

Modelado del ciclo de vida de *Triatoma infestans* y su control vectorial

TESIS DOCTORAL

Sergio Agustín Ferrieres

Director: Dr. Carlos Alberto Condat

Facultad de Matemática, Astronomía, Física y Computación

Universidad Nacional de Córdoba



Esta obra está bajo una Licencia Creative Commons

[CC BY-NC-ND 4.0](https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/)

Modelado del ciclo de vida de *Triatoma infestans* y su control vectorial

por

Sergio Agustín Ferrieres

Presentado ante la Facultad de Matemática, Astronomía, Física y Computación como parte de los requisitos para la obtención del grado de Doctor en Física de la

UNIVERSIDAD NACIONAL DE CÓRDOBA

Septiembre, 2023

©FAMAF – UNC 2023

Director: Dr. Carlos A. Condat

Tribunal Especial:

Dra. Cecilia E. Gonzalez (FaMAF)

Dra. Silvia A. Menchón (FaMAF)

Dr. Juan P. Aparicio (INENCO – UNSa)

Indice

Resumen	1
Abstract	3
1 <i>Triatoma infestans</i> y el mal de Chagas	
1.1 Introducción	5
1.2 Ciclo de vida de <i>T. infestans</i>	6
1.2.1 Etapas	6
1.2.2 Ecología	8
1.3 El mal de Chagas	9
1.3.1 Ciclo de vida de <i>Trypanosoma cruzi</i>	9
1.3.2 Fases de la enfermedad	11
1.3.3 Tratamiento	12
1.4 Control vectorial	13
1.4.1 Prevención	13
1.4.2 Fumigación	14
1.4.3 Control vía depredación	14
1.4.4 Estudios sobre <i>Trypanosoma rangeli</i>	15
2 Modelos preliminares	
2.1 Modelo de Gorla (1992)	17
2.1.1 Modelo 1	17
2.1.2 Modelo 2	19
2.1.3 Observaciones	20
2.2 Modelo de Castañera <i>et al.</i> (2003)	21
2.2.1 Alimentación	21
2.2.2 Funciones	23
2.2.3 Modelo	24
2.2.4 Resultados	24
2.2.5 Observaciones	27
2.3 Modelo de Fabrizio <i>et al.</i> (2014)	27
2.3.1 Modelo	28
2.3.2 Resultados	30
2.3.3 Observaciones	32
2.4 Modelo de Spagnuolo <i>et al.</i> (2011)	33
2.4.1 Modelo	33

2.4.2	Resultados	35
2.4.3	Observaciones	37

3 Modelo poblacional de *Triatoma infestans* que habita en gallineros

3.1	Introducción	39
3.1.1	Tipo de modelo y poblaciones	39
3.1.2	Factores que influyen en la dinámica	40
3.1.3	Variables, funciones y parámetros	42
3.2	Dinámica poblacional de ninfas	42
3.2.1	Ingesta de sangre y tiempos de desarrollo	42
3.2.2	Tasas de mortalidad	50
3.3	Dinámica poblacional de vinchucas adultas	55
3.3.1	Composición de machos y hembras	55
3.3.2	Ingesta de sangre	57
3.3.3	Tasas de mortalidad	60
3.4	Dinámica poblacional de huevos	61
3.4.1	Fecundidad	62
3.4.2	Maduración	63
3.4.3	Fertilidad	64
3.5	Aspectos del entorno	66
3.5.1	Temperatura exterior e interior	66
3.5.2	Grupos de ingesta y mortalidad por predación	67
3.5.3	Cálculo de promedios	69
3.5.4	Tasa de mortalidad en adultos	71
3.6	Modelo poblacional	73
3.6.1	Resumen de funciones	73
3.6.2	Sistema de ecuaciones discretas	77
3.6.3	Estructura del modelo	78
3.7	Soluciones numéricas	79
3.7.1	Trabajo de Rabinovich (1972)	79
3.7.2	Trabajo de Gorla y Schofield (1985)	82
3.7.3	Trabajo de Bar <i>et al.</i> (1994)	88
3.8	Análisis poblacional	92
3.8.1	Poblacionales estables	92
3.8.2	Temperaturas límites	94
3.8.3	Ingesta mínima de sangre	96

4 Modelo poblacional de *Triatoma infestans* que habita en viviendas rurales

4.1	Ingesta de sangre de mamíferos	99
4.1.1	Tiempo de desarrollo en ninfas	99
4.1.2	Fecundidad en hembras	101
4.1.3	Fertilidad de los huevos	101
4.1.4	Tasa de mortalidad en vinchucas adultas	101
4.2	Aspectos del entorno	102

4.2.1	Temperatura interior de la vivienda	102
4.2.2	Cantidad máxima de picaduras diarias	104
4.3	Modelo y soluciones numéricas	104
4.3.1	Sistema de ecuaciones discretas	104
4.3.2	Trabajo de Schofield (1980)	105
4.3.3	Trabajo de Giojalas <i>et al.</i> (1990)	108
4.3.4	Trabajo de Gorla y Schofield (1985)	111
4.4	Análisis poblacional	115
4.4.1	Comparación entre los dos modelos	115
4.4.2	Temperaturas límites	116
4.4.3	Ingesta mínima de sangre	119
5	Control vectorial	
5.1	Migración de triatominos	121
5.1.1	Migración de vinchucas adultas	122
5.1.2	Migración en gallinero	122
5.1.3	Migración en vivienda rural	126
5.2	Control vectorial con fumigación	126
5.2.1	Modelado del efecto de la fumigación en triatominos	127
5.2.2	Resultados	130
5.2.3	Estrategias de control	132
5.3	Control vectorial con microencapsulados	135
5.3.1	Modelado del efecto de microcápsulas en triatominos	136
5.3.2	Resultados	138
5.3.3	Estrategias de control	140
5.4	Combinación de estrategias	147
5.4.1	Fumigación + microencapsulados	147
5.4.2	Control en gallineros	149
5.4.3	Control en viviendas rurales	151
	Conclusiones	153
	Referencias	157

Resumen

La especie *Triatoma infestans* (vinchuca) es la principal portadora en la Argentina del parásito *Trypanosoma cruzi*, responsable de la enfermedad de Chagas. La presente tesis doctoral trata sobre el modelado matemático del comportamiento vectorial de la especie *T. infestans* en regiones rurales de nuestro país.

En un primer abordaje en el desarrollo del modelo, se considera únicamente el ciclo de vida del insecto que habita dentro de un gallinero rural. Aquí se modelan aspectos que son fundamentales para comprender la dinámica poblacional de este vector, afectada principalmente por el clima y el acceso al alimento, empleándose para ello toda la información experimental disponible en la literatura.

Posteriormente se analiza la vida del insecto en una vivienda rural aledaña al gallinero, habitada por personas y animales domésticos. Se contemplan diferencias nutricionales en la alimentación proveniente de mamíferos y aves en los distintos aspectos del ciclo de vida de la vinchuca, y la influencia de la temperatura interior de la vivienda, entre otros factores determinantes del comportamiento de *T. infestans*.

Finalmente, se considera la migración de este insecto y se incorpora al modelo la descripción de medidas preventivas, tales como la fumigación y la aplicación de microencapsulados, a fin de predecir el impacto que estas medidas pueden tener sobre el control de la vinchuca para la contención de la endemia chagásica.

Abstract

The present dissertation deals with the mathematical modeling of the vectorial behavior of the species *Triatoma infestans* (also known as “vinchuca”) in rural regions of Argentina, where it is the usual carrier of *Trypanosoma cruzi*, the parasite responsible for Chagas disease.

In a first approach to the model development, only the life cycle of the insect living inside a rural chicken coop is considered. The effects of some elements essential to understand the population dynamics of this vector, such as the climate and the access to food, are examined. This is done by taking into account all the experimental information available in the literature.

Subsequently, the life of the insect in a rural house adjacent to the chicken coop and inhabited by people and dogs is analyzed. Nutritional differences in the feeding of mammals and birds are contemplated, as are the temperature inside the home and other factors that determine the behavior of *T. infestans*.

Finally, the migration of the insect is introduced, and some preventive measures, such as fumigation and the use of microencapsulated insecticides, are incorporated into the model in order to predict the impact that these actions may have on the control of this species for the containment of the Chagas endemic.

Capítulo 1

Triatoma infestans y el mal de Chagas

En este capítulo se describe, en primer lugar, el propósito de esta tesis doctoral de manera introductoria, a fin de comprender su objeto de estudio, las herramientas que intervienen y sus limitaciones. Luego, se analiza el ciclo de vida de la especie *Triatoma infestans*. Esta especie, a la que comúnmente se la conoce como “vinchuca” en Argentina, es de notable interés ya que es el triatomino de mayor abundancia en nuestro país, y es el principal vector portador de la enfermedad mal de Chagas [MINSAL, 2013]. Se trata de un insecto hematófago, que se alimenta a partir de sangre de mamíferos y aves, y que ha logrado desarrollarse ampliamente en el norte y centro norte de Argentina, con predominancia en zonas rurales y pueblos. Posteriormente se considera la enfermedad de Chagas, sus etapas y sintomatología, y qué condiciones se dan para que la vinchuca sea su principal vector portador. Por último, se analizan los mecanismos existentes de prevención de triatominos, junto con su eficacia.

1.1 Introducción

El objetivo principal de este trabajo consiste en realizar un modelo matemático de ecuaciones temporales discretas, las cuales permitan describir en términos poblacionales de qué manera prospera una colonia de vinchucas en una región rural de Argentina. Para ello se estudia primero en profundidad a este vector, siendo de gran importancia conocer en detalle sus aspectos biológicos y ecológicos, porque permiten dar mayor precisión a las ecuaciones que se quieren desarrollar. Es por ello que primero en este capítulo se analiza, de manera conceptual, el ciclo de vida del triatomino, junto con la enfermedad que este transmite y de qué manera –en la actualidad– se intenta paliar la endemia que el insecto propaga.

Una vez introducidos los conceptos básicos, antes de comenzar con el diseño del modelo, se estudian en el capítulo 2 algunos modelos ya existentes sobre esta temática, realizados en general por investigadores del campo de la biología, física, matemática y ecología. Aquí es de interés saber cuáles son los principales resultados de los modelos ya existentes y cuáles son los aspectos poco estudiados aún.

En el capítulo 3 se desarrolla un modelo poblacional de *T. infestans* que habita en un gallinero rural. El propósito de este primer modelo es el de describir de manera computacional el ciclo de vida de la vinchuca teniendo en cuenta los dos factores que más intervienen en su desarrollo: la temperatura y la alimentación. Para ello se desarrollan diversas funciones matemáticas (en función de estos factores) que describen las distintas etapas por las que atraviesan estos insectos, tales como tiempos de desarrollo, tasas de mortalidad, cantidad de huevos puestos, fertilidad, etc. Posteriormente se compara el modelo con algunos trabajos experimentales de campo y se obtiene un primer conjunto de conclusiones.

En el siguiente capítulo, se describe un nuevo modelo, similar al anterior, considerando ahora vinchucas que infestan una vivienda rural, en la cual viven personas y perros como animales domésticos. Aquí se contemplan las diferencias nutricionales que tiene la sangre de mamíferos respecto de la sangre de aves, y cómo esto influye en el desarrollo de los insectos. También se contempla el efecto que tiene sobre los insectos la temperatura interna de las viviendas rurales, construidas de materiales característicos de las regiones consideradas. Se analiza un segundo conjunto de conclusiones a partir de los resultados.

Finalmente, en el quinto y último capítulo, se incorporan en el modelo la migración de vinchucas adultas. Posteriormente, se modelan algunas medidas preventivas ya existentes (generadas para frenar el avance de la epidemia), a fin de estudiar el impacto que tienen estas medidas y cuál debería ser el modo indicado de aplicarlas para optimizar su finalidad. Se detalla, por último, un nuevo conjunto de conclusiones.

1.2 Ciclo de vida de *T. infestans*

1.2.1 Etapas

Se pueden caracterizar tres etapas bien definidas dentro del ciclo de vida de la vinchuca: huevos, ninfas y adultas. Los huevos inicialmente presentan un color blanco perlado, y a medida que maduran este color se torna rosado. Suelen medir entre 2 y 3 mm de longitud. Su tiempo de maduración depende de la temperatura, siendo de entre 14 y 27 días bajo temperaturas favorables de 25-30°C [Juarez, 1970]. Una vez maduros los huevos, eclosionan y emergen las ninfas del primer estadio (ver **Fig. 1.1**).



FIGURA 1.1: Etapas del ciclo de vida de *T. infestans*. [MSAL, 2010].

Las ninfas atraviesan cinco estadios (del I al V), cada uno de los cuales se completa con una muda de exuvia. Estos estadios poseen características físicas similares entre sí, con la diferencia de un aumento de tamaño a medida que la ninfa crece (ver **Fig. 1.1**). Para que cada estadio se pueda desarrollar y completar es necesario que la ninfa se alimente al menos una vez en dicho estadio [P-S, 1973] y, a su vez, que la temperatura sea favorable (entre los 20 y 35°C), ya que a temperaturas menores su desarrollo comienza a ralentizarse abruptamente hasta que se detiene por completo entre los 10 y 15°C ([Hack, 1955] y [Schofield, 1982]). Los tiempos de desarrollo de las ninfas varían según su estadio. Por ejemplo, en ninfas I este tiempo usualmente es de entre 11 y 30 días, mientras que en ninfas V es de entre 30 y 60 días bajo condiciones favorables ([Juarez, 1970], [Rabinovich, 1972] y [Schofield, 1982]). En total, desde que emerge una ninfa del primer estadio hasta que la misma alcanza la adultez transcurren entre 90 y 180 días, en condiciones favorables.

Por último, las ninfas del quinto estadio que completan su desarrollo ingresan a la adultez luego de su última muda. Las vinchucas adultas, a diferencia de las ninfas, se caracterizan principalmente por la presencia de alas y el desarrollo de los gametos sexuales. Recién en esta etapa es posible diferenciar bajo simple observación entre especímenes machos y hembras. Ambos sexos poseen un tamaño similar, de unos 25 mm de longitud. Los machos viven –en promedio– entre 150 y 300 días, mientras que las hembras viven entre 100 y 200 días ([Rabinovich, 1972] y [Schofield, 1982]). Las hembras suelen poner entre 200 y 1000 huevos a lo largo de su vida, lo cual está directamente relacionado con su acceso a la ingesta de sangre y con la temperatura ([Hack, 1955], [Rabinovich, 1972], [P-S, 1975], [Schofield, 1982] y [Gorla, 1985]).

En un estudio realizado por Rabinovich [Rabinovich, 1972] sobre poblaciones de *T. infestans* a temperatura constante (26°C) y alimentación semanal ilimitada, se obtuvo (mediante un modelo) que bajo estas condiciones ideales la población se estabiliza a largo plazo con una composición dada por un 38,66% de huevos, 58,56% de ninfas y 2,79% de adultos. Bajo condiciones naturales en hábitats rurales y silvestres, estos valores son distintos y no son constantes, sino que fluctúan con el tiempo por la dependencia climática que el insecto presenta y por las variables características del entorno (presencia de depredadores, acceso a la alimentación, etc.) [Gorla, 1985].

Si las ninfas no consiguen alimentarse pueden sobrevivir por varias semanas (hasta 25 en ninfas IV), pero no realizan la muda hacia el siguiente estadio [PS, 1973]. Los ejemplares adultos que no se alimentan al menos una vez pueden llegar a vivir hasta 8 semanas solamente, valor significativamente menor que para las ninfas. En general los triatominos presentan un hábito nocturno, el cual les permite una mayor probabilidad de éxito para alimentarse a partir de mamíferos y aves, ya que es cuando estos animales duermen.

1.2.2 Ecología

T. infestans es una especie principalmente domiciliaria. Habita en viviendas de construcción precaria, en especial aquellas con malas condiciones sanitarias. También es usual encontrar triatominos en peridomicilios, tanto en refugios de animales de granja como en depósitos [Canals, 1985]. En menor medida se observa esta especie en condiciones silvestres, preferentemente en nidos, madrigueras y árboles, especialmente si estos se encuentran en la cercanía de zonas urbanas.

En pueblos y regiones rurales del norte de Argentina es común que las viviendas se construyan con materiales que están disponibles en la región y responden a las técnicas de construcción tradicional y aspectos de la cultura propia. Los materiales usualmente empleados para la construcción son tierra, madera, chapa, paja, ladrillos y cemento. En la **Fig. 1.2** se muestran dos tipos de viviendas tradicionales de estas regiones. Los sitios preferidos por las vinchucas suelen ser grietas, rajaduras, debajo de camas, colchones, detrás de cuadros y adornos de pared, cajones, pilas de ladrillos, hornos de barro, nidos de gallinas, techos, etc. Es por ello que las condiciones sanitarias cumplen un rol importante en la proliferación del insecto porque, cuando no hay buenos hábitos de higiene y limpieza, este puede instalarse en sitios preferidos por largos periodos de tiempo y asegurar descendencia en esos sitios ([Cecere, 1999], [CONICET, 2015]).

El traslado de las vinchucas entre viviendas y peridomicilios se produce de dos maneras. O bien a través del vuelo de los ejemplares adultos, el cual ocurre generalmente en condiciones de inanición, o bien, en menor medida, a través del traslado de objetos (ropa, cajas, monturas, etc.) que poseen huevos –o incluso los mismos insectos– y el ingreso de animales domésticos a estos sitios.

En Argentina esta especie se puede encontrar en todo el norte y centro-norte del país, exceptuando algunas regiones muy húmedas de Misiones [Canale, 1985]. También se extiende su presencia hacia el centro-sur del país, llegando inclusive a la provincia de Chubut. No se observa en el resto del sur de Argentina por las bajas temperaturas de esta región, que imposibilitan el desarrollo del insecto.

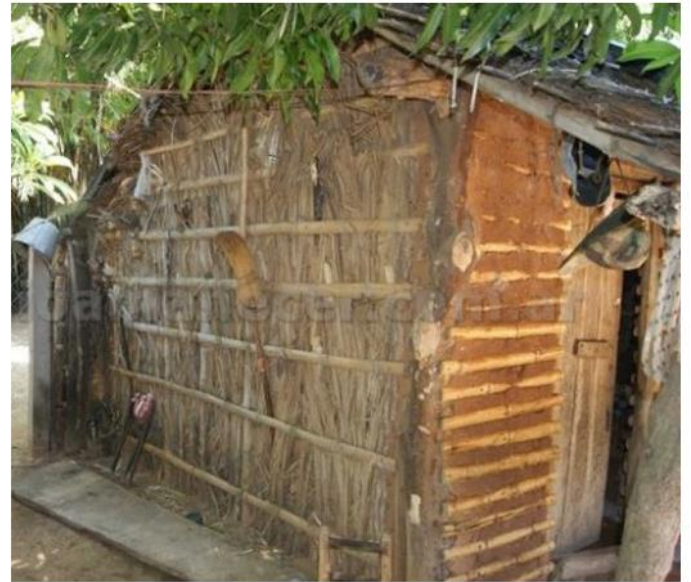


FIGURA 1.2: Viviendas tradicionales de pueblos y regiones rurales de diversas partes del norte argentino.

1.3 El mal de Chagas

La enfermedad de Chagas fue descubierta en 1909 por Carlos R. J. das Chagas en Brasil. A partir de investigaciones de campo identificó al parásito que produce la enfermedad, el *Trypanosoma cruzi*, perteneciente al reino protista [CONICET, 2015]. La enfermedad que este organismo produce se ha convertido en una endemia en más de 20 países del continente de América, desde el norte de la Patagonia argentina hasta el sur de Estados Unidos. No solo es transmitida por *T. infestans*, sino por un amplio conjunto de especies de triatomos, pertenecientes a la familia de los redúvidos, tales como *Triatoma*, *Rhodnius* y *Panstrongylus*.

1.3.1 Ciclo de vida de *Trypanosoma cruzi*

El *Trypanosoma cruzi* es un parásito protozoario flagelado. Puede vivir en el intestino de algunos insectos hematófagos y también en la sangre y órganos de varios vertebrados, particularmente en mamíferos. Ha evolucionado de forma tal que presenta tres estados morfológicos característicos de acuerdo al medio en el que se encuentre. Cuando ingresa al torrente sanguíneo de un vertebrado, este parásito se transforma a su forma *tripomastigote*, que posee un flagelo que le permite desplazarse. La **Fig. 1.3a** muestra esta forma parasitoide rodeada de glóbulos rojos. Una vez adentrado en el torrente, el flagelado penetra una célula nerviosa o muscular y allí cambia a su forma *amastigote* (ver **Fig. 1.3b**), la cual es ovalada, sin flagelo y de menor tamaño que su forma anterior. El amastigote se alimenta del interior de la célula y comienza a reproducirse por fisión binaria hasta colonizar la célula por completo. Cuando esto sucede, la membrana celular se rompe y los amastigotes producidos son liberados al torrente sanguíneo, en donde nuevamente cambian a su forma tripomastigote. De esta manera, se produce un incremento acelerado del número de parásitos en la sangre del animal o persona infectada, hasta que hay una respuesta inmune

en base a antígenos por parte del hospedero, los cuales comienzan a eliminar a los parásitos [Montiel, 2002]. Esta disminución de los tripomastigotes continúa hasta que se alcanza un equilibrio en el organismo, siendo la concentración de parásitos en sangre muy baja. Por otra parte, cuando un insecto hematófago de la familia de los reduvidos, por ejemplo *T. infestans*, se alimenta de la sangre de un mamífero infectado, el parásito ingresa al tracto digestivo del vector y muta a su forma *epimastigote* (ver Fig. 1.3b). Esta forma se reproduce extracelularmente en el intestino medio y luego, cuando llega al recto del insecto, vuelve a transformarse en su forma tripomastigote, la cual es secretada junto con las heces del mismo. Si las heces entran en contacto con el orificio de la picadura en el mamífero, los tripomastigotes pueden ingresar a la sangre del animal y retomar el ciclo. La Fig. 1.4 muestra la evolución del ciclo completo del *T. cruzi*.

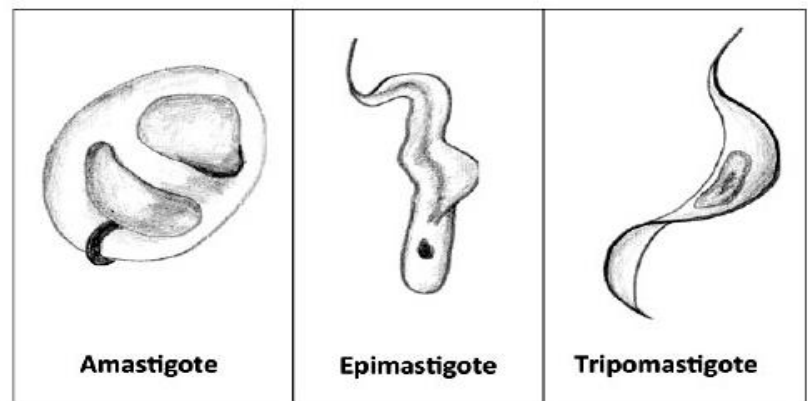


FIGURA 1.3: Izq: Imagen por MEB de un tripomastigote rodeado de glóbulos rojos. [Figueiredo - IOC]
Der: Formas que puede tomar *T. cruzi* según su entorno. [Toso, 2011]

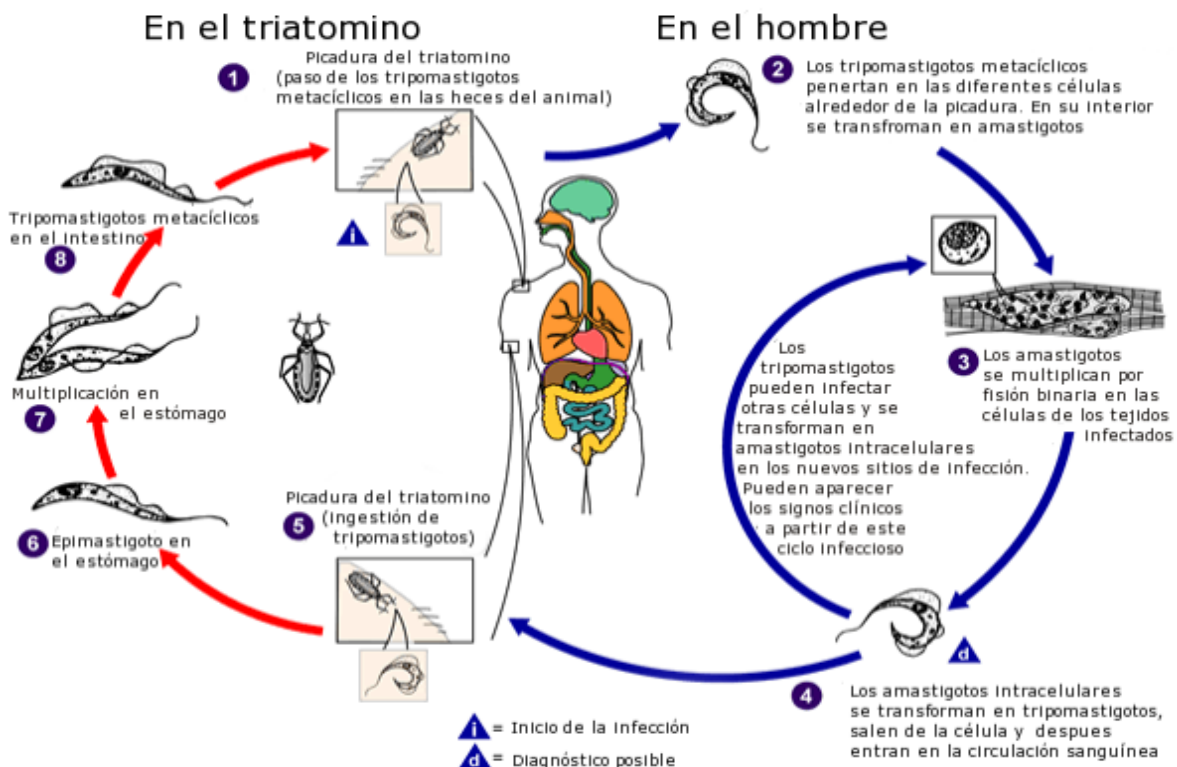


FIGURA 1.4: Ciclo de vida de *Trypanosoma cruzi*. [CDC - Wikipedia]

1.3.2 Fases de la enfermedad

La infección comienza cuando un triatomino infectado pica a un mamífero para alimentarse (**Fig. 1.5**). Mientras lo hace, el insecto defeca a su alrededor ocasionando que, si posteriormente el mamífero se rasca, las heces con parásitos cubran la herida de la picadura. Cuando el parásito ingresa al torrente sanguíneo del mamífero, en su forma de tripomastigote, inicia su ciclo de reproducción a medida que invade células del hospedero, como se explicó anteriormente. Un gran número de fisiones de la forma amastigote ocurren



FIGURA 1.5: Triatomino picando a una persona para alimentarse.

dentro de una célula invadida, lo que da lugar a un rápido aumento de parásitos dentro del hospedero en los días siguientes a la picadura. Esta fase, caracterizada por un alto nivel parasitario, se llama *fase aguda* de la enfermedad. Una persona afectada puede experimentar un *chagoma* en el lugar de la picadura, el cual es un nódulo cutáneo característico (**Fig. 1.6**), pero no siempre se manifiesta. Si la zona infectada es cercana a uno de los ojos de la persona, el chagoma suele venir acompañado de conjuntivitis y/o linfadenitis preauricular, síntomas conocidos como *signo de Romaña* [Carlomagno, 1989]. Esta fase tiene una duración de entre tres y ocho semanas, y suele presentar una sintomatología leve, aunque en algunos casos se puede observar fiebre, palidez, dolores musculares, dificultad para respirar y dolor abdominal [WHO, 2015]. En un número reducido de personas en fase aguda (< 3%), y especialmente en niños menores a los 3 años, se puede desarrollar miocarditis o meningoencefalitis, ambas letales [WHO, 2002]. La fase aguda cesa cuando el sistema inmune del mamífero logra contrarrestar la infección.



FIGURA 1.6: Chagoma en la mano de una persona picada por una vinchuca infectada.

Posteriormente a la fase aguda, el nivel parasitario en sangre no es nulo, sino que ha disminuido a niveles muy bajos, a veces no detectables por un ensayo serológico. Aquí el hospedero entra en la *fase indeterminada*, la cual es asintomática y se caracteriza por tener una duración larga, de varios años en el caso de personas, las cuales pueden permanecer en esta fase indefinidamente o comenzar a experimentar síntomas graves que son característicos de la última fase de la enfermedad, la *fase crónica*. Esta ocurre cuando los pocos parásitos circulantes en el torrente sanguíneo del hospedero comienzan a penetrar en las células del corazón o de algún órgano vital como el intestino grueso. Las afecciones más recurrentes en esta fase son la inflamación del miocardio (dando lugar a una alta probabilidad de paro cardíaco) e inflamación severa del sistema digestivo, como megacolon o megaesófago. En menor medida se observan alteraciones del sistema nervioso periférico, produciendo desórdenes neurológicos como la demencia.

Es común que cuando se habla de la enfermedad de Chagas se haga referencia a una persona que se encuentra en la fase crónica, y que cuando esta se encuentra en la fase aguda o en la fase indeterminada se diga que se encuentra infectada por *T. cruzi*. La infección por *T. cruzi* no solamente se da a partir de la picadura de una vinchuca infectada (vía vectorial). Otras formas de transmitir el parásito son: mujeres embarazadas infectadas en las que el parásito pasa al bebé (vía congénita o vertical), transfusiones de sangre infectada (vía transfusional), transplantes de órganos provenientes de donantes infectados y consumo de alimentos que estén contaminados con el parásito (vía oral). En un porcentaje menor, el contagio es mediado por los accidentes de trabajo en personas que se desempeñan en ámbitos científicos o de la salud y manipulan vinchucas infectadas o vacunas de *T. cruzi*. Estos accidentes suelen ocurrir principalmente por descuidos en los procedimientos de manipulación. El Chagas no se transmite por medio de la leche materna, ni por compartir mate o bebidas, ni tampoco a través de relaciones sexuales.

1.3.3 Tratamiento

A la fecha existen únicamente dos medicamentos para tratar el mal de Chagas. Uno de ellos es nifurtimox, desarrollado en 1960 por Bayer, y el otro es benznidazol, desarrollado en 1974 por Roche. Estos medicamentos son efectivos si se aplican durante la fase aguda de la enfermedad, ya que actúan a través del torrente sanguíneo. Si se aplica en esta fase, hay una probabilidad de entre 70 y 95% de que la persona infectada no desarrolle la fase crónica en el futuro [CONICET, 2015]. Si la persona a tratarse se encuentra en la fase indeterminada el tratamiento puede ser efectivo, pero todavía no hay información suficiente sobre esto. Se trata de medicamentos que poseen una producción limitada y no se ha motivado su posterior desarrollo tecnológico (inicialmente fueron desarrollados a partir de investigaciones en veterinaria). El efecto de estos fármacos en la fase crónica no es eficiente, y aquí se trata a la persona enferma según su sintomatología con distintos tratamientos.

Tanto nifurtimox como benznidazol tienen sus efectos adversos, que incluyen problemas dermatológicos, digestivos, neurotóxicos, etc. Por ello es muy importante que un médico evalúe los riesgos del tratamiento de acuerdo a la edad y salud física del paciente infectado. Las mujeres embarazadas no pueden realizar el tratamiento [CONICET, 2015]. En el caso de transmisión congénita es muy importante realizar un tratamiento temprano del bebé recién

nacido para que no desarrolle síntomas en el futuro, así como también es importante que la persona gestante infectada realice controles clínicos durante el embarazo.

1.4 Control vectorial

1.4.1 Prevención

Para la prevención del Mal de Chagas se debe realizar un abordaje integral, que contemple a la población en sus acciones cotidianas y el cumplimiento de medidas por parte del Estado. Cuestiones importantes son: 1) el control de la proliferación de vinchucas y de los sitios que habitan; por ejemplo, la eliminación de insectos mediante el empleo de insecticidas con fumigado es relevante [Gurevitz, 2013]. 2) La realización de controles a mujeres embarazadas y en bancos de sangre. 3) La detección de personas infectadas en fase aguda para su tratamiento a tiempo [MINSAL, 2013].

En el año 2007 se aprobó en Argentina la ley 26.281. Esta ley tiene como objetivo fundamental declarar de interés nacional y prioritario la prevención y el control de la enfermedad de Chagas hasta su definitiva erradicación en todo el territorio nacional. Algunos aspectos a resaltar de esta ley son los siguientes:

- Que toda mujer embarazada realice pruebas diagnósticas en centros de salud para notificar si presenta la enfermedad. También son obligatorios los exámenes en niños recién nacidos y en hijos de hasta catorce años de edad de madres infectadas.
- Son obligatorios los controles serológicos en donantes y receptores de órganos, tejidos y sangre.
- Los exámenes preventivos y el tratamiento de la enfermedad son gratuitos en todos los establecimientos sanitarios públicos. También se exige a las obras sociales de medicina prepaga incluir la total cobertura de lo dicho anteriormente.
- Se prohíbe realizar pruebas serológicas para determinar la infección chagásica a los aspirantes de cualquier tipo de empleo o actividad, con el fin de evaluar su admisión.

Los animales domésticos cumplen un rol muy importante en la propagación de la enfermedad. Por una parte, se infectan con mayor facilidad que las personas ya que tienen un contacto más frecuente con los vectores, pudiendo infectarse no solo a través de picaduras sino también de la ingestión del vector. Por otra parte, pueden portar la enfermedad por años. Esto da lugar a que sean reservorios ideales para el parásito, pues, cuando una vinchuca no infectada se alimenta de la sangre de un animal infectado, muy probablemente se contagia. Se estima que más del 40% de este grupo de animales en zonas endémicas son portadores del parásito ([Gürtler, 2007], [Gürtler, 2014]). Es por este motivo que los hábitos de los animales domésticos deben ser contemplados en la metodología empleada para la prevención vectorial, a fin de realizar un abordaje completo que permita minimizar los riesgos de contagio en un hogar.

1.4.2 Fumigación

Una de las herramientas más importantes para el control vectorial es la fumigación de los sitios infestados por triatominos. Para ello se deben tener en cuenta dos aspectos importantes: el tipo de insecticida empleado y la frecuencia con la que este se aplica.

Dentro de los insecticidas que suelen aplicarse se encuentran los piretroides, en particular la deltametrina y la cipermetrina. Se trata de insecticidas seguros para mamíferos pero tóxicos para peces y animales acuáticos, por lo que su empleo debe ser cauto en zonas de agua. Se ha observado que la deltametrina no reduce de manera completa la presencia de *T. infestans* ([Picollo, 2005], [Gurevitz, 2012], [Bustamante, 2016]) y es común que haya reinfestación de estos insectos con el paso de los meses o años. Esto se debe, en parte, a la resistencia que esta especie está adquiriendo con el paso del tiempo a esta clase de insecticidas. Aquí la frecuencia de aplicación del veneno toma relevancia, ya que si solo se piensa en una aplicación es de esperar que el insecto vuelva a poblar su hábitat inicial. Con aplicaciones anuales se logra un control eficiente en colonias con poca resistencia al veneno, y para ello es importante la concientización social sobre este factor en las zonas de riesgo.

Otro tipo de insecticida del cual se viene estudiando su efectividad en los últimos años es el microencapsulado, particularmente de organofosforados [Gorla, 2015]. La microencapsulación es un proceso mediante el cual una sustancia activa es introducida en una matriz, con el objetivo de controlar la liberación de dicha sustancia. Cuando se evapora el agua que recubre las microcápsulas, se inicia un proceso de liberación de la materia activa. La cápsula se comporta como una membrana semipermeable, que permite la salida de la sustancia activa de forma conocida y controlada. La velocidad de liberación está condicionada por la humedad, la temperatura y la luz. De acuerdo con lo observado por Gorla [Gorla, 2015], este tipo de insecticida es capaz de reducir el nivel de infestación en áreas en las que inicialmente su valor es del 40%, a un 2% y con una prolongada duración de casi tres años.

1.4.3 Control vía depredación

En intentos de reducir las poblaciones de *T. infestans* a fin de detener la endemia chagásica, se ha estudiado la posibilidad de insertar especies de insectos depredadoras de huevos de triatominos. En [Gorla, 2020] se retomaron trabajos de campo sobre la especie depredadora más común, *Telenomus fariai*, la cual es un tipo de avispa parasitoide (ver **Fig. 1.7**) que coloca sus larvas en los huevos de los triatominos. Estas larvas se desarrollan en aproximadamente 30 días, hasta que eclosionan del huevo hospedero. Luego, la avispa adulta vive unos 40 días en promedio.

En principio, dado el corto ciclo de vida de esta especie se podría esperar una buena eficacia para combatir a los triatominos. No obstante, Gorla observó que su inserción no produce resultados de control vectorial, ya que una reducción de huevos de *T. infestans* da lugar a una población inicial menor de ninfas del primer estadio. Esto implica que la competencia por el acceso a la alimentación se ve reducida, puesto que el mamífero (o ave) es picado con menor frecuencia y las tomas de sangre son efectivas. Por lo tanto, la población futura de triatominos adultos termina siendo la misma al largo plazo, estando presente o no

la avispa parasitoide.



FIGURA 1.7: Ejemplares de *Telenomus fariai* eclosionando de huevos hospederos.

1.4.4 Estudios sobre *Trypanosoma rangeli*

T. rangeli es un parásito flagelado que posee un ciclo de vida similar al de *T. cruzi*. A diferencia de este último, el parásito puede transmitirse también a través de la saliva de la vinchuca (además de por sus heces). Cuando el parásito ingresa al torrente sanguíneo de un mamífero hay un incremento elevado de anticuerpos en el hospedero, el cual frena el avance de este parásito. En contraste con *T. cruzi*, en este caso existe un estadio de fase aguda pero moderada por parte del mamífero, que no desarrolla posteriormente una enfermedad crónica.

Distintos autores han estudiado el impacto que tiene la generación de anticuerpos en ratones y perros a partir de *T. rangeli*, frente a una infección posterior con *T. cruzi* ([Guhl, 1985], [Zuñiga, 1997], [Basso, 2007], [Basso, 2011]). Se observa que la presencia de anticuerpos no permite que *T. cruzi* se desarrolle en el torrente sanguíneo, al punto que puede impedir que el animal se enferme. Estos resultados son de interés para el desarrollo de una vacuna preventiva en animales rurales ([Zuñiga, 1997], [Basso, 2007]), ya que podría disminuir la propagación del parásito con el paso del tiempo, teniendo un impacto positivo en las personas que habitan zonas afectadas. De acuerdo con un modelo planteado por quien escribe ([Ferrieres, 2016]), aplicando una dosis anual de una vacuna preventiva en animales rurales, aun suponiendo una alta efectividad de la misma y un alto porcentaje de

animales vacunados (>80%), la disminución al largo plazo del número de personas en etapa aguda resultaría escasa. Si en cambio la vacuna presentase un grado de letalidad sobre las vinchucas (es decir, si luego de alimentarse de animales vacunados experimentasen algún efecto letal) el impacto sería considerablemente más importante, al punto que, de acuerdo con el modelo, en dos décadas se podrían erradicar los contagios sobre personas y disminuir la población de vinchucas a valores muy reducidos.

Capítulo 2

Modelos preliminares

En este capítulo se estudian algunos modelos epidemiológicos desarrollados en las últimas décadas por diversos autores pertenecientes a los campos de la biología, ecología, física y matemática. El objetivo en general es el de conocer cuáles son los aportes principales realizados por los modelos existentes, y también establecer aspectos que no han sido profundizados y pueden ser de utilidad en el desarrollo del modelo de la presente tesis.

Inicialmente se desarrollan modelos enfocados únicamente en la dinámica poblacional de las vinchucas (secciones 2.1 y 2.2). Luego se analizan modelos que contemplan la enfermedad de Chagas y su transmisión vectorial (secciones 2.3 y 2.4).

2.1 Modelo de Gorla (1992)

Este trabajo del Dr. Gorla [Gorla, 1992] está enfocado en determinar numéricamente la influencia que tienen la densidad poblacional de una colonia de *T. infestans* y la temperatura, sobre el tamaño de dicha colonia. Para ello emplea datos experimentales de un trabajo previo, en el cual durante tres años estudió el desarrollo de colonias de *T. infestans* en gallineros [Gorla, 1985]. A su vez, trabaja con dos modelos distintos de crecimiento poblacional, el **modelo 1** basado en curvas de reproducción de Moran, y el **modelo 2** basado en una regresión lineal múltiple en función de la temperatura y densidad de la colonia.

2.1.1 Modelo 1

El modelo de curva de reproducción de Moran consiste en un gráfico logarítmico de la densidad población al tiempo t vs el logaritmo de la densidad poblacional al tiempo $t + 1$. De acuerdo con Rogers [Rogers, 1979], si hay desviaciones no lineales en esta representación, se deben a fenómenos que no dependen de la densidad poblacional. Particularmente en este caso, se deben a la influencia del clima sobre el ciclo de vida de los triatomos. En la **Fig. 2.1** se muestran los valores experimentales de densidad poblacional

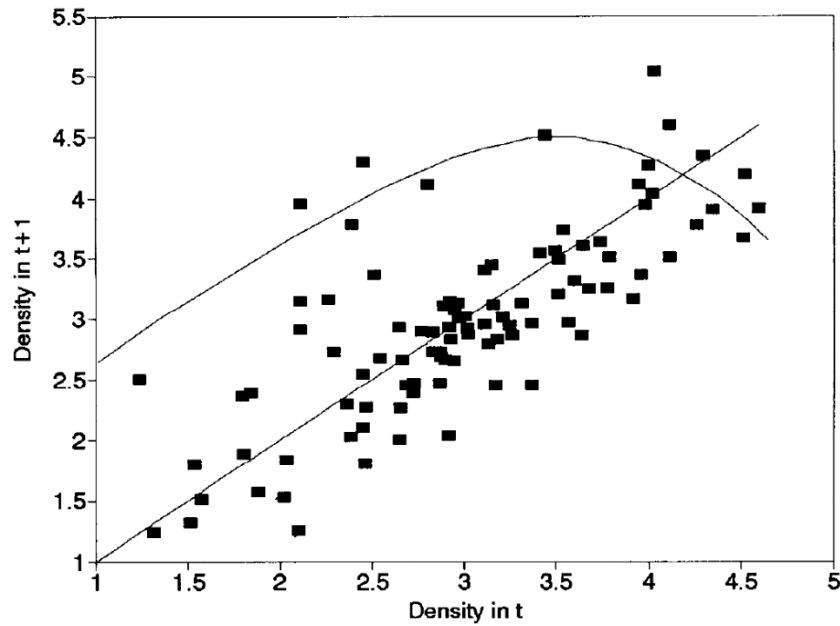


FIGURA 2.1: Valores de densidad poblacional (expresados en logaritmos) para tiempo t vs los valores para tiempo $t + 1$, y curva de Moran propuesta. La intersección de la curva con la recta de pendiente 1 marca el valor de equilibrio para la curva de Moran.

(en logaritmos). También se incluye en esta figura una curva de reproducción (curva de Moran) basada en un modelo sencillo dado por la siguiente ecuación:

$$N_{t+1} = F + N_t \times f(N_t) \quad (\text{Ec. 2.1})$$

En esta ecuación, N_t es el valor de densidad poblacional de triatominos al tiempo t , expresado en logaritmos. La constante F es el valor máximo de la tasa de incremento por individuo y por unidad de tiempo, también expresado en logaritmos. La función f describe la tasa de supervivencia cuando hay dependencia con la densidad poblacional, que, para este modelo, se trabaja con la función f dada por Bellows [Bellows, 1981]:

$$f(N_t) = \frac{1}{1 + \exp(a \times N_t - b)} \quad (\text{Ec. 2.2})$$

siendo a y b constantes de ajuste. Los valores determinados en el modelo para los parámetros son: $F = 1,659$; $a = 1,492$; $b = 6,671$. El valor estacionario de la Ec. 2.1 se alcanza cuando la curva dada por dicha ecuación interseca la recta de pendiente 1 (es decir, cuando $N_t = N_{t+1}$). La Ec. 2.1 solo tiene en cuenta un crecimiento poblacional que depende del tamaño de la población, pero no contempla aspectos independientes de la densidad poblacional, tales como la temperatura. Para incorporar su dependencia se introduce un término en la Ec. 2.1:

$$N_{t+1} = F + N_t \times f(N_t) - DIM_t \quad (\text{Ec. 2.3})$$

Este término, DIM_t (Density Independent Mortality), representa la mortalidad debida a la temperatura (en logaritmos). De acuerdo al ajuste propuesto, esta función toma una forma

cuadrática:

$$DIM_t = 1,527 + 0,0646 \times temp_{t-1} - 0,0062 \times (temp_{t-1})^2 \quad (\text{Ec. 2.4})$$

siendo $temp_t$ la temperatura media mínima (en °C) al tiempo t . En la **Fig. 2.2** se muestran los valores experimentales de densidad poblacional (en logaritmo) en función del tiempo junto con los valores del modelo.

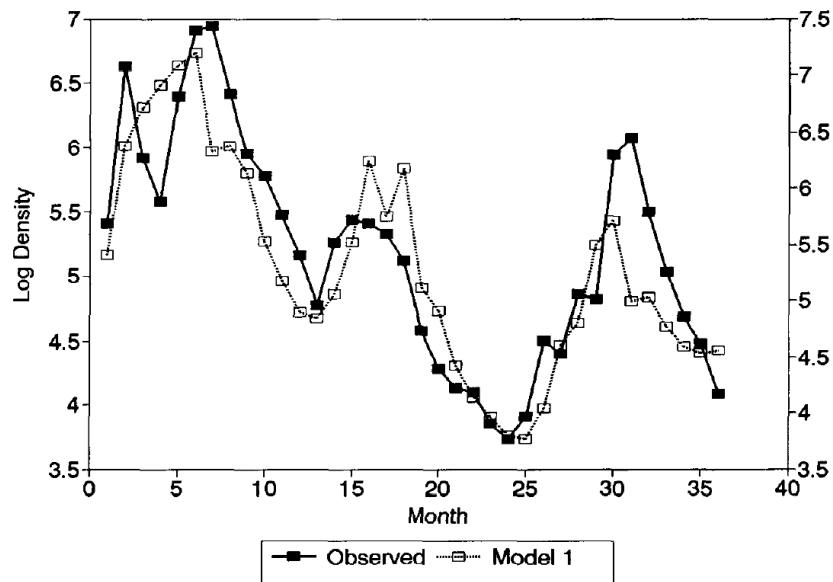


FIGURA 2.2: Valores experimentales de densidad poblacional (expresados en logaritmos) en función del tiempo (en meses) y valores de densidad del modelo 1 (cuadrados blancos) propuesto en [Gorla, 1992].

2.1.2 Modelo 2

El segundo modelo trabaja con una regresión lineal múltiple sobre la tasa de crecimiento poblacional, la cual está expresada según $r = N_{t+1} - N_t$. El objetivo es determinar la dependencia de esta tasa con la temperatura promedio mínima por mes y con la densidad poblacional. La **Fig. 2.3** muestra valores experimentales para r . También se incluye en esta figura las curvas de ajuste para valores de r constante. La función de ajuste obtenida para r está dada por:

$$r = 0,22 + 0,103 \times temp_t - 0,175 \times dens_t \quad (\text{Ec. 2.5})$$

A partir de la **Fig. 2.3** se observa que para una temperatura inferior a los 13°C la tasa de crecimiento es negativa ($r < 0$). Lo mismo ocurre para valores grandes del logaritmo de la densidad poblacional (mayores que 2,45). Por fuera de este dominio de valores, la tasa de crecimiento es positiva, siendo mayor para valores elevados de temperatura y valores bajos de densidad poblacional.

Con la Ec. 2.5 se calculan posteriormente los valores de densidad poblacional para cada

intervalo temporal (N_t). En la **Fig. 2.4** se grafican los mismos valores experimentales de densidad poblacional (en logaritmos) que en la **Fig. 2.2**, junto con los valores obtenidos por este segundo modelo.

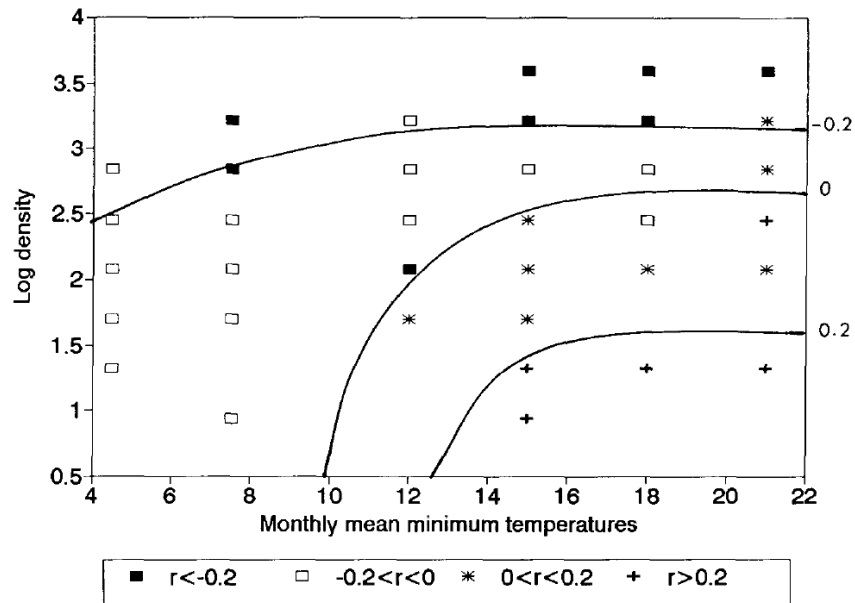


FIGURA 2.3: Valores experimentales de la tasa de crecimiento poblacional (r) en función de la temperatura promedio mínima mensual y de la densidad poblacional (expresada en logaritmos). Las curvas corresponden a valores constantes de r obtenidos por este modelo.

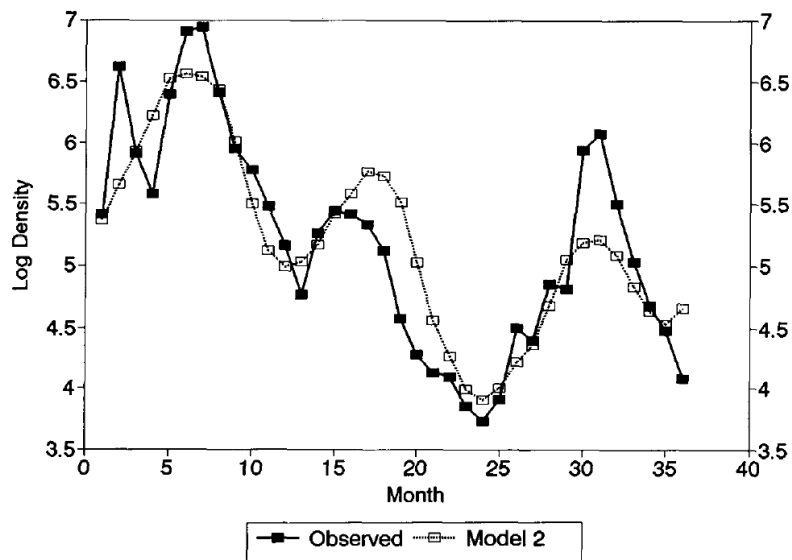


FIGURA 2.4: Valores experimentales de densidad poblacional (expresados en logaritmos) en función del tiempo (en meses) y valores de densidad del modelo 2 (cuadrados blancos) propuesto en [Gorla, 1992].

2.1.3 Observaciones

En el tercer capítulo se emplearán los datos obtenidos por Gorla durante su experimento

de tres años. Estos valores, al tratarse de triatominos que crecen en un hábitat expuesto a condiciones naturales (rurales), permiten contrastar los resultados de un modelo poblacional para *T. infestans* que se desarrolla en gallineros, teniendo en cuenta aspectos climáticos como también el tamaño de la población. Los modelos planteados por Gorla en su trabajo [Gorla, 1992] tienen en cuenta estos dos factores, que son los más importantes para el desarrollo y crecimiento de una colonia de estos insectos. Para que un modelo sea robusto estos factores no pueden ser dejados de lado, por lo que se considerarán en el diseño de los modelos propuestos para esta tesis.

Los modelos 1 y 2 trabajados por Gorla son modelos sencillos que permiten reproducir de manera simple y aproximada el tamaño de una colonia en función del tiempo. No obstante, y como consecuencia de su simpleza, son modelos de limitado uso, ya que solo son útiles para un conjunto de valores propios de un experimento en particular. Carecen de versatilidad porque todas las funciones deben ser redefinidas para nuevos experimentos. Por ello, para los modelos que se desarrollarán en la presente tesis, se considerará un mayor nivel de detalle en su estructura y, a su vez, que estos modelos sean capaces de ser versátiles para múltiples situaciones, donde solo sea necesario cambiar unos pocos parámetros –propios del entorno de cada experimento–, para ir de una situación a otra.

2.2 Modelo de Castañera *et al.* (2003)

Este modelo [Castañera, 2003] reproduce la dinámica poblacional de una colonia de *T. infestans* que habita en una vivienda rural, en la que hay presencia de personas, gallinas y perros, bajo condiciones climáticas naturales. Se trata de un modelo estocástico, con dependencia temporal, en el que las principales variables son la temperatura y la alimentación de los insectos. Consta de 13 compartimentos: huevos, 5 estadios ninfales no alimentados, 5 estadios ninfales alimentados, adultos no alimentados y adultos alimentados.

Inicialmente –en el desarrollo del modelo– se establece como está regulada la alimentación y su capacidad limitante. Luego se diseñan las funciones que intervienen en el ciclo de vida de los triatominos. Y por último se detallan los resultados obtenidos.

2.2.1 Alimentación

Dado que los hospederos pueden ser personas, gallinas y perros, se establece primero una relación de equivalencia entre ellos en términos de frecuencia alimentaria. Es decir, se busca expresar una única cantidad de hospederos, y que contemple a su vez a las tres especies. Para ello se establece la frecuencia con que los triatominos pican a cada una de estas especies. La relación entre hospederos es la siguiente:

$$N_{eh} = H + \pi_D D + \pi_C C \quad (\text{Ec. 2.6})$$

donde N_{eh} representa la “población hospedera efectiva”, H es el número de personas, D el

número de perros y C el número de gallinas. Los parámetros π_D y π_C corresponden a la equivalencia con personas de perros y gallinas, respectivamente, en términos de frecuencia de picaduras. Así, por ejemplo, si $\pi_D = 2$, por cada picadura que recibe una persona en promedio, un perro recibe dos. En el modelo se toma $\pi_D = 2$ y $\pi_C = 4$.

Respecto a la alimentación de los insectos, se consideran dos categorías para ellos, los alimentados y los no alimentados. La posibilidad de alimentarse de una vinchuca está regulada por la densidad poblacional de la colonia, a mayor cantidad de triatominos menor posibilidad de alimentarse tiene. Para modelar esto, se emplea la "irritabilidad efectiva del hospedero" (BR_{eff}), la cual está dada por la siguiente expresión:

$$BR_{eff} = \sum_i \sigma_i BR(i) \quad (\text{Ec. 2.7})$$

donde $BR(i)$ representa el número de picaduras diarias a un hospedero realizadas por un insecto del estadio i ($i = 6$ corresponde a vinchuca adulta), y σ_i es un factor de irritabilidad debido a la picadura, tomando como referencia la irritabilidad máxima la cual –de acuerdo a este modelo– corresponde a la de una vinchuca adulta. Es decir que $\sigma_6 = 1$ y para los estadios ninfales es $\sigma_i \leq 1$. El modelo supone que la irritabilidad aumenta con el crecimiento del insecto, aunque no argumenta dicha suposición. Los valores tomados por el modelo son $\sigma_{1,2,3} = 0,1$ y $\sigma_{4,5} = 0,8$. La Ec. 2.7 representa entonces la cantidad de picaduras efectivas en términos de irritabilidad. El valor umbral de picaduras diarias por hospedero sin que este se irrite está dado por el parámetro B_{th} , el cual en el modelo es igual a dos picaduras efectivas ($BR_{eff} = 2$) por día.

También se tiene en cuenta el tiempo medio de búsqueda del alimento (τ_f), el cual está relacionado con la densidad poblacional. Cuando el número de picaduras efectivo realizado BR_{eff} es inferior al valor umbral de irritabilidad B_{th} , entonces el tiempo τ_i será un valor constante fijo t_0 , pero si $BR_{eff} > B_{th}$, entonces el tiempo medio de búsqueda será mayor que t_0 . Esto queda reflejado en la siguiente ecuación:

$$\begin{cases} \tau_f = t_0 & \text{si } BR_{eff} < B_{th} \\ \tau_f = (t_0 - 1) + \exp[\alpha(BR_{eff} - B_{th})] & \text{si } BR_{eff} > B_{th} \end{cases} \quad (\text{Ec. 2.8})$$

donde α es un parámetro constante que está relacionado con la intensidad de la respuesta del hospedero. El valor mínimo de búsqueda considerado en el modelo $t_0 = 0,1$ día, y el valor es α es explorado dentro del modelo en un rango de valores comprendidos entre 0,6 y 10 días.

Una vez que una ninfa consigue alimentarse y pasa a estar en la categoría de "alimentada", estará en esa instancia durante un tiempo τ_u (tiempo de saciedad) hasta que vuelva a alimentarse. En ese momento entrará nuevamente en la categoría de "no alimentada". El tiempo de saciedad se define por la siguiente expresión:

$$\tau_u = \tau' + \tau'' \cos^6(\omega t) \quad (\text{Ec. 2.9})$$

siendo τ' el tiempo mínimo de saciedad, $\tau' + \tau''$ el tiempo máximo y ω la frecuencia anual, la cual es igual a $\pi/\text{año}$ (el tiempo t está en unidades de años). En el modelo se toma $\tau' = 2$ días y $\tau'' = 58$ días. En el modelo el valor de $t = 0$ corresponde a la mitad del año, es decir que la simulación comienza en invierno.

2.2.2 Funciones

La primera función de diseño es la tasa de fecundidad de las hembras, es decir, la cantidad de huevos que ponen por día. Para las hembras alimentadas se tiene:

$$b_f = b_0 + b_1 \sin^2(\omega t) \quad (\text{Ec. 2.10})$$

siendo b_f la fecundidad diaria por hembra alimentada, b_0 y b_1 parámetros constantes (b_0 la cantidad diaria mínima de huevos que pone una hembra alimentada y $b_0 + b_1$ la cantidad máxima) y ω la frecuencia anual. Dado que la simulación comienza en invierno, por ello es que la fecundidad es mínima cuando $t = 0$, y máxima cuando $t = 0,5$ (primero de enero). Contemplando a su vez a las hembras no alimentadas (las cuales poseen una fecundidad menor), la ecuación anterior se extiende según:

$$b = \frac{N_f + \rho N_u}{N_f + N_u} b_f \quad (\text{Ec. 2.11})$$

siendo b la fecundidad diaria neta. N_f y N_u son el número de hembras alimentadas y no alimentadas, respectivamente, al tiempo t . El parámetro ρ toma un valor entre cero y uno, y representa la proporción de fecundidad de una hembra no alimentada, respecto de una que si lo está. En el modelo los valores empleados son $b_0 = 1,1675$, $b_1 = 5$ (huevos por día por hembra alimentada) y $\rho = 0,25$.

