
	Sigüenza	3,449	2,317	0,028	0,394	6,504
	Tierzo	1,510	0,716	0,480	-2,818	5,839
	Velada	3,597	2,777	0,010	0,940	6,254
	Villanueva de Alcardete	2,352	1,456	0,157	-0,962	5,665
	Villapalacios	0,292	0,183	0,856	-2,982	3,566
	Villar del Infantado	0,215	0,147	0,885	-2,789	3,218
	2007	0,447	0,683	0,501	-0,897	1,792
	2008	0,758	1,306	0,203	-0,433	1,950
	Tª Min.	-0,122	-0,312	0,757	-0,922	0,678

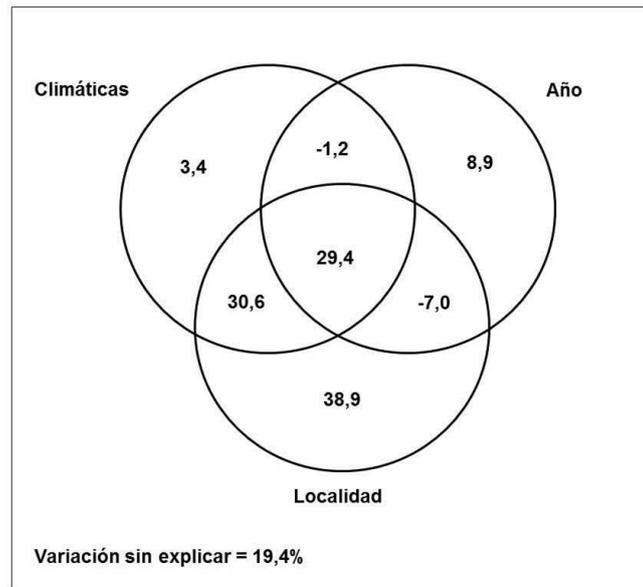


Figura 41. Diagrama de Venn representativo de la partición de la variación inter-anual de la abundancia de *C. newsteadi*.

En el caso de *C. newsteadi*, la combinación de los tres grupos de variables permitió explicar un elevado porcentaje de la variación total, hasta un 80,6% (Tabla 41).

La comparación del total de variación explicada por separado por cada grupo de variables en el caso de la variación inter-anual (Tabla 41), sugiere que es la variable "Localidad" la responsable de la mayor variación en la abundancia de esta especie con un 53,3%, seguida de las variables "Climáticas" (15,6%) y por último de la variable "Año" (3,1%). La especie además muestra una relación monotónica negativa con la temperatura mínima.

Al aplicar el análisis de la partición de la variación, se observa que la variación inter-anual de esta especie estuvo del mismo modo principalmente asociada al efecto puro de la variable "Localidad" (38,9%) en primer lugar, seguido del efecto solapado e indiferenciable de la "Localidad" y las variables "Climáticas" (30,6%) y del efecto solapado de los tres grupos de variables (29,4%), mostrando el resto de efectos puros e intersecciones unos valores notablemente menores (Fig. 41).

En la Fig. 41 se puede observar la existencia de dos intersecciones con signo negativo en el grupo "Localidad-Año" y "Climáticas-Año". En este caso es la variable "Año" la que presenta ambas intersecciones negativas, los que sugieren el carácter supresivo de la misma. Esta variable no estaría correlacionada por sí misma con la variación inter-anual de *C. newsteadi* (como lo sugiere el bajo valor de R^2 en el modelo de regresión ajustado solo con esta variable), pero vería aumentado su valor predictivo por las variables "Climáticas" y "Localidad".

Tabla 43. Varianza explicada (R^2) por los modelos parciales de regresión ajustados con cada grupo de variables - Auto-correlacionada, T^a diarias y T^a estacionales - y sus combinaciones, para la variación intra-anual de la abundancia de *C. newsteadi*.

Modelo	R^2	gl	F	P
Modelo Auto-correlacionada	0,203	1	221,998	0,000
Modelo T^a diarias	0,103	4	24,931	0,000
Modelo T^a estacionales	0,092	2	43,974	0,000
Modelo Auto-correlacionada – T^a estacionales	0,227	3	84,959	0,000
Modelo Auto-correlacionada – T^a diarias	0,241	5	55,052	0,000
Modelo T^a diarias – T^a estacionales	0,118	5	23,139	0,000
Modelo Total	0,242	6	46,073	0,000

Tabla 44. Modelo de regresión final ajustado a la variación intra-anual de la abundancia de *C. newsteadi* ($Ln+1$) utilizando las variables predictoras - Auto-correlacionada, T^a diarias y T^a estacionales - incluidas en los modelos parciales de regresión.

		Coeficientes no estandarizados		t	Sig.	Intervalo de confianza de 95,0% para B	
		B				Límite inferior	Límite superior
Variables predictoras	T^a Max.	0,006	0,806	0,421	-0,009	0,021	
	T^a Min. posit.	0,172	3,704	0,000	0,081	0,263	
	$[T^a$ Min. posit.] ²	-0,003	-3,444	0,001	-0,004	-0,001	
	T^a Med. MM3	0,011	1,436	0,151	-0,004	0,026	
	Grad. T^a Med.	0,016	1,669	0,095	-0,003	0,035	
	LN_ <i>C.newsteadi</i> ¹²	0,384	11,914	0,000	0,321	0,447	

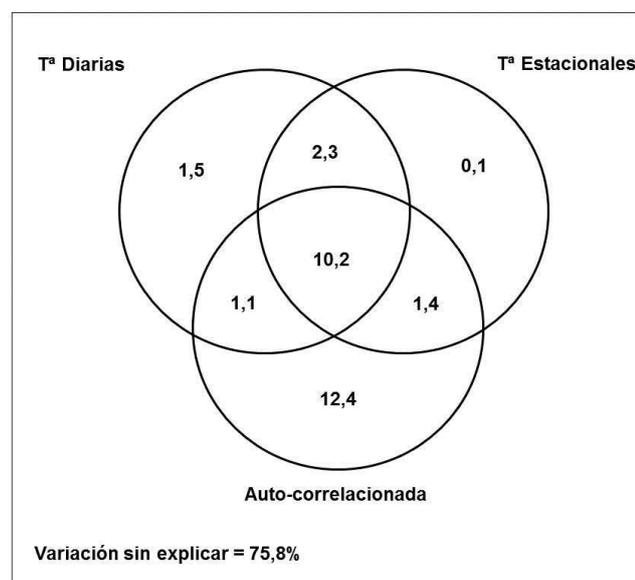


Figura 42. Diagrama de Venn representativo de la partición de la variación intra-anual de la abundancia de *C. newsteadi*.

En este caso existe un bajo porcentaje de variación total explicada de abundancia de *C. newsteadi* (24,2%) debido a estas tres variables (Tabla 43).

La comparación del total de variación explicada por separado por cada grupo de variables en el caso de la variación intra-anual (Tabla 43), sugiere que es la variable "Auto-correlacionada" la responsable de la mayor variación en la abundancia de esta especie con un 20,3%, seguida de la variable "T^a diarias" (10,3%) y "T^a estacionales" (9,2%).

Al aplicar el análisis de la partición de la variación se observa que la variación intra-anual de esta especie estuvo de igual modo principalmente asociada al efecto puro de la variable "Auto-correlacionada" con un 12,4%, seguida del efecto solapado de los tres grupos de variables (10,2%), mostrando el resto de efectos puros e intersecciones unos valores notablemente menores (Fig. 42).

4.3.1.5. *CULICOIDES PULICARIS***Tabla 45.** Varianza explicada (R^2) por los modelos parciales de regresión ajustados con cada grupo de variables - Localidad, Año y Climáticas - y sus combinaciones, para la variación inter-anual de la abundancia de *C. pulicaris*.

Modelo	R^2	gl	F	P
Modelo Localidad	0,555	14	2,678	0,012
Modelo Año	0,282	2	8,241	0,001
Modelo Climáticas	0,365	3	7,870	0,000
Modelo Climáticas –Año	0,584	5	10,953	0,000
Modelo Climáticas –Localidad	0,613	17	2,517	0,016
Modelo Localidad –Año	0,837	16	9,007	0,000
Modelo Total	0,852	19	7,561	0,000

Tabla 46. Modelo de regresión final ajustado a la variación inter-anual de la abundancia de *C. pulicaris* ($Ln+1$) utilizando las variables predictoras - Localidad, Año y Climáticas - incluidas en los modelos parciales de regresión.

		Coeficientes no estandarizados	t	Sig.	Intervalo de confianza de 95,0% para B	
		B			Límite inferior	Límite superior
Variables predictoras	Almadenejos	0,814	0,406	0,688	-3,311	4,939
	Argamasilla del Alba	-1,971	-0,947	0,353	-6,259	2,317
	Belvis de la Jara	3,698	3,110	0,005	1,249	6,147
	Bienservida	2,038	1,933	0,065	-0,133	4,208
	Buenache de Alarcón	0,534	0,370	0,715	-2,440	3,507
	Hellín	-2,768	-1,172	0,252	-7,633	2,097
	Las Pedroñeras	-1,282	-0,813	0,424	-4,528	1,964
	Navacerrada	2,469	2,217	0,036	0,175	4,763
	Sigüenza	3,481	3,063	0,005	1,140	5,821
	Tierzo	5,429	3,475	0,002	2,212	8,647
	Velada	2,985	3,173	0,004	1,048	4,922
	Villanueva de Alcardete	2,889	2,320	0,029	0,324	5,453
	Villapalacios	0,527	0,370	0,715	-2,407	3,461
	Villar del Infantado	0,675	0,459	0,650	-2,355	3,705
	2007	3,165	6,327	0,000	2,134	4,195
	2008	0,976	1,998	0,057	-0,030	1,982
	Tª Max.	1,636	0,861	0,397	-2,277	5,549
	[Tª Max.] ²	-0,037	-0,905	0,374	-0,121	0,047
	Tª Min.	0,276	0,809	0,426	-0,427	0,980

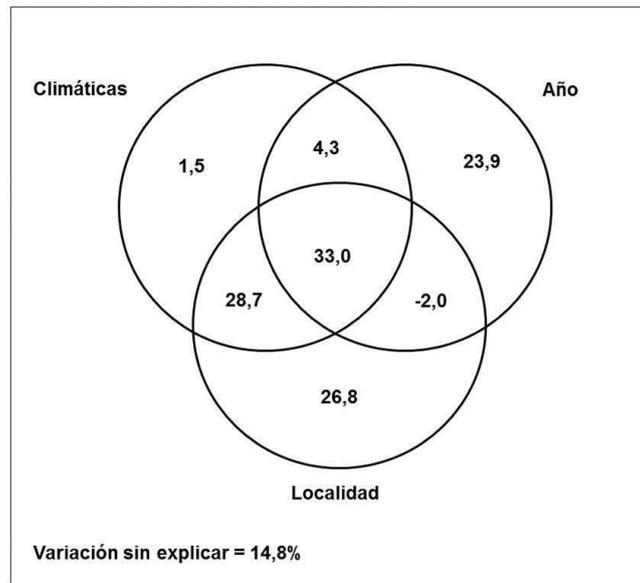


Figura 43. Diagrama de Venn representativo de la partición de la variación inter-anual de la abundancia de *C. pulicaris*.

En el caso de *C. pulicaris*, la combinación de los tres grupos de variables permitió explicar un elevado porcentaje de la variación total, hasta un 85,2% (Tabla 45).

La comparación del total de variación explicada por separado por cada grupo de variables en el caso de la variación inter-anual (Tabla 45), sugiere que es la variable "Localidad" la responsable de la mayor variación en la abundancia de esta especie con un 55,5%, seguida de las variables "Climáticas" (36,5%) y por último de la variable "Año" (28,2%). El díptero muestra una relación monótonica positiva con la temperatura mínima y una relación no monótonica con la máxima.

Sin embargo, al aplicar el análisis de la partición de la variación se observa que la variación inter-anual de esta especie estuvo principalmente asociada al efecto solapado e indiferenciable de los tres grupos de variables (33,0%) en primer lugar, al efecto solapado e indiferenciable de la variable "Localidad" y las variables "Climáticas" (28,7%) en segundo lugar y al efecto puro de la variable "Localidad" (26,8%), siendo éste el mayor efecto puro que ha condicionado la variación inter-anual, seguido por los efectos puros del "Año" (23,9%) y, muy de lejos, por el de las variables "Climáticas" (1,5%) (Fig. 43).

En la Fig. 43 se puede observar, además, la existencia de una intersección con signo negativo en el grupo "Localidad-Año", por lo que también existiría un efecto supresivo entre ambas variables.

Tabla 47. Varianza explicada (R^2) por los modelos parciales de regresión ajustados con cada grupo de variables - Auto-correlacionada, T^a diarias y T^a estacionales - y sus combinaciones, para la variación intra-anual de la abundancia de *C. pulicaris*.

Modelo	R^2	gl	F	P
Modelo Auto-correlacionada	0,094	1	58,702	0,000
Modelo T^a diarias	0,057	3	11,333	0,000
Modelo T^a estacionales	0,061	2	18,336	0,000
Modelo Auto-correlacionada – T^a estacionales	0,119	3	25,271	0,000
Modelo Auto-correlacionada – T^a diarias	0,124	4	19,743	0,000
Modelo T^a diarias – T^a estacionales	0,073	5	8,789	0,000
Modelo Total	0,132	6	14,143	0,000

Tabla 48. Modelo de regresión final ajustado a la variación intra-anual de la abundancia de *C. pulicaris* ($Ln+1$) utilizando las variables predictoras - Auto-correlacionada, T^a diarias y T^a estacionales - incluidas en los modelos parciales de regresión.

		Coeficientes no estandarizados	t	Sig.	Intervalo de confianza de 95,0% para B	
		B			Límite inferior	Límite superior
Variables predictoras	T^a Max.	0,022	2,089	0,037	0,001	0,044
	T^a Min. posit.	0,098	1,708	0,088	-0,015	0,211
	$[T^a$ Min. posit.] ²	-0,002	-2,066	0,039	-0,004	0,000
	T^a Med. MM3	0,007	0,714	0,475	-0,012	0,026
	Grad. T^a Med.	0,026	2,131	0,033	0,002	0,049
	LN_ <i>C.pulicaris</i> 1234	0,244	6,164	0,000	0,167	0,322

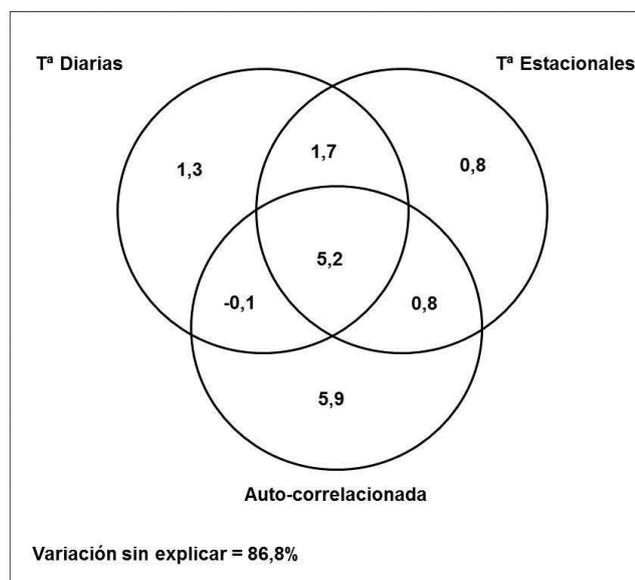


Figura 44. Diagrama de Venn representativo de la partición de la variación intra-anual de la abundancia de *C. pulicaris*.

En este caso existe un bajo porcentaje de variación total explicada de abundancia de *C. pulicaris* (13,2%) debido a estas tres variables (Tabla 47).

La comparación del total de variación explicada por separado por cada grupo de variables en el caso de la variación intra-anual (Tabla 47), apunta que es la variable "Auto-correlacionada" la responsable de la mayor variación en la abundancia de esta especie con un 9,4%, seguida de la variable "T^a estacionales" (6,1%) y "T^a diarias" (5,7%), en cuyo caso la especie presenta una relación monotónica con la temperatura máxima y no monotónica con la mínima. La variable "Auto-correlacionada" incluida en el modelo ha sido el promedio de las capturas entre las semanas -1, -2, -3 y -4.

Al aplicar el análisis de la partición de la variación se observa que la variación intra-anual de esta especie estuvo del mismo modo principalmente asociada al efecto puro de la variable "Auto-correlacionada" (5,9%), seguida del efecto solapado e indiferenciable de los tres grupos de variables (5,2%) (Fig. 44).

En la Fig. 44 se puede observar también la existencia de una intersección con signo negativo en el grupo "Auto-correlacionada-T^a diarias", por lo que también existiría un efecto supresivo entre ambos grupos de variables.

4.3.1.6. *CULICOIDES PUNCTATUS***Tabla 49.** Varianza explicada (R^2) por los modelos parciales de regresión ajustados con cada grupo de variables - Localidad, Año y Climáticas - y sus combinaciones, para la variación inter-anual de la abundancia de *C. punctatus*.

Modelo	R^2	gl	F	P
Modelo Localidad	0,693	14	4,838	0,000
Modelo Año	0,131	2	3,178	0,052
Modelo Climáticas	0,290	1	17,579	0,000
Modelo Climáticas –Año	0,379	3	8,324	0,000
Modelo Climáticas –Localidad	0,702	15	4,561	0,000
Modelo Localidad –Año	0,824	16	8,220	0,000
Modelo Total	0,829	17	7,725	0,000

Tabla 50. Modelo de regresión final ajustado a la variación inter-anual de la abundancia de *C. punctatus* ($Ln+1$) utilizando las variables predictoras - Localidad, Año y Climáticas - incluidas en los modelos parciales de regresión.

	Coeficientes no estandarizados	t	Sig.	Intervalo de confianza de 95,0% para B		
				B	Límite inferior	Límite superior
Variables predictoras	Almadenejos	-1,236	-1,388	0,176	-3,063	0,591
	Argamasilla del Alba	-2,253	-1,401	0,173	-5,553	1,047
	Belvis de la Jara	1,389	1,612	0,119	-0,379	3,157
	Bienservida	-1,957	-2,238	0,034	-3,751	-0,163
	Buenache de Alarcón	-0,459	-0,460	0,649	-2,506	1,588
	Hellín	-4,122	-2,305	0,029	-7,791	-0,452
	Las Pedroñeras	-2,147	-1,952	0,061	-4,404	0,110
	Navacerrada	-0,185	-0,195	0,847	-2,129	1,760
	Sigüenza	1,874	1,991	0,057	-0,057	3,805
	Tierzo	1,686	1,264	0,217	-1,051	4,422
	Velada	0,827	1,011	0,321	-0,852	2,507
	Villanueva de Alcardete	2,500	2,449	0,021	0,405	4,595
	Villapalacios	-1,788	-1,772	0,088	-3,858	0,282
	Villar del Infantado	-0,335	-0,362	0,720	-2,234	1,564
	2007	1,477	3,567	0,001	0,628	2,327
	2008	-0,107	-0,292	0,772	-0,861	0,646
	Tª Min.	0,144	0,584	0,564	-0,362	0,650

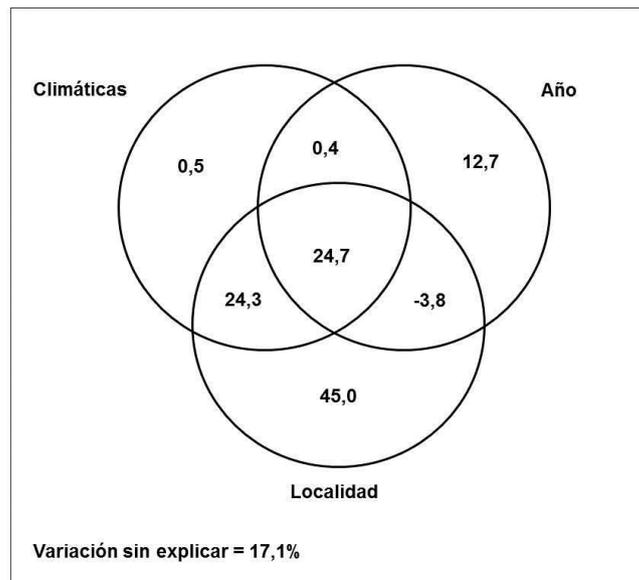


Figura 45. Diagrama de Venn representativo de la partición de la variación inter-anual de la abundancia de *C. punctatus*.

En el caso de esta especie, la combinación de los tres grupos de variables permitió explicar un elevado porcentaje de la variación total, hasta un 82,9% (Tabla 49).

La comparación del total de variación explicada por separado por cada grupo de variables en el caso de la variación inter-anual (Tabla 49), sugiere que es la variable "Localidad" la responsable de la mayor variación en la abundancia de esta especie con un 69,3%, seguida de las variables "Climáticas" (29,0%) y por último de la variable "Año" (13,1%). La especie además presenta una relación monotonía positiva con la temperatura mínima.

Al aplicar el análisis de la partición de la variación, se observa que la variación inter-anual de esta especie estuvo de igual modo principalmente asociada al efecto puro de la variable "Localidad" (45,0%), seguido del efecto solapado e indiferenciable de los tres grupos de variables (24,7%) y del efecto solapado e indiferenciable la variable "Localidad" y las variables "Climáticas" (24,3%) (Fig. 45).

En la Fig. 45 se puede observar la existencia de una intersección con signo negativo en el grupo "Localidad-Año", por lo que existiría un efecto supresivo entre ambas variables.

Tabla 51. Varianza explicada (R^2) por los modelos parciales de regresión ajustados con cada grupo de variables - Auto-correlacionada, T^a diarias y T^a estacionales - y sus combinaciones, para la variación intra-anual de la abundancia de *C. punctatus*.

Modelo	R^2	gl	F	P
Modelo Auto-correlacionada	0,363	1	635,535	0,000
Modelo T ^a diarias	0,142	3	61,498	0,000
Modelo T ^a estacionales	0,141	2	91,490	0,000
Modelo Auto-correlacionada –T ^a estacionales	0,381	3	228,583	0,000
Modelo Auto-correlacionada –T ^a diarias	0,383	4	172,666	0,000
Modelo T ^a diarias –T ^a estacionales	0,163	5	43,386	0,000
Modelo Total	0,387	6	116,889	0,000

Tabla 52. Modelo de regresión final ajustado a la variación intra-anual de la abundancia de *C. punctatus* ($Ln+1$) utilizando las variables predictoras - Auto-correlacionada, T^a diarias y T^a estacionales - incluidas en los modelos parciales de regresión.

		Coeficientes no estandarizados		t	Sig.	Intervalo de confianza de 95,0% para B	
		B				Límite inferior	Límite superior
Variables predictoras	[T ^a Max.] ²	0,011		1,725	0,085	-0,002	0,024
	T ^a Min. posit.	0,015		1,842	0,066	-0,001	0,030
	[T ^a Min. posit.] ²	1,513 10 ⁻⁵		1,096	0,273	2,513 10 ⁻⁷	5,130 10 ⁻⁴
	T ^a Med. MM3	0,102		2,528	0,012	0,023	0,182
	Grad. T ^a Med.	-0,002		-2,229	0,026	-0,003	0,000
	LN_ <i>C.punctatus</i> 12	0,529		20,138	0,000	0,478	0,581

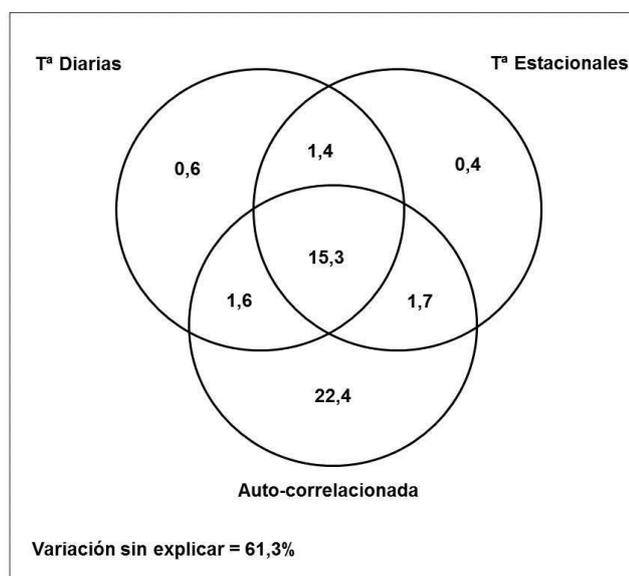


Figura 46. Diagrama de Venn representativo de la partición de la variación intra-anual de la abundancia de *C. punctatus*.

En este caso existe un bajo porcentaje de variación total explicada de abundancia de *C. punctatus* (38,7%) debido a estas tres variables (Tabla 51).

La comparación del total de variación explicada por separado por cada grupo de variables en el caso de la variación intra-anual (Tabla 51), sugiere que es la variable "Auto-correlacionada" la responsable de la mayor variación en la abundancia de esta especie con un 36,3%, seguida de la variable "T^a diarias" (14,2%) y "T^a estacionales" (14,1%). En relación "T^a diarias", la especie muestra una relación monotónica positiva tanto con la temperatura máxima como con la mínima, mientras que la variable "Auto-correlacionada" incluida en el modelo ha sido concretamente el promedio de las capturas entre las semanas -1 y -2.

Al aplicar el análisis de la partición de la variación, se observa que la variación intra-anual de esta especie también estuvo principalmente asociada en primer lugar al efecto puro de la variable "Auto-correlacionada" con un 22,4%, seguida del efecto solapado e indiferenciable de los tres grupos de variables (15,3%), mostrando el resto de efectos puros e intersecciones valores ligeramente menores (Fig. 46).

4.3.1.7. *CULICOIDES NUBECULOSUS***Tabla 53.** Varianza explicada (R^2) por los modelos parciales de regresión ajustados con cada grupo de variables - Localidad, Año y Climáticas - y sus combinaciones, para la variación inter-anual de la abundancia de *C. nubeculosus*.

Modelo	R^2	gl	F	P
Modelo Localidad	0,533	14	2,441	0,020
Modelo Año	0,031	2	0,663	0,521
Modelo Climáticas	0,156	1	7,964	0,007
Modelo Climáticas –Año	0,183	3	3,051	0,039
Modelo Climáticas –Localidad	0,537	15	2,244	0,030
Modelo Localidad –Año	0,563	16	2,256	0,029
Modelo Total	0,877	19	9,368	0,000

Tabla 54. Modelo de regresión final ajustado a la variación inter-anual de la abundancia de *C. nubeculosus* (L_{n+1}) utilizando las variables predictoras - Localidad, Año y Climáticas - incluidas en los modelos parciales de regresión.

	Coeficientes no estandarizados	t	Sig.	Intervalo de confianza de 95,0% para B		
				B	Límite inferior	Límite superior
Variables predictoras	Almadenejos	0,406	0,288	0,775	-2,485	3,296
	Argamasilla del Alba	0,915	0,360	0,722	-4,305	6,135
	Belvis de la Jara	1,931	1,417	0,168	-0,865	4,728
	Bienservida	2,360	1,707	0,099	-0,478	5,198
	Buenache de Alarcón	0,283	0,179	0,859	-2,956	3,521
	Hellín	0,785	0,277	0,784	-5,019	6,589
	Las Pedroñeras	0,363	0,209	0,836	-3,207	3,934
	Navacerrada	3,031	2,022	0,053	-0,045	6,107
	Sigüenza	3,449	2,317	0,028	0,394	6,504
	Tierzo	1,510	0,716	0,480	-2,818	5,839
	Velada	3,597	2,777	0,010	0,940	6,254
	Villanueva de Alcardete	2,352	1,456	0,157	-0,962	5,665
	Villapalacios	0,292	0,183	0,856	-2,982	3,566
	Villar del Infantado	0,215	0,147	0,885	-2,789	3,218
	2007	0,447	0,683	0,501	-0,897	1,792
	2008	0,758	1,306	0,203	-0,433	1,950
Tª Min.	-0,122	-0,312	0,757	-0,922	0,678	

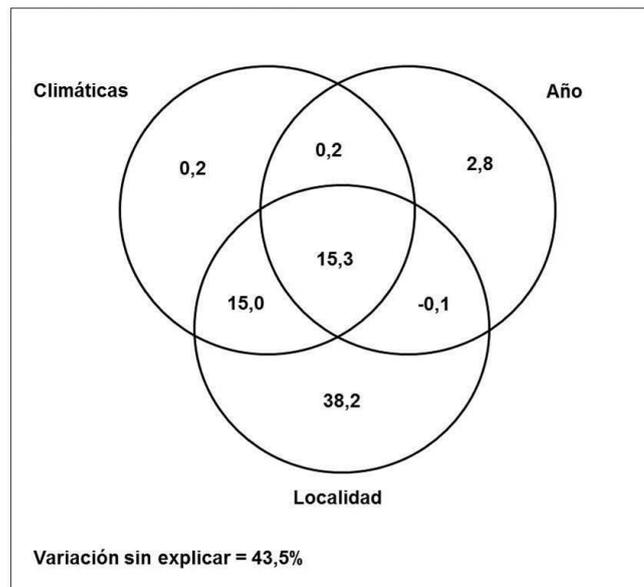


Figura 47. Diagrama de Venn representativo de la partición de la variación inter-anual de la abundancia de *C. nubeculosus*.

En el caso de *C. nubeculosus*, la combinación de los tres grupos de variables permitió explicar un moderado porcentaje de la variación total, hasta un 56,5% (Tabla 53).

La comparación del total de variación explicada por separado por cada grupo de variables en el caso de la variación inter-anual (Tabla 53), sugiere que es la variable "Localidad" la responsable de la mayor variación en la abundancia de esta especie con un 53,3%, seguida de las variables "Climáticas" (15,6%) y por último de la variable "Año" (3,1%). La especie presenta una relación monotónica negativa con la temperatura mínima.

Al aplicar el análisis de la partición de la variación, se observa que la variación inter-anual de esta especie estuvo también principalmente asociada en primer lugar al efecto puro de la variable "Localidad" (38,2%), seguida del efecto solapado e indiferenciable de los tres grupos de variables (15,3%) y del efecto solapado e indiferenciable de la variable "Localidad" y las variables "Climáticas" (15,0%). El resto de efectos puros e intersecciones cuentan con valores claramente menores (Fig. 47).

En la Fig. 47 se puede observar, además, la existencia de una intersección con signo negativo en el grupo "Localidad-Año", por lo que existe un efecto supresivo entre ambas.

Tabla 55. Varianza explicada (R^2) por los modelos parciales de regresión ajustados con cada grupo de variables - Auto-correlacionada, T^a diarias y T^a estacionales - y sus combinaciones, para la variación intra-anual de la abundancia de *C. nubeculosus*.

Modelo	R^2	gl	F	P
Modelo Auto-correlacionada	0,171	1	43,122	0,000
Modelo T^a diarias	0,155	2	19,103	0,000
Modelo T^a estacionales	0,089	2	10,183	0,000
Modelo Auto-correlacionada – T^a estacionales	0,207	3	18,024	0,000
Modelo Auto-correlacionada – T^a diarias	0,246	3	22,511	0,000
Modelo T^a diarias – T^a estacionales	0,170	4	10,552	0,000
Modelo Total	0,251	5	13,754	0,000

Tabla 56. Modelo de regresión final ajustado a la variación intra-anual de la abundancia de *C. nubeculosus* ($Ln+1$) utilizando las variables predictoras - Auto-correlacionada, T^a diarias y T^a estacionales - incluidas en los modelos parciales de regresión.

		Coefficientes no estandarizados	t	Sig.	Intervalo de confianza de 95,0% para B	
		B			Límite inferior	Límite superior
Variables predictoras	$[T^a \text{ Max.}]^2$	$1,160 \cdot 10^{-4}$	2,071	0,040	$2,260 \cdot 10^{-5}$	0,001
	$[T^a \text{ Min. posit.}]^2$	$2,201 \cdot 10^{-4}$	1,333	0,184	0,000	0,001
	$T^a \text{ Med. MM3}$	0,008	0,604	0,546	-0,018	0,033
	Grad $T^a \text{ Med.}$	-0,017	-1,158	0,248	-0,046	0,012
	LN_ <i>C. nubeculosus</i> 1	0,306	4,714	0,000	0,178	0,434

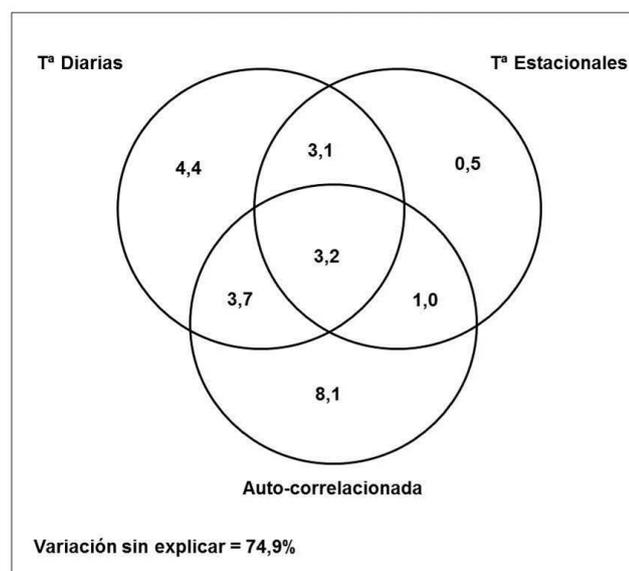


Figura 48. Diagrama de Venn representativo de la partición de la variación intra-anual de la abundancia de *C. nubeculosus*.

En este caso existe un bajo porcentaje de variación total explicada de abundancia de *C. nubeculosus* (25,1%) debido a estas tres variables (Tabla 55).

La comparación del total de variación explicada por separado por cada grupo de variables en el caso de la variación intra-anual (Tabla 55), sugiere que es la variable "Auto-correlacionada" la responsable de la mayor variación en la abundancia de esta especie con un 17,1%, seguida de la variable "T^a diarias" (15,5%) y por último de la "T^a estacionales" (8,9%). En este caso, la especie presenta una relación monotónica positiva con la temperatura máxima y con la mínima, mientras que la variable "Auto-correlacionada" incluida en el modelo ha sido concretamente el promedio de las capturas en la semana -1.

Al aplicar el análisis de la partición de la variación, se observa que la variación intra-anual de la especie estuvo asimismo principalmente asociada en primer lugar al efecto puro de la variable "Auto-correlacionada" (8,1%), seguida del efecto puro de la variable "T^a diarias" (4,4%) y del efecto solapado e indiferenciable de la variable "Auto-correlacionada" y la variable "T^a diarias" (3,7%) (Fig. 48).

4.3.1.8. *CULICOIDES PARROTI***Tabla 57.** Varianza explicada (R^2) por los modelos parciales de regresión ajustados con cada grupo de variables - Localidad, Año y Climáticas - y sus combinaciones, para la variación inter-anual de la abundancia de *C. parroti*.

Modelo	R^2	gl	F	P
Modelo Localidad	0,573	14	2,872	0,007
Modelo Año	0,005	2	0,101	0,904
Modelo Climáticas	0,132	1	6,551	0,014
Modelo Climáticas –Año	0,146	3	2,336	0,088
Modelo Climáticas –Localidad	0,584	15	2,713	0,010
Modelo Localidad –Año	0,577	16	2,392	0,021
Modelo Total	0,584	17	2,234	0,030

Tabla 58. Modelo de regresión final ajustado a la variación inter-anual de la abundancia de *C. parroti* ($Ln+1$) utilizando las variables predictoras - Localidad, Año y Climáticas - incluidas en los modelos parciales de regresión.

		Coeficientes no estandarizados	t	Sig.	Intervalo de confianza de 95,0% para B	
		B			Límite inferior	Límite superior
Variables predictoras	Almadenejos	0,700	0,835	0,411	-1,020	2,419
	Argamasilla del Alba	-0,877	-0,579	0,567	-3,982	2,228
	Belvis de la Jara	0,982	1,211	0,236	-0,681	2,646
	Bienservida	1,303	1,584	0,125	-0,385	2,991
	Buenache de Alarcón	-0,362	-0,386	0,702	-2,289	1,564
	Hellín	-1,007	-0,598	0,555	-4,460	2,446
	Las Pedroñeras	-0,466	-0,450	0,656	-2,590	1,658
	Navacerrada	1,427	1,600	0,121	-0,403	3,257
	Sigüenza	3,405	3,845	0,001	1,588	5,222
	Tierzo	1,591	1,268	0,216	-0,983	4,166
	Velada	0,736	0,955	0,348	-0,845	2,316
	Villanueva de Alcardete	-0,388	-0,403	0,690	-2,359	1,584
	Villapalacios	0,162	0,171	0,866	-1,786	2,110
	Villar del Infantado	-0,044	-0,051	0,960	-1,831	1,743
	2007	-0,067	-0,173	0,864	-0,867	0,732
	2008	-0,054	-0,155	0,878	-0,762	0,655
Tª Min.	0,156	0,673	0,507	-0,320	0,632	

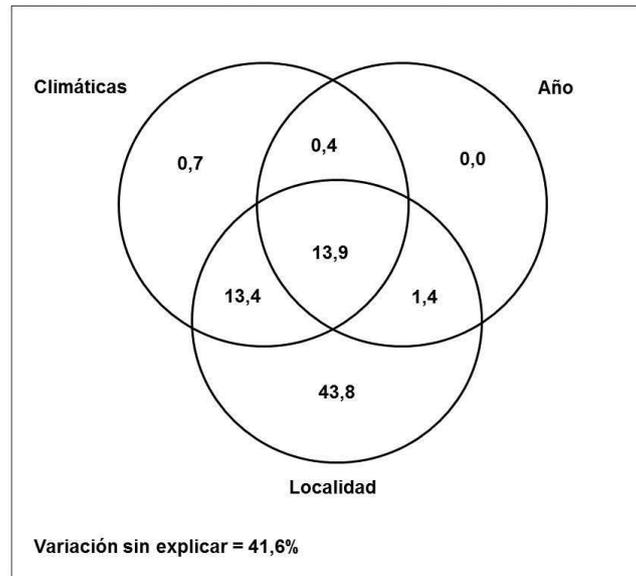


Figura 49. Diagrama de Venn representativo de la partición de la variación inter-anual de la abundancia de *C. parroti*.

En el caso de *C. parroti*, la combinación de los tres grupos de variables permitió explicar un moderado porcentaje de la variación total, hasta un 58,4% (Tabla 57).

La comparación del total de variación explicada por separado por cada grupo de variables en el caso de la variación inter-anual (Tabla 57), sugiere que es la variable "Localidad" la responsable de la mayor variación en la abundancia de esta especie con un 57,3%, seguida muy de lejos por las variables "Climáticas" (13,2%) y por último de la variable "Año" (0,5%). Este díptero presenta una relación monotonica positiva con la temperatura mínima.

Al aplicar el análisis de la partición de la variación, se observa que la variación inter-anual de esta especie estuvo también principalmente asociada en primer lugar al efecto puro de la variable "Localidad" (43,8%), seguida del efecto solapado e indiferenciable de los tres grupos de variables (13,9%) y del efecto solapado e indiferenciable de la variable "Localidad" y las variables "Climáticas" (13,4%). El resto de efectos puros e intersecciones cuentan con valores claramente menores (Fig. 49).

Para la realización de los análisis estadísticos del apartado intra-anual se eliminaron los datos correspondientes a los meses con menos capturas y también fueron desestimados los datos pertenecientes a las localidades en las se capturaron menos de 50 ejemplares al año. La exigüidad de estos datos para la especie *C. parroti* no hizo posible realizar el análisis de regresión correspondiente en este caso.

4.3.1.9. COMPARATIVA DE LA PARTICIÓN DE LA VARIACIÓN ENTRE ESPECIES

Tabla 59. Tabla resumen de la variación inter-anual entre especies, donde (EPClim) Efecto puro Climáticas, (EPLoc) Efecto puro Localidad, (EPAño) Efecto puro Año, (Int-Clim-Loc) Intersección Climáticas + Localidad, (Int-Clim-Año) Intersección Climáticas + Año, (Int-Loc-Año) Intersección Localidad + Año y (Int-Clim-Loc-Año) Intersección Climáticas + Localidad + Año.

	LN_C.imi	LN_C.obs	LN_C.cir	LN_C.new	LN_C.pul	LN_C.pun	LN_C.nub	LN_C.par
EPClim	1,4	6,6	2,0	3,4	1,5	0,5	0,2	0,7
EPLoc	38,3	46,5	37,2	38,9	26,8	45,0	38,2	43,8
EPAño	3,1	14,6	3,9	8,9	23,9	12,7	2,8	0,0
Int-Clim-Loc	45,2	4,6	38,7	30,6	28,7	24,3	15,0	13,4
Int-Clim-Año	-0,3	-5,6	-1,1	-1,2	4,3	0,4	0,2	0,4
Int-Loc-Año	-1,2	-7,8	4,1	-7,0	-2,0	-3,8	-0,1	1,4
Int-Clim-Loc-Año	44,9	-1,0	37,6	29,4	33,0	24,7	15,3	13,9
Total	87,7	66,7	80,7	80,6	85,2	82,9	56,5	58,4
Variación sin explicar	12,3	33,3	19,3	19,4	14,8	17,1	43,5	41,6

Tabla 60. Tabla resumen de la variación intra-anual entre especies, donde (EPAuto) Efecto puro Auto-correlacionada, (EPT.dia) Efecto puro T^a diarias, (EPT.est) Efecto puro T^a estacionales, (Int-Auto-T.dia) Intersección Auto-correlacionada + T^a diarias, (Int-Auto-T.est) Intersección Auto-correlacionada + T^a estacionales, (Int-T.dia-T.est) Intersección T^a diarias + T^a estacionales y (Int-Auto-T.dia-T.est) Intersección Auto-correlacionada + T^a diarias + T^a estacionales.

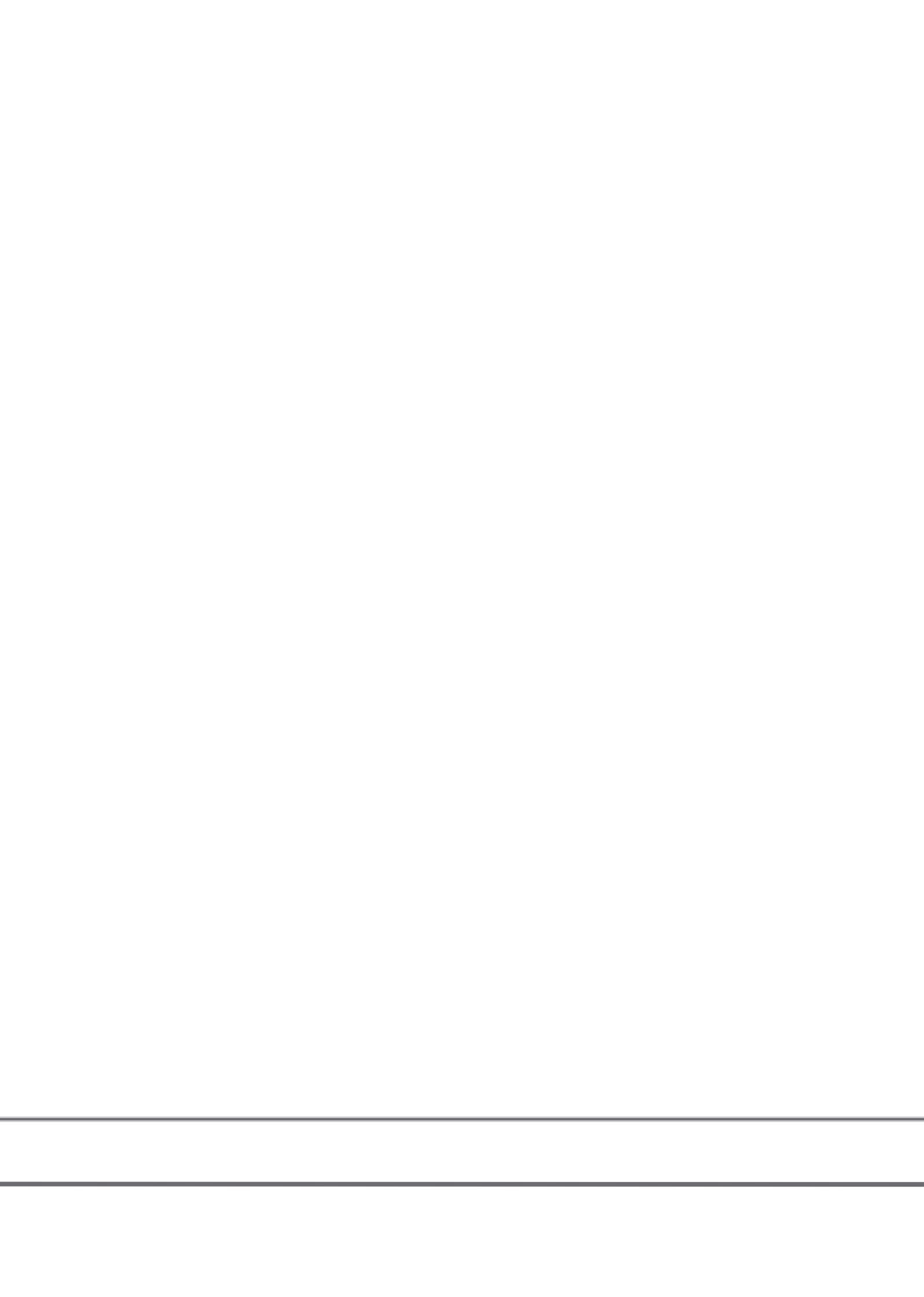
	LN_C.imi	LN_C.obs	LN_C.cir	LN_C.new	LN_C.pul	LN_C.pun	LN_C.nub
EPAuto	10,5	11,9	13,2	12,4	5,9	22,4	8,1
EPT.dia	3,2	1,4	2,5	1,5	1,3	0,6	4,4
EPT.est	0,8	0,8	0,1	0,1	0,8	0,4	0,5
Int-Auto-T.dia	25,4	1,1	3,8	1,1	-0,1	1,6	3,7
Int-Auto-T.est	7,2	2,1	0,5	1,4	0,8	1,7	1,0
Int-T.dia-T.est	3,7	0,7	3,1	2,3	1,7	1,4	3,1
Int-Auto-T.dia-T.est	25,1	8,4	15,1	10,2	5,2	15,3	3,2
Total	39,6	22,5	30,9	24,2	13,2	38,7	25,1
Variación sin explicar	60,4	77,5	69,1	75,8	86,8	61,3	74,9

De forma general, la comparativa muestra como la variación explicada es notablemente mayor para todas las especies en el modelo inter-anual, alcanzando en algunas como *C. imicola* y *C. pulicaris* un porcentaje de explicación cercano al 90%. Las especies con porcentajes de explicación más bajos en este modelo siempre están por encima del 50% (Tabla 59), mientras que en el modelo intra-anual ninguna especie supera este umbral explicativo e incluso alguna como *C. pulicaris* no llega a rebasar el 15% (Tabla 60).

En la Tabla 59 se observa cómo es el componente espacial o "Localidad" el que más determina la variación para todas las especies, siendo ésta mucho más importante que la propia variación inter-anual

explicada por el "Año" y las variaciones "Climáticas". Además, siempre que existe un efecto supresor entre variables se encuentra presente la variable "Año", lo que afecta siempre en alguna combinación a todas las especies, excepto *C. parroti*.

Por su parte, en la Tabla 60 destaca por su mayor poder de explicación para todas las especies la variable la "Auto-correlacionada", seguida de las "Tª diarias" y por último de las "Tª estacionales". En este caso tan solo existe un efecto supresor puntual en la intersección "Auto-correlacionada" + "Tª diarias" para la especie *C. pulicaris*.



5. DISCUSIÓN



5.1. CAPÍTULO I

5.1.1. COMPOSICIÓN DE LA COMUNIDAD DE *CULICOIDES* DE CLM

Durán (2012) obtiene un total de ocho especies y cinco complejos específicos en su estudio realizado entre 2009-2010 en CLM en zonas no ganaderas, si bien no captura dos de las especies más relevantes en la transmisión de patógenos al ganado como son *C. obsoletus* y *C. imicola*, las cuales sí habían sido señaladas con anterioridad en la comunidad autónoma. Por tanto, el presente trabajo aporta desde un punto de vista faunístico 10 nuevas citas para CLM, aumentando con ello hasta 25 el número de especies/complejos específicos totales que se ha citado en la bibliografía hasta la fecha.