Luego, para el tiempo de desarrollo de las ninfas, la expresión es la siguiente:

$$\tau_i = T_i + T_A \cos^2(\omega t) \quad (\text{Ec. 2.12})$$

con T_i el tiempo de desarrollo del estadio i ($i = 0..5$, con $i = 0$ para huevos) a una temperatura de 30°C , la cual corresponde a una temperatura óptima de desarrollo. T_A es un parámetro que depende de la severidad del invierno, el cual se toma $T_A = 10T_i$ para el modelo. Los valores para T_i usados en el modelo –de huevos a ninfas V, en unidades de días– son (11,56; 13,7; 17,3; 17,8; 21,7; 41,2). Entonces τ_i es el tiempo de desarrollo de una ninfa i (o huevo), correspondiente al tiempo t .

En cuanto a la mortalidad de los insectos, se trabaja con la expresión:

$$n_{i+1} = n_i \exp(-d_i T_i) \quad (\text{Ec. 2.13})$$

siendo n_i el número de individuos que ingresan al estadio i . El parámetro d_i es la tasa de mortalidad para este estadio y T_i es, nuevamente, el tiempo de desarrollo a una temperatura de 30°C para el estadio i . Se trabaja con expresiones constantes porque de acuerdo al modelo no hay suficiente información publicada. Los valores para d_i empleados –de huevos a adultos, en unidades de 1/día– son (0,08889; 0,03164; 0,01400; 0,03570; 0,02700; 0,00337; 0,00460), y los valores para T_i –en unidades de días– son (11,56; 13,7; 17,3; 17,8; 21,7; 41,2).

2.2.3 Modelo

Con todas las funciones anteriores se plantea el modelo que consta de 13 ecuaciones o compartimentos, uno para cada etapa del ciclo de vida, considerando a su vez si estos individuos están alimentados o no. Se denota cada población por etapa según: n_0 para huevos, n_{ui} para los individuos no alimentados (desde $i = 1$ para ninfas I hasta $i = 6$ para adultos), y n_{fi} para los individuos alimentados. Se realizan las siguientes consideraciones para el modelo:

- Cuando un insecto asegura su alimentación, su correspondiente compartimento de no alimentado decrece en un valor de 1, mientras que su análogo si alimentado se incrementa en un valor de 1. La tasa de transición está dada por $f \times n_{ui}$, siendo $f = 1/\tau_f$ (con τ_f el valor medio de búsqueda del alimento, **Ec. 2.8**).
- Una vez transcurrido el tiempo de saciedad τ_u (**Ec. 2.9**), el insecto busca nuevamente a un hospedero para alimentarse. En este caso, el compartimento no alimentado se incrementa en un valor de 1, mientras que compartimento alimentado del mismo estadio decrece en un valor de 1. La tasa de transición está dada por $\mu \times n_{fi}$, siendo $\mu = 1/\tau_u$.
- Cuando una ninfa alimentada completa su tiempo de desarrollo τ_i (**Ec. 2.12**), realiza una muda y pasa al siguiente estadio correspondiente a la categoría no alimentada. En este caso, se incrementa en un valor de 1 este último compartimento, mientras que el compartimento del cual proviene el insecto decrece en un valor de 1. La tasa de transición está dada por $\gamma_i \times n_{fi}$, siendo $\gamma_i = 1/\tau_i$.
- No se considera mortalidad por inanición, predación ni parasitismo. Los individuos del estadio i tienen una tasa de mortalidad constante d_i (ver **Ec. 2.13**). Los individuos de cualquier compartimento (huevos incluidos) mueren de una forma no dependiente de la densidad de la colonia. Cuando mueren, el compartimento al cual pertenecían decrece en un valor de 1 y la tasa de transición es igual a $d_i \times n_i$.
- La tasa de transición para la oviposición de hembras alimentadas es $b_f \times n_{f6}$, mientras que la de hembras no alimentadas es $\rho \times b_f \times n_{u6}$ (**Ecs. 2.10 y 2.11**).
- Cuando un huevo eclosiona, el compartimento de huevos decrece en un valor de 1, y el compartimento de ninfas I no alimentadas se incrementa en un valor de 1. La tasa de transición para este caso es $\gamma_0 \times n_0$.

En la **Fig. 2.5** se grafica un esquema del modelo, donde se incluyen los 13 compartimentos y las consideraciones anteriormente descritas.

2.2.4 Resultados

En la **Fig. 2.6** se detallan las gráficas temporales para la población de huevos, los cinco estadios ninfales (alimentados y no alimentados en conjunto) y adultos (ídem). De acuerdo con el modelo, los huevos poseen dos picos anuales bien definidos, de similar amplitud y duración. Los cinco estadios ninfales presentan un único pico anual, de larga duración en los estadios I, II y V, y de duración media en los estadios III y IV. En las vinchucas adultas

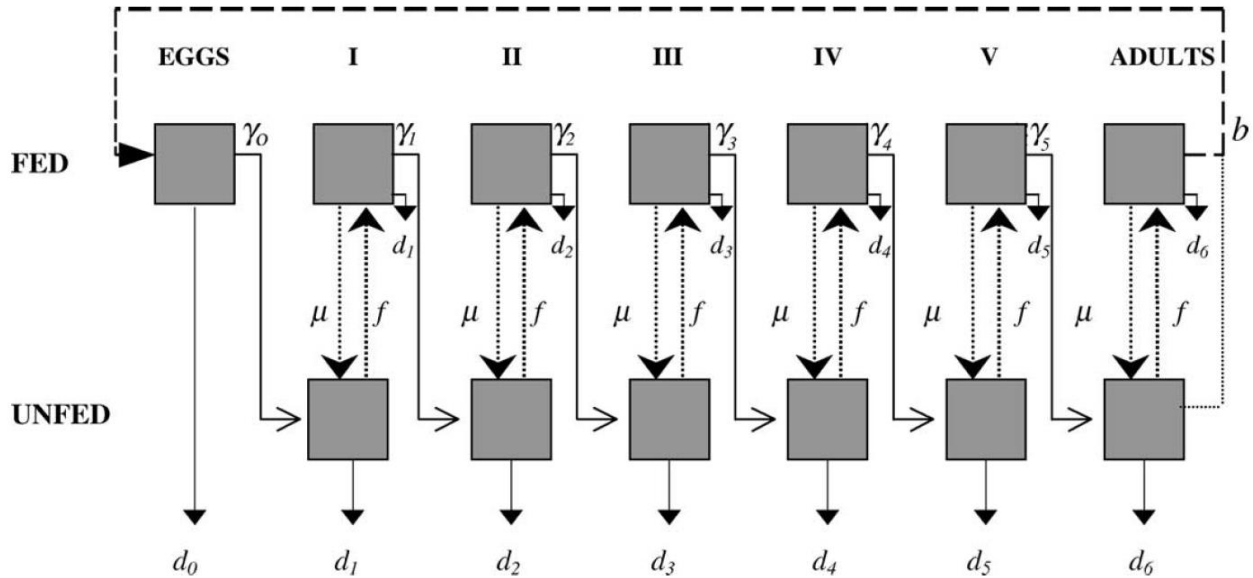


FIGURA 2.5: Esquema del modelo [Castañera, 2003]. Se muestran los 13 compartimentos, las tasas de mortalidad (d_i), las tasas de transición al siguiente compartimento (γ_i y f), las tasas de transición de retorno a la categoría “no alimentado” (μ) y la tasa de fecundidad neta (b).

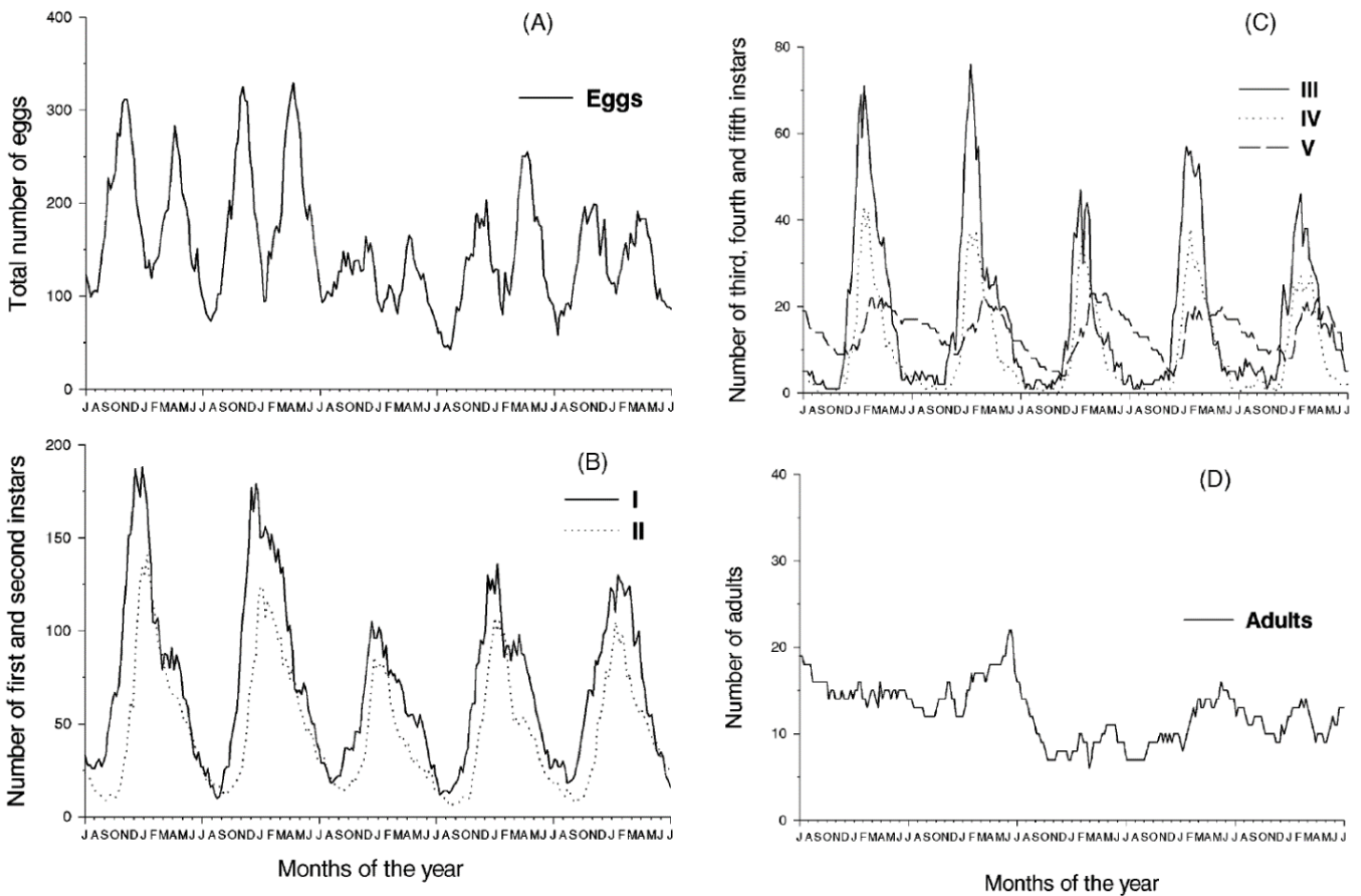


FIGURA 2.6: Poblaciones por estadio que resultan del modelo [Castañera, 2003]. (A) Población de huevos. (B) Población de ninfas I y II. (C) Población de ninfas III, IV y V. (D) Población de vinchucas adultas.

se observa un comportamiento más irregular, sin picos periódicos y una población neta que varía poco en comparación con los estadios previos.

En la **Fig. 2.7** se muestra la población total de insectos (huevos excluidos) que genera el modelo. Se aprecia un único pico anual de prolongada duración, con su pico en febrero-marzo (verano tardío) y su meseta en agosto-septiembre (invierno tardío). El tamaño máximo de la población decrece para los primeros tres años, pero luego comienza a estabilizarse, posiblemente en algún valor cercano a los 300 individuos.

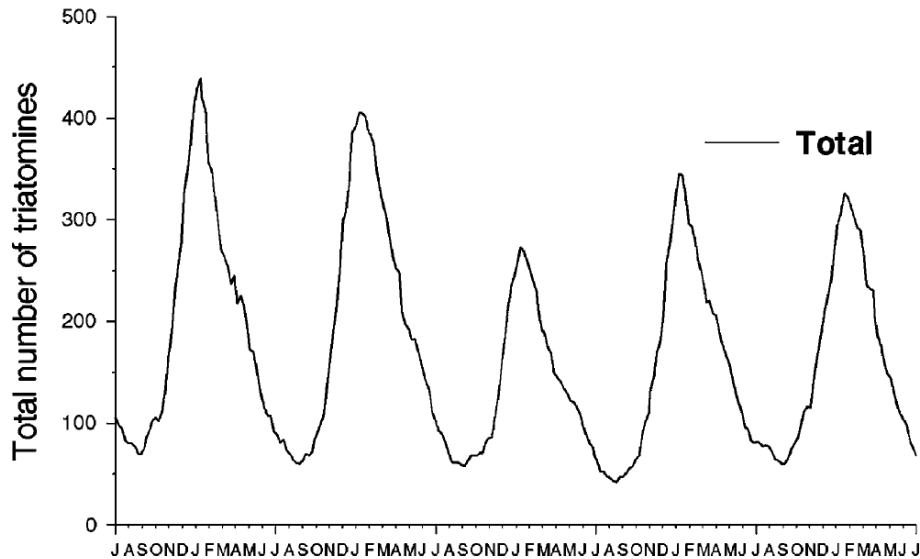


FIGURA 2.7: Población total de insectos (sin considerar huevos) del modelo [Castañera, 2003].

La proporción de vinchucas adultas varía inversamente respecto del total de ninfas durante un ciclo anual (ver **Fig. 2.8**). El máximo de adultos (0,03~0,08) se observa en el invierno tardío, mientras que el máximo de ninfas (0,75~0,8) se observa en el verano tardío.

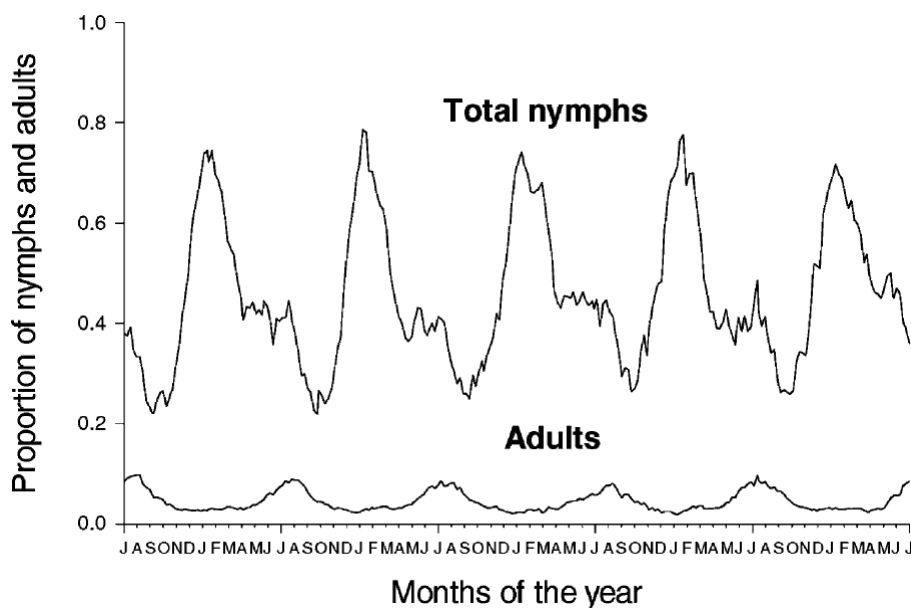


FIGURA 2.8: Proporción de vinchucas adultas y de todos los estadios ninfales en conjunto de acuerdo al modelo [Castañera, 2003]. Se aprecia una relación inversa entre ambas poblaciones.

2.2.5 Observaciones

Este modelo presenta un nivel de detalle y complejidad mayor que el de Gorla visto en la sección 2.1. Contempla la dependencia con la temperatura en la tasa de fecundidad, en el tiempo de desarrollo y en el tiempo de saciedad. También tiene en cuenta, aunque de manera parcial, la dependencia de estos factores con la alimentación de los insectos. En general, reproduce patrones similares a los observados con algunas excepciones. Por ejemplo, el tamaño de la población de huevos de acuerdo a los datos del experimento de Gorla [Gorla, 1985] suele ser entre 4 y 5 veces mayor que el tamaño de la población de ninfas I. Esto puede deberse a que los huevos en condiciones rurales suelen ser parasitados y también ingeridos por artrópodos. A su vez la temperatura influye en la fertilidad (y no solo en la fecundidad) de los huevos, siendo un factor negativo para la misma el frío del invierno. Estos aspectos no son tenidos en cuenta en el modelo y, posiblemente como consecuencia de ello es que se obtiene una población de huevos de –cuanto mucho– el doble de la población de ninfas I (**Fig. 2.6**).

La relación entre ninfas I y ninfas II presenta también ciertas incoherencias. De acuerdo a los resultados del modelo, la población de ambos estadios es similar, siendo ligeramente mayor la de ninfas I. De acuerdo a los datos experimentales de Gorla, la población de ninfas II se reduce a la mitad, o incluso a la tercera parte, respecto de la población de ninfas I. Esto se debe a que el estadio ninfas I es el estadio ninfal que mayor mortalidad tiene durante su intento por alimentarse [Bar, 1994], ya que irritan al hospedero más fácilmente que los estadios superiores y, como consecuencia, las ninfas I suelen ser predadas por el hospedero. Los estadios superiores tienen mayor tasa de éxito en la alimentación ([Bar, 1994], [Schweigmann, 1995]), especialmente los adultos, ya que desarrollan una saliva con un efecto anestésico que permite que, eventualmente, el hospedero no sienta la picadura ([Dan, 1999]). En el modelo se considera, por el contrario, que las ninfas del primer estadio presentan la menor irritabilidad del hospedero y los adultos la mayor irritabilidad. No se justifica la elección de este criterio ni se explicitan fuentes que respalden dicha suposición. Por lo que es probable que esta sea la causa en la poca diferencia poblacional entre ninfas I y II.

Otra carencia que posee el modelo es la no dependencia de la mortalidad con la temperatura, ya que es sabido que la misma aumenta conforme aumenta la temperatura [Schofield, 1982], independientemente de que los tiempos de desarrollo disminuyan. Este efecto probablemente no sea muy significativo en invierno, pero si puede serlo en verano.

2.3 Modelo de Fabrizio *et al.* (2014)

En este modelo [Fabrizio, 2014] se describe la dinámica poblacional de vinchucas, personas y perros que coexisten en una vivienda rural. Se considera la presencia de *T. cruzi* en los tres grupos de individuos. En total hay 8 compartimentos: personas susceptibles (H_s), personas infectadas en etapa aguda (H_A), personas infectadas en etapa crónica indeterminada (H_i), personas infectadas en etapa crónica con patologías (H_P), perros susceptibles (D_s), perros

infectados (D_i), vinchucas susceptibles (V_s) y vinchucas infectadas (V_i). El tipo de modelo es de ecuaciones diferenciales ordinarias con dependencia temporal. Trabaja únicamente con parámetros constantes (no hay desarrollo de funciones) para representar distintos tipos de tasas (migración, mortalidad, infección, etc.).

2.3.1 Modelo

Inicialmente se determinan las tasas de inmigración y emigración en el hogar. Para ello se consideran las tasas de migración a nivel nacional y se adaptan estos valores a una vivienda con 5 personas. Las tasas de inmigración se representan con m_i y las de emigración con m_e , acompañadas del grupo al cual refieren. Por ejemplo, la tasa de emigración de personas en etapa crónica indeterminada se representa con m_{Hle} . Se trabaja con tasas de migración netas (en unidades de individuos/día), las cuales son del orden de 10^{-5} . No se consideran tasas de migración en personas en etapa aguda por su corta duración en esta etapa.

Para la tasa de migración de perros, el modelo plantea que cada 5 años ingresa un perro a la vivienda y que cada 4,5 años un perro abandona la vivienda. A partir de estas suposiciones se determinan las tasas netas de inmigración y emigración, que son del orden de 10^{-4} (perros/día).

La tasa de migración de vinchucas se estima a partir de la actividad dispersiva de vuelo en los adultos, a partir del ingreso/egreso de triatominos al hogar por caminata y a partir del traslado de estos insectos en la ropa de las personas o en el pelaje de los perros. Se considera que aproximadamente cada cinco días ingresa una vinchuca (susceptible o infectada) y que en un plazo de tiempo ligeramente similar sale una vinchuca del hogar, dando un saldo neto de una nueva vinchuca infectada cada 100 días y de una vinchuca susceptible menos cada 100 días.

Luego se establecen las tasas de nacimiento para las tres especies, las cuales se representan con la letra b . Aquí ya se trabaja con tasas no netas (por ejemplo, la tasa de nacimiento de personas susceptibles, b_{HS} , está dada en unidades de 1/día). Para personas susceptibles esta tasa es del orden de 10^{-5} , para perros susceptibles del orden de 10^{-3} y para vinchucas (fecundidad de huevos) del orden de 10^{-2} . También se considera la posibilidad de nacimiento de personas y perros infectados (transmisión congénita), que en ambos casos se toma como un 10% de probabilidad de transmisión vertical (q_H y q_D , respectivamente). Las vinchucas no presentan este tipo de transmisión. La probabilidad de que no haya transmisión es $p = 1 - q = 0,9$.

Las tasas de mortalidad (designadas con la letra d , y en unidades de 1/día) son del orden de 10^{-5} en personas susceptibles, 10^{-4} en personas infectadas en etapa aguda, 10^{-5} en personas infectadas en etapa indeterminada y 10^{-4} en personas infectadas en etapa crónica con patologías. En los perros, esta tasa es del orden de 10^{-4} , tanto para infectados como susceptibles, mientras que en vinchucas la tasa de mortalidad es del orden de 10^{-2} (tanto susceptibles como infectadas), valor obtenido a partir de las mortalidades de todos los estadios individuales a una temperatura constante de 26°C .

Respecto a las tasas de contagio entre un individuo infectado y uno susceptible, se tienen

los siguientes valores. De vinchuca infectada a persona susceptible (designada con la letra k y en unidades de 1/día) es del orden de 10^{-4} . De vinchuca infectada a perro susceptible (n_D) es del orden de 10^{-3} . De persona infectada, tanto en etapa aguda (s_A), como en etapa indeterminada (s_I), como en etapa crónica con patología (s_P), hacia una vinchuca susceptible, es del orden de 10^{-4} , siendo $s_A > s_I = s_P$. De perro infectado hacia vinchuca susceptible (s_D) es del orden de 10^{-2} .

El modelo considera también la posibilidad de contagio de personas susceptibles si reciben una transfusión de sangre infectada (a), con una tasa del orden de 10^{-6} .

Finalmente, las tasas de transición de una persona infectada hacia los estadios siguientes de la enfermedad (en unidades de 1/día) son, r_{AI} –de personas en etapa aguda hacia etapa indeterminada– del orden de 10^{-2} y r_{IP} –de personas en etapa indeterminada hacia la etapa crónica con patologías– del orden de 10^{-5} .

El modelo tiene en cuenta la posibilidad de que una persona infectada se pueda recuperar (recibiendo tratamiento médico). Las tasas de recuperación (en unidades de 1/día) son, c_A –personas en etapa aguda– del orden de 10^{-4} y c_I –personas en etapa indeterminada– del orden de 10^{-5} .

A continuación, se detallan las 8 ecuaciones diferenciales del modelo (una para cada compartimento):

$$\begin{aligned} \frac{dH_S(t)}{dt} = & (m_{HSi} - m_{HSe}) + \left[b_{HS} - d_{HS} - \frac{a_A H_A(t) + a_I H_I(t) + a_P H_P(t)}{H(t)} - k \frac{V_I(t)}{H(t) + i_D D(t)} \right] H_S(t) \\ & + c_A H_A(t) + (b_{HI} p_H + c_I) H_I(t) + b_{HP} p_H H_P(t) \end{aligned} \quad (\text{Ec. 2.14})$$

$$\begin{aligned} \frac{dH_A(t)}{dt} = & \left[\frac{a_A H_A(t) + a_I H_I(t) + a_P H_P(t)}{H(t)} + k \frac{V_I(t)}{H(t) + i_D D(t)} \right] H_S(t) \\ & - (c_A + d_{HA} + r_{AI}) H_A(t) + b_{HI} q_H H_I(t) + b_{HP} q_H H_P(t) \end{aligned} \quad (\text{Ec. 2.15})$$

$$\frac{dH_I(t)}{dt} = (m_{HIi} - m_{HIe}) + r_{AI} H_A(t) - (c_I + d_{HI} + r_{IP}) H_I(t) \quad (\text{Ec. 2.16})$$

$$\frac{dH_P(t)}{dt} = (m_{HPi} - m_{HPe}) + r_{IP} H_I(t) - d_{HP} H_P(t) \quad (\text{Ec. 2.17})$$

$$\begin{aligned} \frac{dV_S(t)}{dt} = & (m_{VSi} - m_{VSe}) + \left[b_{VS} - d_{VS} - \frac{s_A H_A(t) + s_I H_I(t) + s_P H_P(t) + s_D i_D D_I}{H(t) + i_D D(t)} \right] V_S(t) \\ & + b_{VI} V_I(t) \end{aligned} \quad (\text{Ec. 2.18})$$

$$\frac{dV_I(t)}{dt} = (m_{VIi} - m_{VIe}) + \left[\frac{s_A H_A(t) + s_I H_I(t) + s_P H_P(t) + s_D i_D D_I}{H(t) + i_D D(t)} \right] V_S(t) - d_{VI} V_I(t) \quad (\text{Ec. 2.19})$$

$$\frac{dD_S(t)}{dt} = (m_{DSi} - m_{DSe}) + \left[b_{DS} - d_{DS} - n_D i_D \frac{V_I(t)}{H(t) + i_D D(t)} \right] D_S(t) + b_{DI} p_D D_I(t) \quad (\text{Ec. 2.20})$$

$$\frac{dD_I(t)}{dt} = (m_{DIi} - m_{DIE}) + n_D i_D \frac{V_I(t)}{H(t) + i_D D(t)} D_S(t) + (b_{DI} q_D - d_{DI}) D_I(t) \quad (\text{Ec. 2.21})$$

La constante i_D en las ecuaciones es el factor de equivalencia entre personas y perros, en relación a la cantidad de picaduras promedio que recibe cada especie. Cada perro recibe el doble de picaduras que una persona, por lo que $i_D = 2$, entonces el número diario de picaduras en total para un día t está dado por $H(t) + i_D D(t)$. Los términos de las Ecs. 2.14-2.21 se pueden interpretar fácilmente siguiendo los conceptos de tasas anteriormente detallados.

2.3.2 Resultados

En la Fig. 2.9 se muestran las poblaciones de personas partiendo de 5 personas susceptibles. El modelo no detalla la cantidad inicial de perros ni de vinchucas. Tampoco muestra gráficas poblacionales para estas especies.

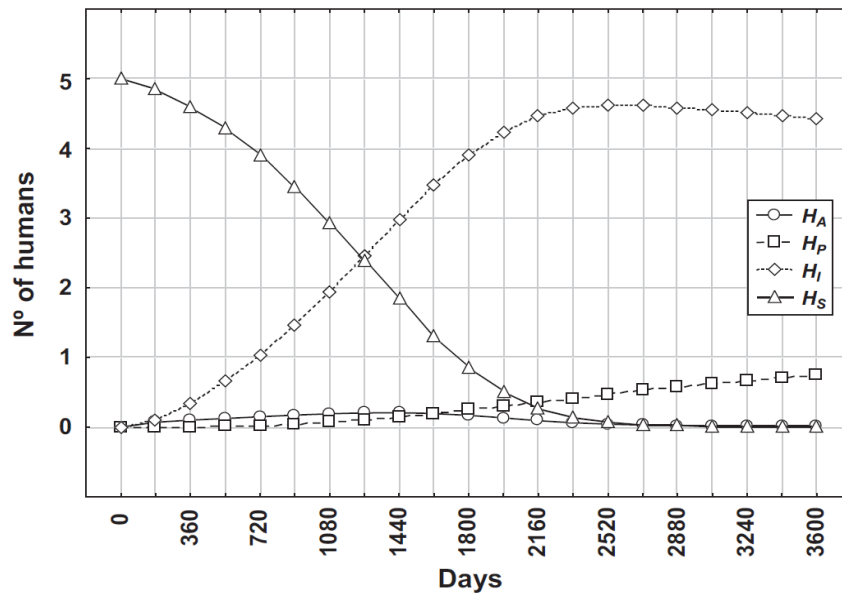


FIGURA 2.9: Número de personas susceptibles (H_S), personas infectadas en etapa aguda (H_A), personas infectadas en etapa indeterminada (H_I) y personas infectadas en etapa crónica con patologías (H_P) en el modelo de [Fabrizio, 2014] para un plazo de 7 años.

Se observa en la Fig. 2.9 que, de acuerdo al modelo, a partir del sexto año todos los individuos de la vivienda están infectados.

El modelo estudia también la implicancia de los perros en la vivienda. En la Tabla 2.1 se detalla la situación en la que inicialmente no hay personas ni vinchucas infectadas, pero sí por lo menos un perro infectado y también presencia (o no) de perros susceptibles. Se observa que en menos de una semana ya aparece la primera vinchuca infectada para todos los casos contemplados, mientras que la primera persona infectada aparece recién a los dos años de iniciada la simulación.

A su vez, el modelo estudia el caso en que inicialmente hay vinchucas infectadas y personas, perros y vinchucas susceptibles, detallados en la Tabla 2.2. En este caso, la densidad inicial de vinchucas infectadas es de gran importancia para estimar el tiempo en

Initial number of dogs		Expected time until the appearance of the first infected human (days)	Expected time until the appearance of the first infected triatomine (days)
Infected	Susceptible		
1	0	631	4
1	1	675	4
2	0	643	2
1	2	737	5
2	1	708	3
3	0	691	2
1	3	800	6
2	2	772	3
3	1	756	2
4	0	745	2

TABLA 2.1: Tiempo esperado (en días) en que surjan las primeras personas (tercera columna) y vinchucas (cuarta columna) infectadas, partiendo únicamente de perros infectados (primera columna) en el modelo de [Fabrizio, 2014]. El modelo contempla también la presencia inicial de perros susceptibles (segunda columna).

Initial number of triatomines		Expected time until the appearance of the first infected human (days)	Expected time until the appearance of the first infected dog (days)
Infected	Susceptible		
9	21	769	179
24	6	717	80
30	30	473	55
50	50	332	31
80	80	240	19

TABLA 2.2: Tiempo esperado (en días) en que surjan las primeras personas (tercera columna) y primeros perros (cuarta columna) infectados, partiendo únicamente de vinchucas infectadas (primera columna) en el modelo de [Fabrizio, 2014]. El modelo contempla también la presencia inicial de vinchucas susceptibles (segunda columna).

que aparece la primera persona infectada o el primer perro infectado. Si el número inicial de vinchucas infectadas es bajo (<10), recién a mitad de año aparece el primer perro infectado y a los dos años y medio aparece la primera persona infectada. En cambio, si el número inicial de vinchucas infectadas es elevado (>50), en menos de un año aparece la primera persona infectada y en pocas semanas el primer perro infectado.

Por último, se contempla una situación análoga a los casos anteriores, pero esta vez únicamente hay al comienzo de la simulación personas infectadas y personas, perros y vinchucas susceptibles, detallados en la **Tabla 2.3**. En esta situación, la cantidad inicial de personas infectadas prácticamente no influye en el tiempo de aparición del primer perro infectado ni de la primera vinchuca infectada. Aproximadamente, en todos los casos simulados, en un plazo de un año aparece el primer perro infectado, y en un plazo de tres meses aparece la primera vinchuca infectada.

Initial number of humans		Expected time until the appearance of the first infected triatomine (days)	Expected time until the appearance of the first infected dog (days)
Infected	Susceptible		
1	4	120	390
2	3	115	386
3	2	111	382
4	1	107	378

TABLA 2.3: Tiempo esperado (en días) en que surjan las primeras vinchucas (tercera columna) y primeros perros (cuarta columna) infectados, partiendo únicamente de personas infectadas (primera columna) en el modelo de [Fabrizio, 2014]. El modelo contempla también la presencia inicial de personas susceptibles (segunda columna).

2.3.3 Observaciones

El modelo desarrollado en [Fabrizio, 2014] busca reproducir de qué forma se va propagando el parásito *T. cruzi* dentro de una vivienda rural, en la que hay presencia de personas, perros y vinchucas. Para ello plantea un sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias temporales, en donde todos los cambios que ocurren dentro de este sistema únicamente dependen del tamaño de cada población de individuos. De esta forma se obtienen como resultado distintos tiempos de contagio para cada individuo dependiendo de la situación inicial que se plantee.

Una primera limitación importante que presenta el modelo es que no se consideran aspectos sobre el comportamiento de las vinchucas en relación al clima ni al acceso al alimento. Su población crece exponencialmente como puede verse en la suma de las Ecs. 2.18 y 2.19, ya que, por una parte, de acuerdo a los valores empleados se tiene que $m_{VSi} + m_{VII} - m_{VSe} - m_{Vie} = 0$, y por otra parte se tiene que $b_{VS} = b_{VI} > d_{VS} = d_{VI}$. Es decir que la suma de estas dos ecuaciones diferenciales se reduce a $\dot{V}(t) = cV(t)$, siendo c una constante positiva. Un crecimiento exponencial sin cota no refleja la dinámica poblacional de una colonia de triatomines, por lo que el modelo bien podría ser válido hasta cierto tiempo relativamente corto, pero no para valores de tiempo mayores (en sus gráficas se hace una proyección a diez años).

Otra cuestión a observar en el modelo es que este contempla aspectos que pueden ser descartados dado el tamaño poblacional de hospederos en la vivienda (5 personas y unos pocos perros), como las tasas de migración y la probabilidad de contagio por transfusión de sangre. Por ejemplo, la tasa de inmigración de personas susceptibles, m_{HSi} , es igual a 0,000045 persona/día. El inverso de esta tasa es igual a 22222 días/persona, o 61 años/persona, lo que equivale a decir que cada 61 años ingresa una persona al hogar debido a inmigración, valor insignificante en comparación a los demás términos de las ecuaciones diferenciales.

Se sugiere que este modelo debiera ser reajustado y corregido para que pueda ser empleado adecuadamente en la reproducción de situaciones en ambientes rurales, los cuales presentan fenómenos naturales que no pueden ser dejados de lado, como la temperatura y la densidad poblacional de insectos.

2.4 Modelo de Spagnuolo *et al.* (2011)

Este modelo [Spagnuolo, 2011] describe la dinámica vectorial en un pueblo rural. Considera la interacción de vinchucas con personas y perros, tanto en alimentación como en transmisión de *T. cruzi*. También contempla la posibilidad de que los triatominos se alimenten a partir de sangre de gallinas. El modelo consiste de cuatro ecuaciones diferenciales ordinarias de primer orden dependientes del tiempo. Los compartimentos son: población total de vinchucas $V(t)$, población de vinchucas infectadas $V_i(t)$, población de personas infectadas $N_i(t)$ y población de perros infectados $D_i(t)$. Las poblaciones de hospederos totales se consideran constantes, donde en algunos casos se toman $N = D = C$ ($N =$ personas, $D =$ perros y $C =$ gallinas), y en otros, valores distintos entre sí. El modelo estudia, además, la mortalidad de los insectos a causa de la fumigación periódica con insecticida.

2.4.1 Modelo

Primero se describe como está regido el tamaño poblacional de vinchucas $V(t)$. La ecuación de tasa de cambio para esta población es:

$$\frac{dV(t)}{dt} = V(t - \tau) \times \exp(-a \times V(t - \tau)) \times d_{hr}(t) - d_m(t) \times V(t) - r(t) \times (V(t) - V_{\min})_+ + \tilde{w} \quad (\text{Ec. 2.21})$$

El primer término del lado derecho de la Ec. 2.21 corresponde a la tasa de producción de nuevos triatominos a partir de la eclosión de huevos fértiles. El tiempo τ es el tiempo de maduración de los huevos (en días), por lo que $V(t - \tau)$ es la población de triatominos al momento de la oviposición. La función exponencial limita el tamaño poblacional para cuando este es cada vez mayor, siendo $a = 1/50000$ vinchucas. La función $d_{hr}(t)$ representa la tasa diaria de huevos sanos por hembra que eclosionan al tiempo t , la cual está dada por:

$$d_{hr}(t) = 0,015 \times b(t - \tau) \times 20 \times 0,83 \quad (\text{Ec. 2.22})$$

donde el valor 0,015 representa la fracción de hembras en una colonia de *T. infestans*, la función $b(t - \tau)$ es la tasa diaria de picaduras por vector al tiempo $t - \tau$ (día de oviposición), el valor 20 es la cantidad de huevos que una hembra pone por picadura que realiza, y el valor 0,83 es la fracción efectiva de huevos fértiles que eclosionan. En el trabajo de Spagnuolo no se detalla la función $b(t)$ pero sí se aclara que es una función lineal que

depende de la época del año y de la cantidad de alimento disponible, la cual presenta valores más elevados durante la primavera y cuando la cantidad de hospederos es cada vez mayor. El modelo considera un tiempo de maduración de huevos τ constante e igual a 20 días.

Retomando la **Ec. 2.21**, el segundo término del lado derecho de la ecuación representa la tasa de insectos que mueren al día t por causas naturales, siendo $d_m(t)$ la tasa de mortalidad porcentual. El valor de esta función no se detalla explícitamente, pero se aclara que depende linealmente de la época del año.

El tercer término de la **Ec. 2.21** es la tasa de mortalidad de triatominos a causa de fumigación con insecticida. La función de fumigación $r(t)$ es una función de aplicación anual, igual a:

$$r(t) = \begin{cases} \left[\exp(-\lambda \times (t - t_1)^2) - \exp(-0,5) \right] \times \bar{r}_{\max} & \text{si } t_1 \leq t \leq t_2 \\ 0 & \text{para otro } t \end{cases} \quad (\text{Ec. 2.23})$$

siendo $\lambda = 6 \times 10^{-5} \text{ día}^{-2}$ y $\bar{r}_{\max} = 2.5415 \times r_{\max}$ parámetros de ajuste. El factor r_{\max} es la proporción máxima de insectos que se aniquilan al día t_1 , que es cuando se comienza la aplicación del veneno, cuyo efecto decae exponencialmente hasta valer cero el día t_2 . En el modelo se toma $t_1 = 212,5$ y $t_2 = 303,75$ (días del año), intervalo que está dentro de las estaciones de invierno y primavera. Acompañado de la función $r(t)$ en la **Ec. 2.21**, está la expresión $(V(t) - V_{\min})_+$, siendo V_{\min} un valor límite de insectos hasta el cual la fumigación es efectiva de exterminar. El modelo considera que, independientemente de la fumigación, siempre habrá un conjunto de vinchucas que estarán en lugares en los que la fumigación no llega. El símbolo $+$ en $(V(t) - V_{\min})_+$ indica que la expresión entre paréntesis toma dicho valor si $V(t) > V_{\min}$, y en caso contrario esta expresión vale cero (similar a una función Heaviside).

Por último, \tilde{w} en la **Ec. 2.21** representa una tasa de ingreso de triatominos debido a inmigración (triatominos que previamente se encontraban en hábitats naturales aledaños al pueblo). No se detalla en el modelo qué valores toma \tilde{w} .

Para la población de vinchucas infectadas, la tasa de cambio está dada por:

$$\frac{dV_i(t)}{dt} = b(t) \times (V(t) - V_i(t)) \times \left[P_{N \rightarrow V} \times \frac{N_i(t)}{b_{\text{sup}}} + P_{D \rightarrow V} \times \frac{d_f \times D_i(t)}{b_{\text{sup}}} \right] - \left[d_m(t) \times V_i(t) - r(t) \times (V(t) - V_{\min})_+ \times \frac{V_i(t)}{V(t)} + \tilde{w}_i \right] \quad (\text{Ec. 2.24})$$

El primer término del lado derecho de la **Ec. 2.24** es la tasa de ingreso de vinchucas infectadas debido a su contagio a partir de hospederos infectados. La expresión $(V(t) - V_i(t))$ es la cantidad de vinchucas no infectadas al tiempo t , por lo que $b(t) \times (V(t) - V_i(t))$ es la tasa de picaduras efectuadas por vinchucas no infectadas para el día t . La constante $P_{N \rightarrow V}$ representa la probabilidad de contagio de una persona infectada a una vinchuca no infectada, por cada picadura que esta última realiza a la persona infectada. De manera análoga, $P_{D \rightarrow V}$ corresponde a la probabilidad de infectividad de un perro infectado hacia una

vinchuca no infectada. El modelo emplea valores de $P_{N \rightarrow V} = 0,03$ y $P_{D \rightarrow V} = 0,49$. El parámetro $b_{\text{sup}} = N + d_f \times D + c_f \times C$ es la cantidad neta de hospederos expresada en términos de alimento para las vinchucas. Aquí, d_f es la cantidad de veces que una vinchuca pica a un perro por cada vez que pica a una persona, y c_f es la cantidad de veces que una vinchuca pica a una gallina por cada vez que pica a una persona. Así, por ejemplo, la relación $d_f \times D_i(t)/b_{\text{sup}}$ es la proporción de picaduras sobre perros infectados, respecto del total de picaduras efectuadas por las vinchucas el día t . El modelo toma $d_f = 2,45$ y $c_f = 4,8$.

El segundo término de la **Ec. 2.24** es la tasa de muerte de vinchucas infectadas, por causas naturales, análoga a la ya vista para la **Ec. 2.21**. Lo mismo que para el tercer término, el cual representa la tasa de mortalidad de vinchucas infectadas a causa de la fumigación con insecticida. Finalmente, el cuarto término es la tasa de ingreso de triatominos infectados debido a inmigración.

Para las personas infectadas y perros infectados se tienen las siguientes ecuaciones de tasas de cambio, respectivamente:

$$\boxed{\frac{dN_i(t)}{dt} = b(t) \times V_i(t) \times P_{V \rightarrow N} \times \frac{(N - N_i(t))}{b_{\text{sup}}} - \gamma_{Ni} \times N_i(t)} \quad (\text{Ec. 2.25})$$

$$\boxed{\frac{dD_i(t)}{dt} = b(t) \times V_i(t) \times P_{V \rightarrow D} \times \frac{d_f \times (D - D_i(t))}{b_{\text{sup}}} - \gamma_{Di} \times D_i(t)} \quad (\text{Ec. 2.26})$$

La estructura de ambas ecuaciones es la misma, un primer término que describe la tasa de contagio de los hospederos y un segundo término para su tasa de mortalidad. De manera similar a como se vio anteriormente, las constantes $P_{V \rightarrow N}$ y $P_{V \rightarrow D}$ son las probabilidades de contagio de vinchuca infectada a persona no infectada y a perro no infectado, respectivamente. En el modelo se emplean los valores $P_{V \rightarrow N} = 0,00008$ y $P_{V \rightarrow D} = 0,001$. Por último, los parámetros γ_{Ni} y γ_{Di} son las tasas de mortalidad porcentuales por persona infectada y por perro infectado, respectivamente. Los valores empleados son $\gamma_{Ni} = 5,77 \times 10^{-5} \text{ día}^{-1}$ y $\gamma_{Di} = 4,75 \times 10^{-4} \text{ día}^{-1}$.

2.4.2 Resultados

Inicialmente se estudia el caso para $N = 400$ y $D = C = 100$. En la **Fig. 2.10** se grafica este caso para dos situaciones, en una se aplica insecticida de manera anual durante 21 años a partir del año 50, y en la otra situación similar, pero con una duración de aplicación de 30 años. En la figura no se aprecia en detalle, pero la población de triatominos (imagen izquierda) para la segunda situación se extingue tras la aplicación del insecticida, mientras que la población que recibió insecticida durante 21 años sobrevive cuando este cesa y la colonia vuelve a sus valores estables a los 6 años siguientes. También se detalla en la **Fig. 2.10** la población de personas infectadas (imagen derecha). En esta imagen se distinguen al

final de la simulación las dos situaciones descritas, siendo la curva que crece la correspondiente a la situación de fumigación por 21 años.

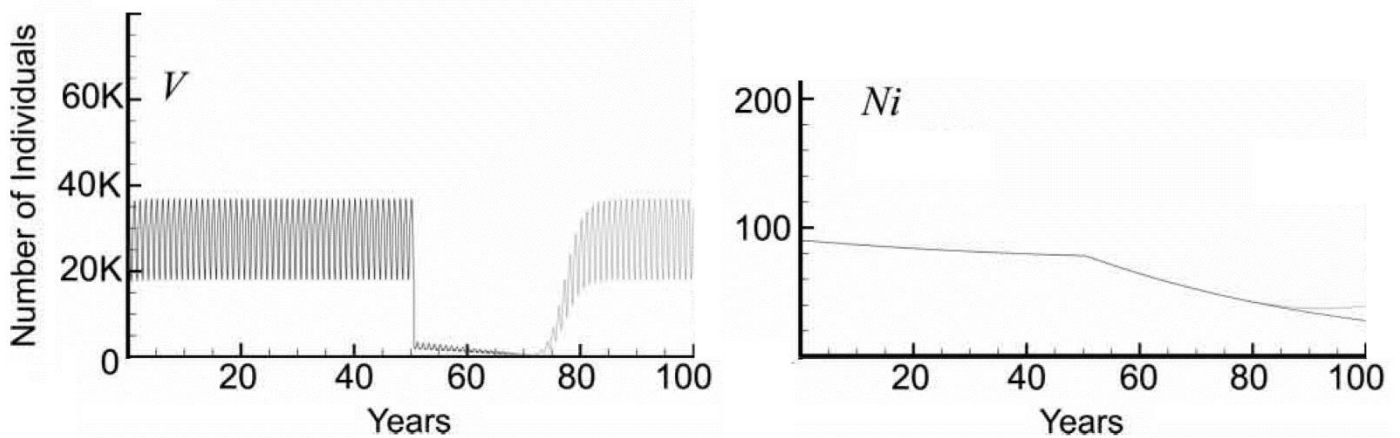


FIGURA 2.10: Evolución de poblaciones de vinchucas totales (izquierda) y personas infectadas (derecha), para $N = 400$ y $D = C = 100$ en el modelo de [Spagnuolo, 2011]. Se muestran en simultáneo dos situaciones, una con aplicación de insecticida durante 21 años (población de insectos sobrevive) y otra con aplicación de insecticida durante 30 años (población de insectos se extingue). La aplicación comienza al año 50 y la curva de extinción se confunde con el eje horizontal para el caso de 30 años.

Un caso de interés es qué ocurre con las personas infectadas si aumenta únicamente el número de gallinas, las cuales no son portadoras de la enfermedad de Chagas. En la Fig. 2.11 se muestra esta situación para $N = 400$, $D = 100$ y $C = 300$, donde, al igual que en la Fig. 2.10, se detallan las mismas dos situaciones de fumigación. Para este caso también ocurre que se extingue la colonia de insectos que recibe 30 años de fumigación periódica anual. A diferencia del caso con $C = 100$, se observa ahora que las poblaciones de vinchucas y personas infectadas son mayores y crecen más rápido, especialmente luego de la fumigación por 21 años.

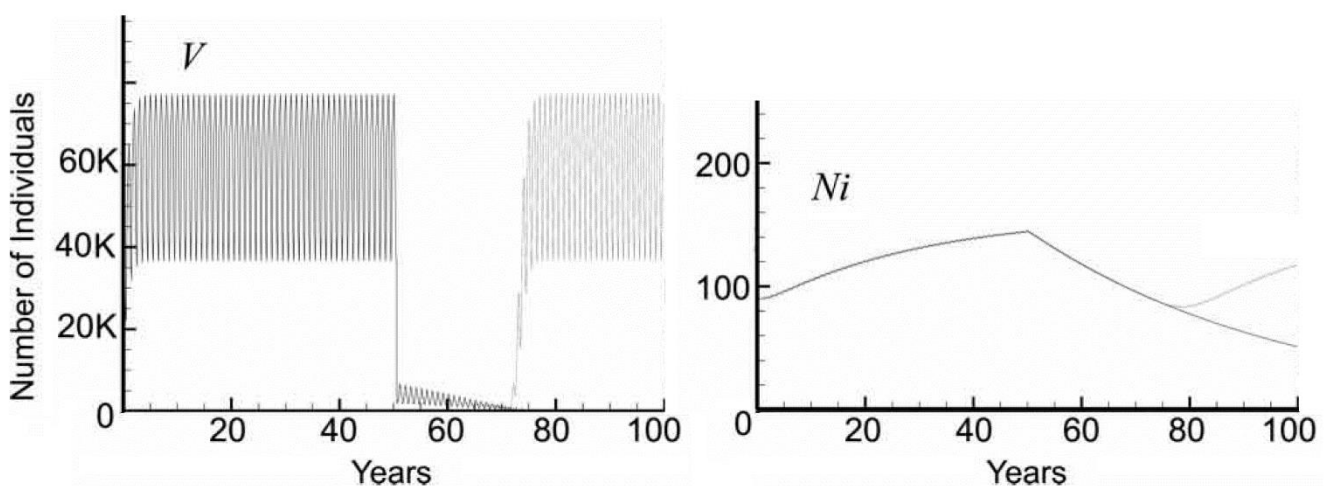


FIGURA 2.11: Evolución de poblaciones de vinchucas totales (izquierda) y personas infectadas (derecha), para $N = 400$, $D = 100$ y $C = 300$. Se muestran en simultáneo dos situaciones, una con aplicación de insecticida durante 21 años (población de insectos sobrevive) y otra con aplicación de insecticida durante 30 años (población de insectos se extingue). La aplicación comienza al año 50. A diferencia de la Fig. 2.10, la población de personas infectadas ahora es mayor y crece con mayor velocidad.

Para el caso en que aumentan tanto el número de perros como de gallinas, la situación de la endemia empeora considerablemente. En la **Fig. 2.12** se grafica este caso para $N = 400$, $D = 200$ y $C = 500$, con los mismos ciclos de fumigación que las dos figuras anteriores. Con esta composición poblacional sobrevive también la colonia de triatominos que es fumigada durante 30 años, y la cantidad de personas infectadas aumenta drásticamente a causa del gran crecimiento poblacional de vinchucas.

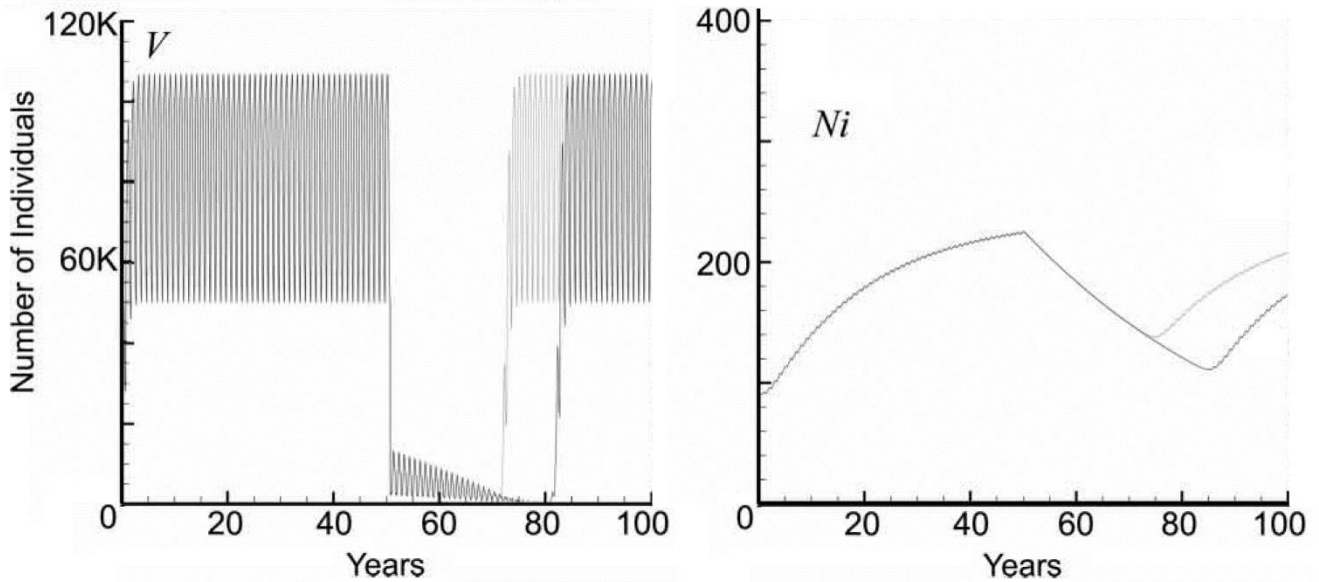


FIGURA 2.12: Evolución de poblaciones de vinchucas totales (izquierda) y personas infectadas (derecha), para $N = 400$, $D = 200$ y $C = 500$. Se muestran en simultáneo dos situaciones, una con aplicación de insecticida durante 21 años (población que se recupera inicialmente) y otra con aplicación de insecticida durante 30 años (población que se recupera tardíamente). Cuando aumenta el número de perros y gallinas aumenta considerablemente el número de personas infectadas con el tiempo.

2.4.3 Observaciones

El modelo de Spagnuolo, en general, logra reunir los diversos factores que intervienen en la endemia chagásica en un conjunto simple de cuatro ecuaciones diferenciales. Se contempla la incidencia climática y alimenticia en los triatominos, puntualmente en su fecundidad, contagio y mortalidad. Cabe aclarar que esto último se realiza a partir de consideraciones muy simplificadas.

Otro aspecto importante que contiene este trabajo es la incorporación de eliminación de insectos a partir de ciclos de fumigación anuales. Se considera una dosis de aplicación por año, y que la misma es efectiva durante 3 meses aproximadamente, donde su efectividad decae como una exponencial cuadrática con el tiempo.

El modelo se podría mejorar si se consideraran poblaciones de hospederos variables para los tiempos en los que pretende ser aplicado (hasta 100 años). Tal vez es demasiado pretencioso un tiempo de simulación tan extenso ya que, en general, los modelos

poblacionales con soluciones exponenciales son muy sensibles a los cambios y a las condiciones iniciales [Castro, 2020]. También puede mejorarse el modelo si se introducen las etapas de la enfermedad en personas, a fin de representar adecuadamente las formas de contagio que existen dentro de la endemia.

A partir de las observaciones realizadas sobre los trabajos analizados en el presente capítulo, se puede concluir que:

- La temperatura y el tamaño de la colonia máximo (limitado por el acceso al alimento), representan dos aspectos claves para un correcto abordaje de la dinámica de *T. infestans*.
- Es conveniente que las funciones que se diseñan para un modelo no se limiten solamente a dicho modelo, sino que sean versátiles, a fin de poder evaluar luego la robustez del modelo mediante distintos trabajos de campo y experimentos.
- Si se opta por trabajar con ecuaciones diferenciales, es muy importante contemplar que los crecimientos exponenciales de las soluciones (típicos de estos sistemas) estén bien acotados. A su vez, dado que estas soluciones suelen ser sensibles a las condiciones iniciales –por su naturaleza exponencial–, es prudente que el modelo este pensado para un intervalo de tiempo corto, de algunos años, y no en términos de “décadas”.

Capítulo 3

Modelo poblacional de *Triatoma infestans* que habita en gallineros

3.1 Introducción

En este capítulo y en el siguiente se comienza a abordar el modelado de la dinámica poblacional de la vinchuca. Es sabido que la sangre que consume este insecto posee mayor contenido nutricional cuando proviene de mamíferos que cuando proviene de aves ([Juarez, 1970], [Guarneri, 2000], [Nattero, 2011]). Por este motivo, se tratará en el presente capítulo un modelo basado en la alimentación a partir de sangre de gallinas, y luego, en el capítulo siguiente, se tratará el modelo análogo para el caso en que las vinchucas se alimentan solo a partir de personas y de perros como animales domésticos. Cabe mencionar que el modelo elaborado cuenta con una publicación en la revista *Ecological Modelling* [Ferrieres, 2021].

Con estas tres variantes de hospederos (gallinas, perros y personas) se pretende abordar la dinámica de la especie *T. infestans* que vive en una vivienda rural promedio perteneciente a zonas endémicas del norte del país. Si bien es cierto que en las zonas rurales habitan otros animales tales como patos, cerdos, caballos, cabras, etc, estos animales no serán considerados ya que no ingresan a la vivienda donde duermen las personas, sino que se encuentran en corrales. Esto implica que las vinchucas que habitan en el domicilio se alimenten casi exclusivamente de las personas y de los animales que sí ingresan a la vivienda ([Gürtler 1996], [Gürtler 2007], [Gürtler 2014]). Para el caso de las gallinas, es usual que durante el día ingresen libremente al domicilio (en primavera y verano) y luego por las noches descansen en los gallineros. Cabe aclarar que las gallinas no transmiten la enfermedad, pero contribuyen considerablemente en la proliferación del insecto [Cecere, 1997].

3.1.1 Tipo de modelo y poblaciones

El modelo planteado en este capítulo es un modelo discreto de ecuaciones dinámicas. Son

dinámicas porque dichas ecuaciones dependen del tiempo, y el modelo es discreto porque los cambios temporales se dan de a pasos o 'saltos' constantes. La unidad de paso Δt siempre será igual a un día.

Cada ecuación representa una población de individuos y hay en total ocho poblaciones: una constituida por huevos ("Egg"); otras cinco por ninfas –una para cada estadio ninfal– ("NI", "NII", "NIII", "NIV" y "NV"); y las otras dos restantes constituidas por vinchucas adultas, una para hembras y una para machos ("Fem" y "Male", respectivamente). El valor de cada una de las funciones en un instante de tiempo $t+\Delta t$ depende –directa o indirectamente– del valor de todas las funciones en el instante de tiempo previo t , es decir, en el día anterior.

3.1.2 Factores que influyen en la dinámica

Como se mencionó anteriormente, la calidad nutricional de la sangre con que se alimentan las vinchucas es un factor importante para su ciclo de vida. A su vez, la cantidad de dicha sangre ingerida periódicamente es otro factor de mayor importancia aún. Se ha estudiado que la cantidad de sangre por toma (para una frecuencia de ingesta constante) influye principalmente en los siguientes aspectos: 1. Maduración o desarrollo suficiente de una ninfa del estadio i como para poder ingresar al siguiente estadio ([P-S, 1973], [Hack, 1955]); 2. Tiempo que demora el desarrollo de cada estadio ninfal [Schofield, 1982]; 3. Tasa de mortalidad de cada estadio [Schofield, 1982] y 4. Cantidad de huevos que pone una hembra ([Dale, 1978], [Rodríguez, 2014]).

Otro factor que influye con igual importancia es la temperatura. Entre de los 26 y 32°C los aspectos descritos en el párrafo anterior son óptimos para el ciclo de vida de la vinchuca ([Juarez, 1970], [Schofield, 1982], [Canale, 1985]). También se ven favorecidos (en este rango de temperaturas) la fertilidad de los huevos –esto es, la probabilidad de que un huevo eclosiona– [Gorla, 1985] y su tiempo de maduración, el cual es mínimo para este rango [Rabinovich, 2006]. A medida que la temperatura se aleja de esta franja óptima de valores, el ciclo de vida de la vinchuca se empieza a ver desfavorecido, llegando a sus valores críticos cerca de los 10°C y cerca de los 45°C. Por debajo de los 10°C las ninfas no se desarrollan y permanecen en ese estadio prolongadamente hasta que mueren [Hack, 1955]. A esta temperatura las hembras ya no ponen huevos [Schofield, 1982] y los huevos existentes dejan de madurar [Rabinovich, 2006]. A su vez, por debajo de los 10°C las vinchucas dejan de alimentarse [Joërg, 1962]. Cerca de los -6°C los triatominos mueren en pocas horas [Blaskley, 1968]. Por encima de los 45°C también mueren a las pocas horas por hipertermia [Schofield, 1982].

La cantidad máxima de sangre que ingieren los triatominos también está vinculada a la temperatura del entorno ([Catalá, 1992], [Giojalas, 1993], [Schofield, 1982]). A menor temperatura menor ingesta, hasta el límite de los 10°C para el cual ya no hay ingesta. Esta dependencia introduce una dificultad al momento de modelar, ya que en general la mayoría de las publicaciones en las que se ha estudiado el ciclo de vida de *T. infestans* se enfocan, o bien en la dependencia del ciclo con la ingesta de sangre a temperatura constante, o bien en la dependencia del ciclo con la temperatura sin tener en cuenta la cantidad de sangre ingerida por los triatominos. De todas las publicaciones abordadas en el presente trabajo,

las únicas dos que estudian en simultáneo cómo influyen estas dos variables en los aspectos poblacionales citados (fertilidad, desarrollo, mortalidad, etc.) son [Schofield, 1982] y [Juarez, 1970], aunque son bastante antiguas y con datos insuficientes. Como se verá en la sección 3.2, en donde se aborda este problema, se recurre a una estimación a fin de poder diseñar diversas funciones que involucren a estas variables en todo su dominio.

Otro fenómeno relevante es la respuesta del hospedero –en este caso las gallinas– frente a las picaduras de los insectos. A medida que son atacadas por los insectos hematófagos, estas comienzan a defenderse picoteando y pisoteándolos, incluso ocasionalmente también comiéndolos ([Schweigmann, 1995], [Wisnivesky-Colli, 1995]). En estas publicaciones se observó además que las ninfas de estadio inicial son destruidas por los hospederos en mayor proporción que las ninfas más grandes, y que las vinchucas adultas son quienes tienen mayor probabilidad de éxito en conseguir su ración de alimento sin ser dañadas [Bar, 1994].

La humedad es también un factor que puede influir en los triatominos en cuanto a su elección de refugios. Se ha estudiado que prefieren más los espacios con humedades cercanas al 0% ([Roca, 1994], [Lorenzo, 1999]) que aquellos con humedades superiores. Se ha visto también que la humedad no influye sobre los aspectos poblacionales de las ninfas y vinchucas adultas [Roca, 1994], pero sí puede afectar en la fertilidad de los huevos en desarrollo [Clark, 1935].

Por último, existen otros factores que ocasionalmente pueden influir en la dinámica poblacional. Entre ellos se encuentra la predación de huevos por parasitoides pertenecientes al orden Hymenoptera y por otros artrópodos [Gorla, 1985]. También influye la frecuencia de alimentación de los triatominos, ya que esta modifica la cantidad máxima de sangre que ingieren por cada toma ([Dale, 1978], [Rodríguez, 2014]). Entonces, por ejemplo, si una vinchuca se alimenta hasta saciarse cada tres días, tendrá un ciclo de vida diferente al de una vinchuca que se alimenta semanalmente, también hasta saciarse. Otro factor que puede llegar a intervenir en la dinámica es el refugio destinado por los insectos para vivir, ya que, por ejemplo, este puede encontrarse espacialmente lejos o cerca del sitio donde descansa el hospedero, dando lugar a distintas frecuencias alimentarias de acuerdo al tipo de refugio [Cecere, 2003]. Finalmente, la temperatura en el interior de un gallinero, en general, es distinta de la temperatura exterior, siendo esto un factor muy importante en el desarrollo de una colonia de *T. infestans*, como se verá en detalle en la sección 3.5.

Algunos de los factores nombrados en el párrafo anterior, como por ejemplo la variación en la frecuencia alimentaria, no han sido abordados en el modelado ya que, en algunos casos, su influencia en todo el ciclo de vida del *T. infestans* es secundaria en comparación con los factores que sí son abordados, y en otros (sin ser excluyente el motivo anterior), porque no se posee suficiente información como para ser introducida numéricamente.

Resumiendo, los cinco factores sobre los que se constituyen los modelos descritos en este capítulo y el siguiente, son:

- Tipo de sangre que ingieren los triatominos (si proviene de ave o de mamífero).
- Cantidad de sangre ingerida semanalmente por los insectos.
- Temperatura ambiental exterior e interior.
- Reacción del hospedero frente a las picaduras de *T. infestans*.
- Predación de huevos por parasitoides y artrópodos.

3.1.3 Variables, funciones y parámetros

La única variable independiente en el modelo es el tiempo t . Las otras variables que intervienen son dependientes del tiempo y son, por lo tanto, funciones. De todas ellas, la única que depende de manera explícita del tiempo es la temperatura $T(t)$. El resto son funciones compuestas, dependen de la temperatura y –en su mayoría– de la ingesta de sangre. Entre ellas se encuentran, por ejemplo, las tasas de desarrollo y mortalidad. Todas las funciones se han diseñado a partir de datos de diversas publicaciones, intentando abarcar lo más posible el amplio dominio de temperaturas. Para los segmentos en los que no se dispone de datos, dichas funciones han sido estimadas a partir de criterios basados en especies similares a *T. infestans*, para las que sí se dispone de información en esos rangos de temperatura.

Para la construcción de las funciones se emplean parámetros de ajuste, los cuales intervienen en el diseño del modelo. Por ejemplo, la cantidad máxima de huevos que una vinchuca hembra alimentada pone bajo condiciones óptimas de temperatura depende entre otras cosas de si el insecto proviene de una colonia de un hábitat silvestre o de un laboratorio, lo que se considera por medio de un parámetro (λ), como se verá más adelante en la sección 3.4. Otro ejemplo es si la fertilidad de los huevos se ve afectada por predación (como ocurre en hábitats rurales), o no (por ejemplo, en un laboratorio).

3.2 Dinámica poblacional de ninfas

3.2.1 Ingesta de sangre y tiempos de desarrollo

Como ya se ha mencionado en el presente trabajo, existen siete etapas bien diferenciadas a lo largo del ciclo de vida de la vinchuca: huevos, cinco estadios ninfales y adultez (machos y hembras). Cada una de estas etapas tiene un tiempo de desarrollo característico que depende de los factores vistos en la sección anterior. Una vez finalizado este tiempo, si las condiciones han sido favorables, entonces hay una transición de dicho estadio al siguiente, excepto en la adultez, donde luego de esta etapa la vinchuca muere. En el caso de las ninfas, los factores que determinan si habrá o no transición y –en caso de haberla– el tiempo de su maduración, son la temperatura del entorno y la ingesta promedio diaria de sangre.

En [Schofield, 1982] y [Juarez, 1970] se estudió cómo los tiempos de desarrollo dependen de la temperatura y de la cantidad de sangre ingerida. En ambos estudios, la alimentación de los insectos fue semanal y proveniente de gallinas atadas. La **Tabla 3.1** es la que se detalla en [Schofield, 1982]. Esta tabla es importante porque es la única que ofrece información sobre como varía el tiempo de desarrollo (en días) para un amplio rango de temperaturas. En las columnas “I”, “II”, ..., “Adult” se encuentran estos tiempos por estadio (tiempos acumulados), siendo la columna “Adult” el tiempo que tardó una ninfa del estadio I desde su eclosión del huevo hasta llegar a la adultez (es decir, hasta el día en que la ninfa del estadio V realizó su última muda). Desafortunadamente, no se ofrece información sobre la cantidad de sangre consumida en cada estadio, sino que se muestra el total de sangre consumida durante todo el crecimiento del insecto hasta ingresar a la adultez. Por este

TABLE II. Effect of restricted feeding on blood intake, development time and mortality of *T. infestans* fed on restrained chickens

Temperature (°C)	Feeding time (min/week)	Nymphal instar					Adult	Total nymphal mortality (%)	Total blood intake* (mg)	Blood intake per adult* (mg)	
		I	II	III	IV	V					
35	10	—	31**	77	112	168	256	85	25966	1038.6	
	20	—	19	48	75	111	184	85	36551	1840.6	
	40	—	13	28	72	91	133	65	48943	1902.8	
	Mean mortality (%)	44.0	14.7	13.7	18.7	34.3	100				
27	10	—	69	95	124	176	264	78	42896	1715.8	
	20	—	56	83	108	135	177	50	56737	2093.6	
	40	—	48	74	102	141	176	42	59786	2135.2	
	Mean mortality (%)	40.3	4.5	3.7	3.1	8.0	100				
22	10	—	56	98	155	207	379	77	41907	1676.3	
	20	—	35	60	96	136	202	39	57425	2209.7	
	40	—	19	43	80	119	181	19	55641	1920.4	
	Mean mortality (%)	20.5	3.3	6.0	5.0	12.5	100				
15	10	—	332	} discontinued							
	20	—	>435								
	40	—	267								
	Mean mortality (%)	62.8	100								

*At date nearest to 50% adult emergence.

**The figures in the body of the table are the times to 50% emergence in days since the first-instar nymphs were collected.

TABLA 3.1: Tiempo de maduración en función de la alimentación y la temperatura [Schofield, 1982].

motivo se propone una aproximación que se explica a continuación.

En el mismo artículo, Schofield observó que cerca de los 30 minutos de alimentación –sin interrupciones– las ninfas de los estadios I y V ya no consumen más sangre. Se puede por lo tanto suponer, a partir de la **Tabla 3.1**, que para un tiempo de consumo de 40 minutos una ninfa se sacia completamente cuando la ingesta de sangre es óptima. El próximo paso a seguir es el de estimar la cantidad de sangre promedio diaria por estadio ninfal, para esta situación de ingesta óptima. Para ello, se trabaja con la publicación de Juárez anteriormente citada. En la **Fig. 3.1** se muestran las ingestas medias por día para los cinco estadios, a 25°C y 30°C, y también una interpolación lineal de dichas ingestas a 27°C. Estos valores se obtienen dividiendo la cantidad total de sangre ingerida durante el estadio en cuestión por la duración del mismo. Si bien estos valores no pueden aplicarse al trabajo de Schofield (ya que nada indica que las ninfas empleadas en una publicación ingieran la misma cantidad de sangre que aquellas usadas en otras publicaciones), como aproximación se supondrá que las tasas de ingesta de los cinco estadios ninfales de la publicación de Schofield son igualmente proporcionales a las tasas de ingesta del trabajo de Juárez, considerando siempre una alimentación semanal y una misma temperatura. Es decir, si por ejemplo a 25°C para el estadio I hay un factor de proporción entre la ingesta de la publicación de Schofield y la ingesta de la publicación de Juárez igual a ' $\alpha_{25^\circ\text{C}}$ ', entonces se supone que existirá la misma relación de proporción en los demás estadios entre ambas publicaciones. De este modo, a partir de los tiempos de desarrollo de la **Tabla 3.1** para ingesta óptima (40') y 27°C, y a partir de los valores de ingesta de la **Fig. 3.1** (puntos verdes), se tiene la siguiente relación:

$$\alpha_{27^\circ\text{C}} \cdot [0,411 \cdot (48) + 1,149 \cdot (74 - 48) + 3,531 \cdot (102 - 74) + 8,383 \cdot (141 - 102) + 13,129 \cdot (176 - 141)] = 2135,2$$

$$\text{O sea, } \alpha_{27^\circ\text{C}} = 2,28$$

Por lo que, siguiendo la estimación, las ninfas empleadas por Schofield a 27°C habrían ingerido un poco más del doble de sangre por día (en promedio) que las ninfas del trabajo de Juárez.

Por otra parte, como no es posible extrapolar los valores de la **Fig. 3.1** a temperaturas superiores e inferiores (ya que no se tiene información sobre el comportamiento de la ingesta de las ninfas a estas temperaturas), entonces se tomarán los valores de Juárez a 25°C y 30°C

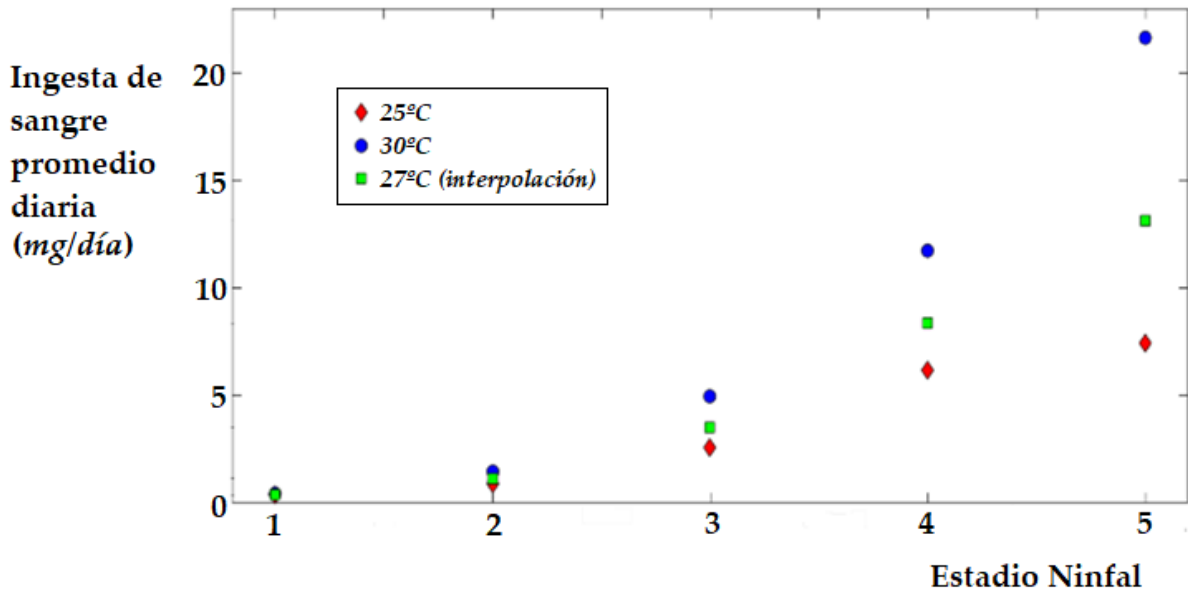


FIGURA 3.1: Tasa de ingesta diaria por estadio ninfal a distintas temperaturas [Juarez, 1970].

para aplicar el mismo procedimiento a las ninfas alimentadas a 22°C y 35°C en Schofield, respectivamente. Entonces se tiene:

$$\alpha_{22^{\circ}\text{C}} \cdot [0,376 \cdot (19) + 0,929 \cdot (43 - 19) + 2,589 \cdot (80 - 43) + 6,160 \cdot (119 - 80) + 7,461 \cdot (181 - 119)] = 1920,4$$

$$\alpha_{22^{\circ}\text{C}} = 2,32$$

$$\alpha_{35^{\circ}\text{C}} \cdot [0,463 \cdot (13) + 1,480 \cdot (28 - 13) + 4,945 \cdot (72 - 28) + 11,719 \cdot (91 - 72) + 21,632 \cdot (133 - 91)] = 1902,8$$

$$\alpha_{35^{\circ}\text{C}} = 1,38$$

Estas tres relaciones obtenidas (α_i) sugieren que a medida que aumenta la temperatura más se asemeja la ingesta diaria entre las ninfas de ambas publicaciones, y que entre los 22°C y 27°C la diferencia de ingesta es considerable y varía muy poco. Teniendo entonces valores de α a diferentes temperaturas, es posible estimar el nivel de ingesta en las demás situaciones de la **Tabla 3.1**. La primera fila de esta tabla contiene los tiempos de desarrollo a una temperatura de 35°C y tiempo de alimentación de 10 minutos, pero nuevamente se desconocen las ingestas por estadio. Si para este caso se considera que la ingesta diaria en cada estadio es igualmente proporcional a la ingesta diaria en su respectivo estadio para un tiempo de 40 minutos, entonces empleando el valor de α a 35°C se puede averiguar dicha proporción. Es decir, se aplica el mismo procedimiento usado para el cálculo de los α_i , pero esta vez la temperatura es constante y quien varía es el nivel de ingesta.

En la **Tabla 3.2** se detallan los valores estimados de ingesta diaria por estadio a partir de la **Tabla 3.1** aplicando el criterio anterior. Las filas correspondientes a 20 minutos de tiempo de alimentación de la **Tabla 3.1** no se tienen en cuenta porque corresponden a un tiempo que en los estadios ninfales superiores puede ser suficiente para saciarse, pero parece no serlo para ninfas de estadios inferiores [Schofield, 1982], por lo que el error incurrido al considerar que todos los estadios consumieron el mismo nivel de sangre sería mayor que en los casos de 10 y 40 minutos. Con los valores de la **Tabla 3.2** para ingesta óptima o máxima, junto con los valores de la **Fig. 3.1**, es posible diseñar una función por estadio ninfal que

Temperatura	Tiempo de ingesta	Ingesta diaria promedio por estadio ninfal (mg/día)					Proporción de ingesta máxima
		NI	NII	NIII	NIV	NV	
35°C	10'	0,17	0,55	1,84	4,37	8,06	0,27
	40'	0,64	2,04	6,82	16,17	29,85	1,00
27°C	10'	0,40	1,13	3,46	8,22	12,87	0,43
	40'	0,94	2,62	8,05	19,11	29,93	1,00
22°C	10'	0,35	0,86	2,40	5,72	6,92	0,40
	40'	0,87	2,16	6,01	14,29	17,31	1,00

TABLA 3.2: Estimación de la ingesta promedio diaria de sangre por estadio ninfal.

relacione la ingesta máxima diaria promedio de sangre con la temperatura. Si además se introduce el hecho de que a los 10°C las ninfas dejan de alimentarse [Joërg, 1962], y que a los 45°C mueren por hipertermia en pocas horas [Schofield, 1982] (debido a que en el modelo se toman temperaturas diarias promedio, se considera un límite de 43°C para la vida de los triatominos), se puede diseñar un conjunto de funciones de ajuste, mostradas en la Fig. 3.2.

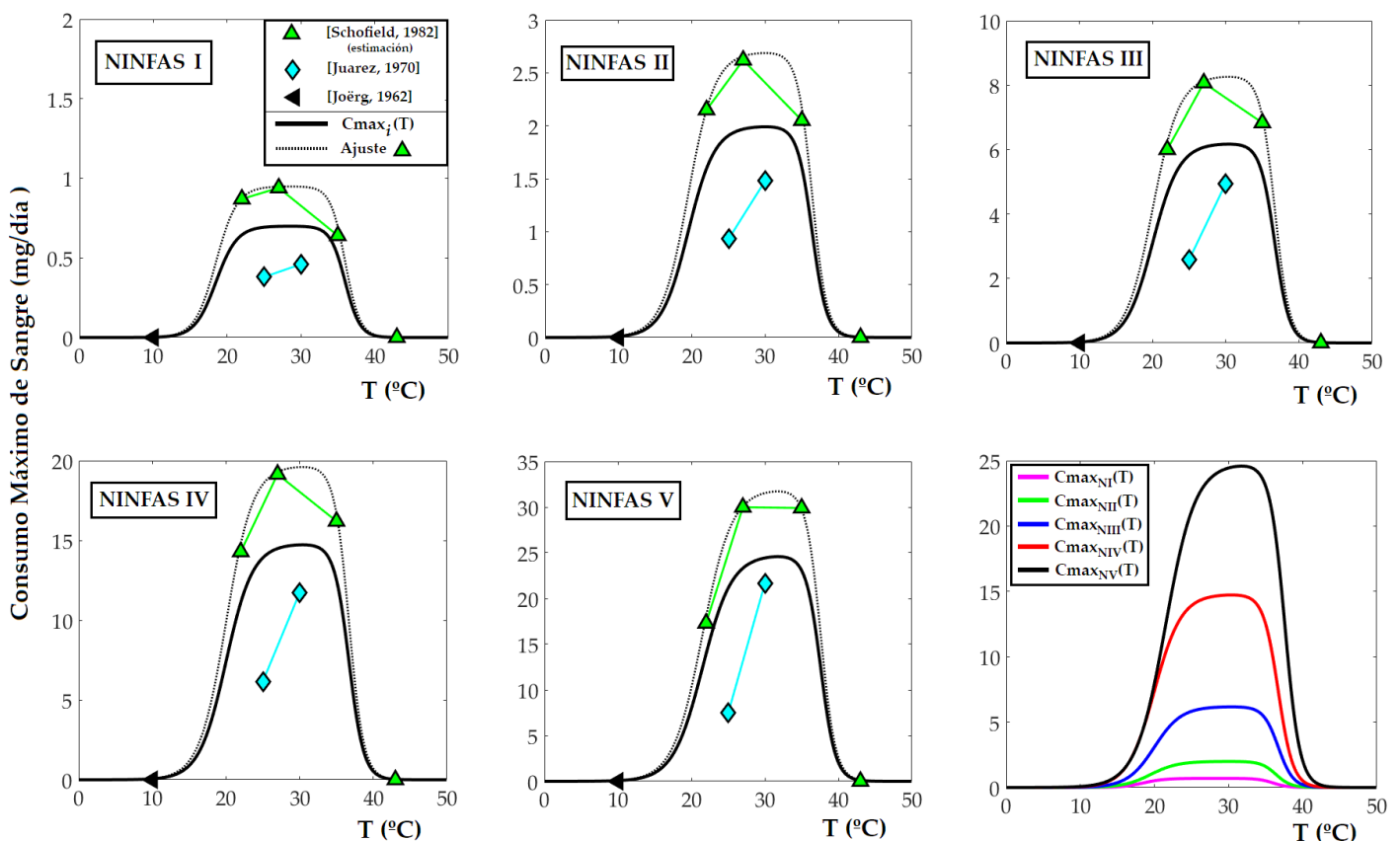


FIGURA 3.2: Valores experimentales de la tasa de ingesta diaria máxima (mg) por estadio ninfal en función de la temperatura. También se incluye la función de ajuste propuesta (ver Ec. 3.1).

En la Fig. 3.2 $C_{max_i}(T)$ es la “función de ingesta máxima” para ninfas ($i = NI, NII, \dots, NV$), una función que define la cantidad máxima u óptima de sangre que una ninfa del estadio i

puede ingerir por día (en promedio, ya que la ingesta real medida es cada una semana aproximadamente) dependiendo de la temperatura ambiental. Dicha función es igual a:

$$C_{\max_i}(T) = \frac{M_i}{\left[1 + \exp(A_i \times (T a_i - T))\right] \times \left[1 + \exp(T - T b_i)\right]}$$

(Ec. 3.1)

con

<i>i</i>	<i>M_i</i>	<i>A_i</i>	<i>Ta_i</i>	<i>Tb_i</i>
NI	0,7	0,7	18,5	36
NII	2,0	0,55	19,5	36,4
NIII	6,2		20	36,7
NIV	14,8			
NV	24,8	0,5	21,5	37,6

C_{max}(T) tiene unidades de mg/día y se puede interpretar del siguiente modo. Si las ninfas se encuentran en un hábitat tal que semanalmente pueden alimentarse sin dificultades hasta saciarse por completo, entonces la cantidad de sangre que ingieren en promedio por día viene dada por dicha función. Si en cambio existen limitaciones sobre la cantidad de sangre que pueden obtener, entonces la ingesta estará por debajo de la función **C_{max}**. Los parámetros de esta función (Ec. 3.1) son *M_i*, *Ta_i*, *Tb_i* y *A_i*. *M_i* es el valor máximo que puede alcanzar la función para todo el dominio de temperaturas; *Ta_i* y *Tb_i* son temperaturas (en °C) que están asociadas al crecimiento y decrecimiento de la función, respectivamente. El parámetro *A_i* determina la velocidad de crecimiento de la curva desde los 10°C hasta los 30°C; cuanto mayor es este parámetro más abrupto es el incremento de la función.

Para el diseño de **C_{max}** primero se desarrolla una función de ajuste que pase por los valores de [Schofield, 1982] (ver curvas “ajuste” en Fig. 3.2), por ser esta publicación la que más información presenta. A su vez se busca que esta función contemple cualitativamente los valores de [Juaréz, 1970], es decir, se tiene en cuenta que la ingesta es mayor a los 30°C que a los 25°C en todos los casos. Luego, a partir de estas curvas de ajuste, por medio de cuadrados mínimos se determina una amplitud (*M_i*) para establecer la posición de **C_{max}**.

Por otra parte, a partir de los valores estimados para la ingesta de sangre es posible modelar una función que relacione el tiempo de desarrollo de un estadio ninfal con la temperatura y la ingesta de sangre. Esta función se llamará “función desarrollo”. La Tabla 3.3 contiene los tiempos de desarrollo obtenidos de distintas publicaciones en las cuales las ninfas fueron alimentadas semanalmente con sangre de gallinas (salvo en [Guarneri, 2000], donde se alimentaron con sangre de palomas). La columna de “nivel de ingesta de sangre” de esta tabla –variable **X_c**– representa el porcentaje de ingesta respecto de la ingesta máxima posible (ver última columna de la Tabla 3.2). Se trabaja con esta variable porque de este modo se pueden usar los datos de todas las publicaciones en conjunto para el diseño de la función desarrollo, ya que las ninfas empleadas en cada publicación no necesariamente tienen la misma capacidad de ingesta, como se vio anteriormente. En las publicaciones para las que **X_c** es igual a uno, se tiene que, como el tiempo de alimentación (a partir de gallinas atadas) es mayor a 30 minutos, entonces se puede suponer que las ninfas se alimentaron hasta saciarse por completo [Schofield, 1982].

Tiempo de desarrollo (días)					Nivel de ingesta de sangre X_c	Temp (°C)	Fuente	
NI	NII	NIII	NIV	NV				
18,9	19,7	24,1	34,9	103,2	1,00	25	[Juarez, 1970]	
11,0	14,8	14,6	16,7	29,1	1,00	30		
56	42	57	52	172	0,40	22	[Schofield, 1982] (estimaciones)	
69	26	29	52	88	0,43	27		
31	46	35	56	88	0,27	35		
19	24	37	39	62	1,00	22		
48	26	25 (*)	27 (*)	35	1,00	27		
13	15	27 (*)	19	42	1,00	35		
∅ (hipertermia)					∅	≥ 43		
31,2	32,3	17,4	11,1	48,9	1,00	26	[Rabinovich, 1972]	
38,2	21,2	22,3	47,0	118,3	1,00	28	[Guarneri, 2000]	
∅					∅	≤ 10	[Hack, 1955]	
							[Joërg, 1962]	
					< 0,20 (aprox.)	20-30		[P-S, 1973]
								[Hack, 1955]

TABLA 3.3: Tiempos de desarrollo de los estadios ninfales en función de la temperatura y la ingesta de sangre.

(*): Se toma el valor para un tiempo de alimentación de 20' por ser considerablemente inferior al de 40'.

Como ya se mencionó, cuando las ninfas no se alimentan ($X_c = 0$) no se desarrollan. Por este motivo figura el símbolo de conjunto vacío (\emptyset) en la **Tabla 3.3**. Esto no solo ocurre cuando la ingesta es nula, sino que en realidad se ha estudiado que existe un umbral de alimentación mínima para el desarrollo ([Hack, 1955], [P-S, 1973]), por debajo del cual las ninfas permanecen en su estadio prolongadamente hasta morir, sin haber realizado su próxima muda. No se conoce con precisión este valor umbral para cada estadio, por lo que se debe recurrir a una estimación. A partir de estas últimas dos publicaciones citadas se calcula que este umbral se encuentra entre un 10% y 20% del valor de ingesta óptima, que equivaldría a una única toma durante el estadio (en un margen de 20°C~30°C) y con una duración inferior a 30 minutos, que corresponde al caso en que la ninfa no se sacia luego de la ingesta. Si la toma es completa y la ninfa llena al máximo su abdomen con sangre, es muy probable que se desarrolle y realice muda, salvo para las ninfas de segundo estadio donde las probabilidades son todavía bajas [P-S, 1973]. Por lo tanto, con estas consideraciones, se ha elegido un valor umbral del 20% de ingesta óptima. Es decir que si $X_c < 0,20$ entonces la ninfa no se desarrollará, como figura en la **Tabla 3.3**.

Otro aspecto del cual no se posee información en detalle es el tiempo de desarrollo de las ninfas en las regiones cercanas a las temperaturas críticas (10°C y 43°C). Únicamente se tienen datos para las ninfas I a 15°C [Schofield, 1982]. A partir de un descenso de temperatura de 20°C a 10°C los tiempos de desarrollo comienzan a crecer exponencialmente,

llegando a ser superiores al año (ver Fig. 3.3). Para la región crítica de temperaturas elevadas solo se tiene información hasta los 35°C [Schofield, 1982]. A diferencia de la otra región crítica, aquí los tiempos de desarrollo se mantienen prácticamente constantes. Por lo tanto, debido a la falta de información, se estima con extrapolación el posible comportamiento que tendrían las curvas de desarrollo cerca de las zonas de temperaturas críticas.

En la Fig. 3.3 se grafican los valores de tiempos de desarrollo del estadio ninfal I de la Tabla 3.3 en función de la temperatura y el nivel de ingesta de sangre. En la misma gráfica también se detalla la función desarrollo propuesta para dicho estadio ninfal a distintos valores de nivel de ingesta X_c (ver más adelante la Ec. 3.2). Además de los valores de la Tabla 3.3, se han incluido también (en la Fig. 3.3) aproximaciones lineales por interpolación y extrapolación de los valores obtenidos a partir de [Schofield, 1982] para los niveles de ingesta $X_c = 0,43$ y $X_c = 0,27$, respectivamente. Se puede observar en la región de 22°C~30°C que hay un máximo relativo para 27°C (en especial para $X_c = 1,00$). Se desconoce el motivo de esta variación en los tiempos de desarrollo en esta etapa, ya que, como se verá en la Fig. 3.4, a medida que se avanza en los sucesivos estadios este fenómeno desaparece. También se incluyen valores experimentales a 15°C, pero con un nivel de ingesta desconocido, obtenidos de [Schofield, 1982].

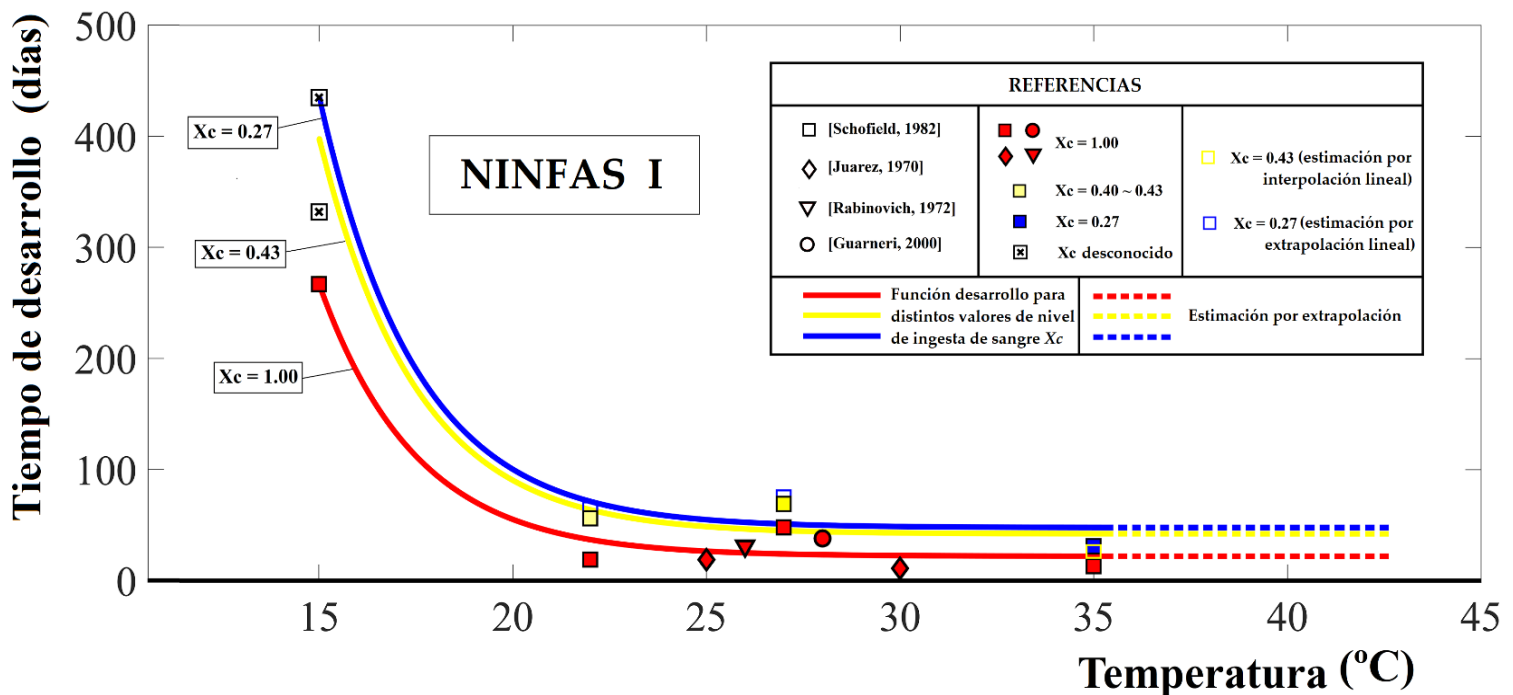


FIGURA 3.3: Tiempos de desarrollo en función de la temperatura T y el nivel de ingesta de sangre X_c para ninfas I.

La Fig. 3.3 también contiene distintas curvas de la función propuesta. Se puede observar que por fuera de las temperaturas críticas (<10°C y >43°C) esta función no está definida ya que no hay desarrollo. Por otra parte, se han priorizado los aspectos cualitativos sobre los cuantitativos, en el sentido de que la forma de la función queda definida principalmente por las relaciones entre distintos datos de una misma publicación. Debido a esto, las publicaciones de [Schofield, 1982] y [Juarez, 1970] son las más influyentes por poseer al

menos dos valores experimentales a distintas temperaturas y permiten establecer el tipo de comportamiento de la función. Por ejemplo, a partir de la publicación de Juárez se observa que el tiempo de desarrollo para el primer estadio a 25°C es ligeramente superior que a los 30°C. Por lo tanto, el diseño de la función se centra en primer lugar en este tipo de aspectos de forma, y luego una vez establecida la función se determina su posición empleando un análisis estadístico de los datos (cuadrados mínimos). A continuación se detalla la expresión de dicha función desarrollo $\text{Dev}_i(T, Xc)$ para los cinco estadios ninfales:

$$\text{Dev}_i(T, Xc) = (\alpha_{1i} - \alpha_{2i} \times Xc) \times \exp(-0,4 \times T) + (\beta_{1i} - \beta_{2i} \times Xc) \quad \text{para } 15 \leq T < 43 \text{ y } Xc > 0,20 \quad (\text{Ec. 3.2})$$

siendo:

i	$\alpha_{1i} (\times 10^4)$	$\alpha_{2i} (\times 10^4)$	β_{1i}	β_{2i}
NI	17,8	7,9	57,3	35,3
NII	18,2	8,4	39,1	16,7
NIII	22,3	10,5	35,3	15,9
NIV	23,7	10,9	53,3	30,4
NV	52,7	24,4	120,5	68,5

Las unidades de la Ec. 3.2 son °C para la temperatura T y días para la función Dev_i y parámetros α_{ji} y β_{ji} . Se elige una forma exponencial ya que se observa el fuerte aumento del tiempo de desarrollo a 15 °C y la cola en la región $T > 22$ °C. La Ec. 3.2 contiene toda la información disponible sobre los tiempos de desarrollo de los cinco estadios ninfales en función de la temperatura y la ingesta de sangre. Dado que se dispone de muy pocos datos de desarrollo para una temperatura constante y un nivel de ingesta de sangre variable, se considera una dependencia lineal para Xc . Esto implica que las curvas a $Xc = cte$ guardan una relación lineal entre sí (ver curvas roja, amarilla y azul en la Fig. 3.3). Los parámetros α_{1i} y α_{2i} describen la separación entre estas curvas exponenciales. Por último, los parámetros β_{1i} y β_{2i} están vinculados principalmente con el tiempo de desarrollo para la región de alta temperatura, donde la parte exponencial ya no influye. Todos los parámetros α y β se han obtenido mediante un ajuste de cuadrados mínimos estándar.

En la Fig. 3.4 se grafica la función $\text{Dev}_i(T, Xc)$ para los estadios ninfales II, III, IV y V. Como se mencionó anteriormente, para estos estadios no se tienen datos a 15°C, por lo que la forma de la función en esta región es completamente estimativa, siguiendo el mismo patrón que para las ninfas I pero con un pico a los 10°C un tanto mayor para el estadio ninfal V, ya que se observa en la Tabla 3.3 (para todas las publicaciones) que este estadio presenta un tiempo de desarrollo superior a los demás.

En esta sección se han diseñado las funciones de ingesta máxima (\mathbf{Cmax}_i) y de desarrollo (\mathbf{Dev}_i). Es importante recordar que la función desarrollo depende del nivel de ingesta de sangre Xc , lo que implica que, si la ingesta de sangre y la temperatura varían, no necesariamente debe variar Xc , ya que, por ejemplo, a 20°C la ingesta óptima diaria de ninfas V es aproximadamente 10mg (ver Fig 3.2), mientras que a 25°C es 30mg pero en ambos casos $Xc = 1,00$, y las dos situaciones corresponderán a la curva roja de la Fig. 3.4 para ninfas V.

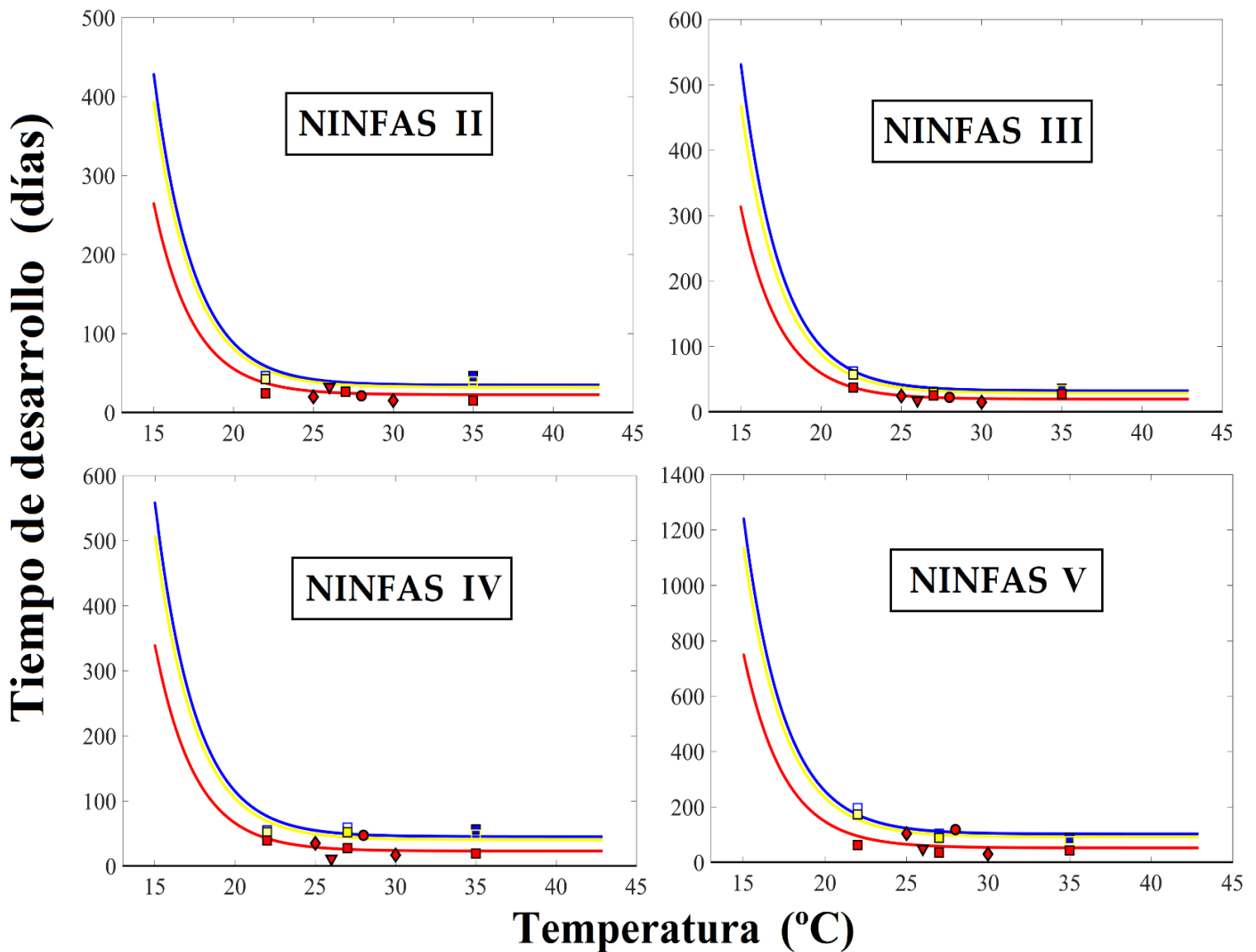


FIGURA 3.4: Tiempos de desarrollo en función de la temperatura T y el nivel de ingesta de sangre X_c para ninfas II (*arriba izquierda*), ninfas III (*arriba derecha*), ninfas IV (*abajo izquierda*) y ninfas V (*abajo derecha*).

Se pueden entonces realizar dos tipos de enfoques para el diseño del modelo poblacional: o bien implementar el nivel de ingesta como parámetro restrictivo y por lo tanto prescindir de la función $C_{max,i}$, o bien emplear una cantidad fija de sangre disponible para los insectos y recurrir a la función $C_{max,i}$ para el cálculo de X_c . En este último caso X_c es variable (cuando varía la temperatura) mientras que en el primero puede no serlo.

3.2.2 Tasas de mortalidad

La mortalidad de las ninfas es otro fenómeno que depende de la temperatura y de la ingesta de sangre promedio. En la **Tabla 3.1** se puede observar que al final de cada columna de tiempo de desarrollo (para una temperatura fija) se incluye el porcentaje promedio de mortalidad que existió para ese grupo de ninfas. Así, por ejemplo, si se considera el primer valor de mortalidad en dicha tabla, de 44,0% (ninfas I a 35°C), este es equivalente al

promedio entre: la mortalidad de las ninfas I alimentadas por 10' semanales durante 31 días (tiempo que duró su desarrollo), la mortalidad de las alimentadas por 20' semanales durante 19 días y la mortalidad de las alimentadas por 40' semanales durante 13 días. En todos los casos el número de ninfas inicial es siempre el mismo. A su vez, se puede observar también en dicha tabla que hay una columna llamada “*Total nymphal mortality (%)*”, la cual indica el porcentaje de mortalidad total de todos los estadios ninfales en conjunto, a un tiempo de alimentación fijo y a una temperatura fija. Entonces, por ejemplo, el primer valor de esta columna es 85%, que es la mortalidad total que hubo para un grupo de ninfas que se desarrollaron desde el estadio I hasta la adultez bajo condiciones de 35°C y 10' de tiempo de alimentación semanal.

La **Tabla 3.1** solo incluye estas dos medidas de mortalidad, por lo que para averiguar el porcentaje de mortalidad de cada estadio ninfal a temperatura y tiempo de alimentación predefinidos, es necesario recurrir a una estimación estadística. Si se toman, por ejemplo, los porcentajes de mortalidad a 35°C para todos los tiempos de desarrollo, se puede plantear el siguiente conjunto de ecuaciones:

$$\left\{ \begin{array}{l} p_{I,10'} + p_{I,20'} + p_{I,40'} = 3 \times 0,44 = 1,320 \\ p_{II,10'} + p_{II,20'} + p_{II,40'} = 3 \times 0,147 = 0,441 \\ p_{III,10'} + p_{III,20'} + p_{III,40'} = 3 \times 0,137 = 0,411 \\ p_{IV,10'} + p_{IV,20'} + p_{IV,40'} = 3 \times 0,187 = 0,561 \\ p_{V,10'} + p_{V,20'} + p_{V,40'} = 3 \times 0,343 = 1,029 \end{array} \right.$$

siendo $p_{i,j}$ la probabilidad de mortalidad (normalizada) durante el desarrollo de una ninfa del estadio i que fue alimentada a un tiempo semanal j . Como estimación se plantea lo siguiente. Tomando la columna “*Total nymphal mortality (%)*” de la **Tabla 3.1** se calcula el valor medio para cada temperatura. Así, en el caso de 35°C se tiene que este valor es $x = (0,85 + 0,85 + 0,65)/3 = 0,783$. Luego se calcula la proporción que hay entre los valores de dicha columna y el valor medio x . Entonces en el ejemplo estas proporciones son $(0,85/0,783; 0,85/0,783; 0,65/0,783) = (1,085; 1,085; 0,830)$. Por último, se reemplaza cada $p_{i,j}$ por el producto entre el valor promedio de la mortalidad por estadio ninfal (0,44 en el ejemplo) y su proporción correspondiente. Así, la primera ecuación del conjunto anterior queda:

$$p_{I,10'} + p_{I,20'} + p_{I,40'} = (1,085 + 1,085 + 0,830) \times 0,44 = 1,320 \quad \Rightarrow \quad p_{I,10'} = p_{I,20'} = 0,48 \quad \text{y} \quad p_{I,40'} = 0,37$$

De este modo, se pueden averiguar de manera aproximada los valores $p_{i,j}$ buscados. Haciendo este procedimiento para todos los valores de la **Tabla 3.1** y descartando luego aquellos que corresponden a un tiempo de alimentación de 20 minutos (ya que no serán empleados por lo explicado en la subsección anterior) se obtiene un conjunto de valores de mortalidad asociados a la temperatura y al nivel de ingesta de sangre, los cuales se detallan en la **Tabla 3.4**.

A partir de estos valores es posible calcular la tasa de mortalidad para cada estadio ninfal, en función de la temperatura y el nivel de ingesta de sangre. Para ello se divide cada valor $p_{i,j}$ por su correspondiente tiempo de desarrollo (**Tabla 3.3**). En la **Tabla 3.5** se encuentran las tasas de mortalidad calculadas a partir de esta estimación explicada, y también se incluyen valores de otras publicaciones a una temperatura prefijada.

$p_{i,j}$					t (min)	X_c	Temp (°C)
NI	NII	NIII	NIV	NV			
0,351	0,056	0,103	0,086	0,214	10	0,40	22
0,555	0,062	0,051	0,043	0,110		0,43	27
0,477	0,160	0,149	0,203	0,372		0,27	35
0,087	0,014	0,025	0,021	0,053	40	1,00	22
0,299	0,033	0,027	0,023	0,059		1,00	27
0,365	0,122	0,114	0,155	0,285		1,00	35

TABLA 3.4: Estimación de la mortalidad ninfal en función de la temperatura y el nivel de ingesta de sangre en [Schofield, 1982]

Tasa de Mortalidad (x 10 ⁻³ días ⁻¹)					Nivel de ingesta de sangre X_c	Temp (°C)	Fuente
NI	NII	NIII	NIV	NV			
6,27	1,33	1,81	1,65	1,24	0,40	22	[Schofield, 1982] (estimaciones)
8,04	1,27	1,76	0,83	1,25	0,43	27	
15,39	3,48	4,26	3,63	4,23	0,27	35	
4,58	0,58	0,68	0,54	0,85	1,00	22	
6,23	1,27	1,08	0,85	1,69	1,00	27	
28,08	8,13	4,22	8,16	6,79	1,00	35	
1000					∅	≥ 43	
6,01	1,53	0,94	5,71	3,33	1,00	26	[Rabinovich, 1972]
7,09	0,99	0,94	0,45	0,52	1,00	28	[Guarneri, 2000]
540					∅	-2	[Blaskley, 1968]
1000						≤ -6	
11,24	6,80	5,99	5,71	7,87	0 (*)	20-26	[P-S, 1973]

TABLA 3.5: Tasas de mortalidad de los estadios ninfales en función de la temperatura y el nivel de ingesta de sangre.

(*): Para ingesta nula no hay desarrollo, por lo que la tasa se calcula sobre el tiempo de vida del estadio ninfal.

Al dividir las probabilidades de muerte (normalizadas) de cada estadio por su tiempo de desarrollo ocurre que su resultado aumenta a medida que la temperatura crece. Esto se debe a que, por una parte, los tiempos de desarrollo son menores a temperaturas cercanas a los 35°C que a temperaturas cercanas a los 20°C, y por otra parte, porque hay mayor probabilidad de muerte en la región de 35°C que en la región de 20°C, como se observa en la **Tabla 3.1**.

Trabajando del mismo modo que para el diseño de la función desarrollo y siguiendo los mismos criterios anteriormente explicados (cualitativos en primer lugar y luego

cuantitativos), a partir de la **Tabla 3.5** se modela la “función mortalidad” para ninfas $Death_i(T, X_c)$, con $i = NI, NII, \dots, NV$. En la **Fig. 3.5** se grafican los valores de la **Tabla 3.5** para el primer estadio ninfal junto con el ajuste de la función $Death_{NI}$ propuesta.

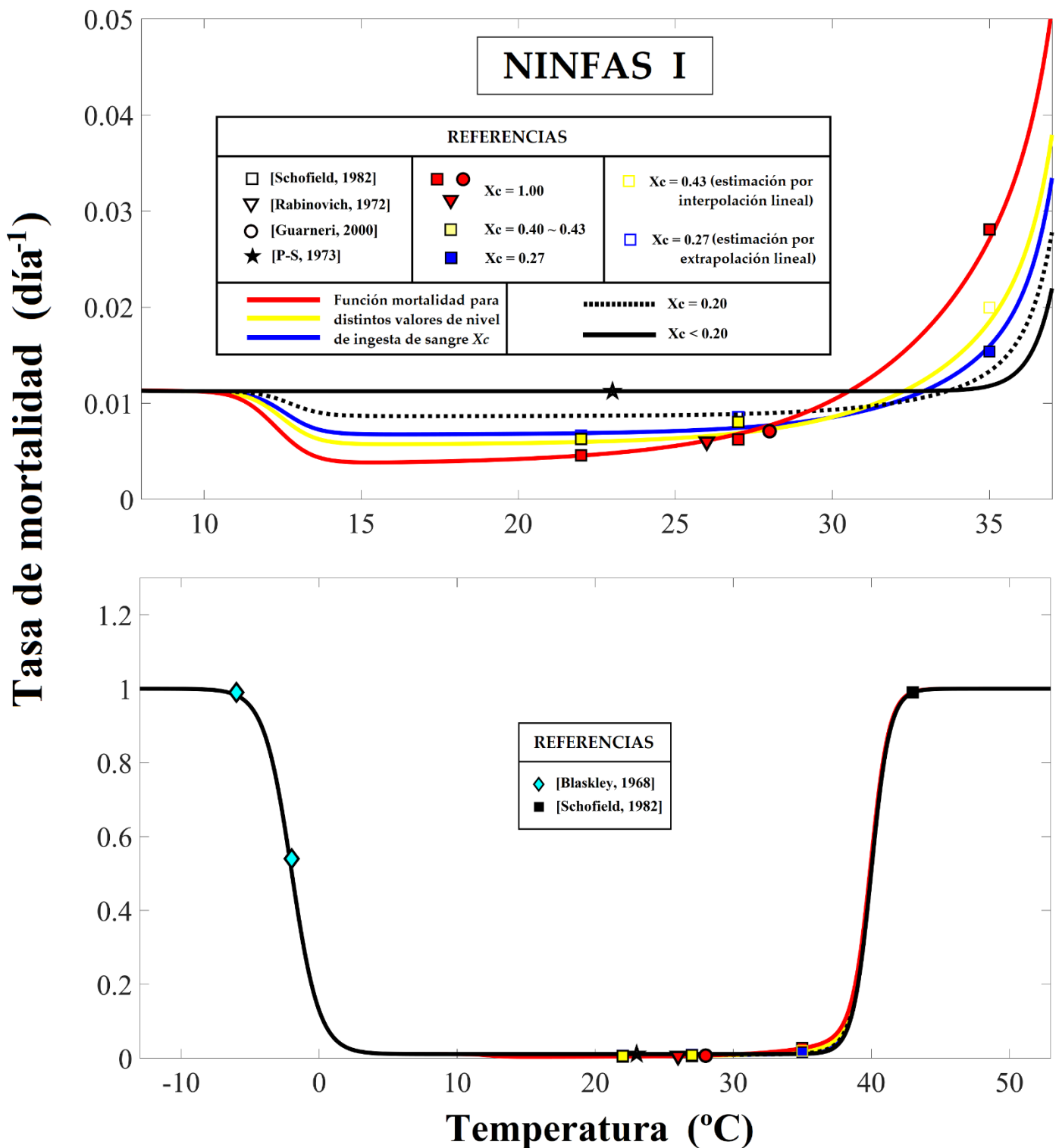


FIGURA 3.5: Tasa de mortalidad en función de la temperatura T y el nivel de ingesta de sangre X_c para ninfas I.

Imagen superior: Datos experimentales y función mortalidad entre 8 y 37°C.

Imagen inferior: Función mortalidad para un dominio más amplio de temperatura.

Por una parte, se observa en la **Fig. 3.5a** que hay un aumento de la tasa de mortalidad desde los 15°C hasta los 10°C y que todas las curvas convergen a una única curva (curva negra) por debajo de los 10°C. Esto se debe a que a menos de 10°C no existe ingesta de sangre y por lo tanto tampoco hay desarrollo del estadio ninfal. Entonces, por debajo de esta temperatura solo existe una curva correspondiente a la situación de desarrollo nulo. Se observa también que esta curva es casi constante en el dominio de temperaturas mostrado en la **Fig. 3.5a**. Esto es un supuesto ya que solamente se posee un único dato de ingesta nula [P-S, 1973] y se trata de un estudio realizado a temperatura ambiente (entre 20 y 26°C aproximadamente), en donde se estudió cuantos días sobreviven las ninfas del estadio i bajo condiciones de inanición.

Otro aspecto que se observa en la **Fig. 3.5a** es el cambio en la tasa de mortalidad a los 28°C, siendo esta cada vez mayor cuanto mayor es la temperatura y cuanto mayor es la ingesta de sangre. En parte esto se debe a que los tiempos de desarrollo son menores por encima de los 30°C que por debajo de esta temperatura (ver **Fig. 3.3**), y dado que la tasa de mortalidad es la proporción de ninfas muertas sobre el número de días que dura el desarrollo, hay entonces una relación inversa. También son menores los tiempos de desarrollo cuando la ingesta de sangre es mayor, por lo que mayor es la función mortalidad a estos niveles de ingesta. La curva de puntos en la **Fig. 3.5a** corresponde a la tasa de mortalidad para el límite de desarrollo a bajo nivel de ingesta, es decir, cuando $Xc = 0,20$. A valores inferiores la ninfa no se desarrolla, por lo que a falta de datos se supone que la mortalidad es la misma que para una situación de ingesta nula (curva negra sólida).

En la **Fig. 3.5b** se observa la función mortalidad en un amplio dominio de temperaturas, donde se aprecia el cambio abrupto en la mortalidad para las regiones de temperaturas inferiores a los 0°C y superiores a los 38°C. A continuación, se detalla la función mortalidad propuesta:

$$\text{Death}_i(T, Xc) = 1 - f(T) \times \left[\frac{A_i + B_i \times \log \left(\frac{h(Xc)}{1 + \exp(\beta_{1i} \times (13 - T))} + \beta_{2i} \right)}{1 + \exp((\alpha_{1i} - \alpha_{2i} \times \log(h(Xc))) \times (T - T_i))} \right] \quad (\text{Ec. 3.3})$$

con $f(T) = \frac{1}{[1 + \exp(-T - 1,8)][1 + \exp(1,5 \times (T - 42))]}$ y $h(Xc) = Xc \times \Theta(Xc - 0,2) + \varepsilon$

con los siguientes valores para los parámetros:

i	A_i	B_i	α_{1i}	α_{2i}	β_{1i}	β_{2i}	T_i
NI	0,9962	$26,5 \times 10^{-3}$	0,250	5×10^{-2}	2	6×10^{-2}	50
NII	0,9996	$8,5 \times 10^{-4}$	0,285	6×10^{-2}		$5,5 \times 10^{-4}$	52
NIII	0,9993	$1,2 \times 10^{-3}$	0,295	$2,5 \times 10^{-2}$		$1,5 \times 10^{-2}$	54
NIV	0,9999	$1,4 \times 10^{-3}$	0,283	$6,5 \times 10^{-2}$		$1,7 \times 10^{-2}$	52
NV	0,9989	3×10^{-4}	0,429	$4,94 \times 10^{-2}$	7	$1,5 \times 10^{-10}$	47

Las unidades de la **Ec. 3.3** son $^{\circ}\text{C}$ para la temperatura T y día^{-1} para la función **Death_i**. Al igual que para el diseño de la función desarrollo, todos los parámetros excepto A_i fueron establecidos a partir del criterio cualitativo ya explicado. Luego se determinó el valor de A_i a partir de un ajuste por cuadrados mínimos, ya que este parámetro está asociado con la posición vertical de toda la curva correspondiente a $X_c = 1,0$ (curva roja).