A este respecto, son pocas las CC. AA. que han estudiado la diversidad de estos dípteros dentro de sus límites territoriales. De entre los estudios con un mayor número de especies catalogadas por región se encuentran el de Talavera et al. (2011), que cifran en 53 el número de especies presentes en Cataluña, y el de González et al. (2013a), que enumeran 52 especies para el País Vasco. Extremadura es otra de las comunidades donde estos ceratopogónidos han sido bien estudiados durante décadas, citándose actualmente 27 especies (Sánchez Murillo et al. 2013). Por su parte, durante el periodo 2005-2010 se identificaron 19 taxones en Aragón (Estrada et al. 2013).

La mayoría de las especies capturadas durante el presente estudio presentan unos hábitos alimenticios o bien ornitófilos, o bien poco conocidos debido a la ausencia de trabajos previos realizados en este sentido. *Culicoides univitattus* y *C. festivipennis* son ejemplos de especies marcadamente ornitófilas. Kitaoka & Morii (1963) observaron en Japón que esta última se alimentaba mayoritariamente de aves de corral y raramente de ganado, siendo considerada sospechosa como vector de *L. caulleryi*, uno de los más importantes protozoos en aves. Con respecto al resto, poco o nada se sabe de las preferen-

cias tróficas de *C. fagineus*, *C. jumineri*, *C. kurensis*, *C. maritimus*, *C. pictipennis*, *C. achrayi*, *C. fascipennis* y *C. pallidicornis*. Por su parte, *C. puncticollis* y *C. brunnicans* están vinculadas en parte al ganado ovino y bovino (Ninio et al. 2011b), pero sus capturas han sido muy puntuales e incluso anecdóticas, por lo que no se han incluido dentro del estudio final.

En relación con el trabajo realizado por Durán (2012) en zonas no ganaderas de CLM, es interesante comentar las diferencias que existen en cuanto a la abundancia de las especies. Este autor realiza un estudio durante tres periodos diferentes con el fin de cubrir aquellos meses en donde se producen máximos poblacionales de *Culicoides* spp. en la cuenca del Mediterráneo, según Ortega et al. (1998). Estos periodos son otoño de 2009 (octubre-noviembre), primavera-verano de 2010 (mayo-julio) y verano-otoño de 2010 (agosto-septiembre), encontrando un total de 179 ejemplares pertenecientes a 13 especies y 6 subgéneros. El estudio revela que las capturas de los dos principales vectores de la LA en Europa, *C. imicola* y *C. obsoletus* s.l., son inexistentes en zonas no ganaderas en una región donde ambas especies son abundantes en explotaciones ganaderas. La especie más abundante fue *C. punctatus* (34,6%), seguido por *C. circumscriptus* y *C. pulicaris* (ambos 13,4%), *C. newsteadi* (11,7%), *C. festivipennis* (7,8%), *C. odibilis* s.l. y *C. sphagnumensis* s.l. (ambos 4,5%) y *C. fascipennis* s.l. (3,4%). Al comparar nuestros datos con el trabajo de Durán (2012) y teniendo en cuenta las marcadas diferencias entre ambos estudios, *C. punctatus* aparece siempre como una especie muy abundante en CLM, si bien en ausencia de *C. obsoletus* y *C. imicola* los porcentajes de Durán son más elevados (34,6% >> 20,6%). En cuanto al resto de especies encontradas que comparten ambos estudios, la diferencia en los porcentajes se suaviza y aparecen bastante parejos: *C. circumscriptus* (13,4% > 9,4%), *C. newsteadi* (11,7% < 12,6%) y *C. pulicaris* (13,4% > 7,8%). El porcentaje de abundancia para *C. parroti* es menor que la unidad en ambos estudios.

Las trampas de luz atraen principalmente a hembras nulíparas y paras (Venter et al. 2009a), que son las que acuden a las zonas donde están los animales con el propósito de nutrirse de sangre (del Río 2012), mientras que los machos no son hematófagos y normalmente mueren poco después de copular (Archana et al. 2014). Los métodos de captura que utilizan un componente lumínico como atrayente capturan predominantemente hembras, con una proporción de machos del 0 al 5%, aunque generalmente esta proporción suele estar más acotada entre el 0 y el 2% (Venter et al. 2009ab, Schulz 2012). Los resultados se ajustan a otros muchos tanto a nivel nacional (del Río 2012, González 2014) como internacional (Foxi et al. 2011), en los cuales parece claro el hecho de que estas fuentes de luz atraen primordialmente a hembras (Venter & Hermanides 2006), aunque también se ha especulado con el hecho de que los machos recorren distancias mucho más cortas que las hembras (Mullen 2009). Otras técnicas de captura, como las trampas de emergencia cuyo diseño permite capturar a los adultos inmediatamente después de su eclosión, muestran una proporción de sexos más equilibrada y realista (González 2014). Existe muy poca información sobre la variabilidad en la respuesta al estímulo lumínico de las trampas en función del estado gonotrófico del insecto, o el efecto que puede tener la proximidad de los animales o los hábitos que adquieren los *Culicoides* una vez se ha modificado su estado gonotrófico y por tanto su fisiología. Sin embargo, se conoce que las capturas elevadas de hembras nulíparas en comparación con las de hembras paras son indicativas de crecimiento poblacional. A medida que llega el invierno el ciclo biológico de los *Culicoides* se ralentiza a causa de las bajas temperaturas, se detecta una mayor proporción de hembras paras, y la población envejece rápidamente (Lysyk & Danyk 2007)

5.1.2. DINÁMICA POBLACIONAL DE LOS *CULICOIDES* MAMÓFILOS DE CLM

SUBGÉNERO *AVARITIA*

5.1.2.1. *CULICOIDES IMICOLA*

Nuestros datos coinciden con los apuntados por Lucientes et al. (2008), que describen densidades elevadas de este vector principalmente en las provincias de Ciudad Real y Toledo, mientras que la ausencia de capturas en el estudio de Durán (2012) en zonas no ganaderas de CLM hace imposible cualquier comparación en relación a esta especie. En el presente estudio *C. imicola* es la especie que se ha capturado en mayor abundancia, representando exactamente el 33,3% del total de los ejemplares contabilizados. Atendiendo a la densidad por especies, *C. imicola* se muestra en Andalucía como la especie con valores más elevados (14,8 *Culicoides*/trampa), constituyendo el 87,6% del total de capturas en el estudio realizado por Arenas-Montes (2013). Los resultados de la densidad y distribución confirman a esta especie como la más frecuente en la zona sur de España (Mellor et al. 1985, Ortega et al. 1999, Mellor & Wittmann 2002, Pérez et al. 2012), aunque también se encuentra puntualmente a nivel levantino en Almería, Murcia o Alicante (Lucientes et al. 2005). En las Islas Baleares se encontró en 2001, tras el brote de LA acontecido en septiembre del año 2000 en Mallorca y Menorca, y desde entonces el díptero se ha consolidado obteniéndose capturas durante todo el año (Miranda et al. 2003). El fenómeno de su expansión por el norte peninsular ha sido estudiado utilizando la secuenciación del gen mitocondrial COI y se ha llegado a la conclusión de que se trata de un acontecimiento rápido y muy reciente (Calvo et al. 2009), posiblemente ayudado por el calentamiento global, el cual provoca un aumento de las temperaturas y, en consecuencia, una dispersión desde el centro del país (González & Goldarazena 2011). Los datos históricos recogidos en el programa de vigilancia corroboran esta expansión hacia el norte, pues se han llegado a registrar capturas puntuales en Galicia, Castilla y León, Navarra y Aragón (Lucientes et al. 2008). En Cataluña la especie se detectó en 2001 (Sarto i Monteys & Saiz-Ardanaz 2003) y ya en el periodo del 2003 al 2007 experimentó una gran expansión, aumentando su distribución geográfica e incrementando su abundancia en lugares donde ya estaba presente, siendo ésta una muestra más del aumento en su rango de distribución original desde el sur del territorio nacional (Lucientes et al. 2005, Pagès 2010). En el País Vasco se encuentra restringido y escasamente representado en Guipúzcoa y Vizcaya (González 2014).

A nivel europeo, está considerado como el principal vector de LA en la cuenca del Mediterráneo, donde es una especie significativamente abundante. Claro ejemplo de ello lo encontramos en Francia, país en el que el vector es relativamente escaso en el territorio continental, aunque por contra es claramente dominante en la isla de Córcega (Balenghien et al. 2010). Del mismo modo, la especie aparece muy abundantemente en Cerdeña y el sur de Italia, si bien las capturas se hacen más exiguas hacia el norte de la península itálica (Conte et al. 2009), lo que viene a confirmar el hecho de que esta especie está meridionalmente circunscrita en Europa (Sánchez Matamoros et al. 2008). Asimismo, también se encuentra presente en Portugal (Rawlings et al. 1997) y Grecia (Wittmann et al. 2001), entre otros.

En cuanto a la dinámica poblacional, es una especie multivoltina y puede producir varias generaciones anuales dependiendo de la temperatura y otras variables climáticas (Braverman & Linley 1988). Nuestros resultados coinciden en parte con el trabajo que Sánchez Murillo et al. (2011b) llevan a cabo en Extremadura durante algunos de estos años, donde los meses con mayor actividad y por tanto con mayor número de capturas fueron los comprendidos entre julio y octubre. En cambio, en esta comunidad autónoma se producen capturas de la especie durante todo el año, aunque se evidencia una

drástica disminución en la época que coincide con los meses más fríos, al igual que en nuestro estudio. De hecho, en algunas zonas más cálidas del sur de Andalucía pueden haber adultos volando casi todo el año, aunque en reducido número (MARM 2008). La ausencia completa de *Culicoides* durante el invierno, según los datos obtenidos mediante trampas de luz, está restringida a ciertas especies afrotropicales, como es el caso, en algunas regiones del sur de Europa (del Río 2012). Por su parte, Calvete et al. (2009a) comprueban que el periodo de máximas capturas medias a nivel nacional para *C. imicola* se localiza en los meses de agosto-septiembre, mientras que éstas son prácticamente inexistentes de diciembre a abril. La evolución de las capturas medias mensuales del vector observadas a lo largo de nuestro periodo de muestreo son asimismo coincidentes con los patrones de variación descritos anteriormente por otros autores a escala local o regional en el sur de España (Ortega et al. 1997, Ortega et al. 1998, Ortega et al. 1999), donde también se apunta a los meses de septiembre-octubre como aquellos en los que se producen mayor número de capturas. Por su parte, Pérez et al. (2012) obtienen elevadas tasas de capturas de mayo a octubre en el periodo 2007-2008 en Andalucía, aunque concentradas principalmente en el mes de agosto. En estudios más recientes y utilizando el porcentaje de trapeos positivos (PTP) para valorar la presencia-ausencia de *Culicoides* según la época del año, la especie muestra elevados porcentajes de capturas durante los meses de julio a octubre (Arenas-Montes 2013). Todos estos autores coinciden en que la aparición de este díptero durante la estación fría es muy limitada, en comparación con especies mejor adaptadas a climas fríos como las del complejo *Obsoletus*. Este pico de abundancia también se corresponde con los resultados derivados de los estudios en las Islas Baleares, tanto de Miranda et al. (2004) como de del Río (2012), los cuales sitúan los máximos poblacionales entre los meses de septiembre-octubre, si bien comparando abundancias durante varios años concluye que refleja una dinámica poblacional variable, del mismo modo que puede observarse si comparamos nuestras capturas del 2007-2008 con las realizadas en 2009. En el País Vasco, la exigüidad en las capturas de esta especie obtenidas por González (2014) hace imposible describir cualquier fenología en este punto del norte peninsular.

Calvete et al. (2009b), en un estudio llevado a cabo en tres granjas españolas, obtuvieron resultados novedosos en cuando al comportamiento endófilo/exófilo de la especie, detectando de dos a seis veces más ejemplares de *C. imicola* en el interior de las instalaciones ganaderas que en el exterior. En este estudio se encontraron proporcionalmente más machos y menos hembras alimentadas en el exterior que en el interior, aunque las proporciones variaron según los establos. Estos resultados contrastaron con otros obtenidos anteriormente por diferentes autores, como Barnard (1997) y Meinswinkel et al. (2000), los cuales afirman que la especie muestra tendencias exofílicas al encontrarse de dos a 10 veces más de ejemplares en el exterior respecto al interior. Los exigüos resultados encontrados por Romón et al. (2012) para esta especie en el País Vasco no permiten sacar ninguna conclusión al respecto del comportamiento del vector en el norte peninsular. El grado de exofilia puede ser dependiente de las temperaturas, lo cual llevaría a que en verano se capturen más ejemplares fuera que dentro mientras que en otoño, debido al viento y a la bajada de las temperaturas, los *Culicoides* tienden a entrar en el interior de los estabularios (González & Goldarazena 2011), y de la disponibilidad de animales. De esta forma, evaluar la fenología de las especies de *Culicoides* únicamente mediante las capturas de trampas de luz colocadas en los exteriores puede conllevar un sesgo y una subestimación poblacional importante, sobre todo en los meses fríos.

En el estudio de del Río (2012), las capturas de *C. imicola* no fueron suficientes como para realizar un análisis del ciclo gonotrófico del vector. De modo similar, los resultados de Romón et al. (2012) también son insuficientes en este sentido, pues tan solo encuentran seis hembras en su estudio llevado a cabo de 2007 a 2008 en el País Vasco.

5.1.2.2. *CULICOIDES OBSOLETUS S.L.*

En CLM, la ausencia de capturas de *C. obsoletus s.l.* en el estudio de Durán (2012) en zonas no ganaderas hace imposible cualquier comparación con los resultados obtenidos en el presente estudio, en el cual las capturas de este complejo durante el periodo 2007-2009 representan el 6,2% del total de *Culicoides* capturados. En Andalucía, Arenas-Montes (2013) estudia los vectores asociados a poblaciones de ungulados silvestres en los ecosistemas mediterráneos, observando una densidad media (calculada a partir de datos obtenidos de 2007 a 2011) de *C. obsoletus s.l.* de 0,89 C/t, con bajos porcentajes sobre todo en el oeste de la comunidad autónoma y con valores muy inferiores a los 14,77 C/t de *C. imicola*. Las densidades más elevadas para el complejo *Obsoletus* se hallan en esta comunidad en épocas de temperaturas frías o bien en lugares de una altitud elevada (superiores a los 1.000 msnm), una pauta de distribución previamente descrita en las investigaciones de Kaufmann et al. (2009). En el País Vasco, por el contrario, el 70-90% de las capturas totales (calculado a partir de datos obtenidos de 2008 a 2011) de *Culicoides*, en dependencia de la provincia, pertenecen a este complejo específico formado por *C. obsoletus* y *C. scoticus* (González 2014). Además, González (2014) describe capturas tanto en las proximidades de las instalaciones ganaderas como en hábitats naturales para las especies que conforman el complejo *Obsoletus*, a diferencia de Durán (2012). En las Islas Baleares, del Río (2012) obtiene un porcentaje del 4,5% del total de *Culicoides* capturados cuando se utilizan trampas mini CDC, si bien este porcentaje aumenta hasta el 8,1% cuando se tiene en cuenta la media de los diferentes tipos de trampas utilizadas (mini CDC + Onderstepoort + Pirbright + Rieb), en el periodo del 18/10 al 19/11 de 2007. De forma general, el compendio de estos resultados se ajusta a lo publicado por Lucientes et al. (2008), los cuales apuntan a que la especie ocupa principalmente la mitad norte del país, aunque presenta poblaciones estables en todo el territorio español, incluidas las Islas Canarias (Delécolle 2002), especialmente en zonas de montaña.

A nivel europeo, las especies capturadas en mayor abundancia mediante el uso de trampas mini CDC pertenecen al complejo *Obsoletus*, pudiendo constituir hasta el 80% de las capturas totales en Francia, hasta el 50% en el Reino Unido y hasta el 90% en el norte de Italia (Goffredo et al. 2008). Asimismo, *C. obsoletus* es también la especie más capturada en los Países Bajos (Meiswinkel et al. 2008), Bélgica (Losson et al. 2007), Suiza (Nielsen et al. 2010) y Alemania (Mehlhorn et al. 2009), entre otros.

Nuestros resultados coinciden con los del MARM (2008) en cuanto a periodo de actividad, reflejando un comienzo de la misma en los meses de marzo-abril, con un máximo de población desde mayo a julio, dependiendo de la zona. En determinadas localizaciones puede estar presente durante todo el año, como en la cornisa Cantábrica (González et al. 2013a). En nuestro caso, no se obtienen datos de captura en ninguna estación de muestreo durante los meses de enero y diciembre durante el periodo de estudio. Estos resultados casan plenamente con los que Sánchez Murillo et al. (2011b) obtienen en Extremadura, donde también es junio el mes con mayor número de capturas y éstas son inexistentes o prácticamente nulas durante los meses de enero y diciembre de 2008 y 2009. La evolución de las capturas medias mensuales de la especie a lo largo de un año a escala nacional obtenidas por Calvete et al. (2009a) muestran que en *C. obsoletus s.l.* el periodo de máximas capturas está comprendido entre mayo-julio, mientras que el de mínimas se registra entre noviembre y marzo, lo cual concuerda a la perfección con los datos recogidos en CLM en el periodo de muestreo. Los datos obtenidos en estudios realizados en Cataluña (Sarto i Monteys & Saiz-Ardanaz 2003) y las Islas Baleares (Miranda et al. 2003, del Río 2012) están en consonancia con nuestros resultados, ya que indican bajos niveles poblacionales del complejo *Obsoletus* durante otoño e invierno y elevados niveles en primavera. El estudio de González (2014) en granjas del País Vasco muestra un pico en abril, otro en junio-julio y un último repunte más reducido que los anteriores en noviembre, obteniendo capturas durante todo el año en las provincias de Guipúzcoa y Vizcaya (regiones de influencias atlánticas con inviernos suaves), si bien

no en Álava (región con inviernos fríos y frecuentes heladas). En cambio, en un estudio anterior de este mismo autor, durante el periodo 2011-2012 en Álava, *C. obsoletus s.l.* muestra capturas muy elevadas desde mayo hasta octubre, un pico considerable en julio-agosto (González et al. 2012). Por su parte, Arenas-Montes (2013) obtiene los mayores porcentajes de capturas durante los meses de abril-mayo en Andalucía. Asimismo, el complejo muestra una mayor presencia que *C. imicola* entre los meses de enero a mayo, confirmando una mayor adaptación a temperaturas inferiores por parte de *C. obsoletus s.l.*, tal y como ha sido descrito previamente en otras investigaciones (Miranda et al. 2004).

Romón et al. (2012), en un estudio realizado en granjas del País Vasco entre noviembre de 2007 y diciembre de 2008, destacan la diferencia de capturas entre trampas colocadas en el exterior y en el interior de las explotaciones ganaderas. Sus resultados muestran que el 86.1% del total de *Culicoides* capturados fueron colectados en trampas colocadas en el interior de las instalaciones. *Culicoides obsoletus s.l.* aparece en este estudio como el taxón dominante en todos los meses excepto en octubre de 2008, mes en el que se vio aventajada por *C. lupicaris*. De esta forma, el vector puede estar activo durante el invierno, especialmente en el interior de las instalaciones, si bien recientemente se había destacado el carácter exofílico del díptero (Baylis et al. 2010). A pesar de haber recogido sustancialmente más *Culicoides* en interiores que al aire libre, los mismos autores alertan de que estos resultados deben ser interpretados con cautela, ya que su diseño experimental no contempló los movimientos de animales entre los dos hábitats, la influencia del tiempo y las posibles aperturas de los establos. En el norte de Europa, la abundancia del complejo *Obsoletus* es generalmente más baja dentro de las instalaciones ganaderas que en el exterior (Nielsen et al. 2010), sin embargo varios estudios han demostrado que a finales de otoño y en invierno, cuando la temperatura desciende, un número significativo de *C. obsoletus/C. scoticus* se introducen en las granjas para alimentarse e incluso criar en su interior, bien en estiércol adherido a las paredes de los cobertizos o acumulado en el suelo. Zimmer et al. (2010) y Ninio et al. (2011a) coinciden en que este complejo encuentra en el interior de las instalaciones ganaderas lugares de cría permanentes y protegidos de cambios bruscos de las condiciones climáticas, tales como la bajada de las temperaturas y las precipitaciones.

Este hecho pone de manifiesto la existencia de adultos capaces de emerger y sobrevivir en condiciones invernales, lo cual indica que algunas de las hembras nulíparas pueden sobrevivir y alimentarse durante parte o todo el invierno, datos coincidentes en España con los de del Río (2012), pero también con los de Goffredo & Meiswinkel (2004) en Italia y Lysyk & Danyk (2007) en EE. UU. y Canadá. En el trabajo de del Río (2012) sobre especies vectores de la LA asociadas a explotaciones ganaderas, las capturas con trampas mini CDC mostraron que los porcentajes de hembras paras de *C. obsoletus s.l.* fueron aproximadamente tres veces inferiores a la captura de nulíparas (con un ratio nulíparas/paras de 3,7). Cabe destacar que este estudio realizado en las Islas Baleares es el primero en presentar resultados sobre la estructura poblacional de las hembras de las especies del complejo *Obsoletus* en la región mediterránea. Durante tres periodos de 2008 del Río (2012) trata de determinar la diferencia en las capturas utilizando diferentes tipos de trampas (mini CDC, Onderstepoort y Pirbright), dando como resultado que las trampas de luz atraen principalmente hembras nulíparas y paras, que son las que acuden a las zonas donde están los animales con el propósito de nutrirse de sangre. Este hecho no solo se refleja en los porcentajes obtenidos para el complejo *Obsoletus* en nuestro estudio sino para la práctica totalidad de las especies involucradas en el mismo. En el País Vasco, Romón et al. (2012) obtienen unos resultados totales de capturas en el exterior de $n=11.815$ para hembras y $n=897$ para machos. En la misma comunidad autónoma, González (2014) realiza un estudio de la distribución estacional en las tres provincias vascas en 2008, 2009 y 2010 y muestra que unos porcentajes de capturas del 90% de hembras por el 10% de machos en Vizcaya, mientras que en las otras dos provincias el porcentaje total de machos no llega nunca superar el 5%.

SUBGÉNERO *BELTRANMYIA*5.1.2.3. *CULICOIDES CIRCUMSCRIPTUS*

Durán (2012) encuentra a esta especie de forma puntual aunque bien repartida por todas las provincias de CLM excepto en Guadalajara, limitada en regiones climáticas relativamente cálidas y representando el 13.4% ($n=24$) del total de *Culicoides* capturados. En nuestro estudio este porcentaje es algo menor, exactamente el 9,4%. El hecho de que la implicación de *C. circumscriptus* en la epidemiología de la LA no esté aun bien determinada ha motivado que en la actualidad se conozca poco acerca de la bionomía de este díptero, aunque es una especie frecuente y bien representada por todo el territorio, como así lo corroboran estudios realizados en CC. AA. como el País Vasco (González & Goldarazena 2011), las Islas Baleares (del Río 2012), Extremadura (Sánchez Murillo et al. 2013), Aragón (Estrada et al. 2013), Castilla y León (Martínez de la Puente 2010), Cataluña (Ventura et al. 2005) y Andalucía (Ortega et al. 1999). En esta última, en los resultados obtenidos del muestreo realizado entre agosto de 1990 y octubre de 1991, obtuvieron que esta especie fue la tercera más abundante con un 16,7% del total de capturas, tan solo por detrás de *C. imicola* y *C. newsteadi* (Ortega et al. 1999). En el País Vasco, González (2014) notifica capturas mayoritariamente en las proximidades de las instalaciones ganaderas, aunque también en hábitats naturales.

Esta especie se encuentra asimismo bien distribuida a nivel europeo desde Irlanda hasta Rusia (Kettle 1995), pasando por varios países de Europa Central (Schulz 2012) y de la cuenca del Mediterráneo (Patakakis et al. 2009).

En el estudio de Durán en CLM (2012) no se recogen datos para el periodo comprendido entre octubre-noviembre de 2009, mientras que en mayo-julio de 2010 se obtienen abundancias medias bastante más elevadas que durante agosto-septiembre del mismo año. Nuestros resultados coinciden con los citados hace más de una década por Ortega et al. (1999), los cuales también encuentran el pico poblacional de esta especie en el mes de junio en Andalucía. Del mismo modo, Sarto i Monteyés & Saiz-Ardanaz (2003) coinciden con este pico de abundancia durante junio y además observan un pequeño repunte poblacional a finales de septiembre en Cataluña. Aun así, estos datos están basados en un estudio sobre 10 individuos capturados en 2001, uno de ellos con la peculiaridad de ser un individuo intersexual producido por la parasitación de nematodos del género *Heleidomermis*. En el País Vasco, González et al. (2012) obtienen durante su estudio en 2011-2012 capturas muy escasas de esta especie, la mayoría en agosto. Sin embargo, en trampas de emergencia de adultos situadas en sitios potenciales de cría estas capturas se incrementan notablemente y se observa un pico en los meses de junio-julio. En Portugal, Ramilo et al. (2012) encuentran la especie entre los meses de marzo y diciembre en Las Azores, coincidiendo estos resultados con los obtenidos en nuestro estudio en CLM.

Romón et al. (2012) tan solo obtienen unas pocas capturas ($n=14$) de esta especie en trampas situadas en el interior de las instalaciones ganaderas del País Vasco durante los meses de junio a septiembre de 2008. Por el contrario, no se producen capturas en el exterior durante el mismo periodo.

Los resultados obtenidos por González (2014) en su estudio de la distribución estacional de *Culicoides* en el periodo 2008-2010 muestran que el número de hembras capturadas de *C. circumscriptus* es siempre mucho mayor en las provincias de Guipúzcoa y Álava, mientras que en Vizcaya el número de machos y hembras es más parejo.

SUBGÉNERO *CULICOIDES*5.1.2.4. *CULICOIDES NEWSTEADI*

Durán (2012) encuentra la especie bien repartida por todas las provincias de CLM, excepto en Albacete, no mostrando por lo general ninguna restricción climática o geográfica remarcable y suponiendo el 11,7% ($n=21$) del total de las capturas de *Culicoides*. Este resultado está en consonancia con el porcentaje que representa la especie en nuestro estudio, el cual se sitúa en 12,6% del total de capturas durante el trienio de muestreo. Este ceratopogónido es muy común en España, hecho contrastado por los resultados de Sahuquillo Herráiz & Gil Collado (1982a) en Navarra, González & Goldarazena (2011) en el País Vasco, Anónimo (1992) en Cataluña, Sánchez Murillo et al. (2007) en Extremadura y Estrada et al. (2013) en Aragón. González (2014) captura a esta especie en trampas colocadas en las proximidades de las instalaciones ganaderas pero también en otras situadas en hábitats naturales. Cabe destacar que del Río (2012) en las Islas Baleares apunta a *C. newsteadi* como la especie más abundantemente colectada con trampa mini CDC (49,6% del total) en un ensayo llevado a cabo a finales de 2007. De modo semejante, Ortega et al. (1999) obtienen elevadas capturas de la especie en Andalucía a principios de la década de los noventa, representando la segunda especie más abundante con un 24,3% de las capturas, tan solo por detrás de *C. imicola*.

De forma general, la especie se encuentra igualmente bien distribuida por los países de la cuenca del Mediterráneo, donde forma parte del conjunto de especies dominantes junto con *C. obsoletus s.l.*, *C. imicola* y *C. pulicaris s.l.*, siendo en algunas regiones la especie que se captura en mayor abundancia (Venail et al. 2012). Este es el caso de Francia, donde sus capturas suponen el 36,8% del total ($n=31.224$) (Baldet et al. 2004) o Cerdeña con un porcentaje del 21,7% ($n=2.369$) (Foxi et al. 2011), aunque también está presente en otros de Europa Central como Alemania (Schulz 2012) o Suiza (Kaufmann et al. 2012). En Portugal esta especie se encuentra tanto en territorio continental como insular (Ramilo et al. 2012).

En el estudio de Durán (2012) no se recogen datos para el periodo comprendido entre octubre-noviembre de 2009, mientras que en mayo-julio y agosto-septiembre de 2010 se obtienen abundancias medias discretas y parejas. En Andalucía, Ortega et al. (1999) señalan en el mes de mayo el pico poblacional para esta especie. En las Islas Baleares, el hecho de que del Río (2012) no llevara a cabo un muestreo continuado en el tiempo, sino que realizara ensayos de forma discontinua en tres periodos, hace imposible inferir cualquier patrón fenológico de esta especie. En el País Vasco, González et al. (2012) obtienen durante su estudio en 2011-2012 capturas desde mayo hasta octubre, con un notable pico poblacional en mayo. Las capturas son muy escasas o inexistentes entre enero-abril y noviembre-diciembre. A tenor de la *a priori* no incriminación de *C. newsteadi* en la transmisión de la LA, hay escasez de estudios que tengan entre sus objetivos ampliar los conocimientos sobre este díptero en España y también en Europa.

Romón et al. (2012) capturan solo un individuo de esta especie en trampas localizadas en el exterior de las instalaciones ganaderas del País Vasco durante 2007-2008, mientras que en interior el total de individuos capturados durante el mismo periodo asciende a 202 ejemplares, siendo los meses de junio y julio en los que se colecta un número más elevado.

Los resultados obtenidos por González (2014) en relación a su estudio de la distribución estacional en las tres provincias vascas en 2008-2010 muestran que el número de hembras capturadas de *C. newsteadi* es siempre considerablemente mayor al de machos para todos los meses en los que se producen capturas, suponiendo en muchos meses el 100% de las capturas. De hecho en la provincia de Álava no se captura un solo macho, si bien si se capturan hembras en bastante cantidad, durante todo 2009.

5.1.2.5. *CULICOIDES PULICARIS*

Durán (2012) encuentra a *C. pulicaris* bien repartida por CLM, aunque no obtiene capturas en la provincia de Guadalajara durante su periodo de estudio, a diferencia de lo observado en este trabajo. Asimismo, este autor apunta que la especie muestra ligeramente una mayor abundancia en zonas climáticas más frías, si bien se adapta perfectamente a diferentes regiones climáticas dentro del clima mediterráneo continental. El resultado de los datos medios de las capturas de Durán (2012) entre 2009 y 2010 dan a esta especie como la segunda más abundante (medido como el producto de individuos \times estación⁻¹ \times noche⁻¹) en CLM, tan solo por detrás de *C. punctatus* y con el mismo porcentaje que *C. circumscriptus*, un 13,4% ($n=24$) del total. En nuestro estudio esta especie ha representado el 7,8% ($n=6.415$) del total de los *Culicoides* contabilizados, por detrás de *C. imicola*, *C. punctatus*, *C. newsteadi* y *C. circumscriptus*. De forma general, *C. pulicaris* está ampliamente distribuido por toda España y se captura de forma menos abundante que *C. imicola* y *C. obsoletus s.l.*, las otras especies incriminadas en la transmisión de la LA en el país (Lucientes et al. 2008), del mismo modo que sucede en Extremadura (Sánchez Murillo et al. 2011b). En los datos aportados en el estudio de Arenas-Montes (2013), *C. pulicaris* aparece como la cuarta especie con un porcentaje de capturas total elevado, por detrás de *C. imicola*, *C. obsoletus s.l.* y *C. nubeculosus*, presentando una elevada distribución geográfica en el territorio andaluz, aunque sus capturas no son muy abundantes en número. En el País Vasco, *C. pulicaris s.l.* es el grupo más abundantemente recolectado por detrás de *C. obsoletus s.l.*, apareciendo en gran número en una elevada variedad de entornos agrícolas de las tres provincias, tanto en las proximidades de las instalaciones ganaderas como en hábitats naturales (González 2014). Estos mismos resultados son ofrecidos por González et al. (2013a), que observan una mayor presencia y abundancia del complejo *Obsoletus* y el complejo *Pulicaris* en las explotaciones de ganado ovino y, en menor medida, en los ecosistemas naturales, si bien en ambos estudios la abundancia de *C. pulicaris s.l.* viene dada sobre todo por la gran cantidad de ejemplares de la especie *C. lupicaris*.

A nivel europeo la especie es muy frecuente no solo a nivel mediterráneo (Goffredo et al. 2004) sino incluso a elevadas latitudes. Tal es el caso de Dinamarca, donde este vector es uno de las especies más comunes y abundantes en el país nórdico (Lassen et al. 2011), Países Bajos (van Middelaar 2008), Alemania (Schulz 2012) o Reino Unido (Bell 2010). Brugger & Rubel (2013), en su estudio sobre proyecciones futuras de la evolución de las especies vectores en Europa y fundamentándose en la clasificación climática de Köppen-Geiger, estiman que la composición en el futuro en Centro y Norte de Europa se caracterizará por una disminución de la fracción de *C. obsoletus* y un aumento cada vez mayor de la fracción de *C. pulicaris*.

En tanto en cuanto al periodo de actividad, nuestros resultados coinciden con los de Sánchez Murillo et al. (2011b), González et al. (2013ab) y González (2014), los cuales centran el periodo de actividad en estos meses aunque también encuentran individuos en los meses más fríos, si bien en número muy escaso. En el estudio de Durán (2012) no se recogen datos en CLM para el periodo comprendido entre octubre-noviembre de 2009 ni durante mayo-julio de 2010, aunque sí durante agosto-septiembre de 2010. Nuestros resultados coinciden en parte con los de Ortega et al. (1998), donde los meses con mayor actividad y por tanto con mayor número de capturas fueron los comprendidos entre mayo-junio. Del mismo modo, Sánchez Murillo et al. (2011b) observan que en Extremadura, los meses de mayor actividad corresponden a mayo, junio y julio. En el País Vasco se registra un primer pico generacional en abril-mayo y un segundo, algo menor, en octubre-noviembre (González 2014). En cambio, en un estudio anterior de este mismo autor, durante el periodo 2011-2012 en Álava, *C. pulicaris* muestra capturas discretas desde mayo hasta agosto, con un pico considerable en julio (González et al. 2012). En Andalucía, la especie presenta porcentajes de captura homogéneos desde marzo hasta julio, con picos parejos en mayo-junio, descendiendo en los meses estivales e invernales, estando presente durante los doce meses del año (Arenas-Montes 2013).

Los resultados obtenidos por Romón et al. (2012) al respecto de las capturas de *C. pulicaris* en el exterior y el interior de las explotaciones ganaderas desde noviembre de 2007 a diciembre de 2008 muestran que la especie se capturó tres veces más abundantemente en el interior que en el exterior. Para las capturas exteriores, el mes de noviembre de 2007 representó el máximo de capturas del periodo de estudio ($n=194$), mientras que para las interiores fueron los meses de junio y julio de 2008 ($n=315$ y $n=166$, respectivamente).

En el estudio de Romón et al. (2012), las capturas exteriores totales de *C. pulicaris* dan como resultado un elevado número de hembras ($n=206$) en comparación con el de machos ($n=3$). Del mismo modo, las capturas totales en el interior de las instalaciones ganaderas no hacen más que ratificar este fenómeno, manteniéndose un ratio hembras/machos parejo al obtenido en las capturas exteriores. Los resultados obtenidos por González (2014) en relación a su estudio de la distribución estacional muestran que el número de hembras capturadas de *C. pulicaris* es siempre considerablemente mayor al de machos para todos los meses en los que se producen capturas en las tres provincias vascas en 2008, 2009 y 2010.

5.1.2.6. *CULICOIDES PUNCTATUS*

Durán (2012) encuentra del mismo modo a *C. punctatus* bien repartido por todas las provincias de CLM, siendo la especie con la distribución más amplia de su estudio y demostrando ser un díptero bien adaptado tanto a zonas templadas como frías. Según los resultados de este autor, esta es la especie más comúnmente capturada representando un 34,6% ($n=62$) del total de *Culicoides*, mientras que en nuestro estudio es la segunda con un porcentaje del 20,6% ($n=16.976$), tan solo por detrás de *C. imicola*. Este díptero se encuentra bien distribuido por todo el país, desde el País Vasco (Goldarazena et al. 2008), pasando por las Islas Baleares (del Río 2012), Cataluña (Havelka 1982), Extremadura (Sánchez Murillo et al. 2007) o Andalucía (Ortega et al. 1999). González (2014) obtiene capturas en las proximidades de las instalaciones ganaderas pero también en hábitats naturales de las tres provincias vascas.

En Europa la especie está bien distribuida, desde el Reino Unido hasta Rusia (Service 1969), extendiéndose por Dinamarca (Lassen 2012), Alemania (Schulz 2012), Portugal (Ramilo et al. 2012), Italia (Foxi et al. 2011) o Grecia (Patakakis et al. 2009), entre otros.

En el estudio de Durán (2012) no se recogen datos para el periodo comprendido entre octubre-noviembre de 2009, mientras que en mayo-julio y agosto-septiembre de 2010 se obtienen abundancias medias elevadas muy similares, calculadas en este caso como individuos \times estación⁻¹ \times noche⁻¹, si bien no hay lugar a comparar con otras épocas del año pues el muestreo se restringió a estos tres periodos en concreto. En el País Vasco, González et al. (2012) obtienen durante su estudio en 2011-2012 capturas elevadas desde mayo hasta octubre, con un pico muy marcado correspondiente al periodo mayo-julio, que se corresponde en parte con las máximas capturas obtenidas de trampas de emergencia de adultos. Las capturas son escasas o inexistentes entre enero-abril y noviembre-diciembre.

En relación al comportamiento endo y exofágico de esta especie, Romón et al. (2012) capturan 18 individuos en trampas mini CDC situadas en el exterior de las instalaciones y 1.155 en trampas en el interior en el periodo 2007-2008. En estas últimas, la especie se captura desde abril hasta octubre, con máximos poblacionales en los meses de junio y, sobre todo, julio.

Los resultados obtenidos por González (2014) en relación a su estudio de la distribución estacional en las tres provincias vascas en 2008, 2009 y 2010 muestran que el número de hembras capturadas de *C. punctatus* es siempre considerablemente mayor al de machos para todos los meses en los que se producen capturas.

SUBGÉNERO *MONOCULICOIDES*5.1.2.7. *CULICOIDES NUBECULOSUS*

En el estudio realizado por Durán (2012) en CLM no se captura esta especie, por lo que oficialmente estos son los primeros datos que se aportan de *C. nubeculosus* en la comunidad autónoma. González & Goldarazena (2011) y González (2014) consiguen un reducido número de capturas en el País Vasco, limitándose a las provincias norteñas con climas suaves, especialmente en Vizcaya. Resultados similares de exigüidad de capturas para esta especie han sido notificados por de Prada & Gil Collado (1959), del Río (2012) y Estrada et al. (2013) en Extremadura, Islas Baleares y Aragón, respectivamente. Del Río (2012) obtiene un porcentaje de captura del 0,1% ($n=1$) en un ensayo realizado en Mallorca, mientras que en el presente trabajo el total de *C. nubeculosus* capturados es del 1,4% ($n=1.194$). El díptero también se han detectado con frecuencia en Andalucía, presentando menores valores de abundancia y densidad que el resto de las especies, así como distribuciones generalmente menos homogéneas (Pérez et al. 2012, Arenas-Montes 2013). Todos estos ejemplos ponen de manifiesto que aunque la especie es común en gran parte de la geografía española, sus capturas en número son habitualmente escasas.

En Europa la especie está bien distribuida, desde el Reino Unido hasta Rusia, extendiéndose por Dinamarca (Nielsen & Christensen 1975), Alemania (Schulz 2012), Portugal (Ramilo et al. 2012) o Francia (Augot et al. 2013), entre otros.

Los resultados obtenidos por González (2014) en la provincia de Vizcaya en 2010 ponen de manifiesto que la especie está presente desde junio a octubre, con un máximo de capturas en el mes de agosto, lo cual coincide con nuestros resultados. Los datos de las capturas en las otras dos provincias vascas son del todo escasos.

De nuevo en el País Vasco, Romón et al. (2012) obtienen durante su estudio en 2007-2008 capturas muy exiguas para esta especie en trampas situadas en el exterior de las instalaciones ganaderas, concretamente un individuo en junio y otro en julio de 2008, no obteniendo ninguna captura en trampas interiores.

El único estudio a nivel español con el que se pueden comparar estos datos es con el de González (2014), el cual distingue en sus capturas en el País Vasco entre machos y hembras. En la provincia de Vizcaya en 2010, la única con un número de capturas relevante para esta especie, el número de machos es superior en agosto y septiembre, los dos meses con un número de capturas más elevado.

5.1.2.8. *CULICOIDES PARROTI*

En el estudio realizado por Durán (2012) se obtienen registros muy bajos para esta especie, representando una abundancia total media del 0,1% de las capturas, mientras que en nuestro estudio esta abundancia es un poco mayor, aunque igualmente muy pequeña, representando el 0,3%. González (2014) consigue un reducido número de capturas en las tres provincias vascas y siempre en trampas colocadas en las proximidades de las instalaciones ganaderas, nunca en hábitats naturales. Del Río (2012) nombra a este díptero como una de las 13 especies capturadas en un ensayo realizado durante 12 noches en la isla de Mallorca en el año 2011, pero no añade ningún dato más al respecto. La presencia de esta especie en varias provincias andaluzas se había constatado décadas atrás, habiéndose encontrado en Córdoba (Mellor et al. 1983), Cádiz y Málaga (Anónimo 1992), y también en Huelva y Sevilla (Ortega et al. 1999). Recientemente, Pérez et al. (2012) la nombran como una de las 15 especies capturadas por ellos en Andalucía, aunque parece estar lejos de ser una de las más abundantes del estudio, mientras que Arenas-Montes (2013) no hace alusión a ella en su estudio en el sur de España.

Asimismo, este ceratopogónido también está presente en otras CC. AA. como Extremadura (de Prada & Gil Collado 1959), Cataluña (Sarto i Monteys et al. 2009) o Aragón (Estrada et al. 2013).

A nivel europeo la especie se ha registrado a lo largo del continente, tanto en la vertiente del Mediterráneo como en el Centro de Europa, en varios países como Bélgica, Chipre, República Checa, Francia continental y Córcega, Alemania, Reino Unido, Hungría, Italia continental, Sicilia y Cerdeña, Polonia, Portugal, Rusia, Eslovaquia y Ucrania (Fauna Europaea 2015).

En Cataluña, *C. parroti* está presente desde principios de marzo hasta mediados de noviembre, concentrándose la gran mayoría de sus capturas (85,88%) entre junio y agosto. En el País Vasco, Romón et al. (2012) la capturan en muy bajo número, en noviembre de 2007 y en julio y septiembre de 2008, siendo las capturas más abundantes aquellas del mes de julio. De nuevo en el País Vasco, González (2014) la encuentra a partir de julio y hasta noviembre, pero en número tan bajo que no llega a observarse ningún pico poblacional. Del mismo modo, Sánchez Murillo (2009) la diagnostica con escasa frecuencia en Extremadura. Esta exigüidad en las capturas parece ser un factor común cuando se trata de esta especie, como también corroboran otros autores en estudios algo más focalizados en el estudio de este ceratopogónido en concreto (Augot et al. 2013).

Romón et al. (2012) obtienen capturas muy exiguas para esta especie, si bien siempre en el exterior de las instalaciones ganaderas.

El único estudio a nivel español con el que se pueden comparar estos datos es con el de González (2014), el cual distingue en sus capturas en el País Vasco entre machos y hembras, aunque la escasez en las capturas de *C. parroti*, las cuales nunca superan los dos individuos por mes, hace imposible cualquier tipo de valoración sobre las diferencias entre sexos.

5.2. CAPÍTULO II

La comunidad de *Culicoides* mamófilos presentes en CLM se estructura en tres grupos de especies bien diferenciados que presentan cierta segregación en los factores que condicionan su abundancia/distribución:

- Primer grupo: *C. punctatus* + *C. pulicaris* + *C. obsoletus s.l.* + *C. circumscriptus* + *C. newsteadi*.
- Segundo grupo: *C. parroti* + *C. nubeculosus*.
- Tercer grupo: *C. imicola*.

Estos grupos se segregan principalmente por el papel que ejercen los requerimientos de hábitat, en el caso del segundo grupo, y la granulometría del suelo, en el caso del tercero. Es interesante notar como cada subgénero se agrupa en torno a los diferentes grupos, exceptuando el caso de las especies del subgénero *Avaritia*, que se reparten entre el primer y tercer grupo. El elevado número de especies incluidas en el primer grupo es indicativo de que la comunidad de *Culicoides* mamófilos tiene una gran hegemonía en cuanto a los requerimientos bioclimáticos, a excepción de los otros dos grupos que están formados tan solo por tres especies.

Kluiters et al. (2013) realizan un modelo de la distribución espacial de los *Culicoides* del Parque Nacional Snowdonia de Gales utilizando trampas Onderstepoort. Estudiando las capturas de las hembras y utilizando el coeficiente de correlación de Pearson, determinan que las capturas de los miembros del complejo *Obsoletus* se encuentran muy correlacionadas con las de *C. pulicaris* y *C. punctatus*, encontrándose a su vez las dos últimas estrechamente asociadas, de un modo muy similar a como se agrupan en nuestro estudio conformando el primer grupo.

SUBGÉNERO AVARITIA

5.2.1. *CULICOIDES IMICOLA*

Para *C. imicola*, fue el factor FVarimax6 la variable asociada a su covariación con el resto de la comunidad de especies de *Culicoides* en CLM, así como fue también el único factor relacionado con la variación de la abundancia espacial media de la especie en esta comunidad autónoma.

- Correlación significativa entre FEspecies3 [*Culicoides imicola*] y FVarimax6 [Fracción de limo de la capa superficial + Fracción de arena de la capa superficial]
- Variable predictora FVarimax6 [Fracción de limo de la capa superficial + Fracción de arena de la capa superficial]

Debido a la gran importancia de *C. imicola* como transmisor del VLA en la cuenca del Mediterráneo, son varios los autores que han tratado de estudiar los factores ambientales que influyen en la distribución y abundancia de este insecto. Varios modelos de correlación han sido desarrollados a fin de predecir la ocurrencia de *C. imicola* (ausencia/presencia o abundancia) condicionada a la distribución espacial de los determinantes ambientales (Calistri et al. 2003, Calvete et al. 2008, Acevedo et al. 2010, Pérez et al. 2012, Peters et al. 2013). Estos modelos se aplican para evaluar la posible distribución del vector en zonas no estudiadas y llevar a cabo análisis de riesgos.

En relación a los factores que afectan el desarrollo preimaginal, la humedad del suelo es fundamental para la supervivencia de las larvas de esta especie, mientras que los nutrientes son esenciales para el desarrollo y la finalización de su ciclo de vital. Diversos estudios de campo realizados a nivel mediterráneo emprendidos con la finalidad de caracterizar los biotopos larvarios de *C. imicola* han demostrado la idoneidad de los hábitats semi-húmedos enriquecidos con materia orgánica en el desarrollo preimaginal (Braverman 1978), aunque las pupas de esta especie no son capaces de flotar en el agua por lo que estos sustratos no deben estar anegados (Nevill et al. 2007, Foxi & Delrio 2010). Debido a estos requerimientos, la especie queda localizada en zonas relativamente planas de lento drenaje en áreas donde las superficies soleadas prevalecen junto con vegetación riparia, evitando las áreas cubiertas por bosques. Éste es un aspecto diferencial con respecto a otras especies de vectores europeos, como las que forman parte del complejo *Obsoletus* (Ippolity et al. 2013). Aparte de ciertas descripciones generales, hay poca información disponible referida a los sitios de cría de este vector, de hecho, no suele ser la especie dominante en las muestras de suelos y el número de larvas colectadas en general no se especifica, por lo que no está clara la productividad de los depósitos descritos (Guis 2007). En Israel, Braverman et al. (1974) encontraron larvas de *C. imicola* en las proximidades de charcos con abundante materia orgánica en descomposición y a lo largo de otros pobres en materia orgánica, pero los autores no ofrecieron ninguna información sobre la cantidad de larvas recolectadas. En España, Pérez et al. (2012) ponen de relevancia la importancia de las condiciones xerófilas y la proximidad al ganado como los factores que afectan de forma más notable a la probabilidad y eficacia en la captura de esta especie en Andalucía.