Se observa que la función mortalidad (**Ec. 3.3**) es de la forma “ $1 - F(X_c, T)$ ”, siendo F una función positiva para $T \in (10^{\circ}\text{C}; 43^{\circ}\text{C})$ y prácticamente nula para los demás valores del dominio de T , como se aprecia en la **Fig. 3.5b**. Esta nulidad de la función F se consigue por medio de la función $f(T)$ que aparece en la **Ec. 3.3**. En cuanto a los demás parámetros, se tiene que B_i está asociado con la distancia entre una curva cualquiera a ingesta constante y entre la curva a ingesta máxima (por ejemplo, en la **Fig. 3.5a** es la separación de las curvas amarilla, azul y negras respecto de la curva roja); cuanto mayor es B_i , mayor es la separación. Por otra parte, la posición de la curva para desarrollo nulo (curva negra sólida) está determinada a su vez por el valor de β_{2i} . El parámetro β_{1i} establece la velocidad con que todas las curvas convergen a la curva de desarrollo nulo en la región de los $10\text{-}15^{\circ}\text{C}$: cuanto mayor es β_{1i} más abrupta es la convergencia. Por otra parte, α_{1i} determina la velocidad de crecimiento de todas las curvas desde los 20°C hasta los 40°C ; cuanto menor es este parámetro, mayor es la velocidad. α_{2i} también permite ajustar esta velocidad, pero sin modificar la curva correspondiente a la ingesta máxima. Esto permite que α_{2i} junto con T_i establezcan la posición y forma del cambio de las curvas correspondientes a un nivel de ingesta $X_c < 1,00$ con la curva para $X_c = 1,00$ en la región de los $26\text{-}30^{\circ}\text{C}$. Por ejemplo, en la **Fig. 3.5a** se produce este cambio de posición de las curvas a los 28°C aproximadamente. Luego, por último, la función $h(X_c)$ impone el límite para $X_c = 0,20$ en el rango de la función mortalidad. Se puede observar que aparece una constante ε en la función h , la cual es un valor infinitesimal ($\sim 10^{-8}$) que permite evitar una indeterminación en la función F , dado que en su denominador figura la expresión “ $\log(h(X_c))$ ” (el logaritmo es en base 10).

En la **Fig. 3.6** se muestran las gráficas de la función mortalidad para las ninfas II, III, IV y V, junto con los valores experimentales obtenidos de publicaciones. Se observa una considerable diferencia en las curvas de la función mortalidad entre ninfas V y la de los demás estadios ninfales. Esto se debe a que el tiempo de desarrollo de las ninfas del quinto estadio es de dos a cuatro veces mayor que el tiempo de los demás estadios, para distintos valores de temperatura y de nivel ingesta de sangre.

3.3 Dinámica poblacional de vinchucas adultas

3.3.1 Composición de machos y hembras

De acuerdo con distintas publicaciones, la proporción de machos y hembras tiende a ser homogénea. Por ejemplo, en [Rabinovich, 1972] se determina una proporción promedio del 55,88% de hembras y 44,12% de machos al momento de emerger de su estadio previo. En [P-S, 1975] se encuentra una composición de 55,25% de hembras y 44,75% de machos. En [Di Iorio, 2017] se observa un 47,2% de hembras y un 52,8% de machos.

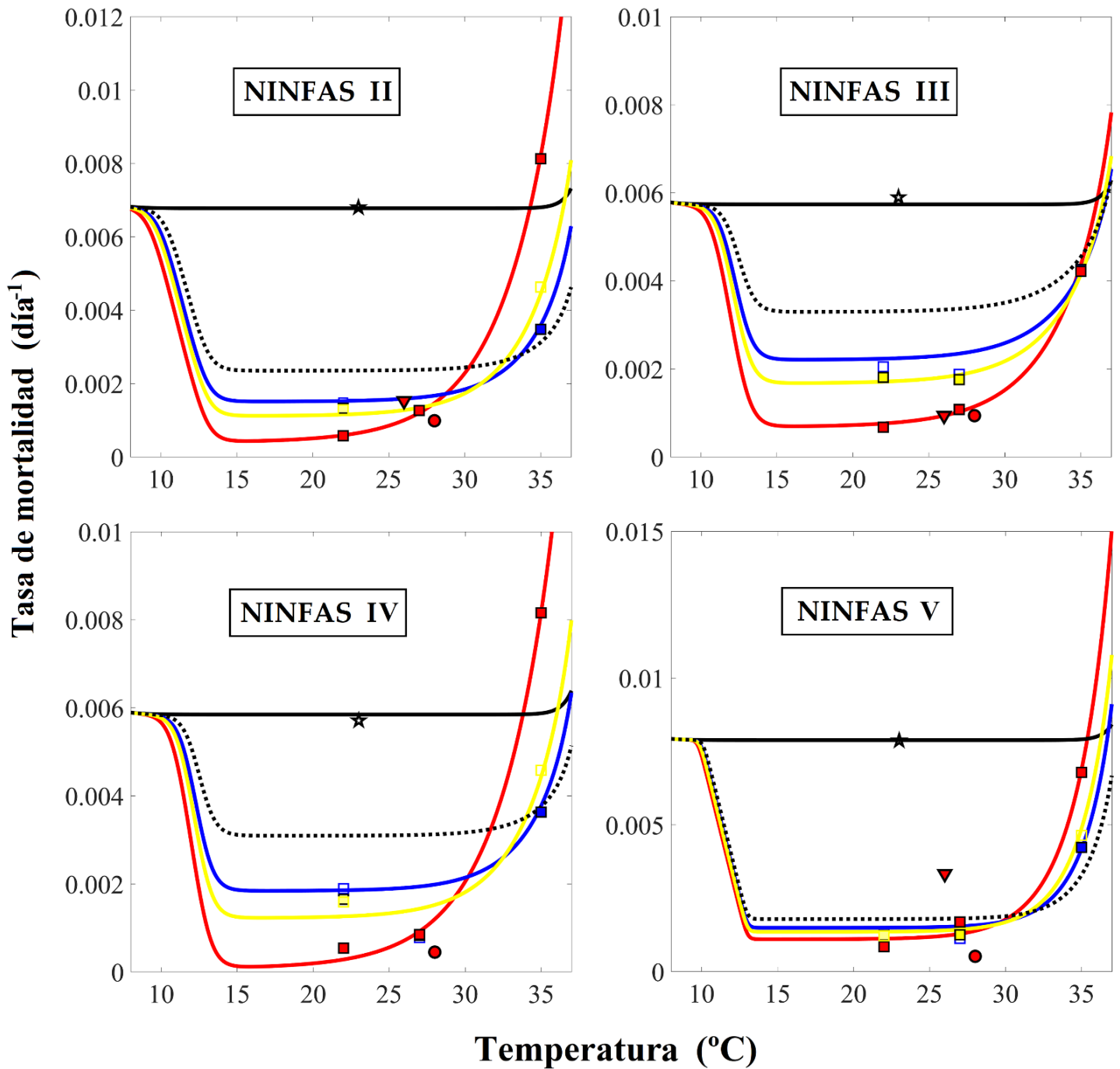


FIGURA 3.6: Tasas de mortalidad en función de la temperatura T y el nivel de ingesta de sangre X_c para ninfas II (*arriba izquierda*), ninfas III (*arriba derecha*), ninfas IV (*abajo izquierda*) y ninfas V (*abajo derecha*). Ver referencias en Fig. 3.5.

Inicialmente, para el modelo se propondrá que cuando las ninfas del estadio V realicen la última muda, un 50% de ellas ingrese a la población de adultas hembras y el otro 50% ingrese a la población de adultas machos. Esto no implica que las poblaciones de machos y hembras resulten homogéneas con el paso del tiempo, dado que –como se verá a continuación– presentan características distintas. Una vez ejecutado el modelo se analizará este aspecto.

3.3.2 Ingesta de sangre

En general, las cepas de machos y hembras ingieren menos cantidad de sangre que las ninfas V ([P-S, 1973], [Schofield, 1982]), aunque en algunos casos se observa lo contrario en las hembras [Catala, 1992]. Las hembras que han iniciado la fecundación de huevos ingieren mayor cantidad de sangre que las hembras vírgenes [Canale, 1985], y la cantidad de huevos fecundados depende, entre otros factores, de la cantidad de sangre ingerida ([Dale, 1978], [Schofield, 1982], [Nattero, 2011], [Rodríguez, 2014]).

De manera análoga a lo desarrollado sobre la ingesta máxima de sangre en ninfas en la subsección 3.2.1, se diseña una función ingesta máxima para hembras, $\mathbf{Cmax}_{Fem}(T)$, y una para machos, $\mathbf{Cmax}_{Male}(T)$. Cabe recordar que se consideran siempre experimentos en los cuales las vinchucas fueron alimentadas a partir de sangre de gallinas o palomas, y con una frecuencia semanal (excepto en [Dale, 1972], con frecuencias de 6 y 12 días). En la **Fig. 3.7** se grafican los valores experimentales de ingesta de sangre (ingesta promedio diaria) en hembras junto con la función \mathbf{Cmax}_{Fem} propuesta.

Para determinar \mathbf{Cmax}_{Fem} , al igual que lo hecho en ninfas, inicialmente se diseña otra función que ajuste los valores de [Schofield, 1982] a partir de la **Ec. 3.1** (curva negra de puntos en **Fig. 3.7**). Luego, se multiplica esta función por una constante a determinar, y su resultado es precisamente la función \mathbf{Cmax}_{Fem} . A diferencia de las funciones de ingesta máxima para ninfas, dicha constante no se obtiene a partir de un ajuste sobre los valores experimentales graficados en la **Fig. 3.7**, sino a partir de una correlación entre el consumo de las ninfas y el de las adultas. Esto es a fin de que el modelo no pierda consistencia al evaluar los datos de cada conjunto poblacional por separado (ninfas y adultas). Para ello, se trabaja con la publicación de [P-S, 1973], en donde se estudió la cantidad máxima de sangre que consumen ninfas y adultas en una única toma luego de siete días de ayuno a partir de su última muda (en el caso de ninfas I, siete días a partir de la eclosión). Entonces, estableciendo una relación entre estas cantidades máximas (de aquí en más, constantes CM_i) con los valores máximos de ingesta diaria en ninfas de la **Ec. 3.1** (constantes M_i), se puede aproximar un valor máximo de ingesta diaria para las vinchucas adultas, tanto para hembras como machos. En la **Tabla 3.6** se detallan los valores CM_i publicados en [P-S, 1973] y las constantes M_i de la **Ec. 3.1**. Evaluando los valores CM_i vs. M_i , se observa que un ajuste lineal podría emplearse, pero más preciso resulta un ajuste lineal con las variables $1/CM_i$ vs. $1/M_i$. Dado que el quinto estadio ninfal es el estadio previo al de hembras y machos, y a su vez el que presenta la ingesta más próxima a estas dos vinchucas adultas –en comparación con los demás estadios ninfales–, entonces se impone como condición que la recta pase por el punto correspondiente a los valores del quinto estadio ninfal. Para simplificar, se trabaja con las variables M_{NV}/M_i y CM_{NV}/CM_i (ver **Tabla 3.6**), y entonces la condición impuesta es que la recta pase por el punto (1; 1). En la **Fig. 3.8** se grafican los valores de la **Tabla 3.6** y su respectivo ajuste lineal. También se incluyen los valores encontrados para vinchucas hembras y machos.

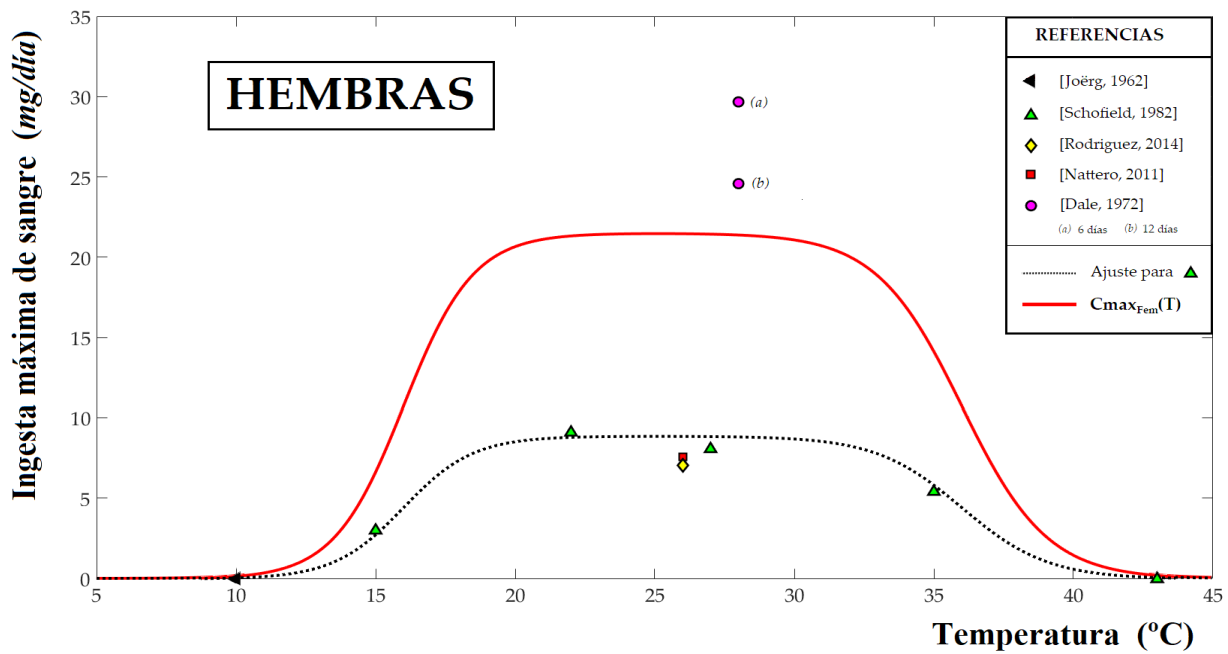


FIGURA 3.7: Valores experimentales de la tasa de ingesta diaria máxima promedio en hembras adultas en función de la temperatura. Se incluye la función de ajuste propuesta $C_{max_{Fem}}(T)$ (Ec 3.4).

	NI	NII	NIII	NIV	NV	Fem	Male
CM_i (mg)	5,64	21,2	77,6	120,7	394,1	312,0	223,8
CM_{NV}/CM_i	69,9	18,7	5,1	3,3	1,0	1,3	1,8
M_i	0,7	2,0	6,2	14,8	24,8	?	?
M_{NV}/M_i	35,4	12,4	4,0	1,7	1,0	?	?

TABLA 3.6: Valores de ingesta de sangre de cada estadio para una única toma luego de siete días de ayuno tras la muda (CM_i) [P-S, 1973] y valores de las constantes M_i de la Ec. 3.1.

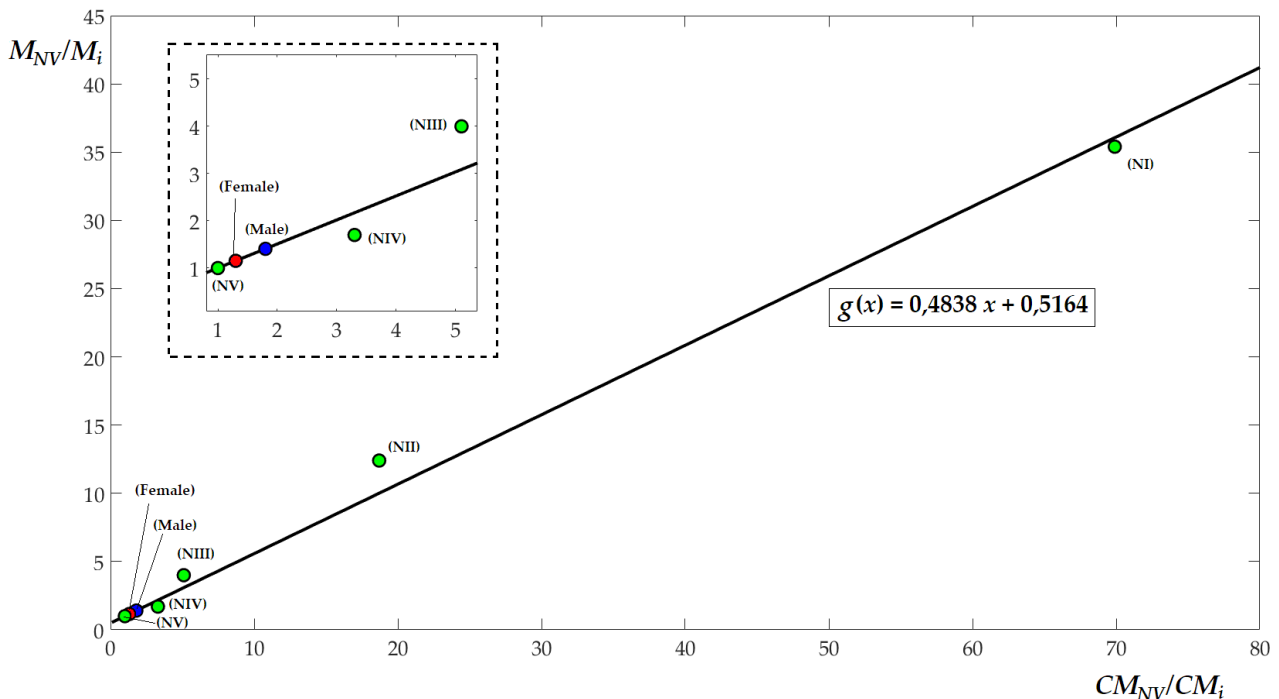


FIGURA 3.8: Correlación entre valores de ingesta de sangre de cada etapa para una única toma (CM_i) y las constantes M_i de las funciones $C_{max_i}(T)$. El recuadro es una ampliación de los primeros valores.

A partir de la función de ajuste $g(x)$ de la **Fig. 3.8** se evalúan los datos de las vinchucas adultas de la **Tabla 3.6**, para determinar su ingesta máxima diaria. Es decir, $g(CM_{NV}/CM_{Female}) = g(1,3) = 1,15$ y $g(CM_{NV}/CM_{Male}) = g(1,8) = 1,40$. Estos valores son consistentes en cuanto al hecho de que están comprendidos entre los valores de ninfas IV (1,6) y ninfas V (1,0) (ver **Fig. 3.11**), ya que como se mencionó anteriormente es sabido que las vinchucas adultas ingieren –generalmente– más cantidad de sangre que las ninfas IV y menos cantidad que las ninfas V ([López, 1999], [P-S, 1973]).

Conociendo entonces el nuevo valor de ingesta máxima diaria de las hembras se puede finalmente determinar la función $Cmax_{Fem}$ (ver **Fig. 3.7**). A continuación, se detalla dicha función:

$$Cmax_{Fem}(T) = \frac{\gamma \times 21,5}{\left[1 + \exp(0,8 \times (16 - T))\right] \times \left[1 + \exp(0,65 \times (T - 36))\right]} \quad (\text{Ec. 3.4})$$

donde las unidades de la temperatura T y la función $Cmax_{Fem}$ son $^{\circ}\text{C}$ y $mg \text{ sangre/día}$, respectivamente. Los términos de esta función ya fueron explicados en la **Ec. 3.1** (dado que se trata de la misma ecuación), con la excepción de que la **Ec. 3.4** contiene un parámetro (γ), el cual es necesario introducir por el siguiente motivo. A diferencia de los demás estadios, la ingesta de sangre máxima en las hembras adquiere un rol mucho más importante para todo el ciclo de la vinchuca, ya que la cantidad de huevos que las hembras ponen está directamente relacionada con la cantidad de sangre que ingieren. Esto da lugar a que los resultados del modelo sean muy sensibles a la función $Cmax_{Fem}$ porque afecta al tamaño de toda la población de triatominos. Debido a que (como se verá más adelante) se busca reproducir el modelo para distintos experimentos realizados, se introduce el parámetro γ en la **Ec. 3.4** a fin de adaptar esta ecuación a cada caso particular, puesto que, como ya se ha mencionado, distintas cepas de vinchucas empleadas en distintos experimentos en general tienen distintas capacidades de ingesta máxima y por lo tanto de oviposición. En la **Fig. 3.7** se grafica la función $Cmax_{Fem}$ para $\gamma = 1$. Este parámetro se determinará para cada caso particular que se estudie una vez planteado el modelo.

En cuanto a la ingesta de sangre en machos hay muy poca información publicada y los experimentos realizados son insuficientes. Por ejemplo, en [López, 1999] se determinó el peso corporal de machos, hembras y ninfas IV y V provenientes de zonas rurales, durante distintas épocas del año, pero no se detallan temperaturas ambientales ni tampoco los pesos corporales en ayunas de los triatominos. Por lo que, a falta de datos, se considerará que la función $Cmax_{Male}$ es igual a la función consumo máximo para ninfas V, $Cmax_{NV}$, pero que difiere en el valor del pico dado por la constante M_{NV} de la **Ec. 3.1**. Esta consideración se hace a partir del comportamiento de la alimentación visto en [López, 1999], donde se observa que las variaciones en la alimentación de ambos grupos son similares para distintas épocas del año. El valor para M_{Male} es el determinado por la función lineal $g(x)$ (ver **Fig. 3.8**), por lo que la aproximación para la función $Cmax_{Male}$ propuesta (en $mg \text{ sangre/día}$) es:

$$Cmax_{Male}(T) = \frac{17,6}{\left[1 + \exp(0,5 \times (21,5 - T))\right] \times \left[1 + \exp(T - 37,6)\right]} \quad (\text{Ec. 3.5})$$

3.3.3 Tasas de mortalidad

Para determinar las tasas de mortalidad en vinchucas adultas se trabaja de la misma manera que se trabajó en la subsección 3.2.2 para la obtención de tasas de mortalidad en ninfas, con la diferencia que ahora estas tasas se calculan sobre el tiempo que dura la adultez, es decir, desde la quinta muda ninfal hasta la muerte de la vinchuca adulta (en las ninfas se calculaba la proporción de mortalidad neta en el estadio sobre el tiempo que dura el desarrollo del estadio ninfal en cuestión).

En la **Fig. 3.9** se grafican valores experimentales para la tasa de mortalidad en vinchucas hembras, a distintas temperaturas y niveles de ingesta de sangre. El valor graficado correspondiente a una temperatura de 23°C y nivel de ingesta 0,22 [P-S, 1973] es una estimación que se calcula a partir de una única toma de sangre de 312,0 mg y un tiempo de vida en la adultez de 66 días, es decir, un promedio de alimentación (aproximado) de 312,0 mg/66 días = 4,72 mg/día. Esta ingesta corresponde –a 23°C– a un 22,1% respecto del valor de ingesta máxima de la Ec. 3.4 (21,4 mg/día), por lo que $X_c \approx 0,22$.

Se incluye también en la **Fig. 3.9** el ajuste propuesto para la función mortalidad en hembras, $\text{Death}_{Fem}(T, X_c)$. El procedimiento para su determinación es el mismo que el implementado para las funciones mortalidad en ninfas, explicado en la subsección 3.2.2.

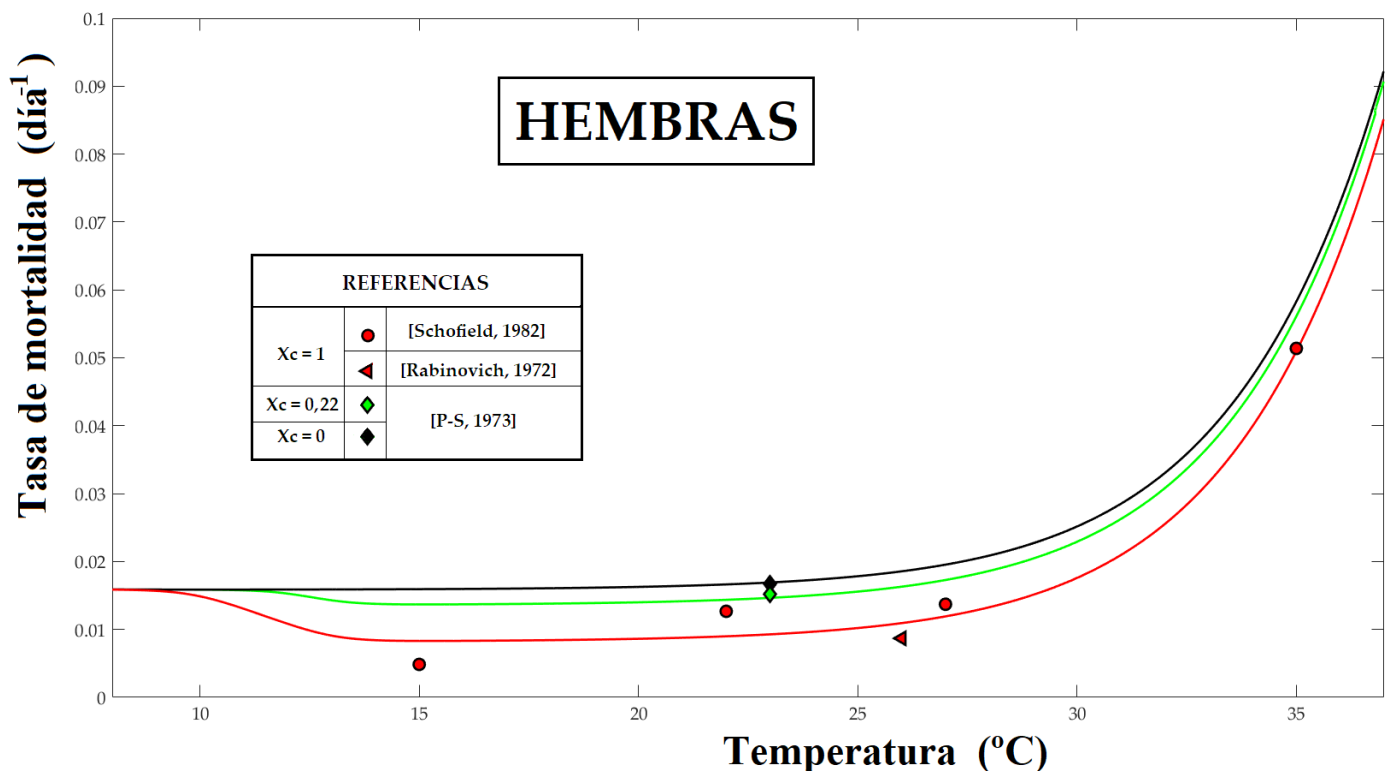


FIGURA 3.9: Tasa de mortalidad en vinchucas adultas hembras, en función de la temperatura y el nivel de ingesta de sangre. Se incluyen valores experimentales y los de la función $\text{Death}_{Fem}(T, X_c)$ correspondientes a los tres valores de X_c .

La función Death_{Fem} propuesta es la siguiente:

$$\text{Death}_{Fem}(T, Xc) = 1 - f(T) \times \left[\frac{0,9918 + 0,00123 \times \log \left(\frac{Xc^3}{1 + \exp(2 \times (13 - T))} + 0,002 \right)}{1 + \exp(0,31 \times (T - 45))} \right] \quad (\text{Ec. 3.6})$$

siendo $f(T) = \frac{1}{[1 + \exp(-T - 2)] \times [1 + \exp(1,5 \times (T - 42))]}$

donde las unidades de la temperatura y función mortalidad son $^{\circ}\text{C}$ y día^{-1} , respectivamente. La Ec. 3.6 es similar a la Ec. 3.3 pero no igual, dado que la función $h(Xc)$ que aparece en la Ec. 3.3 ya no es necesaria ahora porque en la adultez no hay futuras mudas, como ocurre con las ninfas. Esto implica que el umbral de ingesta mínima no esté presente en las vinchucas adultas y, por lo tanto, el rango de la función Death_{Fem} no tiene un valor constante para valores de $Xc \in (0; 0,2)$ a una temperatura fija. Por debajo de los 10°C y por encima de los 37°C esta función sí es igual a la función mortalidad en ninfas (ver Fig. 3.5b).

Para la tasa de mortalidad en machos no se poseen suficientes datos ([Rabinovich, 1972], [P-S, 1973]), por lo que se considerará una función de ajuste para $\text{Death}_{Male}(T, Xc)$ igual a la de las hembras pero multiplicada por una constante ν . A partir de [Rabinovich, 1972] se tiene que esta constante debe valer $\nu = 0,63$ (para $0^{\circ}\text{C} < T < 40^{\circ}\text{C}$), ya que las vinchucas adultas machos tienen un tiempo de vida medio superior al de las hembras. Por lo tanto, la función mortalidad en machos resulta ser:

$$\text{Death}_{Male}(T, Xc) = \nu \times \text{Death}_{Fem}(T, Xc) \quad (\text{Ec. 3.7})$$

con $\nu = 0,63$ si $0^{\circ}\text{C} < T < 40^{\circ}\text{C}$, y $\nu = 1$ para otro T

donde, al igual que en Death_{Fem} , las unidades de la temperatura y función mortalidad son $^{\circ}\text{C}$ y día^{-1} , respectivamente.

3.4 Dinámica poblacional de huevos

Hay tres aspectos que influyen durante el ciclo de producción y desarrollo de los huevos: fecundidad, maduración y fertilidad. La fecundidad es la cantidad de huevos que una hembra produce, la cual depende de la temperatura y de la cantidad de sangre que la hembra ingiere en su adultez ([Dale, 1978], [Schofield, 1982], [Nattero, 2011], [Rodríguez, 2014]). La maduración es el tiempo necesario para que el huevo recién puesto se desarrolle hasta el momento de su eclosión, el cual depende de la temperatura del ambiente ([Hack, 1955], [Juarez, 1970], [Rabinovich, 1972], [Schofield, 1982], [Canale, 1985], [Lazzari, 1991]). Por último, la fertilidad es el porcentaje de huevos que efectivamente eclosionan, el cual depende principalmente de la temperatura, la humedad y de la cepa de *T. infestans* ([Clark, 1935], [Hack, 1955], [Juarez, 1970], [Schofield, 1982], [Gorla, 1985], [Canale, 1985], [Nattero, 2011], [Rodríguez, 2014]). También suele existir una presencia de parásitos y predadores de huevos (a menudo artrópodos), los que se contemplarán en conjunto con la fertilidad [Gorla, 1985].

3.4.1 Fecundidad

De acuerdo con [P-S, 1975], la fecundidad de vinchucas hembras que se encuentran en su hábitat natural es superior a la fecundidad de las hembras provenientes de colonias desarrolladas en laboratorios. En este estudio se examinó en un laboratorio la cantidad de oviposición durante cuatro años en vinchucas que inicialmente eran silvestres, y particularmente se observó que la ingesta de sangre varió muy poco (4%), pero la oviposición se redujo a la mitad luego de los cuatro años. Este fenómeno se puede apreciar también si se comparan mediciones de fecundidad en experimentos de campo con experimentos realizados en laboratorios. Por ejemplo, en [Gorla, 1985] se observan valores de fecundidad de un promedio de 120 huevos al mes por cada hembra (4 huevos por día), para los meses de verano en regiones rurales de la provincia de Chaco, mientras que de todas las publicaciones encontradas en las cuales los experimentos se realizan en laboratorios, la máxima fecundidad registrada es la de [Dale, 1978] que es aproximadamente de 2,5 huevos por día para una frecuencia alimentaria semanal (esto se obtiene por interpolación). En las demás publicaciones este número es menor, siendo en algunos casos inferior a la unidad diaria en promedio.

En la **Fig. 3.10** se grafican valores de la cantidad de huevos fecundados por miligramo de sangre ingerida provenientes de experimentos en laboratorio, en función de la temperatura. También se grafica el ajuste correspondiente a la “función fecundidad”, $Fec(T)$. Esta función se obtiene realizando primero un ajuste cualitativo para los valores de [Schofield, 1982] (dado que es la única publicación disponible que detalla valores de fecundidad a distintas temperaturas), y luego se determina su amplitud aplicando cuadrados mínimos sobre estos mismos valores (curva verde en la **Fig. 3.10**). De acuerdo

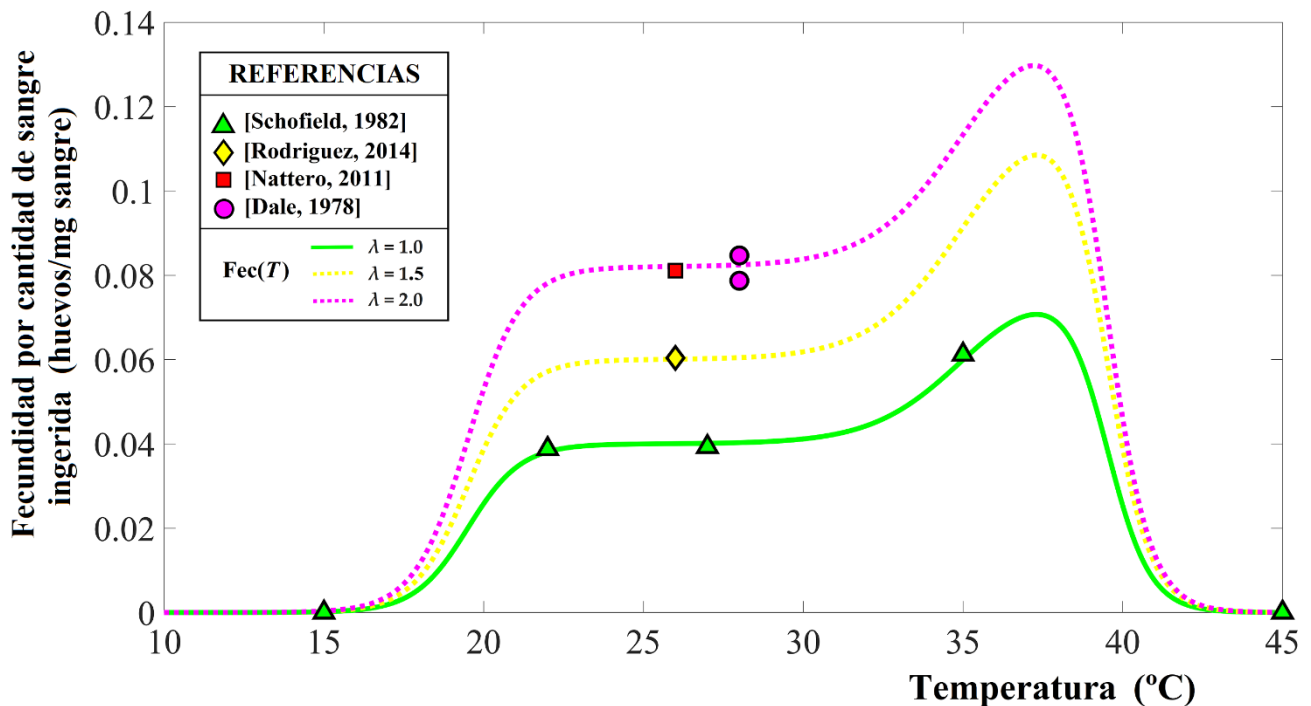


FIGURA 3.10: Fecundidad de la vinchuca hembra adulta por miligramo de sangre ingerida, en función de la temperatura. Se incluyen valores experimentales y la función de ajuste $Fec(T)$.

con [Schofield, 1982], en la región correspondiente a los 35°C disminuye la ingesta de sangre (ver Fig. 3.10), pero la cantidad de oviposición varía muy poco, por lo que la función **Fec** es más elevada a esta temperatura que para temperaturas de mayor ingesta de sangre (22-32°C). La función de ajuste **Fec** es igual a:

$$\mathbf{Fec}(T) = \frac{0,04 \times \lambda}{1 + \exp(1,5 \times (T - 39,5))} \times \left[\frac{1}{1 + \exp(1,2 \times (19,5 - T))} + \frac{1}{1 + \exp(0,7 \times (35 - T))} \right] \quad (\text{Ec. 3.8})$$

en donde T está expresada en °C y la función **Fec**(T) en *huevos/mg sangre*. Al igual que en la Ec. 3.4, es necesario introducir un parámetro en la Ec. 3.8 (λ) para describir la dependencia de la fecundidad con la cepa de *T. infestans* que se estudie, ya que el tamaño poblacional es muy sensible a este factor. En la Fig. 3.10 se observa que para $\lambda = 1$ se reproduce el ajuste para [Schofield, 1982], para $\lambda = 1,5$ se tiene una fecundidad observada en [Rodríguez, 2014] y para $\lambda = 2$ la correspondiente a los trabajos de [Dale, 1978] y [Nattero, 2011]. En todos los casos se trata de colonias desarrolladas en laboratorios, por lo que es de esperar que en hábitats silvestres y rurales el valor de λ sea aún mayor que los graficados en la Fig 3.10.

Si se multiplica la función **Fec**(T) por la función **Cmax_{Fem}**(T) se obtiene el número máximo de huevos que una hembra puede poner por día a una dada temperatura. Teniendo en cuenta esto, es fácil ver que el producto **Fec**(T) \times X_c \times **Cmax_{Fem}**(T) es la cantidad efectiva de oviposición de acuerdo al nivel de ingesta de sangre X_c que la hembra realiza.

3.4.2 Maduración

Como se mencionó anteriormente, el tiempo de maduración es el tiempo que demora en desarrollarse un huevo desde su oviposición hasta el momento en que eclosiona y emerge una ninfa del primer estadio. Este tiempo depende únicamente de la temperatura del entorno, y dicha dependencia es similar para distintas especies de triatominos ([Clark, 1935], [Gorla, 1985], [Rabinovich, 2006]). Se observa en estas publicaciones que dentro de los 27-33°C el tiempo es mínimo, y que por debajo de los 16°C y por encima de los 35°C los huevos no eclosionan. Según [Clark, 1935], a partir de los 35°C la pared externa del huevo se vuelve más dura y la ninfa del primer estadio no puede emerger del mismo.

El tiempo de maduración será ajustado por la “función maduración” **Mat**(T). Para su diseño se consideran valores experimentales y también otras funciones de ajuste propuestas por [Clark, 1935] y [Rabinovich, 2006] para las especies *Rhodnius prolixus* y *Triatoma guasayana*, respectivamente. Estos ajustes son considerados debido a que solo se disponen valores experimentales para un dominio de temperaturas escaso (25 a 30°C). En la Fig. 3.11 se grafican dichos valores y ajustes. El procedimiento empleado en la determinación la función **Mat** es el siguiente: 1) a partir de los ajustes para las otras especies se establece que una función cuadrática es una buena aproximación; 2) Se eligen los parámetros de modo tal que la función pase por los valores de [Juarez, 1970], dado que para esta publicación se dispone de dos valores experimentales (a 25 y 30°C); 3) aplicando un ajuste por cuadrados mínimos con todos los valores experimentales se determina la posición vertical de la función propuesta.

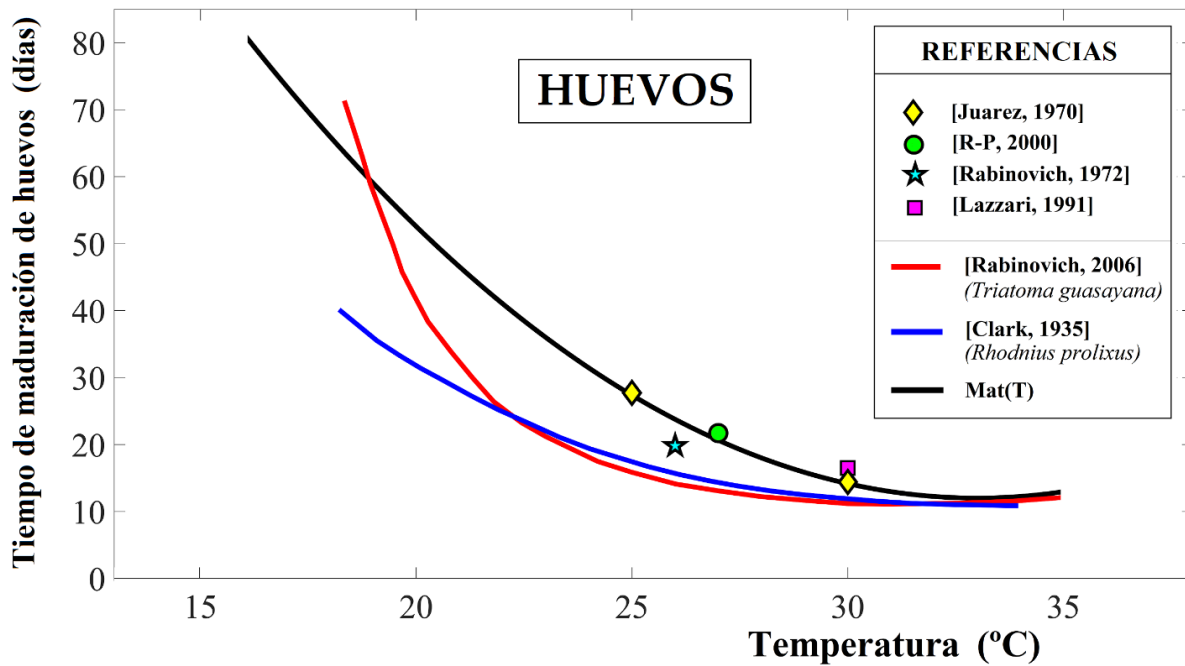


FIGURA 3.11: Tiempo de maduración de los huevos en función de la temperatura. Se incluyen valores experimentales, funciones de ajuste propuestas para otras especies y la función **Mat(T)**.

Se puede observar en la **Fig. 3.11** que, de acuerdo a la función **Mat** propuesta, el tiempo mínimo de desarrollo ocurre a los 33°C y es igual a 12 días, y que el tiempo máximo de desarrollo se da entre los 16 y 17°C y ronda por los 80 días. Este último tiempo es completamente estimativo por extrapolación ya que no se poseen datos sobre la maduración de huevos de *Triatoma infestans* a estas temperaturas.

En la **Ec. 3.9** se detalla la función **Mat**, donde la temperatura está dada en °C y el tiempo de maduración en días.

$$\mathbf{Mat(T) = 0,24 \times (T - 33)^2 + 12 \quad \text{para } 16 < T < 35 \quad (\text{Ec. 3.9})}$$

3.4.3 Fertilidad

La fertilidad es el porcentaje de huevos que eclosionan luego de madurar. Aquí no solo la temperatura influye en el correcto desarrollo del huevo, la humedad es otra variable que también puede interferir. El estudio más completo encontrado sobre como varía la fertilidad con estas dos variables es el de [Clark, 1935], realizado para la especie *Rhodnius prolixus*. En la **Fig. 3.12** se muestra la imagen original de dicho estudio. En esta imagen se observa que a partir de los 16°C y hasta los 34°C los huevos eclosionan, y que por fuera de ese rango de temperaturas la fertilidad es nula. Es notorio el salto abrupto de 15 a 16°C, pasando de 0% de fertilidad (mortalidad total de los huevos) hasta un 100% de fertilidad. A su vez se observa que una fertilidad del 100% solo es posible entre los 16 y 32°C; entre los 32 y 34°C la fertilidad disminuye independientemente de la humedad.

En cuanto a la humedad se observa que para un nivel comprendido entre 55-95% de

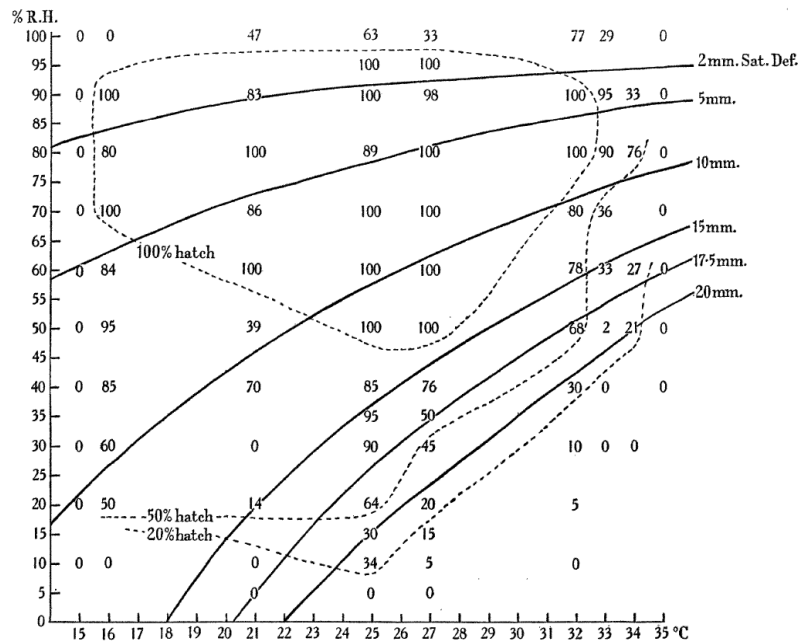


Fig. 1. Relation of percentage hatch of *Rhodnius* eggs to temperature and humidity. Abscissa = °C. Ordinate = percentage R.H. A figure representing percentage hatch is placed at a point corresponding to each combination of temperature and humidity tested. Lines have been added showing (a) 100, 50 and 20 per cent. hatch and (b) saturation deficits of 2, 5, 10, 15, 17.5 and 20 mm. of mercury.

FIGURA 3.12: Fertilidad de la especie *Rhodnius prolixus* en función de la temperatura y la humedad. Estudio realizado por [Clark, 1935].

humedad, la fertilidad es óptima dentro de las temperaturas más favorables. Es importante notar que una humedad del 100% es perjudicial para el huevo.

Teniendo en cuenta que la vinchuca pone sus huevos dentro del gallinero y no en la intemperie, resulta difícil incorporar a la humedad como variable, porque no se dispone de material suficiente que permita vincular la humedad exterior con la que existe dentro del gallinero. Este mismo problema ocurre también con la temperatura, pero para este caso sí se dispone de datos experimentales [Gorla, 1983] (en la subsección 4.5.1 se trata este tema). Por lo tanto, no se incluirá la humedad en el modelo y se supondrá que la misma siempre estará comprendida entre un 55 y 95% en los sitios donde las hembras ponen los huevos dentro del gallinero. Es decir que la función fertilidad –que se diseña a continuación– solo dependerá de la temperatura.

Considerando entonces los datos de la Fig. 3.12 y valores experimentales para *Triatoma infestans*, se realiza el ajuste de la función fertilidad $Fer(T)$ siguiendo los mismos tres pasos empleados en la determinación de la función maduración descritos anteriormente. En la Fig. 3.13 se grafican dichos valores y la función $Fer(T)$. Se observa que la forma de la función Fer presenta características intermedias entre lo observado por [Clark, 1935] (Fig. 3.13) y los valores experimentales de diversas publicaciones. Dicha función viene dada por:

$$\text{Fer}(T) = \begin{cases} \frac{\sigma \times 0,85}{\left[1 + \exp(0,3 \times (13 - T))\right] \times \left[1 + \exp(1,4 \times (T - 31,5))\right]} & \text{si } T > 15 \\ 0 & \text{si } T \leq 15 \end{cases} \quad (\text{Ec. 3.10})$$

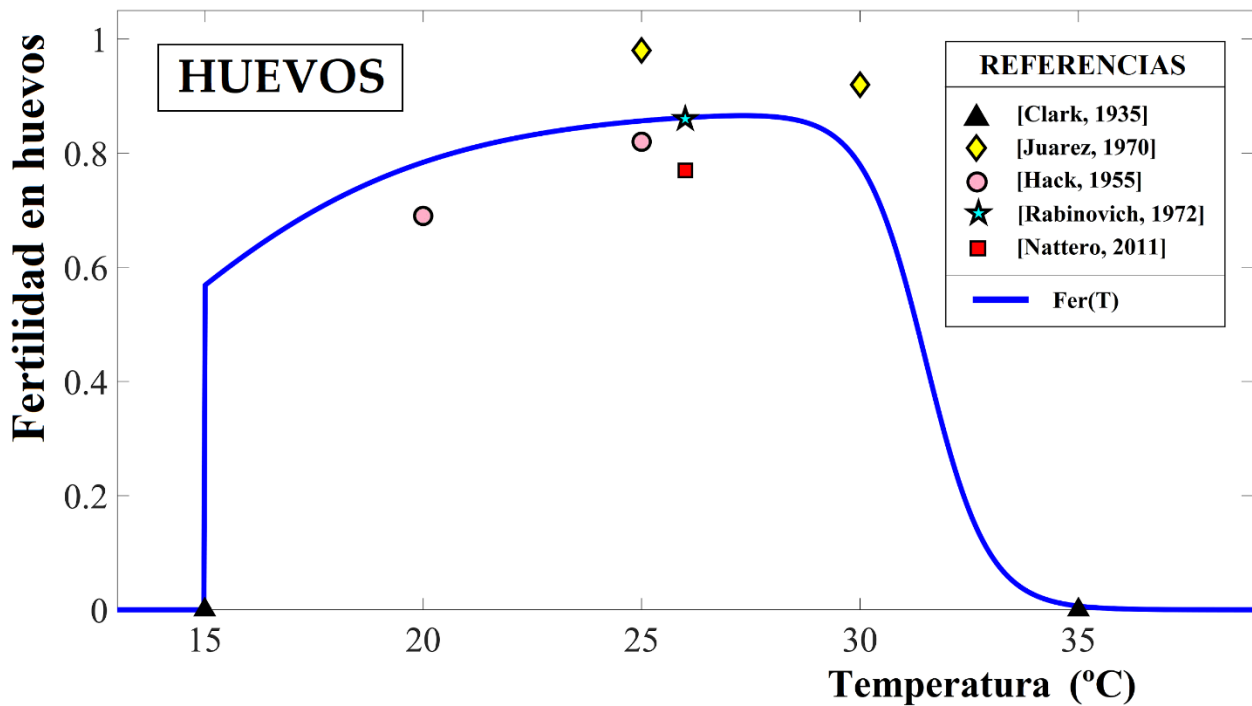


FIGURA 3.13: Fertilidad en función de la temperatura. Se incluyen valores experimentales y la función de ajuste $Fer(T)$.

La función $Fer(T)$ (Ec. 3.10) es adimensional y la temperatura T está expresada en °C. El parámetro σ es una constante menor o igual a la unidad que está asociado a la predación de huevos por parte de parasitoides y artrópodos. Esta constante se determina al momento de modelar un experimento específico. Es fácil ver que la tasa de mortalidad de los huevos, $Death_{Egg}(T)$, está dada por la relación $(1 - Fer(T))/Mat(T)$, expresada en unidades de 1/día.

3.5 Aspectos del entorno

En esta sección se analizan algunos aspectos del entorno que influyen en la dinámica de los triatomos, tales como: diferencia de temperatura dentro y fuera de un gallinero, grupos de ingesta de triatomos, predación de vinchucas por parte de gallinas como defensa ante las picaduras, tiempos medios de desarrollo de ninfas y mortalidad efectiva en adultas.

3.5.1 Temperatura exterior e interior

Cuando se considera el caso de gallineros de zonas rurales, la temperatura exterior varía permanentemente, no solo en un mismo día sino también de acuerdo a la estación del año. Teniendo en cuenta que el modelo desarrollado en el presente trabajo posee una unidad temporal Δt igual a un día, entonces se considerará un valor promedio diario para la temperatura, el cual es el valor medio entre la temperatura máxima y la mínima para dicho día. Esta temperatura se puede ajustar con buena precisión por medio de una función trigonométrica. Por ejemplo, en la Fig. 3.14 se gráfica la temperatura media de la ciudad de Santiago del Estero y su respectivo ajuste (T_{ext} es la temperatura exterior).

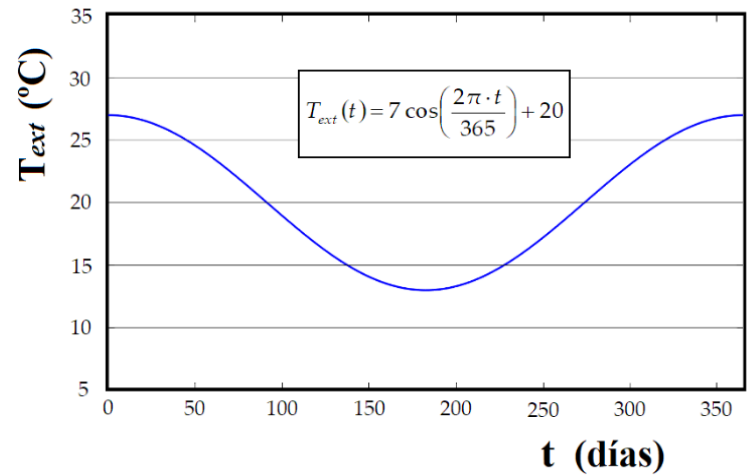
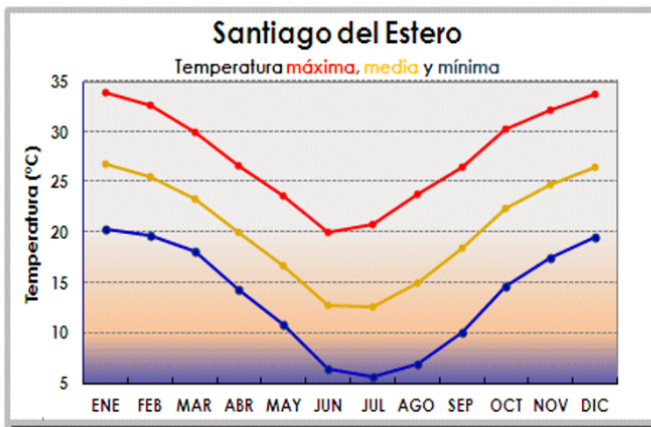


FIGURA 3.14: izquierda: Temperatura máxima, media y mínima de la ciudad de Santiago del Estero. derecha: Ajuste matemático para la temperatura media (curva amarilla en la figura izquierda).

En general, en Argentina los primeros días del año suelen ser los más calurosos [SMN, 2018], por lo que se puede suponer que el máximo de la función de ajuste corresponde al primer día del año ($t=0$). La función genérica que ajusta la temperatura media diaria es la siguiente:

$$T_{ext}(t) = A \times \cos\left(\frac{2\pi t}{365}\right) + B \quad (\text{Ec. 3.11})$$

siendo A la amplitud térmica y B la temperatura media anual, dadas en $^{\circ}\text{C}$. En el ejemplo de la **Fig. 3.14** A es igual a 7°C y B igual a 20°C .

Es importante notar que la temperatura dentro del gallinero usualmente difiere de la temperatura exterior. En [Gorla, 1983] se estudió este fenómeno y se determinó que existe una relación lineal entre ambas temperaturas, dada por la siguiente función:

$$T(T_{ext}) = 0,71 \times T_{ext} + 8,52^{\circ}\text{C} \quad (\text{Ec. 3.12})$$

Esto implica que, si la temperatura exterior es menor que 29°C , entonces la temperatura dentro del gallinero será superior a la exterior, siendo más intenso el efecto cuanto menor sea la temperatura exterior. Por ejemplo, si $T_{ext} = 15^{\circ}\text{C}$, entonces $T = 19,2^{\circ}\text{C}$, la cual es una temperatura posible para que se desarrollen los huevos de las vinchucas, mientras que a 15°C no habría desarrollo (**Ec. 3.9**). Es decir que esta diferencia de temperaturas tiene un efecto positivo en el ciclo de vida de los triatominos.

3.5.2 Grupos de ingesta y mortalidad por predación

Teniendo en cuenta que no todas las ninfas de un mismo estadio ingieren la misma cantidad de sangre (dado que este factor está limitado por el acceso al contacto con la gallina y posterior éxito en la toma de sangre), se consideran distintos grupos de ingesta para todas las vinchucas, los cuales poseen un nivel de ingesta constante. Para simplificar los cálculos, se consideran tres grupos ($G^{(1)}$, $G^{(2)}$ y $G^{(3)}$): $G^{(1)}$ es el grupo de ingesta alta ($Xc^{(1)} \geq 0,6$), $G^{(2)}$ es el grupo de ingesta baja ($0,2 \leq Xc^{(2)} < 0,6$) y $G^{(3)}$ es el grupo de ingesta nula ($Xc^{(3)} = 0$). Tanto

el nivel de ingesta X_c como el porcentaje de individuos que caracterizan a los grupos uno y dos, son parámetros libres que se determinan de acuerdo al experimento que se quiera reproducir (ver sección 3.7). El tamaño del primer y segundo grupo en conjunto ($G^{(1)} + G^{(2)}$) depende del número máximo de picaduras diarias (K_c) que una gallina tolera. El tamaño del tercer grupo depende de la población total de insectos (PTI), es decir, ninfas y adultas. Si PTI es menor que $n \times K_c$, donde n es la longitud media del intervalo entre dos picaduras sucesivas (en días) con la que un insecto se alimenta, entonces el tercer grupo es nulo. De lo contrario su población está dada por $PTI - n \times K_c$.

El valor de K_c se determina a partir del experimento que se pretenda reproducir. En el trabajo de [Schweigmann, 1995] se estudió cuantas ninfas de tercer y quinto estadio y cuantas vinchucas adultas consiguen alimentarse luego de estar una noche en una jaula con una gallina. Este experimento se realizó 6 veces con 40 ninfas y dos veces con 20 adultas por vez. En el primer caso, del total de 240 ninfas sobrevivieron 192 (80%), y solo 119 consiguieron alimentarse (49,6% de las 240 iniciales). La principal causa de mortalidad se debió a pisoteos por parte de las gallinas y en menor proporción a que las ninfas fueron comidas por las aves. En cuanto a las adultas, de las 40 que se emplearon en total, 33 sobrevivieron (82,5%) y 24 consiguieron alimentarse (60% de las 40 iniciales). Se observa un mayor éxito en las adultas, aunque los experimentos no son comparables dado que involucran distintas cantidades de insectos. Tomando como referencia las ninfas (puesto que se empleó una mayor cantidad de ellas en cada experimento), se estima que 20 picaduras diarias sería un valor mínimo para K_c . Mínimo porque la población empleada en dicho trabajo es pequeña en comparación con las poblaciones de los experimentos que más adelante se emplearán (en algunos casos su tamaño alcanza los 3000 insectos).

De acuerdo con [Bar, 1994] el estadio con mayor mortalidad por predación por parte de la gallina es el primero. En este estudio se reporta que cerca del 64% de las ninfas I mueren y que el 93% de este porcentaje (es decir, 59% del total de ninfas I) se debe exclusivamente a la predación. En los tres estadios siguientes estos valores disminuyen considerablemente, siendo la mortalidad media cercana al 20%, y de este porcentaje un 24% es a causa de predación (es decir que en promedio un 4,11% de ninfas II, III y IV mueren por predación). Por último, para ninfas V y vinchucas adultas la mortalidad media reportada es cercana al 10%, también con un 24% a causa de predación.

A partir de todos estos datos se realizan las siguientes consideraciones para el modelo:

- El grupo de ingesta nula ($G^{(3)}$) solo está constituido por ninfas del primer estadio, dado que las ninfas de estadios superiores ya han ingerido sangre al menos una vez (de lo contrario no podrían haber ingresado a los estadios superiores). El único caso en que este grupo pueda poseer además a otros estadios ninfales es cuando la población inicial (que surge de la condición inicial del modelo) es superior a $n \times K_c$ y esté conformada principalmente por ninfas de estadios superiores y/o adultas, pero en ninguno de los experimentos a reproducir ocurre dicha situación.
- La tasa de mortalidad para el grupo de ingesta nula es igual a la función $Death_{NI}(T, 0)$ más una constante D_1 considerablemente mayor al valor de dicha función, debido a la predación que sufre este grupo. Esta constante se determina de acuerdo al experimento a reproducir.

- La tasa de mortalidad de los estadios ninfales I, II y III de los grupos $G^{(1)}$ y $G^{(2)}$ es igual a la función mortalidad **Death** (en función de su ingesta y temperatura correspondiente) más una constante D_2 (independientemente del grupo de ingesta al que pertenezcan las ninfas), y la tasa de mortalidad de las ninfas IV, V, vinchucas machos y hembras es igual a la función mortalidad **Death** más una constante D_3 . Como es de esperar, $D_1 > D_2 > D_3$ ya que la probabilidad por predación decrece a medida que la ninfa pasa a estadios superiores. Al igual que D_3 , D_1 y D_2 se determinan según el experimento a reproducir.
- Si la frecuencia de alimentación promedio es semanal (como ocurre en la mayoría de los casos), el número total de triatominos que se alimentan será $7 \times K_c \times N_c$, donde N_c es el número de gallinas que hay en el gallinero.

3.5.3 Cálculo de promedios

Cuando se determina el tiempo de desarrollo para algún estadio ninfal por medio de la función $\text{Dev}_i(T, Xc)$, es claro que si el nivel de ingesta y la temperatura permanecen constantes –como podría ocurrir en un experimento de laboratorio–, entonces el tiempo de desarrollo permanece constante con el paso del tiempo t . Ahora bien, en los casos en que por lo menos una de estas dos variables no sea constante, entonces el tiempo de desarrollo para el estadio ninfal en cuestión irá variando con el paso del tiempo. Por ejemplo, si la temperatura del día siguiente ($t+1$) es superior a la del día t , entonces el tiempo de desarrollo –en general– será cada vez menor (ver **Figs. 3.3 y 3.4**). De este modo, las ninfas que recién ingresan a un estadio (por ejemplo, para $t = t_a$) se irán desarrollando cada vez más rápido hasta que ingresen al estadio siguiente (en $t = t_b$), durante un tiempo que estará comprendido entre el valor de la función **Dev** correspondiente al día t_a y al valor de dicha función al día t_b . Para calcular este tiempo final de desarrollo (dado por $t_b - t_a$) se realiza un promedio diario de los valores que va tomando la función **Dev** hasta que se cumple la condición de que este promedio es menor o igual que $t_b - t_a$ (en este caso t_b es siempre el día presente en que se encuentra el algoritmo). Una vez alcanzada esta condición, el tiempo de desarrollo buscado será igual a $t_b - t_a$. Si para alguno de los días en que se realizan los cálculos no hay desarrollo (por ejemplo, si la temperatura se ubica entre los 0 y 10°C), ese día no es considerado en el promedio. Es decir, esto último equivale a que dicho día no hubiese existido para el cálculo del promedio dado que durante ese día el desarrollo resulta nulo (recordar que la función **Dev** no está definida en ese caso). Entonces cuando hay m días con desarrollo nulo se tiene que el tiempo a considerar en el cálculo es $t_b - t_a - m$.

La expresión general para el promedio de la función $\text{Dev}_i(T, Xc)$ está dada por $\overline{\text{Dev}_i}(t, Xc)$:

$$\overline{\text{Dev}_i}(t, Xc) = \begin{cases} t - t_a & \text{si } \frac{\sum_{s=t_a}^{t-1} \text{Dev}_i(T(s), Xc) \times \Delta t}{t - t_a - m + \varepsilon} \leq t - t_a - m \\ \emptyset & \text{para otro caso} \end{cases} \quad (\text{Ec. 3.13})$$

t_a : día de ingreso al estadio ninfal "i"

m : cantidad de días con desarrollo nulo

donde el tiempo t está dado en *días* y Δt es la unidad temporal de paso, que para el modelo es $\Delta t = 1$ *día*. La constante ε es un valor infinitesimal que permite evitar una indeterminación en $\overline{\text{Dev}}$ para el caso en que el desarrollo sea nulo en todos los días contemplados. La función $\overline{\text{Dev}}_i$ es vacía cuando el tiempo de evaluación es menor al tiempo promedio de desarrollo; de este modo la función indica si el desarrollo ninfal se ha completado o no aún.

El procedimiento anterior también se aplica sobre la función maduración de huevos Mat . En este caso, el tiempo t_a es el día de oviposición. El valor promedio $\overline{\text{Mat}}(t)$ está dado por:

$$\overline{\text{Mat}}(t) = \begin{cases} t - t_a & \text{si } \frac{\sum_{s=t_a}^{t-1} \text{Mat}(\mathbf{T}(s)) \times \Delta t}{t - t_a - m + \varepsilon} \leq t - t_a - m \\ \emptyset & \text{para otro caso} \end{cases} \quad (\text{Ec. 3.14})$$

t_a : día de oviposición
 m : cantidad de días con desarrollo nulo

En los casos en que las temperaturas exceden los valores umbrales aptos para la vida, el cálculo para Dev (o Mat) no se modifica ya que, si bien el tiempo de desarrollo será igual a un número teórico de x días, la función Death eliminará a los individuos que mueran por este motivo antes que se concrete el tiempo x . Estas funciones promedio (desarrollo y maduración) solo pueden ser usadas cuando la temperatura $\mathbf{T}(s)$ es continua, lo cual ocurre por ejemplo para variaciones climáticas normales, pero para experimentos de laboratorio que implican saltos abruptos de temperatura (por ejemplo, usando un refrigerador), el promedio debe calcularse de otra manera.

Una vez establecido el tiempo de desarrollo, tanto para huevos como para ninfas, se debe determinar la cantidad efectiva de individuos que pasarán al siguiente grupo poblacional (es decir, aquellos que sobrevivieron durante el proceso de desarrollo). Si bien la función Death permite calcular esto último, no es posible realizarlo si no se tiene un registro sobre los individuos que van ingresando durante cada día a los distintos grupos poblacionales. Esto se debe a que cada grupo contiene únicamente información sobre el total de individuos que están en su respectiva etapa del ciclo de vida, pero algunos de ellos estarán en condiciones de pasar a la siguiente etapa mientras que otros aún no. Por este motivo se trabaja con un operador \mathbf{U} , el cual vincula el tiempo de desarrollo con la cantidad de individuos que ingresaron al tiempo " t_a ". La expresión para \mathbf{U} es la siguiente:

$$\mathbf{U}_{\text{Egg}}(t)^{(z)} = \Theta(\overline{\text{Mat}}(t) - \Delta t) \times \left[\text{Fem}(t - \overline{\text{Mat}}(t))^{(z)} \times \text{Xc}^{(z)} \times \text{Cmax}_{\text{Fem}}(T(t - \overline{\text{Mat}}(t))) \times \Delta t \times \text{Fec}(T(t - \overline{\text{Mat}}(t))) \right] \times \prod_{s=t-\overline{\text{Mat}}(t)}^{t-1} (1 - \text{Death}_{\text{Egg}}(T(s)) \times \Delta t) \quad (\text{Ec. 3.15})$$

$$\mathbf{U}_i(t)^{(z)} = \Theta(\overline{\text{Dev}}_i(t, \text{Xc}^{(z)}) - \Delta t) \times \left[\mathbf{U}_{i-1}(t - \overline{\text{Dev}}_i(t, \text{Xc}^{(z)}))^{(z)} \right] \times \prod_{s=t-\overline{\text{Dev}}_i(t, \text{Xc}^{(z)})}^{t-1} (1 - \text{Death}_i(T(s), \text{Xc}^{(z)}) \times \Delta t) \quad i = \text{NI}, \dots, \text{NV} \quad i-1 = \text{Egg}, \text{NI}, \dots, \text{NIV} \quad (\text{Ec. 3.16})$$

En esta expresión, el superíndice (z) indica a qué grupo de ingesta pertenece el individuo en cuestión. Por ejemplo, $Fem(t)^{(z)}$ es la cantidad de hembras del grupo de ingesta z (ver subsección 3.5.2) al tiempo t . El primer factor del lado derecho de las Ecs. 3.15 y 3.16 (tanto en huevos como en ninfas) es la función escalón de Heaviside, que es igual a 1 si el desarrollo ya se completó e igual a 0 cuando el mismo todavía permanece incompleto. La parte entre corchetes en cada ecuación calcula cuántos individuos ingresaron el día $t - \overline{Dev}_i$ (o $t - \overline{Mat}$), y la productoria al final de la ecuación calcula cuántos de estos individuos sobrevivieron (recordar que s y t toman solo valores enteros). Por lo tanto, estos operadores permiten calcular el número de individuos del estadio i y grupo de ingesta z que sobreviven, completan su desarrollo y se encuentran listos para ingresar al estadio $i + 1$ al tiempo t .

3.5.4 Tasa de mortalidad en adultos

Cuando se considera la mortalidad en estadios finales de vida (es decir, estadios para los cuales el insecto permanece allí hasta que muere, como es el caso de vinchucas adultas), es importante introducir una corrección al tiempo de vida máximo, ya que de no hacerlo dicho tiempo puede alcanzar valores irreales. Para entender bien este hecho, conviene analizar la mortalidad de una población inicial que pertenece a un estadio final. Para ello se considera el siguiente ejemplo. Sea $\mathbf{P}(t=0) = 1$ esta población inicial (normalizada) y sea a la tasa diaria de supervivencia (para simplificar, constante), entonces la población a un tiempo $t = n$ estará dada por:

$$\mathbf{P}(n) = \mathbf{P}(n-1) \times a = \mathbf{P}(n-2) \times a^2 = \dots = \mathbf{P}(0) \times a^n = a^n$$

es decir que,

$$\boxed{\mathbf{P}(t) = a^t}$$

Si t_{max} es el tiempo de vida de los últimos individuos, entonces se tiene que cumplir que $\mathbf{P}(t > t_{max}) = 0$ (condición I), lo que implica que $a^{t_{max}} \approx 0$. Ahora bien, se puede deducir que la tasa de mortalidad d ($d = 1 - a$) es el inverso del tiempo de vida media (τ) de la población, ya que este tiempo es igual al área de la función \mathbf{P} desde $t = 0$ hasta $t = t_{max}$. Entonces, integrando \mathbf{P} y aplicando la condición I se tiene:

$$\tau = \int_0^{t_{max}} \mathbf{P}(t) dt \quad (\text{condición II})$$

$$\tau = \int_0^{t_{max}} \mathbf{P}(t) dt = \int_0^{t_{max}} a^t dt = \left(\frac{a^t}{\ln(a)} \right) \Big|_0^{t_{max}} = 0 - \frac{1}{\ln(a)} \quad (\text{por condición I})$$

$$a = \exp\left(-\frac{1}{\tau}\right) \Rightarrow d = 1 - \exp\left(-\frac{1}{\tau}\right)$$

Dado que $1/\tau < 1$, aplicando el desarrollo de Taylor a la expresión del lado derecho de esta última ecuación se tiene:

$$d = 1 - \exp\left(-\frac{1}{\tau}\right) \approx 1 - \left(1 - \frac{1}{\tau}\right) = \frac{1}{\tau}$$

El problema que surge cuando se trabaja con $d = 1/\tau$, es que, por lo general, no se cumplen las condiciones I y II para un tiempo t_{max} que se condiga con el observado, puesto que los últimos individuos en el modelo mueren para un tiempo dos o tres veces mayor que el valor observado de t_{max} . Es necesario entonces que se cumplan simultáneamente las condiciones I y II para un tiempo cercano a t_{max} . Para ello, se propone el siguiente ajuste:

1. Se multiplica la tasa de mortalidad $d = 1/\tau$ por un factor δ constante (aún por determinar).
2. Se impone la condición I, definiendo a $\mathbf{P}(t)$ según:

$$\mathbf{P}(t) = \begin{cases} \left(1 - \frac{\delta}{\tau}\right)^t & \text{para } t \leq t_{max} \\ 0 & \text{para } t > t_{max} \end{cases}$$

3. Finalmente, para determinar δ se impone la condición II a la ecuación anterior:

$$\int_0^{t_{max}} \left(1 - \frac{\delta}{\tau}\right)^t dt = \tau$$

En [Rabinovich, 1972] se observa que en vinchucas adultas (tanto en machos como en hembras) se cumple la relación $t_{max} \approx 2\tau$. Reemplazando esta aproximación en la integral anterior y despejando, se define la función $\varepsilon(\tau)$:

$$\varepsilon(\tau) = \left[\int_0^{2\tau} \left(1 - \frac{\delta}{\tau}\right)^t dt \right] - \tau$$

de este modo basta encontrar un valor para δ que cumpla con $|\varepsilon(\tau)| < 1$ en el rango de valores de τ más probables ($50 < \tau < 250$ días). En la **Fig. 3.15** se grafica $\varepsilon(\tau)$ para algunos valores de δ . El valor que mejor ajusta es $\delta = 0,7945$. Tanto la aproximación $t_{max} \approx 2\tau$ como el factor $\delta = 0,7945$ son empleados posteriormente en el modelo.

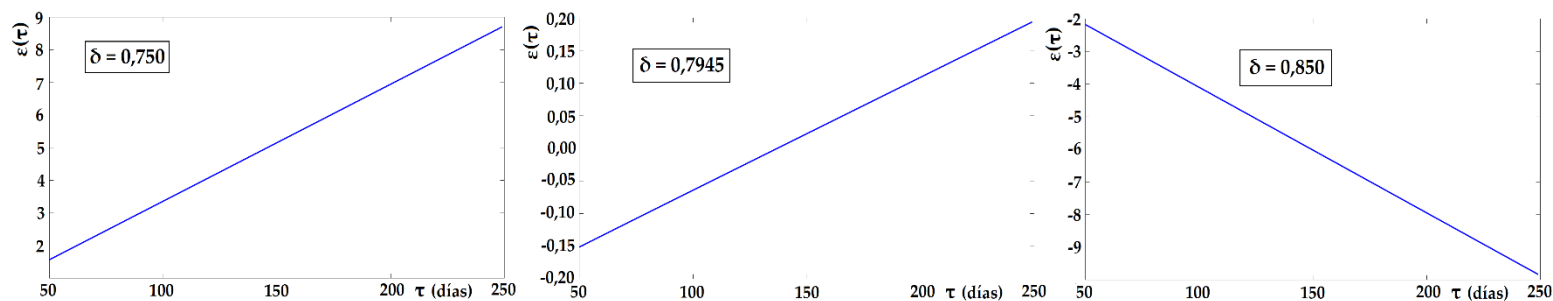


FIGURA 3.15: Función $\varepsilon(\tau)$ para distintos valores de δ . La gráfica del centro es para el valor óptimo de δ .

En la **Fig. 3.16** se grafica una población $P(t)$ genérica cuyo tiempo de vida media es $\tau = 100$ días. Se incluyen tres decaimientos para P : el lineal, que cumple con las condiciones I y II para $t_{max} = 2\tau$; el exponencial sin corrección, que solo cumple con las condiciones I y II si no se supone $t_{max} = 2\tau$; y el decaimiento exponencial con corrección (con el factor δ), que cumple con las dos condiciones para $t_{max} = 2\tau$.

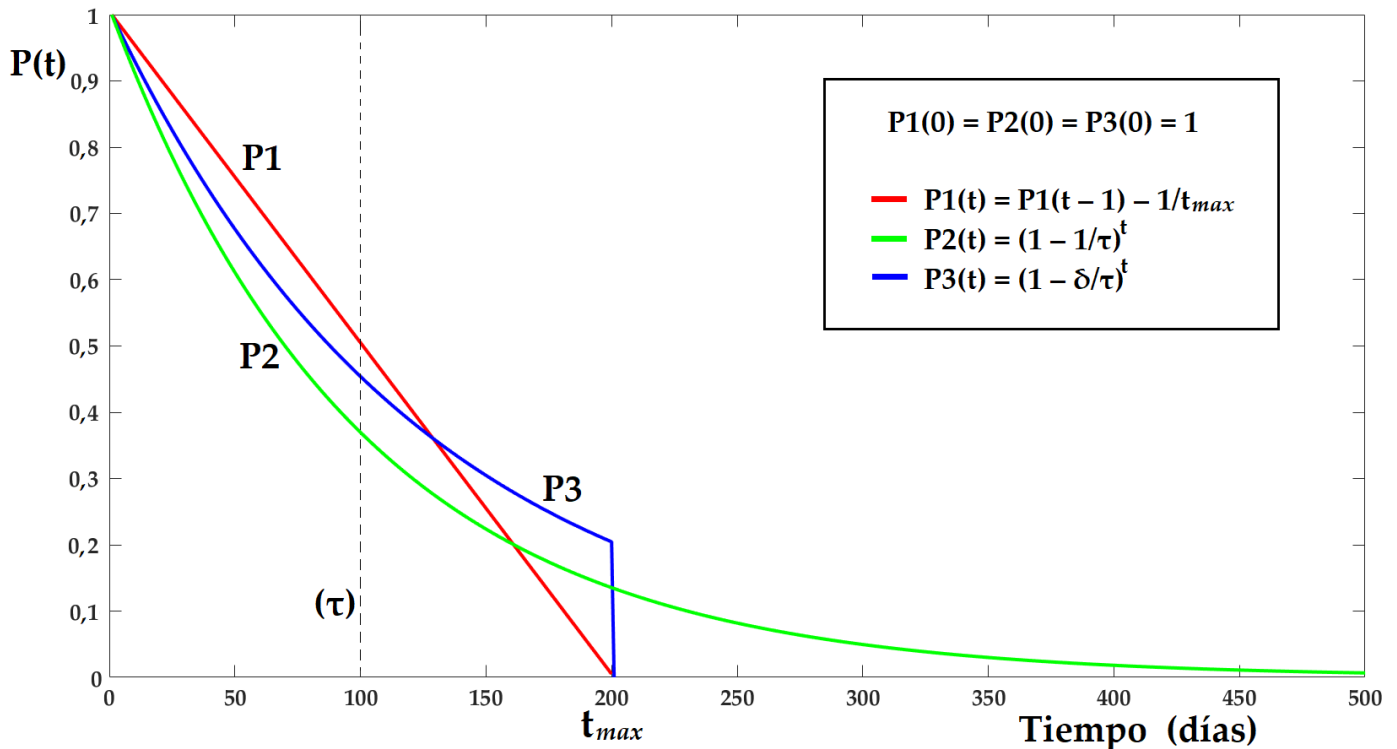


FIGURA 3.16: Comparación entre el decaimiento poblacional por mortalidad de tres poblaciones con iguales condiciones iniciales. P1 con decaimiento lineal, P2 con decaimiento exponencial sin corrección y P3 con decaimiento exponencial con corrección. Solo P1 y P3 cumplen con las condiciones I y II para $t_{max} = 2\tau$

Las tres funciones (P1, P2 y P3) tienen la misma área, igual a τ (para P2 es desde $t = 0$ hasta $t = 500$). Al igual que P3, el modelo poblacional P1 también aproxima bien el decrecimiento de individuos, pero su implementación es más complicada dado que involucra una serie de cálculos extras para cada día, cosa que no sucede con P3.

Finalmente, cabe aclarar que el modelo contempla también el caso en que la tasa de mortalidad tiende a la unidad, o sea $\tau = 1$ (por ejemplo, si la temperatura es excesivamente elevada), suprimiendo el factor δ para evitar una tasa de supervivencia negativa.

3.6 Modelo poblacional

3.6.1 Resumen de funciones

Estando ya definidas todas las funciones que contempla el modelo del presente capítulo, se las resume a continuación a fin de tener su rápido acceso, previo a las ecuaciones del modelo que se encuentran en la subsección siguiente.

Ingesta máxima de sangre en ninfas:

$$C_{\max_i}(T) = \frac{M_i}{[1 + \exp(A_i \times (T a_i - T))] \times [1 + \exp(T - T b_i)]}$$

(Ec. 3.1)

con

i	M_i	A_i	$T a_i$	$T b_i$
NI	0,7	0,7	18,5	36
NII	2,0	0,55	19,5	36,4
NIII	6,2		20	36,7
NIV	14,8			
NV	24,8	0,5	21,5	37,6

Tiempo de desarrollo en ninfas:

$$Dev_i(T, Xc) = (\alpha_{1i} - \alpha_{2i} \times Xc) \times \exp(-0,4 \times T) + (\beta_{1i} - \beta_{2i} \times Xc) \quad \text{para } 15 \leq T < 43 \text{ y } Xc > 0,20$$

(Ec. 3.2)

siendo:

i	$\alpha_{1i} (\times 10^4)$	$\alpha_{2i} (\times 10^4)$	β_{1i}	β_{2i}
NI	17,8	7,9	57,3	35,3
NII	18,2	8,4	39,1	16,7
NIII	22,3	10,5	35,3	15,9
NIV	23,7	10,9	53,3	30,4
NV	52,7	24,4	120,5	68,5

Tasa de mortalidad en ninfas:

$$Death_i(T, Xc) = 1 - f(T) \times \frac{A_i + B_i \times \log\left(\frac{h(Xc)}{1 + \exp(\beta_{1i} \times (13 - T))} + \beta_{2i}\right)}{1 + \exp((\alpha_{1i} - \alpha_{2i} \times \log(h(Xc))) \times (T - T_i))} \quad (\text{Ec. 3.3})$$

$$\text{con } f(T) = \frac{1}{[1 + \exp(-T - 1,8)] [1 + \exp(1,5 \times (T - 42))]} \quad \text{y } h(Xc) = Xc \times \Theta(Xc - 0,2) + \varepsilon$$

siendo:

i	A_i	B_i	α_{1i}	α_{2i}	β_{1i}	β_{2i}	T_i
NI	0,9962	$26,5 \times 10^{-3}$	0,250	5×10^{-2}	2	6×10^{-2}	50
NII	0,9996	$8,5 \times 10^{-4}$	0,285	6×10^{-2}		$5,5 \times 10^{-4}$	52
NIII	0,9993	$1,2 \times 10^{-3}$	0,295	$2,5 \times 10^{-2}$		$1,5 \times 10^{-2}$	54
NIV	0,9999	$1,4 \times 10^{-3}$	0,283	$6,5 \times 10^{-2}$		$1,7 \times 10^{-2}$	52
NV	0,9989	3×10^{-4}	0,429	$4,94 \times 10^{-2}$	7	$1,5 \times 10^{-10}$	47

Ingesta máxima de sangre en hembras:

$$\mathbf{Cmax}_{Fem}(T) = \frac{\gamma \times 21,5}{\left[1 + \exp(0,8 \times (16 - T))\right] \times \left[1 + \exp(0,65 \times (T - 36))\right]} \quad (\text{Ec. 3.4})$$

Ingesta máxima de sangre en machos:

$$\mathbf{Cmax}_{Male}(T) = \frac{17,6}{\left[1 + \exp(0,5 \times (21,5 - T))\right] \times \left[1 + \exp(T - 37,6)\right]} \quad (\text{Ec. 3.5})$$

Tasa de mortalidad en hembras:

$$\mathbf{Death}_{Fem}(T, Xc) = 1 - f(T) \times \frac{0,9918 + 0,00123 \times \log\left(\frac{Xc^3}{1 + \exp(2 \times (13 - T))} + 0,002\right)}{1 + \exp(0,31 \times (T - 45))} \quad (\text{Ec. 3.6})$$

siendo $f(T) = \frac{1}{\left[1 + \exp(-T - 2)\right] \times \left[1 + \exp(1,5 \times (T - 42))\right]}$

Tasa de mortalidad en machos:

$$\mathbf{Death}_{Male}(T, Xc) = \nu \times \mathbf{Death}_{Fem}(T, Xc)$$

con $\nu = 0,63$ si $0^\circ\text{C} < T < 40^\circ\text{C}$, y $\nu = 1$ para otro T (Ec. 3.7)

Fecundidad de huevos en hembras:

$$\mathbf{Fec}(T) = \frac{\lambda \times 0,04}{\left[1 + \exp(1,5 \times (T - 39,5))\right]} \times \left[\frac{1}{1 + \exp(1,2 \times (19,5 - T))} + \frac{1}{1 + \exp(0,7 \times (35 - T))} \right] \quad (\text{Ec. 3.8})$$

Maduración de huevos:

$$\mathbf{Mat}(T) = 0.24 \times (T - 33)^2 + 12 \quad \text{para } 16 < T < 35 \quad (\text{Ec. 3.9})$$

Fertilidad de huevos:

$$\mathbf{Fer}(T) = \begin{cases} \frac{\sigma \times 0,85}{\left[1 + \exp(0,3 \times (13 - T))\right] \times \left[1 + \exp(1,4 \times (T - 31,5))\right]} & \text{si } T > 15 \\ 0 & \text{si } T \leq 15 \end{cases} \quad (\text{Ec. 3.10})$$

Temperatura externa en zonas rurales:

$$\mathbf{T}_{ext}(t) = A \times \cos\left(\frac{2\pi t}{365}\right) + B \quad (\text{Ec. 3.11})$$

Corrección de la temperatura en un gallinero rural:

$$\mathbf{T}(T_{ext}) = 0,71 \times T_{ext} + 8,52^\circ\text{C} \quad (\text{Ec. 3.12})$$

Tiempo de desarrollo promedio en ninfas:

$$\overline{\mathbf{Dev}}_i(t, \mathbf{Xc}) = \begin{cases} t - t_a & \text{si } \frac{\sum_{s=t_a}^{t-1} \mathbf{Dev}_i(\mathbf{T}(s), \mathbf{Xc}) \times \Delta t}{t - t_a - m + \varepsilon} \leq t - t_a - m \\ \emptyset & \text{para otro caso} \end{cases} \quad (\text{Ec. 3.13})$$

t_a : día de ingreso al estadio ninfal "i"
 m : cantidad de días con desarrollo nulo

Tiempo de desarrollo promedio en huevos:

$$\overline{\mathbf{Mat}}(t) = \begin{cases} t - t_a & \text{si } \frac{\sum_{s=t_a}^{t-1} \mathbf{Mat}(\mathbf{T}(s)) \times \Delta t}{t - t_a - m + \varepsilon} \leq t - t_a - m \\ \emptyset & \text{para otro caso} \end{cases} \quad (\text{Ec. 3.14})$$

t_a : día de oviposición
 m : cantidad de días con desarrollo nulo

Cantidad de individuos que sobreviven al desarrollo:

$$U_{Egg}(t)^{(z)} = \Theta(\overline{Mat}(t) - \Delta t) \times \left[Fem(t - \overline{Mat}(t))^{(z)} \times Xc^{(z)} \times Cmax_{Fem}(T(t - \overline{Mat}(t))) \times \right. \\ \left. \times \Delta t \times Fec(T(t - \overline{Mat}(t))) \right] \times \prod_{s=t-\overline{Mat}(t)}^{t-1} (1 - Death_{Egg}(T(s)) \times \Delta t) \quad (\text{Ec. 3.15})$$

$$U_i(t)^{(z)} = \Theta(\overline{Dev}_i(t, Xc^{(z)}) - \Delta t) \times \left[U_{i-1}(t - \overline{Dev}_i(t, Xc^{(z)}))^{(z)} \right] \times \\ \times \prod_{s=t-\overline{Dev}_i(t, Xc^{(z)})}^{t-1} (1 - Death_i(T(s), Xc^{(z)}) \times \Delta t) \quad i = NI, \dots, NV \quad i-1 = Egg, NI, \dots, NIV \quad (\text{Ec. 3.16})$$

3.6.2 Sistema de ecuaciones discretas

Todas las funciones resumidas en la subsección anterior son suficientes para realizar una descripción poblacional de todas las etapas del ciclo de vida de la vinchuca. A continuación, se detallan las ocho ecuaciones del modelo:

$$Egg(t + \Delta t) = Egg(t) + \sum_z \left[Fem(t)^{(z)} \times Xc^{(z)} \times Cmax(T) \times \Delta t \times Fec(T) - U_{Egg}(t)^{(z)} \right] - \\ - Egg(t) \times Death_{Egg}(T) \times \Delta t \quad (\text{Ec. 3.17})$$

$$NI(t + \Delta t) = NI(t) + \sum_z \left[U_{Egg}(t)^{(z)} - NI(t)^{(z)} \times Death_{NI}(T, Xc^{(z)}) \times \Delta t - U_{NI}(t)^{(z)} \right] \quad (\text{Ec. 3.18})$$

$$NII(t + \Delta t) = NII(t) + \sum_z \left[U_{NI}(t)^{(z)} - NII(t)^{(z)} \times Death_{NII}(T, Xc^{(z)}) \times \Delta t - U_{NII}(t)^{(z)} \right] \quad (\text{Ec. 3.19})$$

$$NIII(t + \Delta t) = NIII(t) + \sum_z \left[U_{NII}(t)^{(z)} - NIII(t)^{(z)} \times Death_{NIII}(T, Xc^{(z)}) \times \Delta t - U_{NIII}(t)^{(z)} \right] \quad (\text{Ec. 3.20})$$

$$NIV(t + \Delta t) = NIV(t) + \sum_z \left[U_{NIII}(t)^{(z)} - NIV(t)^{(z)} \times Death_{NIV}(T, Xc^{(z)}) \times \Delta t - U_{NIV}(t)^{(z)} \right] \quad (\text{Ec. 3.21})$$

$$NV(t + \Delta t) = NV(t) + \sum_z \left[U_{NIV}(t)^{(z)} - NV(t)^{(z)} \times Death_{NV}(T, Xc^{(z)}) \times \Delta t - U_{NV}(t)^{(z)} \right] \quad (\text{Ec. 3.22})$$

$$Fem(t + \Delta t) = Fem(t) + \sum_z \left[\mu \times U_{NV}(t)^{(z)} - Fem(t)^{(z)} \times Death_{Fem}^*(T, Xc^{(z)}) \times \Delta t \right] \quad (\text{Ec. 3.23})$$

$$Male(t + \Delta t) = Male(t) + \sum_z \left[(1 - \mu) \times U_{NV}(t)^{(z)} - Male(t)^{(z)} \times Death_{Male}^*(T, Xc^{(z)}) \times \Delta t \right] \quad (\text{Ec. 3.24})$$

Estas ecuaciones describen la población total de individuos de cada estadio al tiempo $t + \Delta t$ (día siguiente), en términos de las poblaciones al tiempo t . Cada ecuación contiene toda la información necesaria para determinar la cantidad de individuos de su respectiva etapa de vida en función del tiempo, la temperatura y la alimentación. El parámetro μ en las últimas dos ecuaciones representa el porcentaje de hembras que emergen del quinto estadio ninfal (y $1 - \mu$ el porcentaje de machos). Como se mencionó en la subsección 3.3.1, se considera una composición igual a 50% de hembras y 50% de machos ($\mu = 0,5$). Por último, $Death_{Fem}^*$ y $Death_{Male}^*$ son las funciones dadas por $Death_{Fem}$ y $Death_{Male}$, respectivamente (Ecs. 3.6 y 3.7), a las que se les aplica la corrección diaria explicada en la subsección 3.5.4, por medio del parámetro δ .

3.6.3 Estructura del modelo

Se observa que, en general, la estructura del modelo (Ecs. 3.17-3.24) es la siguiente:

$$\boxed{\text{Población al día siguiente}} = \boxed{\text{Población del día presente}} + \boxed{\text{Población que ingresa por desarrollo}} - \boxed{\text{Población que muere}} - \boxed{\text{Población que egresa por desarrollo}}$$

En el caso de huevos la población que ingresa es por oviposición, y en el caso de adultos no hay población que egrese por desarrollo.

En la Fig. 3.17 se detalla un diagrama conceptual del modelo a fin de visualizar mejor las Ecs. 3.17-3.24.

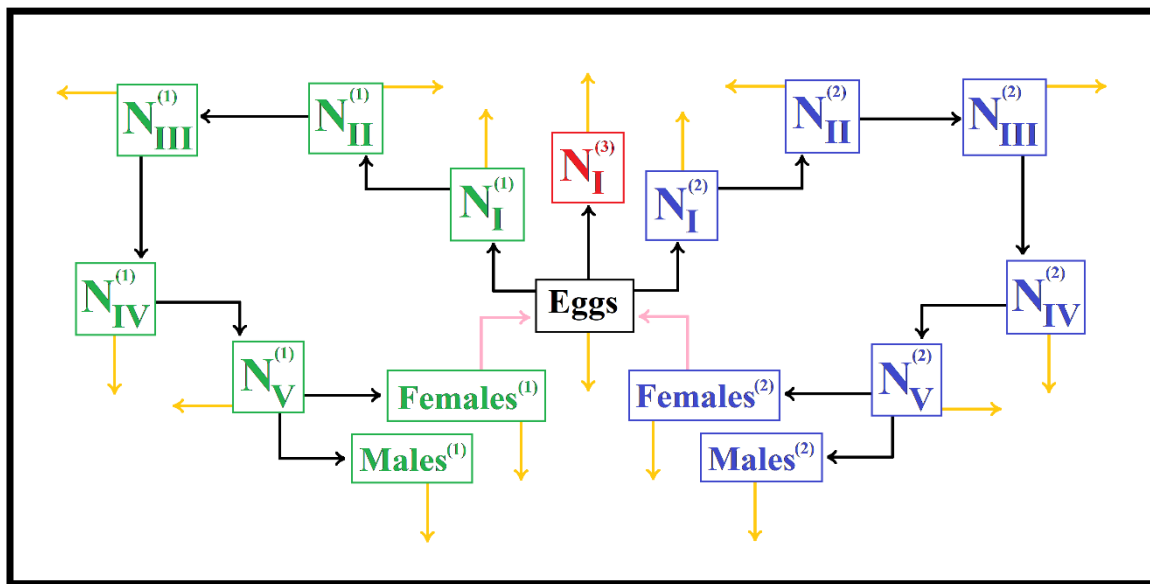


FIGURA 3.17: Diagrama conceptual del modelo. Los triatominos verdes pertenecen al grupo de alta ingesta $G^{(1)}$, los triatominos azules al grupo de baja ingesta $G^{(2)}$ y los triatominos rojos al grupo de ingesta nula $G^{(3)}$. Las flechas negras indican desarrollo ninfal (o maduración de huevos), las flechas amarillas indican mortalidad y las flechas rosas indican fecundidad.

Para ejecutar el modelo se debe determinar previamente el tamaño de cada población al día $t = 0$ y la forma de la temperatura (Ecs. 3.11 y 3.12). Además, se deben establecer una serie de parámetros mediante un algoritmo de optimización que realice un mapeo del modelo, comparándolo con las soluciones experimentales de la situación a reproducir. Estos parámetros son: la capacidad de carga K_c que admite una gallina, la composición de los grupos de ingesta $G^{(1)}$ y $G^{(2)}$, las tasas de mortalidad D_1 , D_2 y D_3 de los grupos de ingesta (ver subsección 3.5.2) y los parámetros γ y σ (Ecs. 3.4 y 3.10, respectivamente). Como se verá en la sección siguiente, estos parámetros están vinculados al experimento que se desea reproducir. El parámetro λ se puede determinar a partir de la relación huevos/hembras de cada experimento, ya que el mismo es independiente tanto del tamaño poblacional como de los demás parámetros a determinar (K_c , $G^{(1)}$, $G^{(2)}$, D_1 , D_2 , D_3 , γ y σ).

3.7 Soluciones numéricas

En esta sección se resuelve numéricamente el sistema de ecuaciones anterior, empleando el software MATLAB. Para ello, se abordan tres publicaciones ([Rabinovich, 1972], [Gorla, 1985] y [Bar, 1994]) en las cuales se estudió la evolución de poblaciones de *T. infestans* alimentadas con sangre de gallinas. Entonces, a partir de cada una de estas publicaciones se encuentran los parámetros iniciales anteriormente explicados y se analizan los resultados obtenidos.

3.7.1 Trabajo de Rabinovich (1972)

En esta publicación [Rabinovich, 1972] se trabajó con una población inicial de 100 huevos de *T. infestans* en condiciones de temperatura y humedad constantes (26°C y 60%, respectivamente). Se realizaron cinco réplicas del experimento, con un seguimiento que se inició durante la oviposición de los huevos y finalizó con la muerte de los últimos ejemplares de vinchucas adultas. Los insectos fueron alimentados semanalmente a partir de una gallina atada, durante una hora. Los parámetros para este caso están dados por la **Tabla 3.7**.

N_c (número de gallinas)	1
K_c (máximo de picaduras diarias)	ilimitado
$G^{(1)}$ (tamaño del grupo de consumo máximo)	ilimitado
$G^{(2)}, G^{(3)}$ (grupos de consumo mínimo y nulo)	0
D_1, D_2 y D_3 (tasas de mortalidad por predación)	0 (para los tres grupos)
T (temperatura)	26°C (constante)
ϕ (día del año en que empieza el experimento)	0 (indistinto)
σ (predación de huevos, Ec. 3.10)	1 (no hay predación)
γ (factor de ingesta máxima en hembras, Ec. 3.4)	-
λ (parámetro de fecundidad, Ec. 3.8)	-

TABLA 3.7: Parámetros considerados para la simulación de los datos experimentales de [Rabinovich, 1972].

En este caso particular, no es necesario emplear un algoritmo de optimización para determinar los parámetros, ya que las condiciones del experimento permiten saber el valor de los parámetros de antemano. Por ejemplo, dado que no hay parasitoides ni artrópodos predadores de huevos, entonces el parámetro σ es igual a 1. Tampoco hay predación de triatominos por parte de la gallina empleada en el experimento, ya que la misma se encontraba atada (esto implica que el valor de K_c inicialmente es ilimitado).

Los parámetros γ y λ no son necesarios determinarlos aquí, ya que en este experimento solo se desea estudiar la disminución de una población inicial con el paso del tiempo, sin interesar la siguiente generación. Por lo que la fecundidad no será relevante en este caso y

la variable de ingesta que será de interés es el nivel de ingesta de sangre X_c , el cual será igual a la unidad dado que se considera una situación de ingesta óptima.

Con los parámetros establecidos, la población crecería exponencialmente y en poco tiempo alcanzaría valores enormes. No obstante, dado que el experimento consistió en observar una sola generación de insectos, es válido suponer que al principio todos los individuos se alimentan por completo, dado que son pocos.

En la **Fig. 3.18** se muestra el porcentaje de supervivencia de hembras que arroja el modelo, cuando se parte de 100 huevos. En el modelo la mitad de las ninfas V devienen en hembras ($\mu = 0,5$) y la otra mitad en machos, por lo que en dicha figura solo se analiza el 50% de los huevos que luego pasan a ser hembras en la adultez.

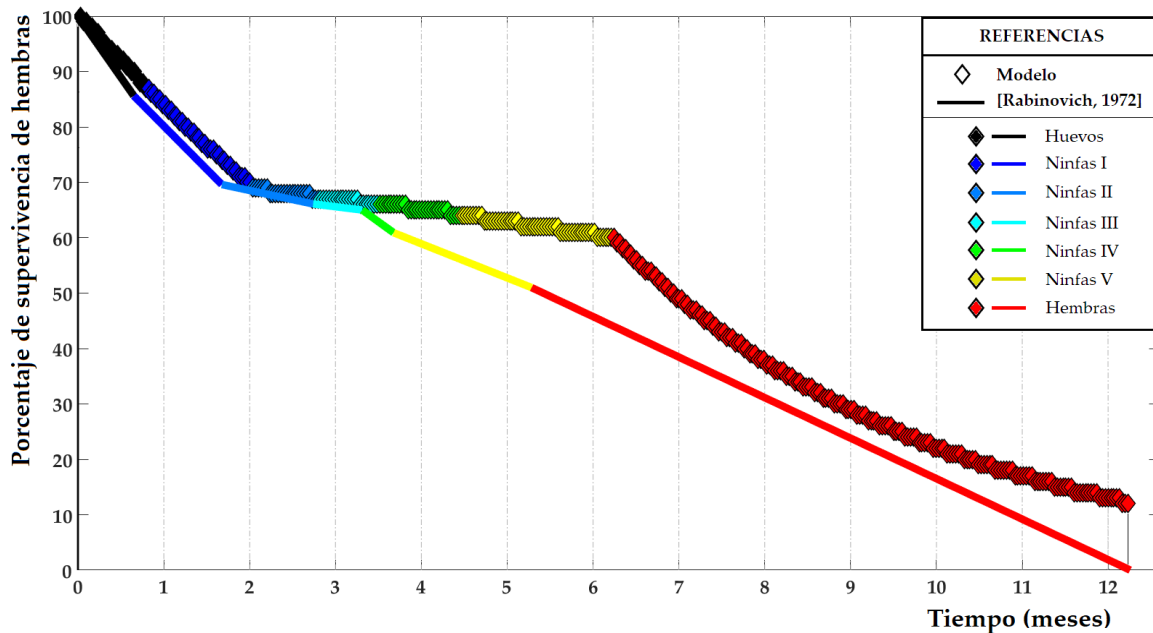


FIGURA 3.18: Porcentaje de supervivencia de hembras a lo largo de su ciclo de vida.

Se observa que hasta el estadio IV las poblaciones del modelo son muy similares a las del experimento. A partir de dicho estadio hay diferencias tanto en la tasa de desarrollo como en la tasa de mortalidad. Esto se debe a que las funciones **Dev** y **Death** (ver **Figs. 3.4** y **3.8**) están diseñadas a partir de un promedio de distintas publicaciones, por lo que es de esperar que haya algunas diferencias. El ciclo de vida para las hembras finaliza en ambos casos el mismo día (día 372, la coincidencia es casual). En los machos el ciclo finaliza el día 541 en el experimento y el día 570 en el modelo. En la **Tabla 3.8** se detallan los tiempos promedio de desarrollo de cada etapa, tanto en el modelo como en el experimento de Rabinovich, y también se detallan los porcentajes iniciales de supervivencia de cada estadio.

En su trabajo, Rabinovich estima los porcentajes poblacionales estables independientemente del tamaño de la población, a partir de un modelo simplificado que desarrolló con los datos de su publicación. Ejecutando el modelo del presente capítulo para un tiempo prolongado –superior a los 5 años– se pueden determinar estos porcentajes (considerando que $\gamma = 1$ y $\lambda = 1$, dado que no se tienen datos para estimar estos parámetros). En la **Fig. 3.19** se grafican las composiciones de todos los estadios para un tiempo de 6 años y una población inicial de 100 huevos.

		Egg	NI	NII	NIII	NIV	NV	Fem (max)	Fem (prom)	Male (max)	Male (prom)
Duración (días)	Modelo	24	37	24	21	29	54	183	91,5	381	190,5
	Rabinovich	19,8	31,2	32,3	17,4	11,1	48,9	212,1	114,8	380,1	182,4
Porcentaje inicial (%)	Modelo	100	87	69	67	66	64	30		30	
	Rabinovich	100	85,6	69,6	66,1	65	60,9	28,5		22,5	

TABLA 3.8: Tiempos promedio de cada etapa y porcentaje de supervivencia a lo largo del ciclo de vida de la vinchuca, de acuerdo al modelo y a [Rabinovich, 1972].

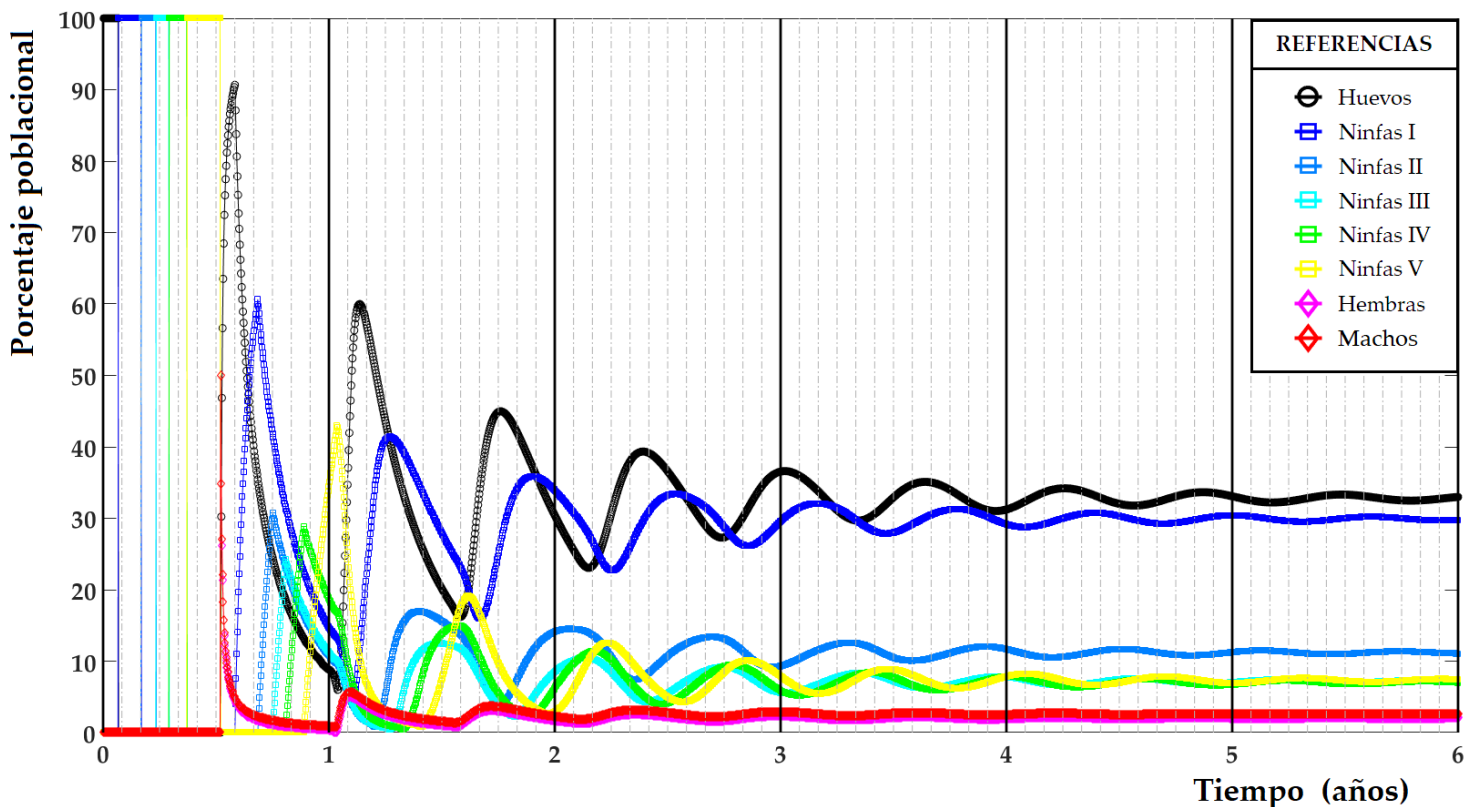


FIGURA 3.19: Estabilidad de los porcentajes poblacionales de todos los estadios bajo condiciones de temperatura constante (26°C) e ingesta de sangre ilimitada.

En la **Tabla 3.9** se comparan los valores estables obtenidos con los del modelo de Rabinovich.

		Egg	NI	NII	NIII	NIV	NV	Adultas
Porcentajes estables (%)	Modelo	33,0	29,9	11,2	7,1	6,9	7,3	4,6
	Rabinovich	38,7	27,4	15,8	5,3	3,7	6,3	2,8

TABLA 3.9: Distribución estable de estadios bajo condiciones de temperatura constante (26°C) e ingesta de sangre ilimitada, de acuerdo al modelo y a [Rabinovich, 1972].

3.7.2 Trabajo de Gorla y Schofield (1985)

Para este caso [Gorla, 1985], el experimento se realizó en una región rural de la provincia de Córdoba, en el pueblo Huascha perteneciente al departamento de Cruz del Eje. Se construyeron seis gallineros, donde se introdujeron dos gallinas en cada uno de tres de ellos, y cuatro gallinas en cada uno de los otros tres. A su vez, se introdujo también una población inicial de 300 individuos de *T. infestans* por gallinero con una composición poblacional dada por [Rabinovich, 1972], la cual se encuentra en la **Tabla 3.9**. El experimento se inició a mediados de marzo (día 75 del año) y duró tres años aproximadamente, con una temperatura media anual de 19°C y una amplitud de $\pm 6^\circ\text{C}$. Los parámetros para este caso están dados en la **Tabla 3.10**.

N_c (número de gallinas)	2 y 4
K_c (máximo de picaduras diarias)	27 por gallina
Frecuencia de alimentación	semanal
$G^{(1)}$ (tamaño del grupo de ingesta alta)	32 por gallina
$G^{(2)}$ (tamaño del grupo de ingesta baja)	155 por gallina
$Xc^{(1)}$ (nivel de ingesta del grupo 1)	0,80
$Xc^{(2)}$ (nivel de ingesta del grupo 2)	0,40
D_1, D_2 y D_3 (tasas de mortalidad por predación, en día^{-1})	$D_1 = 0,04$ $D_2 = 0,007$ $D_3 = 0,004$
T (temperatura, Ec. 3.11 y 3.12)	$A = 6^\circ\text{C}$; $B = 19^\circ\text{C}$
ϕ (día del año en que empieza el experimento)	75
σ (predación de huevos, Ec. 3.10)	0,3
γ (factor de ingesta máxima en hembras, Ec. 3.4)	1
λ (parámetro de fecundidad, Ec. 3.8)	4

TABLA 3.10: Parámetros considerados para la simulación de los datos experimentales de [Gorla, 1985].

Los parámetros (K_c , $G^{(1)}$, $G^{(2)}$, D_1 , D_2 , D_3 , γ y σ) han sido determinados a partir de un algoritmo de optimización que en cada iteración pone a prueba un conjunto de valores para estos parámetros y compara los resultados del modelo con los valores experimentales. De este modo, el conjunto de parámetros que mejor se ajusta al modelo es el elegido por algoritmo.

Los valores para $Xc^{(1)}$ y $Xc^{(2)}$ son valores promedio dentro de los rangos de ingesta alta y baja, respectivamente. Si se tiene en cuenta que para $Xc < 0,20$ no hay desarrollo, entonces se considera que $Xc^{(1)} = 0,80$ es el valor medio para $0,60 \leq Xc \leq 1,00$ y $Xc^{(2)} = 0,40$ es el valor medio para $0,20 \leq Xc < 0,60$. De esta manera, se garantiza que hay desarrollo en ambos grupos de ingesta y que sus valores son representativos de una ingesta elevada y de una ingesta escasa.

El valor del parámetro λ se determina analizando la relación entre el número de huevos y

el número de hembras en el experimento de Gorla. Graficando ambos valores se observa que, en promedio temporal, por cada hembra hay 40 huevos, pudiendo variar esta relación positivamente en verano y negativamente en invierno (ver Fig. 3.20). Para que esta relación de 40 huevos/hembra se cumpla en el modelo, es necesario que $\lambda = 4$, independientemente del tamaño de la población total.

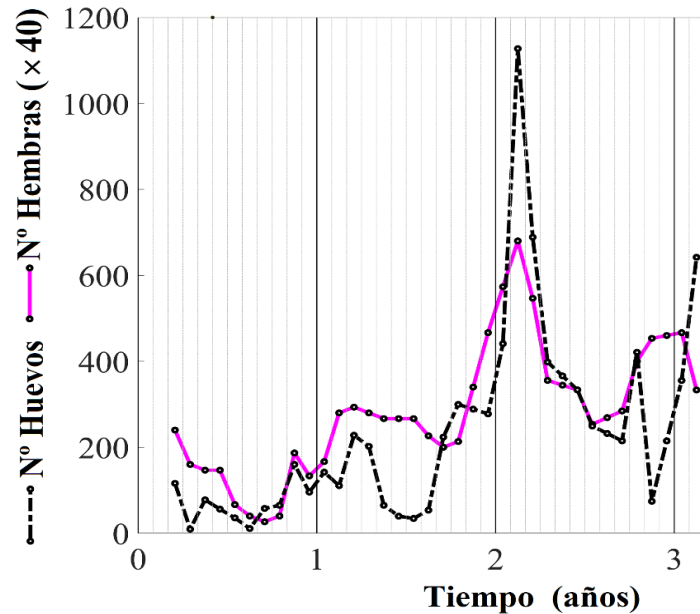


FIGURA 3.20: Población media mensual de huevos y hembras (esta última multiplicada por 40) para tres gallineros con dos gallinas cada uno, del experimento de Gorla [Gorla, 1985] (datos provistos por D. Gorla).

En las Figs. 3.21 y 3.22 se detallan las poblaciones de todas las etapas de *T. infestans* del experimento de Gorla para la situación $N_c = 2$ (tres gallineros con dos gallinas cada uno). También se grafican los resultados del modelo. El comportamiento general del modelo es similar al de los tres gallineros, con la excepción de unos meses para el gallinero representado por la línea punteada, cuya evolución es considerablemente diferente a la del resto de los gallineros. Se observa un ligero crecimiento en la población de huevos al comienzo de cada primavera y luego uno mayor al final del verano (ver Fig. 3.21). Luego, en el experimento, surgen ninfas I en algunos casos al final del verano, o bien durante el otoño como ocurre en el modelo. La mayoría de estas ninfas mueren porque no se alimentan y también porque la temperatura comienza a ser desfavorable para su desarrollo, ya que a mediados de otoño la misma ronda los 24°C dentro de los gallineros (Ecs. 3.11 y 3.12) y desciende a 22°C a finales de otoño (en este rango de temperaturas el tiempo de desarrollo comienza a aumentar, ver Fig. 3.3). Esto da como resultado que menos de la mitad de las ninfas I pasen a la siguiente etapa, como se muestra en la Fig. 3.21. El comportamiento poblacional de las ninfas II y III es más irregular que el de los huevos y demás estadios. En el modelo hay un pico anual estrecho durante la primavera para estas dos etapas ninfales, y luego hay otro más bajo y amplio durante la primera mitad del próximo año, en el experimento se observa mejor a partir del tercer año, habiendo picos de larga duración durante la primera mitad del año. Para las ninfas IV (Fig. 3.22) los dos picos anuales recién mencionados están menos separados entre sí en el modelo y también en algunos casos del

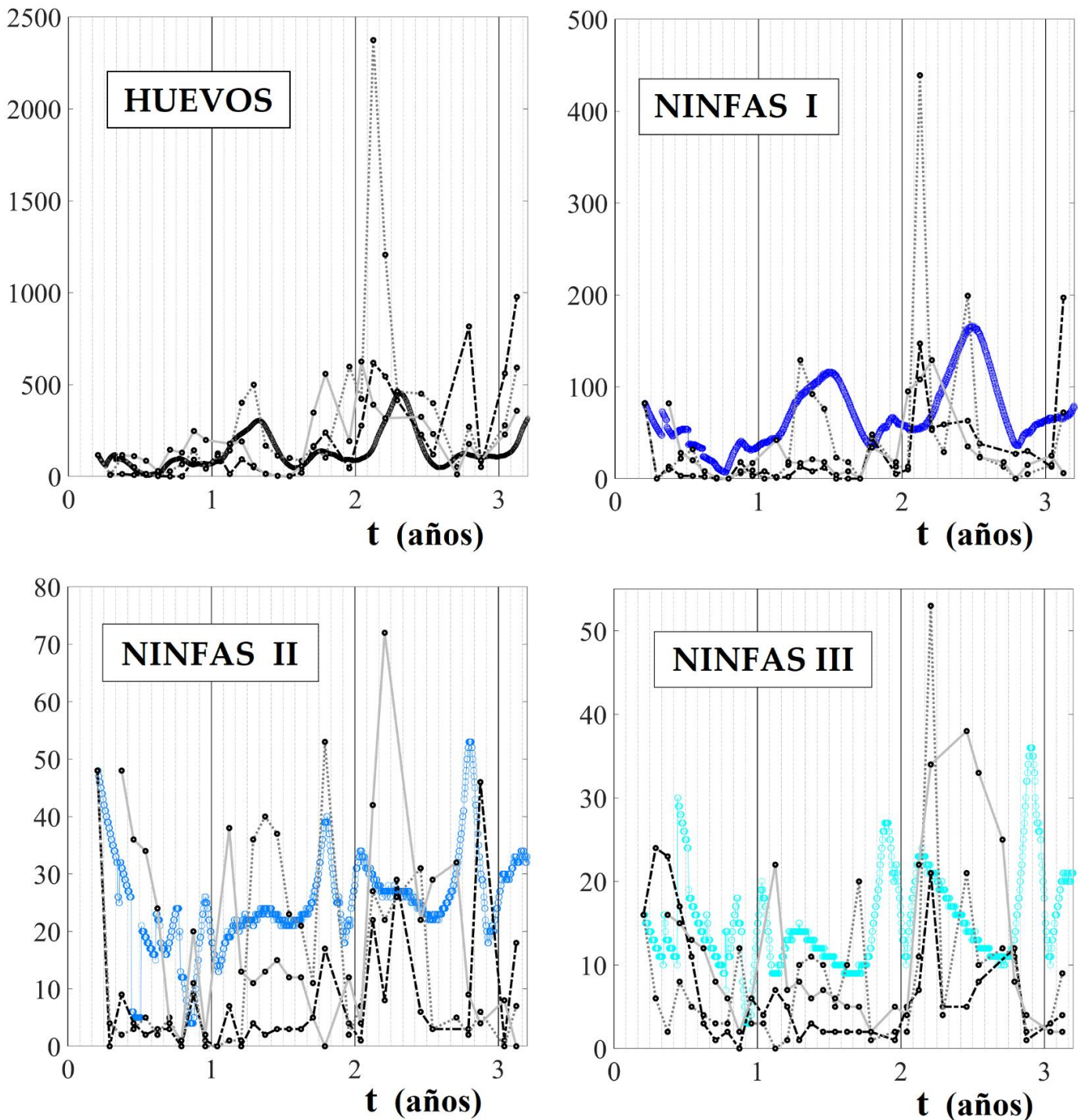


FIGURA 3.21: Población de huevos, ninfas I, II y III del modelo (círculos de colores) y de tres gallineros con dos gallinas cada uno [Gorla, 1985] (cada tipo de línea –sólida, de rayas y punteada– corresponde a un gallinero diferente). Datos provistos por D. Gorla.

experimento. Para las ninfas V estos dos picos ya no se observan, ya que se superponen dando como resultado un solo pico, que en el modelo ocurre a principios de año y en el experimento de Gorla al final del año anterior (esto se puede ver claramente en el gallinero representado por líneas punteadas, que tuvo el mayor crecimiento). Esta superposición entre los dos picos se produce porque el tiempo de desarrollo de las ninfas V es más largo que el de todas las etapas predecesoras, por lo que las ninfas V que emergen de los dos picos

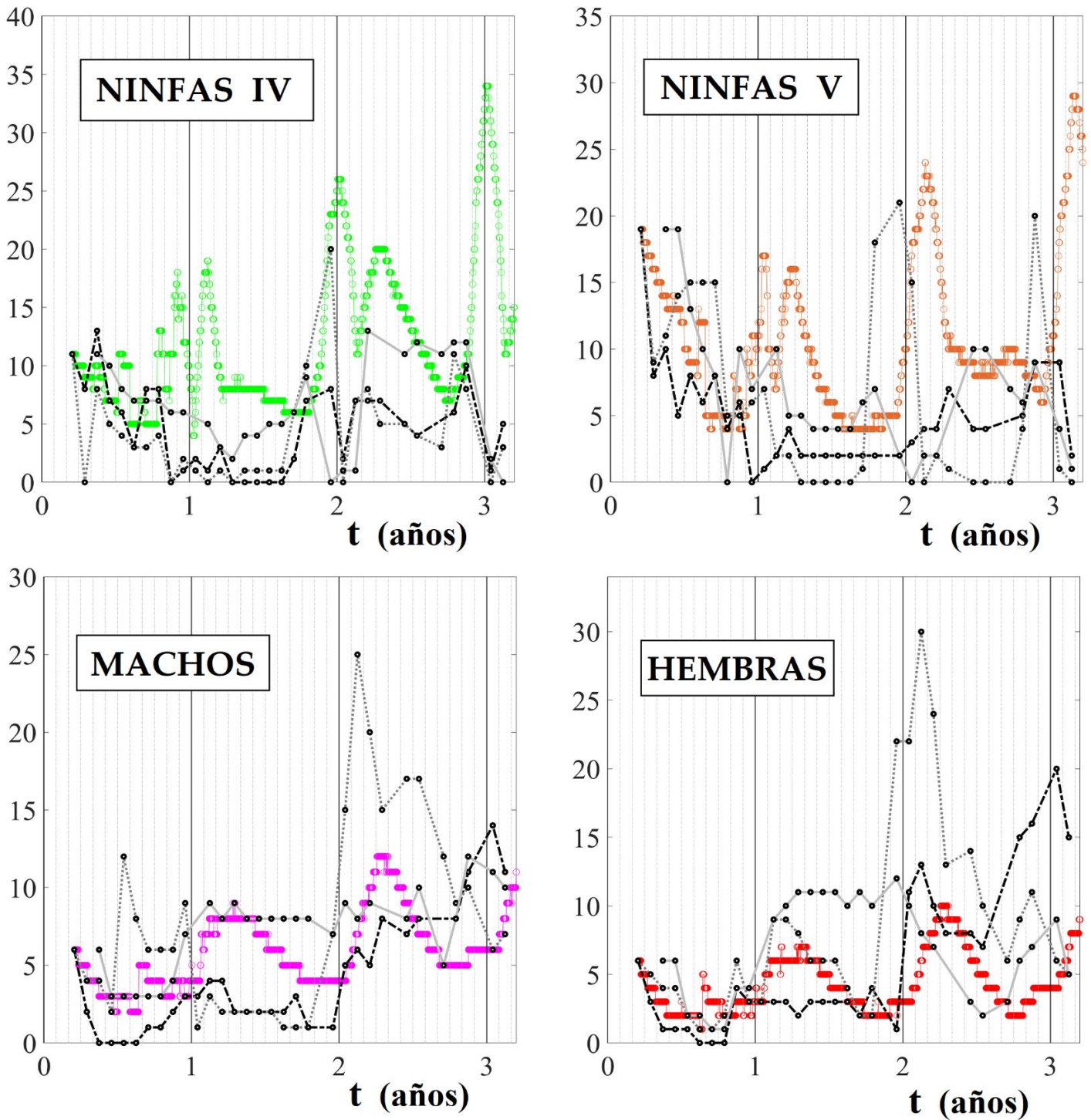


FIGURA 3.22: Población de ninfas IV y V, machos y hembras del modelo (círculos de colores) y de tres gallineros con dos gallinas cada uno [Gorla, 1985] (cada tipo de línea –sólida, de rayas y punteada– corresponde a un gallinero diferente). Datos provistos por D. Gorla.

de las ninfas IV se fusionan al final del verano (ver **Tabla 3.3**). Finalmente, hay en el modelo una fuerte emergencia de machos y hembras durante el verano y otoño, y desde el invierno las poblaciones disminuyen hasta los últimos meses del año. Se observa un comportamiento similar en el gallinero descrito por líneas de puntos y también en los otros dos gallineros, pero con un crecimiento que comienza antes, durante la primavera (ver tercer año).