La textura del suelo es un determinante importante de la respuesta de la tierra al agua, es decir su capacidad de permeabilidad y retención, y por lo tanto tiene un gran impacto en el equilibrio de la humedad del suelo a escala local (Peters et al. 2013). La textura del suelo se refiere a las proporciones relativas de las partículas de arcilla, limo y arena que comprenden una muestra de suelo y que pueden agruparse a grandes rasgos en tres tamaños: arcilla (<0,002 mm), limo (0,02 a 0,002 mm) y arena (2,0 a 0,02 mm) (Dubbin 2001). La gran mayoría de las propiedades fisicoquímicas de un suelo están influenciadas por la granulometría, como por ejemplo la estructura, porosidad, aireación, permeabilidad, hidromorfía, retención de agua, lavado o reserva de nutrientes, entre otros. La capacidad de retención

de agua de los suelos arcillosos (textura fina) es mayor que la de los suelos arenosos (textura gruesa), lo cual contribuye a crear grandes espacios porosos y por tanto un suelo permeable que afecta negativamente a la retención de la humedad (Conte et al. 2007ab).

En Italia, la granulometría del suelo es el factor más importante para valorar la presencia/ausencia de *C. imicola* en la región de Calabria. La costa oriental de esta región está compuesta casi exclusivamente por suelos arcillosos con gran capacidad de retención de humedad y es justamente aquí donde se encuentra circunscrito el vector (Conte et al. 2007a). La elevada abundancia de esta especie en Calabria coincide con la situación en África Austral, donde el vector se vuelve muy abundante en zonas compuestas de suelos arcillosos, especialmente después de periodos lluviosos (Meiswinkel 1997). Meiswinkel (1997) y Conte et al. (2007a) observaron una mayor densidad de *C. imicola* en zonas costeras de suelos arcillosos donde generalmente las lluvias son frecuentes y, en consecuencia, el terreno retiene humedad con facilidad. Por el contrario, los suelos arenosos son demasiado pobres en nutrientes y presentan un excesivo drenaje como para mantener óptimas condiciones para el desarrollo de las larvas. Aun así, hay otros factores ambientales a nivel de sustrato que regulan la existencia y distribución de las especies en una zona, como los parámetros químicos que lo definen, la frecuencia y la duración de las inundaciones o el grado de exposición al sol (Wirth & Hubert 1989, Schmidtman et al. 2000), por lo que un mismo tipo de suelo puede ofrecer diferente calidad de hábitat de cría según las condiciones ambientales. En este sentido, Foxi & Delrio (2010) encontraron a la especie en barros próximos a la línea de costa (a 20 cm) en estanques en Cerdeña, Italia, poniendo de relevancia nuevamente la importancia de suelos semi-húmedos como un factor determinante para esta especie. La temperatura y la humedad del sustrato son sin duda factores muy importantes para determinar la presencia del vector en una escala amplia, pero no son necesariamente suficientes para proporcionar mapas predictivos precisos en una escala geográfica más fina (Ippoliti et al. 2013). Peters et al. (2013) demostraron que, si bien la relación entre la textura y la humedad del suelo influye directamente en la presencia de *C. imicola*, existen otras variables como la ocurrencia de precipitaciones durante ciertos periodos del año que determinan la conveniencia de las condiciones para el desarrollo larvario.

Los resultados obtenidos en el presente estudio concuerdan en la importancia que tiene la variable composición del suelo, y dentro de ésta la granulometría del sustrato, sobre la abundancia del vector. Aun con esto, es necesario tener en cuenta que existen otros elementos como la ganadería que pueden jugar un papel importante sobre las características del suelo. Dentro del entorno ganadero, factores como el pisoteo, la defoliación y el retorno de nutrientes por los animales pueden considerarse en términos generales como los principales efectos causados en el ecosistema de pastizales por el pastoreo. En cuanto al reciclaje de nutrientes se refiere, son evidentes los efectos en la transferencia de nutrientes vegetales en las granjas debido a los productos excretados por los animales. La mayor parte de estos nutrientes se retorna al pastizal en forma de heces y orina, cuya cantidad es considerable (Sadeghian et al. 1999), generando micro-hábitats temporales no relacionados con la granulometría del sustrato que pueden ofrecer condiciones ideales para la cría de esta especie, como el estiércol de vaca (Braverman et al. 1974). Además, elementos relacionados con las masas de agua vinculadas al entorno ganadero, como abrevaderos, estanques artificiales o zonas de escorrentía proporcionan una humedad constante al suelo, dotando a éste de las condiciones necesarias para actuar como un buen criadero en un contexto propicio para completar el ciclo de vida. El efecto de los sistemas de riego o el tratamiento del sustrato con insecticidas son otros factores que pueden ejercer una influencia determinante sobre las poblaciones de esta especie (Calvete et al. 2010).

Nuestros resultados ponen de manifiesto que la inclusión de las variables ligadas a la cobertura del suelo no ayuda a explicar ni a predecir la distribución de *C. imicola* en CLM, del mismo modo que les sucede a Ippoliti et al. (2013) en Cerdeña. Esto podría ser debido al hecho de que *C. imicola* ha encontrado un hábitat adecuado en esta región y su abundancia relativa podría depender de otros factores

distintos de los predictores del paisaje, por lo que se sería necesario recabar información más exhaustiva y de carácter local acerca de la presencia de hospedadores y de otras características del hábitat que puedan influir en la biología del vector.

5.2.2. *CULICOIDES OBSOLETUS S.L.*

Para *C. obsoletus s.l.* no se encontraron factores geoclimáticos relacionados con la covariación del complejo con el resto de especies de *Culicoides*, mientras que se detectó una asociación significativa entre la variable T.E.S. y la T.G.V. con la variación espacial de su abundancia en CLM.

- Variable predictora T.E.S. [Tipo de Explotación Semi-extensiva]

Es necesario tener en cuenta que la actividad de algunas especies como *C. scoticus*, *C. pulicaris* o *C. punctatus* es mayor a primera hora de la mañana cuando los animales ya se encuentran pastando en el exterior, e incluso hay otras que se alimentan preferentemente a plena luz del día, como *C. nubeculosus* (Lassen 2012). Los estadios inmaduros de *C. obsoletus s.l.* tienen gran preferencia por desarrollarse en el estiércol que se acumula en los prados (Kettle & Lawson 1952, Zimmer et al. 2008), preferentemente en el de origen vacuno (Thompson et al. 2013), en los que incluso pueden pasar el invierno, aunque también pueden desarrollarse en lugares próximos a aguas estancadas con abundante materia orgánica y pantanos con densa vegetación hidrófita emergente (Harrup et al. 2013), así como en montones de compost y huecos de los árboles (Murray 1957). La mayoría de los estudios indican que las larvas del complejo *Obsoletus* no realizan su desarrollo en el horizonte A del suelo, sino más bien lo hacen en la capa de hojarasca u horizonte O, por lo que también está asociado a bosques de frondosas (Harrup et al. 2013). Ésta es una diferencia patente con *C. imicola*, cuyos estadios inmaduros están más influenciados por el tipo de suelo que los de *C. obsoletus s.l.* (Conte et al. 2007b). Esta plasticidad ecológica le permite desarrollarse en una gran cantidad de ambientes y podría explicar la elevada ubicuidad a nivel europeo, si bien la presencia del complejo *Obsoletus* en hábitats naturales es notablemente reducida en comparación con lo observado en zonas próximas a las instalaciones ganaderas, como atestigua el estudio de Durán (2012) en CLM o González (2014) en el País Vasco. Este último encuentra a *C. obsoletus s.s.* emergiendo de micro-hábitats formados por estiércol maduro (entre uno y dos años de fermentación), estiércol con materia orgánica depositado en los bordes del establo y estiércol fresco (días/semanas de fermentación), todos ellos depositados al aire libre, y a *C. scoticus* ligado a hojarasca en descomposición en asociación con la planta parásita *Lathraea clandestina*, conocida como la hierba de sotierra, situada en lugares frescos y sombríos de los alrededores de las granjas (González et al. 2013b). Asimismo y en relación con el aprovechamiento de la materia orgánica de origen no animal, productos ensilados como el maíz forrajero, la hierba, la pulpa de remolacha azucarera y sus combinaciones (Zimmer et al. 2013a, Thompson et al. 2013) o tallos de bananeras y hongos, ambos en descomposición (Boorman & Goddard 1970b, Mellor & Pitzolis 1979), han sido descritos como hábitats favorables para el desarrollo de *C. obsoletus s.s.* y *C. scoticus* en Europa. Estas similitudes en cuanto a preferencia de hábitat e incluso a nivel de hospedadores (Ninio et al. 2011b) pueden explicar por qué *C. obsoletus s.s.* y *C. scoticus* frecuentemente se distribuyen de manera muy pareja en las capturas con trampas de luz en Europa (Gomulski et al. 2005). Estudios recientes demuestran que el tipo de sustrato no solo es un factor clave que determina la abundancia de *Culicoides* adultos sino que también ejerce una importante influencia en la proporción sexual. Para el complejo *Obsoletus* en particular, los sustratos formados por estiércol de vaca y purines presentan una mayor proporción de machos emergidos mientras que en el estiércol de caballo y de oveja y en maíz ensilado predomina la emergencia de hembras (Thompson et al. 2013).

Todos estos estudios no hacen más que corroborar la estrecha asociación del complejo con los hábitats ligados al ganado, siendo particularmente común en montículos de estiércol maduro almacena-

dos en el exterior de las instalaciones ganaderas. Estos resultados avalan el carácter predictor de la abundancia de *C. obsoletus s.l.* obtenido para esta variable relacionada con el tipo de explotación en nuestro análisis de regresión. A pesar de ello, se trata de una especie versátil con capacidad para desarrollarse en gran variedad de sustratos en los cuales el incremento en el nivel de humedad favorece su desarrollo (Harrup et al. 2013), aunque el número de ejemplares capturados en otros hábitats no estercoleros es notablemente bajo (González 2014). Sin embargo y como sucede con el resto de especies del subgénero *Avaritia*, las pupas de este complejo son incapaces de flotar en la superficie del agua, por lo que evita hábitats totalmente anegados (Nevill et al. 2007, Lühken et al. 2014). Estudios recientes han demostrado que dicho complejo puede además aprovechar ciertos hábitats ligados a las construcciones ganaderas para desarrollarse, como áreas de escorrentía de los techos de los establos (Mathieu 2005), y hacerlo incluso en el interior de las instalaciones, ya sea en estiércol adherido a las paredes de los cobertizos o acumulado en el suelo. En relación a este comportamiento endófilo, autores como Zimmer et al. (2010) y Ninio et al. (2011a) coinciden en que estos jejenes encuentran en el interior de las instalaciones ganaderas lugares de cría permanentes y protegidos de inclemencias climáticas.

Estas experiencias revelan, por lo general, que los micro-hábitats situados en las inmediaciones de las instalaciones ganaderas proporcionan unas condiciones óptimas para el desarrollo de las formas larvianas, aunque en el presente estudio el complejo *Obsoletus* se ha capturado en mayor o menor medida en todo tipo de explotaciones, ya sean intensivas, extensivas o semi-extensivas. La abundancia de este vector dependerá en buena parte de la presencia de lugares de cría apropiados, lo cual a su vez estará determinado por el procesado y almacenamiento de los residuos animales, un problema asociado generalmente a las explotaciones intensivas y semi-extensivas, donde la carga ganadera siempre es mayor que la capacidad de hábitat. Las especies de *Culicoides* coprofílicas, como es el caso de los miembros del complejo *Obsoletus*, están normalmente presentes en el medio cuando el estiércol de vaca se encuentra disponible (Cannon & Reye 1966), por lo tanto su distribución es probablemente independiente de la cobertura terrestre y las condiciones edáficas (Lühken et al. 2014). Esta condicionante podría explicar el hecho de que no se hayan obtenido variables predictoras geoquímicas capaces de explicar la presencia/abundancia de este complejo en el presente estudio.

- Variable predictora T.G.V. [Tipo de Ganado Vacuno]

El uso de técnicas moleculares está resultando una herramienta eficaz para encuadrar taxonómicamente no solo a estos ectoparásitos sino también para averiguar qué hospedadores vertebrados son aquellos de los cuales se alimentan. Tradicionalmente, los estudios de hábitos y preferencias alimenticias de *Culicoides* se han llevado a cabo mediante la utilización de técnicas serológicas, y tan sólo unos pocos han investigado esta función mediante técnicas de PCR. Estas técnicas moleculares son herramientas muy precisas para la identificación específica de hospedadores en los estudios sobre preferencias alimenticias, si bien el principal hándicap es su elevado costo. Además, la eficacia de esta identificación puede disminuir a medida que se va produciendo la digestión de la sangre del hospedador en el abdomen del insecto (Martínez-de la Puente et al. 2012). La utilización de trampas cebadas directamente con hospedadores es otra técnica utilizada con regularidad en estudios sobre preferencias alimenticias de *Culicoides*. Esta técnica, más sencilla y en ocasiones incluso más rigurosa que las técnicas moleculares (Viennet et al. 2013), se basa en la captura directa de los dípteros que quedan adheridos en una especie de enmallado pegajoso con el que se recubre a los animales (Viennet et al. 2011). En estos casos es conveniente la utilización de diferentes especies animales del mismo peso así como el uso de individuos de diferentes pesos de la misma especie a fin de amortiguar las posibles diferencias de atracción debidas al efecto no lineal producido por el tamaño del hospedador, mediante el cual la presencia de hospedadores de mayor tamaño puede enmascarar la de otros más pequeños. Además es bien sabido que el atractivo de un hospedador puede variar considerablemente dentro de

una especie dada de acuerdo al sexo, edad o características individuales como resultado de diferencias en la emanación de olor (Viennet et al. 2013).

En Francia, Ninio et al. (2011b) realizaron un estudio sobre las preferencias de hospedadores de los *Culicoides* y encontraron al complejo *Obsoletus* como el taxón más abundante de la investigación. Por especies, obtuvieron que los ejemplares de *C. chiopterus* mostraban una alimentación estricta sobre ganado bovino, mientras que en *C. dewulfi*, *C. scoticus* y *C. obsoletus* s.s. este espectro se diversificó ligeramente, aunque los resultados mostraron un claro predominio de sangre procedente de ganado bovino, seguido de lepóridos, équidos, óvidos, suidos y humanos. Por su parte, Viennet et al. (2013) encuentran en el caballo el principal hospedador de este complejo específico en el oeste de Francia, donde *C. obsoletus* s.s. aparece como la única especie atraída por aves en el estudio. En Dinamarca, Lassen et al. (2012) trataron de evaluar la identidad y diversidad de hospedadores de *Culicoides* mediante el empleo de técnicas moleculares. Según este estudio, *C. obsoletus* s.l. demuestra tener un amplio rango de hospedadores diferentes (vacas, cabras, corzos, ciervos, caballos, ratones y humanos), evidenciando un comportamiento estrictamente mamófilo, en contraste con otros resultados anteriores en el mismo país en los que se había detectado realizando la alimentación también en aves (Lassen et al. 2011). A pesar de esta gran variedad de hospedadores, la especie presentó una marcada querencia hacia el ganado bovino en Dinamarca, como demuestra la elevada cantidad de hembras alimentadas con sangre de vacuno en comparación con las de los otros mamíferos del estudio. En España, Martínez-de la Puente et al. (2012) realizaron una caracterización genética e identificación molecular de las fuentes sanguíneas en *C. obsoletus* s.l. capturados en dos granjas de las Islas Canarias, concretamente en Gran Canaria y Tenerife. Este estudio corrobora la importancia de los rumiantes como hospedadores principales de este complejo, manifestándose el ganado ovino y caprino como buenos hospedadores en ausencia de otros animales, del mismo modo que Gerry et al. (2009) habían constatado anteriormente en el norte de España. En el Parque Nacional de los Picos de Europa, Calvo et al. (2012) realizan un estudio en localizaciones pertenecientes al Principado de Asturias en el cual obtienen, mediante caracterización genética, resultados muy parecidos a los de Gerry et al. (2009) y Martínez-de la Puente et al. (2012). Estos autores encuentran un porcentaje superior al 80% de los individuos alimentados de ovejas, mientras que solo un 6% lo hacen sobre vacuno y el resto sobre gallináceas, pequeños roedores e incluso el ser humano, circunstancia que puede estar condicionada por el hecho de que en Picos de Europa hay un número mucho mayor de cabezas de ganado ovino en comparación con las de vacuno. En Bélgica, Zimmer et al. (2013b) estudiaron las preferencias de los *Culicoides* hacia diferentes biotopos en la reserva natural de Hautes Fagnes, comparando éstos con las capturas obtenidas en una granja próxima de ganado bovino. Las especies pertenecientes al complejo *Obsoletus* (así como *C. dewulfi* y *C. chiopterus*) parecen preferir sustratos antropogénicas o relacionados con la ganadería vacuna como criaderos (Zimmer et al. 2013c), lo cual coincide con los resultados de estos autores que lo encuentran preferentemente asociado a la explotación de ganado bovino. En Alemania, Ayllón et al. (2014) realizaron un estudio sobre los hábitos alimenticios de los *Culicoides* y observaron que en capturas realizadas directamente por aspiración sobre el ganado, el número de *C. obsoletus* s.l. capturados sobre vacas fue significativamente mayor que sobre ovejas, lo que indica que el ganado bovino puede ser más atractivo para esta especie. En ambos tipos de animales, el complejo *Obsoletus* fue el taxón más abundantemente capturado durante el ensayo. Este mismo hecho había sido apuntado con anterioridad por otros autores como Bartsch et al. (2009) y Garros et al. (2011) en estudios realizados en el país germano en los que identificaron la sangre de los hospedadores mediante PCR multiplex practicadas a *Culicoides* alimentados. Los resultados de los estudios realizados en este país revelaron que las especies que integran el complejo *Obsoletus* pueden alimentarse de una amplia variedad de hospedadores vertebrados, pero muestran una clara preferencia por el ganado bovino, incluso en presencia de otros animales en zonas adyacentes (Bartsch et al. 2009). Buena muestra de ello puede hallarse en los resultados de Griffioen et al. (2011) en Holanda, los cuales encuentran tanto a *C.*

obsoletus s.s. como a *C. scoticus* estrechamente asociados al ganado ovino en grandes cantidades en ausencia de otros hospedadores, del mismo modo que de Raat et al. (2008) encuentran a *C. obsoletus* en proporciones superiores al 90% en ganado equino en el mismo país.

Todos estos estudios realizados en la última década a nivel europeo coinciden en que *C. obsoletus* s.l. puede exhibir cierto carácter ornitófilo aunque en general muestra una preferencia diferenciada por realizar su hematofagia sobre hospedadores rumiantes y, entre éstos, manifiesta en muchas ocasiones una inclinación marcada hacia el ganado bovino, lo cual corrobora los resultados obtenidos en nuestra regresión, que identifica a este tipo de ganado como un predictor de la abundancia de este complejo específico. El número de cabezas de ganado también parece ser un factor importante a tener en cuenta, como comprueban Garcia-Saenz et al. (2010), que documentan un incremento lineal entre el número de *C. obsoletus* capturados y el número de ovejas, o Kluiters et al. (2013). A pesar de todo ello, estudios realizados en la misma línea como el que llevan a cabo Purse et al. (2012) en Escocia no hallan ningún hospedador que se comporte como predictor de la abundancia de este complejo específico.

SUBGÉNERO *BELTRANMYIA*

5.2.3. *CULICOIDES CIRCUMSCRIPTUS*

No se ha encontrado ninguna asociación, ni en relación a su covariación con las otras especies a nivel de la comunidad de *Culicoides* de CLM, ni en relación a la variación espacial de su abundancia.

Braverman et al. (1974) hallan larvas de esta especie en suelos anegados ricos en materia orgánica mientras que Mellor & Pitzolis (1979) la encuentran en charcos contaminados con excrementos animales. Más tarde, los resultados obtenidos por Uslu & Dik (2010) en su estudio sobre la caracterización química de los sitios de cría de los *Culicoides* de Turquía revelan que ésta es una especie cosmopolita capaz de desarrollarse en todo tipo de ambientes, a pesar de haberse encontrado en mayor medida en zonas expuestas a la luz solar como barro adyacente a embalses, zonas lodosas con goteo constante y pequeños charcos. Foxi & Delrio (2010) coinciden con los anteriores y recalcan la gran plasticidad ecológica de esta especie, la cual encuentran bien repartida en todos los microhábitats de su estudio realizado en Cerdeña, Italia. A pesar de esta elevada ubicuidad, encuentran a *C. circumscriptus* más abundantemente en barro adyacente a un estanque desprovisto de vegetación. En el estudio de González et al. (2013b) esta especie también aparece bien representada en varios ambientes, siempre en hábitats permanentemente inundados cerca de la superficie del agua. En lo concerniente a sus hábitos alimenticios, este díptero es marcadamente generalista y se ha encontrado alimentándose tanto de aves como de mamíferos, entre ellos las personas (Lassen et al. 2012), e incluso de batracios (Dzhafarov 1964).

En lo que concierne a nuestro estudio, esta especie está agrupada en el primer componente biológico junto a *C. punctatus*, *C. pulicaris*, *C. obsoletus* s.l. y *C. newsteadi*, si bien dicho conjunto no aparece correlacionado a ningún componente medioambiental, como se puede comprobar en la matriz de correlación (Tabla 18), no habiéndose obtenido tampoco resultados en la regresión realizada para la especie en particular. Esta circunstancia puede deberse al hecho de que ninguno de los factores controlados se esté comportando como un modulador de la abundancia de *C. circumscriptus* en CLM, donde las condiciones pueden ser idóneas por lo que la variación de estos determinantes no supondría un factor limitante para el díptero. Se podría decir que se encuentran en su core-area de distribución, lo que coincide con su elevada abundancia.

SUBGÉNERO *CULICOIDES*5.2.4. *CULICOIDES NEWSTEADI*

No se ha encontrado ninguna asociación, ni en relación a su covariación con las otras especies a nivel de la comunidad de *Culicoides* de CLM, ni en relación a la variación espacial de su abundancia.

Las larvas de esta especie viven en los bordes fangosos de charcas y estanques con vegetación herbácea y mucha materia orgánica asociadas a explotaciones ganaderas (Foxi & Delrio 2010). En cuanto a sus hospedadores, el díptero se alimenta de ganado bovino y ovino (Calvo et al. 2012, Pettersson et al. 2013).

Como se ha visto en el caso de *C. circumscriptus* y siendo ésta una especie que forma parte del mismo grupo, el componente biológico en el que se agrupa no aparece correlacionado a ningún componente medioambiental. Además en este caso tampoco se obtienen resultados en la regresión realizada para la especie en particular. Al igual que en la especie anterior, este resultado puede deberse al hecho de que ninguno de los factores controlados se esté comportando como un modulador de la abundancia de *C. newsteadi* en CLM.

5.2.5. *CULICOIDES PULICARIS*

Si bien no se han encontrado factores asociados a su covariación con el resto de las especies, respecto a la variación espacial de su abundancia, ésta ha estado asociada a la variable T.G.V. y al factor FVmax1.

- Variable predictora T.G.V. [Tipo de Ganado Vacuno]

En Francia, Ninio et al. (2011b) realizaron un estudio sobre las preferencias de hospedadores de los *Culicoides* y obtuvieron un ejemplar de *C. pulicaris* alimentado con sangre, por lo que no se pudo establecer un criterio sólido de preferencia por ningún vertebrado en particular. Por otra parte, los ejemplares de *C. pulicaris* capturados en el estudio de Lassen et al. (2012) se alimentaron en su gran mayoría del ganado bovino, y muy puntualmente sobre cabras, ciervos y caballos, mostrando un rango de hospedadores menor que *C. obsoletus* s.l. Este hecho se acentúa más si cabe en los resultados anteriormente obtenidos por Lassen et al. (2011), en el que encuentran a hembras de *C. pulicaris* únicamente alimentadas con sangre de bovinos. En Bélgica, Zimmer et al. (2013b) estudian las preferencias de los *Culicoides* hacia diferentes biotopos en la reserva natural y encuentran a *C. pulicaris* más vinculado a la explotación ganadera que al resto de hábitats, aunque también se obtienen capturas significativas en bosques de coníferas y frondosas, como sucede con el complejo *Obsoletus*. En Alemania, Ayllón et al. (2014) realizaron un estudio sobre los hábitos alimenticios cuyos resultados revelaron que tanto el complejo *Obsoletus* como el complejo *Pulicaris* pueden alimentarse de una gran variedad de hospedadores vertebrados, pero muestran una clara preferencia por el ganado bovino, incluso en presencia de otros animales en zonas adyacentes (Bartsch et al. 2009). En Holanda se ha comprobado que *C. pulicaris* es poco relevante asociado a ganado ovino (Griffioen et al. 2011). En España, Calvo et al. (2012) lo encuentran alimentándose principalmente de ganado ovino en el Parque Nacional de los Picos de Europa, aunque también aparecen individuos de forma puntual que realizan su hematofagia sobre ganado vacuno, gallináceas e incluso personas.

Todos estos estudios realizados en la última década a nivel europeo ponen de relevancia que *C. pulicaris* tiene especial preferencia por realizar su hematofagia en rumiantes y, entre estos, muestra en muchos casos una inclinación marcada hacia el ganado bovino, lo cual corrobora los resultados ob-

tenido en nuestra regresión, que identifica al ganado bovino como un predictor de la abundancia de esta especie. A pesar de esto, existen estudios realizados en este sentido en Europa que no encuentran ningún hospedador que se comporte como un buen predictor de la abundancia de esta especie, como es el caso del realizado por Purse et al. (2012) en Escocia.

- Variable predictora FVarimax1 [(Espacios con vegetación escasa + Zonas quemadas) + Frutales + Vegetación esclerófila]

Las hábitats larvarios de esta especie han sido poco estudiados, pero se han encontrado larvas en sustratos anegados de reducidas dimensiones cerca de los lagos (Kremer 1965), en pequeños lugares pantanosos (Kettle & Lawson 1952) y en bosques con abundante hojarasca y estanques, lo que demuestra su afinidad para reproducirse en suelo húmedo y áreas pantanosas (Tweddle 2002). De hecho, esta especie no solo tolera sino que podría preferir biotopos anegados ya que sus pupas, a diferencia de las de otras especies, pueden flotar en la superficie del agua (Nevill et al. 2007). En Dinamarca Kirkeby et al. (2009) encuentran a esta especie junto con *C. punctatus* en zonas de pastoreo encharcadas y con abundante estiércol. En relación a los hábitats que ocupa en España, González et al. (2013a) en el País Vasco encuentran que esta especie no es dominante en ningún tipo de micro-hábitat, sin embargo las capturas de individuos emergidos a partir de colecciones de sustratos se registraron procedentes de sustratos con hojarasca y, en menor frecuencia, en lodos procedentes de bosques y en las riberas de los ríos.

Como demuestran estos estudios, es evidente que la especie es relativamente flexible en la elección de los hábitats larvarios, aunque siempre en sustratos con elevada humedad y materia orgánica. Por tanto, es lógico que esta variable se comporte como un predictor negativo de la abundancia de *C. pulicaris* en CLM, teniendo en cuenta que las variables que conforman el componente están ligadas a tierras de labor en secano o la vegetación natural perteneciente a las formaciones esclerófilas de hoja dura y persistente, de defensa ante las áridas condiciones ambientales de la inmensa llanura manchega. En este mismo sentido, Purse et al. (2012) encuentran las coberturas "Praderas" y "Terrenos principalmente agrícolas, pero con importantes espacios de vegetación natural" como predictores positivos de la abundancia de esta especie en Escocia.

5.2.6. *CULICOIDES PUNCTATUS*

No se ha encontrado ninguna asociación, ni en relación a su covariación con las otras especies a nivel de la comunidad de *Culicoides* de CLM, ni en relación a la variación espacial de su abundancia.

González (2014) estudia los lugares de desarrollo de los estadios inmaduros de estos dípteros en el País Vasco y encuentra a *C. punctatus* en abundancia en márgenes húmedos asociados a charcas así como zanjas herbáceas saturadas de agua, zonas de goteo y pastizales, mientras que en Dinamarca Kirkeby et al. (2009) lo hallan en zonas de pastoreo encharcadas y con estiércol. En este mismo país nórdico Lassen et al. (2011, 2012) analizan la sangre de hembras alimentadas de esta especie y encuentran que se alimentan casi en exclusividad de mamíferos, primordialmente de ganado bovino, de forma puntual sobre cabras y ciervos y anecdóticamente en aves. Viennet et al. (2013) lo encuentran alimentándose sobre caballos y vacas en Francia. En España, Calvo et al. (2012) la encuentran sobre todo alimentándose de hospedadores ovinos, de gallináceas y personas en menor medida, y puntualmente de pequeños roedores. Purse et al. (2012) estudian la influencia de los factores asociados a los suelos, los huéspedes y las variables climáticas sobre la abundancia local de las especies de *Culicoides* relacionadas con el ganado en Escocia. En el caso de esta especie estos autores encuentran su patrón de abundancia explicado por predictores como el índice de vegetación, la presencia de hospedadores ovinos, la temperatura del suelo durante el día y la cobertura "Praderas". En Dinamarca Kirkeby et al.

(2009) capturan 34 especímenes en trampas de emergencia colocadas sobre el sustrato, en pantanos eutrofizados y zonas de pastoreo con abundante estiércol. Este estudio pone en entredicho la precisión del CLC2000, ya que en este caso la base de datos no clasificó correctamente coberturas tipo "Praderas" en las que muchos *Culicoides* fueron capturados, pudiendo ser un problema debido a los cambios producidos por rotación de cultivos.

En relación a nuestro estudio y del mismo modo que sucede para *C. circumscriptus* y *C. newsteadi*, el componente biológico en el que se agrupa no aparece correlacionado a ningún componente medioambiental y no se obtienen resultados en la regresión realizada para la especie en particular. En el caso de estas tres especies es significativo el hecho de que sean precisamente las más abundantes, por lo que al no encontrar ninguna relación en la variación de su abundancia es presumiblemente debido al hecho de que se encuentran en condiciones ideales. En contraposición, en aquellas especies en las que sí se hallan determinadas asociaciones ello puede ser debido a que se encuentran en áreas más marginales de distribución por lo que algún factor modula o limita su abundancia.

SUBGÉNERO *MONOCULICOIDES*

Para las especies de este subgénero, fue el factor FVarimax3 la variable asociada a su covariación con el resto de la comunidad de especies de *Culicoides* en CLM.

5.2.7. *CULICOIDES NUBECULOSUS*

Para esta especie en concreto, fueron los factores FVarimax3, la variable T.E.E., la variable T.G.V., y los factores FVarimax1 y FVarimax 2 los relacionados con la variación de la abundancia espacial media de la especie en esta comunidad autónoma.

- Correlación significativa entre FEspecies2 [*Culicoides nubeculosus* + *Culicoides parroti*] y FVarimax3 [Pastizales naturales + Praderas + Bosques de frondosas]
- Variable predictora FVarimax3 [Pastizales naturales + Praderas + Bosques de frondosas]

Se define como "pastizal natural" a toda área que sustenta vegetación nativa compuesta por hierbas de pradera, arbustos y en ocasiones árboles, empleada en el apacentamiento del ganado. La asociación de hábitats larvarios de *Culicoides* y contaminación fecal no es un fenómeno extraño, ya que ha sido bien estudiado cómo estos ambientes con elevado contenido en materia orgánica pueden suponer biotopos adecuados para *C. nubeculosus*, como atestiguó Downes (1950) en el Reino Unido. Suelos fangosos, al aire libre, a menudo contaminados con excrementos de animales, son zonas de reproducción comunes para las larvas de esta especie (Blackwell 2001). De hecho, Downes (1950) estableció la primera colonia de laboratorio de *C. nubeculosus* simulando el hábitat natural de las larvas con un sustrato bien estercolado procedente del lugar de cría original. Recientemente, Uslu & Dik (2007) coincidieron en estas afirmaciones encontrando a *C. nubeculosus* estrechamente relacionado con hábitats formados por fangos ricos en materia orgánica y estiércol cerca de los reservorios de agua y suelos húmedos con materia orgánica en la provincia de Konya, Turquía. Más tarde, Uslu & Dik (2010) confirmaron que esta especie se reproduce preferentemente en hábitats contaminados con heces de ganado vacuno, ovejas, gallinas, patos y gansos. En este estudio, los hábitats larvarios se correlacionaron con la materia orgánica, K, Na, CaCO₃, P y Zn, en lodos con salinidad media y pH neutro. Estos resultados muestran que *C. nubeculosus* y otras especies del subgénero *Monoculicoides* como *C. puncticollis* y *C. riethi* pueden llevar a cabo su desarrollo en barro rico en estiércol próximo a fuentes de agua y lodo de pantanos, siendo la materia orgánica y la humedad factores limitantes relevantes para su desarrollo

preimaginal. En Bélgica, Zimmer et al. (2013c) localizan a las larvas de esta especie en sustratos limosos provenientes de estanques. En el estudio de Augot et al. (2013), las pupas de *C. nubeculosus*, *C. stigma* y *C. parroti* son halladas conviviendo en el mismo biotopo rico en materia orgánica, lo que confirma las observaciones de Uslu & Dik (2006). Mediante el uso de trampas de emergencia, Harrup et al. (2013) encuentran a esta especie en montones de estiércol, pero también asociada a vegetación de ribera y bosques de frondosas en el Reino Unido.

Todos estos estudios corroboran la correlación del díptero (junto con *C. parroti*) con aquellas variables reales que conforman el tercer componente, ambientes naturales relacionados en parte con el ganado, donde hay acúmulos de materia orgánica, bien provenientes de las heces animales o de la descomposición de la biomasa vegetal. Este componente ambiental se convierte a su vez en variable predictora de la abundancia de *C. nubeculosus*.

- Variable predictora T.E.E. [Tipo de Explotación Extensiva]

Este tipo de preferencias por hábitats naturales como pastizales y praderas y su relación con el ganado bovino (ver Variable predictora T.G.V.) pueden determinar que la especie esté más ligada a sistemas de producción animal extensivos en CLM. En este caso, Durán (2012) no encuentra ningún ejemplar de *C. nubeculosus* en su estudio en CLM en zonas naturales no ganaderas, lo que confirmaría que la especie está ligada a ambientes naturales solo cuando éstos se encuentran vinculados a su vez a la ganadería, de modo que el contexto se traduce en sistemas de producción extensivo o, en todo caso, semi-extensivo.

- Variable predictora T.G.V. [Tipo de Ganado Vacuno]

En cuanto a su correspondencia con el tipo de ganado, los hospedadores habituales de esta especie son el ganado bovino y equino (Roberts 1966, Mellor 1974), habiendo constancia de ataques masivos a ganado vacuno en pastura en Dinamarca (Nielsen & Christensen 1975), aunque también puede alimentarse sobre ovejas y personas, entre otros (González & Goldarazena 2011). El hecho de que el ganado equino sea poco relevante en CLM, sobre todo en cuanto a número de animales, puede ser un factor por el cual en esta comunidad autónoma el díptero haya tendido a estar más relacionado con el ganado bovino, el cual se convierte en una variable explicativa de la abundancia de *C. nubeculosus*.

- Variable predictora FVarimax1 [(Espacios con vegetación escasa + Zonas quemadas) + Frutales + Vegetación esclerófila]
- Variable predictora FVarimax2 [(Terrenos principalmente agrícolas, pero con importantes espacios de vegetación natural + Fracción de arcilla de la capa superficial + Bosques de coníferas)]

Como demuestran los estudios de hábitats para esta especie, los factores limitantes para el desarrollo de las formas inmaduras de este díptero son principalmente la materia orgánica y la humedad. Por tanto, es lógico que estas variables se comporten como predictores negativos de la abundancia de *C. nubeculosus* en CLM, teniendo en cuenta que las variables que conforman ambos componente están ligadas a la agricultura en lugar de la ganadería y que la vegetación vinculada no proporciona abundancia de materia orgánica vegetal accesible en forma de hojarasca, como sí lo hace el bosque de frondosas.

5.2.8. *CULICOIDES PARROTI*

Para esta especie fueron los factores FVarimax3 y FVarimax 6 los relacionados con la variación de la abundancia espacial media de la especie en esta comunidad.

- Correlación significativa entre FEspecies2 [*Culicoides nubeculosus* + *Culicoides parroti*] y FVarimax3 [Pastizales naturales + Praderas + Bosques de frondosas]
- Variable predictora FVarimax3 [Pastizales naturales + Praderas + Bosques de frondosas]

Esta especie ha sido escasamente estudiada hasta la fecha, sin embargo Uslu & Dik (2007) capturan unos pocos ejemplares en fangos ricos en materia orgánica cerca de reservorios de agua, si bien estas capturas son mucho más escasas que las de *C. nubeculosus* en la misma zona. Más tarde, estos mismos autores encuentran dos ejemplares en barros próximos a un cañar, uno de barro cercano a un arroyo y otro más en tierra húmeda (Uslu & Dik 2010). Foxi & Delrio (2010) encuentran larvas en los bordes fangosos de charcas y en estanques con vegetación herbácea, compartiendo biotopo con *C. newsteadi*. En el estudio de Augot et al. (2013), las pupas de esta especie son halladas junto a las de *C. nubeculosus* y *C. stigma* conviviendo en el mismo biotopo, un hábitat rico en materia orgánica.

Aunque los estudios son escasos, los resultados obtenidos en los mismos corroboran la relación entre esta especie (junto con *C. nubeculosus*) y la dependencia con aquellas variables reales que conforman el tercer componente, ambientes naturales relacionados en parte con el ganado, donde hay acúmulos de materia orgánica y mucha humedad, comportándose a su vez como variable predictora de la abundancia de *C. parroti*.

- Variable predictora FVarimax6 [Fracción de limo de la capa superficial + Fracción de arena de la capa superficial]

Al igual que sucede con *C. imicola*, FVarimax6 también se comporta como un predictor de la abundancia para esta especie, si bien en este caso se trata de un predictor ligeramente negativo. La granulometría es un factor más de los que influyen en la abundancia y distribución de esta especie, pero es necesario volver a tener en cuenta que existen otros elementos que pueden jugar un papel importante sobre las características intrínsecas del suelo. Determinados factores dentro del entorno ganadero generan ecosistema de pastizales que existirán en un entorno agrícola que comparta el mismo tipo de suelo.

5.3. CAPÍTULO III

5.3.1. ANÁLISIS DE LA VARIACIÓN INTER-ANUAL DE LA ABUNDANCIA DE *CULICOIDES* MAMÓFILOS EN CLM

Existen numerosos trabajos que han tratado de profundizar en la influencia que ejercen los factores bióticos y abióticos sobre las poblaciones de *Culicoides*, sobre todo incidiendo especialmente en aquellas especies de mayor relevancia vectorial, utilizando como variable dependiente tanto la abundancia como la presencia/ausencia de estos dípteros, e incluso ambas simultáneamente. En los últimos años se ha comprobado que la distribución a escala local de los *Culicoides*, y en muchos casos las enfermedades que vehiculizan, se explican mejor con modelos que incorporan no sólo las variables climáticas sino otras como la cobertura vegetal (Guis et al. 2007), la topografía (Conte et al. 2007b) o los factores relativos a los hospedadores (Calvete et al. 2008). Los métodos estadísticos utilizados en cada caso son variados y van desde la regresión logística al análisis discriminante, pasando por la partición de la variación, entre otros (Rigot et al. 2012).

En el caso de la variación inter-anual, el objetivo fue explorar la fuerza de asociación y/o la importancia relativa de las variables "Climáticas", recogidas rutinariamente en el plan nacional de vigilancia, la "Localidad" y el "Año" sobre la abundancia de *Culicoides* mamófilos capturados en CLM, a través de un primer análisis de regresión para valorar conjuntamente la importancia de dichas variables estudiadas. Posteriormente se recurrió a un análisis de la partición de la variación con el fin de determinar el efecto individual de cada variable así como las interacciones existentes entre ellas.

Según el análisis de regresión inicial, y atendiendo al total de variación explicada por separado por cada grupo de variables, existe un patrón general común a todas las especies en el cual es la variable

“Localidad” la responsable de la mayor variación en la abundancia de *Culicoides*, seguida de las variables “Climáticas” y finalmente del “Año”. Esto significa que son los diferentes componentes ambientales que forman un ecosistema a escala local los que influyen más notablemente en la variación de la abundancia de estos dípteros. Estos resultados pueden ser entendidos por la alta dependencia de los *Culicoides* a condiciones locales adecuadas (Conte et al. 2007b) ya que, si bien las variables climáticas, sobre todo la temperatura, han sido propuestas clásicamente como aquellas más determinantes en la distribución y la dinámica temporal de estos insectos, nuestros resultados, junto con otros recientes como los de Acevedo et al. (2010), muestran que existen otros factores distintos del clima que juegan un papel tanto o más relevante. Indudablemente, el peso específico de cada uno de estos factores se encontrará en estrecha dependencia de la escala a la que se trabaje. En nuestro caso, al igual que sucede con Acevedo et al. (2010), se ha trabajado con una meso-escala en donde las variaciones climáticas no son muy importantes y, en consecuencia, son las variables que pueden variar a meso y micro-escala las que determinarán con más fuerza la abundancia de las especies. Las variables climáticas, por su parte, suelen ser mejores predictores para trabajos enmarcados dentro de una macro-escala geográfica.

En relación a las “Climáticas”, se ha encontrado asociación entre la temperatura mínima y la abundancia de todas las especies, mientras que sólo se ha encontrado relación con la temperatura máxima y la abundancia de *C. imicola*, *C. circumscriptus* y *C. pulicaris*, lo que alude a la gran importancia de tener en cuenta la temperatura mínima a la hora de realizar modelos predictivos sobre la dinámica de estos ceratopogónidos.

Respecto al “Año”, son remarcables las numerosas interacciones con carácter supresivo. Este hecho puede deberse a que la serie temporal de años estudiada ha sido muy reducida (solo tres), por lo que el efecto predictivo de esta variable puede haberse visto potenciado por el efecto de las otras variables predictoras. Posiblemente en una serie temporal más larga no se detectarían este tipo de interacciones supresoras.

Este patrón cambia ligeramente al aplicar la partición de la variación pues aunque la “Localidad” sigue siendo la responsable de la mayor variación en la abundancia para todas las especies objeto de estudio, el efecto puro del “Año” se torna mayor que el identificado para las variables “Climáticas” en la gran mayoría de las especies, al contrario que en la variación explicada por separado. Los solapamientos que se producen entre las distintas variables determinan el efecto combinado de las mismas sobre las diferentes especies. El hecho de que las variables “Climáticas” cambien poco en el espacio al trabajar en una superficie geográfica de dimensiones moderadas explica que al aplicar la partición de la variación sea todavía mayor la importancia de las variaciones a meso y micro-escala representadas (o contenidas) por (dentro) de la variable “Localidad”, seguido de las variaciones del “Año”. Esto pone de relevancia el hecho de que las variables climáticas actúan sobre todo a gran escala geográfica y a escala temporal debido a sus variaciones entre años. Dentro de esta variación, son los condicionantes de meso y micro-escala las que determinan la variación de los *Culicoides* en última instancia.

5.3.1.1. SUBGÉNERO AVARITIA

Desde el taxón cuya abundancia presentó la menor asociación con la variable “Localidad” (complejo *Obsoletus* con un 51,1%) hasta el que más (*C. imicola* con 83,5%), queda patente que ésta es la variable que explica por separado más variación en la abundancia de los ceratopogónidos analizados en el presente estudio. En particular, ésta marcada diferencia entre los factores de hábitat que influyen sobre ambos vectores del subgénero *Avaritia* es debida a ciertos factores bióticos y abióticos que modulan su proliferación. Mientras que el complejo *Obsoletus* tiene una mayor tolerancia a cambios del terreno o diferentes gradientes de altitud, *C. imicola* está más fuertemente limitado dentro de los factores

que conforman sus condiciones óptimas de cría (Conte et al. 2007ab). Dicho de otro modo, *C. imicola* es menos adaptable y por tanto su abundancia está más determinada por la variación de las condiciones de hábitat a escala local. Éste y otros estudios recientes de similares características ponen de relevancia el hecho de que *C. imicola* y el complejo *Obsoletus* no suelen compartir un hábitat común de cría (Perrin et al. 2006). Calvete et al. (2008) determinan que la superposición de áreas con muy alta abundancia de ambos taxones se prevé que se produzcan tan solo en áreas restringidas de la España peninsular y Baleares, y en la mayor parte de Portugal, sin embargo la superposición de áreas con altas abundancias y/o muy altas se identificó a través de extensas partes del suroeste de España. El patrón de superposición estimado en este trabajo muestra un fuerte contraste entre las distribuciones espaciales de estos *Culicoides*, cuyas áreas de superposición además no suelen registrar una coincidencia temporal en los picos de población de las especies.

El total de la variación explicada por separado por el conjunto de variables "Climáticas" también revela la dispereja influencia que ejerce el clima en la abundancia de ambas especies. Mientras que en *C. imicola* el efecto de esta variable es del 47,5%, en el complejo *Obsoletus* este porcentaje desciende hasta el 13,4%, lo que indica una mayor tolerancia de éste último para proliferar con cierta independencia de las temperaturas en el área estudiada, lo cual coincide con los resultados obtenidos en la cuenca del Mediterráneo por Conte et al. (2007). Este resultado se ajusta a los encontrados en otros estudios que han constatado la ubicuidad del complejo, debida en parte a su elevada capacidad de utilizar una amplia variedad de biotopos a nivel preimaginal (Rigot 2011) y de poseer, en general, una mayor plasticidad en sus requerimientos ecológicos. En este punto es importante destacar que dicha plasticidad puede estar influida por el hecho de que se trate de un complejo específico y no son una especie en solitario, por lo que los valores son el reflejo de los diferentes requerimientos de cada una de las especies que lo componen. En cuanto a la variación explicada por separado por la variable "Año", en ambas especies el valor es inferior al 10%, alcanzando en *C. imicola* un 2,8%, lo cual indica el escaso peso que ejerce en el presente estudio la variable temporal en la variación de la abundancia de ambos vectores, en tanto en cuanto nos atenemos exclusivamente al análisis de regresión sin aplicar la partición de la variación.

En el caso concreto de *C. imicola*, Acevedo et al. (2010) encuentran que sus resultados contrastan con estudios previos como el de Wittmann y cols. (2001) en el que las variables relacionadas con la temperatura alcanzaron el poder explicativo más alto en modelos de distribución de la especie a nivel de la península ibérica. Circunscritos a España, Acevedo et al. (2010) describen que es la precipitación la variable climática más importante, por delante de la temperatura, lo cual parece explicarse por la gran influencia que ejerce la humedad del suelo a la hora de condicionar biotopos preferentes para este díptero. A pesar de que ambos trabajos están enmarcados dentro de un área similar, el número de estaciones de muestreo en el que se basan para realizar sus cálculos es bastante disperejo, siendo de 30 estaciones para Wittmann et al. (2001) y 249 para Acevedo et al. (2010), por lo que esta diferencia puede ser un motivo que explique en parte las diferencias obtenidas en la relevancia de los factores. Del mismo modo y también en nuestro país, Calvete et al. (2008) encuentran que la ocurrencia de esta especie se ve determinada principalmente por la estacionalidad de la precipitación y de la temperatura (más que su valor medio) y la estacionalidad del NDVI (Índice de Vegetación Diferencial Normalizado), mientras que Ducheyne et al. (2013) coinciden en parte al determinar que su abundancia se ve ampliamente explicada por las variables de precipitación, tales como el nivel de precipitación del mes más seco y la precipitación media mensual de los meses de verano, de junio a septiembre. Según Baylis et al. (2001), el predictor más importante de la abundancia de *C. imicola* es el pico anual de la abundancia de vegetación, que en sí mismo está relacionado con los niveles de humedad del suelo. Teniendo en cuenta que *C. imicola* se desarrolla en suelos húmedos ricos en materia orgánica, el aumento de la población en primavera dependerá en primera instancia de la pronta disponibilidad de un hábitat

reproductivo adecuado. Tal y como exponen Koenraadt et al. (2014), parece obvio que la abundancia de *C. imicola* está influenciada principalmente por el efecto de las precipitaciones. Conte et al. (2007b), también coinciden en este punto al indicar que la temperatura no basta para explicar la distribución fragmentada de esta especie en las regiones más cálidas de Italia, lo cual indica que en primer lugar ciertas condiciones edáficas deben prevalecer para que la especie sea capaz de establecerse a nivel local. En este país, Purse et al. (2004) proponen un modelo matemático para predecir la distribución de *C. imicola* basado en una combinación de variables formadas por la temperatura de la superficie de la tierra, el NDVI y la reflectancia infrarroja media en Sicilia. Estos datos dan validez a la hipótesis general de que la temperatura es un factor que actúa a gran escala. Si se presentan unas condiciones de temperatura apropiadas, el hecho de que realmente una especie pueda desarrollarse en un lugar específico dependerá de los factores que actúen a esa escala, como por ejemplo la humedad, el tipo de suelo o los hospedadores.

En cuanto a *C. obsoletus s.l.*, su presencia generalizada tanto altitudinal como latitudinalmente en toda la región Paleártica (Kaufmann et al. 2012) demuestra que puede persistir independientemente del tipo de suelo o la pendiente del terreno, siendo además capaz de tolerar temperaturas medias significativamente más bajas (Conte et al. 2007ab). Si bien Ducheyne et al. (2013) determinan que la abundancia del complejo está determinada en España por factores relacionados con la precipitación estival y la temperatura diaria y nocturna, nuestros resultados a escala local no están del todo en consonancia éstos. Calvete et al. (2008) determinan en su estudio sobre la coincidencia espacial de los vectores de la lengua azul en la península ibérica que las variables más importantes que explican la ocurrencia del taxón son el valor medio de temperatura seguido de la estacionalidad de la precipitación y el valor medio del NDVI.

Una explicación razonable al hecho de que en CLM la abundancia del complejo *Obsoletus* esté pobremente influenciada por las variables climáticas puede encontrarse en la naturaleza de sus biotopos preimaginales. Como se ha visto en apartados anteriores, los estadios inmaduros de *C. obsoletus s.l.* tienen gran preferencia por desarrollarse en el estiércol que se acumula en las inmediaciones de las instalaciones ganaderas (Zimmer et al. 2008). En ocasiones el estiércol está constituido por más de un desecho orgánico, como por ejemplo excrementos de animales y restos de las camas, como sucede con la paja. La descomposición aeróbica de estos residuos orgánicos por medio de la reproducción masiva de bacterias aeróbicas termófilas es un proceso que acontece de forma natural. Este proceso de fermentación genera energía en forma de calor que aumenta la temperatura del medio muy por encima de la temperatura ambiente. Las larvas prefieren desarrollarse en la capa superior del estiércol, allá donde la temperatura producto de la fermentación se atempera con la ambiental y la concentración de oxígeno es más alta. Conforme el estiércol envejece, la concentración de oxígeno se incrementa rápidamente mientras que el dióxido de carbono disminuye, lo que permite a los estadios inmaduros además no lidiar con bajas concentraciones de oxígeno ni elevados niveles de dióxido de carbono durante su desarrollo (Lühken et al. 2014). El complejo *Obsoletus* utiliza preferentemente el estiércol de origen vacuno (Thompson et al. 2013), uno de los abonos orgánicos más abundantes y que experimenta una fermentación lenta (Giacconi 1998), lo que puede favorecer el desarrollo de las larvas debido a que la temperatura del biotopo será mayor que la temperatura ambiente durante un periodo de tiempo más prolongado.

Además de la diferente relación de abundancia con las variables "Climáticas" entre ambos miembros del subgénero *Avaritia*, la forma que toma de esa relación también es distinta entre ellas según las variables que quedan retenidas en los modelos. El hecho de que en el modelo de regresión final para *C. imicola* quede retenida con signo negativo la temperatura máxima significa que temperaturas máximas muy altas están asociadas a menores abundancias de la especie en la zona de estudio, presentando una relación parcialmente lineal. En cambio, la temperatura mínima y la temperatura mínima cua-

drática quedan retenidas ambas con signo positivo, presentando una relación directa y monótona que indica que cuanto más elevada es la temperatura mínima más rápidamente aumenta la abundancia, porque se le añade una cantidad proporcionalmente mayor debido a la contribución de la variable cuadrática. En cuanto a *C. obsoletus s.l.*, tan solo queda retenida la temperatura mínima con signo positivo, lo que determina una relación monótona y, por tanto, cuanto más elevada es la temperatura mínima el complejo presenta una mayor abundancia. En relación a estos resultados, Oprescu et al. (2008) encuentran que en el oeste de Rumanía la abundancia poblacional de *C. obsoletus* está correlacionada positivamente con las temperaturas máximas y medias y negativamente con la velocidad del viento.

Cuando se realiza el análisis de partición de la variación se observa un ligero cambio de patrón en los efectos puros que toman ahora estas variables. La "Localidad" sigue siendo la variable más importante para explicar la variación en la abundancia de estos dípteros, pero el efecto debido exclusivamente a esta variable es ahora menor debido al solapamiento con las variables "Climáticas", con el "Año" y con todas simultáneamente. El efecto puro del "Año" ahora es mayor que el identificado para las variables "Climáticas", al contrario que en la variación explicada por separado, básicamente por el elevado solapamiento de éstas con la localidad, lo cual es debido a que la abundancia de los *Culicoides* en las diferentes localidades está muy determinada a su vez por las condiciones de temperatura. Estos resultados contrastan con estudios previos en los que las variables relacionadas con la temperatura alcanzaron el poder explicativo más alto para modelos de distribución de ciertas especies como *C. imicola* (Wittmann et al. 2001). En relación a esta especie, nuestros resultados vuelven a divergir con los hallazgos de Acevedo et al. (2010), los que al estudiar la abundancia de *C. imicola* a nivel del territorio español encuentran que ésta apenas se ve explicada por el componente espacial, resultado que pueden ser entendido por la alta dependencia de esta especie a ciertas condiciones locales (Calistri et al. 2003). La partición de la variación realizada por Acevedo et al. (2010) determina que el efecto puro de los factores "Hospedador" y "Topo-climáticos" explican un porcentaje superior al 80% de la variación de la abundancia de *C. imicola* en España, seguida del efecto puro del "Suelo" que es el siguiente en importancia. Además y como cabía esperar, se explica un gran porcentaje de la variación por el efecto combinado de los pares de variables, lo que indica la estrecha relación entre los factores. En nuestro caso se observa que la variación inter-anual estuvo principalmente asociada al efecto solapado e indiferenciable de la "Localidad" y las variables "Climáticas" con un 45,2%, muy cercano a los valores del efecto solapado de los tres grupos de variables con 44,9%, aunque es necesario tener en cuenta que cada estudio cuenta con diferentes variables respuesta, además de estar planteados a diferente escala.

5.3.1.2. SUBGÉNERO *BELTRANMYIA*

En el presente trabajo este subgénero está representado únicamente por la especie *C. circumscriptus*, por lo que la carencia de estudios estadísticos sobre los factores que determinan su abundancia no hace posible la comparación de nuestros resultados con los de otros autores en este sentido. Clásicamente se había considerado un ceratopogónido esencialmente costero (Edwards 1939), pero parece tratarse más bien de una especie de elevada ubicuidad con una gran plasticidad adaptativa que puede criar en una gran variedad de biotopos (Braverman et al. 1974) y que se encuentra bien representada por toda la península ibérica.

Esta especie obtiene un porcentaje de la variación explicada por separado por la variable "Localidad" del 75,9%, un valor tan solo superado por el de *C. imicola*, por lo que la abundancia de este díptero parece estar poderosamente limitada por los factores de hábitat a escala local, lo que contrastaría con su hipotética ubicuidad. En cuanto al resto, las variables "Climáticas" tienen un valor de 35,5% y el "Año" un 2,8%, lo cual explica el moderado peso que ejercen los factores climáticos y el apenas relevante

valor del temporal en la abundancia de esta especie. En el modelo de regresión final queda retenida la temperatura máxima y la temperatura máxima cuadrática, la primera con signo positivo y la segunda con negativo, y la temperatura mínima cuadrática con signo positivo. Esto evidencia una relación no monotónica con la temperatura máxima, pues al principio la abundancia de la especie aumenta conforme aumentase ésta, pero esa tendencia cambiaría y a partir de un determinado valor un aumento de esta temperatura máxima disminuye la abundancia. Con la temperatura mínima existe una relación monotónica positiva pues con el aumento de ésta también se incrementará la abundancia, lo cual modula el patrón anterior.

Aplicado el análisis de la partición de la variación, se observa que la variación inter-anual estuvo principalmente asociada al efecto solapado e indiferenciable de la "Localidad" y las variables "Climáticas" en primer lugar, al efecto solapado de los tres grupos de variables en segundo lugar, y por último al efecto puro de la "Localidad", lo que revela que las combinaciones que tienen en cuenta el factor de hábitat son aquellas que proporcionan un mayor porcentaje de la variación explicada para *C. circumscriptus*.

5.3.1.3. SUBGÉNERO *CULICOIDES*

De las tres especies pertenecientes a este subgénero que forman parte del estudio, es *C. punctatus* de la que se ha obtenido un mayor porcentaje de la variación explicada por separado por la variable "Localidad", con un 69,3%. Los valores para las otras dos especies son algo menores y bastante similares entre sí, siendo un 55,5% para *C. pulicaris* y un 53,3% para *C. newsteadi*. Al igual que sucede con el subgénero *Avaritia*, existe una diferencia marcada entre los valores de la varianza explicada por medio de la variable "Localidad" por un lado, y las "Climáticas" y el "Año" por otro. En cuanto a las "Climáticas", *C. pulicaris* y *C. punctatus* tienen valores 36,5% y 29,0%, respectivamente, mientras que *C. newsteadi* parece estar menos influido por estas variables y presenta un 15,6% de la variación explicada. En cuanto a la variación explicada por separado por la variable "Año", en las tres especies el valor es siempre inferior al resto, alcanzando en *C. newsteadi* un 3,1%, lo cual indica el escaso peso que ejerce la variable temporal en la variación de la abundancia de esta especie durante el periodo de estudio.

Los estudios realizados hasta la fecha sobre los principales factores que influyen en las poblaciones de estas especies son escasos en número y en información. Ducheyne et al. (2013) encuentran en España que la presencia/abundancia de *C. newsteadi* está determinada por la temperatura nocturna de la superficie de la tierra, la cobertura forestal y las variables de precipitación de invierno, mientras que la presencia/abundancia de *C. pulicaris* y *C. punctatus* está determinada principalmente por variables de temperatura, aunque también por otras como la precipitación, la altitud o la cobertura vegetal en el caso de la última. En el trabajo de Kluiters et al. (2013) se apunta el hecho de que las abundancias de *C. punctatus* y *C. pulicaris* están correlacionadas con las del complejo *Obsoletus*, sugiriendo la existencia de predictores comunes con este último debido en gran medida a la compartición de unos requerimientos bioecológicos muy similares. Al igual que el complejo *Obsoletus*, estos autores encuentran las abundancias de *C. pulicaris* y *C. punctatus* correlacionadas positivamente con las variables de vegetación y con el número de hospedadores. En particular, encontraron las capturas de *C. pulicaris* asociadas con niveles altos y estables de humedad. Obtienen que el modelo para *C. punctatus* es muy similar al de *C. pulicaris*, lo que indica la estrecha relación existente entre ambas especies.

Del mismo modo que sucede en el resto de subgéneros, además de la diferente relación de abundancia con las variables, la forma que toma esa relación también es distinta entre las especies según las variables que quedan retenidas en los modelos. En el caso de *C. newsteadi* queda retenida la temperatura mínima con signo negativo, por lo que presenta una relación monotónica pero inversa y, por tanto, cuanto más elevada es la temperatura mínima la especie presenta una menor abundancia. En *C.*

pulicaris quedan retenidas la temperatura máxima y la temperatura máxima cuadrática, la primera con signo positivo y la segunda con negativo, y la temperatura mínima con signo positivo por lo que existe una relación no monotónica con la máxima y una relación monotónica positiva con la mínima, del mismo modo que sucede en *Beltranmyia*. En *C. punctatus* queda la temperatura mínima con signo positivo por lo que cuanto más elevada es la temperatura mínima la especie presenta una mayor abundancia. Kluiters et al. (2013) encuentran que la inclusión de las variables de temperatura de la superficie del terreno para *C. pulicaris* en su modelo puede ser indicativo de que la especie necesita temperaturas más estables, como destaca Parker (1950), que encuentra que los huevos de *C. punctatus* se ven menos afectados por temperaturas anormalmente superiores que los de *C. pulicaris*.

Cuando se realiza el análisis de partición de la variación se observa un ligero cambio de patrón en los efectos puros que toman ahora estas variables. La "Localidad" sigue siendo la variable más importante para explicar la variación en la abundancia de las especies del subgénero *Culicoides*, pero el efecto debido exclusivamente a esta variable es ahora menor debido al solapamiento con las variables "Climáticas", con el "Año" y con todas simultáneamente. El efecto puro del "Año" ahora es mayor que el identificado para las variables "Climáticas", al contrario que en la variación explicada por separado. El efecto puro del "Año" es muy bajo para las tres especies y en ocasiones casi inexistente, como en el caso de *C. punctatus*, en el que toma un valor de 0,5%. El efecto puro de la "Localidad" es el que explica mayor proporción de la variación en *C. newsteadi* y *C. punctatus*, mientras que en *C. pulicaris* es el efecto simultáneo de las tres variables el que explica la mayor variación.

5.3.1.4. SUBGÉNERO *MONOCULICOIDES*

Este subgénero está representado en el análisis por las especies *C. nubeculosus* y *C. parroti*. Del mismo modo que sucede en *Beltranmyia*, la falta de estudios estadísticos que implican a ambas en relación a los factores que determinan su abundancia hace inviable la comparación de comparación con los resultados de otros autores. Ambos dípteros poseen una amplia distribución en España, aunque no suelen capturarse en abundancia en comparación con otras especies.

De las dos especies, *C. parroti* es aquella de la que se ha obtenido un mayor porcentaje de la variación explicada por separado por la variable "Localidad" con un 57,3%, un valor cercano al 53,3% de *C. nubeculosus*. Esta similitud en los valores de hábitat está en consonancia con el hecho de ser especies que en ocasiones comparten biotopos, en este caso lodazales. En relación a las "Climáticas" los valores de ambas también se encuentran muy próximos, siendo de 13,2% para la primera y 15,6% para la segunda. En cuanto a la variación explicada por separado por la variable "Año", *C. nubeculosus* presenta un 3,1% y *C. parroti* obtiene el valor más bajo de todas las especies objeto de estudio, un 0,5%. Como en el resto de subgéneros, queda patente que la abundancia de ambas especies está condicionada principalmente por la variable "Localidad", pero en este caso, junto con el complejo *Obsoletus*, estas especies son las que presentan una menor asociación con los factores de hábitat, por lo que, aparentemente, son dípteros con una mayor tolerancia a cambios del terreno. En el modelo de regresión final la forma que toma esa relación es distinta entre ambas especies según las variables que quedan retenidas en cada modelo. En el caso de las variables "Climáticas", para *C. nubeculosus* queda retenida la temperatura mínima con signo negativo, por lo que presenta una relación monotónica negativa ya que cuanto más elevada es la temperatura mínima la especie presenta una menor abundancia. En *C. parroti*, al contrario, queda retenida la temperatura mínima con signo positivo, lo que implica que cuanto más se eleva la mínima la especie presenta mayor abundancia.

Al aplicar el análisis de partición la "Localidad" sigue siendo la variable más importante para explicar la variación en la abundancia de las especies del subgénero *Monoculicoides*, pero el efecto debido exclu-

sivamente a esta variable es ahora algo menor debido al solapamiento. El efecto puro de la "Localidad" explica con diferencia la mayor proporción de la variación entre estas dos especies. Es interesante apuntar que para *C. parroti* el efecto puro de las "Climáticas" es muy bajo mientras para *C. nubeculosus* es apenas inexistente, mientras que para "Año" es directamente inexistente para la primera y algo más elevado, pero aún bajo, para la segunda.

5.3.2. ANÁLISIS DE LA VARIACIÓN INTRA-ANUAL DE LA ABUNDANCIA DE *CULICOIDES* MAMÓFILOS EN CLM

El tamaño de la población de un vector en un momento dado depende del tamaño de la población durante los periodos anteriores y de la influencia que ejercen los factores bióticos (hospedadores, enemigos naturales) y abióticos (condiciones meteorológicas, uso de biocidas, monitoreo sistemático) presentes en el medio ambiente sobre la tasa de crecimiento de dicha población (Lindblad & Solbrecht 1998). La influencia que tiene la captura de una especie mediante la utilización de trampas sobre la población total en un espacio y tiempo concreto es un tema estudiado ampliamente en el ámbito de la sanidad vegetal, donde técnicas de trampeo masivo han sido propuestas dada su efectividad para el control de determinadas plagas como alternativa al control químico con plaguicidas (Alonso Muñoz & García Marí 2009). Aunque no puede negarse el hecho de que la utilización de trampas para la captura de insectos de importancia médico-veterinaria reduce en parte las poblaciones de los mismos, en el caso de los dípteros se ha asumido de forma general que los trampeos convencionales empleados en los programas de vigilancia entomológica tan solo retiran una pequeña proporción de la población (del Río 2012), por lo que en el presente trabajo asumimos que las capturas realizadas tuvieron un efecto despreciable sobre la dinámica poblacional de las especies estudiadas. Además, y en referencia a la idoneidad de las variables meteorológicas como predictores, la experiencia de campo sugiere que la influencia sobre los vectores de efectos ambientales puntuales puede extenderse a través de un intervalo de tiempo considerable (Curriero et al. 2005). En este caso, la importancia de variables como la temperatura en el día de captura ha sido propuesta como un buen indicador relacionado en ocasiones con el estudio de poblaciones de culícidos (Hacker et al. 1973).

En el estudio de la variación intra-anual, el objetivo fue explorar la fuerza de asociación y/o la importancia de las variables climáticas (temperaturas diarias y temperaturas estacionales), recogidas rutinariamente en el plan nacional de vigilancia, sobre la abundancia de *Culicoides* mamófilos capturados en CLM. Mientras que en el análisis inter-anual fue necesario introducir la variable "Localidad" para controlar el efecto micro-escala, en este caso ha sido necesario introducir la variable "Auto-correlacionada" a fin de discriminar el efecto de las variables climáticas a través de un primer análisis de regresión para valorar conjuntamente la importancia de dichas variables. Posteriormente se recurrió a un análisis de la partición de la variación para determinar el efecto individual de cada variable así como las interacciones existentes entre éstas.

Según el análisis de regresión inicial, y atendiendo al total de variación explicada por separado por cada grupo de variables, existe un patrón general común a todas las especies en el cual es la variable "Auto-correlacionada" la responsable de la mayor variación en la abundancia de *Culicoides*. Esto significa que las capturas semanales que se han realizado durante el estudio han influido en la variación de la abundancia de todas las especies de *Culicoides* capturados con posterioridad, al menos en un tiempo comprendido entre las 6 semanas anteriores al momento justo de captura. Al obtener un valor positivo para esta variable en todos los casos se desprende que a mayor abundancia de ejemplares capturados previamente se obtienen capturas más numerosas en el futuro, aunque moduladas por

otros factores ambientales. Sin embargo, esta variable "Auto-correlacionada" nunca va más allá de las cuatro semanas atrás y en la mayoría de las ocasiones las variables seleccionadas contemplan capturas con un margen de dos semanas. Esto lleva a pensar que parece poco factible acometer modelos predictivos de la abundancia de vectores con garantías de obtener proyecciones futuras óptimas, incluso disponiendo a tiempo real de la abundancia de vectores, pues solo se obtienen resultados a unas pocas semanas futuras vista. Además el porcentaje de variación explicado con las variables recogidas en el plan nacional (temperatura máxima y mínima) es muy bajo, por lo que existiría bastante imprecisión en las previsiones, aun incluyendo otras variables importantes que no se han tenido en cuenta en el estudio como la humedad, el viento o la fase lunar.

Tras la variable "Auto-correlacionada", son las "T^a diarias" las que afectan en segundo lugar a la abundancia de un mayor número de especies. En este caso, al tratarse de temperaturas diarias tomadas el mismo día de la captura, su efecto debería asociarse más que a la variación de la propia abundancia, a la variación de la capturabilidad de los *Culicoides*. De hecho, la capturabilidad de todas las especies se ha visto influenciada tanto por las temperaturas máximas (siempre relación monotónica) como por las mínimas (relación variable, monotónica y no monotónica según especie).

Finalmente aparecen las "T^a estacionales", lo que indica que la abundancia de estos insectos no solo se explica en relación a la temperatura del día de captura sino que también lo está por la temperatura media estacional así como el gradiente de su evolución. En relación a estas variables, todas las especies han presentado una relación directa con la temperatura media estacional, sin embargo, han diferido en su relación con el gradiente de temperaturas.

Este patrón cambia ligeramente al aplicar la partición de la variación ya que el efecto puro de la variable "Auto-correlacionada" continua siendo el responsable de la mayor variación en la abundancia de todas las especies, si bien ahora el efecto puro de las "T^a diarias" se posiciona como el segundo factor en importancia para todas sin excepción, evidenciando la importancia que tienen los factores que modulan la actividad de los *Culicoides* sobre su capturabilidad. Por su parte, el efecto puro de las "T^a estacionales" adopta valores muy bajos los cuales no sobrepasan el 1,0% en ningún caso, mientras que los solapamientos entre variables toman en ocasiones mayor relevancia que los efectos puros. Esta disminución de la importancia de las temperaturas estacionales es debida a que su efecto está probablemente implícito en la variable "Auto-correlacionada", ya que la abundancia de *Culicoides* a lo largo del año está directamente relacionada con la temperatura media.

En comparación, existe un bajo porcentaje de variación total explicada de abundancia debido a las tres variables intra-anales para todas las especies, a diferencia de los elevados porcentajes obtenidos de forma general en el análisis inter-anual de la abundancia, o dicho de otro modo, la varianza explicada es notablemente mayor para todas las especies en el modelo inter-anual.

5.3.2.1. SUBGÉNERO AVARITIA

Ambos taxones presentan una asociación discreta con la variable "Auto-correlacionada", siendo este valor para *C. imicola* del 31,9% y del 19,6% para el complejo *Obsoletus*. Aun con estos porcentajes no demasiado elevados, ésta es la variable que explica por separado más variación en la abundancia de los dos vectores en particular y del conjunto de los ceratopogónidos que componen el presente estudio en general. No hay una diferencia muy acentuada con respecto a los valores que toma esta variable para ambas especies, pero se evidencia que las capturas previas influyen más fuertemente sobre las capturas futuras de *C. imicola*. De nuevo en este punto, el hecho de comparar el valor para una especie con el de un complejo específico puede ser una de las causas que explique esta diferencia, pues no se conoce el porcentaje exacto de las capturas de cada una de las dos especies que componen el comple-

jo *Obsoletus* y por tanto no puede saberse la influencia específica sobre el valor final de la variable. A pesar de estas pequeñas diferencias entre el porcentaje de variación, en ambos taxones la correlación obtenida es corta en el tiempo pues están auto-correlacionadas con su abundancia relativa de dos semanas atrás.

El total de la variación explicada por separado por las "T^a diarias" revela la dispereja influencia ejercida por esta variable en ambos taxones. Mientras que en *C. imicola* el efecto es del 21,1%, en el complejo *Obsoletus* este porcentaje desciende hasta el 7,7%, lo que indica una mayor influencia de la temperatura del día de captura sobre la abundancia del primero. En cuanto a las "T^a estacionales", el valor es llamativamente bajo para *C. imicola*, que no supera el 1,0%, y algo más elevado, y mayor que en el caso de las "T^a diarias", para el complejo *Obsoletus* con un 8,1%. Anteriormente se había remarcado la mayor tolerancia de este complejo para proliferar con cierta independencia de las temperaturas en el área estudiada en comparación con *C. imicola*, por lo que en el caso de las "T^a diarias" se mantiene la misma pauta, aunque no así con las "T^a estacionales".

Al comparar los porcentajes de variación total explicada de abundancia debido a estas tres variables se observa que para *C. imicola* se obtiene el valor más elevado de todas las especies (39,6%) mientras que para el complejo *Obsoletus* se registra el segundo menor (22,5%), tan solo por delante del de *C. pulicaris* (13,2%), que obtiene el valor más bajo.

En ambas quedan retenidas las mismas variables con el mismo signo, aunque varía la fuerza de asociación con cada una de ellas. Teniendo en cuenta la variable "Auto-correlacionada", para *C. imicola* queda retenido con signo positivo la abundancia media durante las dos semanas anteriores, por lo que cuando aumenta el promedio de las capturas entre las semanas -1 y -2, la abundancia de las capturas presentes también se ve incrementada, circunstancia que del mismo modo se observa en el complejo *Obsoletus*, presentando además estos taxones valores semejantes. En cuanto a las "T^a diarias", en el modelo de regresión final de ambos taxones queda retenida con signo positivo la temperatura máxima cuadrática y la temperatura mínima y con negativo la temperatura mínima cuadrática. Biológicamente existe por un lado una relación que indica que cuanto más elevada es la temperatura máxima en el día de captura más rápidamente aumenta la abundancia de ambos taxones, y por otro que la abundancia de *Culicoides* se incrementaría a mayor temperatura mínima, pero que conforme ésta aumentase más, las capturas no lo harían en la misma proporción e incluso podrían llegar a disminuir. En relación a las "T^a estacionales", en *C. imicola* queda retenida con signo positivo la temperatura promedio en el periodo del año en que se realiza la captura y con signo negativo el gradiente de evolución de la temperatura media en el periodo del año en el que se realiza la captura, es decir, las capturas tenderán a ser mayores conforme más elevada sea la temperatura media pero dentro de un contexto de gradiente de variación negativa de esas temperaturas. Dicho de otra modo, las capturas máximas tendrían lugar durante el periodo posterior a cuando hubiese tenido lugar la máxima temperatura media anual, periodo en el que las temperaturas siguen siendo elevadas pero éstas comienzan a disminuir. Esto se corresponde con lo observado en el apartado descriptivo, ya que a pesar de encontrarse dos picos poblacionales relevantes, el que presenta una mayor abundancia observada es el que tiene lugar entre septiembre y octubre. En cambio, en el complejo *Obsoletus* ambas aparecen con signo positivo, lo cual revela que las mayores capturas tienen lugar en las épocas en las que las temperaturas medias van aproximándose a su máximo anual y están todavía en aumento, es decir, en los meses de junio y julio, tal y como puede observarse en el las gráficas anuales del apartado descriptivo específico.

Cuando se realiza el análisis de partición de la variación se observa un ligero cambio de patrón en los efectos puros que toman ahora estas variables. La variación intra-anual de *C. imicola* aparece principalmente asociada al efecto solapado e indiferenciable de la variable "Auto-correlacionada" y "T^a diarias" (25,4%) en primer lugar, mientras que en el complejo *Obsoletus* aparece asociada al efecto puro de la

variable "Auto-correlacionada" (11,9%). En *C. imicola* el efecto puro de la variable "Auto-correlacionada" presenta un valor muy semejante al de la otra especie del subgénero (10,5%), pero ocupa el tercer puesto en importancia por detrás del efecto solapado de los tres grupos de variables (25,1%). En *C. obsoletus s.l.* el efecto solapado de los tres grupos de variables se sitúa en segundo lugar de importancia (8,4%), mostrando el resto de los efectos puros e intersecciones unos valores notablemente menores, en la mayoría cercanos al 1,0%. Al comparar los diagramas de Venn de ambas especies destacan las diferencias en las intersecciones "Auto-correlacionada + T^a diarias" y "Auto-correlacionada + T^a diarias + T^a estacionales", cuyos valores son mucho más elevados en *C. imicola* que en el complejo *Obsoletus*. Esto puede deberse, una vez más, al hecho de que en el primer caso se ha estudiado una especie en concreto y en el segundo un complejo específico, en el cual además podrían existir otros muchos factores que incontrolados.

5.3.2.2. SUBGÉNERO *BELTRANMYIA*

Para la especie *C. circumscriptus*, la variable "Auto-correlacionada" tiene un valor de 25,2% en el análisis de regresión parcial, porcentaje que se sitúa en un punto medio entre los obtenidos para las especies del subgénero *Avaritia*. Ésta es la variable que explica por separado más variación en la abundancia del díptero, seguida por las "T^a diarias" con un 17,1% y finalmente las "T^a estacionales", con un 11,4%. El porcentaje de variación total explicada de abundancia debido a estas tres variables para esta especie se sitúa entre uno de los valores más elevados con un 30,9%.

Teniendo en cuenta la variable "Auto-correlacionada", en el modelo queda retenido con signo positivo la abundancia media durante la semana anterior, por lo que cuando aumenta el promedio de las capturas en la semana -1 la abundancia de las capturas presentes también se ve incrementada, es decir, la abundancia de las capturas está positivamente relacionada con la abundancia de la captura previa. En cuanto a las "T^a diarias", en el modelo de regresión final queda retenida la temperatura máxima cuadrática con un valor positivo y la temperatura mínima con signo también positivo, por tanto existe una relación con la temperatura mínima que hace que cuanto más elevada sea durante el día de captura, los dípteros presentarán una mayor abundancia. En relación a las "T^a estacionales", quedan retenidas con signo positivo la temperatura promedio del periodo del año y el gradiente de evolución de la temperatura media, es decir que al aumentar la primera aumenta la abundancia y asimismo ésta aumenta conforme aumenta la segunda, por lo que se obtendrán mayores capturas en las épocas en las que las temperaturas medias van aproximándose a su máximo anual y están todavía en aumento, durante los meses de junio y julio.

Cuando se realiza el análisis de partición de la variación, la variación intra-anual de esta especie aparece principalmente asociada al efecto solapado e indiferenciable de las tres variables conjuntas (15,1%) en primer lugar, seguida de cerca del efecto puro de la variable "Auto-correlacionada" (13,2%), mostrando el resto de efectos puros y solapamientos valores mucho menores.

5.3.2.3. SUBGÉNERO *CULICOIDES*

Al comparar los porcentajes de variación total explicada de abundancia debido a estas tres variables se observa que *C. punctatus* tiene el valor más elevado (38,7%), seguida de *C. newsteadi* (24,2%) y *C. pulicaris* (13,2%), que es la especie más pobremente explicada del estudio.

La variable "Auto-correlacionada" es la que explica por separado más variación en la abundancia de las tres especies que componen este grupo, siendo *C. punctatus* la que muestra un valor más elevado con un 36,3%, seguida de *C. newsteadi* con un 20,3% y finalmente *C. pulicaris* con un 9,4%. Como se ob-

serva, existen diferencias relativamente acentuadas entre los porcentajes de variación explicada para cada una de estas especies. En cuanto al total de la variación explicada por separado por las "T^a diarias", las especies vuelven a ordenarse del mismo modo en relación a los valores de esta variable, siendo *C. punctatus* la que obtiene un valor más elevado con un 14,2%, seguida de *C. newsteadi* con un 10,3% y *C. pulicaris* con 5,7%, aunque en esta ocasión la diferencia entre valores no es tan elevada como en la primera variable. También en las "T^a estacionales" continua el mismo patrón de ordenamiento que en los casos anteriores, remarcando el hecho de los porcentajes de variación explicada son muy cercanos a los de las "T^a diarias" para todas las especies, sobre todo para *C. punctatus* en el que es prácticamente el mismo.

Respecto a la variable "Auto-correlacionada", para *C. newsteadi* queda retenida con signo positivo la abundancia media durante las dos semanas anteriores, por lo que cuando aumenta el promedio de las capturas entre las semanas -1 y -2, la abundancia de la captura presente también se ve incrementada, circunstancia igualmente observada en *C. punctatus*, donde queda retenida la abundancia media durante el mismo periodo de tiempo aunque con un valor positivo y algo más elevado. Para *C. pulicaris*, en cambio, queda retenida con signo positivo la abundancia media durante las cuatro semanas anteriores, por lo que cuando aumenta el promedio de las capturas entre las semana -1, -2, -3 y -4, la abundancia de las capturas presentes también se ve incrementada. En este caso llama la atención la diferencia con el resto de especies, las cuales están auto-correlacionadas generalmente con su abundancia relativa entre la semana -1 y -2, lo que podría deberse a que la actividad y capturabilidad de *C. pulicaris* fuese más inconstante y dependiente de otros factores no controlados en el estudio. En cuanto a las "T^a diarias", en el modelo de regresión final de *C. newsteadi* y *C. pulicaris* queda retenida con signo positivo la temperatura máxima y la temperatura mínima, y con negativo la temperatura mínima cuadrática. Del mismo modo que sucede en el subgénero *Avaritia*, existe una relación que indica que cuanto más elevada es la temperatura máxima en el día de captura más rápidamente aumenta la abundancia de ambas especies, y por otro que la abundancia se incrementaría a mayor temperatura mínima, pero hasta cierto punto en el cual ésta podría incluso llegar a disminuir. En *C. punctatus* quedan retenidas con signo positivo la temperatura máxima cuadrática, la temperatura mínima y la temperatura mínima cuadrática. Existe una relación monotónica positiva con la temperatura máxima que indica que cuanto más elevada es ésta en el día de captura, más aumenta la abundancia de la especie. Existe también una relación monotónica positiva con la temperatura mínima por lo que la abundancia siempre va a aumentar con ésta, en mayor o menor medida y dependiendo de los coeficientes.

En relación a las "T^a estacionales", en *C. newsteadi* y *C. pulicaris* quedan retenidas con signo positivo la temperatura promedio y el gradiente de evolución de la temperatura media, lo que indica que las mayores capturas tienen lugar en las épocas en las que las temperaturas medias van aproximándose a su máximo anual. En *C. punctatus* aparece también con signo positivo la temperatura promedio pero aparece con negativo el gradiente de evolución de la temperatura media, lo cual indica que las capturas máximas tienen lugar justo después de la máxima temperatura anual, es decir, cuando las temperaturas siguen siendo elevadas, pero ya en descenso. Ello sugeriría que *C. punctatus* tiene el máximo poblacional anual (en función de la temperatura) con posterioridad al de *C. newsteadi* y *C. pulicaris*, lo cual puede comprobarse en las gráficas descriptivas, en donde *C. punctatus* parece alcanzar los máximos poblacionales en el mes de julio mientras que las otras dos especies lo hacen en los dos meses inmediatamente anteriores.

Con el análisis de partición de la variación se observa que la variación intra-anual de todas estas especies aparece asociada al efecto puro de la variable "Auto-correlacionada" en primer lugar, aunque presentando valores dispares entre sí. Igualmente, el efecto solapado de las tres variables aparece como el segundo en importancia en todas ellas, mostrando el resto de efectos puros y solapamientos valores muy por debajo de éstos, confirmando el reducido poder explicativo de las variables climáticas

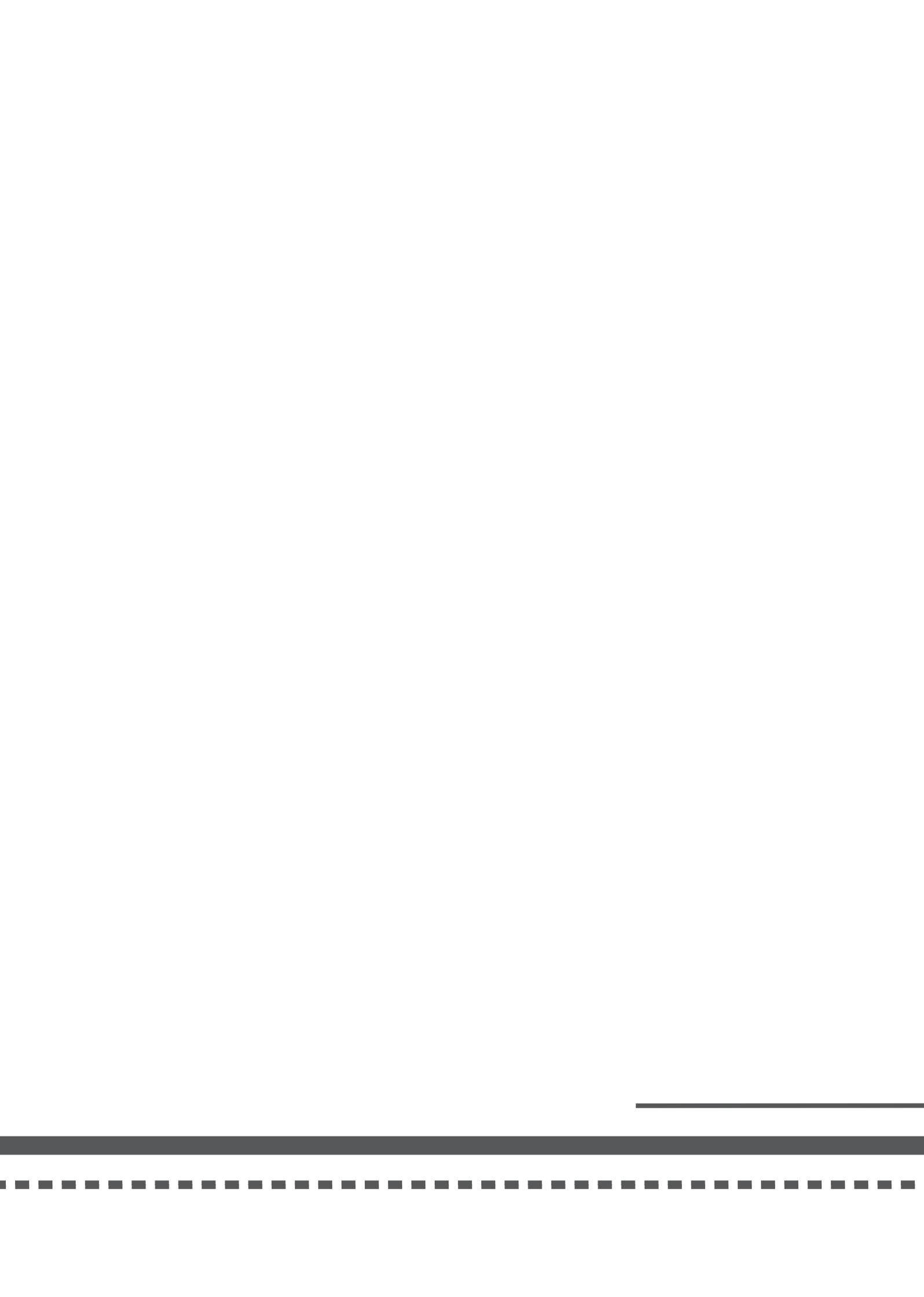
de temperatura para la variación de la abundancia intra-anual de estas especies.

5.3.2.4. SUBGÉNERO *MONOCULICOIDES*

Debido a la escasez de datos obtenidos para *C. parroti* en este caso solo se han podido efectuar los análisis con *C. nubeculosus*. La variable "Auto-correlacionada" es la que explica por separado más variación en esta especie (17,1%), seguida de cerca por las "T^a diarias" (15,5%) y en último lugar las "T^a estacionales" (8,9%). El porcentaje de variación total explicada de abundancia debido a estas tres variables es del 25,1%.

Teniendo en cuenta la variable "Auto-correlacionada", queda retenida con signo positivo la abundancia media durante la semana anterior, por lo que cuando aumenta el promedio de las capturas en la semana -1, la abundancia de la captura en el presente también se ve incrementada. En cuanto a las "T^a diarias", en el modelo de regresión final quedan retenidas con signo positivo la temperatura máxima y la temperatura mínima, ambas cuadráticas. Los valores que toman los coeficientes, aunque positivos, son muy bajos, por lo que ambas temperaturas tienen poco poder explicativo de la variación intra-anual de la especie. En relación a las "T^a estacionales", queda retenida con signo positivo la temperatura promedio y con negativo el gradiente de evolución de la temperatura media, por lo que teóricamente confirma la tendencia de que la especie suela presentar máximos poblacionales cuando ya ha pasado el máximo de temperaturas medias anuales y el gradiente comienza a ser negativo. En este caso es más complicado hacer un paralelismo con lo que muestra el descriptivo, pues dependiendo del año hay picos en julio, agosto o septiembre. Por lo general agosto y septiembre suelen ser meses con gradiente negativo, mientras que julio, dependiendo del año y la localización, puede que también presente algún periodo.

Con el análisis de partición de la variación se observa que la variación intra-anual aparece asociada al efecto puro de la variable "Auto-correlacionada" en primer lugar (8,1%), si bien este valor ahora es más bajo que el obtenido en la regresión parcial. El efecto puro de las "T^a diarias" aparece como el segundo en importancia (4,4%), seguido por los solapamientos y, en última instancia, el efecto puro de las "T^a estacionales".



6. CONCLUSIONES



CAPÍTULO I

1. El presente trabajo actualiza el conocimiento de los *Culicoides* de CLM, identificándose 19 especies más un complejo específico e incorporándose 10 nuevas citas para la comunidad autónoma, aumentando con ello hasta 25 el número de taxones citados en la región.
2. La comunidad de *Culicoides* mamófilos en CLM se encuentra representada por ocho especies cuyas capturas han constituido más del 90% del total, pudiendo ser potenciales vectores de patógenos al ganado, siendo éstas *C. imicola*, *C. obsoletus s.l.*, *C. circumscriptus*, *C. newsteadi*, *C. pulicaris*, *C. punctatus*, *C. nubeculosus* y *C. parroti*.
3. Los vectores más importantes del VLA y del VPEA en Europa, *C. imicola* y *C. obsoletus s.l.*, están bien representados en ambientes ganaderos en CLM. De éstas, *C. imicola* constituye el mayor riesgo para la sanidad de la ganadería en esta comunidad, al haber sido la especie más abundantemente colectada durante el periodo de estudio, representando exactamente el 33,3% del total de ejemplares capturados.

CAPÍTULO II

4. La comunidad de *Culicoides* mamófilos presentes en CLM se estructura en tres grupos de especies bien diferenciados que presentan cierta segregación en los factores que condicionan su abundancia/distribución, principalmente en relación a los requerimientos de hábitat y la granulometría del suelo, estando el primer grupo formado por *C. punctatus*, *C. pulicaris*, *C. obsoletus s.l.*, *C. circumscriptus* y *C. newsteadi*, el segundo por *C. parroti* y *C. nubeculosus* y el tercero únicamente por *C. imicola*.
5. La variación espacial de algunas especies de *Culicoides* mamófilos ha estado asociada a factores como la granulometría del suelo, la cobertura vegetal y las características de las explotaciones ganaderas, así como a determinadas variables climáticas. En el caso concreto de los vectores más relevantes, esta variación está asociada únicamente a la composición del suelo en *C. imicola* y al tipo de ganado y tipo de explotación en *C. obsoletus s.l.*
6. Los resultados obtenidos sugieren que la abundancia de estas especies mamófilas está modulada en gran medida por factores locales, por lo que se hace necesario recabar información más exhaustiva a escala de micro-hábitat para poder caracterizar con más precisión la distribución de *C. imicola* y *C. obsoletus s.l.*

CAPÍTULO III

7. Existe una alta dependencia entre la variación de la abundancia de los *Culicoides* mamófilos a lo largo de los años y los diferentes factores ambientales que forman el ecosistema a escala local, siendo las variables climáticas a este nivel de meso-escala menos determinantes en la distribución y la dinámica inter-anual para todas las especies.
8. Existe una alta dependencia entre la variación de la abundancia de los *Culicoides* mamófilos a lo largo de un año y los ejemplares capturados previamente, siendo las variables climáticas a este nivel de meso-escala menos determinantes en la distribución y la dinámica intra-anual de estos insectos para todas las especies.
9. Parece poco factible acometer modelos predictivos de la abundancia de vectores con garantías de obtener proyecciones futuras óptimas, incluso disponiendo de su abundancia a tiempo real, pues solo se obtienen resultados a unas pocas semanas futuras vista.



7. ANEXOS

7.1. ESQUEMAS ILUSTRATIVOS DE LOS CARACTERES MORFOLÓGICOS DE IMPORTANCIA TAXONÓMICA EN *CULICOIDES*

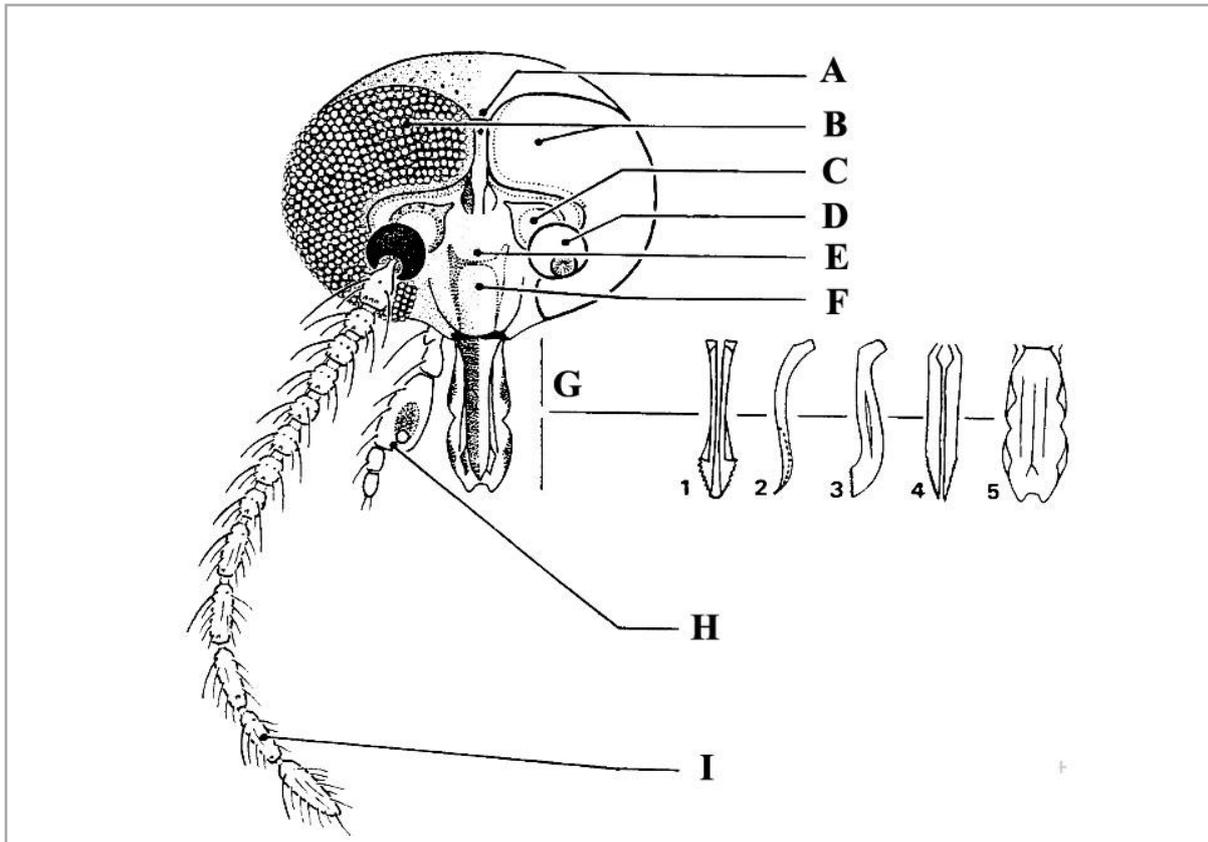


Fig. 50. Cabeza femenina, esquema general. A) Espacio inter-ocular. B) Ojos compuestos. C) Escapo. D) Pedicelo. E) Faringe posterior. F) Cibario. G) Partes bucales. 1) Epifaringe. 2) Maxila. 3) Mandíbula. 4) Hipofaringe. 5) *Labium*. H) Palpo: tercer artejo y foseta. I) Antena compuesta por 15 artejos: escapo + pedicelo + 8 artejos cortos + 5 artejos largos. Extraído de Mathieu et al. (2012).