La situación $N_c = 4$ (tres gallineros con cuatro gallinas cada uno) del experimento de Gorla se detalla en las Figs. 3.23 y 3.24, junto con los resultados del modelo. De manera similar al caso $N_c = 2$ en el modelo, el primer pico anual en la población de huevos surge durante la primavera y luego aparece un pico más alto entre fines de verano y otoño. Esto también ocurre en los gallineros experimentales, excepto que en los casos descritos por líneas punteadas y líneas de rayas los tamaños de los picos se invierten en el segundo año, pero en el tercer año el comportamiento es como en el modelo. Para las ninfas I, se observa una

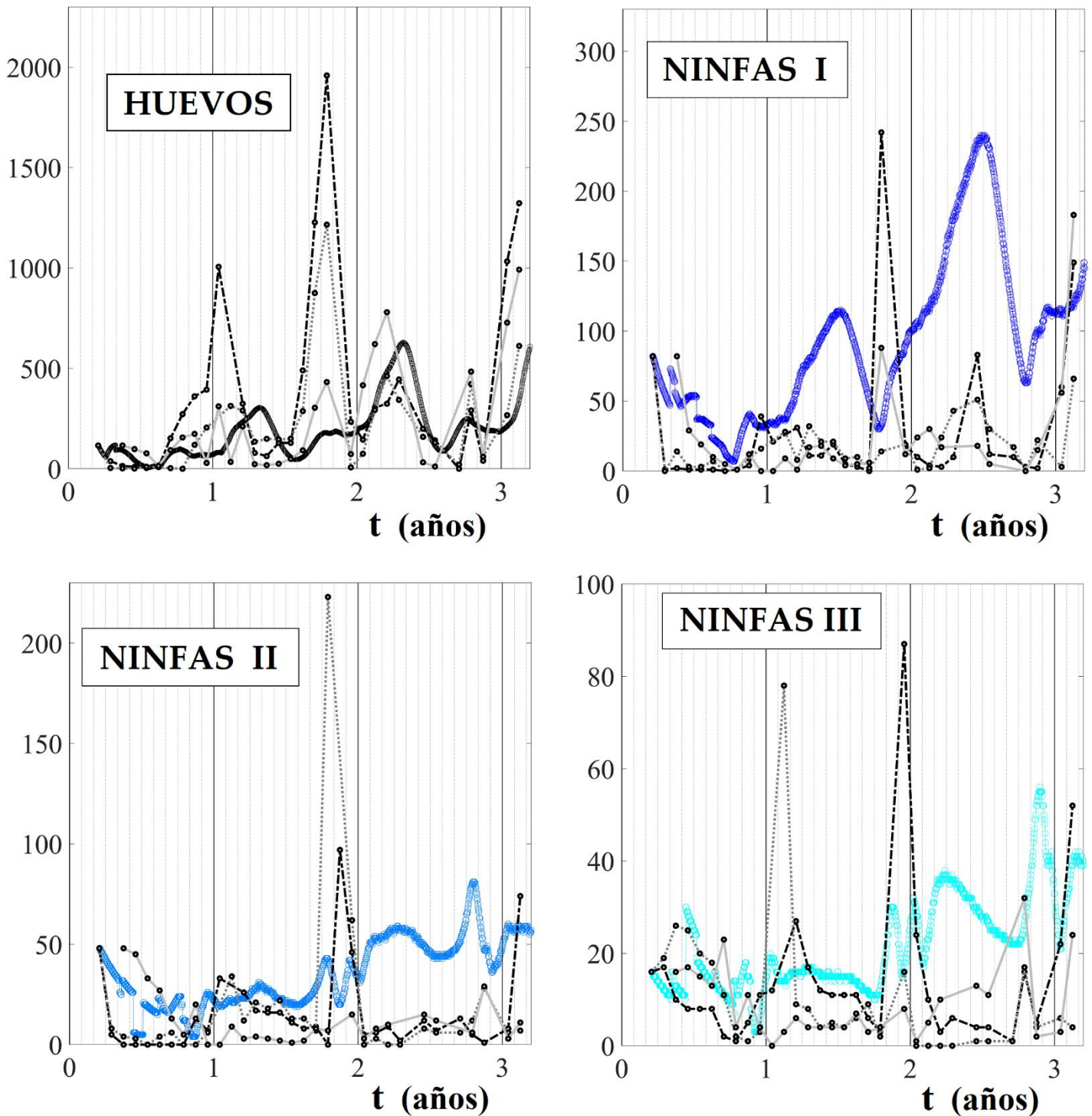


FIGURA 3.23: Población de huevos, ninfas I, II y III del modelo (círculos de colores) y de tres gallineros con cuatro gallinas cada uno [Gorla, 1985] (cada tipo de línea –sólida, de rayas y punteada– corresponde a un gallinero diferente). Datos provistos por D. Gorla.

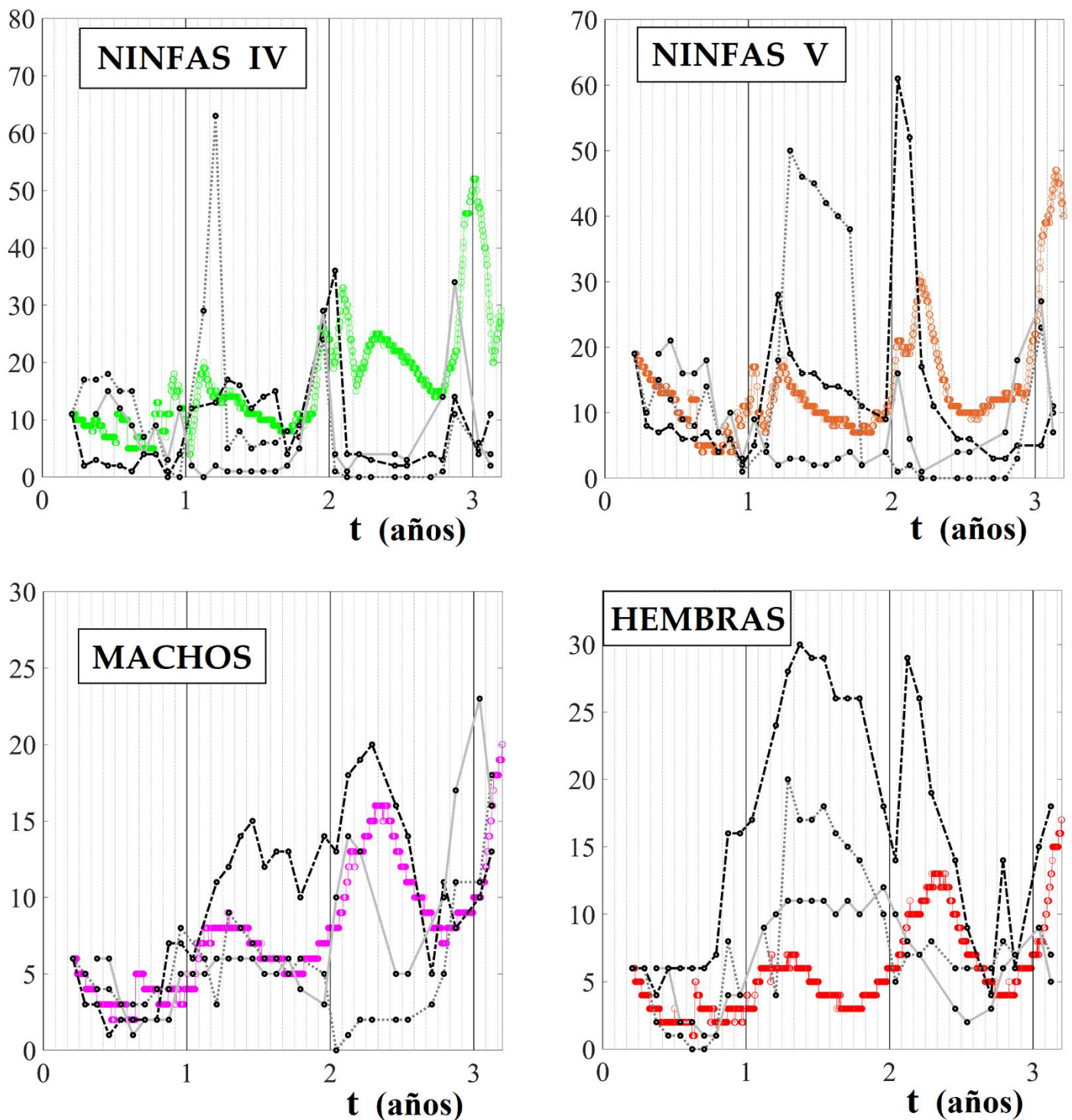


FIGURA 3.24: Población de ninfas IV y V, machos y hembras del modelo (círculos de colores) y de tres gallineros con cuatro gallinas cada uno [Gorla, 1985] (cada tipo de línea –sólida, de rayas y punteada– corresponde a un gallinero diferente). Datos provistos por D. Gorla.

diferencia significativa en el tamaño de la población. Un posible motivo de esta diferencia es que hay muchas ninfas en esta etapa que no pudieron ser censadas, ya que a partir de los datos de Gorla para el caso $N_c = 2$, la relación huevos/ninfas I (en promedio) es igual a 5 y la relación huevos/ninfas II es igual a 17, mientras que para el caso $N_c = 4$ hay una relación huevos/ninfas I igual a 10 pero una relación huevos/ninfas II igual a 18. Es decir que no hay

una disminución en la población de ninfas II para $N_c = 4$, por lo que la población real de ninfas I debe haber sido mayor. En una conversación con el Dr. D. Gorla, él explicó que para esta etapa el censado es difícil porque el tamaño medio de la ninfa I es inferior a 5 mm. Las exuvias no siempre son fáciles de encontrar en este tipo de gallinero, ya que se puede perder su rastro debido a factores climáticos como el viento y la lluvia. También es probable que influya la presencia de un mayor número de gallinas. Sin embargo, dejando de lado el tamaño de la población, el experimento de línea de rayas (Fig. 3.23, ninfas I) muestra un pico durante la primavera del segundo año, otro pico en el invierno del tercer año y otro más al comienzo del cuarto año. El modelo muestra un pico cada vez mayor en cada invierno y uno pequeño al final de cada año.

La población de ninfas II crece entre primavera y verano, con dos picos en el modelo y solo un pico en el experimento. Algo similar ocurre con las ninfas III, con la diferencia de que los picos se desplazan temporalmente (como es de esperar) en aproximadamente un mes. En cuanto a las ninfas IV (Fig. 3.24), se observa un pico estrecho en el modelo al final de cada año y un pico más ancho y de menor altura durante el primer semestre de cada año. En el experimento solo se observan los picos estrechos a comienzos del verano durante el primer y segundo año para los gallineros descritos con líneas punteadas y de rayas, pero no durante el tercer año, donde, por alguna razón desconocida, la población disminuye drásticamente, incluso por debajo de los niveles del año anterior. Para las ninfas V, los ciclos de población son similares en el modelo y en el experimento, particularmente para el gallinero de línea de rayas. En este caso hay un solo pico (como en $N_c = 2$) que, para el segundo año, comienza al final del verano y decae lentamente a lo largo del año, mientras que para el tercer año este pico es más estrecho y decae a principios de otoño. Finalmente, la población de hembras en el experimento es un poco más del doble –en promedio– que la población de machos (71% de hembras y 29% de machos). Se desconoce la razón de esto, ya que para los gallineros con dos gallinas ($N_c = 2$) la proporción promedio hembra/macho es de 0,57/0,43. A pesar de esta diferencia en la composición con la del modelo, se observa que en ambos casos existe un único pico anual de larga duración (para los dos sexos), y que alcanza su máximo al final del primer semestre.

3.7.3 Trabajo de Bar *et al.* (1994)

Este experimento [Bar, 1994] consistió en analizar el comportamiento de dos especies de triatominos (*T. infestans* y *T. sordida*) cuando conviven bajo una misma fuente de alimento. Para ello se empleó un gallinero experimental hecho de ladrillos apilados y cubierto por fuera con red mosquitera (similar al empleado en [Gorla, 1985]). Dentro del mismo se introdujeron inicialmente una gallina e iguales composiciones de las dos especies de insectos, las cuales fueron: 27 ninfas I, 7 ninfas II, 11 ninfas III, 3 ninfas IV, 8 ninfas V, 4 machos y 10 hembras.

El objetivo del estudio fue determinar si existe comportamiento gregario en las especies (es decir, si los individuos de alguna especie comienzan a tener un comportamiento en equipo con los demás individuos de su especie). Dado que se observó que la colonia de la

especie *T. sordida* se extinguió a los pocos meses y que su competidor, *T. infestans*, prosperó, entonces se considera que es posible comparar los resultados del experimento para *T. infestans*, con los que arroja el modelo considerando solamente esta especie.

El experimento duró ocho meses, desde septiembre del año 1988 hasta abril del año 1989, con una temperatura media de 28°C y máximas absolutas reportadas de 40°C y mínimas absolutas de 18°C. Estas temperaturas corresponden a las registradas dentro del laboratorio. Teniendo estos datos, es posible reproducir una función aproximada dada por la Ec. 3.11 que permita estimar la temperatura diaria promedio durante esos 8 meses de experimento. Tomando $A = 6,5^{\circ}\text{C}$ y $B = 25,5^{\circ}\text{C}$ se tiene una temperatura media de 28°C entre septiembre y abril, con una máxima media de 32°C a fines de diciembre y una mínima media de 22,5°C a fines de abril (importante notar que son máximas medias, no absolutas). Dado que el gallinero fue ubicado dentro de una habitación no es necesario emplear la corrección por temperatura interior de la Ec. 3.12. Los parámetros para este caso se detallan en la **Tabla 3.11**.

N_c (número de gallinas)	1
K_c (máximo de picaduras diarias)	64 por gallina
Frecuencia de alimentación	semanal
$G^{(1)}$ (tamaño del grupo de ingesta alta)	450 por gallina
$G^{(2)}$ (tamaño del grupo de ingesta baja)	0
$Xc^{(1)}$ (nivel de ingesta del grupo 1)	1
$Xc^{(2)}$ (nivel de ingesta del grupo 2)	-
D_1, D_2 y D_3 (tasas de mortalidad por predación, en día^{-1})	$D_1 = 0,1$ $D_2 = 0,008$ $D_3 = 0,006$
T (temperatura, Ec. 3.11)	$A = 6,5^{\circ}\text{C}$; $B = 25,5^{\circ}\text{C}$
ϕ (día del año en que empieza el experimento)	259
σ (predación de huevos, Ec. 3.10)	1
γ (factor de ingesta máxima en hembras, Ec. 3.4)	0,7
λ (parámetro de fecundidad, Ec. 3.8)	4

TABLA 3.11: Parámetros considerados para la simulación de los datos experimentales de [Bar, 1994].

En este caso hay 450 picaduras semanales de las cuales el 100% corresponden al grupo de ingesta alta. Posiblemente el comportamiento gregario por parte de *T. infestans* observado en el experimento influya en los altos niveles de ingesta, ya que allí se reporta que la especie *T. infestans* en general mantuvo su hábito de ingesta, mientras que la especie *T. sordida* fue disminuyendo progresivamente su ingesta hasta la extinción de estos ejemplares al tercer mes. Para tener una noción del tamaño de K_c , equivale a considerar que, para un régimen de alimentación nocturna de 8 horas diarias, cada 30 minutos (tiempo necesario para que un triatomo se sacie por completo) la gallina es picada por 4 triatominos en promedio. Esta configuración para K_c , G y Xc es más elevada que en [Gorla,1985], posiblemente por el

comportamiento gregario mencionado y por las mejores condiciones ambientales en las que se encontraban los triatominos.

Por otra parte, el algoritmo de optimización para los parámetros de mortalidad por predación para los grupos de ingesta ($D_1 = 0,10$, $D_2 = 0,008$ y $D_3 = 0,006$) son algo mayores que en [Gorla, 1985]. Esto se condice con la información que proporciona el experimento de [Bar, 1994], en donde se detalla una mortalidad de un 64% para ninfas I, una mortalidad promedio cercana al 20% para ninfas II, III y IV, y una mortalidad promedio cercana al 10% para ninfas V, machos y hembras.

Por último, el parámetro de fertilidad vinculado a la predación de huevos es $\sigma = 1$ (ya que no se reporta presencia de parasitoides y artrópodos), el factor de ingesta de sangre en hembras es $\gamma = 0,7$ y el parámetro de fecundidad $\lambda = 4$ (aplicando el mismo criterio que en la subsección anterior). En las **Fig. 3.25** y **3.26** se detallan las gráficas obtenidas en el modelo y se contrastan con el experimento de [Bar, 1994].

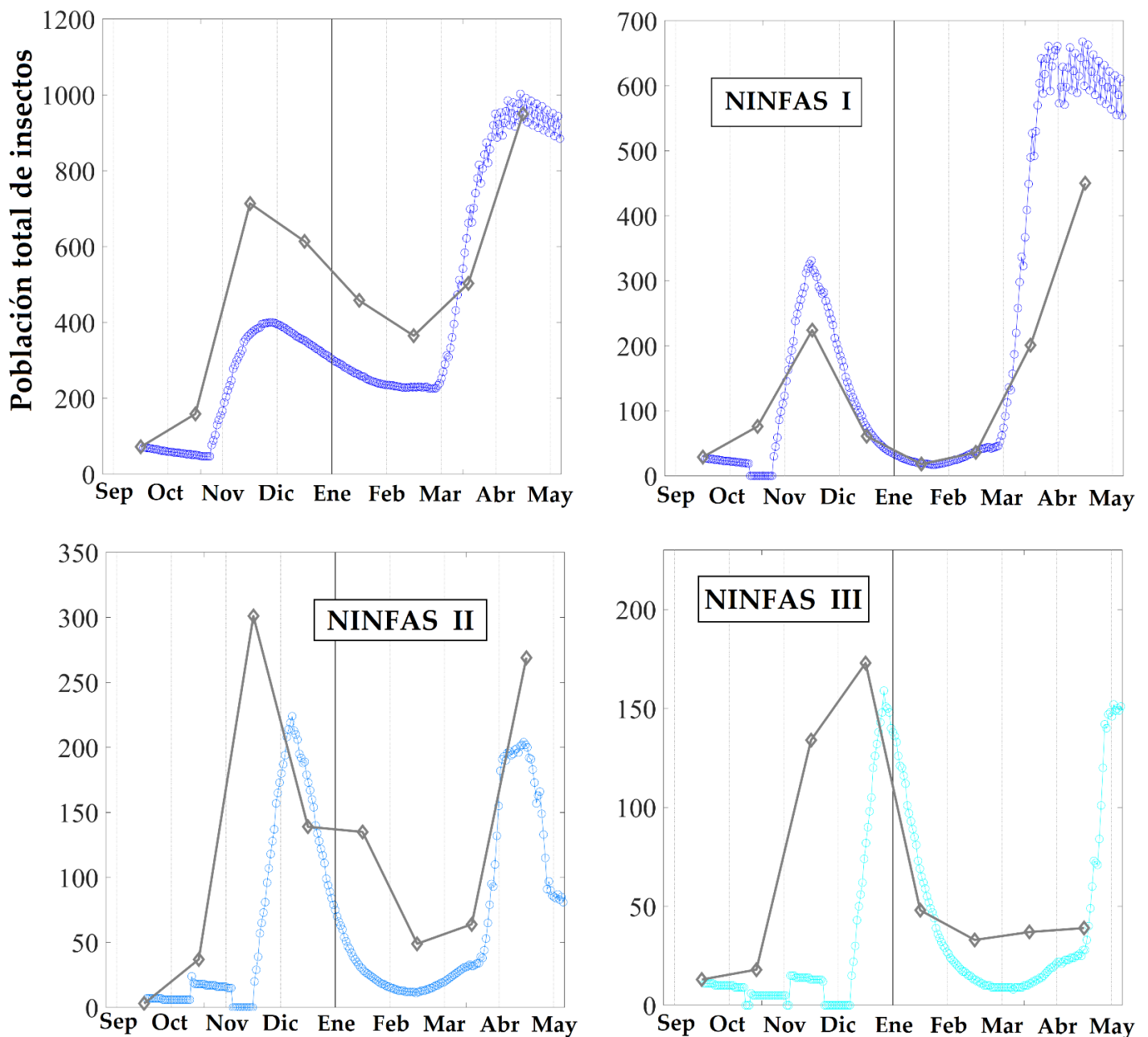


FIGURA 3.25: Población total de insectos, de ninfas I, II y III del modelo (círculos de colores), y de un gallinero con una gallina [Bar, 1994] (línea gris oscura con rombos).

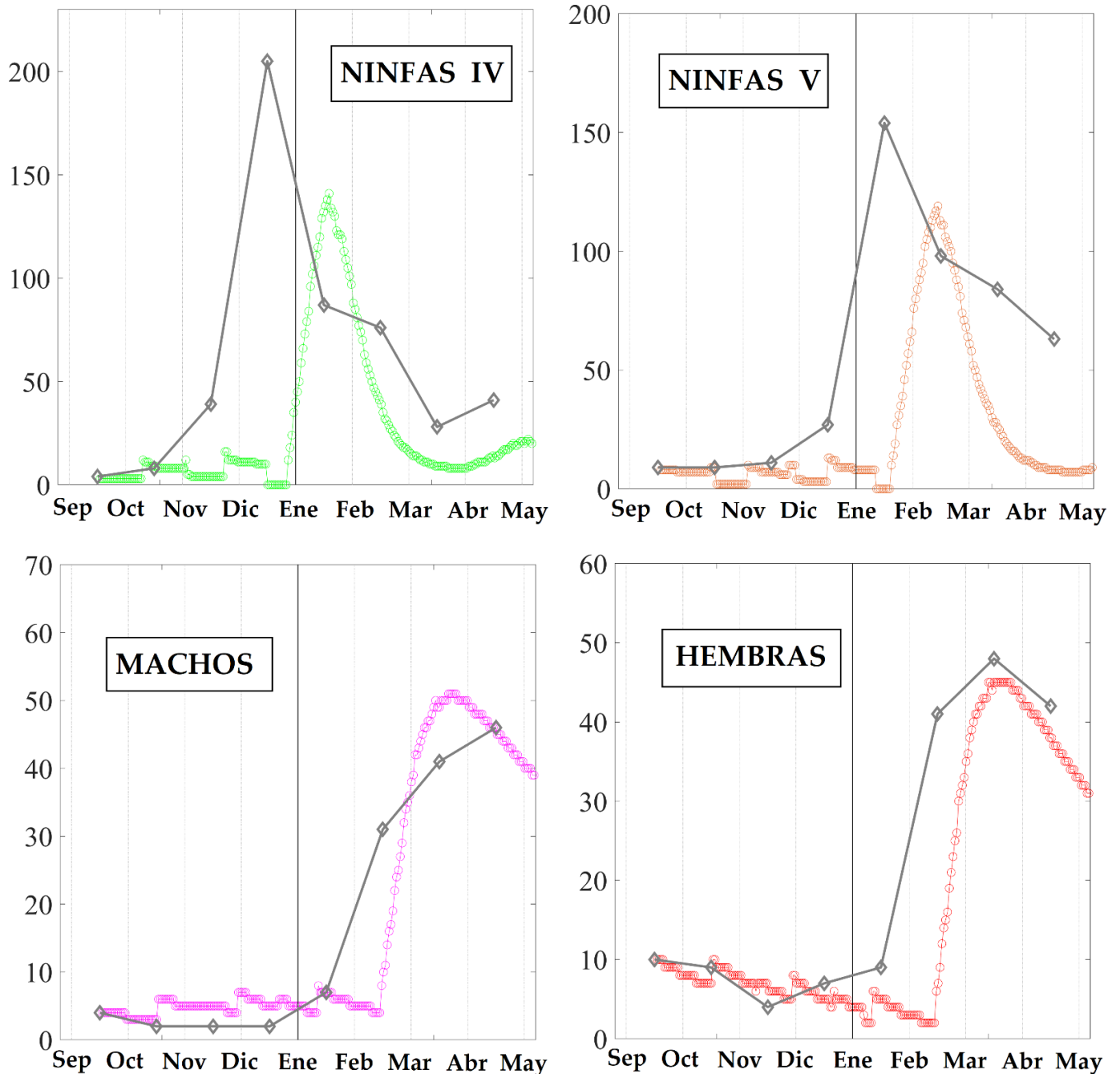


FIGURA 3.26: Población de ninfas IV y V, vinchucas adultas machos y hembras del modelo (círculos de colores), y de un gallinero con una gallina [Bar, 1994] (línea gris oscura con rombos).

En la primera imagen (Fig. 3.25) se grafica la población total de todos los insectos, sin considerar los huevos. Aquí se aprecia un comportamiento similar de ambas curvas, aunque un tanto menor hasta febrero para el modelo. En general, en todos los estadios (Figs. 3.25 y Fig. 3.26) se observa que el modelo reproduce con buena precisión los datos experimentales, con la salvedad de que en los estadios ninfales II, III, IV y V el pico poblacional que manifiesta el experimento ocurre un mes antes que en el modelo. Probablemente esto se deba a que los triatominos empleados en el experimento tengan un tiempo de desarrollo menor para los primeros estadios que los calculados en el modelo por la Ec. 3.2. Esto da lugar a un desplazamiento temprano del pico poblacional para el modelo (hacia la derecha), que luego se ve reflejado en los estadios posteriores. No obstante, se aprecia un segundo

pico en el experimento para los estadios I y II (para los demás estadios no se observa ya que el experimento finaliza), el cual sí coincide temporalmente con el segundo pico del modelo para estos mismos estadios (**Fig. 3.25**). Esto podría indicar que, o los estadios ninfales superiores son más duraderos en el modelo que en el experimento, o bien que por alguna contingencia no contemplada en el modelo se da ese desplazamiento para el primer pico. Luego comienzan a estabilizarse las poblaciones del experimento a medida que transcurre el tiempo y es más similar el comportamiento del modelo para estas poblaciones (fenómeno que también se observa en la subsección anterior para el experimento de [Gorla, 1985] a partir del tercer año). Las poblaciones de machos y hembras son similares en ambos casos y presentan una composición aproximada al 50% de ambos sexos en la adultez.

3.8 Análisis poblacional

A partir de los experimentos simulados en la sección anterior es posible ver que el modelo resulta consistente y es capaz de reproducir con buena aproximación distintas situaciones. Esto permite hacer una exploración sobre la cantidad de información que ofrece el modelo y someterlo a distintos escenarios a fin de estudiar más en detalle el comportamiento poblacional de los triatominos.

Se partirá de las mismas condiciones vistas en el experimento de [Gorla, 1985] (subsección 3.7.2, ver **Tabla 3.10**), dado que es el experimento que más cantidad de información posee por haber durado tres años. Se estudiará qué ocurre en el modelo luego de esos tres años y de qué manera se estabilizan las poblaciones. También se someterá dicha población a condiciones extremas de temperatura y comida, a fin de averiguar los límites posibles para que la población no se extinga y pueda subsistir con el tiempo.

3.8.1 Poblaciones estables

El crecimiento poblacional en el modelo para $N_c = 2$ y $N_c = 4$ se estabiliza completamente en períodos anuales después del sexto año, aunque la tendencia general ya es evidente después de tres años. La **Fig. 3.27** muestra la evolución de todas las poblaciones durante ocho años para un gallinero de cuatro gallinas. Esta situación se satisface –como es de esperar– siempre que el gallinero sea un sistema cerrado, donde los triatominos no entran ni salen (y pueden ser censados). La población de huevos periódicamente estable tiene un gran pico en la primera mitad de cada año y luego uno pequeño en la segunda mitad. Las poblaciones de ninfas II, III y IV tienen también dos picos anuales, uno alto y estrecho, y otro más bajo pero de mayor duración. Finalmente, las poblaciones estables de ninfas I y V, y de machos y hembras adultos tienen un pico anual único que dura unos seis meses (excepto el de las ninfas V que dura sólo tres meses).

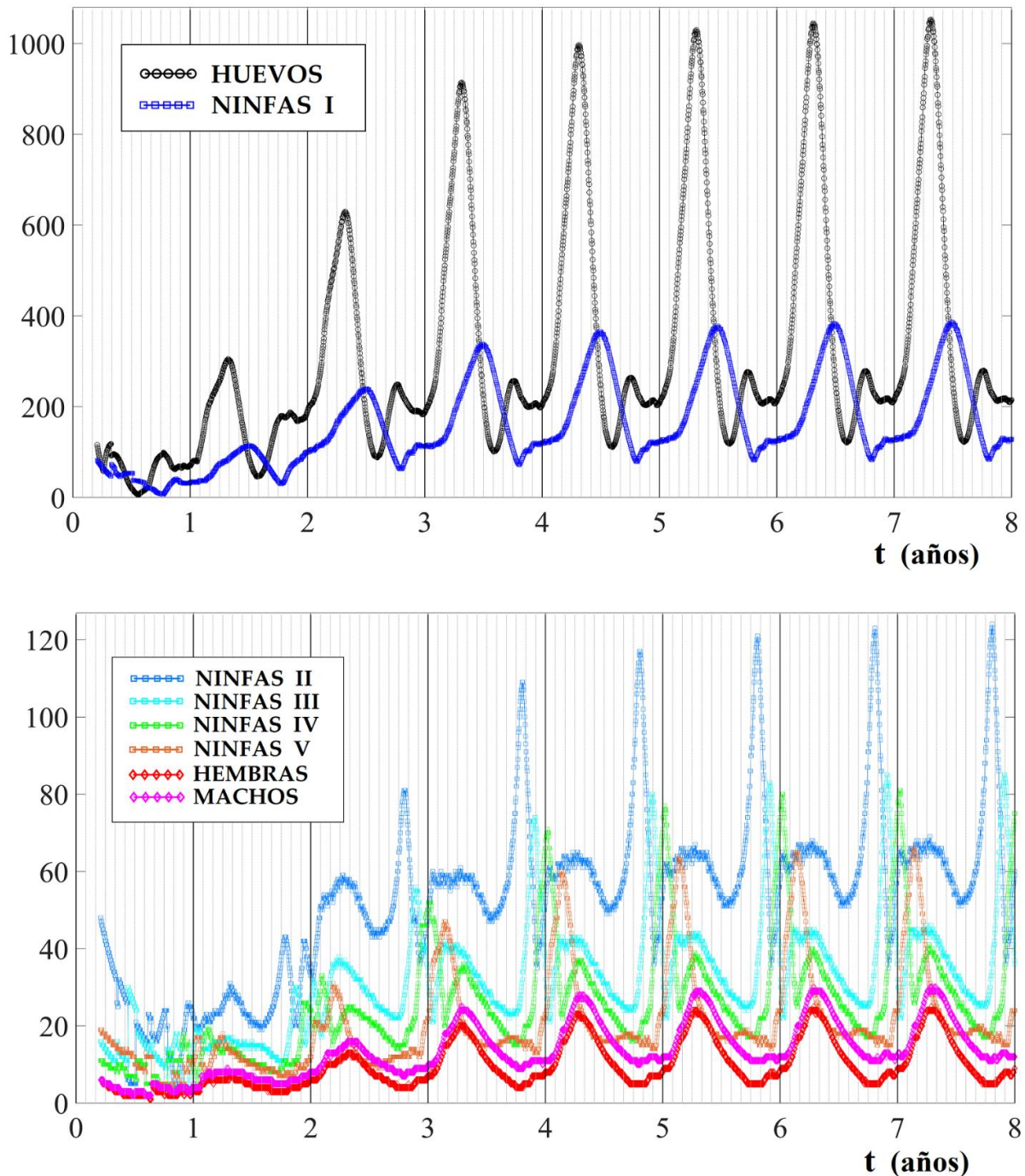


FIGURA 3.27: Poblaciones de todas las etapas en el modelo para el caso $N_c = 4$ y los parámetros determinados para [Gorla, 1985]. A partir del sexto año todas las poblaciones se estabilizan periódicamente, aunque las tendencias poblacionales ya son claras luego del tercer año. Se suponen gallineros cerrados.

La existencia de un grupo con un alto nivel de ingesta de sangre ($G^{(1)}$) es importante –de acuerdo a las consideraciones del modelo– para la colonia (incluso si este grupo está compuesto solo por unos pocos individuos) por la siguiente razón: si una ninfa I logra obtener una elevada ingesta de sangre (particularmente cuando $Xc^{(1)} > 0,7$), tendrá mayores posibilidades de pasar a la siguiente etapa y continuar alimentándose bajo este régimen (ver subsección 3.5.2). Al mismo tiempo, las ninfas del grupo de ingesta bajo $G^{(2)}$ seguirán

ingiriendo una cantidad baja de sangre en sus etapas futuras ($Xc^{(2)} < 0,6$). Como resultado, las ninfas en $G^{(1)}$ tienen una mayor probabilidad de llegar a la edad adulta y podrá ocurrir que habrá un mayor número de insectos adultos en el grupo $G^{(1)}$ que en el grupo $G^{(2)}$. Dado que la fertilidad aumenta con la ingesta de sangre, se espera que el mayor número de huevos puestos provenga del grupo $G^{(1)}$. Esto implica que, aunque el número de ninfas I del grupo $G^{(1)}$ es cinco veces menor que el del grupo $G^{(2)}$, el primero adquiere un papel mucho más importante para la supervivencia de la colonia. La **Fig. 3.28** muestra las poblaciones de ninfas I y hembras para ambos grupos de ingesta en la situación $N_c = 4$.

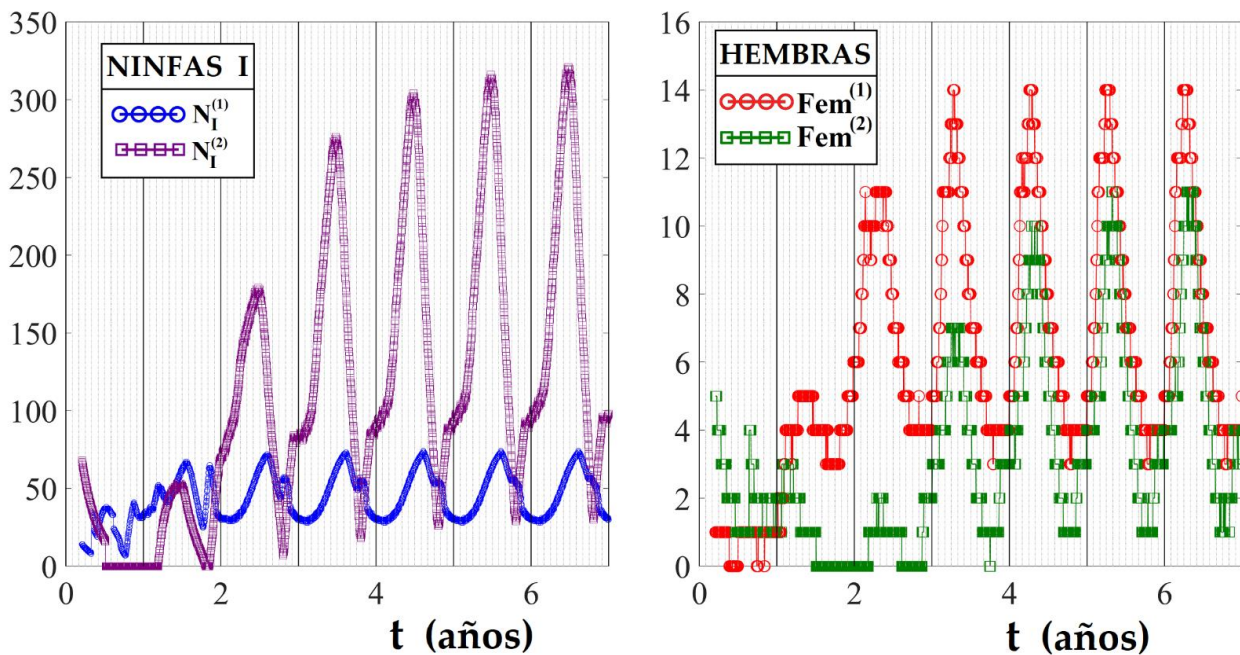


FIGURA 3.28: Población por grupo de ingesta de ninfas I (izquierda) y hembras (derecha) para el caso $N_c = 4$ y parámetros determinados para [Gorla, 1985] (Tabla 3.10). El grupo $G^{(1)}$ tiene una capacidad máxima de 128 individuos (32 por gallina) y el grupo $G^{(2)}$ una capacidad máxima de 620 individuos (155 por gallina).

3.8.2 Temperaturas límites

Después de determinar los parámetros del modelo que describen el desarrollo de triatominos en condiciones similares a las utilizadas por D. Gorla, ahora es de interés buscar los límites superior e inferior de temperatura exterior para los cuales se puede desarrollar una colonia de *T. infestans*. Solo se modificará la temperatura ambiente, mientras que los demás parámetros y condiciones iniciales seguirán siendo los mismos que los utilizados previamente (Tabla 3.10). Para simplificar, se analizará el tamaño total de la colonia (todas las ninfas y adultas), sin considerar los huevos. Solo se considera el caso $N_c = 4$.

En la **Fig. 3.29** esta población total está graficada para los parámetros de temperatura usados previamente ($A = 6^\circ\text{C}$ y $B = 19^\circ\text{C}$, ver Ecs. 3.11 y 3.12). Se observa que el parámetro más importante para la supervivencia de la colonia es la temperatura media anual (B) y, en menor medida, la amplitud de oscilación (A). Por ejemplo, si $B = 16^\circ\text{C}$, para cualquier

amplitud razonable (entre 4°C y 10°C) la colonia no sobrevive. Si en cambio, $B = 17^{\circ}\text{C}$, la colonia solo sobrevive si $A < 6^{\circ}\text{C}$. En la **Fig. 3.30** se representan estas dos situaciones: 1) $A = 5^{\circ}\text{C}$ y $B = 16^{\circ}\text{C}$; 2) $A = 5^{\circ}\text{C}$ y $B = 17^{\circ}\text{C}$. El caso 2 no es viable para el desarrollo permanente, ya que una fluctuación tal que la amplitud en un año dado exceda los 5°C puede matar a la población durante el invierno (probablemente quedando unos pocos triatominos restantes). La población más grande y estable para parámetros razonables A y B , ocurre cuando $A = 5^{\circ}\text{C}$ y $B = 24^{\circ}\text{C}$. Para $A > 5^{\circ}\text{C}$ y $B = 24^{\circ}\text{C}$, la población sigue siendo grande, pero sufre variaciones estacionales más pronunciadas (ver **Fig. 3.31**). Para valores más altos de B , la población estable es menor hasta que alcanza su mínimo para $B = 31^{\circ}\text{C}$ si $A \leq 8^{\circ}\text{C}$ (si $8^{\circ}\text{C} < A < 10^{\circ}\text{C}$, $B = 29^{\circ}\text{C}$) (ver **Fig. 3.32**). Para $B > 32^{\circ}\text{C}$ la población se extingue en los primeros años, independientemente del valor de A .

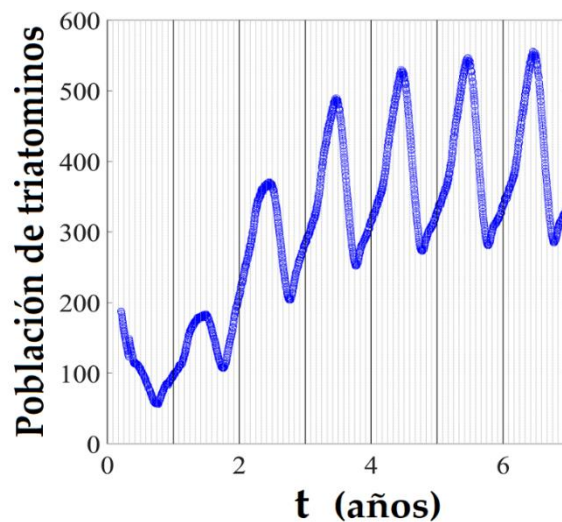


FIGURA 3.29: Población total de triatominos (ninfas más adultas), cuando la temperatura exterior varía según las Ecs. 3.11 y 3.12, con los parámetros $A = 6^{\circ}\text{C}$ y $B = 19^{\circ}\text{C}$, para el caso $N_c = 4$.

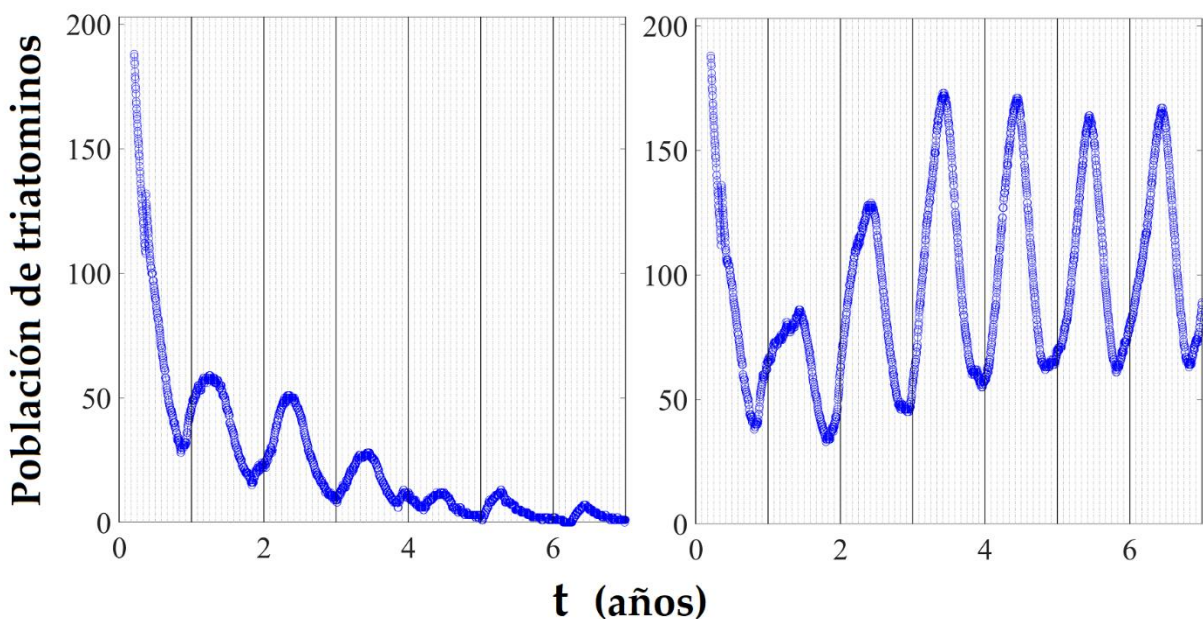


FIGURA 3.30: Población total de triatominos (ninfas más adultas), para $N_c = 4$ y bajas temperaturas. Izquierda: $A = 5^{\circ}\text{C}$ y $B = 16^{\circ}\text{C}$; Derecha: $A = 5^{\circ}\text{C}$ y $B = 17^{\circ}\text{C}$ (ver Ecs. 3.11 y 3.12).

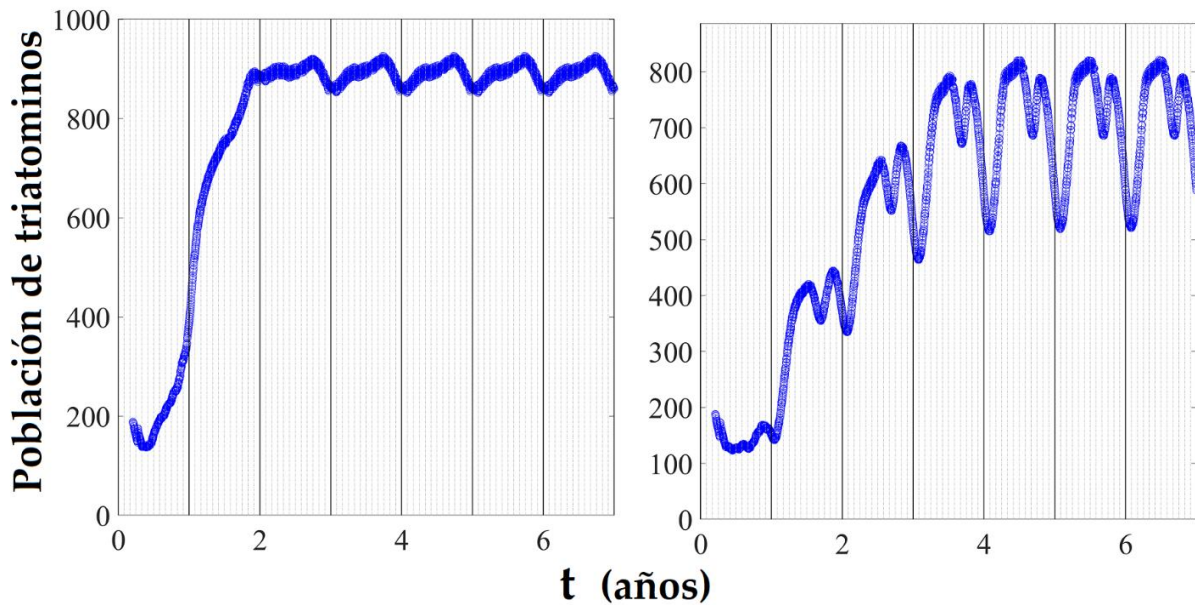


FIGURA 3.31: Población total de triatominos (ninfas más adultas), para $N_c = 4$ y temperaturas ideales. Izquierda: $A = 5^\circ\text{C}$ y $B = 24^\circ\text{C}$; Derecha: $A = 9^\circ\text{C}$ y $B = 24^\circ\text{C}$ (ver Ecs. 3.11 y 3.12).

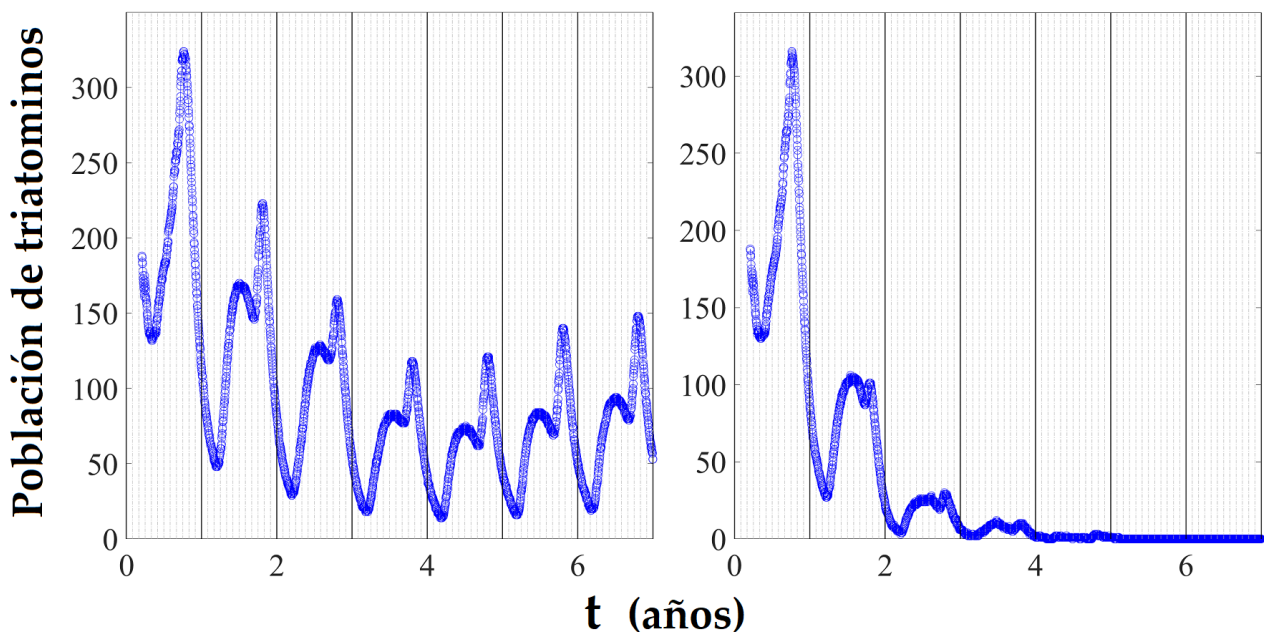


FIGURA 3.32: Población total de triatominos (ninfas más adultas), para $N_c = 4$ y temperaturas máximas. Izquierda: $A = 7^\circ\text{C}$ y $B = 31^\circ\text{C}$; Derecha: $A = 9^\circ\text{C}$ y $B = 31^\circ\text{C}$ (ver Ecs. 3.11 y 3.12).

3.8.3 Ingesta mínima de sangre

Es de interés también estudiar los valores mínimos de ingesta de sangre que aseguran la supervivencia de la colonia. Se consideran los mismos parámetros de la subsección 3.7.2, pero se introducirán algunas simplificaciones para generar una predicción más clara. El gallinero tiene solo una gallina ($N_c = 1$) e inicialmente no hay un grupo de ingesta alta ($G^{(1)} = 0$); solamente está presente el grupo de ingesta baja, con $G^{(2)} = 188$ (que es el número

total inicial de ninfas e insectos adultos). El valor para $Xc^{(2)}$, que estaba restringido al rango $Xc^{(2)} < 0,60$, ahora estará libre de dicha restricción y esto permitirá determinar un nivel mínimo de ingesta de sangre en este grupo para el cual la población no se extingue. Ejecutando distintas pruebas con el modelo, se observa que para un valor de $Xc^{(2)} \leq 0,56$ la población promedio de insectos decrece continuamente, mientras que para $Xc^{(2)} > 0,56$ la población alcanza oscilaciones estacionales estables. La **Fig. 3.33** muestra estas situaciones para $Xc^{(2)} = 0,55$ y $Xc^{(2)} = 0,57$. Esto implica que, para la supervivencia de la colonia, el valor $Xc = 0,20$ –necesario para que una ninfa pase a la siguiente etapa (ver subsección 3.2.1)– no es suficiente. El clima influye en los tiempos de desarrollo y en las tasas de mortalidad, por lo que no es inesperado que para que una ninfa I alcance la edad adulta se necesite una ingesta de sangre superior a $Xc = 0,20$. Distinto sería el caso de si el experimento se lleva a cabo a una temperatura constante dentro de un laboratorio.

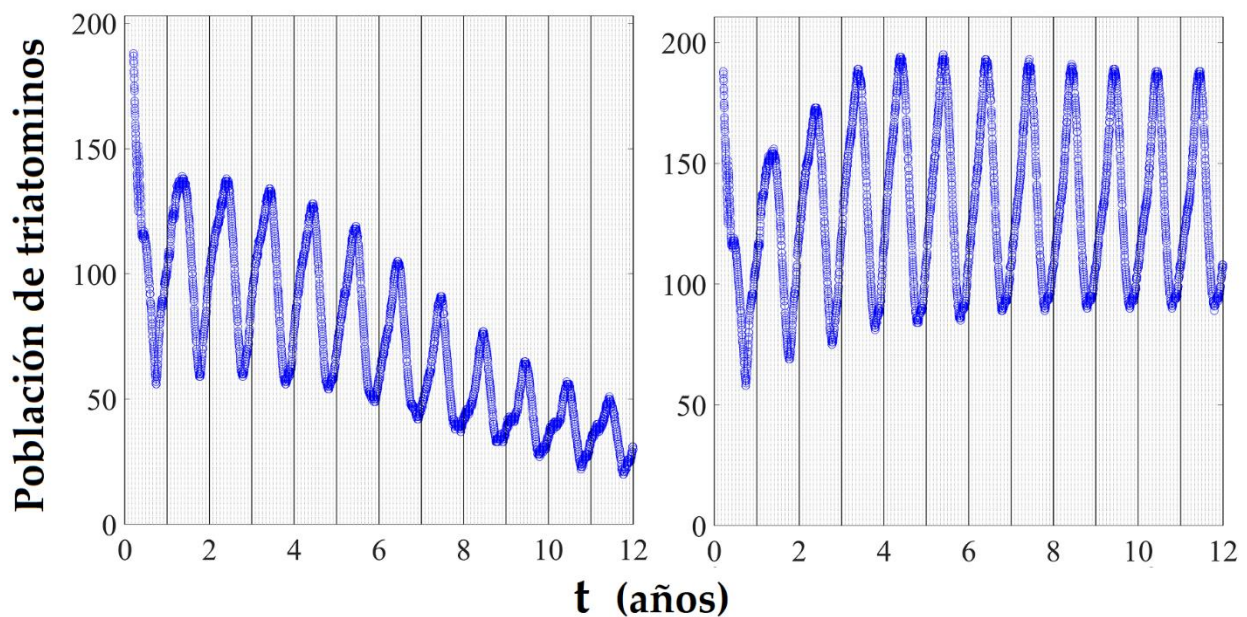


FIGURA 3.33: Población total de triatominos para $Nc = 1$ y grupo de ingesta alta nulo.
 Izquierda: $Xc^{(2)} = 0,55$; Derecha: $Xc^{(2)} = 0,57$. $G^{(2)} = 188$ en ambos casos.
 (parámetros dados en **Tabla 3.10**)

La condición $Xc^{(2)} > 0,56$ es necesaria solo cuando no hay otro grupo de ingesta. Cuando el grupo de ingesta alto $G^{(1)}$ está presente con unos pocos triatominos, la situación cambia de manera muy positiva para la colonia, ya que estos pocos individuos generan un aumento de la oviposición y esto compensa las muertes de los triatominos del grupo de baja ingesta $G^{(2)}$. Esta situación se puede ver claramente en la **Fig. 3.34**, donde la población de triatominos se grafica para dos casos: uno con $Xc^{(1)} = 0$ y $Xc^{(2)} = 0,50$ ($G^{(2)} = 188$), lo que produce la extinción de la población; y el otro con $Xc^{(1)} = 0,90$ y $G^{(1)} = 10$ (5% de la colonia), y $Xc^{(2)} = 0,50$ y $G^{(2)} = 178$, en donde la colonia logra estabilizarse y sobrevive. La **Fig. 3.35** muestra las poblaciones de hembras por grupo de ingesta para los mismos dos casos; cuando se introduce el grupo de ingesta alta con 10 triatominos ($G^{(1)} = 10$), hay una sola hembra adulta con este nivel de ingesta, mientras que el grupo de menor ingesta que posee la mayor cantidad de triatominos ($G^{(2)} = 178$) tiene un máximo de cinco hembras. Estas cinco hembras

rinden un 70% de la oviposición total, mientras que la única hembra en el grupo de ingesta alta es responsable del 30% restante de la oviposición.