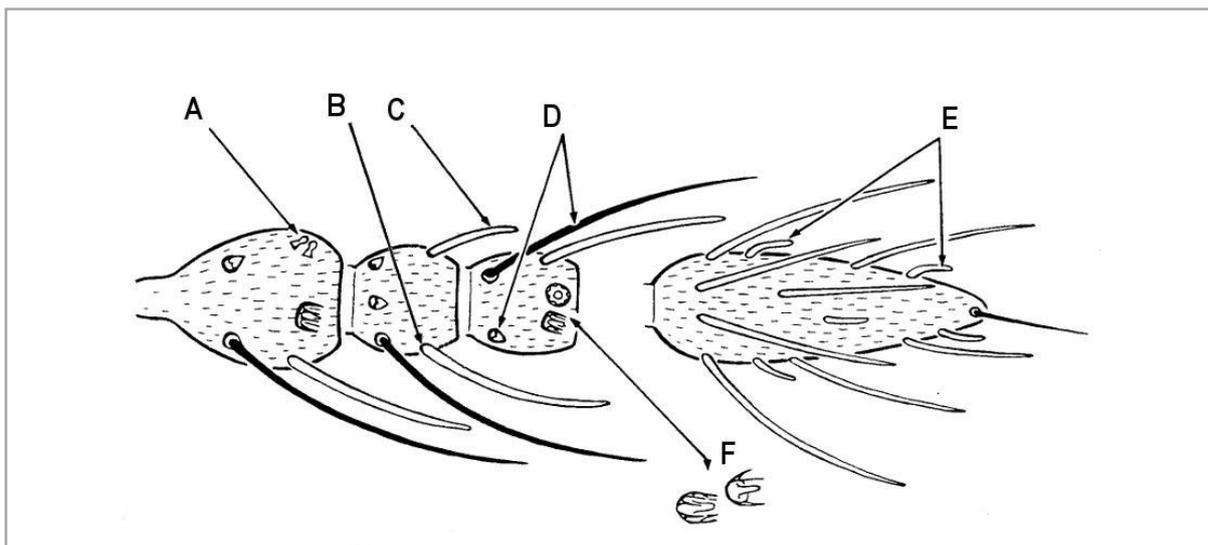


Fig. 51. Sensilas, tipos. A) Ampular. B) Tricoidea larga. C) Tricoidea corta. D) Quéticas. E) Basicónicas. F) Celocónicas. Extraído de Mathieu et al. (2012).

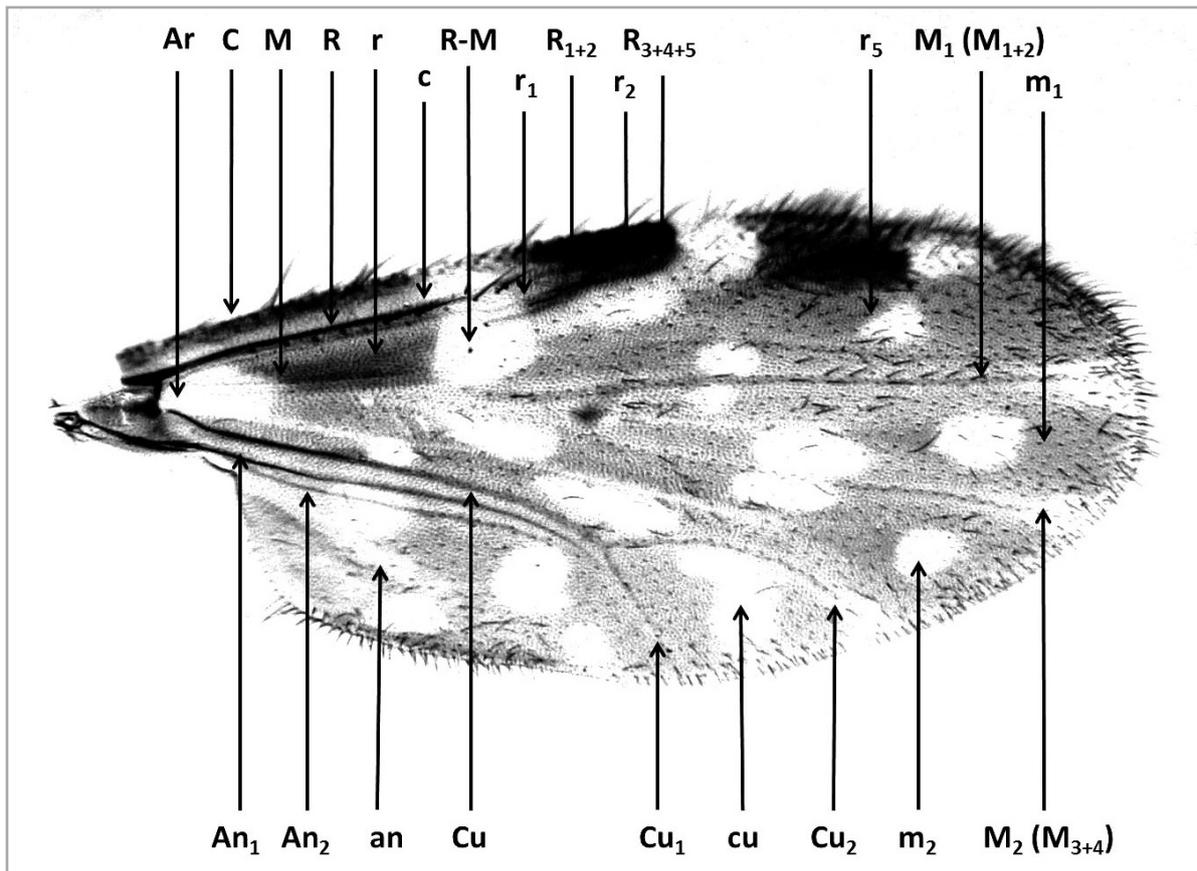


Fig. 52. Ala de *C. paolae*, venación. Las celdas aparecen representadas en minúsculas y las venas en mayúsculas. Ar) arculus; C) costa; M) medial; R) radial; Cu) cubital y ; An) anal.

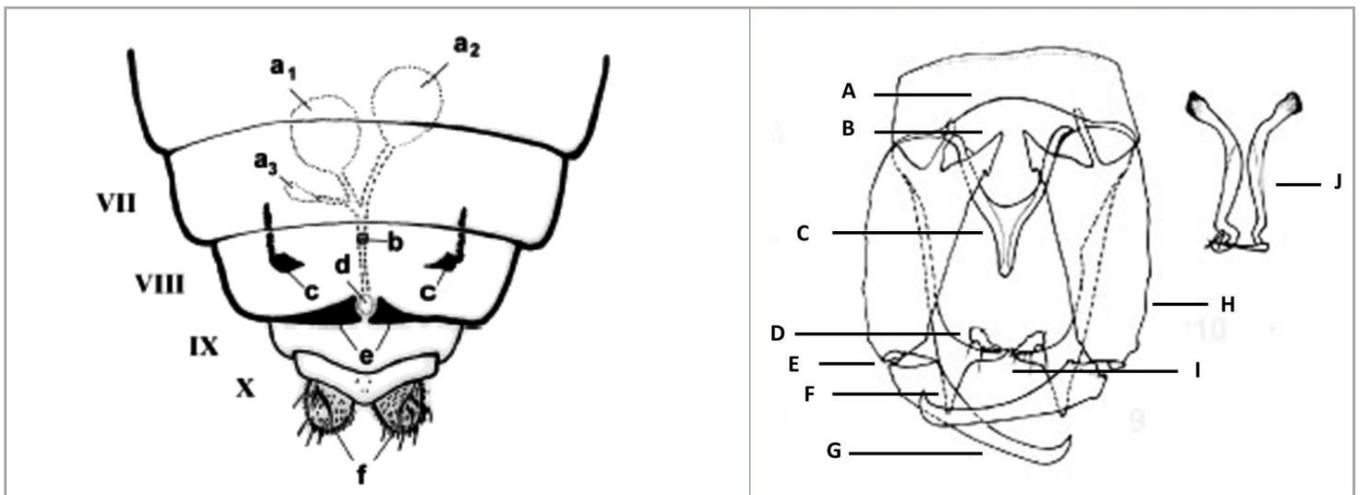


Fig. 53. Genitalia femenina, esquema general de sus partes. a₁ y a₂) Espermatecas funcionales. a₃) Espermateca rudimentaria. b) Anillo esclerotizado. c) Escleritos abdominales. d) Orificio genital. e) Placas quitinosas. f) Cercos. En números romanos los segmentos abdominales VII, VIII, IX y X. Extraído de Pagès & Sarto i Monteyts (2005).

Fig. 54. Genitalia masculina, esquema general de sus partes. A) Membrana basal. B) Coxito ventral. C) *Aedagus*. D) Cercos. E) Articulación. F) Procesos apicolaterales. G) Estilo distal. H) Estilo basal. I) Lóbulos accesorios y sutura. J) Detalle de los parámetros. Adaptado de Spinelli et al. (2007).

7.2. FAUNÍSTICO

SUBGÉNERO *AVARITIA* FOX, 1955

7.2.1. *CULICOIDES IMICOLA* KIEFFER, 1913

Especie termófila tropical ampliamente distribuida en África, Oriente Medio, Sudeste Asiático y el sur de Europa. Está presente en la península ibérica y actualmente se encuentra en expansión en los países mediterráneos, donde ya se ha encontrado en Francia, Italia, Grecia, Israel, Chipre y Turquía (Fauna Europaea 2015). Parece que colonizó España desde el Norte de África hace unos 100 años (Sánchez Murillo 2009), por lo que en un principio se encontraba distribuida principalmente por el cuadrante suroeste (Calvete et al. 2006, Calvete et al. 2009a), aunque hoy es especialmente abundante desde el suroeste y centro hasta Madrid, pero también en las Islas Baleares y Cataluña, contando con pequeñas poblaciones en el Levante. Los datos históricos recogidos en el programa de vigilancia demuestran que esta especie está en expansión hacia el norte produciéndose incursiones esporádicas que se han traducido en capturas puntuales en Galicia, Valladolid, Burgos, Navarra, Aragón o, más recientemente, País Vasco (Goldarazena et al. 2008).

Las larvas pueden encontrarse en zonas húmedas de microhábitats fangosos con bastante materia orgánica, aunque no anegadas, por lo que suelen encontrarse en orillas de charcas y estanques (Lubega & Khamala 1976), así como en los bordes de abrevaderos contaminados con heces animales (Foxi & Delrio 2010), o directamente en heces de ganado vacuno (Dipeolu & Ogunrinade 1977). Pasan el invierno en forma de larva en estado de diapausa y una vez emergidos los imagos forman grandes enjambres para la cópula (González & Goldarazena 2011).

En los adultos, su patrón alar es característico y fácilmente reconocible por la distribución de sus manchas oscuras sobre fondo claro, con macrotricos restringidos a determinadas zonas de la región distal,

siendo esta una especie de talla más bien pequeña, con un tamaño medio de 1,7 mm y alas de 1 mm. Una de las manchas características se encuentra situada sobre la quinta celda radial r_5 y su forma se asemeja a un reloj de arena o diábolo perfectamente conformado. Otra cubre parcialmente la r_1 y la r_2 , por lo que la segunda celda radial no es completamente oscura. Posee una mancha oscura que ocupa toda la vena cubital y parte de la medial M_3 . Señalar como característico el fondo blanco con forma oval que queda en las porciones proximales del espacio comprendido entre la primera y segunda vena medial (Sánchez Murillo 2009) (Fig. 55A). En cuanto a la genitalia, las hembras tienen dos espermatecas funcionales ovoides de talla similar y una rudimentaria (González & Goldarazena 2011) (Fig. 55B). En los machos el noveno terguito posee dos convexidades apicolaterales anchas, muy cortas y redondeadas, mientras que el noveno esternito tiene una escotadura anular y membrana basal espiculada. Los apodemas son largos, gruesos y curvos y el cuerpo del *aedeagus* largo y redondeado distalmente (Fig. 55C).

Culicoides imicola es, sin duda, el vector más importante del VLA en España, pero también en África, Oriente Medio, Sudeste Asiático y Europa meridional (Anthony et al. 2010). Transmite también PEA, EHE y VA (EFSA 2009). Se ha encontrado en mayor abundancia en las explotaciones de ganado ovino, seguido de las de vacuno y équidos (Acevedo et al. 2010), pero también se ha demostrado que puede alimentarse de ungulados salvajes (Ruiz-Fons et al. 2008).

7.2.2. *CULICOIDES OBSOLETUS* S.L. MEIGEN, 1818

Complejo de especies de distribución Paleártica y Neártica, presente también en el Cercano Oriente y Norte de África. En la península ibérica se encuentra citado en Portugal, España y Andorra (Fauna Europaea 2015). En nuestro país ocupa principalmente la mitad norte, aunque presenta poblaciones estables en todo el territorio español, incluidas las Islas Canarias y Baleares, especialmente en zonas de montaña (Lucientes 2008). El término "complejo" determina grupos de especies en los que las hembras presentan características morfológicas muy similares y es difícil diferenciar las distintas especies, por lo que se hace necesario recurrir a técnicas moleculares (Cêtre-Sossah et al. 2004, Gomulski et al. 2005, Nolan et al. 2007). Los machos, en cambio, pueden diferenciarse morfológicamente. En Europa este complejo ha comprendido históricamente cuatro especies que se distribuyen geográficamente de una manera muy similar: *C. obsoletus* s.s., *C. scoticus*, *C. chiopterus* y *C. dewulfi*. Recientemente, *C. chiopterus* y *C. dewulfi* han sido incluidos dentro de complejos de especies independientes llamados complejo Chiopterus y complejo Dewulfi, y por tanto separados del complejo Obsoletus al que antes pertenecían (Meiswinkel et al. 2004d, Schwenkenbecher et al. 2008).

El desarrollo preimaginal de las especies pertenecientes a este complejo suele llevarse a cabo en una gran variedad de biotopos, lo cual pone de relevancia una gran plasticidad ecológica que podría explicar su manifiesta ubicuidad por toda Europa (González et al. 2012). Se han encontrado larvas en oquedades de árboles (lo cual denota una cierta limnodendrofilia), en depósitos de agua estancada y bordes pantanosos, marismas, hojarasca, vegetación en descomposición, estiércol, compost, camas orgánicas de estabularios y zonas de escorrentía, entre otros (Mellor & Pitzolis 1979, Mathieu 2005, Zimmer et al. 2008, Ninio et al. 2011b, González et al. 2012).

Las hembras de *C. obsoletus* s.s. y *C. scoticus* son morfológicamente muy similares, por lo que resulta muy complicado acometer su diferenciación con total seguridad. De forma general, los adultos tienen una longitud media de 1,9 mm y sus alas, de aproximadamente 1 mm con manchas claras sobre fondo oscuro difusas y poco nítidas, poseen escasos macrotricos dispuestos distalmente. Las manchas alares están situadas en la vena R-M, en la celda m_{4r} , en el extremo distal de la R_{5r} , en la celda m_1 y entre las venas Cu y M_1 , englobando parte de la R_{2r} , que en este caso no es totalmente oscura. También presenta

una zona clara extensa que ocupa la mayor parte de la celda anal y se continúa por toda la celda m_2 (Sánchez Murillo et al. 2007) (Fig. 56A y 57A). Augot et al. (2010) han proporcionado recientemente una serie de variables que permiten diferenciar ambas especies con cierta precisión. En cuanto a las hembras, mientras en *C. obsoletus* s.s. las placas genitales tienen los bordes internos paralelos albergando un espacio reducido entre ellos (Fig. 56B), en *C. scoticus* los bordes internos son convergentes y albergan un espacio amplio entre ellos (González & Goldarazena 2011) (Fig. 57B). Los machos pueden diferenciarse mediante el estudio de su genitalia ya que el noveno esternito en *C. obsoletus* s.s. está surcado, pero no separado en dos partes (Fig. 56C), mientras que en *C. scoticus* está dividido en dos partes independientes, además, el *aedeagus* es más grueso y quitinoso en *C. scoticus* (Fig. 57C).

En relación a la implicación de este complejo en la transmisión de patógenos, se ha aislado el VLA en *C. obsoletus* s.s. y *C. scoticus* en Italia (de Liberato et al. 2005, Savini et al. 2005), Bulgaria (Purse et al. 2006) y Alemania (Hoffmann et al. 2009). Es el complejo más peligroso en cuanto a la transmisión de LA en la Europa meridional tras la especie *C. imicola* y también parece estar activamente involucrado en la transmisión del VSB (Larska et al. 2013). Además, está implicada sobremanera en la reacción alérgica en caballos de la Columbia Británica, oeste de Canadá (Anderson et al. 1991), en la dermatitis en ovejas en Inglaterra y en vacas de Israel (Yeruham et al. 1993). Sus hábitos alimenticios abarcan un amplio rango de hospedadores destacando el ganado vacuno pero también ovino, caprino y porcino, équidos y lepóridos e incluso aves como patos silvestres y palomas torcaces, llegando inclusive a alimentarse del ser humano (Gerry et al. 2009; Ninio et al. 2011b, Lassen et al. 2011, Martínez-de la Puente et al. 2012, Calvo et al. 2012), por lo que se consideran unas especies generalistas.

SUBGÉNERO *BELTRANMYIA* VARGAS, 1953

7.2.3. *CULICOIDES CIRCUMSCRIPTUS* KIEFFER, 1918

Especie distribuida a nivel Paleártico, Cercano Oriente, Región Oriental y África Tropical y del Norte (Fauna Europaea 2015). Se encuentra bien representada por toda la península ibérica.

Los estados preimaginales de este díptero se desarrollan en lodos ricos en materia orgánica, charcas y estanques, hábitats por lo general muy eutrofizados y expuestos a gran intensidad lumínica (Uslu & Dik 2010, González et al. 2012). Clásicamente se ha considerado a *C. circumscriptus* como un ceratopogónido esencialmente costero (Edwards 1939), lo cual ha sido apoyado más tarde por Campbell & Pelham-Clinton (1960), que la encuentran en abundancia en zonas de marjal. Parece que finalmente se trata de una especie con una gran plasticidad adaptativa que puede criarse en una gran variedad de biotopos (Braverman et al. 1974), de ahí su elevada ubicuidad.

Los adultos miden aproximadamente 2 mm y alas también relativamente grandes (1,6 mm). Respecto a su patrón alar, sobre fondo oscuro presenta numerosas manchas claras redondeadas y ovaladas que le dan un aspecto muy característico, con presencia de macrotricos en toda el ala. Como hecho diferenciador, posee sobre la vena R-M una mancha oscura dentro de una mancha clara con forma redondeada sobre la base de M_1 . La r_2 es toda oscura y la r_1 queda cubierta por la mancha clara redondeada descrita anteriormente. Una línea clara cubre el tramo más distal de las venas cubital, M_1 y M_2 . La celda cubital presenta una sola mancha clara que ocupa casi toda la superficie de la misma. Encontramos siempre dos manchas claras por encima de la M_1 y entre M_1 y M_2 . La celda anal presenta dos manchas claras redondeadas, que pueden encontrarse unidas o separadas (Sánchez Murillo 2009) (Fig. 58A). En relación a la genitalia, en las hembras es patente una espermateca funcional grande y ovoide (González & Goldarazena 2011) (Fig. 58B). Los machos poseen el noveno terguito con dos procesos apicolaterales divergentes de desarrollo moderado, mientras que el noveno esternito levemente cóncavo y con la membrana basal fuertemente espiculada. Los apodemas ventrales están desprovistos de coxito

ventral y el cuerpo del *aedeagus* quitinoso de aspecto triangular acabado en un divertículo (Fig. 58C).

Las hembras adultas presentan una apetencia selectiva ecléctica, mostrando cierta mamofilia al haberse capturado sobre caballos y búfalos, pero también batraceofilia (Dzhafarov 1964), ornitofilia (Foxi & Delrio 2010) e incluso, de forma esporádica, antropofilia (Lassen 2012). Esta especie puede también realizar una primera puesta de huevos sin necesidad de ingerir sangre, es decir, comportarse como autógena (Boorman & Goddard 1970b). Según Ferraguti et al. (2013) *C. circumscriptus* puede estar implicado en la transmisión de *Haemoproteus* parásitos de *Garrulus glandarius* y *Corvus monedula*, ambas especies de aves pertenecientes al orden Passeriformes. Además podría desempeñar un papel importante en la transmisión del parásito sanguíneo infectando especies exóticas mantenidas en cautiverio, como puede ser el caso de los pingüinos *Aptenodytes patagonicus* en Japón y también de otros hemoparásitos del género *Plasmodium*, como indican los resultados obtenidos de los estudio molecular realizados sobre 97 ejemplares de *C. circumscriptus* repletos de sangre en el Parque Nacional de Doñana, en la provincia de Huelva. Por su parte, Dik et al. (2012) confirman la presencia del genoma viral del VEEH mediante técnicas de RT-PCR en ejemplares de esta especie capturados en Turquía, por tanto debe considerarse un vector potencial de la EEH.

SUBGÉNERO *CULICOIDES* LATREILLE, 1809

7.2.4. *CULICOIDES NEWSTEADI* AUSTEN, 1921

Especie distribuida a nivel Paleártico, Cercano Oriente y Norte de África. En Europa está bien distribuida, aunque su presencia no se ha detectado en algunos países del este y centroeuropeos (Fauna Europaea 2015). Es común en la península ibérica.

Las larvas viven en los bordes fangosos de charcas y estanques (Foxi & Delrio 2010, González et al. 2012) y los adultos forman enjambres para la cópula donde se encuentran los machos y las hembras (Downes 1955).

Los adultos miden aproximadamente 2 mm, poseen unas alas de 1,5 mm con macrotrichos dispersos y se caracterizan por presentar manchas oscuras de mayor extensión que las de *C. punctatus*. Al igual que éste, el extremo distal de la mancha oscura con forma de reloj de arena sobre la celda r_5 se encuentra quebrado en la parte basal y presenta un punto claro sobre una mancha oscura en los extremos de las venas M_1 , M_2 y M_3 . La segunda celda radial no es toda oscura, característica que comparte con *C. punctatus* y *C. pulicaris*. La mancha de la celda m_4 es de mayor tamaño que la de *C. punctatus*, sin embargo, la característica principal que lo diferencia es la presencia de una mancha oscura muy extensa a lo largo de la región proximal de la m_2 (Sánchez Murillo 2009) (Fig. 59A). Las hembras poseen dos espermatecas funcionales esféricas iguales en tamaño y una rudimentaria (González & Goldarazena 2011) (Fig. 59B). En los machos, el noveno terguito es convexo con dos procesos apicolaterales cortos, puntiagudos y convergentes, y el noveno esternito más o menos recto. Los apodemas son cortos y puntiagudos y el cuerpo del *aedeagus* quitinoso de aspecto triangular (Fig. 59C).

Este díptero se alimenta de la sangre mamíferos, presentando asimismo querencia hacia el ser humano, lo cual ha causado serios problemas a la población en determinados lugares. Yeruham et al. (1993) encontraron a *C. newsteadi*, entre otras especies, como causante de reacciones de hipersensibilidad dérmica por picadura en vacas, ovejas y caballos. Se ha encontrado abundantemente en trampas colocadas en instalaciones de ganado ovino (Foxi & Delrio 2010, Calvo et al. 2012). Recientemente se ha detectado por primera vez el VLA en homogeneizados procedentes de hembras paras de esta especie en Cerdeña, Italia, lo que podría dotar al díptero de un papel vectorial mucho más relevante, de confirmarse su competencia vectorial en relación a la transmisión del virus (Goffredo et al. 2013).

7.2.5. *CULICOIDES PULICARIS* (LINNAEUS, 1758)

Especie distribuida a nivel Paleártico, en Cercano Oriente, Norte y Centro de África. En Europa desde Irlanda hasta Rusia. En España es más común en el sur peninsular, aunque está bien representado por todo el territorio, presentándose también en Portugal (Fauna Europaea 2015).

Sus larvas se desarrollan en pantanos con vegetación donde el nivel freático está por encima de la superficie del suelo (Kettle & Lawson 1952), por lo que parecen preferir suelos inundados, áreas de marismas, ciénagas, zonas boscosas con abundante hojarasca y estanques, es decir, muestran una apetencia hacia superficies pantanosas (Tweddle 2002). Por su parte, González et al. (2012) encuentran diferentes lugares de cría en el País Vasco, entre los que destacan los sustratos conformados por hojas en descomposición, las riveras de cauces fluviales y el lodo de bosques, lo cual viene a sugerir una buena adaptabilidad en cuanto a hábitats larvarios. Los imagos forman enjambres para la cópula (Downes 1955).

Este díptero presenta una talla mediana-grande, entre 2,5 y 3 mm de tamaño y alas claras de 1,5 mm con manchas oscuras pequeñas y delimitadas. Es de interés la celda anal, la cual presenta dos manchas oscuras puntiformes en contraposición a *C. lupicaris*, que tiene una mancha oscura grande irregular. Esta especie posee una mancha que se encuentra en la celda r_5 , con forma de diábolo esbelto y fino que no quiebra en su borde distal, siendo la más característica y definitoria a la hora de distinguirlo de otras especies, como *C. punctatus* o *C. newsteadi*. Además, las manchas situadas en los extremos distales de las venas M_1 , M_2 y M_3 son oscuras mientras que en las dos especies antes citadas, muestran una pequeña mancha clara sobre otra oscura. *Culicoides pulicaris* no tiene la r_2 totalmente oscura y presenta una mancha oscura en la celda cubital y otra pequeña y definida sobre la m_2 muy parecidas a las de *C. punctatus* (Sánchez Murillo 2009) (Fig. 60A). En las hembras existen dos espermatecas funcionales ovoides del mismo tamaño y una rudimentaria (González & Goldarazena 2011) (Fig. 60B). En los machos, el noveno terguito es convexo con dos procesos apicolaterales cortos, puntiagudos y convergentes, existiendo una pequeña sutura central, mientras que el noveno esternito es más o menos recto o levemente cóncavo. Los apodemas son cortos y puntiagudos y el cuerpo del *aedeagus* quitinoso de aspecto triangular (Fig. 60C).

La implicación de *C. pulicaris* y *C. lupicaris*, ambos miembros del complejo Pulicaris, en la transmisión del VLA y del VPEA en España (Mellor et al. 1990, Romón et al. 2012) sugiere que estas especies pueden participar activamente en la epidemiología de estas virosis, del mismo modo que ha sido demostrado en Italia por Caracappa et al. (2003). Recientemente, el serotipo 8 del VLA fue detectado en un homogeneizado de *C. pulicaris* procedentes de Bélgica (Vanbinst et al. 2009). Además, en Reino Unido Mellor & McCraig (1974) describen la vinculación de *C. pulicaris* con la enfermedad alérgica de los caballos. Tienen un amplio rango de hospedadores mamíferos como ovejas, caballos, búfalos, ganado vacuno y el ser humano (Ninio et al. 2011b, Lassen 2012), e incluso aves (Calvo et al. 2012).

7.2.6. *CULICOIDES PUNCTATUS* (MEIGEN, 1804)

Especie de distribución Paleártica hasta Mongolia, Cercano Oriente, Norte y Centro de África. Tanto en Europa como en España su distribución es bien generalizada (Fauna Europaea 2015).

Se desconocen muchos detalles de la biología de esta especie, aunque se presume comparte hábitat de cría y características etológicas con otras del complejo Pulicaris y que los imagos forman enjambres para la cópula (González & Goldarazena 2011). Se han encontrado criando en marjales con aguas altamente eutrofizadas (Nielsen et al. 2010) y en microhábitats relacionados con zonas de escorrentía en granjas y en sustratos saturados alrededor de estanques en el País Vasco (González et al. 2012).

Al igual que *C. pulicaris*, se trata de un nematócero de aproximadamente 2 mm de tamaño y alas de 1,5 mm con macrotricos dispersos. Del patrón alar que lo caracteriza, son muy significativas para distinguirlo de otros *Culicoides* la mancha que existe sobre la r_2 y que la cubre parcialmente, la mancha situada en la celda r_5 con forma de diábolo o reloj de arena quebrada en su base distal y similar a *C. newsteadi* y mucho más ancha que en el caso de *C. pulicaris*, y una mancha oscura bien definida en la celda m_4 . Una serie de manchas claras que poseen en el extremo distal de las venas M_1 , M_2 y M_3 , tanto *C. punctatus* como *C. newsteadi*, son las que los diferencian de *C. pulicaris*. Una pequeña mancha presente en la base de M_2 , que en *C. newsteadi* es mucho mayor y más definida, es la que permite distinguir entre ambas especies (Sánchez Murillo 2009) (Fig. 61A). En relación a la genitalia, las hembras poseen dos espermatecas funcionales esféricas del mismo tamaño y una rudimentaria (Fig. 61B). En los machos el noveno terguito es convexo con dos procesos apicolaterales cortos, puntiagudos y convergentes, mientras que el noveno esternito carece de membrana basal espiculada. Los apodemas son cortos y puntiagudos y el cuerpo del *aedeagus* quitinoso de aspecto triangular alargado (Fig. 61C).

Culicoides punctatus posee un amplio rango de hospedadores, entre los que se encuentran lepidópteros, équidos y bóvidos (Ninio et al. 2011b), pero también de óvidos (Gerry et al. 2009) e incluso patos silvestres y palomas (Lassen 2012) y humanos (Calvo et al. 2012). El VLA no ha sido aislado hasta el momento en esta especie, pero recientemente Larska et al. (2013) han detectado el VSB en hembras nulíparas del complejo *Obsoletus* y en *C. punctatus*, lo cual implica no solo que la especie podría actuar como vector de este virus sino que existiría transmisión transovárica del mismo en la naturaleza.

SUBGÉNERO *MONOCULICOIDES* KHALAF, 1954

7.2.7. *CULICOIDES NUBECULOSUS* (MEIGEN, 1830)

Esta especie se distribuye a nivel Paleártico, Norte de África y Cercano Oriente. En Europa desde Irlanda hasta la mayor parte de Rusia (Fauna Europaea 2015) y en España con amplia distribución.

Sus larvas viven en barros de salinidad media y pH neutro contaminados con estiércol cerca de reservorios de agua y barro de pantanos (Uslu & Dik 2007). Esta especie, junto con *C. riethi* y *C. variipennis*, ha sido frecuentemente establecida y mantenida en insectario (Megahed 1956, Fahrner & Barthelmess 1988).

A nivel morfológico la especie se caracteriza principalmente por el gran tamaño del imago (>3,5 mm), poseyendo a su vez alas también grandes (1,8 mm) con patrón de manchas oscuro y de contorno borroso y macrotricos regularmente distribuidos por el borde alar. Las manchas oscuras que presenta en el ala son muy intensas y la mancha clara que posee en la primera celda medial m_1 se divide en dos manchas claras, lo cual la diferencia de *C. punticollis*. Posee, al igual que la especie anterior, la r_2 completamente oscura (Sánchez Murillo 2009) (Fig. 62A). Las hembras poseen una espermateca funcional grande de forma arriñonada (Fig. 62B). En los machos, el noveno terguito tiene dos procesos apicolaterales gruesos que vez una sutura conspicua central. El noveno esternito es levemente cóncavo y de bordes sinuosos y los apodemas poseen coxitis ventrales cortos y redondeados. Cuerpo del *aedeagus* robusto con su parte apical acabada en dos puntas convergentes (Fig. 62C).

Culicoides nubeculosus es vector de *O. cervicalis* en los caballos en Europa (Mellor 1974) y causa reacciones alérgicas en el ganado producto de su picadura. Se ha comprobado mediante pruebas de infección experimental que el VLA se replica en el interior de esta especie y es capaz de transmitirlo en condiciones de laboratorio (Jennings & Mellor 1988), por lo que debe tenerse en cuenta en relación a la transmisión del virus en un futuro. Dik et al. (2012) confirman la presencia del genoma viral de la VEEH mediante técnicas de RT-PCR en *C. nubeculosus* capturados en Turquía, si bien su papel como

vector de la EEH ya había sido acreditado anteriormente (EFSA 2009). Posee un amplio rango de hospedadores como las ovejas, caballos y el ser humano (González & Goldarazena 2011). En Dinamarca se ha informado de ataques masivos por parte de esta especie al ganado ovino en relación a zonas con una mala gestión de las aguas residuales (Nielsen & Christensen 1975).

7.2.8. *CULICOIDES PARROTI* KIEFFER, 1922

Especie de distribución Paleártica, en Cercano Oriente y Norte de África. En Europa se encuentra desde Irlanda hasta Rusia, aunque está ausente en Escandinavia y países del este (Fauna Europaea 2015). En España está bien representado en CC. AA. como Andalucía, Extremadura y Cataluña (Sánchez Murillo 2009, Sarto i Monteys et al. 2009), y también está presente en Portugal.

Edwards (1939) encontró larvas entre las algas verdes flotantes de un pequeño estanque, mientras que Uslu & Dik (2010) las capturaron en materiales tomados de suelo húmedo y barro junto a arroyos y riveras con carrizos y juncos. Parece tratarse de una especie que cría en lugares sin demasiada materia orgánica (Foxi & Delrio 2010).

Los adultos de *C. parroti* son de talla media (2,5 mm) y presentan como característica principal un ala (1,5 mm) con macrotriquios dispersos que destacan por toda una superficie enteramente transparente, a excepción de la segunda celda radial r_2 , destacadamente oscura (Sánchez Murillo 2009) (Fig. 63A). Por lo general, esta especie es muy similar a *C. stigma*, habiéndose descrito incluso técnicas moleculares para discriminar entre ambas (Augot et al. 2013). Las hembras tienen una sola espermateca funcional con forma arriñonada en *C. parroti* (Fig. 63B), mientras que en *C. stigma* también existe una sola espermateca pero es esférica y con un apéndice digitiforme (González & Goldarazena 2011). Debido a este elevado isomorfismo es necesario recurrir al estudio pormenorizado de la genitalia de los machos, donde se aprecia claramente la diferencia, sobre todo en la forma del noveno terguito, a nivel de los lóbulos accesorios. *Culicoides parroti* no tiene lóbulos accesorios ni surco central (Fig. 63C), mientras que *C. stigma* tiene dos lóbulos desarrollados formando un ancho surco entre ellos.

Las hembras de esta especie presentan una marcada mamofilia. Edwards (1939) y Mellor & McCraig (1974) encontraron individuos alimentándose de sangre de caballos, pero además se han detectado hembras sobre ganado vacuno y porcino (Campbell & Pelham-Clinton 1960, Coluzzi & Kremer 1964). Más recientemente, Gerry et al. (2009) encontraron especímenes realizando la hematofagia también sobre ganado ovino en España, hecho que también observaron posteriormente Calvo et al. (2012). Hasta el momento no se ha aislado el VLA en *C. parroti*, pero es una especie a tener en cuenta en la transmisión de patógenos al ganado, sobre todo a tenor de que *C. sonorensis*, perteneciente al mismo subgénero, es el principal vector de LA en EE. UU. (Sarto i Monteys et al. 2009). Al igual que *C. nubeculosus*, también perteneciente al subgénero *Monoculicoides*, el parásito *O. cervicalis* puede desarrollarse en esta especie (Linley 1985, Kettle 1995).

7.3. LÁMINAS

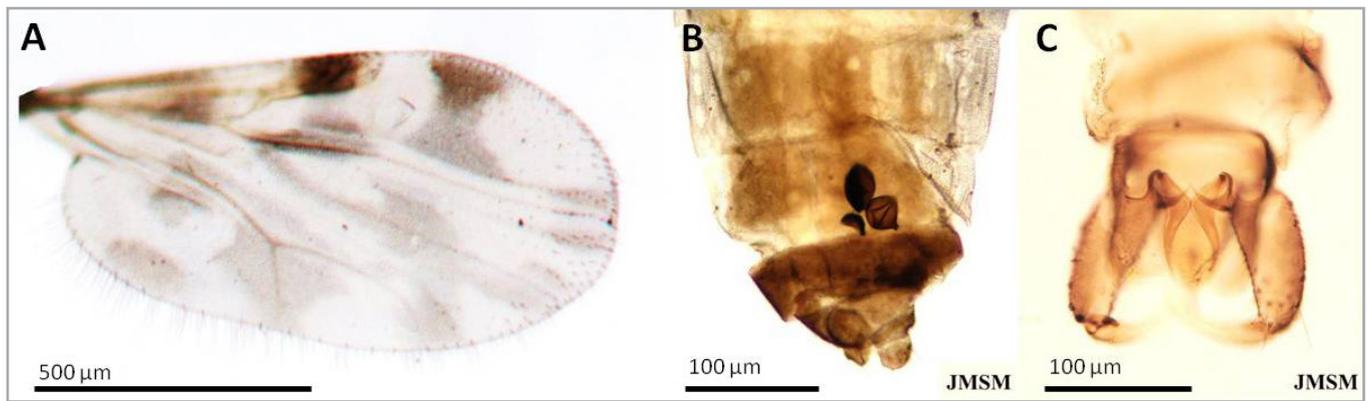


Fig. 55. *Culicoides imicola*, donde: **A)** ala; **B)** genitalia femenina y; **C)** genitalia masculina. Material gráfico B y C: José Marín Sánchez Murillo.

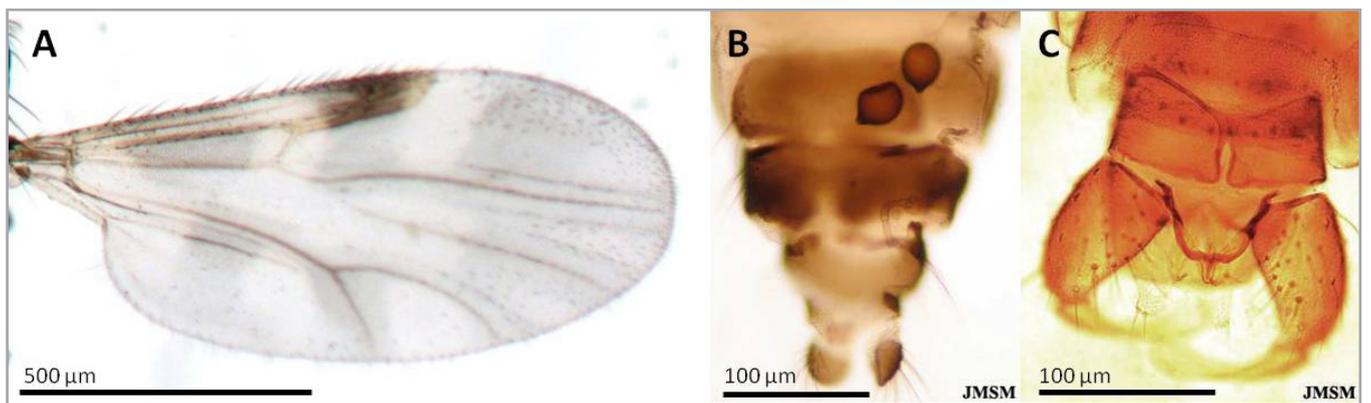


Fig. 56. *Culicoides obsoletus s.s.*, donde: **A)** ala; **B)** genitalia femenina y; **C)** genitalia masculina. Material gráfico B y C: José Marín Sánchez Murillo.

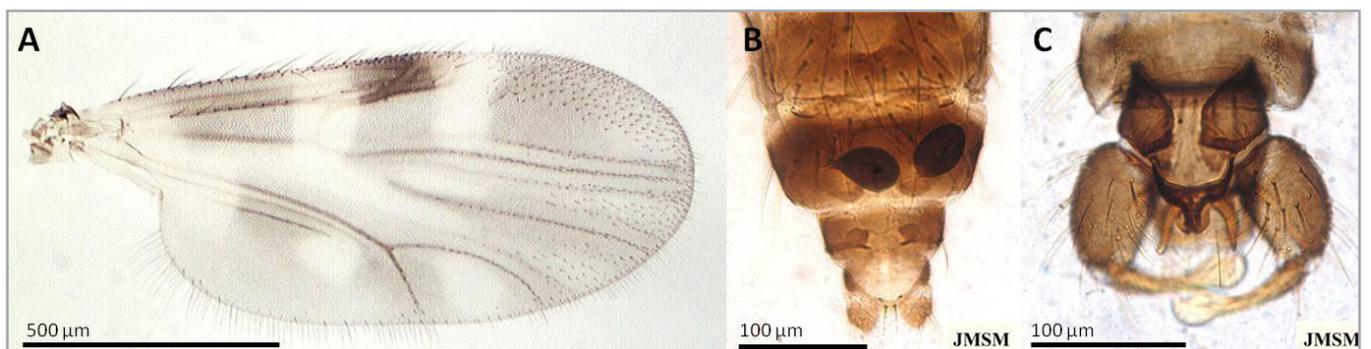


Fig. 57. *Culicoides scoticus*, donde: **A)** ala; **B)** genitalia femenina y; **C)** genitalia masculina. Material gráfico B y C: José Marín Sánchez Murillo.

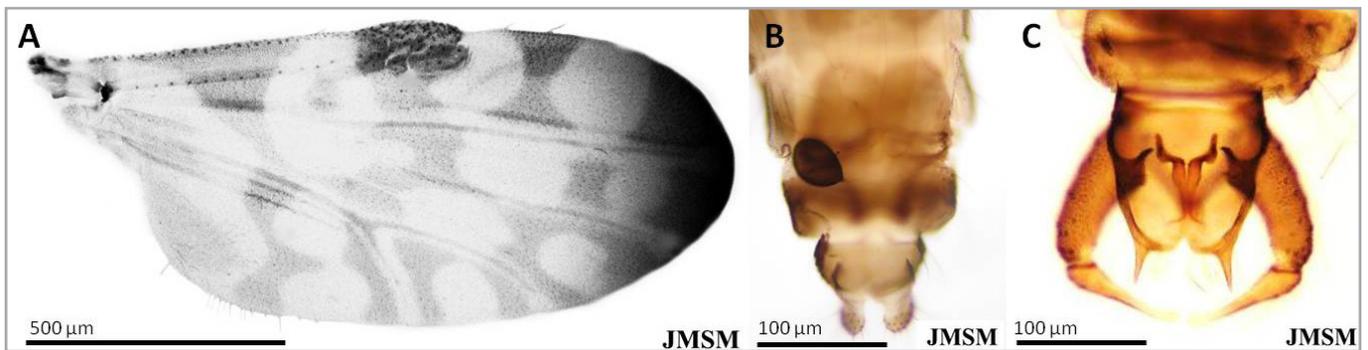


Fig. 58. *Culicoides circumscriptus*, donde: **A)** ala, **B)** genitalia femenina y; **C)** genitalia masculina. Material gráfico: José Marín Sánchez Murillo.

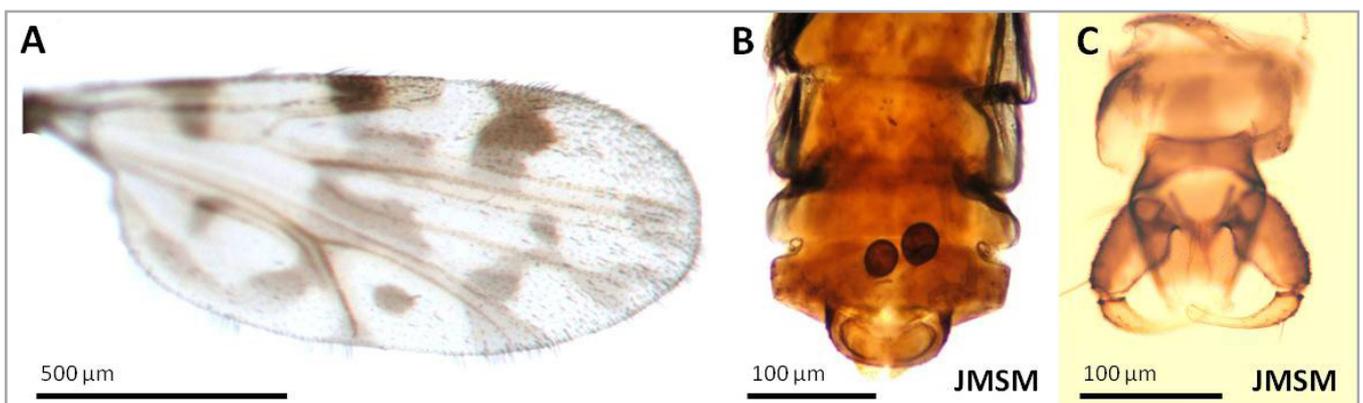


Fig. 59. *Culicoides newsteadi*, donde: **A)** ala; **B)** genitalia femenina y; **C)** genitalia masculina. Material gráfico B y C: José Marín Sánchez Murillo.

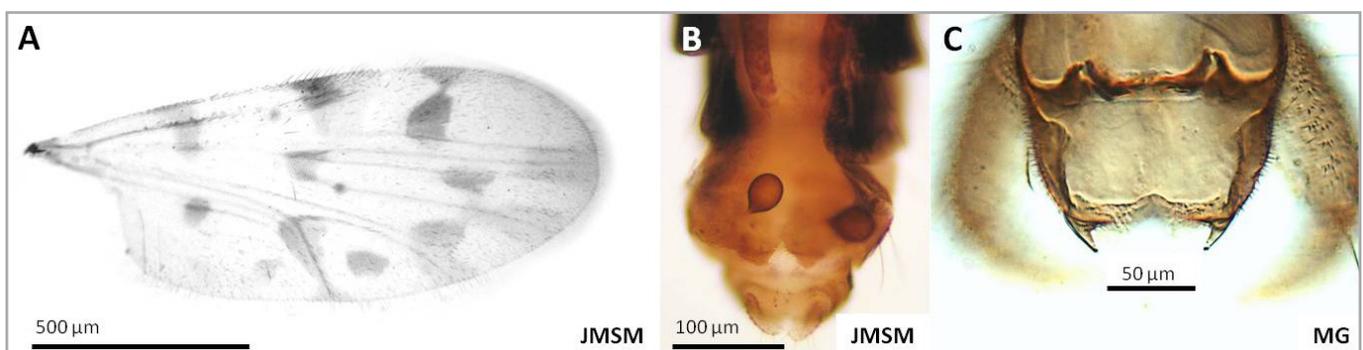


Fig. 60. *Culicoides pulicaris*, donde: **A)** ala; **B)** genitalia femenina y; **C)** genitalia masculina, detalle procesos apicolaterales. Material gráfico A y B: José Marín Sánchez Murillo; C: Mikel González.

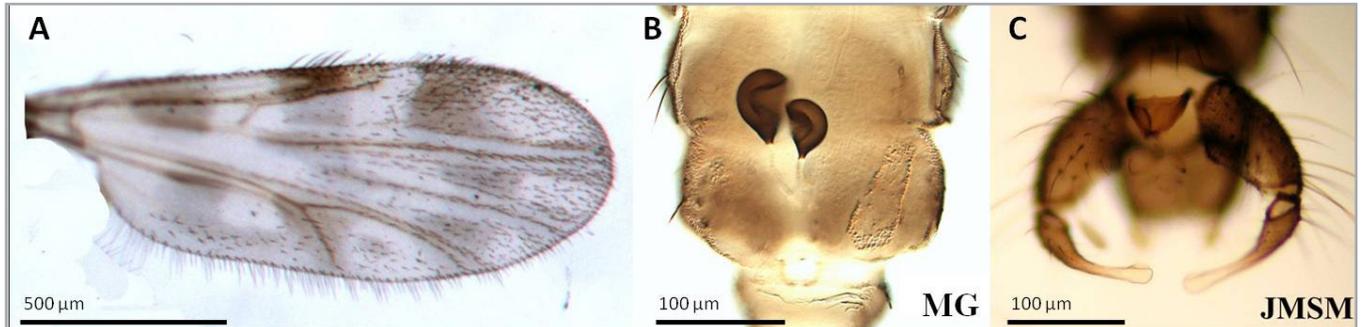


Fig. 61. *Culicoides punctatus*, donde: **A)** ala; **B)** genitalia femenina y; **C)** genitalia masculina. Material gráfico B: Mikel González ; C: José Marín Sánchez Murillo.