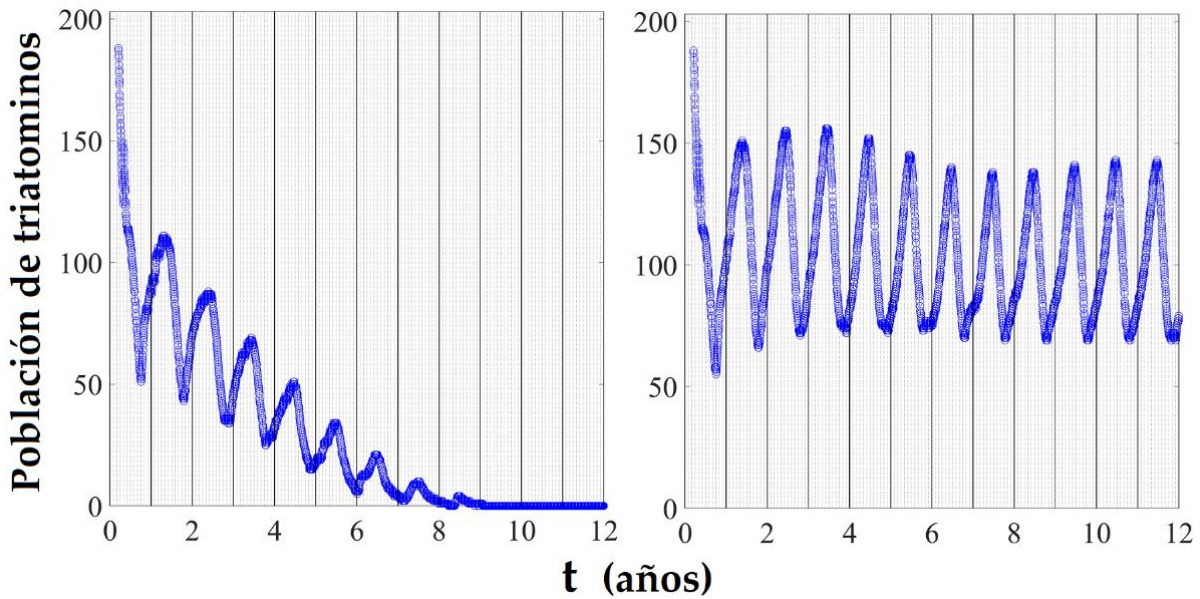


FIGURA 3.34: Población total de triatominos para $N_c = 1$ y dos situaciones distintas de ingesta: *Izquierda:* $Xc^{(1)} = 0, Xc^{(2)} = 0,50$ ($G^{(2)} = 188$); *Derecha:* $Xc^{(1)} = 0,90$ ($G^{(1)} = 10$), $Xc^{(2)} = 0,50$ ($G^{(2)} = 178$). (parámetros dados en **Tabla 3.10**)

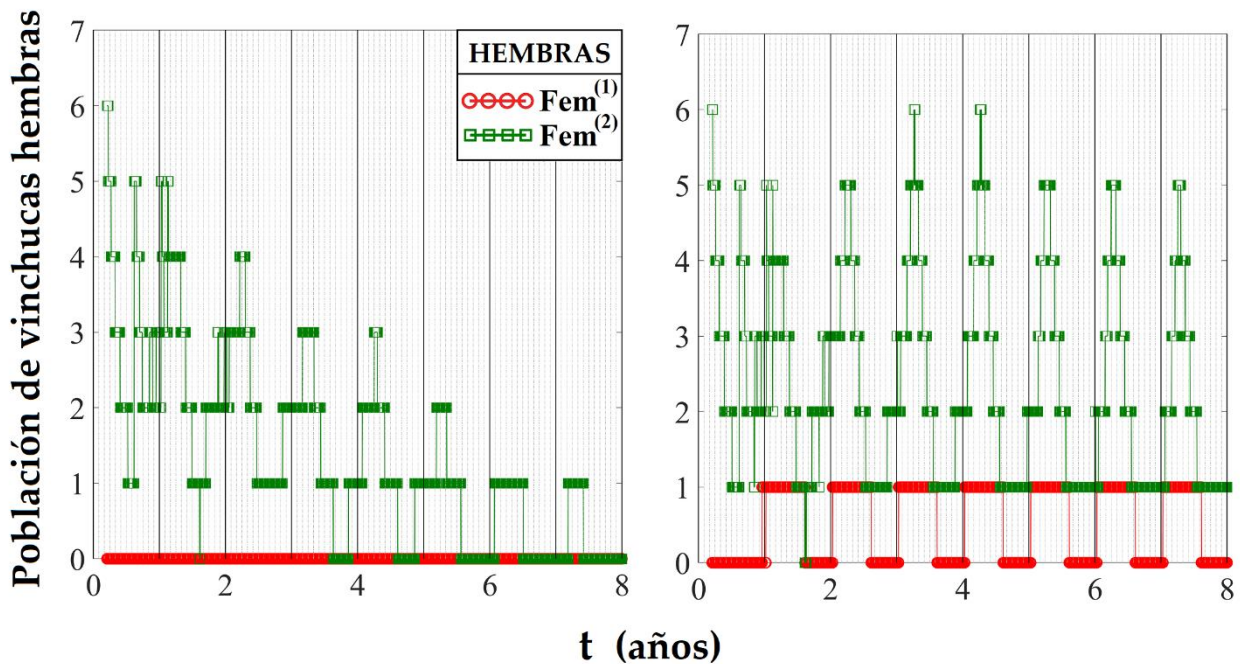


FIGURA 3.35: Población de hembras para $N_c = 1$ y dos situaciones distintas de ingesta: *Izquierda:* $Xc^{(1)} = 0, Xc^{(2)} = 0,50$ ($G^{(2)} = 188$); *Derecha:* $Xc^{(1)} = 0,90$ ($G^{(1)} = 10$), $Xc^{(2)} = 0,50$ ($G^{(2)} = 178$). La única hembra de $G^{(1)}$ (*derecha*) permite la existencia de las hembras futuras de $G^{(2)}$.

Capítulo 4

Modelo poblacional de *Triatoma infestans* que habita en viviendas rurales

En este capítulo se adapta el modelo desarrollado anteriormente, para una vivienda rural en la que habitan personas y perros como animales domésticos. Inicialmente, se estudian las diferencias que hay entre cada función diseñada a partir de una ingesta de sangre de gallinas y entre aquellas respectivas a una ingesta de sangre de mamíferos. Posteriormente, se reproduce el modelo para distintos casos experimentales y se determinan los valores de los parámetros empleados. Finalmente se analiza en detalle este nuevo modelo y se determinan los valores límites para los cuales una colonia de triatominos puede perdurar en el tiempo.

4.1 Ingesta de sangre de mamíferos

De acuerdo con lo observado experimentalmente en los triatominos ([Juarez, 1970], [Guarneri, 2000], [Nattero, 2011]), la diferencia nutricional entre la ingesta de sangre de aves y la de mamíferos influye en los tiempos de desarrollo de las ninfas, en la fecundidad de las hembras, en la fertilidad de los huevos y en la tasa de mortalidad de las vinchucas adultas. No se aprecian diferencias significativas en la mortalidad media de las ninfas.

4.1.1 Tiempo de desarrollo en ninfas

El tiempo de desarrollo en ninfas que se alimentan de sangre de aves (de aquí en más, $N_{B,i}$, siendo i el estadio en el que se encuentran) es mayor que en aquellas que se alimentan de sangre de mamíferos ($N_{M,i}$). En el primer estadio esta diferencia es insignificante, pero a

medida que se observan estadios superiores la diferencia es cada vez mayor ([Juarez, 1970], [Guarneri, 2000]). En la **Fig. 4.1** se grafica la relación “tiempo de desarrollo de $N_{M,i}$ ” sobre “tiempo de desarrollo de $N_{B,i}$ ”, para ninfas bien alimentadas a distintas temperaturas; es decir, la relación $Dev_{M,i}(T, 1)/Dev_{B,i}(T, 1)$. Se muestra en esta gráfica una recta horizontal igual a la unidad (recta de líneas y puntos) para comparar cuan significativa es la diferencia entre ambos tipos de alimentación. Se empleará el valor promedio entre ambos estudios ([Juarez, 1970] y [Guarneri, 2000]) para diseñar las nuevas funciones $Dev_{M,i}(T, X_c)$, debido a que se dispone de pocos datos para la relación $Dev_{M,i}(T, 1)/Dev_{B,i}(T, 1)$. Es decir, se considerará una relación lineal entre ambos tiempos de desarrollo para todo el dominio de temperaturas (ver recta roja en **Fig. 4.1**).

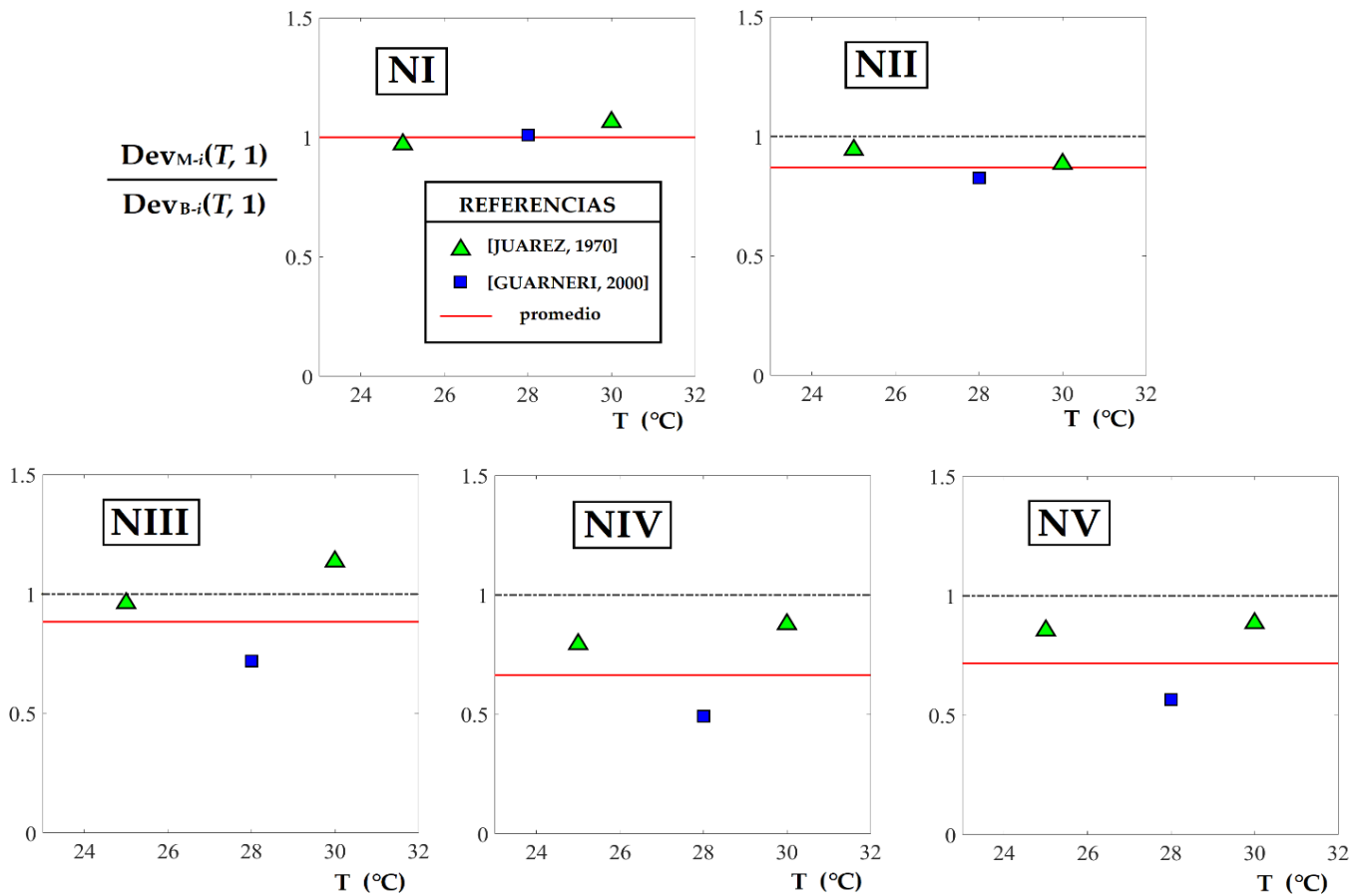


FIGURA 4.1: Cociente de tiempos de desarrollo entre ninfas que se alimentan de sangre de mamíferos y ninfas que se alimentan de sangre de aves, para distintas temperaturas (T) y un nivel de ingesta de sangre óptimo ($X_c = 1$). La sangre de mamíferos permite tiempos de desarrollo más

A partir de los valores de la **Fig. 4.1** se establece en la **Ec. 4.1** una relación general entre la función $Dev_{M,i}(T, X_c)$ y la función $Dev_{B,i}(T, X_c)$, considerando que la relación lineal vale también para distintos valores de X_c .

$$Dev_{M,i}(T, X_c) = \omega_i \times Dev_{B,i}(T, X_c) \quad (\text{Ec. 4.1})$$

siendo:

i	NI	NII	NIII	NIV	NV
ω_i	1	0,87	0,88	0,66	0,71

La función $\text{Dev}_{B,i}(T, Xc)$ está dada por la Ec. 3.2 vista en el capítulo anterior. Se observa que para las ninfas del primer estadio no hay diferencia en su tiempo de desarrollo. Para las ninfas II y III hay una diferencia similar, de un 12% menor para aquellas que se alimentan de sangre de mamíferos. Por último, para las ninfas IV y V –también con diferencias similares entre sí– es en donde más se aprecia la reducción en el tiempo de desarrollo, llegando a ser un 34% menor en las ninfas IV que se alimentan de sangre de mamíferos.

4.1.2 Fecundidad en hembras

De acuerdo con [Guarneri, 2000], a 28°C las vinchucas hembras que se alimentan de sangre de mamíferos tienen una oviposición por miligramo de sangre ingerido un 14% mayor que aquellas hembras que se alimentan a partir de sangre de aves. En [Nattero, 2011] se observó que esta diferencia es de un 30% mayor a 26°C. Como solamente se dispone de estos dos valores, se toma el promedio entre ellos (22%) y se considerará que esta relación vale para todo el rango de temperaturas. Se tiene por lo tanto que:

$$\boxed{\text{Fec}_M(T) = 1,22 \times \text{Fec}_B(T)} \quad (\text{Ec. 4.2})$$

siendo $\text{Fec}_M(T)$ la fecundidad en hembras que se alimentan de sangre de mamíferos, y $\text{Fec}_B(T)$ la fecundidad en hembras que se alimentan de sangre de aves dada por la Ec. 3.8.

4.1.3 Fertilidad de los huevos

Para la relación entre fertilidades se dispone de un único valor a 26°C [Nattero, 2011], siendo un 16% mayor la fertilidad en huevos provenientes de hembras alimentadas de sangre de mamíferos. Por lo tanto, se considerará la siguiente relación:

$$\boxed{\text{Fer}_M(T) = 1,16 \times \text{Fer}_B(T)} \quad (\text{Ec. 4.3})$$

donde $\text{Fer}_M(T)$ es la fertilidad de huevos provenientes de hembras que se alimentan de sangre de mamíferos y $\text{Fer}_B(T)$ es la fertilidad de huevos provenientes de hembras que se alimentan de sangre de aves, dada por la Ec. 3.10. El valor máximo que puede alcanzar la Ec. 4.3 es 0,97 a una temperatura cercana a los 27°C, dado que a esa temperatura la función Fer_B tiene su máximo, igual a 0,84.

4.1.4 Tasa de mortalidad en vinchucas adultas

Las vinchucas hembras que se alimentan de sangre de mamíferos tienen un tiempo de vida media menor que aquellas que se alimentan de sangre de aves. En [Nattero, 2011] se observó que a 26°C estas últimas viven un 19% más de tiempo. En [Guarneri, 2000] también

se observa este fenómeno, aunque no se proporcionan datos numéricos. Por lo que se considerará, al igual que en las demás subsecciones, una relación lineal entre la mortalidad en hembras de ambos tipos de ingesta y también se extenderá esta relación para las vinchucas machos, ya que no se dispone de ningún dato sobre este aspecto. Se tiene entonces:

$$\boxed{\text{Death}_{M,Fem}(T, Xc) = 0,84 \times \text{Death}_{B,Fem}(T, Xc)} \quad (\text{Ec. 4.4})$$

$$\boxed{\text{Death}_{M,Male}(T, Xc) = 0,84 \times \text{Death}_{B,Male}(T, Xc)} \quad (\text{Ec. 4.5})$$

$\text{Death}_{M,Fem}$ y $\text{Death}_{M,Male}$ son las tasas de mortalidad para vinchucas hembras y machos, respectivamente, que se alimentan de sangre de mamíferos. De manera análoga, $\text{Death}_{B,Fem}$ y $\text{Death}_{B,Male}$ representan las tasas de mortalidad en adultas que se alimentan de sangre de aves, y sus funciones están dadas por las Ecs. 3.6 y 3.7, respectivamente.

4.2 Aspectos del entorno

Al igual que en la sección 3.5, donde se contemplaron aspectos importantes sobre el entorno de las vinchucas en un gallinero, se consideran ahora los aspectos relevantes con los que las vinchucas se encuentran dentro de una vivienda rural. Estos son: la temperatura interior de la vivienda y la cantidad máxima posible de picaduras por día, tanto en personas como en perros.

4.2.1 Temperatura interior de la vivienda

Si bien determinar la diferencia de temperatura entre el exterior de una vivienda y su interior es algo sencillo de hacer, es preciso que esta medición se realice en viviendas de arquetipo rural, descritas en el Capítulo 1, ya que una vivienda estándar urbana construida con ladrillos, cemento y materiales aislantes presenta propiedades térmicas distintas. Desafortunadamente la información que hay divulgada sobre este aspecto para viviendas rurales es escasa. De acuerdo a la tesis doctoral de Balsalobre [Balsalobre, 2016], en una vivienda rural de Noetinger, localidad del norte de la provincia de Córdoba, la diferencia entre el exterior y el interior para las temperaturas máximas registradas es de entre 4 y 18°C, según la época del año, siendo siempre mayor en el exterior. Para las temperaturas mínimas, esta diferencia es de entre 1 y 10°C, también relativa a la época del año, y siempre la temperatura es menor en el exterior. En la **Tabla 4.1** se detallan los valores aproximados registrados por Balsalobre en un periodo de un año, obtenidos a partir de una gráfica. En la **Fig. 4.2** (izquierda) se grafican las temperaturas del interior de la vivienda vs. las temperaturas del exterior correspondientes, a fin de obtener la relación que hay entre ellas por medio de un ajuste de cuadrados mínimos. Se observa que, al igual que lo hallado por Gorla para un gallinero (ver subsección 3.5.1), la relación entre ambas temperaturas es lineal y está dada por la **Ec. 4.6**.

$$\boxed{T(T_{ext}) = 0,49 \times T_{ext} + 10,48^\circ C} \quad (\text{Ec. 4.6})$$

Temperatura (°C)	Máxima	Int.	25	20	19	22	24	26	33	33	34	34	31	27	25
		Ext.	29	27	24	31	33	32	41	51	47	42	36	35	29
	Mínima	Int.	14	7	8	10	11	13	21	22	21	20	18	17	17
		Ext.	5	-2	-3	0	10	10	13	17	18	15	13	9	8

TABLA 4.1: Temperaturas registradas por Balsalobre [Balsalobre, 2016] en un periodo de un año en el interior de una vivienda rural de la localidad de Noetinger y en su exterior. Se detallan las temperaturas máximas y mínimas registradas en estos espacios.

En la Fig. 4.2 (derecha) se comparan las funciones de temperatura interior para un gallinero (Ec. 3.12) y temperatura interior de una vivienda rural (Ec. 4.6), en función de la temperatura exterior. Se observa, como es de esperar, un mayor efecto de salto térmico (diferencia de temperaturas entre el interior y el exterior) para la vivienda que para el gallinero. Para los días fríos (temperatura exterior entre los -5 y 15°C), la diferencia entre la temperatura del gallinero y la de la vivienda no es significativa, pero para los días muy calurosos (temperatura exterior entre los 35 y 50°C) si lo es. Por ejemplo, si $T_{ext} = 50^{\circ}\text{C}$, dentro de la vivienda es $T = 35^{\circ}\text{C}$ (temperatura apta para la vida del insecto) y dentro del gallinero es $T = 44^{\circ}\text{C}$ (temperatura no apta para la vida del insecto). Para una temperatura exterior de aproximadamente 9°C , los dos espacios comparten la misma temperatura interior, que es igual a $14,9^{\circ}\text{C}$.

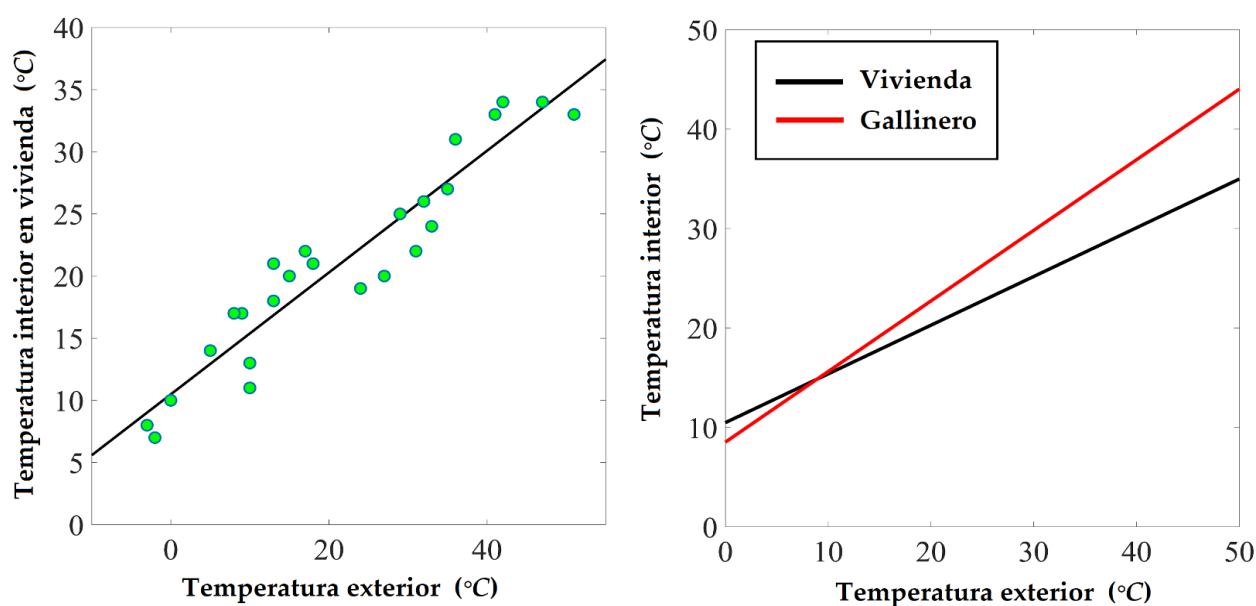


FIGURA 4.2: (Izquierda) Valores de temperatura exterior vs. temperatura interior en una vivienda rural de Noetinger registrados por Balsalobre ([Balsalobre, 2016]). Se incluye el correspondiente ajuste lineal por cuadrados mínimos. (Derecha) Gráficas de ajuste lineal para temperatura interior de una vivienda rural (Ec. 4.6) y para un gallinero (Ec. 3.12) en función de la temperatura exterior.

4.2.2 Cantidad máxima de picaduras diarias

Para estimar el número máximo de picaduras diarias por perro (K_D) y por persona (K_H), se considerará el número máximo de picaduras diarias por gallina (K_C) y la preferencia que tienen los triatominos por cada uno de estos grupos. De acuerdo con Gürtler [Gürtler, 1997], tras estudiar la alimentación de las vinchucas que habitan viviendas rurales, se observa que, entre primavera y verano hay una preferencia por la alimentación proveniente de perros aproximadamente 2,6 veces mayor que por la proveniente de personas. En invierno esta relación cambia, siendo menor la preferencia por los perros con un factor igual a 0,8 en relación a personas. Para las gallinas este factor es igual a 4,8 en los meses más calurosos (siempre en relación a personas). No hay información para este grupo en los meses más fríos, ya que es inusual para esta época del año que las gallinas salgan del gallinero debido a las bajas temperaturas.

Teniendo en cuenta que es en verano cuando hay mayor cantidad de triatominos y, a su vez, que es cuando la interacción entre todos los grupos es máxima (personas, perros, gallinas y vinchucas), se tomarán los valores de preferencia de esta época del año para estimar el número máximo diario de picaduras por grupo. Como aproximación, se considera que la preferencia alimentaria que manifiestan los insectos está relacionada con la tolerancia del hospedero a las picaduras. De modo que se plantea la siguiente relación a partir de los datos de Gürtler:

$$K_D = 2,6K_H, \quad K_C = 4,8K_H \quad (\text{Ec. 4.7})$$

La relación dada por la Ec. 4.7 permite emplear valores para K_D y K_H a partir de los valores obtenidos para K_C en el capítulo 3 (ver sección 3.7). Por ejemplo, para el modelo poblacional basado en el trabajo de Gorla (subsección 3.7.2) se obtuvo $K_C = 27$ picaduras diarias, por lo que a partir de la Ec. 4.7 se tiene que $K_H = 5,6$ y $K_D = 14,6$ picaduras diarias, para un hábitat rural de condiciones similares a las consideradas en [Gorla, 1985].

4.3 Modelo y soluciones numéricas

4.3.1 Sistema de ecuaciones discretas

El sistema de ecuaciones para una población de vinchucas que habita una vivienda rural es el mismo que el planteado en la subsección 3.6.2, con la excepción que ahora se hace distinción en que el alimento proviene de sangre de mamíferos, por lo que se consideran las funciones vistas en la sección 4.1. Por el momento, se considera que la vivienda es un sistema cerrado, donde no entran ni salen vinchucas, y la cantidad de hospederos permanece constante. De esta manera, el sistema queda descrito por las siguientes ecuaciones:

$$\mathbf{Egg}(t + \Delta t) = \mathbf{Egg}(t) + \sum_z \left[\mathbf{Fem}(t)^{(z)} \times Xc^{(z)} \times Cmax(T) \times \Delta t \times Fec_M(T) - U_{M,Egg}(t)^{(z)} \right] - \mathbf{Egg}(t) \times Death_{M,Egg}(T) \times \Delta t \quad (\text{Ec. 4.8})$$

$$\mathbf{NI}(t + \Delta t) = \mathbf{NI}(t) + \sum_z \left[U_{M,Egg}(t)^{(z)} - \mathbf{NI}(t)^{(z)} \times Death_{NI}(T, Xc^{(z)}) \times \Delta t - U_{M,NI}(t)^{(z)} \right] \quad (\text{Ec. 4.9})$$

$$\mathbf{NII}(t + \Delta t) = \mathbf{NII}(t) + \sum_z \left[U_{M,NI}(t)^{(z)} - \mathbf{NII}(t)^{(z)} \times Death_{NII}(T, Xc^{(z)}) \times \Delta t - U_{M,NII}(t)^{(z)} \right] \quad (\text{Ec. 4.10})$$

$$\mathbf{NIII}(t + \Delta t) = \mathbf{NIII}(t) + \sum_z \left[U_{M,NII}(t)^{(z)} - \mathbf{NIII}(t)^{(z)} \times Death_{NIII}(T, Xc^{(z)}) \times \Delta t - U_{M,NIII}(t)^{(z)} \right] \quad (\text{Ec. 4.11})$$

$$\mathbf{NIV}(t + \Delta t) = \mathbf{NIV}(t) + \sum_z \left[U_{M,NIII}(t)^{(z)} - \mathbf{NIV}(t)^{(z)} \times Death_{NIV}(T, Xc^{(z)}) \times \Delta t - U_{M,NIV}(t)^{(z)} \right] \quad (\text{Ec. 4.12})$$

$$\mathbf{NV}(t + \Delta t) = \mathbf{NV}(t) + \sum_z \left[U_{M,NIV}(t)^{(z)} - \mathbf{NV}(t)^{(z)} \times Death_{NV}(T, Xc^{(z)}) \times \Delta t - U_{M,NV}(t)^{(z)} \right] \quad (\text{Ec. 4.13})$$

$$\mathbf{Fem}(t + \Delta t) = \mathbf{Fem}(t) + \sum_z \left[\mu \times U_{M,NV}(t)^{(z)} - \mathbf{Fem}(t)^{(z)} \times Death_{M,Fem}^*(T, Xc^{(z)}) \times \Delta t \right] \quad (\text{Ec. 4.14})$$

$$\mathbf{Male}(t + \Delta t) = \mathbf{Male}(t) + \sum_z \left[(1 - \mu) \times U_{M,NV}(t)^{(z)} - \mathbf{Male}(t)^{(z)} \times Death_{M,Male}^*(T, Xc^{(z)}) \times \Delta t \right] \quad (\text{Ec. 4.15})$$

donde los operadores U_M están dados por:

$$\mathbf{U}_{M,Egg}(t)^{(z)} = \Theta(\overline{Mat}(t) - \Delta t) \times \left[\mathbf{Fem}(t - \overline{Mat}(t))^{(z)} \times Xc^{(z)} \times Cmax_{Fem}(T(t - \overline{Mat}(t))) \times \Delta t \times Fec_M(T(t - \overline{Mat}(t))) \right] \times \prod_{s=t-\overline{Mat}(t)}^{t-1} (1 - Death_{M,Egg}(T(s)) \times \Delta t) \quad (\text{Ec. 4.16})$$

$$\mathbf{U}_{M,i}(t)^{(z)} = \Theta(\overline{Dev_{M,i}}(t, Xc^{(z)}) - \Delta t) \times \left[U_{M,i-1}(t - \overline{Dev_{M,i}}(t, Xc^{(z)}))^{(z)} \right] \times \prod_{s=t-\overline{Dev_{M,i}}(t, Xc)}^{t-1} (1 - Death_i(T(s), Xc^{(z)}) \times \Delta t) \quad i = NI, \dots, NV \quad i-1 = Egg, NI, \dots, NIV \quad (\text{Ec. 4.17})$$

Estos operadores son idénticos a los empleados en el capítulo anterior (Ecs. 3.15 y 3.16), pero contemplan la alimentación a partir de sangre de mamíferos, reflejada en una mayor fecundidad y fertilidad de los huevos, y en tiempos de desarrollo de ninfas más cortos. Considerando que la tasa de mortalidad de los huevos $Death_{M,Egg}$ es igual a la relación $(1 - Fer_M(T))/Mat(T)$, entonces la misma será menor cuando la alimentación sea de sangre de mamíferos.

En las subsecciones siguientes se aplicará el presente sistema de ecuaciones a casos particulares vinculados con trabajos experimentales y se determinarán –cuando se pueda– parámetros característicos del sistema.

4.3.2 Trabajo de Schofield (1980)

En el trabajo desarrollado por Schofield [Schofield, 1980] se analizaron las poblaciones de *T. infestans* presentes en viviendas rurales pertenecientes al municipio de Mambaí, estado

de Goiás, Brasil. Las mediciones se realizaron en 10 viviendas durante los años 1977 y 1978, haciéndose registros mensuales durante 16 meses. No se detalla la cantidad promedio de personas por hogar ni tampoco la presencia de animales domésticos, pero si las temperaturas promedio mensuales.

En la publicación se especifican las poblaciones para distintos estadios ninfales y también para vinchucas adultas, aunque se aclara que las mediciones sobre ninfas de primeros estadios son imprecisas por la poca cantidad de ejemplares registrada, debido a la dificultad que presentan los individuos en estos estadios para ser encontrados. Por este motivo solo se considerarán ninfas del quinto estadio y vinchucas adultas. Sus respectivas gráficas permiten corregir, mediante el mismo algoritmo de optimización empleado en el Capítulo 3 (ver subsección 3.7.2), los parámetros vinculados a la mortalidad de triatomíneos a causa de predación por parte del hospedero (D_1 , D_2 y D_3). Es de esperar que estos parámetros sean algo mayores en una vivienda, ya que los valores para K_i son menores en la misma (Ec. 4.7). Es decir, si la cantidad máxima diaria de picaduras en una persona es considerablemente menor que en una gallina (5,6 vs 27), entre otros factores debido a la diferente percepción de cada hospedero, es de esperar que haya una mayor frecuencia en la reacción de defensa de las personas frente al contacto con el insecto.

Las mediciones realizadas por Schofield pertenecen a viviendas en las que la infestación es crónica, por lo que se considerarán poblaciones estables en el modelo (a partir del tercer año de ejecutado el modelo la población ya es estable). Como no se detalla la presencia de animales domésticos, se considerarán viviendas pobladas únicamente por personas, con un promedio de 5 personas por vivienda. Este último valor es una estimación calculada a partir de los resultados del censo de 1980 en Brasil, en particular al considerar la población de Mambaí de 5113 habitantes y 1051 viviendas [CB, 1980]. Esto implica que la cantidad máxima de picaduras por día en total, para un $K_H = 5,6$ (ver subsección 4.2.2), es igual a $5 \times 5,6 = 28$ y, por lo tanto, la cantidad máxima de triatomíneos que se alimentan (considerando una alimentación semanal) es de $28 \times 7 = 196$. Para un gallinero se obtuvo que un 17% del total de los insectos que se alimentan pertenecen al grupo de ingesta alta ($G^{(1)}$), y el 83% restante al de ingesta baja ($G^{(2)}$). En una vivienda habitada, la cantidad de triatomíneos es considerablemente menor que en un gallinero ([Schofield, 1980], [Giojalas, 1990], [Gorla, 1985]) y, por lo tanto, la competencia por el alimento resulta facilitada. Por este motivo se considerará, estimativamente, que un 30% de los insectos que se alimentan serán del grupo de ingesta alta, y el 70% restante del grupo de ingesta baja. Entonces, para este caso, el valor máximo para el grupo de ingesta alta está dado por $G^{(1)} = 0,3 \times 196 \cong 59$, y el grupo de ingesta baja $G^{(2)} = 0,7 \times 196 \cong 137$.

La temperatura media anual es de 25°C (parámetro B de la Ec. 3.11) y la amplitud media es de 2°C (parámetro A de la Ec. 3.11), de acuerdo a la información publicada. Los valores determinados por el algoritmo de optimización son $D_2 = 0,011$ y $D_3 = 0,005$ (El parámetro D_1 permanece igual por falta de información, ya que es la mortalidad de ninfas I que no logran alimentarse). Los parámetros γ , σ y λ por ahora serán los mismos que los empleados en la subsección 3.7.2.

A continuación, en la **Tabla 4.2** se detallan los parámetros empleados para este caso:

N_H (número de personas)	5
K_H (máximo de picaduras diarias por persona)	5,6
Frecuencia de alimentación	semanal
$G^{(1)}$ (tamaño máximo del grupo de ingesta alta)	59 en total
$G^{(2)}$ (tamaño máximo del grupo de ingesta baja)	137 en total
$Xc^{(1)}$ (nivel de ingesta del grupo 1)	0,80
$Xc^{(2)}$ (nivel de ingesta del grupo 2)	0,40
D_1, D_2 y D_3 (tasas de mortalidad por predación, en $día^{-1}$)	$D_1 = 0,04$ $D_2 = 0,011$ $D_3 = 0,005$
T (temperatura, Ecs. 3.11 y 4.6)	$A = 2^\circ C$; $B = 25^\circ C$
ϕ (día del año en que empieza la simulación)	1 (indistinto)
σ (predación de huevos, Ec. 3.10)	0,3
γ (factor de ingesta máxima en hembras, Ec. 3.4)	1
λ (parámetro de fecundidad, Ec. 3.8)	4

TABLA 4.2: Parámetros considerados para la simulación de los datos experimentales de [Schofield, 1980].

En la Fig. 4.3 (izquierda) se grafica la población total de insectos que arroja el modelo, para un tiempo igual a cuatro años. Se observa que a partir del tercer año la población se estabiliza, presentando picos a mediados de otoño y mínimos al comienzo de cada verano. En la Fig. 4.3 (derecha) la población de ninfas V del modelo, ya en ciclos estacionarios, junto con los valores experimentales medidos en el trabajo de Schofield para este estadio ninfal. Se aprecia un crecimiento poblacional durante el verano, llegando a su pico a fines de esta estación en el caso del modelo. La población comienza a descender a mediados de verano

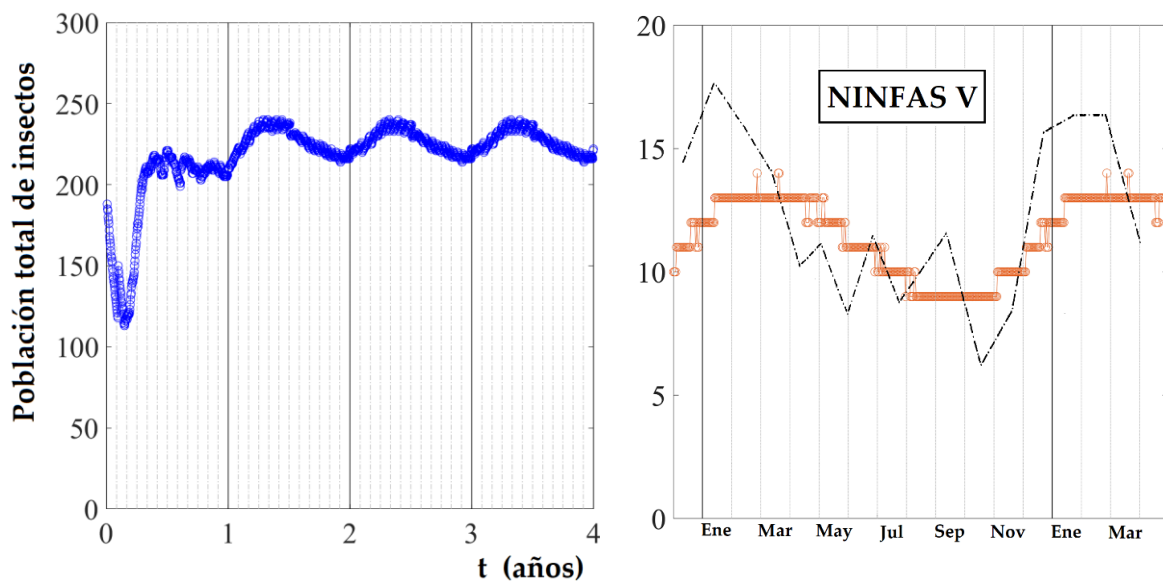


FIGURA 4.3: (Izquierda) Población total de insectos que arroja el modelo a partir del trabajo de Schofield. (Derecha) Población de ninfas V de acuerdo a los valores experimentales de Schofield (en líneas negras) y para el modelo (en naranja).

en el caso de los valores experimentales y a comienzos de otoño en el caso del modelo. El mínimo poblacional se alcanza en ambos casos durante la primavera, y el número de ninfas V comienza a crecer nuevamente.

En la **Fig. 4.4** se grafican las poblaciones de machos y hembras del modelo junto con los valores experimentales de Schofield. Se observa que la población de machos es ligeramente superior a la de hembras, tanto en el modelo como en los valores experimentales. En los dos sexos se observa un crecimiento poblacional que comienza en enero (modelo y valores experimentales), alcanzando su pico durante el otoño y posteriormente decreciendo hasta fines de año, donde se alcanza el mínimo poblacional.

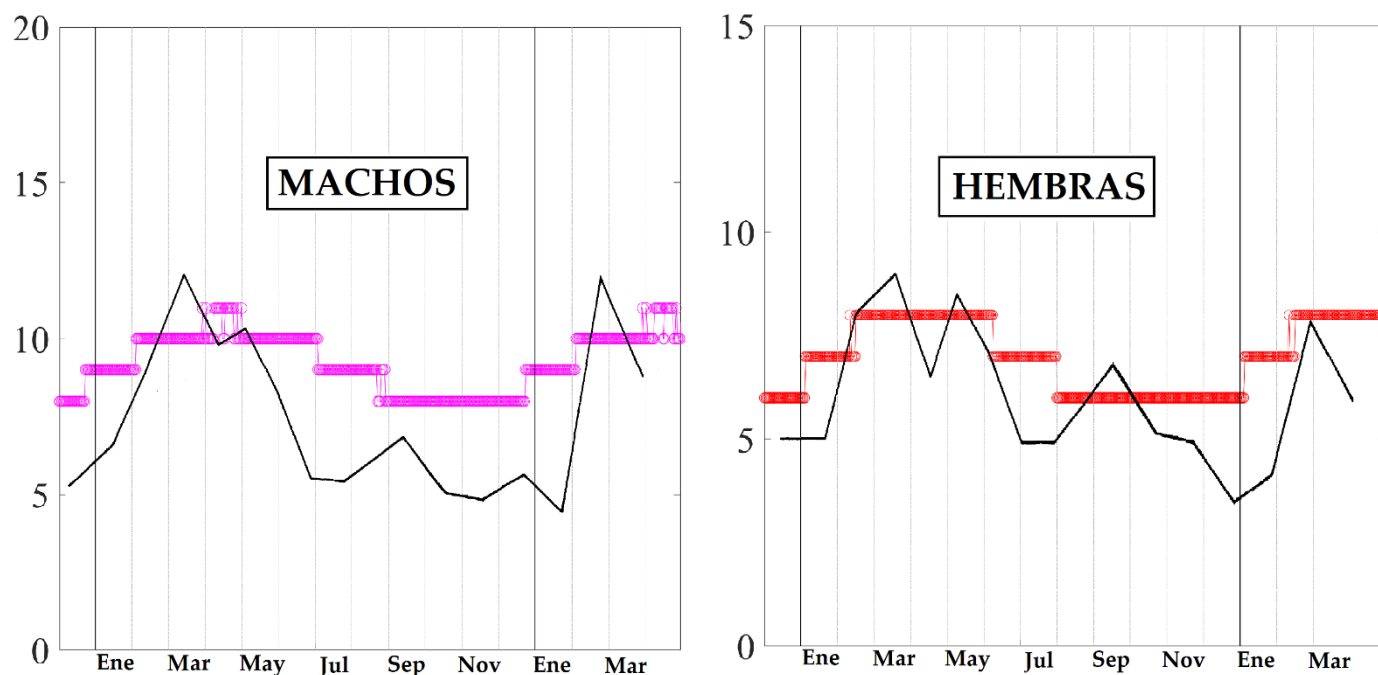


FIGURA 4.4: (Izquierda) Población de machos de acuerdo a los valores experimentales de Schofield (en líneas negras) y para el modelo (en violeta). (Derecha) Población de hembras de acuerdo a los valores experimentales de Schofield (en líneas negras) y para el modelo (en rojo).

4.3.3 Trabajo de Giojalas *et al.* (1990)

En el trabajo de Giojalas *et al.* [Giojalas, 1990] se estudia la presencia de colonias de *T. infestans* en casas rurales pertenecientes al departamento de Río Seco, provincia de Córdoba. Este trabajo se llevó a cabo entre la primavera de 1986 y el invierno de 1987. Para ello se consideraron cinco viviendas en las que, cada uno o dos meses, se realizó una búsqueda y conteo de triatomos en total, junto con una determinación de triatomos infectados con *T. cruzi*. No se especifica la cantidad de personas que había en cada vivienda ni tampoco si había presencia de animales domésticos; únicamente se aclara que en dos de las cinco viviendas había “muchos” niños menores de 10 años. En la publicación se detallan las temperaturas mínimas y máximas diarias del lugar durante el periodo contemplado.

Este estudio es de utilidad para el presente capítulo ya que en él se muestra la cantidad

total de triatominos (sin considerar huevos) que había en promedio por vivienda, lo que permite determinar si la forma con que varía la población total de insectos es similar a la observada en el modelo. Un factor importante que presenta la antigüedad del trabajo de Giojalas para el modelo es que, en aquella época (1990), no había campañas de fumigación por parte del municipio, por lo que la aplicación de insecticidas era escasa y dependía exclusivamente de los dueños de cada vivienda. Esto permite que las poblaciones de *T. infestans* registradas en el trabajo puedan ser consideradas como poblaciones cuasi-estables, lo que da lugar a una mejor comparación con el modelo.

Como no se menciona la presencia de animales domésticos, se considerarán viviendas habitadas por personas únicamente. De acuerdo al censo de 1991 [INDEC, 1991], en Rio Seco había un promedio de 4 personas por vivienda. Dado que la publicación aclara que en dos de las cinco viviendas estudiadas había “muchos” niños, se considerará un valor de 5 personas en promedio por vivienda (valor estimado). La cantidad máxima de picaduras por día en total (para $K_H = 5,6$ picaduras diarias) queda igual que en el caso de la subsección anterior y, por lo tanto, también los parámetros vinculados a la alimentación ($Xc^{(1)} = 0,8$; $G^{(1)} \cong 59$; $Xc^{(2)} = 0,4$; $G^{(2)} \cong 137$). La temperatura media anual es de $19,5^\circ\text{C}$ (parámetro B de la Ec. 3.11) y la amplitud media es de $7,5^\circ\text{C}$ (parámetro A de la Ec. 3.11), de acuerdo a la información publicada.

A partir de los resultados del modelo para la población total, se puede estimar mediante el algoritmo de optimización un valor para el parámetro σ para la predación de huevos (mientras menor es este parámetro, mayor predación hay, ver Ec. 3.10). Este valor dentro de un gallinero es igual a 0,3 y para una vivienda, de acuerdo al algoritmo, igual a 0,75. Es de esperar que en una vivienda σ sea mayor que en el gallinero, ya que la cantidad de depredadores de huevos es mayor en este último. En la **Tabla 4.3** se detallan los parámetros empleados para este caso:

N_H (número de personas)	5
K_H (máximo de picaduras diarias por persona)	5,6
Frecuencia de alimentación	semanal
$G^{(1)}$ (tamaño máximo del grupo de ingesta alta)	59 en total
$G^{(2)}$ (tamaño máximo del grupo de ingesta baja)	137 en total
$Xc^{(1)}$ (nivel de ingesta del grupo 1)	0,80
$Xc^{(2)}$ (nivel de ingesta del grupo 2)	0,40
D_1, D_2 y D_3 (tasas de mortalidad por predación, en día^{-1})	$D_1 = 0,04$ $D_2 = 0,011$ $D_3 = 0,005$
T (temperatura, Ecs. 3.11 y 4.6)	$A = 7,5^\circ\text{C}$; $B = 19,5^\circ\text{C}$
ϕ (día del año en que empieza la simulación)	1 (indistinto)
σ (predación de huevos, Ec. 3.10)	0,75
γ (factor de ingesta máxima en hembras, Ec. 3.4)	1
λ (parámetro de fecundidad, Ec. 3.8)	4

TABLA 4.3: Parámetros considerados para la simulación de los datos experimentales de [Giojalas, 1990].

En la **Fig. 4.5** se grafica la población total de insectos predicha por el modelo durante un intervalo de un año, comenzando en octubre y terminando en septiembre del año siguiente. Esta población ya es estable (se considera el quinto año de simulación del modelo). También se grafica en la misma figura la población total de insectos promedio por vivienda registrada en [Giojalas,1990].

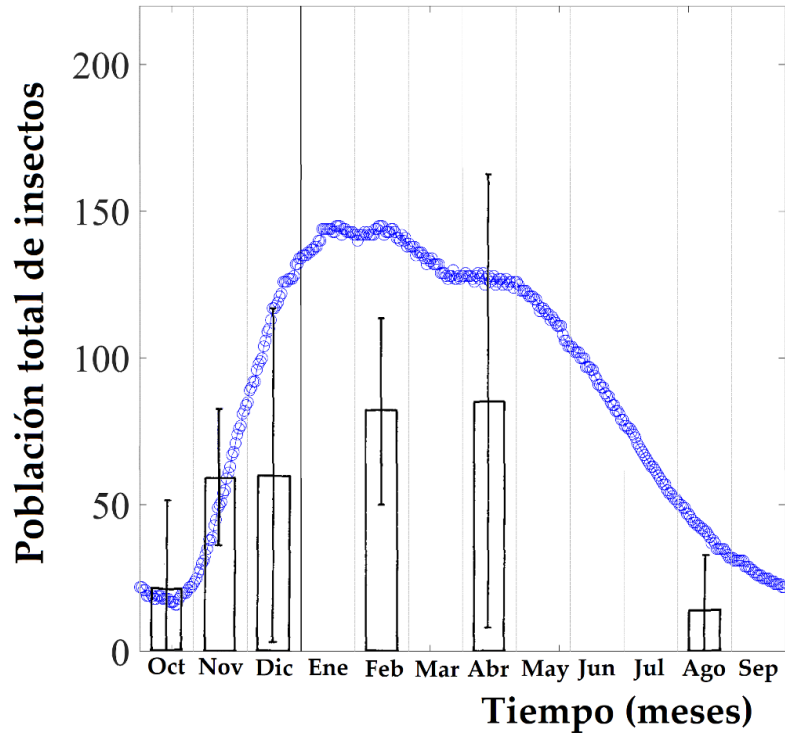


FIGURA 4.5: Población total de insectos en 5 viviendas rurales de Río Seco, registradas en [Giojalas, 1990] (en barras negras). En azul se detalla la población estable que arroja el modelo durante un año, aproximadamente.

A partir de la **Fig. 4.5** se puede observar que, tanto en el modelo como en los datos de la publicación, desde mediados de octubre hasta febrero la población de insectos es creciente. En el trabajo de Giojalas este crecimiento se extiende hasta el mes de abril (no hay información sobre qué ocurre entre los meses de mayo y julio, como tampoco para los meses de enero y marzo). Durante las estaciones de otoño, invierno y parte de la primavera las poblaciones en ambos casos decrecen hasta llegar a su mínimo, que, en el caso del modelo se da en octubre, mientras que en Giojalas este mínimo se registra en agosto si se considera que esta última población es estable.

En general, el comportamiento del modelo es similar a lo observado experimentalmente, tanto en su forma como en las cantidades de triatomíneos por mes. Es probable que la cantidad real de triatomíneos en Giojalas haya sido algo mayor, puesto que no siempre se encuentra el total de los insectos en las búsquedas del trabajo de campo. También es importante recordar que la cantidad de 5 personas por vivienda para el modelo surge de una estimación.

4.3.4 Trabajo de Gorla y Schofield (1985)

En la subsección 3.7.2 se analizó el trabajo de Gorla y Schofield [Gorla, 1985], en el cual se estudió el crecimiento poblacional de una colonia de vinchucas dentro de un gallinero durante un lapso de tres años. Debido a que este trabajo se realizó en una región rural en donde se observa la presencia del insecto, es de interés para el presente capítulo conocer de qué forma ocurre dicho crecimiento poblacional en una vivienda alemana al gallinero, a fin de compararlo con el del gallinero. Para ello, en esta subsección se simulará la evolución poblacional de triatominos para una vivienda rural, con presencia de personas y también perros, en donde se emplearán las mismas condiciones climáticas que las vistas en el modelo de Gorla, con la excepción de que en este caso se aplicará la corrección de la temperatura correspondiente a una vivienda (**Ec. 4.6**).

Se considera una vivienda en la que habitan 5 personas y 2 perros. Los valores de tolerancia de los hospederos ante las picaduras de los insectos son $K_H = 5,6$ y $K_D = 14,6$ picaduras diarias, ya que $K_C = 27$ picaduras diarias (**Ec. 4.7**). Esto implica que el total de picaduras semanales es igual a $(5,6 \times 5 + 14,6 \times 2) \times 7 \approx 400$. Se considera, además, al igual que en los casos anteriores, que un 30% de los insectos que se alimentan son del grupo de ingesta alta, y el 70% restante del grupo de ingesta baja. Entonces, para este caso, el valor máximo para el grupo de ingesta alta está dado por $G^{(1)} = 0,3 \times 400 = 120$, y el grupo de ingesta baja $G^{(2)} = 0,7 \times 400 = 280$. Los demás parámetros ($Xc^{(1)}$, $Xc^{(2)}$, D_1 , D_2 , D_3 , γ , σ y λ) son los mismos que los empleados en la subsección anterior. En la **Tabla 4.4** se detallan todos los parámetros para el modelo aplicado en esta vivienda rural.

En las **Figs. 4.6** y **4.7** se grafican las soluciones del sistema de ecuaciones para una vivienda rural (**Ecs. 4.8–4.15**), para un lapso de 5 años. Las poblaciones iniciales son las mismas que las empleadas en la subsección 3.7.2 (300 individuos de *T. infestans* con una composición poblacional dada por la **Tabla 3.9**). Si se compara la **Fig. 4.6** con la **Fig. 3.21** (población de huevos y ninfas I, II y III para un gallinero con dos gallinas) se observa que, independientemente del tamaño poblacional de insectos, los picos y duración poblacional de cada etapa son distintos. Para el caso presente, la población de huevos presenta un pico de larga duración (el cual contiene a su vez dos subpicos) cuyo máximo comienza a fines de primavera y tiene una abrupta caída a mediados de otoño, en contraste con los dos picos anuales que se observan en un gallinero, uno pequeño a comienzos de la primavera y el otro, mayor, en otoño. Esta diferencia en la población de huevos impacta, como es de esperar, en los estadios ninfales posteriores. En las ninfas del primer estadio se observa algo muy similar a lo anterior, con la diferencia de que las bases de sus picos (tanto en una vivienda como en un gallinero) tienen una duración mayor. Para las ninfas del segundo y tercer estadio, en ambos casos (gallinero y vivienda) se observan dos picos anuales, pero en la vivienda el primer pico anual (verano-otoño) es el de mayor amplitud, mientras que en el gallinero el segundo pico anual (primavera) es el mayor.

En la **Fig. 4.7** también se observan algunas diferencias significativas con la **Fig. 3.22** (población de ninfas IV y V, y vinchucas adultas para un gallinero con dos gallinas). El modelo para la vivienda muestra una presencia máxima de ninfas IV y V en los meses de

N_H (número de personas)	5
N_D (número de perros)	2
K_H (máximo de picaduras diarias por persona)	5,6
K_D (máximo de picaduras diarias por perro)	14,6
Frecuencia de alimentación	semanal
$G^{(1)}$ (tamaño máximo del grupo de ingesta alta)	120 en total
$G^{(2)}$ (tamaño máximo del grupo de ingesta baja)	280 en total
$Xc^{(1)}$ (nivel de ingesta del grupo 1)	0,80
$Xc^{(2)}$ (nivel de ingesta del grupo 2)	0,40
D_1, D_2 y D_3 (tasas de mortalidad por predación, en $día^{-1}$)	$D_1 = 0,04$ $D_2 = 0,011$ $D_3 = 0,005$
T (temperatura, Ecs. 3.11 y 4.6)	$A = 6^\circ C$; $B = 19^\circ C$
ϕ (día del año en que empieza la simulación)	1 (indistinto)
σ (predación de huevos, Ec. 3.10)	0,75
γ (factor de ingesta máxima en hembras, Ec. 3.4)	1
λ (parámetro de fecundidad, Ec. 3.8)	4

TABLA 4.4: Parámetros considerados para una vivienda rural en condiciones climáticas similares a las de [Gorla, 1985].

invierno, mientras que en el gallinero es cuando la población de estos estadios es mínima. En contraste con el comportamiento para todos los estadios ninfales, las vinchucas adultas (tanto machos como hembras) presentan una dinámica poblacional similar en ambos hábitats, siendo unos meses más temprano el comienzo del pico anual en la vivienda (a inicios de la primavera) que el comienzo del pico anual en el gallinero (a inicios del verano).

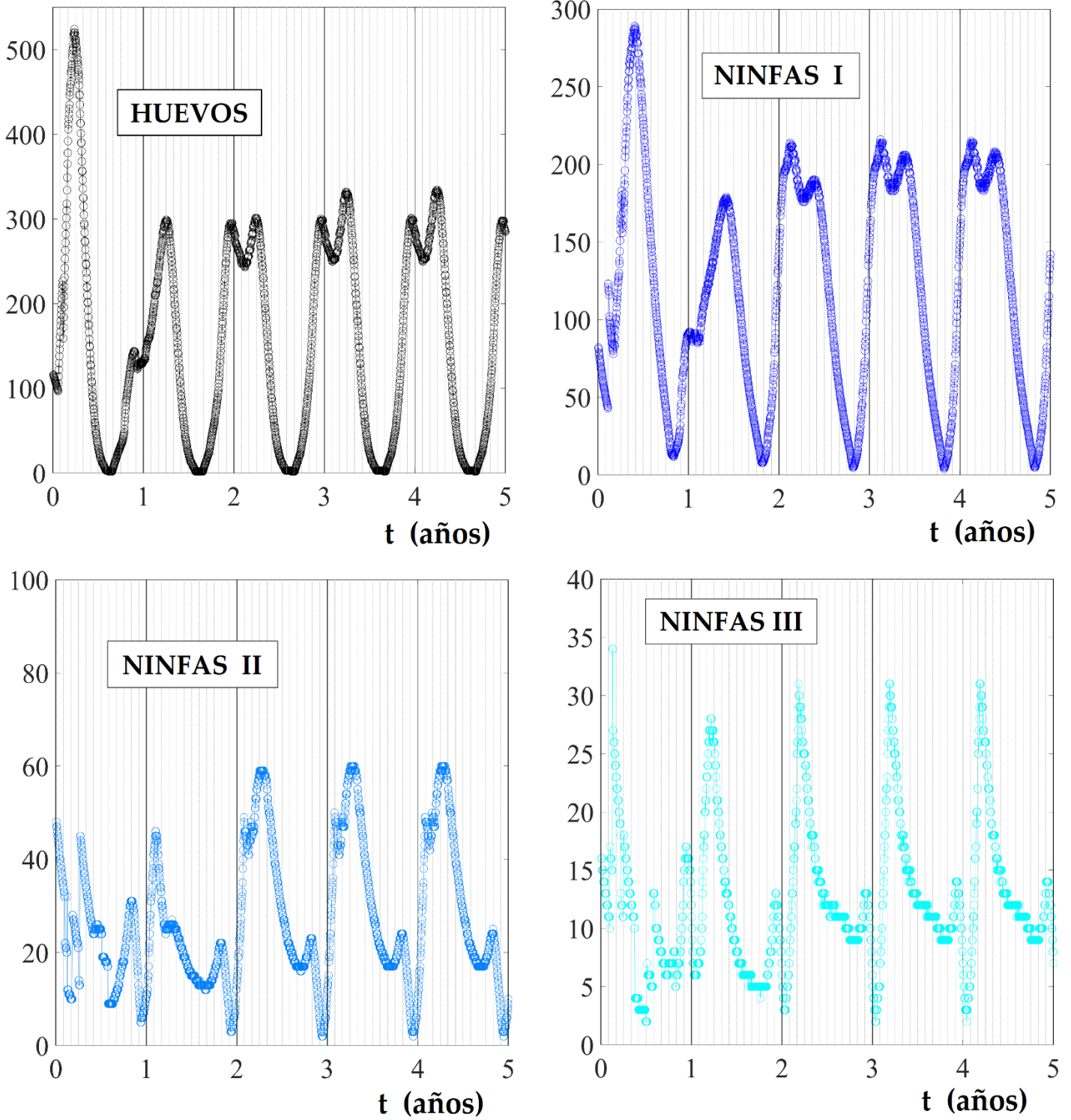


FIGURA 4.6: Población de huevos, ninfas I, II y III del modelo (Ecs. 4.8-4.15) para una vivienda rural en la que habitan 5 personas y 2 perros.