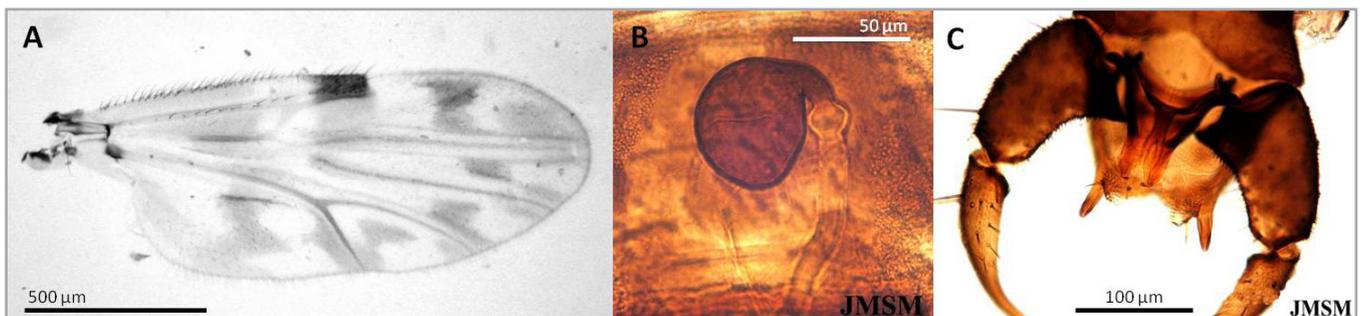


Fig. 62. *Culicoides nubeculosus*, donde: **A)** ala; **B)** genitalia femenina, detalle de la espermateca y; **C)** genitalia masculina. Material gráfico B y C: José Marín Sánchez Murillo.

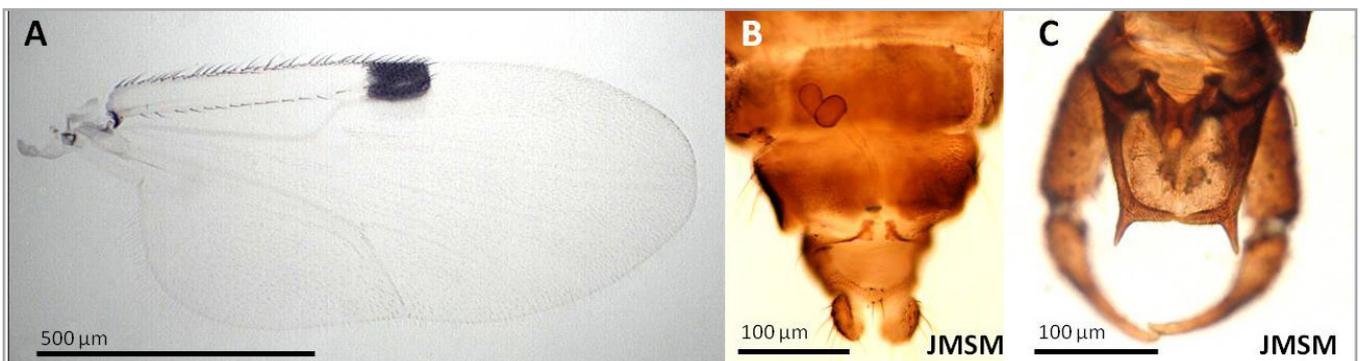


Fig. 63. *Culicoides parroti*, donde: **A)** ala; **B)** genitalia femenina y; **C)** genitalia masculina. Material gráfico B y C: José Marín Sánchez Murillo.



8. BIBLIOGRAFÍA

- Acevedo P, Ruiz-Fons F, Estrada R, Márquez AL, Miranda MA, Gortázar C & Lucientes J. 2010. A broad assessment of factors determinating *Culicoides imicola* abundance: Modelling the present and forecasting its future in climate change scenarios. *PLoS ONE* 5: 12.
- Agbodale OM, Akinboye DO & Ogunkolo OF. 2005. *Loa loa* and *Mansonella perstans*: neglected human infections that need control in Nigeria. *African Journal of Biotechnology* 4: 1554-1558.
- Agbolade OM, Akinboye DO, Olateju TM, Ayanbiyi OA, Kuloyo OO & Fenuga OO. 2006. Biting of anthropophilic *Culicoides fulvithorax* (Diptera: Ceratopogonidae), a vector of *Mansonella perstans* in Nigeria. *Korean Journal of Parasitology* 44(1): 67-72.
- Akiba K. 1960. Studies on *Leucocytozoon* found in the Chicken in Japan. II. On the transmission of *Leucocytozoon caulleryi* by *Culicoides arakawae*. *Japanese Journal of Veterinary Science* 22: 309-317.
- Alarcón-Elbal PM & Lucientes J. 2012. Actualización del catálogo de *Culicoides* Latreille, 1809 (Diptera, Ceratopogonidae) de España. *Graellsia* 68(2): 353-362.
- Alba A, Casal J & Domingo M. 2004. Possible introduction of bluetongue into the Balearic Island, Spain, in 2000, via air streams. *Veterinary Record* 155: 460-461.
- Allepuz A, García-Bocanegra I, Napp S, Casal J, Arenas A, Saez A & González MA. 2010. Monitoring bluetongue disease (BTV-1) epidemic in southern Spain during 2007. *Preventive Veterinary Medicine* 96: 263-271.
- Alonso Muñoz A & García Marí F. 2009. Factores que influyen en la eficacia del trampeo masivo para el control de la mosca de la fruta *Ceratitidis capitata* (Diptera: Tephritidae). *Boletín de Sanidad Vegetal - Plagas* 35: 401-418.
- Álvarez M, Torres G, Sorli C, Moreno I, Rosado P & Romero LJ. 2011. La Lengua Azul en España y países de su ámbito geográfico. *Mundo Ganadero* 240: 50-55.
- Anderson GS, Belton P & Kleider N. 1988. The hypersensitivity of horses to *Culicoides* bites in British Columbia. *Canadian Veterinary Journal* 29(9): 718-723.
- Anderson GS, Belton P & Kleider N. 1991. *Culicoides obsoletus* (Diptera: Ceratopogonidae) as a causal agent of *Culicoides* hypersensitivity (sweet itch) in British Columbia. *Journal of Medical Entomology* 28: 685-693.
- Anderson JR & Linhares AX. 1989. Comparison of several different trapping methods for *Culicoides variipennis* (Diptera: Ceratopogonidae). *Journal of the American Mosquito Control Association* 5: 325-334.
- Anderson RC. 1992. Nematode parasites of vertebrates: their development and transmission. Wallingford, UK: CABI Publishing. 578 pp.
- Anónimo. 1992. Study on the geographical distribution and seasonal prevalence in Spain during 1990-1991 of different species of the genus *Culicoides* (Family Ceratopogonidae). Spanish Government Technical Committee Document VI/650/92 submitted to European Union. Madrid, España: Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. 57 pp.
- Anthony J, Wilson J & Mellor PS. 2010. Bluetongue in Europe: past, present and future. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 364: 2669-2681.
- Anthony SJ, Maan S, Maan N, Kgosana L, Bachanek-Bankowska K, Batten C, Darpel KE, Sutton G, Attoui H & Mertens PPC. 2009. Genetic and phylogenetic analysis of the outer-coat proteins VP2 and VP5

- of epizootic haemorrhagic disease virus (EHDV): Comparison of genetic and serological data to characterize the EHDV serogroup. *Virus Research* 145: 200-210.
- Arboleda J, Restrepo G, Wolff M, Uribe J, Bedoya H, Quiroz V, Pérez S, Morales L, Piedrahita I, Zuluaga F & Londoño J. 2001. Ecoepidemiología de la Estomatitis Vesicular en un municipio cafetero de Antioquia. *Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias* 14(1): 20-27.
- Archana M, D'Souza PE, Renuka Prasad C & Byregowda SM. 2014. Seasonal prevalence of different species of *Culicoides* in Bangalore rural and urban districts of South India. *Veterinary World* 7(7): 517-521.
- Arenas-Montes AJ. 2013. Estudio epidemiológico de lengua azul y enfermedad hemorrágica epizootica en ecosistemas mediterráneos del sur de España [Tesis Doctoral]. Córdoba, España: Universidad de Córdoba. 237 pp.
- Arenas-Montes A, Arenas A, García-Bocanegra I, Mertens P, Batten C & Nomikou K. 2013. Serosurveillance of orbiviruses in wild cervids from Spain. *Veterinary Record* 172: 508-509.
- Arias Encobet J. 1912. Datos para el conocimiento de la distribución de los Dípteros de España. *Memorias de la Sociedad Española de Historia Natural* 7: 61-246.
- Ash LR & Orihel TC. 2007. *Atlas of Human Parasitology*. Fifth edition. Chicago, EE. UU.: American Society for Clinical Pathology. 540 pp.
- Augot D, Sauvage F, Jouet D, Simphal E, Veuille M, Couloux A, Kaltenbach ML & Depaquit J. 2010. Discrimination of *Culicoides obsoletus* and *Culicoides scoticus*, potential bluetongue vectors, by morphometrical and mitochondrial cytochrome oxidase subunit I analysis. *Infection, Genetics and Evolution* 10: 629-637.
- Augot D, Ninio C, Akhoundi M, Lehrter V, Couloux A, Jouet D & Depaquit J. 2013. Characterization of two cryptic species, *Culicoides stigma* and *C. parroti* (Diptera: Ceratopogonidae), based on barcode regions and morphology. *Journal of Vector Ecology* 38(2): 260-265.
- Ayllón T, Nijhof AM, Weiher W, Bauer B, Allène X & Clausen PH. 2014. Feeding behaviour of *Culicoides* spp. (Diptera: Ceratopogonidae) on cattle and sheep in northeast Germany. *Parasites & Vectors* 7: 34.
- Baldet T, Delécolle JC, Mathieu B, de La Rocque S & Roger F. 2004. Entomological surveillance of bluetongue in France in 2002. *Veterinaria Italiana* 40(3): 226-231.
- Balenghien T, Delécolle JC, Setier-Rio ML, Rakotaoarivony I, Allène X, Venail R, Delécolle D, Lhoir J, Gardès L, Chavernac D, Mathieu B, Languille J, Baldet T & Garros C. 2010. Bluetongue - report on entomological surveillance in France in 2010. *Bulletin épidémiologique, santé animale et alimentation* 46/Spécial MRC: 26-31.
- Barnard BJH. 1997. Some factors governing the entry of *Culicoides* spp. (Diptera: Ceratopogonidae) into stables. *Onderstepoort Journal of Veterinary Research* 64: 227-233.
- Barnard DR & Jones RH. 1980. Diel and seasonal patterns of flight activity of Ceratopogonidae in Northeastern Colorado: *Culicoides*. *Environmental Entomology* 9(4): 446-451.
- Bartoloni A, Cancrini G, Bartalesi F, Marcolin D, Roselli M, Arce CC & Hall AJ. 1999. *Mansonella ozzardi* infection in Bolivia: prevalence and clinical associations in the Chaco region. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* 61: 830-833.

- Bartsch S, Bauer B, Wiemann A, Clausen PH & Steuber S. 2009. Feeding patterns of biting midges of the *Culicoides obsoletus* and *Culicoides pulicaris* groups on selected farms in Brandenburg, Germany. *Parasitology Research* 105(2): 373-380.
- Baylis M, Mellor PS, Wittmann EJ & Rogers DJ. 2001. Prediction of areas around the Mediterranean at risk of bluetongue by modelling the distribution of its vector using satellite imaging. *Veterinary Record* 149: 639-643.
- Baylis M, Parkin H, Kreppel K, Carpenter S, Mellor PS & McIntyre KM. 2010. Evaluation of housing as a means to protect cattle from *Culicoides* biting midges, the vectors of bluetongue virus. *Medical and Veterinary Entomology* 24: 38-45.
- Bell S. 2010. The influence of farm management factors on localized *Culicoides* species on a lowland farm in South-West England [Tesis de Maestría]. Onderstepoort, Sudáfrica: University of Pretoria. 117 pp.
- Bhasin A, Mordue (Luntz) AJ & Mordue W. 2000. Responses of the biting midge *Culicoides impunctatus* to acetone, CO₂ and 1-octen-3-ol in a wind tunnel. *Medical and Veterinary Entomology* 14: 300-307.
- Blackwell A. 2001. Recent advances on the ecology and behaviour of *Culicoides* spp. in Scotland and the prospects for control. *Veterinary Bulletin* 71: 1-8.
- Blackwell A. 2008. Biting midges, *Culicoides* spp. (Diptera: Ceratopogonidae). En: Capinera JL (ed.), *Encyclopedia of Entomology*. Second edition. Vols. 1-4. Dordrecht, Netherlands: Springer. pp 510-519.
- Blackwell A, Mordue (Luntz) AJ, Young MR & Mordue W. 1992. Bivoltinism, survival rates and reproductive characteristics of the Scottish biting midge, *Culicoides impunctatus* (Diptera: Ceratopogonidae) in Scotland. *Bulletin of Entomological Research* 82: 299-306.
- Blackwell A, Dyer C, Mordue (Luntz) AJ, Wadhams LJ & Mordue W. 1996. The role of 1-octen-3-ol as a host odour attractant for the biting midge, *Culicoides impunctatus* Goetghebuer, and interactions of 1-octen-3-ol with a volatile pheromone produced by parous female midges. *Physiological Entomology* 21(1): 15-19.
- Blackwell A, Wadhams LJ & Mordue W. 1997. Electrophysiological and behavioural studies of the biting midge, *Culicoides impunctatus* Goetghebuer (Diptera, Ceratopogonidae): interactions between some plant-derived repellent compounds and a host-odour attractant, 1-octen-3-ol. *Physiological Entomology* 82: 299-306.
- Blackwell A, Ritchie A, Hillman JR & Fenton B. 2003. Meanbh-chuileag - the Highland biting midge. En: Kelly I (ed.), *Scottish Crop Research Institute Annual Report 2001/2002*. Invergowrie, UK: Scottish Crop Research. pp 97-100.
- Blanton FS & Wirth WW. 1979. The sand flies (*Culicoides*) of Florida (Diptera: Ceratopogonidae). *Arthropods of Florida and neighboring land areas*. Vol. 10. Gainesville, EE. UU.: Florida Department of Agriculture and Consumer Services - Division of Plant Industry. 204 pp.
- Boorman J. 1989. *Culicoides* (Diptera: Ceratopogonidae) of the Arabian Peninsula with notes on their medical and veterinary importance. *Fauna Saudi Arabia* 10: 160-224.
- Boorman J & Goddard PG. 1970a. Observations on the biology of *Culicoides impunctatus* (Diptera: Ceratopogonidae) in Southern England. *Bulletin of Entomological Research* 60: 189-198.
- Boorman J & Goddard PG. 1970b. *Culicoides* Latreille (Diptera, Ceratopogonidae) from Pirbright, Surrey.

- Entomologist's Gazette 21: 205-216.
- Borcard D, Legendre P & Drapeau P. 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology* 73: 1045-1055.
- Borkent A. 1997. The Ceratopogonidae (Diptera) described by Santos Abreu from the Canary Islands. *Deutsche Entomologische Zeitschrift* 44: 3-18.
- Borkent A. 2004. Chapter 10. The biting midges, the Ceratopogonidae (Diptera). En: Marquardt WC (ed.). *Biology of disease vectors*. Second edition. Burlington, EE. UU.: Elsevier Academic. pp 113-126.
- Borkent A. 2014. *World Species of Biting Midges (Diptera: Ceratopogonidae)*. 236 pp. Disponible en Internet en: [<http://www.inhs.uiuc.edu/research/FLYTREE/CeratopogonidaeCatalog.pdf>]
- Boyd MF. 1949. *Malariology*. Vol. 1. Philadelphia, EE. UU.: WB Saunders Company. 1.644 pp.
- Braverman Y. 1978. Characteristics of *Culicoides* (Diptera, Ceratopogonidae) breeding places near Salisbury, Rhodesia. *Ecological Entomology* 3: 163-170.
- Braverman Y, Galun R & Ziv M. 1974. Breeding sites of some *Culicoides* species (Diptera, Ceratopogonidae) in Israel. *Mosquito News* 34(3): 303-308.
- Braverman Y & Linley JR. 1988. Parity and voltinism of several *Culicoides* spp. (Diptera: Ceratopogonidae) in Israel, as determined by two trapping methods. *Journal of Medical Entomology* 25: 121-126.
- Braverman Y & Mumcuoglu K. 2009. Newly emerged nulliparous *Culicoides imicola* (Kieffer) (Diptera: Ceratopogonidae) with pigmented abdomen. *Veterinary Parasitology* 160: 356-358.
- Brown F, Bishop DH, Crick J, Francki RI, Holland JJ, Hull R, Johnson K, Martelli G, Murphy FA, Obijeski JF, Peters D, Pringle CR, Reichmann ME, Schneider LG, Shope RE, Simpson DI, Summers DF & Wagner RR. 1979. Rhabdoviridae. Report of the Rhabdovirus Study Group, International Committee on Taxonomy of Viruses. *Intervirology* 12(1): 1-7.
- Brugger K & Rubel F. 2013. Characterizing the species composition of European *Culicoides* vectors by means of the Köppen-Geiger climate classification. *Parasites & Vectors* 6: 333.
- Brust RA. 1966. Gynandromorphs and intersexes in mosquitoes (Diptera: Culicidae). *Canadian Journal of Zoology* 44: 911-921.
- Cabello A. 1966. *Enfermedades y Plagas*. La Habana, Cuba: Editora Pedagógica. 583 pp.
- Calistri P, Goffredo M, Caporale V & Meiswinkel R. 2003. The distribution of *Culicoides imicola* in Italy: application and evaluation of current Mediterranean models based on climate. *Journal of Veterinary Medicine B* 50(3): 132-138.
- Callot J & Kremer M. 1963. Intersexués chez des *Culicoides* (Diptera: Ceratopogonidae). *Annals of Parasitology* 38: 113-120.
- Callot J, Kremer M, Geiss JL, Delécolle JC & Hommel M. 1975. Notes d'Entomologie. Localisations nouvelles de *Culicoides* (Dipteres, Ceratopogonides). *Annales de Parasitologie Humaine et Comparée* 50(2): 245-246.
- Calvete C, Miranda MA, Estrada R, Borràs D, Sarto V, Collantes F, García de Francisco JM, Moreno N & Lucientes J. 2006. Spatial distribution of *Culicoides imicola*, the main vector of Bluetongue virus, in Spain. *Veterinary Record* 158: 130-131.

- Calvete C, Estrada R, Calvo AJ, Calavia R, Miranda MA, Borràs D, Muñoz B, Romero L & Lucientes J. 2008. *Culicoides* species and transmission of bluetongue virus in Spain. *Veterinary Record* 158: 130-131.
- Calvete C, Estrada R, Miranda MA, del Río R, Borràs D, Garrido L, Muñoz B, Romero LJ & Lucientes J. 2009a. Evaluación de la eficacia del programa de monitorización de las poblaciones de vectores de lengua azul, *Culicoides imicola* Kieffer, 1913 y complejo *Culicoides obsoletus* Meigen, 1818 (Diptera: Ceratopogonidae), en España. *Información Técnica Económica Agraria* 105: 147-160.
- Calvete C, Estrada R, Miranda MA, del Río R, Borràs D, Beldron FJ, Martínez A, Calvo AJ & Lucientes J. 2009b. Entry of bluetongue vector *Culicoides imicola* into livestock premises in Spain. *Medical and Veterinary Entomology* 23: 202-208.
- Calvete C, Estrada R, Miranda MA, del Río R, Borràs D, Beldron FJ, Martínez A, Calvo AJ & Lucientes J. 2010. Protection of livestock against bluetongue virus vector *Culicoides imicola* using insecticide-treated netting in open areas. *Medical and Veterinary Entomology* 24: 169-175.
- Calvo JH, Calvete C, Martínez-Royo A, Estrada R, Miranda MA, Borràs D, Sarto i Monteys V, Pagès N, Delgado JA, Collantes F & Lucientes J. 2009. Variations in the mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I gene indicate northward expanding populations of *Culicoides imicola* in Spain. *Bulletin of Entomological Research* 99: 583-591.
- Calvo JH, Berzal B, Calvete C, Miranda MA, Estrada R & Lucientes J. 2012. Host feeding patterns of *Culicoides* species (Diptera: Ceratopogonidae) within the Picos de Europa National Park in Northern Spain. *Bulletin of Entomological Research* 102(6): 692-697.
- Campbell AE & Pelham-Clinton EC. 1960. A taxonomic review of the British species of *Culicoides* Latreille (Diptera: Ceratopogonidae). *Proceedings of the Royal Society of London: Biological Sciences* 67: 181-302.
- Campbell CL, Vandyke KA, Letchworth GJ, Drolet BS, Hanekamp T & Wilson WC. 2005. Midgut and salivary gland transcriptomes of the arbovirus vector *Culicoides sonorensis* (Diptera: Ceratopogonidae). *Insect Molecular Biology* 14: 121-136.
- Cannon LRG & Reye EJ. 1966. A larval habitat of the biting midge *Culicoides brevitarsis* Kieffer (Diptera: Ceratopogonidae). *Australian Journal of Entomology* 5(1): 7-9.
- Capela R, Pena I & Kremer M. 1992. Contribuição para o conhecimento dos *Culicoides* (Diptera, Ceratopogonidae) existentes em Portugal. *Actas do V Congresso Ibérico de Entomologia*. pp. 381-386.
- Capela R, Sausa C, Pena I & Caeiro V. 1993. Preliminary note on the distribution and ecology of *Culicoides imicola* in Portugal. *Medical and Veterinary Entomology* 7: 23-26.
- Caracappa S, Torina A, Guercio A, Calabró A, Purpari G, Ferrantelli V, Vitale M & Mellor PS. 2003. Identification of a novel bluetongue virus vector species of *Culicoides* in Sicily. *Veterinary Record* 153: 71-74.
- Carbonero Martínez A, Huerta Lorenzo B, Borge Rodríguez C, García Bocanegra I & Perea Remujo A. 2005. Lengua Azul: situación actual y medidas de lucha. *Producción Animal* 215: 20-29.
- Carles-Tolrà M. 1997. Los dípteros y el hombre. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa* 20: 405-425.
- Caron A, Miguel E, Gomo C, Makaya P, Pfukenyi DM, Foggin C, Hove T & de Garine-Wichatitsky M. 2013. Relationship between burden of infection in ungulate populations and wildlife/livestock interfaces. *Epidemiology and Infection* 26: 1-14.

- Carpenter S, Lunt HL, Arav D, Venter GJ & Mellor PS. 2006. Oral susceptibility to bluetongue virus of *Culicoides* (Diptera: Ceratopogonidae) from the United Kingdom. *Journal of Medical Entomology* 43: 73-78.
- Carpenter S, Szmaragd C, Barber J, Labuschagne K, Gubbins S & Mellor P. 2008. An assessment of *Culicoides* surveillance techniques in northern Europe: Have we underestimated a potential Bluetongue virus vector? *Journal of Applied Ecology*: 45: 1237-1245.
- Cello RM. 1971. Ocular Onchocerciasis in the horse. *Equine Veterinary Journal* 3: 148-154.
- Cêtre-Sossah C, Baldet T, Delécolle JC, Mathieu B, Perrin A, Grillet C & Albina E. 2004. Molecular detection of *Culicoides* spp. and *Culicoides imicola*, the principal vector of bluetongue (BT) and African horse sickness (AHS) in Africa and Europe. *Veterinary Research* 35: 325-337.
- Chaker E. 1983. Contribution à l'étude de la morphologie et de la diagnose des larves de *Culicoides* (Diptera, Ceratopogonidae) [Tesis Doctoral]. Strasbourg, France: Université Louis Pasteur. 229 pp.
- Chatfield C & Collins AJ. 1980. Introduction to multivariate Analysis. London, UK & New York, EE. UU.: Chapman and Hall. 246 pp.
- Chhilar JS & Chaudhry S. 2010. First report of a biting midge *Culicoides anophelis* parasitizing mosquito *Anopheles stephensi* from North-Western India. *Journal of Experimental Sciences* 1(12): 3-6.
- Coluzzi M & Kremer M. 1964. Contributo alla conoscenza dei culicoidi italiani (Diptera, Ceratopogonidae). *Parassitologia* 1-2(VI): 63-69.
- Conte A, Goffredo M, Ippoliti C & Meiswinkel R. 2007a. Influence of biotic and abiotic factors on the distribution and abundance of *Culicoides imicola* and the *Obsoletus* Complex in Italy. *Veterinary Parasitology* 150: 333-344.
- Conte A, Ippoliti C, Savini L, Goffredo M & Meiswinkel R. 2007b. Novel environmental factors influencing the distribution and abundance of *Culicoides imicola* and the *Obsoletus* complex in Italy. *Veterinaria Italiana* 43(3): 571-580.
- Conte A, Gilbert M & Goffredo M. 2009. Eight years of entomological surveillance in Italy show no evidence of *Culicoides imicola* geographical range expansion. *Journal of Applied Ecology* 46: 1332-1339.
- Cornet M. 1974. Caractères morphologiques utilisés pour l'identification des *Culicoides* (Diptera, Ceratopogonidae). *Cahiers ORSTOM. Série Entomologie médicale et Parasitologie* 12(4): 221-230.
- Coulson RN & Witter JA. 1990. Entomología forestal: ecología y control. México DF, México: Limusa. 751 pp.
- Curriero FC, Shone SM & Glass GE. 2005. Cross correlation maps: a tool for visualizing and modeling time lagged associations. *Vector Borne Zoonotic Diseases* 5(3):267-275.
- Cushman SA & McGarigal K. 2002. Hierarchical, multi-scale decomposition of species environment relationships. *Landscape Ecology* 17:637-646.
- Czerny L & Strobl PG. 1909. Spanische Dipteren. III Beiträge. *Verhandlungen der Zoologisch - Botanischen Gesellschaft in Wien* 59(6): 121-310.
- da Silva FDF, Okada Y & Felipe-Bauer ML. 2010. *Culicoides* Latreille (Diptera: Ceratopogonidae) de la villa de Alter do Chão, Santarém, Estado de Pará, Brasil. *Revista Pan-Amazônica de Saúde* 1(3): 69-74.

- de Castro Muñoz de Lucas M. 2009. Capítulo 1. Clima y cambio climático en Castilla-La Mancha. En: Impactos del cambio climático en Castilla-La Mancha. Primer Informe. Toledo, España: Fundación General de Medio Ambiente. pp. 20-47.
- de Raat IJ, Van den Boom R, Van Poppel M & Sloet van Oldruitenborgh-Oosterbaan MM. 2008. The effect of a topical insecticide containing permethrin on the number of *Culicoides* midges caught near horses with and without insect bite hypersensitivity in the Netherlands. *Tijdschrift voor Diergeneeskunde* 133(20): 838-842.
- de Jong R & Knols BGJ. 1996. Selection of biting sites by mosquitoes. En: Bock GR & Cardew G (eds.), *Olfaction in Mosquito-Host Interactions*. Chichester, UK: Proceedings CIBA Foundation No. 200 - John Wiley & Sons Ltd. pp. 89-99.
- de Liberato C, Scavia G, Lorenzetti R, Scaramozzino P, Amaddeo D, Cardeti G, Scicluna M, Ferrari G & Autorino GL. 2005. Identification of *Culicoides obsoletus* (Diptera : Ceratopogonidae) as a vector of bluetongue virus in central Italy. *Veterinary Record* 156: 301-304.
- de Prada J & Gil Collado J. 1959. *Culicoides* in Badajoz. *Medicina Tropical* 34: 417-424.
- del Río R. 2012. Estrategias de control y competencia vectorial de las especies de *Culicoides* vectores del virus de la lengua azul en península Ibérica y Baleares [Tesis Doctoral]. Palma de Mallorca, España: Universitat de les Illes Balears. 240 pp.
- Delécolle JC. 1985. Nouvelle contribution á systématique et iconographique des espèces du genre *Culicoides* (Diptera: Ceratopogonidae) du Nord-Est de la France [Tesis Doctoral]. Strasbourg, France: Université Louis Pasteur de Strasbourg. 283 pp.
- Delécolle JC. 2002. Ceratopogonidae. En: Carles-Tolrá Hjorth-Andersen M (ed.), *Catálogo de los Díptera de España, Portugal y Andorra (Insecta)*. Vol. 8. Zaragoza, España: Monografías de la Sociedad Entomológica Aragonesa. pp. 23-26.
- Delécolle JC, Blasco-Zumeta J & Rieb JP. 1997. Nouvelle contribution à l'étude des Cératopogonidés d'Espagne. Description de *Homohoelea iberica* n.sp. et redescription de *Palpomyia miki* Goetghebuer, 1934 et de *Culicoides brevifrontis* Smatov & Isimbekov, 1971 (Diptera, Nematocera). *Nouvelle Revue d'Entomologie* 14(4): 337-351.
- Delécolle JC & Ortega MD. 1998. Description d'une espèce nouvelle du genre *Culicoides* originaire d'Espagne, apparentée á *C. fagineus* Edwards, 1939 (Diptera, Ceratopogonidae). *Nouvelle Revue d'Entomologie* 15: 283-290.
- Dik B, Yavru S, Uslu U, Yapici O & Esin E. 2012. Determination of *Culicoides* species (Diptera: Ceratopogonidae) as suspect vectors of Epizootic Haemorrhagic Disease and Bluetongue viruses in southern and western Anatolia by RT-PCR. *Revue de Médecine Vétérinaire* 163(11): 505-510.
- Dipeolu OO & Ogunrinade AF. 1977. Studies on *Culicoides* species of Nigeria, VII. The biology of some Nigerian *Culicoides* species. *Zeitschrift für Parasitenkunde* 51: 289-298.
- Downes JA. 1950. Habits and life-cycle of *Culicoides nubeculosus* (Meigen). *Nature* 166: 510-511.
- Downes JA. 1955. Observations on the swarming flight and mating of *Culicoides* (Diptera: Ceratopogonidae). *Transactions of the Royal Entomological Society of London* 106: 439-453.
- Drolet BS, Campbell CL, Stuart MA & Wilson WC. 2005. Vector competence of *Culicoides sonorensis* (Diptera: Ceratopogonidae) for vesicular stomatitis virus. *Journal of Medical Entomology* 42: 409-418.

- Du Toit RM. 1944. The transmission of bluetongue and horse-sickness by *Culicoides*. Onderstepoort Journal of Veterinary Science and Animal Industry 19: 7-16.
- Dubbin W. 2001. Soils. London, UK: The Natural History Museum. 112 pp.
- Ducheyne E, Miranda Chueca MA, Lucientes J, Calvete C, Estrada R, Boender GJ, Goossens E, De Clercq EM & Hendrickx G. 2013. Abundance modelling of invasive and indigenous *Culicoides* species in Spain. Geospatial Health 8(1): 241-254.
- Durán M. 2012. Distribución, abundancia y composición de la comunidad de dípteros hematófagos vectores de enfermedades en Castilla-La Mancha: riesgos para la salud pública y la sanidad animal [Tesis Doctoral]. Albacete, España: Universidad de Castilla-La Mancha. 199 pp.
- Dyce AL. 1969. The recognition of nulliparous and parous *Culicoides* (Diptera: Ceratopogonidae) without dissection. Australian Journal of Entomology 8: 11-15.
- Dzhafarov SM. 1964. Blood-sucking Heleidae (Diptera) of Transcaucasia (the Genera *Culicoides*, *Leptoconops*, *Lasiohelea*). Baku, Azerbaiyán: Soviet Academy of Sciences. 414 pp.
- EC (European Commission). 2012. Guidance Document Vector Protected Establishments for Bluetongue. Disponible en Internet en: [http://ec.europa.eu/food/animal/diseases/controlmeasures/docs/guidance_document_vpe_7068_2012_en.pdf]
- Edwards FW. 1939. Nematocera. En: Edwards FW, Oldroyd H & Smart J (eds.), British Blood-sucking Flies. London, UK: British Museum (Natural History). pp. 1-66.
- Efron B. 1979. Bootstrap methods: Another look at the jackknife. The Annals of Statistics 7: 1-26.
- EFSA (European Food Safety Authority). 2009. Scientific opinion of Epizootic Hemorrhagic Disease, EFSA panel on Animal Health and Welfare (AHAW). EFSA Journal 1418: 1-67.
- Elliot RM. 1990. Molecular biology of the Bunyaviridae. Journal of General Virology 71: 501-522.
- Estrada R, Carmona VJ, Alarcón-Elbal PM, Miranda MA, Borrás D, Roche ML, Tamarit A, Navarro J & Lucientes J. 2011. Primera cita de *Culicoides paolae* Boorman, 1996 (Diptera, Ceratopogonidae) para la Península Ibérica. Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa 49: 217-221.
- Estrada R, Alarcón-Elbal PM, Carmona Salido VJ, Ruiz Arrondo I, Delacour S, Pinal R, Calvete C, del Río R, Miranda MA & Lucientes J. *Culicoides* (Diptera, Ceratopogonidae) de Aragón. 2013. Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa 53: 153-160.
- Fahrner J & Barthelmess C. 1988. Rearing of *Culicoides nubeculosus* (Diptera: Ceratopogonidae) by natural or artificial feeding in the laboratory. Veterinary Parasitology 28(4): 307-313.
- Fallis AM & Bennet GF. 1961. Ceratopogonidae as intermediate host for *Haemoproteus* and other parasites. Mosquito News 21(1): 21-28.
- Fallis AM & Desser SS. 1977. On species of *Leucocytozoon*, *Haemoproteus* and *Hepatocystis*. En: Kretz JP (ed.), Parasitic Protozoa Gregarines, Haemogregarines, Coccidia, Plasmodia and Haemoproteids. Vol. III. New York, EE. UU.: Academic Press. pp 239-266.
- FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations). 2009. El estado mundial de la agricultura y la alimentación: la ganadería, a examen. Roma, Italia: FAO. 184 pp.

- FAO, ISRIC, IIASA, JRC-ESB. 2012. Harmonized World Soil Database (version 1.2). FAO, Rome, Italy and IIASA, Laxenburg, Austria. Disponible en Internet en: [<http://webarchive.iiasa.ac.at/Research/LUC/External-World-soil-database/HTML/>]
- Fauna Europaea. 2015. Diptera: Nematocera. Version 2.6.2. Disponible en Internet en: [<http://www.fauna-eur.org/>]
- Fernández González F, Pérez Badía R, Sardinero Roscales S, Rodríguez Torres A & Crespo G. 2009. Capítulo 8. Espacios naturales protegidos y cambio climático en Castilla-La Mancha. En: Impactos del cambio climático en Castilla-La Mancha. Toledo, España: Fundación General de Medio Ambiente. pp. 207-291.
- Fernández-Rubio F, Moreno Fernández-Caparrós L & Soriano Hernando O. 2014. Artrópodos en medicina y veterinaria. Tercera edición. Madrid, España: Gobierno de España, Ministerio de Defensa. 643 pp.
- Ferraguti M, Martínez-de la Puente J, Ruiz S, Soriguer R & Figuerola J. 2013. On the study of the transmission networks of blood parasites from SW Spain: diversity of avian haemosporidians in the biting midge *Culicoides circumscriptus* and wild birds. *Parasites & Vectors* 6: 208.
- Foxi C & Delrio G. 2010. Larval habitats and seasonal abundance of *Culicoides* biting midges found in association with sheep in northern Sardinia, Italy. *Medical and Veterinary Entomology* 24: 199-209.
- Foxi C, Pinna M, Sarto i Montey V & Delrio G. 2011. An updated checklist of the *Culicoides* Latreille (Diptera: Ceratopogonidae) of Sardinia (Italy), and seasonality in proven and potential vectors for Bluetongue Virus (BTV). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 113(4): 403-416.
- García-Lastra R, Leginagoikoa I, Plazaola JM, Ocabo B, Aduriz G, Nunes T & Juste RA. 2012. Bluetongue virus serotype 1 outbreak in the Basque Country (Northern Spain) 2007-2008. Data support a primary vector windborne transport. *PLoS One* 7(3):e34421.
- García-Saenz A, McCarter P & Baylis M. 2011. The influence of host number on the attraction of biting midges, *Culicoides* spp., to light traps. *Medical and Veterinary Entomology* 25: 113-115.
- Garnham PCC, Heisch RB & Minter DM. 1961. The vector of *Hepaticocystis* (= *Plasmodium*) *kochi*; the successful conclusion of observations in many parts of tropical Africa. *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene* 55: 497-502.
- Garros C, Gardes L, Allene X, Rakotoarivony I, Viennet E, Rossi S & Balenghien T. 2011. Adaptation of a species-specific multiplex PCR assay for the identification of blood meal source in *Culicoides* (Ceratopogonidae: Diptera): applications on Palaearctic biting midge species, vectors of Orbiviruses. *Infection, Genetics and Evolution* 11(5): 1103-1110.
- Garvin MC & Greiner EC. 2003. Ecology of *Culicoides* (Diptera: Ceratopogonidae) in Southcentral Florida and experimental *Culicoides* vectors of the avian hematozoan *Haemoproteus danilewskyi* Kruse. *Journal of Wildlife Diseases* 39(1): 170-178.
- GCLM (Gobierno de Castilla-La Mancha). 2008. Programa de Desarrollo Rural de Castilla-La Mancha 2007-2013. Tomo I. 484 pp. Disponible en Internet en: [http://www.castillalamancha.es/sites/default/files/documentos/20120511/pdr_castilla_la_mancha_tomo_i.pdf]

- GeoPlaDes (Geografía, Planificación y Desarrollo). 2009. Estudio multitemporal del nor-oriental del Ecuador. Memoria técnica estudio multitemporal de la cobertura vegetal y uso del suelo en los años 1990-2008 y proyección al 2030. Disponible en Internet en: [<http://www.ibcperu.org/doc/isis/11620.pdf#page=2&zoom=100,0,733>]
- Gerry AC, Sarto i Monteys V, Moreno Vidal JO, Francino O & Mullens BA. 2009. Biting rates of *Culicoides* midges (Diptera: Ceratopogonidae) on sheep in northeastern Spain in relation to midge capture using UV light and carbon dioxide-baited traps. *Journal of Medical Entomology* 46(3): 615-624.
- Giaconi V. 1988. Cultivo de Hortalizas. Sexta Edición actualizada. Santiago, Chile: Universidad Santiago de Chile. 78 pp.
- Gil Collado J & Sahuquillo Herráiz C. 1983. Aportaciones al catálogo de *Culicoides* (Diptera, Ceratopogonidae) de España peninsular. *Revista Ibérica de Parasitología* 43: 109-110.
- Gil Collado J & Sahuquillo Herráiz C. 1985. Claves de identificación de Ceratopogonidae de España peninsular. II Subfamilia Ceratopogonidae (Dip., Nematocera). *Graellsia* 41: 43-63.
- Glukhova VM. 2005. *Culicoides* (Diptera, Ceratopogonidae) of Russia and adjacent lands. *International Journal of Dipterological Research* 16: 3-75.
- Goffredo M & Meiswinkel R. 2004. Entomological surveillance of bluetongue in Italy: Methods of capture, catch analysis and identification of *Culicoides* biting midges. *Veterinaria Italiana* 40(3): 260-265.
- Goffredo M, Conte A & Meiswinkel R. 2004. Distribution and abundance of *Culicoides imicola*, *Obsoletus* Complex and *Pulicaris* Complex (Diptera: Ceratopogonidae) in Italy. *Veterinaria Italiana* 40(3): 270-273.
- Goffredo M, Calistri P, Capelli G, Dottori M, Mignone W, Accorsi A, Calzolari M, Giuliano I, Montarsi F, Di Nicola F, Micarelli G, Ippoliti C & Lelli R. 2008. Distribution and abundance of BTV-8 potential vectors in northern Italy. *Proceedings of the Bluetongue Satellite Symposium "Bluetongue in Europe, Back to the Future!!"*. Brescia, Italia. 7 Junio 2008. p 82.
- Goffredo M, Savini G, Quaglia M, Molini U, Federici V, Catalani M, Portanti O, Marini V, Maseke AF, Pini A & Scacchia M. 2013. Entomological survey on African Horse Sickness outbreaks in Namibia. En: *EPIZONE 7th Annual Meeting*. Brussels, Belgium.
- Goldarazena A, Romón P, Adúriz G, Balenghien T, Baldet T & Delécolle JC. 2008. First record of *Culicoides imicola*, the main vector of bluetongue virus in Europa, in the Basque Country (northern Spain). *Veterinary Record* 162: 820-821.
- Gomulski LM, Meiswinkel R, Delécolle JC, Goffredo M & Gasperi G. 2005. Phylogenetic relationships of the subgenus *Avaritia* Fox, 1955 including *Culicoides obsoletus* (Diptera, Ceratopogonidae) in Italy based on internal transcribed spacer 2 ribosomal DNA sequences. *Systematic Entomology* 30: 619-631.
- Gomulski LM, Meiswinkel R, Delécolle JC, Goffredo M & Gasperi G. 2006. Phylogeny of the subgenus *Culicoides* and related species in Italy, inferred from internal transcribed ribosomal DNA sequences. *Medical and Veterinary Entomology* 20: 229-238.
- González M. 2014. El género *Culicoides* (Diptera: Ceratopogonidae) en el País Vasco, norte de España [Tesis Doctoral]. Universidad del País Vasco, Vitoria-Gasteiz, España. 326 pp.

- González M & Goldarazena A. 2011. El género *Culicoides* en el País Vasco. Guía Práctica para su identificación y control. Vitoria-Gasteiz, España: Servicio Central de Publicaciones del Gobierno Vasco. 247 pp.
- González M, López S, Mullens BA, Baldet T & Goldarazena A. 2012. A survey of *Culicoides* developmental sites on a farm in northern Spain, with a brief review of immature habitats of European species. *Veterinary Parasitology* 191(1-2): 81-93.
- González M, López S, Romón P, Baldet T, Delécolle JC & Goldarazena A. 2013a. Monitoring of *Culicoides* Latreille (Diptera: Ceratopogonidae) after BTV outbreaks in sheep farms and in natural habitats from the Basque Country (N Spain). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 115(1): 48-69.
- González M, López L, Mullens BA, Baldet T & Goldarazena A. 2013b. A survey of *Culicoides* developmental sites on a farm in northern Spain, with a brief review of immature habitats of European species. *Veterinary Parasitology* 191: 81-93.
- Gould AR & Hyatt AD. 1994. The *Orbivirus* genus. Diversity, structure, replication and phylogenetic relationships. *Comparative Immunology, Microbiology and Infectious Diseases* 17: 163-188.
- Griffioen K, van Gemst DB, Pieterse MC, Jacobs F & Sloet van Oldruitenborgh-Oosterbaan MM. 2011. *Culicoides* species associated with sheep in the Netherlands and the effect of a permethrin insecticide. *Veterinary Journal* 190(2): 230-235.
- Grogan WL Jr & Szadziewski R. 1988. A new biting midge from Upper Cretaceous (Cenomanian) amber of New Jersey (Diptera: Ceratopogonidae). *Journal of Paleontology* 62(5): 808-812.
- Gubler DJ. 2001. Human arbovirus infections worldwide. *Annals of the New York Academy of Sciences* 951: 13-24.
- Guis H. 2007. Géomatique et épidémiologie: Caractérisation des paysages favorables à *Culicoides imicola*, vecteur de la fièvre catarrhale ovine en Corse [Tesis Doctoral]. Besançon, Francia: Université de Franche-Comté. 394 pp.
- Guis H, Tran A, de La Rocque S, Baldet T, Gerbier G, Barragué B, Biteau-Coroller F, Roger F, Viel JF & Mauny F. 2007. Use of high spatial resolution satellite imagery to characterize landscapes at risk of bluetongue. *Veterinary Research* 38: 669-683.
- Hacker CS, Scott DW & Thompson JR. 1973. Time series analysis of mosquito population data. *Journal of Medical Entomology* 10: 533-543.
- Harrup LE, Purse BV, Golding N, Mellor PS & Carpenter S. 2013. Larval development and emergence sites of farm-associated *Culicoides* in the United Kingdom. *Medical and Veterinary Entomology* 27(4): 441-449.
- Harwood RF & James MT. 1987. *Entomología Médica y Veterinaria*. México DF, México: Limusa. 615 pp.
- Havelka P. 1982. Neue Ceratopogonidenfunde von der Iberischen Halbinsel. *Eos* 58: 47-134.
- Heyman DL. 2005. El control de las enfermedades transmisibles. *Publicación Científica y Técnica* N° 613. Washington DC, EE. UU.: Organización Panamericana de la Salud (OPS/OMS). 807 pp.
- Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG & Jarvis A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25: 1965-1978.

- Hoffmann B, Bauer B, Bauer C, Bätza HJ, Beer M, Clausen PH, Geier M, Gethmann JM, Kiel E, Liebisch G, Liebisch A, Mehlhorn H, Schaub GA, Werner D & Conraths F. 2009. Monitoring of putative vectors of bluetongue virus serotype 8, Germany. *Emerging Infectious Diseases* 15(9): 1481-1484.
- Hoffmann B, Scheuch M, Höper D, Jungblut R, Holsteg M, Schirrmeyer H, Eschbaumer M, Goller KV, Wernike K, Fischer M, Breithaupt A, Mettenleiter TC & Beer M. 2012. Novel orthobunyavirus in cattle, Europe, 2011. *Emerging Infectious Diseases* 18(3): 469-472.
- Holbrook FR & Wuerthele W. 1984. A lightweight, hand-portable vehicle-mounted insect trap (*Culicoides variipennis*). *Mosquito News* 44(2): 239-242.
- Holbrook F, Beaty B & Marquardt W. 1996. Biting midges and the agents they transmit. En: Beaty BJ & Marquardt WC (eds.), *The Biology of Disease Vectors*. Niwot, EE. UU.: University Press of Colorado. pp 110-116.
- IGN (Instituto Geográfico Nacional). 2013. Ocupación del suelo. Proyecto Corine Land Cover (CLC). Disponible en Internet en: [<http://www.ign.es/ign/layoutIn/corineLandCover.do>]
- Ippoliti C, Gilbert M, Vanhuysse S, Goffredo M, Satta G, Wolff E & Conte A. 2013. Can landscape metrics help determine the *Culicoides imicola* distribution in Italy? *Geospatial Health* 8(1): 267-277.
- Jamnback H. 1965. The *Culicoides* of New York State (Diptera: Ceratopogonidae). *New York State Museum and Science Service* 399: 1-154.
- Jenckel M, Bréard E, Schulz C, Sailleau C, Viarouge C, Hoffmann B, Höper D, Beer M & Zientara S. 2015. Complete coding genome sequence of putative novel bluetongue virus serotype 27. *Genome Announc* 3(2):e00016-15.
- Jenkins DW. 1948. Ecological observations on the blackflies and punkies of Central Alaska. *Mosquito News* 8: 148-154.
- Jenkins AB & Young MB. 2010. Investigation of *Culicoides* spp. preference for light color and source using light emitting diodes and fluorescent light. *South African Journal of Animal Science* 40(5): 514-518.
- Jennings DM & Mellor PS. 1988. The vector of British *Culicoides* species for bluetongue virus. *Veterinary Microbiology* 17(1): 1-10.
- Kaufmann C, Schaffner F & Mathis A. 2009. Monitoring of biting midges (*Culicoides* spp.), the potential vectors of the bluetongue virus, in the 12 climatic regions of Switzerland. *Schweizer Archiv für Tierheilkunde* 151(5): 205-213.
- Kaufmann C, Steinmann IC, Hegglin D, Schaffner F & Mathis A. 2012. Spatio-temporal occurrence of *Culicoides* biting midges in the climatic regions of Switzerland, along with large scale species identification by MALDI-TOF mass spectrometry. *Parasites & Vectors* 5: 246.
- Kettle DS. 1962a. The bionomics and control of *Culicoides impunctatus* Goetghebuer (Diptera: Ceratopogonidae), an early attempt (1945-1958) to control this intractable pest. *Memoirs of the Entomological Society of Washington* 18: 134-139.
- Kettle DS. 1962b. The bionomics and control of *Culicoides* and *Leptoconops* (Diptera, Ceratopogonidae = *Heleidae*). *Annual Review of Entomology* 7: 401-418.
- Kettle DS. 1984. *Medical and Veterinary Entomology*. London, UK: Croom Helm. 658 pp.

- Kettle DS. 1995. Ceratopogonidae (Biting midges). En: Kettle DS (ed.), Medical and Veterinary Entomology. Second edition. Cambridge, UK: CAB Internacional. pp. 152-176.
- Kettle DS & Lawson JWH. 1952. The early stages of British midges *Culicoides* Latreille (Diptera: Ceratopogonidae) and allied genera. Bulletin of Entomological Research 43: 421-467.
- Kettle D & Linley J. 1969. The biting habits of some Jamaican *Culicoides*. I. *C. barbosai* Wirth and Blanton. Bulletin of Entomological Research 58: 729-753.
- Kirkeby C, Bødker R, Stockmarr A & Enøe C. 2009. Association between land cover and *Culicoides* (Diptera: Ceratopogonidae) breeding sites on four Danish cattle farms. Entomologica Fennica 20: 228-232.
- Kitaoka S & Morii T. 1963. Observation on the breeding habitats of some biting midges and seasonal population dynamics in the life cycle of *C. arakawae* in Tokyo and its vicinity. Natural Institute of Animal Health 3: 198-208.
- Klowden MJ & Briegel H. 1994. Mosquito gonotrophic cycle and multiple feeding potential: contrasts between *Anopheles* and *Aedes* (Diptera: Culicidae). Journal of Medical Entomology 31: 618-622.
- Kluiters G, Sugden D, Guis H, McIntyre KM, Labuschagne K, Vilar MJ & Baylis M. 2013. Modelling the spatial distribution of *Culicoides* biting midges at the local scale. Journal of Applied Ecology 50: 232-242.
- Koenraadt CJM, Balenghien T, Carpenter S, Ducheyne E, Elbers ARW, Fife M, Garros C, Ibáñez-Justicia A, Kampen H, Kormelink RJM, Losson B, van der Poel WHM, De Regge N, van Rijn PA, Sanders C, Schaffner F, Sloet van Oldruitenborgh-Oosterbaan MM, Takken W, Werner D & Seelig F. 2014. Bluetongue, Schmallenberg - what is next? *Culicoides*-borne viral diseases in the 21st Century. BMC Veterinary Research 10: 77.
- Krebs CJ. 1978. Ecology. The experimental analysis of distribution and abundance. Second edition. New York, EE. UU.: Harper & Row Publishers. 654 pp.
- Kremer M. 1965. Contribution à l'étude du genre *Culicoides* Latreille particulièrement en France. Encyclopédie Entomologique, Série A 39. Paris, Francia: Paul Lechevalier. 299 pp.
- Larska M, Lechowski L, Grochowska M & Żmudziński JF. 2013. Detection of the Schmallenberg virus in nulliparous *Culicoides obsoletus/scoticus* complex and *C. punctatus* - the possibility of transovarial virus transmission in the midge population and of a new vector. Veterinary Microbiology 166(3-4): 467-73.
- Lassen SB. 2012. Host preference of Danish biting midges: Molecular identification of biting midges and their blood meal hosts [Tesis Doctoral]. Copenhagen, Netherlands: Aarhus University. 91 pp.
- Lassen SB, Nielsen SA, Skovgård H & Kristensen M. 2011. Molecular identification of bloodmeals from biting midges (Diptera: Ceratopogonidae: *Culicoides* Latreille) in Denmark. Parasitology Research 108: 823-829.
- Lassen SB, Nielsen SA & Kristensen M. 2012. Identity and diversity of blood meal hosts of biting midges (Diptera: Ceratopogonidae: *Culicoides* Latreille) in Denmark. Parasites & Vectors 5:143.
- Latreille PA. 1809. Genera crustaceorum et insectorum secundum ordinem naturalem in familias disposita, iconibus exemplisque plurimus explicata. Tomus 4. Parisiis et Argentorati. Paris and Strasbourg; France: A Koenig. 399 pp.
- Ledesma R. 2008. Introducción al Bootstrap. Desarrollo de un ejemplo acompañado de software de

- aplicación. *Tutorials in Quantitative Methods for Psychology* 4(2): 51-60.
- Legendre P. 1993. Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology* 74(6): 1659-1673.
- Legendre P, Borcard D & Peres-Neto PR. 2005. Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs* 75: 435-450.
- Lehane MJ. 2005. *The biology of blood-sucking in insects*. Second edition. New York, EE. UU.: Cambridge University Press. 336 pp.
- Lehmann K, Werner D, Hoffmann B & Kampen H. 2012. PCR identification of culicoid biting midges (Diptera, Ceratopogonidae) of the *Obsoletus* complex including putative vectors of bluetongue and Schmallenberg viruses. *Parasites & Vectors* 5: 213.
- Lillie TH, Kline DL & Hall DW. 1988. Host-seeking activity of *Culicoides* spp. (Diptera: Ceratopogonidae) near Yankeetown, Florida. *Journal of American Mosquito Control Association* 4(4): 485-93.
- Lindblad M & Solbreck C. 1998. Predicting *Oscinella frit* population densities from suction trap catches and weather data. *Journal of Applied Ecology* 35: 871-881.
- Linley JR. 1985. Biting midges (Diptera: Ceratopogonidae) as vectors of nonviral animal pathogens. *Journal of Medical Entomology* 6: 589-599.
- López-Vélez R & Molina Moreno R. 2005. Cambio climático en España y riesgo de enfermedades infecciosas y parasitarias transmitidas por artrópodos y roedores. *Revista Española de Salud Pública* 79(2): 177-190.
- Losson B, De Dekken R, Fassote C, Delécolle JC, Baldet T & Haubruge E. 2007. Biting midges overwintering in Belgium. *Veterinary Record* 160(13): 451-452.
- Lowrie RC Jr & Raccurt CP. 1984. Assessment of *Culicoides barbosai* as a vector of *Mansonella ozzardi* in Haiti. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* 33(6): 1275-1277.
- Lubega R & Khamala CPM. 1976. Larval habitats of common *Culicoides* Latreille (Diptera, Ceratopogonidae) in Kenya. *Bulletin of Entomological Research* 66: 421-425.
- Lucientes J. 2008. Los vectores de la Lengua Azul: conocimientos básicos de su bioecología. *Tierras de Castilla y León: Ganadería* 152: 6-11.
- Lucientes J & Castillo JA. 1997. El parasitismo por artrópodos en los vertebrados terrestres. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa* 20: 223-225.
- Lucientes J, Estrada R, Calvete C, Miranda MA & Borràs D. 2005. Lengua Azul. Una nueva preocupación para los ganaderos. *Mundo Ganadero* 74(3): 33-36.
- Lucientes J, Calvete C, Estrada R, Miranda MA, del Río R. & Borràs D. 2008. Los vectores de la Lengua Azul: conocimientos básicos de su bioecología. *El Programa Nacional de Vigilancia Entomológica de la Lengua Azul en España*. En: XXXIII Jornadas Científicas y XII Internacionales de la Sociedad Española de Ovinotecnia y Caprinotecnia. Almería, España. pp 40-51.
- Lühken R, Kiel E & Steinke S. 2014. Impact of mechanical disturbance on the emergence of *Culicoides* from cowpats. *Parasitology Research* 113:1283-1287.
- Lysyk TJ & Danyk T. 2007. Effect of temperature on life history parameters of adult *Culicoides sonorensis* (Diptera: Ceratopogonidae) in relation to geographic origin and vectorial capacity for Bluetongue virus. *Journal of Medical Entomology* 44: 741-751.

- MacLachlan NJ, Drew CP, Darpel KE & Worwa G. 2009. The pathology and pathogenesis of bluetongue. *Journal of Comparative Pathology* 141: 1-16.
- MAGRAMA (Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente). 2012. Lengua Azul. Disponible en Internet en: [<http://rasve.mapa.es/publica/programas/NORMATIVA%20Y%20PROGRAMAS%5CPROGRAMAS%5C2013%5CLENGUA%20AZUL%5CPROGRAMA%20LENGUA%20AZUL%202013.PDF>]
- Mands V, Kline DL & Blackwell A. 2004. *Culicoides* midge trap enhancement with animal odour baits in Scotland. *Medical and Veterinary Entomology* 18: 336-342.
- Manso-Ribeiro JJ, Rosa-Azevedo A, Noroña FO, Braco-Forte MC, Grave-Pereira C & Vasco-Fernández M. 1957. Fiebre catarrhale du mouton (Bluetongue). *Bulletin - Office International des Epizooties* 48: 350-367.
- MAPA (Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación). 2003. Manual práctico de operaciones en la lucha contra la Peste Equina Africana (PEA). Versión Octubre de 2003. Disponible en Internet en: [<http://rasve.mapa.es/Publica/InformacionGeneral/documentos/manuales/Manual%20PEA.pdf>]
- MARM (Ministerio de Medio Ambiente Medio Rural y Marino). 2008. Anuario de estadística agroalimentaria y pesquera 2007 (datos 2006 y 2007). Disponible en Internet en: [http://www20.gencat.cat/docs/DAR/02%20DAR_Serveis%20i%20tramits/DAR_06%20Dades%20i%20estadistiques/Documents/2007_anuari_estadistica_agroalimentaria_pesquera.pdf]
- MARM (Ministerio de Medio Ambiente Medio Rural y Marino). 2009. Manual práctico de operaciones en la lucha contra la Enfermedad Epizootica Hemorrágica de los ciervos. Revisión Mayo 2009. Disponible en Internet en: [<http://rasve.mapa.es/Publica/InformacionGeneral/Documentos/Manuales/Manual%20eeh.pdf>]
- MARM (Ministerio de Medio Ambiente Medio Rural y Marino). 2011. Manual práctico de operaciones en la lucha contra la Peste Equina Africana (PEA). Revisión Agosto 2011. Disponible en Internet en: [http://rasve.mapa.es/Recursos/Ficheros/Manuales/MARM/25_Manua%20PEA%20Actualiz%20marzo2012.pdf]
- Marquardt WC, Demaree RS & Grieve RB. 2000. *Parasitology and Vector Biology*. Second edition. San Diego, EE. UU.: Harcourt Academic Press. 702 pp.
- Martínez de la Puente J. 2010. Interrelaciones entre hospedadores, vectores y parásitos sanguíneos en poblaciones de aves silvestres [Tesis Doctoral]. Madrid, España: Universidad Complutense de Madrid. 169 pp.
- Martínez-de la Puente J, Martínez J, Ferraguti M, Morales-de la Nuez A, Castro N & Figuerola J. 2012. Genetic characterization and molecular identification of the bloodmeal sources of the potential bluetongue vector *Culicoides obsoletus* in the Canary Islands, Spain. *Parasites & Vectors* 5:147.
- Mathieu B. 2005. Etude de *Culicoides* groupe *Obsoletus* (Diptera: Ceratopogonidae), vecteur potentiel de la fièvre catarrhale ovine: caractérisation moléculaire d'espèces et approche écologique originale [DEA]. Montpellier, France: Université Montpellier II. 31 pp.
- Mathieu B, Cêtre-Sossah C, Garros C, Chavernac D, Balenghien T, Carpenter S, Setier-Rio ML, Vignes-Lebbe R, Ung V, Candolfi E & Delécolle JC. 2012. Development and validation of IIKC: an interactive identification key for *Culicoides* (Diptera: Ceratopogonidae) females from the Western Palaearctic region. *Parasites & Vectors* 5: 137.

- Mattingly PF. 1973. Origins and evolution of the human malarias: the role of the vector. *Parassitologia* 15: 169-172.
- Matumoto M & Inaba Y. 1980. Akabane disease and Akabane virus. *Kitasato Archives of Experimental Medicine* 53(1/2): 1-21.
- McKeever S, Brickle DS, Hagan DV. 1997. Mouthparts, antennae and genitalia of intersex *Culicoides stellifer* parasitized by mermithid nematodes. *Medical and Veterinary Entomology* 11: 217-222.
- Mead DG, Howerth EW, Murphy MD, Gray EW, Noblet R & Stallknecht DE. 2004. Black fly involvement in the epidemic transmission of vesicular stomatitis New Jersey virus (Rhabdoviridae: Vesiculovirus). *Vector Borne Zoonotic Diseases* 4: 351-359.
- Medeiros JF & Py-Daniel V. 2004. Seasonality, parity rates and transmission indices of *Mansonella ozzardi* (Manson) (Nematoda: Onchocercidae) by *Cerqueirellum argentiscutum* (Shelley & Luna Dias) (Diptera: Simuliidae) in a lower Solimões River community, Amazonas, Brazil. *Acta Amazónica* 34(2): 201-207.
- Megahed MM. 1956. A culture method for *Culicoides nubeculosus* (Meigen) (Diptera: Ceratopogonidae) in the laboratory, with notes on the biology. *Bulletin of Entomological Research* 47: 107-114.
- Mehlhorn H, Walldorf V, Klimpel S, Schaub G, Kiel E, Focke R, Liebisch G, Liebisch A, Werner D, Bauer C, Clausen H, Bauer B, Geier M, Hörbrand T, Bätza HJ, Conraths FJ, Hoffmann B & Beer M. 2009. Bluetongue disease in Germany (2007-2008): monitoring of entomological aspects. *Parasitology Research* 105(2): 313-319.
- Meiswinkel R. 1997. Discovery of a *Culicoides imicola*-free zone in South Africa: preliminary notes and potential significance. *The Onderstepoort Journal of Veterinary Research* 64(1): 81-86.
- Meiswinkel R, Baylis M & Labuschagne K. 2000. Stabling and protection of horses from *Culicoides bovitinos* (Diptera: Ceratopogonidae), a recently identified vector of African horse sickness. *Bulletin of Entomological Research* 90: 509-515.
- Meiswinkel R, Venter GJ & Nevill EM. 2004a. Vectors: *Culicoides* spp. En: Coetzer JAW & Tustin R (eds.). *Infectious Diseases of Livestock*. Second edition. Cape Town, South Africa: Oxford University Press. pp. 93-136.
- Meiswinkel R, Labuschagne K, Baylis M & Mellor PS. 2004b. Multiple vectors and their differing ecologies: observations on two bluetongue and African horse sickness vector *Culicoides* species in South Africa. *Veterinaria Italiana* 40(3): 296-302.
- Meiswinkel R, Labuschagne K & Goffredo M. 2004c. Christopher Columbus and *Culicoides*: was *C. jamaicensis* Edwards, 1922 introduced into the Mediterranean 500 years ago and later re-named *C. paolae* Boorman 1996? *Veterinaria Italiana* 40(3): 340-344.
- Meiswinkel R, Gomulski LM, Delécolle J-C, Goffredo M & Gasperi. G. 2004d. The taxonomy of *Culicoides* vector complexes - unfinished business. *Veterinaria Italiana* 40: 151-159.
- Meiswinkel R, Goffredo M, Leijts P & Conte A. 2008. The *Culicoides* 'snapshot': A novel approach used to assess vector densities widely and rapidly during the 2006 outbreak of Bluetongue (BT) in the Netherlands. *Preventive Veterinary Medicine* 87: 98-118.
- Mellor PS. 1974. Studies on *Onchocerca cervicalis* Railliet and Henry 1910: 3. Morphological and taxonomic studies on *Onchocerca cervicalis* from British horses. *Journal of Helminthology* 48: 145-153.

- Mellor PS. 1996. *Culicoides*: vectors, climate change and disease risk. *Veterinary Bulletin* 66: 301-306.
- Mellor PS. 2004. Bluetongue surveillance methods in an endemic area: Australia. *Veterinaria Italiana* 40: 184-187.
- Mellor PS & Boorman J. 1995. The transmission and geographical spread of African horse sickness and bluetongue viruses. *Annals of Tropical Medicine and Parasitology* 89: 1-15.
- Mellor PS & Hamblin C. 2004. African horse sickness. *Veterinary Research* 35: 445-466.
- Mellor PS & McCraig J. 1974. The probable cause of "sweet itch" in England. *Veterinary Record* 95(18): 411-415.
- Mellor PS & Pitzolis G. 1979. Observations on breeding sites and light trap collections of *Culicoides* during an outbreak of bluetongue in Cyprus. *Bulletin of Entomological Research* 69: 229-234.
- Mellor PS & Wittmann EJ. 2002. Bluetongue virus in the Mediterranean Basin 1998-2001. *Veterinary Journal* 164: 20-37.
- Mellor PS, Boorman JPT, Wilkinson PJ & Martínez-Gómez F. 1983. Potential vectors of bluetongue and African horse sickness viruses in Spain. *Veterinary Record* 112: 229-230.
- Mellor P, Jennings S, Wilkinson PJ & Boorman JPT. 1985. *Culicoides imicola*: a bluetongue vector in Spain and Portugal. *Veterinary Record* 116: 589-590.
- Mellor PS, Boned J, Hamblin C & Graham S. 1990. Isolation of African horse sickness virus from vector insects made during the 1988 epizootic in Spain. *Epidemiology and Infection* 105: 447-454.
- Mellor PS, Boorman J & Baylis M. 2000. *Culicoides* biting midges: their role as arbovirus vectors. *Annual Review of Entomology* 45: 307-340.
- Menzies FD, McCullough SJ, McKeown IM, Forster JL, Jess S, Batten C, Murchie AK, Gloster J, Fallows JG, Pelgrim W, Mellor PS & Oura CA. 2008. Evidence for transplacental and contact transmission of bluetongue virus in cattle. *Veterinary Record* 163(7): 203-209.
- Mesa F, Cárdenas JA & Villamil LC. 2005. Las encefalitis equinas en la salud pública. Bogotá, Colombia: Universidad Nacional de Colombia. 123 pp.
- Miranda MA, Borràs D, Rincón C & Alemany A. 2003. Presence of *Culicoides imicola* and *Culicoides obsoletus* in the Balearic islands. *Medical and Veterinary Entomology* 17: 1-4.
- Miranda MA, Rincón C & Borràs D. 2004. Seasonal abundance of *Culicoides imicola* and *C. obsoletus* in the Balearic Islands. *Veterinaria Italiana* 40: 292-295.
- Molina Casanova A. 2009. Capítulo 6. Impactos del cambio climático en el sector ganadero. En: Impactos del cambio climático en Castilla-La Mancha. Primer Informe. Toledo, España: Fundación General de Medio Ambiente. pp. 140-161.
- Mordue (Luntz) AJ & Mordue W. 2003. Biting midge chemical ecology. *Biologist* 50(4): 159-162.
- Mullen GR. 2009. Biting midges (Ceratopogonidae). En: Mullen GR & Durden L (eds.), *Medical and Veterinary Entomology*. Second Edition. San Diego, EE. UU.: Academic Press. pp. 169-188.
- Muñoz-Muñoz F, Talavera S & Pagès N. 2011. Geometric morphometrics of the wing in the subgenus *Culicoides* (Diptera: Ceratopogonidae): from practical implications to evolutionary interpretations. *Journal of Medical Entomology* 48(2): 129-139.

- Murray WS. 1957. Investigations on the bionomics of *Culicoides obsoletus* (Meigen) and other biting midges at Mount Solon, Virginia. *Mosquito News* 17: 77-82.
- Narita S, Pereira RAS, Kjellberg F & Kageyama D. 2010. Gynandromorphs and intersexes: potential to understand the mechanism of sex determination in arthropods. *Terrestrial Arthropod Reviews* 3: 63-96.
- Nathan M.B. 1981. Transmission of the human filarial parasite *Mansonella ozzardi* by *Culicoides phlebotomus* (Williston) (Diptera: Ceratopogonidae) in coastal north Trinidad. *Bulletin of Entomological Research* 71(1): 97-106.
- NCBI (National Center for Biotechnology Information). 2015. Taxonomy Database. Disponible en Internet en: [<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/Taxonomy/Browser/wwwtax.cgi?mode=Tree&id=58262&lvl=3&p=mapview&lin=f&keep=1&srchmode=1&unlock>]
- Nevill H & Nevill EM. 1995. A survey of the *Culicoides* (Diptera: Ceratopogonidae) of the Umlalazi Nature Reserve in Zululand, South Africa with notes on two species biting man. *Onderstepoort Journal of Veterinary Research* 62: 51-58.
- Nevill H, Venter GJ, Meiswinkel R & Nevill EM. 2007. Comparative descriptions of the pupae of five species of the *Culicoides imicola* complex (Diptera: Ceratopogonidae) from South Africa. *Onderstepoort Journal of Veterinary Research* 74: 97-114.
- Nielsen BO & Christensen O. 1975. A mass attack by the biting midge *Culicoides nubeculosus* (Mg.) (Diptera, Ceratopogonidae) on grazing cattle in Denmark: a new aspect of sewage discharge. *Nordisk Veterinaermedicin* 27: 365-372.
- Nielsen SA, Nielsen BO & Chirico J. 2010. Monitoring of biting midges (Diptera: Ceratopogonidae: *Culicoides* Latreille) on farms in Sweden during the emergence of the 2008 epidemic of bluetongue. *Parasitology Research* 106: 1197-1203.
- Ninio C, Augot D, Dufour B & Depaquit J. 2011a. Emergence of *Culicoides obsoletus* from indoor and outdoor breeding sites. *Veterinary Parasitology* 183(1-2): 125-129.
- Ninio C, Augot D, Delécolle J-C, Dufour B & Depaquit J. 2011b. Contribution to the knowledge of *Culicoides* (Diptera: Ceratopogonidae) host preferences in France. *Parasitology Research* 108(3): 657-663.
- Nolan DV, Carpenter S, Barber J, Mellor PS, Dallas JF, Mordue (Luntz) AJ & Piertney SB. 2007. Rapid diagnostic PCR assays for members of the *Culicoides obsoletus* and *Culicoides pulicaris* species complexes, implicated vectors of bluetongue virus in Europe. *Veterinary Microbiology* 124: 82-94.
- OIE (World Organisation for Animal Health). 2009. One World, One Health. Summary of the FAO/OIE/WHO document. *Bulletin OIE* 2: 3-4.
- OIE (World Organisation for Animal Health). 2015. Código Sanitario para los Animales Terrestres (2014). Vol. I. Disponible en Internet en: [<http://www.oie.int/es/normas-internacionales/codigo-terrestre/acceso-en-linea/>]
- Oprescu I, Dărăbus GH, Morariu S, Mederle N, Ilie M & Panici Z. 2008. The dynamics *Culicoides* insect populations in didactical and experimental station Timisoara, between May and September 2005. *Lucrări Stiințifice Medicină Veterinară* 41: 460-472.

- Ortega MD. 1993. Distribution and frequency of the *Culicoides* spp. (Diptera: Ceratopogonidae) in Andalucía, Spain. 37th Annual Livestock Insect Workers Conference. Santa Fe, EE.UU. 3 pp.
- Ortega MD, Lloyd JE & Holbrook FR. 1997. Seasonal and geographical distribution of *Culicoides imicola* Kieffer (Diptera: Ceratopogonidae) in southwestern Spain. *Journal of American Mosquito Control Association* 13: 227-232.
- Ortega MD, Mellor RS, Rawlings P & Pro MJ. 1998. The seasonal and geographical distribution of *Culicoides imicola*, *C. pulicaris* group and *C. obsoletus* biting midges in central and southern Spain. *Archives of Virology* 14: 85-91.
- Ortega MD, Mellor PS, Rawlings O & Pro MJ. 1999. The seasonal and geographical distribution of *Culicoides imicola*, *C. pulicaris* group and *C. obsoletus* group biting midges in central and southern Spain. *Archives of Virology* 14: 85-91.
- Pagès N. 2010. Mosquits del gènere *Culicoides*: caracterització genotípica de potencials vectors de la Llengua Blava a Catalunya i desenvolupament de noves eines diagnòstiques [Tesis Doctoral]. Barcelona, España: Universitat Autònoma de Barcelona. 109 pp.
- Pagès N & Sarto i Monteys V. 2005. Differentiation of *Culicoides obsoletus* and *Culicoides scoticus* (Diptera: Ceratopogonidae) based on mitochondrial cytochrome oxidase subunit I. *Journal of Medical Entomology* 42: 1026-1034.
- Pagès N, Muñoz-Muñoz F, Talavera S, Sarto V, Lorca C & Núñez JI. 2009. Identification of cryptic species of *Culicoides* (Diptera: Ceratopogonidae) in the subgenus *Culicoides* and development of species-specific PCR assays based on barcode regions. *Veterinary Parasitology* 165: 298-310.
- Parker AL. 1950. Studies on the eggs of certain biting midges (*Culicoides* Latreille) occurring in Scotland. *Proceedings of Royal Entomology Society of London* 25: 43-52.
- Patakakis MJ, Papazahariadou M, Wilson A, Mellor PS, Frydas S & Papadopoulos O. 2009. Distribution of *Culicoides* in Greece. *Journal of Vector Ecology* 34(2): 243-251.
- Pérez de León AA & Tabachnick WJ. 1996. Apyrase activity and adenosine diphosphate induced platelet aggregation inhibition by the salivary gland proteins of *Culicoides variipennis*, the North American vector of bluetongue viruses. *Veterinary Parasitology* 61: 327-338
- Peréz de León AA & Tabachnick WJ. 2006. Transmission of vesicular stomatitis New Jersey virus to cattle by the biting midge *Culicoides sonorensis* (Diptera: Ceratopogonidae). *Journal of Medical Entomology* 43(2): 323-329.
- Pérez JM, García-Ballester JA, López-Olvera JR & Serrano E. 2012. Monitoring bluetongue virus vectors in Andalusia (SW Europe): *Culicoides* species composition and factors affecting capture rates of the biting midge *Culicoides imicola*. *Parasitology Research* 111(3): 1267-1275.
- Peribáñez López MA, Gracia Salinas MJ & Ferrer Dufol M. 1997. Entomología veterinaria. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa* 20: 227-235.
- Perrin A, Cetre Sossah C, Mathieu B, Baldet T, Delécolle JC & Albina E. 2006. Phylogenetic analysis of *Culicoides* species from France based on nuclear ITS1-rDNA sequences. *Medical and Veterinary Entomology* 20: 219-228.
- Perruolo G. 2006. *Culicoides perijaensis* nuevo *Culicoides* (Diptera: Ceratopogonidae) para Venezuela. *Kasmera* 34(1): 61-68.

- Peters J, Conte A, Van Doninck J, Verhoest NEC, De Clercq E, Goffredo M, De Baets B, Hendrickx G & Ducheyne E. 2013. On the relation between soil moisture dynamics and the geographical distribution of *Culicoides imicola*. *Ecohydrology* 7(2): 622-632.
- Pettersson E, Bensch S, Ander M, Chirico J, Sigvald R & Ignell R. 2013. Molecular identification of blood-meals and species composition in *Culicoides* biting midges. *Medical and Veterinary Entomology* 27(1): 104-112.
- Pinheiro FP, Hoch AL, Gomes ML & Roberts DR. 1981. Oropuche virus. IV. Laboratory transmission by *Culicoides paraensis*. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* 30: 172-176.
- Purse BV, Tatem AJ, Caracappa S, Rogers DJ, Mellor PS, Baylis M & Torina A. 2004. Modelling the distributions of *Culicoides* bluetongue virus vectors in Sicily in relation to satellite-derived climate variables. *Medical and Veterinary Entomology* 18(2): 90-101.
- Purse BV, Nedelchev N, Georgiev G, Veleva E, Boorman J, Denison E, Veronesi E, Carpenter S, Baylis M & Mellor PS. 2006. Spatial and temporal distribution of bluetongue and its *Culicoides* vectors in Bulgaria. *Medical and Veterinary Entomology* 20: 335-344.
- Purse BV, McCormick BJJ, Mellor PS, Baylis M, Boorman JPT, Borràs D, Burgu I, Capela R, Caracappa S, Collantes F, De Liberato C, Delgado JA, Denison E, Georgiev G, Harak ME, De la Rocque S, Lhor Y, Lucientes J, Mangana O, Miranda MA, Nedelchev N, Nomikou K, Ozkul A, Patakakis M, Pena I, Scaramozzino P, Torina A & Rogers DJ. 2007. Incriminating bluetongue virus vectors with climate envelope models. *Journal of Applied Ecology* 44: 1231-1242.
- Purse BV, Falconer D, Sullivan MJ, Carpenter S, Mellor PS, Piertney SB, Mordue (Luntz) AJ, Albon S, Gunn GJ & Blackwell A. 2012. Impacts of climate, host and landscape factors on *Culicoides* species in Scotland. *Medical and Veterinary Entomology* 26: 168-177.
- Quinn PJ, Baker KP & Morrov AN. 1983. Sweet itch: responses of clinically normal and affected horses to intradermal challenge with extracts of biting insects. *Equine Veterinary Journal* 15(3): 266-272.
- Ramilo DW, Díaz S, Pereirada Fonseca I, Delécolle JC, Wilson A, Meireles J, Lucientes J, Ribeiro R & Boinas F. 2012. First report of 13 species of *Culicoides* (Diptera: Ceratopogonidae) in mainland Portugal and Azores by morphological and molecular characterization. *PLoS ONE* 7(4): e3496.
- Ramilo DW, Garros C, Mathieu B, Benedet C, Allène X, Silva E, Alexandre-Pires G, Fonseca IP, Carpenter S, Rádřová J & Delécolle JC. 2013. Description of *Culicoides paradoxalis* sp. nov. from France and Portugal (Diptera: Ceratopogonidae). *Zootaxa* 3745(2): 243-256.
- Ramírez González A. 2006. *Ecología: Métodos de muestreos y análisis de poblaciones y comunidades*. Bogotá, Colombia: Pontificia Universidad Javeriana. 273 pp.
- Rasmussen LD, Kristensen B, Kirkeby C, Rasmussen TB, Belsham GJ, Bodker R & Botner A. 2012. *Culicoides* as vectors of Schmallenberg virus. *Emerging Infectious Diseases* 18: 1204-1206.
- RASVE (Red de Alerta Sanitaria Veterinaria). 2012. Programa Nacional de Erradicación de Lengua Azul. Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural y Marino: Madrid, España. Disponible en Internet en: [http://rasve.magrama.es/Rasve_2_008/Default.aspx]
- RASVE (Red de Alerta Sanitaria Veterinaria). 2015. Informe de situación del virus de la lengua azul en España (19/1/2015). Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural y Marino: Madrid, España. Disponible en Internet en: [http://rasve.magrama.es/Recursos/Ficheros/Historico/09_Informe%20

- situaci%C3%B3n%20lengua%20azul%202014-2015%20%20(19.01.2015).pdf]
- Rawlings P. 1996. A key, based on wing patterns of biting midges (Genus *Culicoides* Latreille-Diptera: Ceratopogonidae) in the Iberian peninsula, for use in epidemiological studies. *Graellsia* 52: 52-71.
- Rawlings P, Pro MJ, Pena I, Ortega MD & Capela R. 1997. Spatial and seasonal distribution of *Culicoides imicola* in Iberia in relation to the transmission of African horse sickness virus. *Medical and Veterinary Entomology* 11(1): 49-57.
- Reif JS, Webb PA, Monath TP, Emerson JK, Poland JD, Kemp GE & Cholas G. 1987. Epizootic vesicular stomatitis in Colorado, 1982: infection in occupational risk groups. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* 36: 177-182.
- Remm H. 1981. New synonyms and new names of the Palaearctic Ceratopogonidae (Diptera). *Eesti NSV Teaduste Akadeemia Toimetised Bioloogia* 30: 27-32.
- Reye EJ. 1964. The problem of Biting Midges (Diptera: Ceratopogonidae) in Queensland. *Journal of the Entomological Society of Queensland* 3: 1-6.
- Rigot T. 2011. The space-time distribution of Palearctic *Culicoides* spp., vectors of Bluetongue disease in Europe [Tesis Doctoral]. Bruselas, Bélgica: Université Libre de Bruxelles 131 pp.
- Rigot T, Conte A, Goffredo M, Ducheyne E, Hendrickx G & Gilbert M. 2012. Predicting the spatio-temporal distribution of *Culicoides imicola* in Sardinia using a discrete-time population model. *Parasites & Vectors* 5:270.
- Rivas Martínez S. 2005. Avances en Geobotánica. Discurso de Apertura del Curso Académico de la Real Academia Nacional de Farmacia del año 2005. Disponible en Internet en: [<http://www.globalbioclimatics.org/book/ranf2005.pdf>]
- Roberts EW. 1960. Artificial feeding of *Culicoides nubeculosus* in the laboratory. *Nature* 166: 700.
- Romón P, Higuera M, Delécolle JC, Baldet T, Adúriz G & Goldarazena A. 2012. Phenology and attraction of potential *Culicoides* vectors of bluetongue virus in Basque Country (northern Spain). *Veterinary Parasitology* 186: 415-424.
- Ronderos MM, Spinelli GR, Lager I & Díaz F. 2003. La importancia sanitaria de los jejenes del género *Culicoides* (Diptera: Nematocera) en la Argentina. *Entomología y Vectores* 10: 601-612.
- Ronderos MM, Florentina D & David F. 2004. Clave gráfica de adultos de los géneros hematófagos de Ceratopogonidae (Diptera: Nematocera) presentes en la región neotropical. *Entomological Vector* 3: 505-519.
- Rowley WA & Cornford M. 1972. Scanning electron microscopy of the pit of the maxillary palp of selected species of *Culicoides*. *Canadian Journal of Zoology* 50(9): 1207-1210.
- Ruder MG, Howerth EW, Stallknecht DE, Allison AB, Carter DL, Drolet BS, Klement E & Mead DG. 2012. Vector competence of *Culicoides sonorensis* (Diptera: Ceratopogonidae) to epizootic hemorrhagic disease virus serotype 7. *Parasites & Vectors* 5: 236.
- Ruiz-Fons F, Reyes-García AR, Alcaide V & Gortázar C. 2008. Spatial and temporal evolution of bluetongue virus in wild ruminants, Spain. *Emerging Infectious Diseases* 14(6): 951-953.
- Sadeghian S, Rivera JM & Gómez ME. 1999. Impacto de la ganadería sobre las características físicas,

- químicas y biológicas de suelos en los Andes de Colombia. En: Agroforestería para la producción animal en América Latina. Roma, Italia: FAO. pp 123-142.
- Sahuquillo Herráiz C. 1981. Ceratopogonidae (Diptera, Nematocera) en España peninsular [Tesis Doctoral]. Madrid, España. Universidad Complutense de Madrid. 231 pp.
- Sahuquillo Herráiz C & Gil Collado J. 1982a. Ceratopogonidae (Diptera nematocera) de Navarra. Revista de Sanidad e Higiene Pública 56: 743-752.
- Sahuquillo Herráiz C & Gil Collado J. 1982b. *Culicoides sahariensis* Kieffer, 1923 (Diptera ceratopogonidae), nueva especie para Europa y España. Revista Ibérica de Parasitología 42: 241-242.
- Sánchez Matamoros A, Grande San Miguel A, Rodríguez Sánchez B & Sánchez-Vizcaíno Rodríguez JM. 2008. Relación entre los serotipos de lengua azul y su vector, en Europa y cuenca Mediterránea. Revista Complutense de Ciencias Veterinarias 2(2): 45-53.
- Sánchez Murillo JM. 2009. Bioecología de los *Culicoides*. El programa nacional de vigilancia entomológica de la lengua azul en España. Principales especies identificadas en Extremadura. Anales de la Academia de Ciencias Veterinarias de Extremadura 5(9): 95-110.
- Sánchez Murillo JM, González López M, Juez Ynanez MJ, Lucientes Curdi J, Estrada Peña R, Talero Tornero A, del Solar Alarcón A, Moreno Muñoz JC, Sanz Jiménez C & Galán Caballero L. 2007. Características del patrón alar de las principales especies del género *Culicoides* Latreille (Diptera: Ceratopogonidae) identificadas en Extremadura (España). Laboratorio Veterinario Avedila 42: 2-12.
- Sánchez Murillo JM, Alarcón-Elbal PM, González López M, Talero Tornero A, Delacour S, Ruiz Arrondo I, Pinal R, Estrada R & Lucientes J. 2011a. Descripción de tres individuos intersexo pertenecientes a la especie *Culicoides circumscriptus* Kieffer, 1918, (Diptera, Ceratopogonidae) aislados en Extremadura, España. Boletín de la Asociación Española de Entomología 35(1-2): 169-182.
- Sánchez Murillo JM, González López M, Alarcón Elbal PM, Sanz Jiménez C, Delacour Estrella S, Ruiz Arrondo I, Pinal R, Galán Caballero L, Estrada Peña R & Lucientes Curdi J. 2011b. Distribución estacional de *Culicoides imicola*, Kieffer, 1913 (Diptera, Ceratopogonidae), Complejo *Culicoides obsoletus* (Meigen, 1818) y Complejo *Culicoides pulicaris* (Linné, 1758) en Extremadura (España). Laboratorio Veterinario Avedila 56: 3-7.
- Sánchez Murillo JM, Alarcón-Elbal PM, Martínez Díaz M, González López M, Reyes Galán A & Lucientes J. 2012. Primer registro de *Culicoides paolae* Boorman, 1996 (Diptera, Ceratopogonidae) para Extremadura (España). Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa 51: 327-328.
- Sánchez Murillo JM, Martínez Díaz MM, González López M, Reyes Galán A & Alarcón-Elbal PM. 2013. Primer registro de *Culicoides lupicaris* Downes & Kettle, 1952 (Diptera, Ceratopogonidae) para Extremadura (España). Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa 53: 346-348.
- Sánchez-Covisa A, Rodríguez Rodríguez JA & Pascual Sánchez-Gijón E. 1979. Notas sobre *Heleidae* (Ceratopogonidae) arborícolas de los alrededores de Madrid (Diptera, Nematocera). Revista Ibérica de Parasitología 39: 515-257.
- Santiago-Alarcón D, Havelka P, Schaefer HM & Segelbacher G. 2012. Bloodmeal analysis reveals avian *Plasmodium* infections and broad host preferences of *Culicoides* (Diptera: Ceratopogonidae) vectors. PLoS ONE 7(2): e31098.

- Santos Abreu E. 1918. Ensayo de una Monografía de los Tendipedidos de las Islas Canarias. Memorias de la Real Academia de Ciencias y Artes de Barcelona 14(2): 159-326.
- Sanz Jiménez C, Moreno Muñoz JC & Rubio Sánchez F. 2012. La lengua azul en Extremadura y su repercusión en los sectores bovino y ovino. 2004-2011. En: La agricultura y la ganadería extremeñas en 2011. Badajoz, España: Caja Badajoz. pp. 131-150.
- Sarto i Monteys V & Saiz-Ardanaz M. 2003. *Culicoides* midges in Catalonia (Spain), with special reference to likely bluetongue virus vectors. Medical and Veterinary Entomology 17: 288-293.
- Sarto i Monteys V, Hunt DJ & Saiz-Ardanaz M. 2003. Intersex in *Culicoides circumscriptus* caused by a parasitic nematode of the genus *Heleidomermis* from Spain. Revista Ibérica de Parasitología 63: 36-42.
- Sarto i Monteys V, Delécolle JC, Moreno-Vidal JO & Pinna M. 2009. New records of biting midges of the genus *Culicoides* Latreille (Diptera: Ceratopogonidae) for Spain and Catalonia Autonomous Community (NE Spain), with notes on their biology and veterinary importance. Proceedings of the Entomological Society of Washington 111(3): 714-733.
- Sasa M. 1976. Human Filariasis: a global survey of epidemiology and control. Baltimore, EE. UU.: University Park Press. 819 pp.
- Savini G, Goffredo M, Monaco F, di Gennaro A, Cafiero MA, Baldi L, de Santis P, Meiswinkel R & Caporale V. 2005. Bluetongue virus isolations from midges belonging to the *Obsoletus* complex (*Culicoides*, Diptera: Ceratopogonidae) in Italy. Veterinary Record 157: 133-143.
- Schmidtman ET, Bobian RJ & Belden RP. 2000. Soil chemistries define aquatic habitats with immature populations of the *Culicoides variipennis* Complex (Diptera: Ceratopogonidae). Journal of Medical Entomology 37(1): 58-64.
- Schulz C. 2012. *Culicoides* fauna and bluetongue virus serotype 8 infection in South American Camelid herds in Germany [Tesis Doctoral]. Universität Gießen, Gießen, Alemania. 149 pp.
- Schwenkenbecher JM, Mordue (Luntz) AJ & Piertney SB. 2008. Phylogenetic analysis indicates that *Culicoides dewulfi* should not be considered part of the *Culicoides obsoletus* complex. Bulletin of Entomological Research 99: 371-375.
- Sedda L & Rogers DJ. 2013. The influence of the wind in the Schmallenberg virus outbreak in Europe. Scientific Reports 3: 3361.
- Sellers RF. 1978. Possible windborne spread of bluetongue to Portugal. June-July 1956. Journal of Hygiene (London) 81(2): 189-196.
- Sellers RF, Pedgley DE & Tucker MR. 1977. Possible spread of African horse sickness on the wind. Journal of Hygiene (London) 79(2): 279-298.
- Service MW. 1969. Studies on the biting habits of *Culicoides impunctatus* Goetghebuer, *C. obsoletus* (Meigen) and *C. punctatus* (Meigen) (Diptera: Ceratopogonidae) in southern England. Proceedings of the Royal Entomological Society of London - Series A General Entomology 44: 1-10.
- Service MW. 1977. Mosquito Ecology. Field Sampling Methods. New York, EE. UU.: John Wiley and Sons. 988 pp.
- Sherlock IA & Guitton N. 1965. Dermatозoonosis by *Culicoides* bite (Diptera: Ceratopogonidae) in Salvador, state of Bahia, Brazil. IV. A clinical study. Memórias do Instituto Oswaldo Cruz 63: 27-37.

- Silveira S, Nakano O, Barbin D & Villa N. 1976. Manual de Ecología dos insectos. Sao Paulo, Brasil: Agro-nómica Ceres. 419 pp.
- Smith WW & Perry VG. 1967. Intersexes in *Culicoides* spp. caused by mermithid parasitism in Florida. *Journal of Economic Entomology* 60: 1025-1027.
- Southwood TRE. 1978. Ecological methods, with particular reference to the study of insect populations. Second edition. London, UK: Chapman and Hall. 524 pp.
- Spickler AR, Roth JA, Galyon J, Lofstedt J & Lenardón MV. 2010. Enfermedades Emergentes y Exóticas de los Animales. Primera edición. Iowa, EE. UU.: Center for Security and Public Health. 336 pp.
- Spielman A & D'Antonio M. 2001. Mosquito: a natural history of our most persistent and deadly foe. New York, EE. UU.: Hyperion. 256 pp.
- Spinelli GR, Ronderos MM, Marino PI, Daiane Silveira Carrasco DS & Ferreira RLM. 2007. Description of *Culicoides (Mataemyia) felippebaueri* sp. n., *Forcipomyia musae* immatures, and occurrence of *F. genualis*, breeding in banana stems in Brazilian Amazonia (Diptera: Ceratopogonidae). *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 102: 659-669.
- St George TD. 1988. Bovine ephemeral fever: a review. *Tropical Animal Health and Production* 20: 194-202.
- Steward JS. 1933. *Onchocerca cervicalis* (Railliet and Henry 1910) and its development in *Culicoides nubeculosus* Mg. *Report of the Director Institute of Animal Pathology Cambridge* 3: 272-284.
- Strobl PG. 1900. Spanische Dipteren, XI. Theil. *Wiener Entomologische Zeitung* 19: 169-174.
- Strobl PG. 1906. Spanische Dipteren. II: Beitrag. *Memorias de la Sociedad Española de Historia Natural* 3: 271-422.
- Sudia WD & Chamberlain RW. 1962. Battery-operated light trap, an improved model. *Mosquito News* 22: 126-129.
- Takken W & Knols BGJ. 2010. Olfaction in vector-host interactions. *Ecology and Control of Vector-Borne Diseases*. Vol. 2. Wageningen, Netherlands: Wageningen Academic Publishers. 437 pp.
- Talavera S, Muñoz-Muñoz F & Pagès N. 2011. New insights on diversity, morphology and distribution of *Culicoides* Latreille 1809 (Diptera: Ceratopogonidae) from Northeast Spain. *Annales de la Société Entomologique de France* 47(1-2): 214-231.
- Thompson GM, Jess S & Murchie AK. 2013. Differential emergence of *Culicoides* (Diptera: Ceratopogonidae) from on-farm breeding substrates in Northern Ireland. *Parasitology* 140(6): 699-708.
- Tweddle N. 2002. Technical Review - Bluetongue: the virus, host and vectors. London, UK: Department for Environment, Food and Rural Affairs. 25 pp.
- Udoigung NIG, Braide IE, Opara KN & Adie HA. 2007. Perstans filariasis in rural communities of Lower Cross River Basin: parasitological observations. *International Journal of Zoological Research* 3(4): 207-212.
- Uslu U & Dik B. 2006. Vertical distribution of *Culicoides* larvae and pupae. *Medical and Veterinary Entomology* 20: 350-352.

- Uslu U & Dik B. 2007. Description of breeding sites of *Culicoides* species (Diptera: Ceratopogonidae) in Turkey. *Parasite* 14: 173-177.
- Uslu U & Dik B. 2010. Chemical characteristics of breeding sites of *Culicoides* species (Diptera: Ceratopogonidae). *Veterinary Parasitology* 169: 178-184.
- Valkiūnas G. 2005. *Avian Malarial Parasites and Other Haemosporidia*. London, UK: Taylor and Francis Publishing. 932 pp.
- Valkiūnas G, Anwar AM, Atkinson CT, Greiner EC, Paperna I & Peirce MA. 2005. What distinguishes malaria parasites from other pigmented haemosporidians? *Trends in Parasitology* 21: 357-358.
- van Middelaar C. 2008. Circadian rhythm and olfactory choices of *Culicoides* spp. in The Netherlands [Tesis de Maestría]. Wageningen, Netherlands: Wageningen University. 53 pp.
- Vanbinst T, Vandenbussche F, Vandemeulebroucke E, De Leeuw I, Deblauwe I, De Deken G, Madder M, Haubruge E, Losson B & De Clercq K. 2009. Bluetongue virus detection by real-time RT-PCR in *Culicoides* captured during the 2006 epizootic in Belgium and development of an internal control. *Transboundary Emerging Diseases* 56(5): 170-177.
- Venail R, Balenghien T, Guis H, Tran A, Setier-Rio ML, Delécolle JC, Mathieu B, Cêtre-Sossah C, Martinez D, Languille J, Baldet T & Garros C. 2012. Assessing diversity and abundance of vector populations at a national scale: example of *Culicoides* surveillance in France after bluetongue virus emergence. En: Mehlhorn H (ed.), *Arthropods as vectors of emerging diseases*. Berlin, Alemania: Springer. pp 77-102.
- Venter GJ & Hermanides KG. 2006. Comparison of black and white light for collecting *Culicoides imicola* and other livestock-associated *Culicoides* species in South Africa. *Veterinary Parasitology* 142: 383-385.
- Venter GJ, Labuschagne K, Hermanides KG, Boikanyo SNB, Majatladi DM & Morey L. 2009a. Comparison of the efficiency of five suction light traps under field conditions in South Africa for the collection of *Culicoides* species. *Veterinary Parasitology* 166: 299-307.
- Venter GJ, Hermanides KG, Boikanyo SN, Majatladi DM & Morey L. 2009b. The effect of light trap height on the numbers of *Culicoides* midges collected under field conditions in South Africa. *Veterinary Parasitology* 166: 343-345.
- Ventura D, Pagès N & Sarto V. 2005. Citas nuevas e interesantes de *Culicoides* Latreille, 1809 para Cataluña y la Península Ibérica (Diptera, Nematocera, Ceratopogonidae). *Boletín de la Asociación Española de Entomología* 29: 75-86.
- Verhoef FA, Venter GJ & Weldon CW. 2014. Thermal limits of two biting midges, *Culicoides imicola* Kieffer and *C. bolitinos* Meiswinkel (Diptera: Ceratopogonidae). *Parasites & Vectors* 7:384.
- Viennet E, Garros C, Lancelot R, Allène X, Gardès L, Rakotoarivony I, Crochet D, Delécolle JC, Moulia C, Baldet T & Balenghien T. 2011. Assessment of vector/host contact: comparison of animal-baited traps and UV light/suction trap for collecting *Culicoides* biting midges (Diptera: Ceratopogonidae), vectors of orbiviruses. *Parasites & Vectors* 4: 119.
- Viennet E, Garros C, Gardès L, Rakotoarivony I, Allène X, Lancelot R, Crochet D, Moulia C, Baldet T & Balenghien T. 2013. Host preferences of Palaearctic *Culicoides* biting midges: implications for transmission of orbiviruses. *Medical and Veterinary Entomology* 27(3): 255-266.

- Watts DM, Phillips I, Callahan JD, Griebenow W, Hyams KC & Hayes CG. 1997. Oropuche virus transmission in the Amazone River basin of Peru. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* 56: 148-152.
- Weissenbacher M, Salvatella R & Hortal M. 1998. El desafío de las enfermedades emergentes y reemergentes. *Revista Médica del Uruguay* 14: 34-48.
- Whelan P. 2003. Biting midges or "sanflies" in the Northern Territory. *Northern Territory Disease Control Bulletin* 10: 1-10.
- Wirth WW & Hubert AA. 1989. The *Culicoides* of Southeast Asia (Diptera: Ceratopogonidae). *Memoirs American Entomological Institute* 44: 1-508.
- Wittmann EJ. 2000. Temperature and the transmission of arboviruses by *Culicoides* biting midges [Tesis Doctoral]. Bristol, UK: University of Bristol. 159 pp.
- Wittmann EJ, Mellor PS & Baylis M. 2001. Using climate data to map the potential distribution of *Culicoides imicola* (Diptera: Ceratopogonidae) in Europe. *Revue scientifique et technique (International Office of Epizootics)* 20(3): 731-740.
- Yeruham I, Braverman Y & Orgad U. 1993. Field observations in Israel of the hypersensitivity in cattle, sheep and donkeys caused by *Culicoides*. *Australian Veterinary Journal* 70: 348-352.
- Yuill TM. 1981. Vesicular Stomatitis. En: Steele JH (ed.), *Handbook series in zoonosis*. Boca Ratón, EE. UU.: CRC. pp 125-142.
- Zimmer JY, Haubruge E, Francis F, Bortels J, Joie E, Simonon G, de Deken R, de Deken G, Deblauwe I, Madder M, Fassotte C, Cors R, Defrance T, Saegerman C, Thiry E, Mignon B, Paternostre J, Losson B & Kirschvink N. 2008. Breeding sites of bluetongue vectors in northern Europe. *Veterinary Record* 162(10): 323-324.
- Zimmer JY, Saegerman C, Losson B & Haubruge E. 2010. Breeding sites of bluetongue virus vectors, Belgium. *Emerging Infectious Diseases* 16(3): 575-657.
- Zimmer JY, Saegerman C, Losson B, Beckers Y, Haubruge E & Francis F. 2013a. Chemical composition of silage residues sustaining the larval development of the *Culicoides obsoletus/Culicoides scoticus* species (Diptera: Ceratopogonidae). *Veterinary Parasitology* 191(1-2): 197-201.
- Zimmer JY, Smeets F, Simonon G, Fagot J, Haubruge E, Francis F & Losson B. 2013b. Are bogs reservoirs for emerging disease vectors? Evaluation of *Culicoides* populations in the Hautes Fagnes Nature Reserve (Belgium). *PLoS ONE* 8(6): e66893.
- Zimmer JY, Losson B, Saegerman C, Haubruge E & Francis F. 2013c. Breeding sites and species association of the main Bluetongue and Schmallenberg virus vectors, the *Culicoides* species (Diptera: Ceratopogonidae), in Northern Europe. *Annales de la Société entomologique de France* 49(3): 335-344.

LISTADO DE FIGURAS

• INTRODUCCIÓN

- Figura 1.** **A)** Pierre André Latreille, de Wikipedia.org. **B)** Clasificación taxonómica de los *Culicoides*..... **42**
- Figura 2.** Ciclo biológico de *Culicoides* sp., adaptado de Blanton & Wirth (1979) **43**
- Figura 3.** Alas de diferentes especies de *Culicoides* presentes en España **46**
- Figura 4.** Genitalias, donde: **A)** ♀ *C. circumscriptus*; **B)** ♀ *C. newsteadi* y; **C)** ♂ *C. parroti*. Material gráfico: José Marín Sánchez Murillo **47**
- Figura 5.** Estados gonotróficos, donde: **A)** *C. newsteadi* nulípara; **B)** *C. punctatus* repleta alimentada con sangre; **C)** *C. achrayi* grávida y; **D)** *C. circumscriptus* para o parida **50**
- Figura 6.** Efectos de las enfermedades animales en el bienestar de los seres humanos, adaptado de FAO (2009) **62**
- Figura 7.** Síntomas y lesiones más frecuentes sobre ganado ovino causados por el virus de la lengua azul. Individuos afectados por el serotipo 4 en el brote de 2004 en la localidad de Miajadas, provincia de Cáceres, donde: **A)** sialorrea, descarga nasal, edema submandibular y palpebral, **B)** glositis, lengua tumefacta y cianótica, **C)** hiperemia, inflamación y necrosis de la mucosa gingival y nasal y; **D)** aborto. Material gráfico: José Luis Gómez Tejada **69**

• MATERIAL Y MÉTODOS

- Figura 8.** **A)** Recorte de prensa del diario ABC del 8 de septiembre de 1956 informando del brote de LA acaecido en Badajoz. **B)** Oveja afectada por LA **81**
- Figura 9.** Área de estudio y estaciones de muestreo **88**
- Figura 10.** Pisos bioclimáticos (termotipos) de CLM basados en la temperatura positiva anual (equivalente en la práctica totalidad del territorio, salvo las cumbres más elevadas, a la temperatura media anual) y estaciones de muestreo, donde IM, TM, MM y SM corresponden a los termotipos infra-, termo-, meso- y supramediterráneo; las letras i y s designan los horizontes inferior (o más cálido) y superior (o más fresco) de cada termotipo, respectivamente. El horizonte supramediterráneo superior incluye el termotipo orosubmediterráneo, no visualizable en la escala empleada. Los valores umbrales de cada horizonte se indican en unidades de temperatura positiva anual (temperatura en décimas de °C). En cuanto a estaciones: **1)** Guadalajara; **2)** Cuenca; **3)** Albacete; **4)** Toledo y; **5)** Ciudad Real. E.: estación, donde: 1) Sigüenza; 2) Yunquera de Henares; 3) Tierzo; 4) Villar del Infantado; 5) Buenache de Alarcón; 6) Las Pedroñeras; 7) Villapalacios; 8) Bienservida; 9) Hellín; 10) Argamasilla del Alba; 11) Navacerrada; 12) Almadenejos; 13) Villanueva de Alcardete; 14) Belvis de la Jara y; 15) Velada. Adaptado de Fernández González et al. (2009) **90**
- Figura 11.** Pisos bioclimáticos (ombrotipos) de CLM basados en el índice ombrotérmico anual (equivalente al cociente entre la precipitación y la temperatura positiva anual) y estaciones de muestreo, donde las abreviaturas AR, SA, SE, SH y HU corresponden a los ombrotipos árido, semiárido, seco, subhúmedo y húmedo; las letras i y s designan los horizontes inferior (o más seco) y superior (o más lluvioso) de cada ombrotipo, respectivamente. En cuanto a estaciones: **1)** Guadalajara; **2)** Cuenca; **3)** Albacete; **4)** Toledo y; **5)** Ciudad Real. E.: estación, donde: 1) Sigüenza; 2) Yunquera de Henares; 3) Tierzo; 4) Villar

del Infantado; 5) Buenache de Alarcón; 6) Las Pedroñeras; 7) Villapalacios; 8) Bienservida; 9) Hellín; 10) Argamasilla del Alba; 11) Navacerrada; 12) Almadenejos; 13) Villanueva de Alcardete; 14) Belvis de la Jara y; 15) Velada. Adaptado de Fernández González et al. (2009) 91

Figura 12. Trampa de luz tipo mini CDC, donde: **A)** modelo general y partes; **B)** trampa colocada sobre el terreno y; **C)** detalle de la luz UV en funcionamiento 93

Figura 13. Diferentes etapas del procesado de las muestras, donde: **A)** recepción y abertura de la muestra; **B)** artrópodos en la tela de gasa original; **C)** detalle y; **D)** aspecto del contenido parcial de una muestra procedente del programa nacional, previo al tamizado y bajo la lupa binocular 96

• RESULTADOS

CAPÍTULO I

Figura 14A. Frecuencia (%) de captura de las diferentes especies de *Culicoides* mamófilos en las estaciones de CLM en 2007 114

Figura 14B. Frecuencia (%) de captura de las diferentes especies de *Culicoides* mamófilos en las estaciones de CLM en 2008 114

Figura 14C. Frecuencia (%) de captura de las diferentes especies de *Culicoides* mamófilos en las estaciones de CLM en 2009 115

Figura 14D. Frecuencia (%) de captura de las diferentes especies de *Culicoides* mamófilos en las estaciones de CLM total 115

Figura 15A. Intervalos de abundancia media anual de las especies de *Culicoides* mamófilos de CLM durante el año 2007 116

Figura 15B. Intervalos de abundancia media anual de las especies de *Culicoides* mamófilos de CLM durante el año 2008 117

Figura 15C. Intervalos de abundancia media anual de las especies de *Culicoides* mamófilos de CLM durante el año 2009 118

Figura 16. Proporciones de *Culicoides* clasificados según: **A)** el número total de ejemplares de todas las especies capturadas; **B)** años y; **C)** estaciones de muestreo 120

Figura 17. Proporciones totales de machos y hembras, clasificadas según estado gonotrófico 121

Figura 18A. Cronograma de la presencia-absencia de las especies de *Culicoides* mamófilos presentes en las estaciones de Guadalajara, donde los meses del año están plasmados en forma de números romanos y donde *A* es *Avaritia*, *B* es *Beltranmyia*, *C* es *Culicoides* y *M* es *Monoculicoides* 122

Figura 18B. Cronograma de la presencia-absencia de las especies de *Culicoides* mamófilos presentes en las estaciones de Cuenca, donde los meses del año están plasmados en forma de números romanos y donde *A* es *Avaritia*, *B* es *Beltranmyia*, *C* es *Culicoides* y *M* es *Monoculicoides* 122

Figura 18C. Cronograma de la presencia-absencia de las especies de *Culicoides* mamófilos presentes en las estaciones de Albacete, donde los meses del año están plasmados en forma de números romanos y donde *A* es *Avaritia*, *B* es *Beltranmyia*, *C* es *Culicoides* y *M* es *Monoculicoides* 123

Figura 18D. Cronograma de la presencia-absencia de las especies de *Culicoides* mamófilos presentes

en las estaciones de Ciudad Real, donde los meses del año están plasmados en forma de números romanos y donde A es *Avaritia*, B es *Beltranmyia*, C es *Culicoides* y M es *Monoculicoides* 123

Figura 18E. Cronograma de la presencia-ausencia de las especies de *Culicoides* mamófilos presentes en las estaciones de Toledo, donde los meses del año están plasmados en forma de números romanos y donde A es *Avaritia*, B es *Beltranmyia*, C es *Culicoides* y M es *Monoculicoides* 124

Figura 19A. Gráficos comparativos de barras simples de las capturas medias de *C. imicola* en las diferentes estaciones de muestreo de CLM en los años 2007, 2008 y 2009 y la media total, según los datos obtenidos del muestreo con trampas mini CDC. Se presenta en el eje de abscisas las estaciones de muestreo ordenadas por provincias y en el eje de ordenadas el número medio de ejemplares capturados (▲) y el IC al 95%, donde (Δ) es ausencia de capturas 126

Figura 19B. Gráficos lineales simples y evolutivos de las capturas medias de *C. imicola* en CLM en los años 2007, 2008 y 2009 y la media total, según los datos obtenidos del muestreo con trampas mini CDC. Se presenta en el eje de abscisas la variable temporal a escala mensual y en el eje de ordenadas el número medio de ejemplares capturados (▲) y el IC al 95%, donde (Δ) es ausencia de capturas 126

Figura 20. Gráficos de barras comparativos de los porcentajes mensuales de las capturas de machos y hembras de *C. imicola*, discriminando en éstas los estados gonotróficos, durante el periodo de muestreo 127

Figura 21A. Gráficos comparativos de barras simples de las capturas medias de *C. obsoletus s.l.* en las diferentes estaciones de muestreo de CLM en los años 2007, 2008 y 2009 y la media total, según los datos obtenidos del muestreo con trampas mini CDC. Se presenta en el eje de abscisas las estaciones de muestreo ordenadas por provincias y en el eje de ordenadas el número medio de ejemplares capturados (▲) y el IC al 95%, donde (Δ) es ausencia de capturas 130

Figura 21B. Gráficos lineales simples y evolutivos de las capturas medias de *C. obsoletus s.l.* en CLM en los años 2007, 2008 y 2009 y la media total, según los datos obtenidos del muestreo con trampas mini CDC. Se presenta en el eje de abscisas la variable temporal a escala mensual y en el eje de ordenadas el número medio de ejemplares capturados (▲) y el IC al 95%, donde (Δ) es ausencia de capturas 130

Figura 22. Gráficos de barras comparativos de los porcentajes mensuales de las capturas de machos y hembras de *C. obsoletus s.l.*, discriminando en éstas los estados gonotróficos, durante el periodo de muestreo 131

Figura 23A. Gráficos comparativos de barras simples de las capturas medias de *C. circumscriptus* en las diferentes estaciones de muestreo de CLM en los años 2007, 2008 y 2009 y la media total, según los datos obtenidos del muestreo con trampas mini CDC. Se presenta en el eje de abscisas las estaciones de muestreo ordenadas por provincias y en el eje de ordenadas el número medio de ejemplares capturados (▲) y el IC al 95%, donde (Δ) es ausencia de capturas 134

Figura 23B. Gráficos lineales simples y evolutivos de las capturas medias de *C. circumscriptus* en CLM en los años 2007, 2008 y 2009 y la media total, según los datos obtenidos del muestreo con trampas mini CDC. Se presenta en el eje de abscisas la variable temporal a escala mensual y en el eje de ordenadas el número medio de ejemplares capturados (▲) y el IC al 95%, donde (Δ) es ausencia de capturas 134

Figura 24. Gráficos de barras comparativos de los porcentajes mensuales de las capturas de machos y hembras de *C. circumscriptus*, discriminando en éstas los estados gonotróficos, durante el periodo de muestreo 135

- Figura 25A.** Gráficos comparativos de barras simples de las capturas medias de *C. newsteadi* en las diferentes estaciones de muestreo de CLM en los años 2007, 2008 y 2009 y la media total, según los datos obtenidos del muestreo con trampas mini CDC. Se presenta en el eje de abscisas las estaciones de muestreo ordenadas por provincias y en el eje de ordenadas el número medio de ejemplares capturados (▲) y el IC al 95%, donde (Δ) es ausencia de capturas **138**
- Figura 25B.** Gráficos lineales simples y evolutivos de las capturas medias de *C. newsteadi* en CLM en los años 2007, 2008 y 2009 y la media total, según los datos obtenidos del muestreo con trampas mini CDC. Se presenta en el eje de abscisas la variable temporal a escala mensual y en el eje de ordenadas el número medio de ejemplares capturados (▲) y el IC al 95%, donde (Δ) es ausencia de capturas **138**
- Figura 26.** Gráficos de barras comparativos de los porcentajes mensuales de las capturas de machos y hembras de *C. newsteadi*, discriminando en éstas los estados gonotróficos, durante el periodo de muestreo **139**
- Figura 27A.** Gráficos comparativos de barras simples de las capturas medias de *C. pulicaris* en las diferentes estaciones de muestreo de CLM en los años 2007, 2008 y 2009 y la media total, según los datos obtenidos del muestreo con trampas mini CDC. Se presenta en el eje de abscisas las estaciones de muestreo ordenadas por provincias y en el eje de ordenadas el número medio de ejemplares capturados (▲) y el IC al 95%, donde (Δ) es ausencia de capturas **142**
- Figura 27B.** Gráficos lineales simples y evolutivos de las capturas medias de *C. pulicaris* en CLM en los años 2007, 2008 y 2009 y la media total, según los datos obtenidos del muestreo con trampas mini CDC. Se presenta en el eje de abscisas la variable temporal a escala mensual y en el eje de ordenadas el número medio de ejemplares capturados (▲) y el IC al 95%, donde (Δ) es ausencia de capturas **142**
- Figura 28.** Gráficos de barras comparativos de los porcentajes mensuales de las capturas de machos y hembras de *C. pulicaris*, discriminando en éstas los estados gonotróficos, durante el periodo de muestreo **143**
- Figura 29A.** Gráficos comparativos de barras simples de las capturas medias de *C. punctatus* en las diferentes estaciones de muestreo de CLM en los años 2007, 2008 y 2009 y la media total, según los datos obtenidos del muestreo con trampas mini CDC. Se presenta en el eje de abscisas las estaciones de muestreo ordenadas por provincias y en el eje de ordenadas el número medio de ejemplares capturados (▲) y el IC al 95%, donde (Δ) es ausencia de capturas **146**
- Figura 29B.** Gráficos lineales simples y evolutivos de las capturas medias de *C. punctatus* en CLM en los años 2007, 2008 y 2009 y la media total, según los datos obtenidos del muestreo con trampas mini CDC. Se presenta en el eje de abscisas la variable temporal a escala mensual y en el eje de ordenadas el número medio de ejemplares capturados (▲) y el IC al 95%, donde (Δ) es ausencia de capturas **146**
- Figura 30.** Gráficos de barras comparativos de los porcentajes mensuales de las capturas de machos y hembras de *C. punctatus*, discriminando en éstas los estados gonotróficos, durante el periodo de muestreo **147**
- Figura 31A.** Gráficos comparativos de barras simples de las capturas medias de *C. nubeculosus* en las diferentes estaciones de muestreo de CLM en los años 2007, 2008 y 2009 y la media total, según los datos obtenidos del muestreo con trampas mini CDC. Se presenta en el eje de abscisas las estaciones de muestreo ordenadas por provincias y en el eje de ordenadas el número medio de ejemplares cap-

turados (▲) y el IC al 95%, donde (Δ) es ausencia de capturas 150

Figura 31B. Gráficos lineales simples y evolutivos de las capturas medias de *C. nubeculosus* en CLM en los años 2007, 2008 y 2009 y la media total, según los datos obtenidos del muestreo con trampas mini CDC. Se presenta en el eje de abscisas la variable temporal a escala mensual y en el eje de ordenadas el número medio de ejemplares capturados (▲) y el IC al 95%, donde (Δ) es ausencia de capturas 150

Figura 32. Gráficos de barras comparativos de los porcentajes mensuales de las capturas de machos y hembras de *C. nubeculosus*, discriminando en éstas los estados gonotróficos, durante el periodo de muestreo 151

Figura 33A. Gráficos comparativos de barras simples de las capturas medias de *C. parroti* en las diferentes estaciones de muestreo de CLM en los años 2007, 2008 y 2009 y la media total, según los datos obtenidos del muestreo con trampas mini CDC. Se presenta en el eje de abscisas las estaciones de muestreo ordenadas por provincias y en el eje de ordenadas el número medio de ejemplares capturados (▲) y el IC al 95%, donde (Δ) es ausencia de capturas 154

Figura 33B. Gráficos lineales simples y evolutivos de las capturas medias de *C. parroti* en CLM en los años 2007, 2008 y 2009 y la media total, según los datos obtenidos del muestreo con trampas mini CDC. Se presenta en el eje de abscisas la variable temporal a escala mensual y en el eje de ordenadas el número medio de ejemplares capturados (▲) y el IC al 95%, donde (Δ) es ausencia de capturas 154

Figura 34. Gráficos de barras comparativos de los porcentajes mensuales de las capturas de machos y hembras de *C. parroti*, discriminando en éstas los estados gonotróficos, durante el periodo de muestreo 155

CAPÍTULO III

Figura 35. Diagrama de Venn representativo de la partición de la variación inter-anual de la abundancia de *C. imicola* 174

Figura 36. Diagrama de Venn representativo de la partición de la variación intra-anual de la abundancia de *C. imicola* 176

Figura 37. Diagrama de Venn representativo de la partición de la variación inter-anual de la abundancia de *C. obsoletus s.l.* 178

Figura 38. Diagrama de Venn representativo de la partición de la variación intra-anual de la abundancia de *C. obsoletus s.l.* 179

Figura 39. Diagrama de Venn representativo de la partición de la variación inter-anual de la abundancia de *C. circumscriptus* 182

Figura 40. Diagrama de Venn representativo de la partición de la variación intra-anual de la abundancia de *C. circumscriptus* 183

Figura 41. Diagrama de Venn representativo de la partición de la variación inter-anual de la abundancia de *C. newsteadi* 186

Figura 42. Diagrama de Venn representativo de la partición de la variación intra-anual de la abundancia de *C. newsteadi* 187

Figura 43. Diagrama de Venn representativo de la partición de la variación inter-anual de la abundancia de *C. pulicaris* 190

Figura 44. Diagrama de Venn representativo de la partición de la variación intra-anual de la abundancia de <i>C. pulicaris</i>	191
Figura 45. Diagrama de Venn representativo de la partición de la variación inter-anual de la abundancia de <i>C. punctatus</i>	194
Figura 46. Diagrama de Venn representativo de la partición de la variación intra-anual de la abundancia de <i>C. punctatus</i>	195
Figura 47. Diagrama de Venn representativo de la partición de la variación inter-anual de la abundancia de <i>C. nubeculosus</i>	198
Figura 48. Diagrama de Venn representativo de la partición de la variación intra-anual de la abundancia de <i>C. nubeculosus</i>	199
Figura 49. Diagrama de Venn representativo de la partición de la variación inter-anual de la abundancia de <i>C. parroti</i>	202
ANEXOS	
Figura 50. Cabeza femenina, esquema general. A) Espacio inter-ocular. B) Ojos compuestos. C) Escapo. D) Pedicelo. E) Faringe posterior. F) Cibario. G) Partes bucales. 1) Epifaringe. 2) Maxila. 3) Mandíbula. 4) Hipofaringe. 5) <i>Labium</i> . H) Palpo: tercer artejo y foseta. I) Antena compuesta por 15 artejos: escapo + pedicelo + 8 artejos cortos + 5 artejos largos. Extraído de Mathieu et al. (2012)	252
Figura 51. Sensilas, tipos. A) Ampular. B) Tricoidea larga. C) Tricoidea corta. D) Quéticas. E) Basicónicas. F) Celocónicas. Extraído de Mathieu et al. (2012)	252
Figura 52. Ala de <i>C. paolae</i> , venación. Las celdas aparecen representadas en minúsculas y las venas en mayúsculas. Ar) <i>arculus</i> ; C) costa; M) medial; R) radial; Cu) cubital y ; An) anal	253
Figura 53. Genitalia femenina, esquema general de sus partes. a ₁ y a ₂) Espermatecas funcionales. a3) Espermateca rudimentaria. b) Anillo esclerotizado. c) Escleritos abdominales. d) Orificio genital. e) Placas quitinosas. f) Cercos. En números romanos los segmentos abdominales VII, VIII, IX y X. Extraído de Pagès & Sarto i Monteys (2005)	253
Figura 54. Genitalia masculina, esquema general de sus partes. A) Membrana basal. B) Coxito ventral. C) <i>Aedagus</i> . D) Cercos. E) Articulación. F) Procesos apicolaterales. G) Estilo distal. H) Estilo basal. I) Lóbulos accesorios y sutura. J) Detalle de los parámetros. Adaptado de Spinelli et al. (2007)	253
Figura 55. <i>Culicoides imicola</i> , donde: A) ala; B) genitalia femenina y; C) genitalia masculina. Material gráfico B y C: José Marín Sánchez Murillo	262
Figura 56. <i>Culicoides obsoletus s.s.</i> , donde: A) ala; B) genitalia femenina y; C) genitalia masculina. Material gráfico B y C: José Marín Sánchez Murillo	262
Figura 57. <i>Culicoides scoticus</i> , donde: A) ala; B) genitalia femenina y; C) genitalia masculina. Material gráfico B y C: José Marín Sánchez Murillo	262
Figura 58. <i>Culicoides circumscriptus</i> , donde: A) ala; B) genitalia femenina y; C) genitalia masculina. Material gráfico: José Marín Sánchez Murillo	263
Figura 59. <i>Culicoides newsteadi</i> , donde: A) ala; B) genitalia femenina y; C) genitalia masculina. Material gráfico B y C: José Marín Sánchez Murillo	263

- Figura 60.** *Culicoides pulicaris*, donde: **A)** ala; **B)** genitalia femenina y; **C)** genitalia masculina, detalle procesos apicolaterales. Material gráfico A y B: José Marín Sánchez Murillo; C: Mikel González. **263**
- Figura 61.** *Culicoides punctatus*, donde: **A)** ala; **B)** genitalia femenina y; **C)** genitalia masculina. Material gráfico B: Mikel González ; C: José Marín Sánchez Murillo **264**
- Figura 62.** *Culicoides nubeculosus*, donde: **A)** ala; **B)** genitalia femenina, detalle de la espermateca y; **C)** genitalia masculina. Material gráfico B y C: José Marín Sánchez Murillo **264**
- Figura 63.** *Culicoides parroti*, donde: **A)** ala; **B)** genitalia femenina y; **C)** genitalia masculina. Material gráfico B y C: José Marín Sánchez Murillo **264**

LISTADO DE TABLAS

• INTRODUCCIÓN

Tabla 1. Enfermedades, infecciones e infestaciones de la Lista de la OIE en vigor en 2015, transmitidas o causadas por artrópodos **39**

Tabla 2. Listado de especies de *Culicoides* presentes en España, agrupado por subgéneros y por orden alfabético, adaptado de Alarcón-Elbal & Lucientes (2012) **58 - 59**

Tabla 3. Otros arbovirus transmitidos por *Culicoides*, adaptado de Mullen (2002) **72**

• MATERIAL Y MÉTODOS

Tabla 4. Efectivos de ganado en CLM por provincias, adaptado de INE (2009), donde: NE) número de explotaciones; NA) número de animales; UG) unidades ganaderas; (*) caballos, mulas y asnos y; (**) solo hembras reproductoras. Disponible en Internet en: [www.ine.es/CA/Inicio.do] **86**

Tabla 5. Estaciones de vigilancia entomológica de la LA en CLM en el periodo 2007-2009, donde: *1) datos de agosto a diciembre; *2) datos de enero a abril; *3) datos de enero a febrero y; *4) datos mensuales. Las estaciones remarcadas en fondo oscuro constituyen aquellas que fueron seleccionadas para el estudio **87**

Tabla 6. Propiedades de las estaciones de muestreo, donde P: provincia, donde: **1)** Guadalajara; **2)** Cuenca; **3)** Albacete; **4)** Toledo y; **5)** Ciudad Real. E.: estación, donde: 1) Sigüenza; 2) Yunquera de Henares; 3) Tierzo; 4) Villar del Infantado; 5) Buenache de Alarcón; 6) Las Pedroñeras; 7) Villapalacios; 8) Bienservida; 9) Hellín; 10) Argamasilla del Alba; 11) Navacerrada; 12) Almadenejos; 13) Villanueva de Alcardete; 14) Belvis de la Jara y; 15) Velada. A. (msnm): altitud en metros sobre el nivel del mar. TT.: termotipo, donde SMi: supramediterráneo horizonte inferior, MMs: mesomediterráneo horizonte superior, SMs: supramediterráneo horizonte superior, MMi: mesomediterráneo horizonte inferior. OT.: ombrotipo, donde SEs: seco horizonte superior, SEi: seco horizonte inferior, SHs: subhúmedo horizonte superior, SHi: subhúmedo horizonte inferior, SAs: semiárido horizonte superior. T.E.: tipo de explotación, donde S: semiextensivo, I: intensivo, E: extensivo. T.G.: tipo de ganado, donde V: vacuno, O: ovino, C: caprino. C.M.A.: censo medio aproximado, donde S.D.: sin datos. Z.P.: zona de pastos, Z.C.R.: zona con cultivos de regadío, Z.C.S.: zona con cultivos de secano y Z.M.B.: zona con monte bajo, donde **x** ausencia y **S** presencia **89**

Tabla 7. Datos dominantes de la capa superficial del superficial del suelo obtenidos del HWSD, donde F. Arc. (%) es Fracción de arcilla de la capa superficial del suelo (0-30 cm), F. Lim. (%) es Fracción de limo de la capa superficial del suelo (0-30 cm), F. Are. (%) es Fracción de arena de la capa superficial del suelo (0-30 cm) y C. Org. (% en peso) es Carbono orgánico de la capa superficial del suelo (0-30 cm). P: provincia, donde: **1)** Guadalajara; **2)** Cuenca; **3)** Albacete; **4)** Toledo y; **5)** Ciudad Real. E.: estación, donde: 1) Sigüenza; 2) Yunquera de Henares; 3) Tierzo; 4) Villar del Infantado; 5) Buenache de Alarcón; 6) Las Pedroñeras; 7) Villapalacios; 8) Bienservida; 9) Hellín; 10) Argamasilla del Alba; 11) Navacerrada; 12) Almadenejos; 13) Villanueva de Alcardete; 14) Belvis de la Jara y; 15) Velada **99**

Tabla 8. Leyenda de coberturas terrestres, según metodología CLC2006 **101**

Tabla 9. Valores de los diferentes usos y ocupaciones del suelo obtenidos del CLC2006 para cada una de las estaciones de muestreo, donde C. corresponde a Capa, P.A.A.M. es precipitación acumulada anual media, T.M.A. es temperatura media anual y E.T.M.A. es estacionalidad de la temperatura media anual. P: provincia, donde **1)** Guadalajara; **2)** Cuenca; **3)** Albacete; **4)** Toledo y; **5)** Ciudad Real. E.: estación, donde: 1) Sigüenza; 2) Yunquera de Henares; 3) Tierzo; 4) Villar del Infantado; 5) Buenache de Alarcón; 6) Las Pedroñeras; 7) Villapalacios; 8) Bienservida; 9) Hellín; 10) Argamasilla del Alba; 11) Navacestrada; 12) Almadenejos; 13) Villanueva de Alcardete; 14) Belvis de la Jara y; 15) Velada **102**

• RESULTADOS

CAPITULO I

Tabla 10. Cantidad de individuos capturados por especie, año y estación en CLM, donde los números corresponden a las diferentes provincias y estaciones descritas en la leyenda de la Fig. 9. En el grupo *Culicoides* spp. se incluyen el resto de especies capturadas que no han formado parte del grueso de estudio: *C. fagineus*, *C. puncticollis*, *C. brunnicans*, *C. festvipennis*, *C. jumineri*, *C. kurensis*, *C. maritimus*, *C. pictipennis*, *C. univitattus*, *C. achrayi*, *C. fascipennis* y *C. pallidicornis* **111**

Tabla 11. Frecuencia (%) de captura de las diferentes especies de *Culicoides* de CLM desglosadas en función de la estación y el año, donde los números corresponden a las diferentes provincias y estaciones descritas en la leyenda de la Fig. 9. En el grupo *Culicoides* spp. se incluyen el resto de especies capturadas que no han formado parte del grueso de estudio: *C. fagineus*, *C. puncticollis*, *C. brunnicans*, *C. festvipennis*, *C. jumineri*, *C. kurensis*, *C. maritimus*, *C. pictipennis*, *C. univitattus*, *C. achrayi*, *C. fascipennis* y *C. pallidicornis* **112**

Tabla 12. Listado de las especies de *Culicoides* halladas en el estudio en CLM, donde el símbolo † indica aquellas que representan una primera cita para la comunidad y el símbolo * muestra las especies sobre las que se ha centrado el grueso del estudio **113**

Tabla 13. Tabla resumen de la presencia-ausencia en CLM, donde A) *Avaritia*, B) *Beltranmyia*, C) *Culicoides* y M) *Monoculicoides* y los números hacen referencia a las estaciones de muestreo según la leyenda empleada en los cronogramas **124**

CAPÍTULO II

Tabla 14. Varianza total explicada. Valores propios, proporción de la varianza explicada y acumulada calculada a partir de la matriz de correlación, donde [% var.] es % de la varianza y [% acum.] es % acumulado. Método de extracción: ACP **159**

Tabla 15. Matriz de componentes. Proporción de la variación original explicada por los tres componentes principales de la matriz de correlación. Método de extracción: ACP. Tres componentes extraídos. Solución no rotada **159**

Tabla 16. Varianza total explicada. Valores propios, proporción de la varianza explicada y acumulada calculada a partir de la matriz de correlación, donde [% var.] es % de la varianza y [% acum.] es % acumulado. Método de extracción: ACP **161**

Tabla 17. Matriz de componentes rotados, donde [F. Arc. (%)] es Fracción de arcilla de la capa superficial del suelo (0-30 cm), [C. Org. (% peso)] es Carbono orgánico de la capa superficial del suelo (0-30 cm), [F. Lim. (%)] es Fracción de limo de la capa superficial del suelo (0-30 cm), [F. Are. (%)] es Fracción de arena de la capa superficial del suelo (0-30 cm), [T. media] es estacionalidad de la temperatura media, [T. anual] es Temperatura media anual y [Pr. media] es Precipitación acumulada anual media.

Método de extracción: ACP. Método de rotación: Normalización Varimax-Kaiser	162
Tabla 18. Matriz de correlación entre los componentes entre los factores ACP extraídos de las variables biológicas y geoclimáticas, donde [C. de Pearson] es Coeficiente de Pearson y [Sig. (bilateral)] es significatividad bilateral	164
Tabla 19. Coeficientes de regresión parcial para <i>C. imicola</i> , incluyendo los intervalos de confianza ..	167
Tabla 20. Resumen del ANOVA para <i>C. imicola</i>	167
Tabla 21. Coeficientes de regresión parcial para <i>C. obsoletus s.l.</i> , incluyendo los intervalos de confianza ..	168
Tabla 22. Resumen del ANOVA para <i>C. obsoletus s.l.</i>	168
Tabla 23. Coeficientes de regresión parcial para <i>C. pulicaris</i> , incluyendo los intervalos de confianza	169
Tabla 24. Resumen del ANOVA para <i>C. pulicaris</i>	169
Tabla 25. Coeficientes de regresión parcial para <i>C. nubeculosus</i> , incluyendo los intervalos de confianza ..	170
Tabla 26. Resumen del ANOVA para <i>C. nubeculosus</i>	170
Tabla 27. Coeficientes de regresión parcial para <i>C. parroti</i> , incluyendo los intervalos de confianza	171
Tabla 28. Resumen del ANOVA para <i>C. parroti</i>	171
CAPÍTULO III	
Tabla 29. Varianza explicada (R^2) por los modelos parciales de regresión ajustados con cada grupo de variables - Localidad, Año y Climáticas - y sus combinaciones, para la variación inter-anual de la abundancia de <i>C. imicola</i>	173
Tabla 30. Modelo de regresión final ajustado a la variación inter-anual de la abundancia de <i>C. imicola</i> (L_{n+1}) utilizando las variables predictoras - Localidad, Año y Climáticas - incluidas en los modelos parciales de regresión	173
Tabla 31. Varianza explicada (R^2) por los modelos parciales de regresión ajustados con cada grupo de variables - Auto-correlacionada, T^a diarias y T^a estacionales - y sus combinaciones, para la variación intra-anual de la abundancia de <i>C. imicola</i>	175
Tabla 32. Modelo de regresión final ajustado a la variación intra-anual de la abundancia de <i>C. imicola</i> (L_{n+1}) utilizando las variables predictoras - Auto-correlacionada, T^a diarias y T^a estacionales - incluidas en los modelos parciales de regresión	175
Tabla 33. Varianza explicada (R^2) por los modelos parciales de regresión ajustados con cada grupo de variables - Localidad, Año y Climáticas - y sus combinaciones, para la variación inter-anual de la abundancia de <i>C. obsoletus s.l.</i>	177
Tabla 34. Modelo de regresión final ajustado a la variación inter-anual de la abundancia de <i>C. obsoletus s.l.</i> (L_{n+1}) utilizando las variables predictoras - Localidad, Año y Climáticas - incluidas en los modelos parciales de regresión	177

Tabla 35. Varianza explicada (R^2) por los modelos parciales de regresión ajustados con cada grupo de variables - Auto-correlacionada, T^a diarias y T^a estacionales - y sus combinaciones, para la variación intra-anual de la abundancia de <i>C. obsoletus s.l.</i>	179
Tabla 36. Modelo de regresión final ajustado a la variación intra-anual de la abundancia de <i>C. obsoletus s.l. (Ln+1)</i> utilizando las variables predictoras - Auto-correlacionada, T^a diarias y T^a estacionales - incluidas en los modelos parciales de regresión	179
Tabla 37. Varianza explicada (R^2) por los modelos parciales de regresión ajustados con cada grupo de variables - Localidad, Año y Climáticas - y sus combinaciones, para la variación inter-anual de la abundancia de <i>C. circumscriptus</i>	181
Tabla 38. Modelo de regresión final ajustado a la variación inter-anual de la abundancia de <i>C. circumscriptus (Ln+1)</i> utilizando las variables predictoras - Localidad, Año y Climáticas - incluidas en los modelos parciales de regresión	181
Tabla 39. Varianza explicada (R^2) por los modelos parciales de regresión ajustados con cada grupo de variables - Auto-correlacionada, T^a diarias y T^a estacionales - y sus combinaciones, para la variación intra-anual de la abundancia de <i>C. circumscriptus</i>	183
Tabla 40. Modelo de regresión final ajustado a la variación intra-anual de la abundancia de <i>C. circumscriptus (Ln+1)</i> utilizando las variables predictoras - Auto-correlacionada, T^a diarias y T^a estacionales - incluidas en los modelos parciales de regresión	183
Tabla 41. Varianza explicada (R^2) por los modelos parciales de regresión ajustados con cada grupo de variables - Localidad, Año y Climáticas - y sus combinaciones, para la variación inter-anual de la abundancia de <i>C. newsteadi</i>	185
Tabla 42. Modelo de regresión final ajustado a la variación inter-anual de la abundancia de <i>C. newsteadi (Ln+1)</i> utilizando las variables predictoras - Localidad, Año y Climáticas - incluidas en los modelos parciales de regresión	185
Tabla 43. Varianza explicada (R^2) por los modelos parciales de regresión ajustados con cada grupo de variables - Auto-correlacionada, T^a diarias y T^a estacionales - y sus combinaciones, para la variación intra-anual de la abundancia de <i>C. newsteadi</i>	187
Tabla 44. Modelo de regresión final ajustado a la variación intra-anual de la abundancia de <i>C. newsteadi (Ln+1)</i> utilizando las variables predictoras - Auto-correlacionada, T^a diarias y T^a estacionales - incluidas en los modelos parciales de regresión	187
Tabla 45. Varianza explicada (R^2) por los modelos parciales de regresión ajustados con cada grupo de variables - Localidad, Año y Climáticas - y sus combinaciones, para la variación inter-anual de la abundancia de <i>C. pulicaris</i>	189
Tabla 46. Modelo de regresión final ajustado a la variación inter-anual de la abundancia de <i>C. pulicaris (Ln+1)</i> utilizando las variables predictoras - Localidad, Año y Climáticas - incluidas en los modelos parciales de regresión	189
Tabla 47. Varianza explicada (R^2) por los modelos parciales de regresión ajustados con cada grupo de variables - Auto-correlacionada, T^a diarias y T^a estacionales - y sus combinaciones, para la variación intra-anual de la abundancia de <i>C. pulicaris</i>	191
Tabla 48. Modelo de regresión final ajustado a la variación intra-anual de la abundancia de <i>C. pulicaris (Ln+1)</i> utilizando las variables predictoras - Auto-correlacionada, T^a diarias y T^a estacionales - incluidas	

en los modelos parciales de regresión	191
Tabla 49. Varianza explicada (R^2) por los modelos parciales de regresión ajustados con cada grupo de variables - Localidad, Año y Climáticas - y sus combinaciones, para la variación inter-anual de la abundancia de <i>C. punctatus</i>	193
Tabla 50. Modelo de regresión final ajustado a la variación inter-anual de la abundancia de <i>C. punctatus</i> (L_{n+1}) utilizando las variables predictoras - Localidad, Año y Climáticas - incluidas en los modelos parciales de regresión	193
Tabla 51. Varianza explicada (R^2) por los modelos parciales de regresión ajustados con cada grupo de variables - Auto-correlacionada, T^a diarias y T^a estacionales - y sus combinaciones, para la variación intra-anual de la abundancia de <i>C. punctatus</i>	195
Tabla 52. Modelo de regresión final ajustado a la variación intra-anual de la abundancia de <i>C. punctatus</i> (L_{n+1}) utilizando las variables predictoras - Auto-correlacionada, T^a diarias y T^a estacionales - incluidas en los modelos parciales de regresión	195
Tabla 53. Varianza explicada (R^2) por los modelos parciales de regresión ajustados con cada grupo de variables - Localidad, Año y Climáticas - y sus combinaciones, para la variación inter-anual de la abundancia de <i>C. nubeculosus</i>	197
Tabla 54. Modelo de regresión final ajustado a la variación inter-anual de la abundancia de <i>C. nubeculosus</i> (L_{n+1}) utilizando las variables predictoras - Localidad, Año y Climáticas - incluidas en los modelos parciales de regresión	197
Tabla 55. Varianza explicada (R^2) por los modelos parciales de regresión ajustados con cada grupo de variables - Auto-correlacionada, T^a diarias y T^a estacionales - y sus combinaciones, para la variación intra-anual de la abundancia de <i>C. nubeculosus</i>	199
Tabla 56. Modelo de regresión final ajustado a la variación intra-anual de la abundancia de <i>C. nubeculosus</i> (L_{n+1}) utilizando las variables predictoras - Auto-correlacionada, T^a diarias y T^a estacionales - incluidas en los modelos parciales de regresión	199
Tabla 57. Varianza explicada (R^2) por los modelos parciales de regresión ajustados con cada grupo de variables - Localidad, Año y Climáticas - y sus combinaciones, para la variación inter-anual de la abundancia de <i>C. parroti</i>	201
Tabla 58. Modelo de regresión final ajustado a la variación inter-anual de la abundancia de <i>C. parroti</i> (L_{n+1}) utilizando las variables predictoras - Localidad, Año y Climáticas - incluidas en los modelos parciales de regresión	201
Tabla 59. Tabla resumen de la variación inter-anual entre especies, donde (EPClim) Efecto puro Climáticas, (EPLoc) Efecto puro Localidad, (EPAño) Efecto puro Año, (Int-Clim-Loc) Intersección Climáticas + Localidad, (Int-Clim-Año) Intersección Climáticas + Año, (Int-Loc-Año) Intersección Localidad + Año y (Int-Clim-Loc-Año) Intersección Climáticas + Localidad + Año	203
Tabla 60. Tabla resumen de la variación intra-anual entre especies, donde (EPAuto) Efecto puro Auto-correlacionada, (EPT.dia) Efecto puro T^a diarias, (EPT.est) Efecto puro T^a estacionales, (Int-Auto-T.dia) Intersección Auto-correlacionada + T^a diarias, (Int-Auto-T.est) Intersección Auto-correlacionada + T^a estacionales, (Int-T.dia-T.est) Intersección T^a diarias + T^a estacionales y (Int-Auto-T.dia-T.est) Intersección Auto-correlacionada + T^a diarias + T^a estacionales	203

LISTADO DE ABREVIACIONES

ACP análisis de componentes principales

ADN ácido desoxirribonucleico

ANOVA analysis of variance / análisis de la varianza

AR antenal radio / radio antenal

Arbovirus arthropod-borne virus / virus llevados por artrópodos

arcsec arcosegundos

ARN ácido ribonucleico

C. vena costal

CC. AA. Comunidades Autónomas

C/t *Culicoides* por trampa

CDC Centers for Disease Control and Prevention / Centros para el Control y la Prevención de Enfermedades

CLC CORINE Land Cover

CLM Castilla-La Mancha

cm centímetro(s)

COI Citocromo c-oxidasa subunidad I

CO₂ Dióxido de Carbono

et al. *et alii* / y otros (colaboradores)

etc. etcétera

E.T.M.A. estacionalidad de la temperatura media anual

EEH enfermedad epizoótica hemorrágica

EE. UU. Estados Unidos de América

ELISA Enzyme-Linked ImmunoSorbent Assay / Ensayo por Inmunoabsorción Ligado a Enzimas

EV estomatitis vesicular

FAO Food and Agriculture Organization of the United Nations / Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura

FEB fiebre efímera bovina

Fig. figura(s)

g gramo(s)

GMES Global Monitoring for Environment and Security / Seguimiento Global de Medio Ambiente y Seguridad

ha hectárea(s) ✓✓ **HR** humedad relativa

HWSD Harmonized World Soil Database / Base de Datos Armonizada de los Suelos del Mundo

IC intervalo de confianza

ITS internal transcribed spacer / espaciador interno transcrito

kb kilobase(s)

kg kilogramo(s)

km kilómetro(s)

km² kilómetro(s) cuadrado(s)

L1 Larva de primer estadio

L2 Larva de segundo estadio

L3 Larva de tercer estadio

L4 Larva de cuarto estadio

LA lengua azul

m metro(s)

msnm metro(s) sobre el nivel del mar

MAGRAMA Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente

MAPA Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación

MARM Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural y Marino

máx. Máximo

MIB midgut infection barrier / barrera de la infección del intestino medio

mín. Mínimo

min. Minuto(s)

ml mililitro(s)

MLG Modelo(s) lineal(es) generalizado(s)

mm milímetro(s)

m/s metro(s) por segundo

Nº Número(s)

n tamaño de la muestra

nm nanómetro(s)

NCBI National Center for Biotechnology Information / Centro Nacional para la Información Biotecnológica

NDVI Normalized Difference Vegetation Index / Índice de Vegetación de Diferencia Normalizada

OIE World Organisation for Animal Health / Organización Mundial de Sanidad Animal

OMC Organización Mundial del Comercio

p *p*-valor

P.A.A.M. precipitación acumulada anual media

PEA peste equina africana

PFA Producción final agraria

PCR Polymerase Chain Reaction / Reacción en Cadena de la Polimerasa

R vena radial

R² coeficiente de determinación

r celda radial

RASVE Red de Alerta Sanitaria Veterinaria

RT-PCR Real Time Polymerase Chain Reaction / Reacción en Cadena de la Polimerasa en Tiempo Real

SIG Sistemas de Información Geográfica

sin. Sinónimo

s.l. *sensu lato* / en sentido amplio

sp. especie concreta cuyo epíteto específico es desconocido o carece de importancia

spp. todas las especies individuales dentro de un género

s.s. *sensu stricto* / en sentido estricto

SSRD summer seasonal recurrent dermatitis / dermatitis recurrente estacional del verano

T.M.A. temperatura media anual

UE Unión Europea

UNESCO United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization / Organización de las Naciones Unidas para la Educación, la Ciencia y la Cultura

USD United States dollar / Dólar estadounidense

UTM Universal Transverse Mercator / sistema de coordenadas universal transversal de Mercator

UV ultra violeta

V voltio(s)

VA virus Akabane

var. variedad

VEEH virus de la enfermedad epizoótica hemorrágica

VEV virus de la estomatitis vesicular

VFEB virus de la fiebre efímera bovina

VLA virus de la lengua azul

VORO virus de Oropouche

VPEA virus de la peste equina africana

VS virus Schmallenberg

W vatio(s)

WCS Wildlife Conservation Society / Sociedad para la Conservación de la Vida Salvaje

€ Euro(s)

µm micrómetro(s)

% tanto por ciento

° grado(s)

°C grado(s) Celsius

♀ hembra

♂ macho

~ aproximadamente

✓ presencia

X ausencia