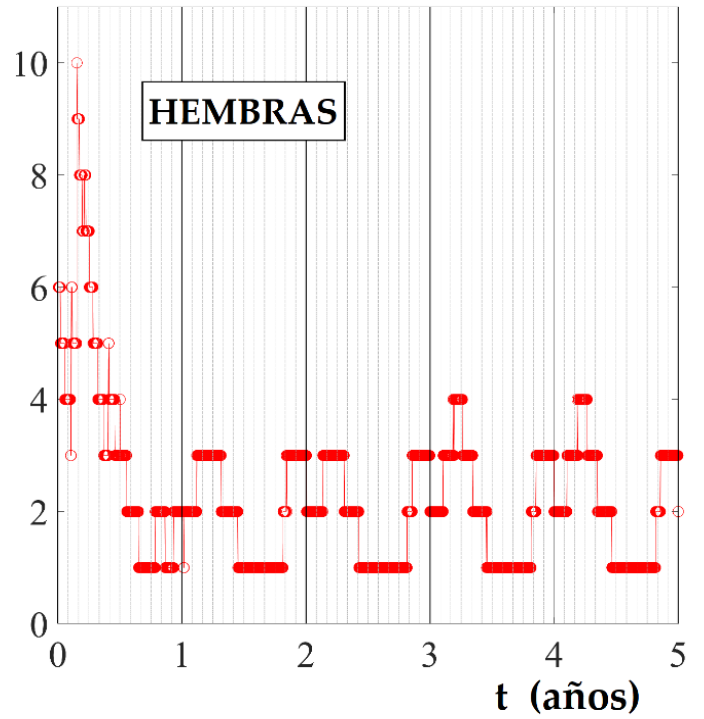
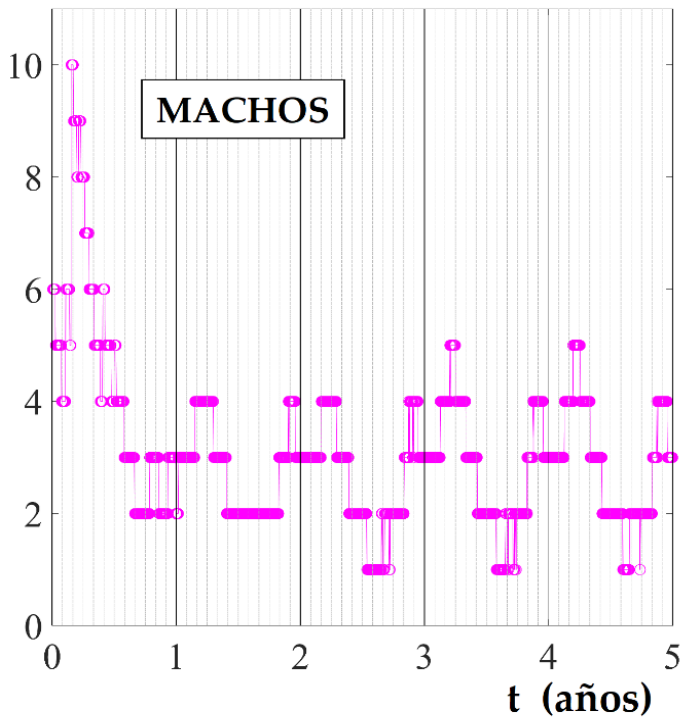
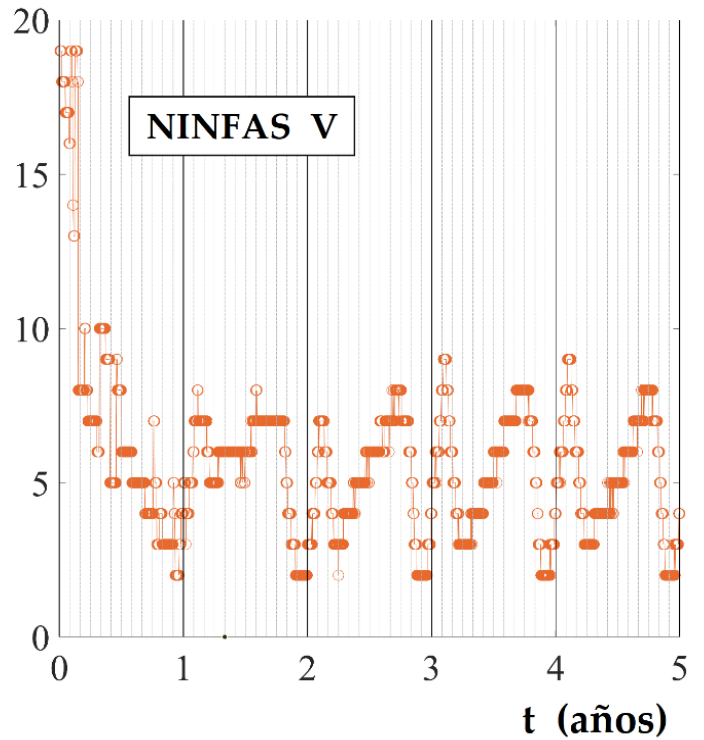
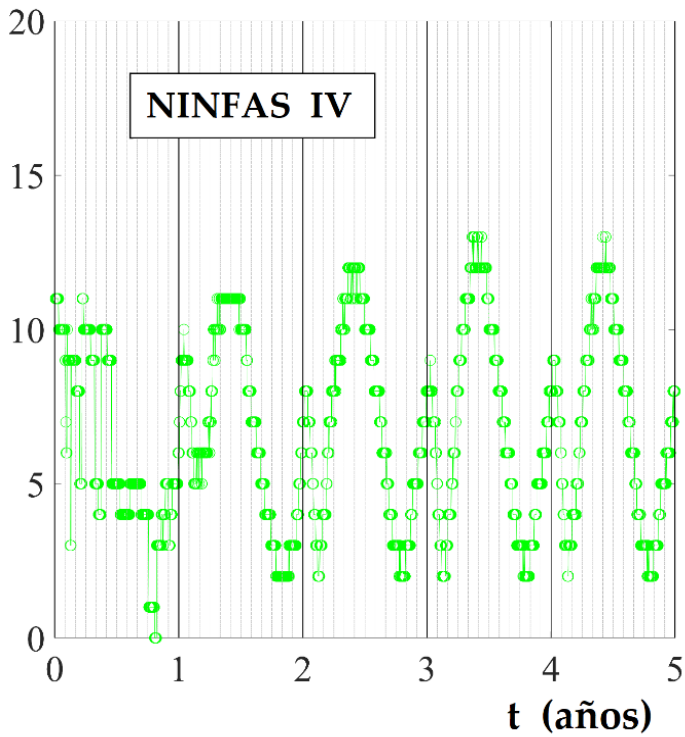


FIGURA 4.7: Población de ninfas IV y V, adultos machos y hembras del modelo (Ecs. 4.8-4.15) para una vivienda rural en la que habitan 5 personas y 2 perros.

4.4 Análisis poblacional

4.4.1 Comparación entre los dos modelos

En esta subsección se analizará la diferencia que hay entre ambos modelos poblacionales (gallinero y vivienda rural). Para ello se tomarán los parámetros de la subsección 3.7.2 para el caso de un gallinero con dos gallinas y, para el caso de la vivienda rural, se tomarán los parámetros de la subsección anterior, en donde hay cinco personas y dos perros. La temperatura exterior es la misma en ambos casos, pero para la temperatura interior la corrección es la correspondiente a cada modelo (subsección 4.2.1).

En la **Fig. 4.8** se grafican las poblaciones totales para estos dos casos (gallinero a la izquierda y vivienda rural a la derecha) durante un lapso de 10 años. Es relevante notar que en ambos casos las poblaciones estables (a partir del sexto año) tienen picos con valores máximos similares (entre 270 y 290 individuos). Considerando que se tiene un gallinero con dos aves frente a una vivienda con siete mamíferos (dos personas y cinco perros), siendo que la sangre de mamíferos contiene un valor nutricional superior, surge el interrogante sobre los tamaños poblacionales. El motivo de esto se debe a que, por una parte, la cantidad de picaduras diarias en una gallina es significativamente mayor que en una persona y en un perro, como se vio anteriormente. Por otra parte, las tasas de mortalidad por predación D_2 y D_3 son mayores en los mamíferos (en relación a los valores de K_i vistos en la subsección 4.2.2). Otro aspecto que también influye es la diferencia en el salto térmico en la temperatura interior. Dentro de la vivienda el salto térmico es mayor que en el gallinero, siendo aproximadamente 4°C más fresca la vivienda en verano (con una temperatura diaria

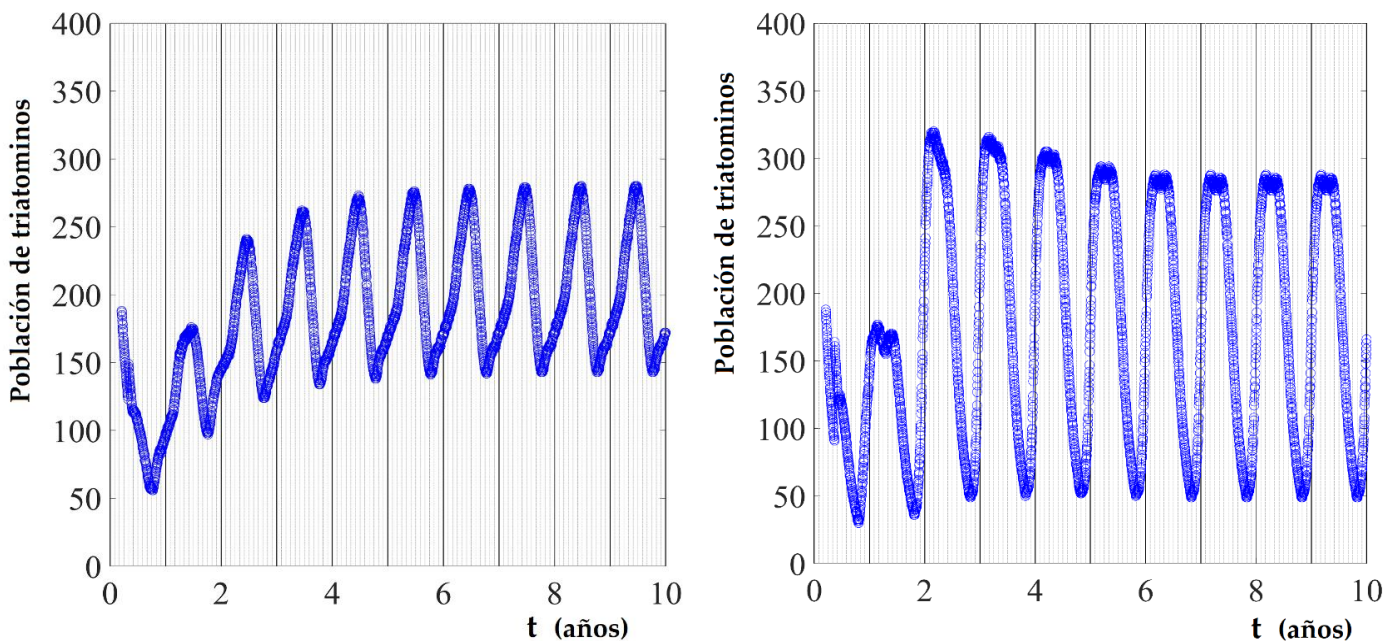


FIGURA 4.8: Población total de insectos para un gallinero con dos gallinas (*izquierda*) y para una vivienda rural (*derecha*) en la que habitan 5 personas y 2 perros. Las condiciones iniciales son las mismas que en la subsección 4.3.4.

de $22,3^{\circ}\text{C}$ en la vivienda y $26,7^{\circ}\text{C}$ en el gallinero, durante el día más caluroso del año), mientras que en invierno la diferencia es casi nula (ambos hábitats presentan una temperatura diaria promedio de 17°C para el día más frío del año). Esa diferencia de temperaturas en verano hace que resulte más próspero el desarrollo en el gallinero. De hecho, es interesante notar lo que ocurriría si las temperaturas de gallinero y vivienda fueran invertidas. Esta situación se grafica en la **Fig. 4.9** (a la izquierda se grafica el gallinero y a la derecha la vivienda rural) para un lapso de cinco años.

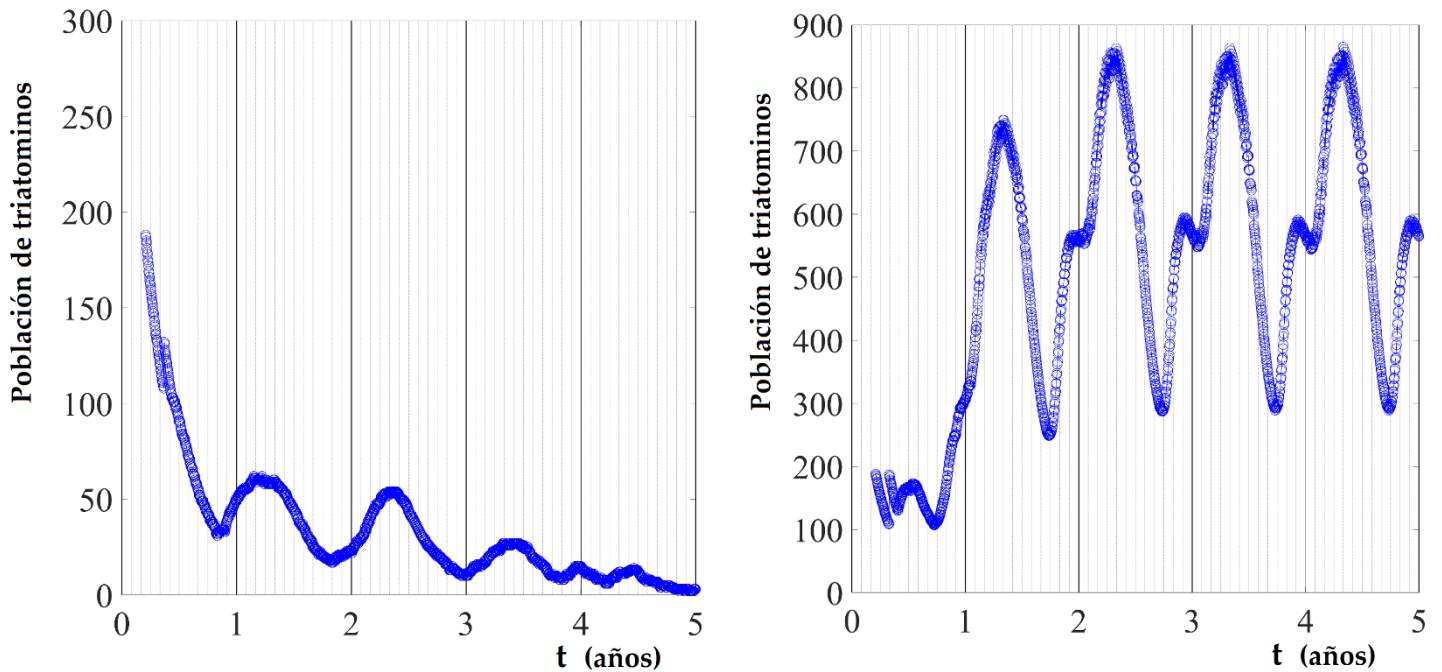


FIGURA 4.9: Población total de insectos para un gallinero con dos gallinas (*izquierda*) con una temperatura interior dada por la Ec. 4.6, y para una vivienda rural (*derecha*) en la que habitan 5 personas y 2 perros, con una temperatura interior dada por la Ec. 3.12.

Se puede observar en la **Fig. 4.9** que para el primer caso (gallinero con temperatura de vivienda) la población se extingue. Es decir que para las condiciones menos favorables que presenta el gallinero (sangre de menor contenido nutricional y mayor depredación de huevos), una disminución de unos pocos grados en la temperatura puede transformar en inviable el desarrollo de la colonia, como se vio en la subsección 3.8.2. Por otra parte, se observa en el otro caso (vivienda con temperatura de gallinero) que la población tiene un crecimiento abrupto en comparación con la **Fig. 4.8**, llegando a presentar picos de 860 insectos. Cabe aclarar que más de la mitad de estos insectos corresponden a ninfas del primer estadio que no consiguen alimentarse (la población de triatominos que se alimenta es de 400 insectos).

4.4.2 Temperaturas límites

De manera análoga a la subsección 3.8.2, se estudiarán ahora las temperaturas mínimas, óptimas y máximas –en promedio– frente a las cuales puede desarrollarse una colonia de

T. infestans en una vivienda rural habitada por personas y perros. Se continuará empleando la misma cantidad de hospederos que en las subsecciones anteriores (5 personas y 2 perros), y únicamente se analizará el tamaño total de la colonia de triatominos, sin considerar huevos. Los parámetros empleados son los mismos que en la subsección 4.3.4.

De acuerdo a lo observado en el modelo, para una temperatura exterior media anual inferior a los 17°C la colonia se extingue (al igual que dentro de un gallinero), independientemente de la amplitud térmica. Esta situación se grafica en la **Fig. 4.10** (izquierda), en donde se observa que a partir del cuarto año de iniciada la colonia ésta se extingue. Para una temperatura media anual de entre 18 y $18,5^{\circ}\text{C}$ la población sobrevive en pequeñas cantidades, especialmente para valores no grandes de amplitud térmica ($A < 6^{\circ}\text{C}$). Esta situación se aprecia en la **Fig. 4.10** (derecha), para los valores $A = 4^{\circ}\text{C}$ y $B = 18,5^{\circ}\text{C}$.

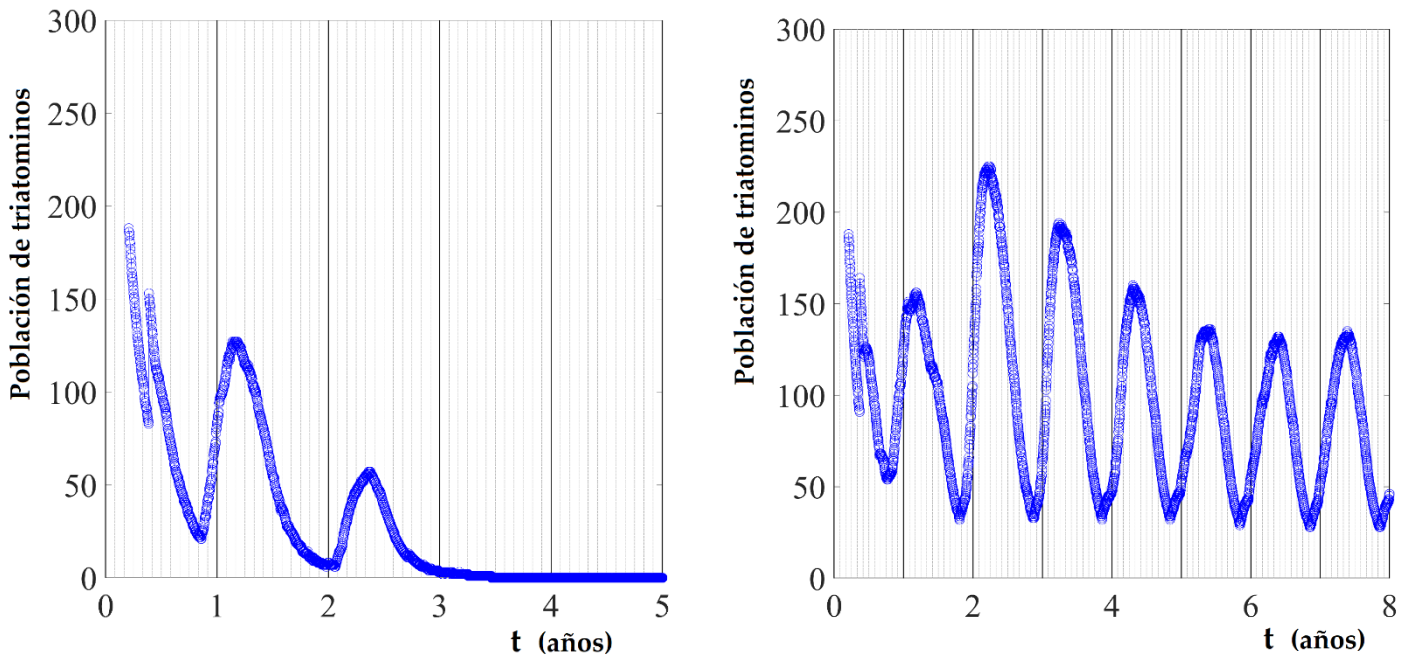


FIGURA 4.10: Población total de insectos para una vivienda rural en la que habitan 5 personas y 2 perros, con una temperatura exterior media anual de 17°C (izquierda) y $18,5^{\circ}\text{C}$ (derecha).

Contrariamente a lo que ocurre en el gallinero, la temperatura exterior óptima para este caso se da alrededor de una media anual de 33°C (temperatura media letal en un gallinero), lo cual tiene sentido, ya que aplicando la corrección para la temperatura en el interior de la vivienda (Ec. 4.6), resulta una temperatura media de $26,6^{\circ}\text{C}$, la cual es ideal para todos los procesos de desarrollo de *T. infestans* (Capítulo 3). En la **Fig. 4.11** se grafican dos situaciones para $B = 33^{\circ}\text{C}$, una con una amplitud térmica $A = 2^{\circ}\text{C}$ (izquierda) y otra con $A = 6^{\circ}\text{C}$ (derecha). Como es de esperar, el tamaño de la población que ingiere sangre está limitada por los K_i , por lo que dos tercios de los individuos de la **Fig. 4.11** son ninfas del primer estadio que no consiguen alimentarse debido a la competencia intracolonia.

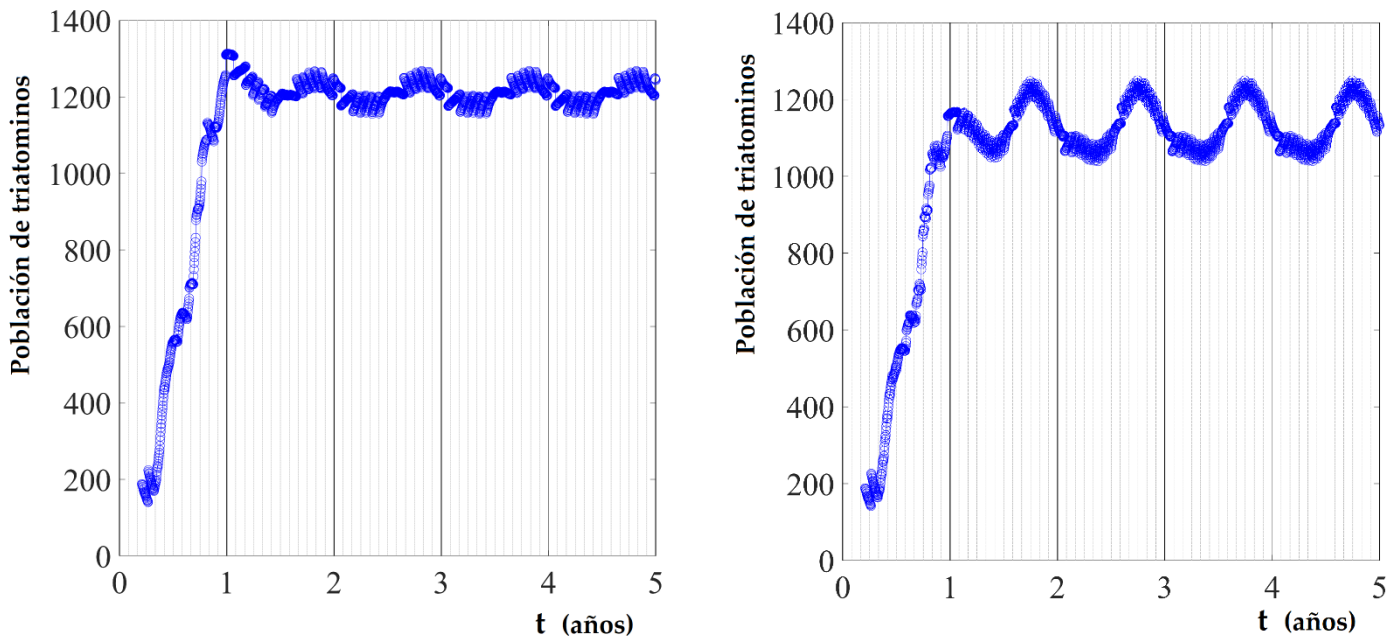


FIGURA 4.11: Población total de insectos para una vivienda rural en la que habitan 5 personas y 2 perros, con una temperatura exterior media anual de 33°C y una amplitud térmica de 2°C (izquierda) y una amplitud de 6°C (derecha).

Por último, para el límite superior de temperaturas aptas para la vida, resulta no ser un problema para el caso de la vivienda, ya que recién para una temperatura media anual de 45°C (valor inexistente en el planeta), que equivale a $32,5^{\circ}\text{C}$ en el interior de la vivienda, la colonia se extingue. Por ejemplo, para $B = 45^{\circ}\text{C}$ y $A = 6^{\circ}\text{C}$ la colonia muere al cuarto año, mientras que para $B = 44^{\circ}\text{C}$ y $A = 6^{\circ}\text{C}$ la colonia consigue un desarrollo con picos altos y mínimos bajos, como puede verse en la Fig. 4.12.

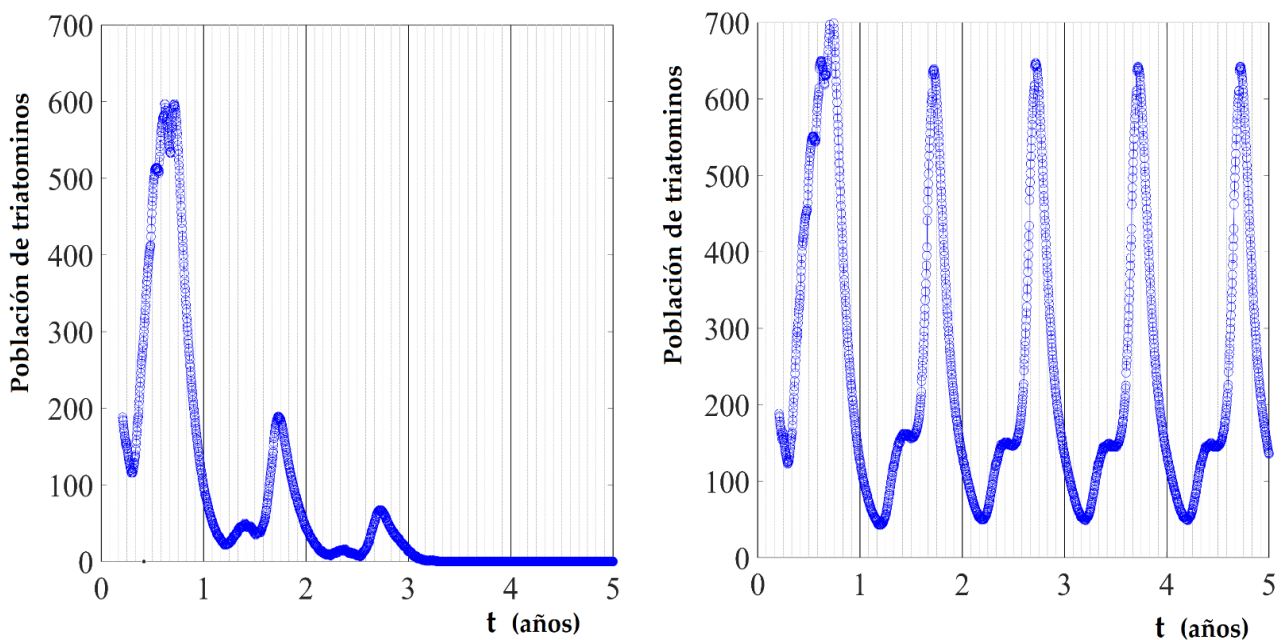


FIGURA 4.12: Población total de insectos para una vivienda rural en la que habitan 5 personas y 2 perros, con una una amplitud térmica de 6°C y una temperatura exterior media anual de: 45°C (izquierda) y 44°C (derecha).

4.4.3 Ingesta mínima de sangre

Para el caso de una vivienda rural, la ingesta de sangre mínima de los triatominos está estrechamente relacionada con la temperatura media anual, ya que como se vio anteriormente la vivienda es más fresca en verano, en comparación con un gallinero. Esto implica que, por ejemplo, para una temperatura media anual de 20°C los triatominos necesiten ingerir una cantidad de sangre semanal por encima del 60% de su capacidad máxima para que la colonia no se extinga (considerando solo un único grupo de ingesta). En cambio, si la temperatura media anual es de 22°C , el nivel de ingesta debe ser solamente superior al 41%. Cuando la temperatura alcanza valores ideales (a partir de una media anual de entre 25 y 40°C) los triatominos solamente necesitan una mínima cantidad de sangre superior al 25% respecto de su capacidad máxima de ingesta para sobrevivir. Particularmente, para una media anual de 33°C (temperatura óptima vista en la subsección anterior), con un nivel de ingesta de sangre del 20% la población puede desarrollarse. En la **Fig. 4.13** se grafican tres situaciones de crecimiento de una población de triatominos, una con una temperatura media anual exterior de 20°C y un nivel de ingesta de sangre del 60% (izquierda), otra con una temperatura media anual de 25°C y un nivel de ingesta del 25% (centro), y otra con una temperatura media anual de 33°C y un nivel de ingesta del 20% (derecha). En todos los casos la amplitud térmica es de 6°C .

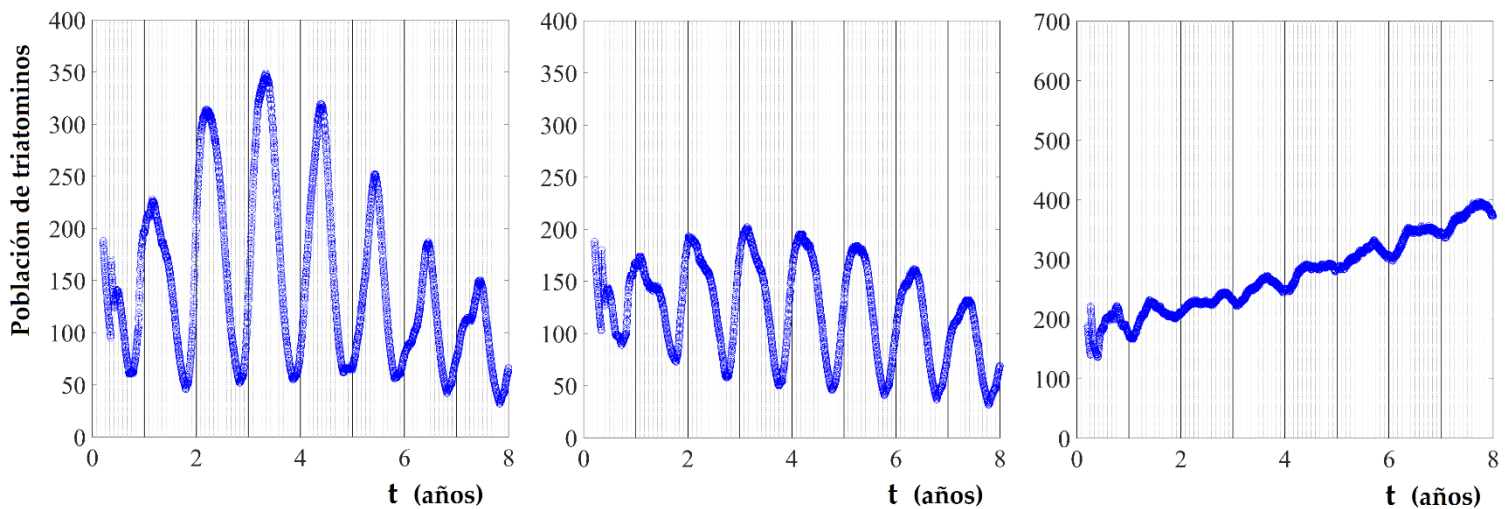


FIGURA 4.13: Población total de insectos para una vivienda rural en la que habitan 5 personas y 2 perros, con $A = 6^{\circ}\text{C}$ y: (izquierda) $B = 20^{\circ}\text{C}$ y $Xc = 0,60$; (centro) $B = 25^{\circ}\text{C}$ y $Xc = 0,25$; (derecha) $B = 33^{\circ}\text{C}$ y $Xc = 0,20$.

Como es de esperar, la situación en que toda la población de consumo ingiere una misma cantidad de sangre es poco probable. Cuando se consideran dos grupos de ingesta, la situación anterior cambia. Si, por ejemplo, un 10% de la población de consumo (40 insectos de los 400) ingiere un 90% de su capacidad en su alimentación, entonces para que la colonia se desarrolle a una temperatura media anual de 20°C es necesario que el 90% de los triatominos restantes (360 especímenes) ingieran un nivel de sangre mínimo del 30%, y si la temperatura media anual es de 25°C , basta con que el nivel de sangre sea del 20%. Estos dos casos se grafican en la **Fig. 4.14**.

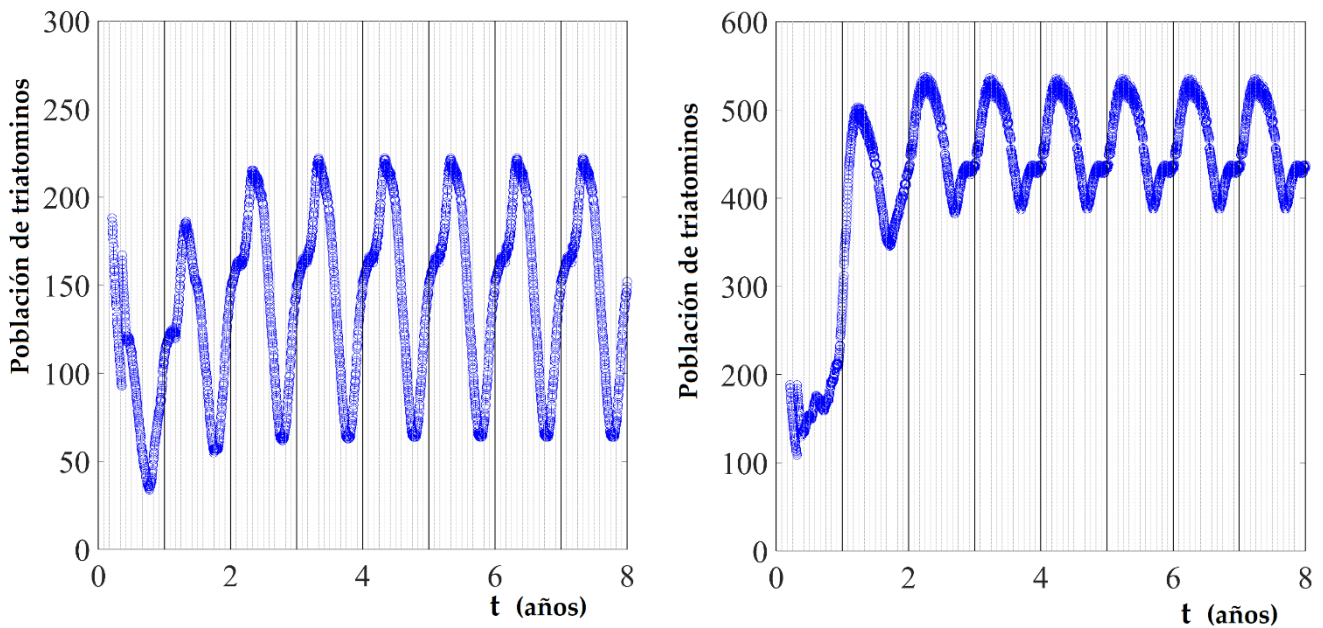


FIGURA 4.14: Población total de insectos para una vivienda rural en la que habitan 5 personas y 2 perros, con $Xc^{(1)} = 0,90$ ($G^{(1)} = 40$) y $A = 6^{\circ}C$, y: (izquierda) $B = 20^{\circ}C$, $Xc^{(2)} = 0,30$ ($G^{(2)} = 360$); (derecha) $B = 25^{\circ}C$, $Xc^{(2)} = 0,20$ ($G^{(2)} = 360$).

En el caso de la derecha de la Fig. 4.14 (temperatura media anual de $25^{\circ}C$), es relevante notar que de los 40 triatominos de alto nivel de ingesta (90%), 5 son hembras para fines de cada año, mientras que de los 360 insectos de bajo nivel de ingesta (20%), 29 son hembras para fines de cada año. Lo que implica que gracias a esas 5 hembras es posible que existan las otras 29, dado que (como se vio recién), a esa temperatura media anual la colonia no sobrevive con un nivel de ingesta del 20%. Las poblaciones de hembras para este caso se grafican en la Fig. 4.15.

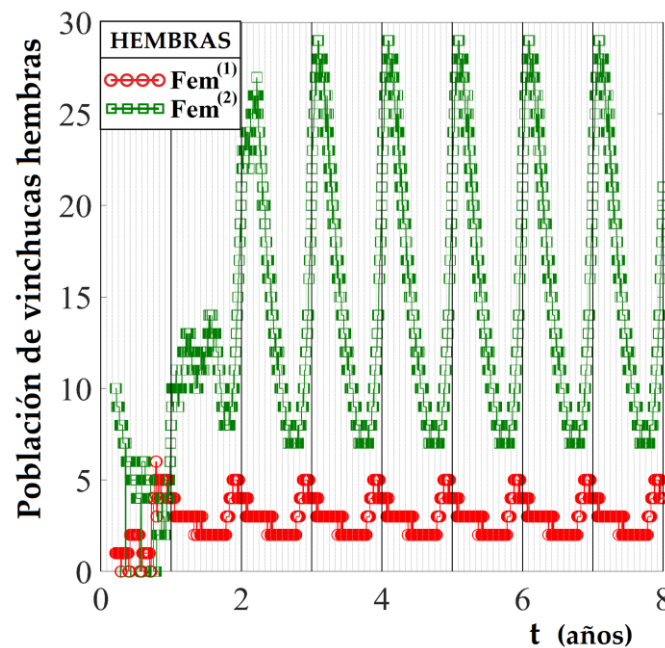


FIGURA 4.15: Población de vinchucas hembras para una vivienda rural en la que habitan 5 personas y 2 perros, con $A = 6^{\circ}C$ y $B = 25^{\circ}C$, para: (en rojo) $Xc^{(1)} = 0,90$ ($G^{(1)} = 40$); (en verde) $Xc^{(2)} = 0,20$ ($G^{(2)} = 360$).

Capítulo 5

Control vectorial

En este capítulo se estudiarán distintas estrategias para el control vectorial de colonias de *T. infestans* (ver sección 1.4), para los modelos de gallinero y vivienda. La principal estrategia considerada será la fumigación con piretroides, ya que es la más común en campañas vectoriales. También se contemplará la distribución de microencapsulados sobre estos hábitats. Por último, se planteará la combinación de estos dos insecticidas. En todas estas estrategias se establecerán las condiciones mínimas (en caso de existir) que se deben dar para que el control vectorial esté asegurado con el paso del tiempo.

Un fenómeno que es de crucial importancia a tener en cuenta para el control vectorial, es la migración de triatominos. De no contemplarse este factor, es de esperar que luego de una única campaña de control para disminuir o erradicar estos insectos, haya una reinfestación de los mismos con el paso del tiempo. Por este motivo, en la primera sección del presente capítulo se estudiará y modelará la migración de la vinchuca. Posteriormente, en las secciones siguientes, se trabajará con el control vectorial.

5.1 Migración de triatominos

Hasta el momento, se ha establecido que los dos modelos poblacionales desarrollados en los capítulos 3 y 4 consisten en sistemas cerrados, sin ingreso y egreso de triatominos. En esta sección se introducirá la migración estacional de estos insectos de acuerdo a ciertos parámetros, y se estudiará si este fenómeno afecta el equilibrio poblacional de la colonia.

En general, se considerará una migración neta de vinchucas positiva (tanto en el gallinero como en la vivienda), en la que ingresan más insectos de los que egresan. Además, la migración estará enfocada en los especímenes adultos, debido a que estos son los únicos triatominos que vuelan y, a su vez, los que mayoritariamente ingresan caminando a las viviendas. Ocasionalmente ingresan ninfas de estadios superiores, pero en menor proporción que los especímenes adultos, dado que las ninfas presentan poca movilidad en general [Abraham, 2011]. Por este motivo solo se considerarán vinchucas adultas para la migración.

5.1.1 Migración de vinchucas adultas

Se han realizado diversos estudios de campo sobre la migración de vinchucas adultas, enfocados mayoritariamente en el vuelo de estos insectos ([Ekkens, 1981], [Schweigmann, 1988], [Schofield, 1992], [Lehane, 1992], [Vazquez-Porkopec, 2004], [Gurevitz, 2006], [Abrahan, 2011]). En general, se observa que la actividad de vuelo de *T. infestans* se da especialmente entre primavera y verano, cuando el clima es favorable. Se sabe que el motivo del vuelo es la búsqueda de alimento [Lehane, 1982], por lo que la mayoría de estos especímenes que migran se encuentran hambrientos y, posiblemente, en condiciones de inanición.

Generalmente, las vinchucas inician el vuelo luego del atardecer o a primeras horas de la noche [Vazquez-Porkopec, 2004]. Las distancias de desplazamiento que logran realizar dependen del viento. En un vuelo promedio estas distancias pueden alcanzar (o superar) los 100 metros [Lehane, 1981]. Con ayuda del viento, las distancias de desplazamiento pueden superar los 2 kilómetros [Schweigmann, 1988]. Esto implica que, en una región rural, el desplazamiento puede darse entre viviendas vecinas y también desde la región no urbana periférica hacia una vivienda próxima. La luz atrae a estos insectos, por lo que el vuelo nocturno resulta eficiente en estas regiones.

Para estudiar las migraciones de las vinchucas se utilizan trampas de luces. El número de adultos recolectados varía ampliamente entre distintos estudios de campo. Por ejemplo, en [Abrahan, 2011] entre noviembre de 2008 y marzo de 2009 se recolectaron 3 hembras y 5 machos en total, en 270 trampas de luces ubicadas en un pueblo de Independencia, provincia de La Rioja. En [Vazquez-Porkopec, 2004] en marzo del 2003 se recolectaron 2 hembras y 10 machos, en 12 trampas de luces en los pueblos Amamá y Trinidad, provincia de Santiago del Estero. Si bien el número de triatominos recolectados en ambos trabajos es relativamente similar, la cantidad de trampas y tiempo empleados en el primero es considerablemente mayor, por lo que es de esperar que el valor de la tasa migratoria promedio de este trabajo esté por debajo del valor del segundo trabajo, para las estaciones de primavera y verano.

5.1.2 Migración en gallinero

Debido a la variedad de tasas migratorias según la región geográfica, para los modelos poblacionales (tanto en gallinero como en vivienda rural) se analizan tres casos de migración positiva: uno con poca incidencia migratoria de vinchucas, otro con alta incidencia y otro con incidencia intermedia. Para ello, se considera el ingreso de n hembras y $2n$ machos (la relación hembras-machos es estimativa a partir del trabajo [Abrahan, 2011]) distribuidos uniformemente desde principios de octubre hasta fines de marzo. Es decir que la migración no será abrupta sino paulatina.

En la **Fig. 5.1** (izquierda) se grafica la población total de insectos dentro de un gallinero con dos gallinas, con una colonia inicial de 300 individuos (considerando huevos, ver subsección 3.7.2), para los tres casos descritos anteriormente, con $n = 1$ en celeste, $n = 5$ en azul y $n = 10$ en negro. Los parámetros del modelo están dados por la **Tabla 3.10**. Se observa un aumento poblacional relativamente lineal en relación a n . De acuerdo al criterio

empleado en el modelo, cuando la población es pequeña, el nivel de ingesta de sangre en general es alto ($Xc = 0,8$). Luego, a medida que esta crece, comienza a predominar un nivel de ingesta bajo ($Xc = 0,4$), permaneciendo una minoría que conserva su nivel de ingesta alto. Finalmente, cuando la población sigue creciendo, comienzan a haber especímenes de ninfas I que no consiguen alimentarse y, por lo tanto, no pasan al estadio siguiente. En la **Fig. 5.1** (derecha) se grafica este proceso para la población de ninfas I, cuando $n = 10$. De esta forma se regula el tamaño de la colonia y, como se observa en esta figura, a partir del cuarto año comienzan a aparecer ninfas I que no se alimentan y la población de ingesta alcanza su máximo a partir de este año. Esto implica que, si n es mayor que 10, el tamaño total de triatominos que se alimentan será el mismo, y la única diferencia (para este modelo) será una mayor cantidad de ninfas I que no consiguen alimentarse. Para $n = 5$ no se observa presencia de este último grupo de ninfas I.

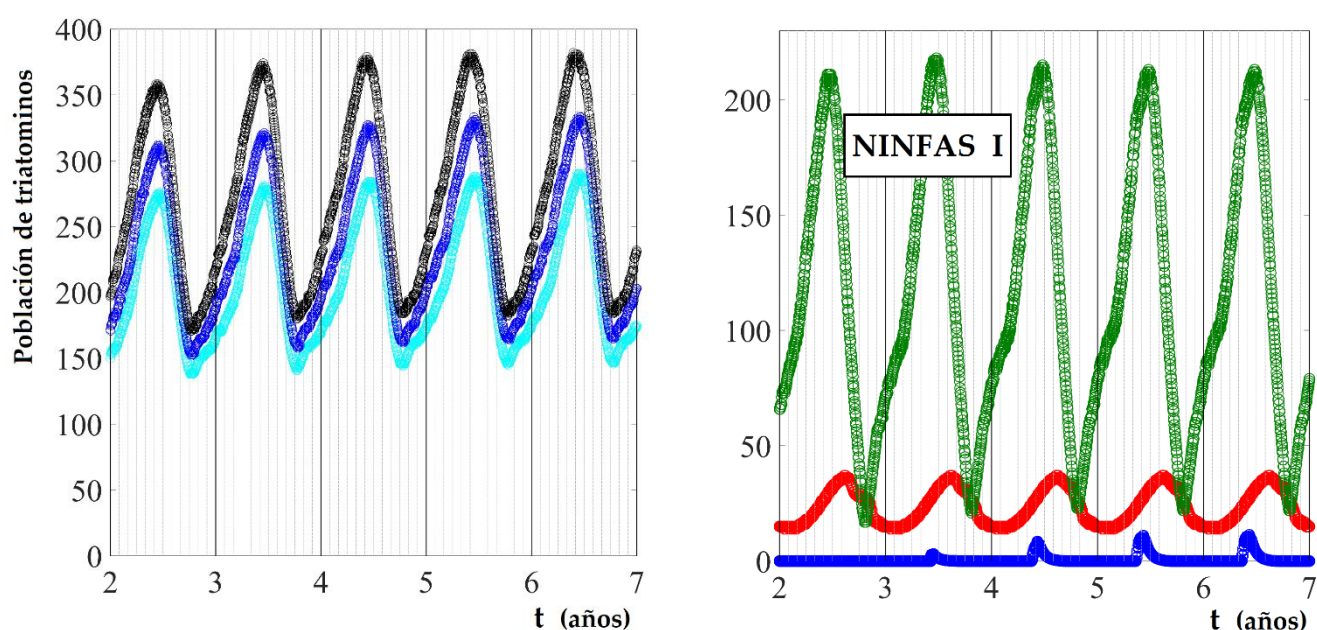


FIGURA 5.1: (Izquierda): Población de triatominos para un gallinero con dos gallinas, donde ingresan anualmente vinchucas adultas (n hembras y $2n$ machos). En celeste para $n = 1$, en azul para $n = 5$ y en negro para $n = 10$. Los parámetros del modelo están dados por la **Tabla 3.10**.

(Derecha): Población de ninfas I según grupo de ingesta, para el caso $n = 10$. En azul para grupo de ingesta nulo ($Xc = 0$), en verde para grupo de ingesta baja ($Xc = 0,4$) y en rojo para grupo de ingesta alta ($Xc = 0,8$).

Un aspecto importante de observar es el impacto que tiene la migración en sitios no infestados por vinchucas. En la **Fig. 5.2** se grafica la población total de triatominos para un gallinero con dos gallinas, con una migración dada por $n = 1$ (una hembra y dos machos por año) y los mismos parámetros de modelo de la **Tabla 3.10**, pero para una población inicial de insectos nula. Para el octavo año el gallinero queda completamente infestado. Como se mencionó anteriormente, este fenómeno es de especial relevancia en sitios en donde se ha erradicado al insecto por medio de la fumigación, ya que, si el control vectorial no permanece con el paso de los años, estos sitios se vuelven a infestar.

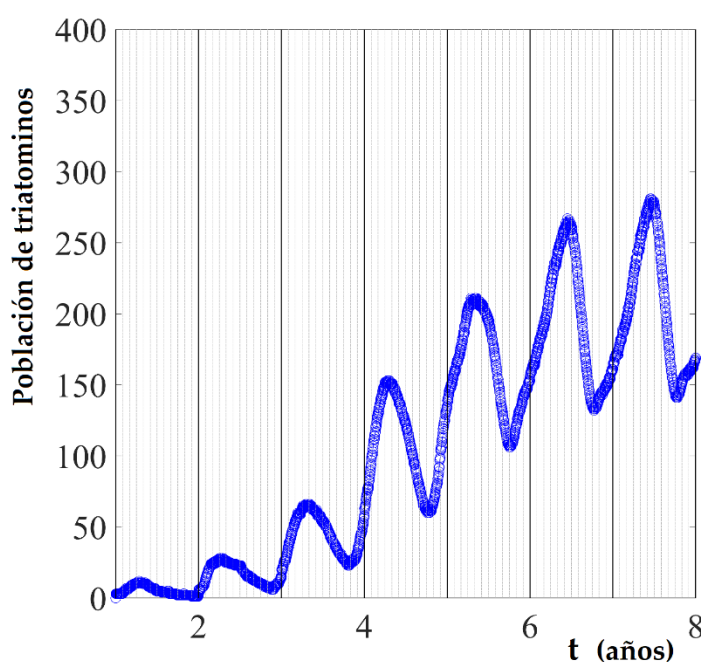


FIGURA 5.2: Población de triatominos para un gallinero con dos gallinas, el cual se encuentra inicialmente libre de triatominos. Ingresan anualmente por migración una vinchuca hembra y dos machos. Los parámetros del modelo están dados por la **Tabla 3.10**.

La migración negativa podría ocurrir en lugares donde hay alimento, si la competencia es elevada. Para contemplar este aspecto, se aplicará el mismo criterio anterior para n , pero en lugar de ingresar n hembras y $2n$ machos, estos emigran de la colonia. Como es de esperar, tales especímenes pertenecerán al grupo de ingesta baja, ya que es poco probable que las vinchucas bien alimentadas emigren. En la **Fig. 5.3** se grafica la población total de insectos dentro de un gallinero con dos gallinas, para tres casos de migración negativa: $n = 1$ (en celeste), $n = 5$ (en azul), y $n = 10$ (en negro). Se observa poca variación desde $n = 5$ hacia $n = 10$. Esto se debe a que para $n > 5$ son pocas las vinchucas adultas de baja ingesta que quedan durante el periodo de migración (primavera y verano). En la **Fig. 5.4** se grafica esto último sobre la población de hembras, para $n = 1$ (izquierda) y $n = 5$ (derecha). La emigración contemplada abarca los meses cálidos, por lo que se observa en esta figura (en color verde, figura derecha) que en otoño es cuando hay mayor presencia de este grupo de hembras. A partir de la **Fig. 5.3** se puede considerar que el impacto que tiene la emigración de estos especímenes adultos sobre la población total es escaso, lo cual es consistente si se tiene en cuenta que las hembras de mayor oviposición son aquellas que se alimentan hasta saciarse, y este grupo no se ve alterado por la emigración. Entonces la nueva generación de ninfas I se ve poco afectada.

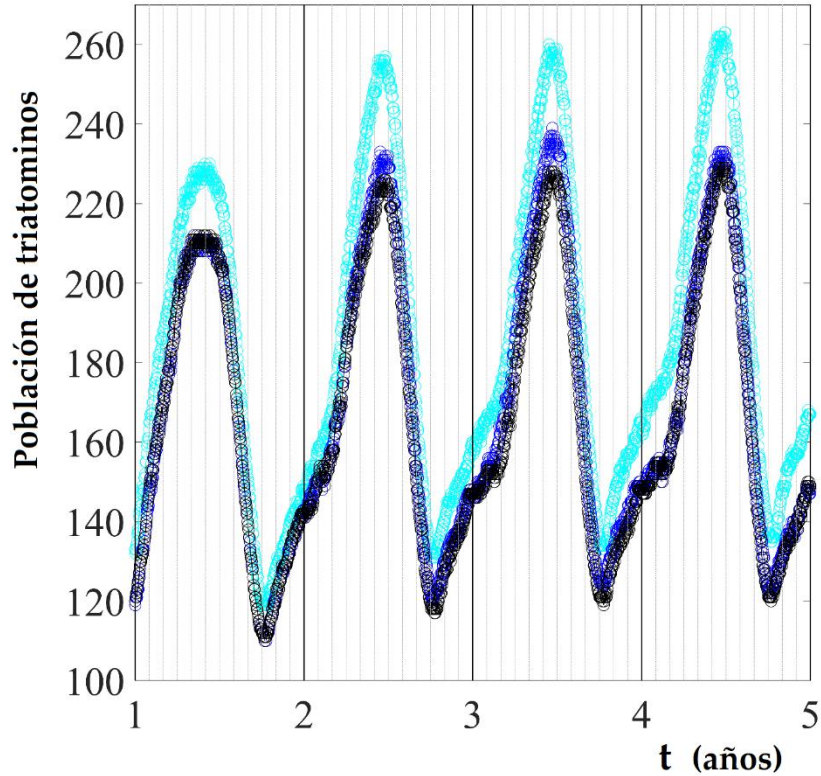


FIGURA 5.3: Población de triatomínicos para un gallinero con dos gallinas, donde emigran anualmente vinchucas adultas (n hembras y $2n$ machos). En celeste para $n = 1$, en azul para $n = 5$ y en negro para $n = 10$. Los parámetros del modelo están dados por la **Tabla 3.10**.

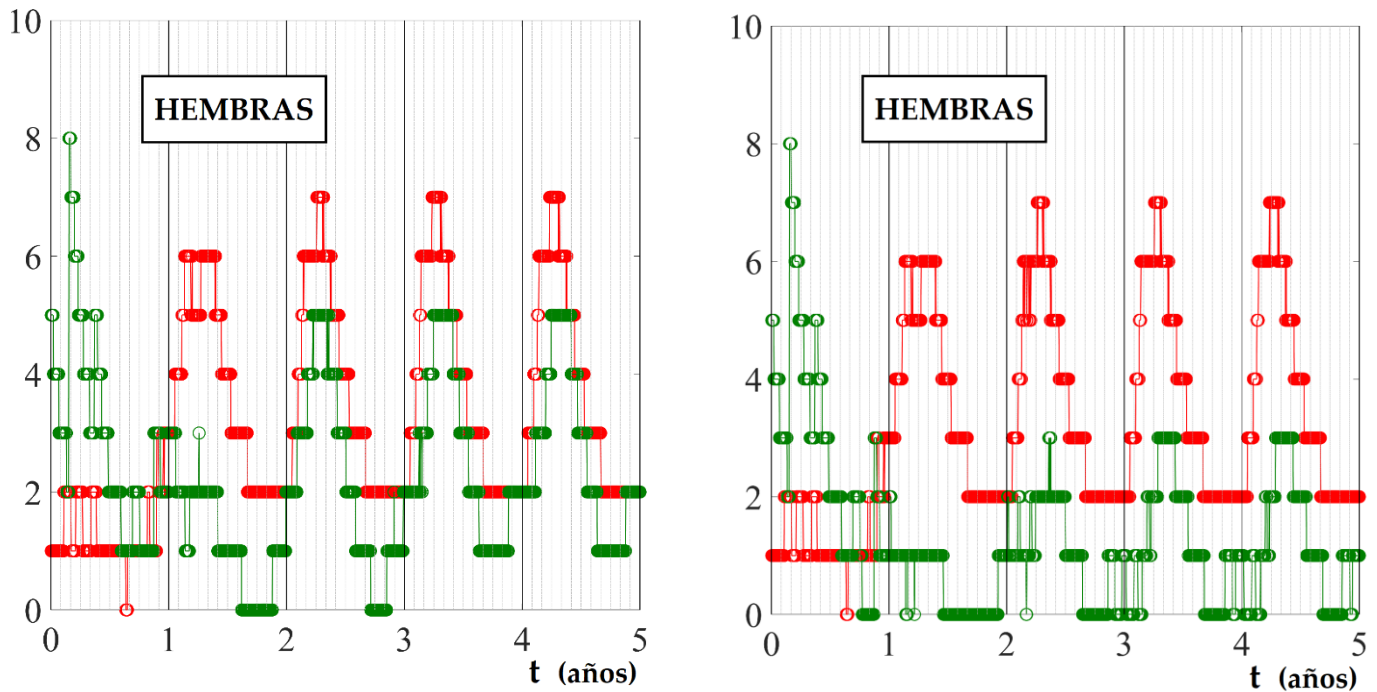


FIGURA 5.4: Población de vinchucas hembras según grupo de ingesta, para dos casos de emigración: $n = 1$ (izquierda) y $n = 5$ (derecha). En verde se grafica el grupo de ingesta baja ($X_c = 0,4$) y en rojo el grupo de ingesta alta ($X_c = 0,8$).

5.1.3 Migración en vivienda rural

Aplicando las mismas tasas migratorias de la subsección anterior, en la **Fig. 5.5** (izquierda) se grafica la población total de insectos dentro de una vivienda rural en la que habitan 5 personas y 2 perros. El tamaño inicial de la colonia es de 300 individuos (con una composición dada por la **Tabla 3.9**). Los parámetros del modelo están dados por la **Tabla 4.4** (subsección 4.3.4). La migración comienza a inicios del segundo año, por lo que las poblaciones en el primer año son iguales en todos los casos. Al igual que en la subsección anterior, se observa en dicha figura que a medida que aumenta el valor de n , aumenta el tamaño poblacional. A partir del tercer año se alcanza el umbral poblacional para $n = 10$, en donde una fracción de ninfas I no se alimenta, como puede verse en la **Fig. 5.5** (derecha) graficado en azul. Para valores mayores de n la población de ingesta permanece igual, de acuerdo a su valor máximo.

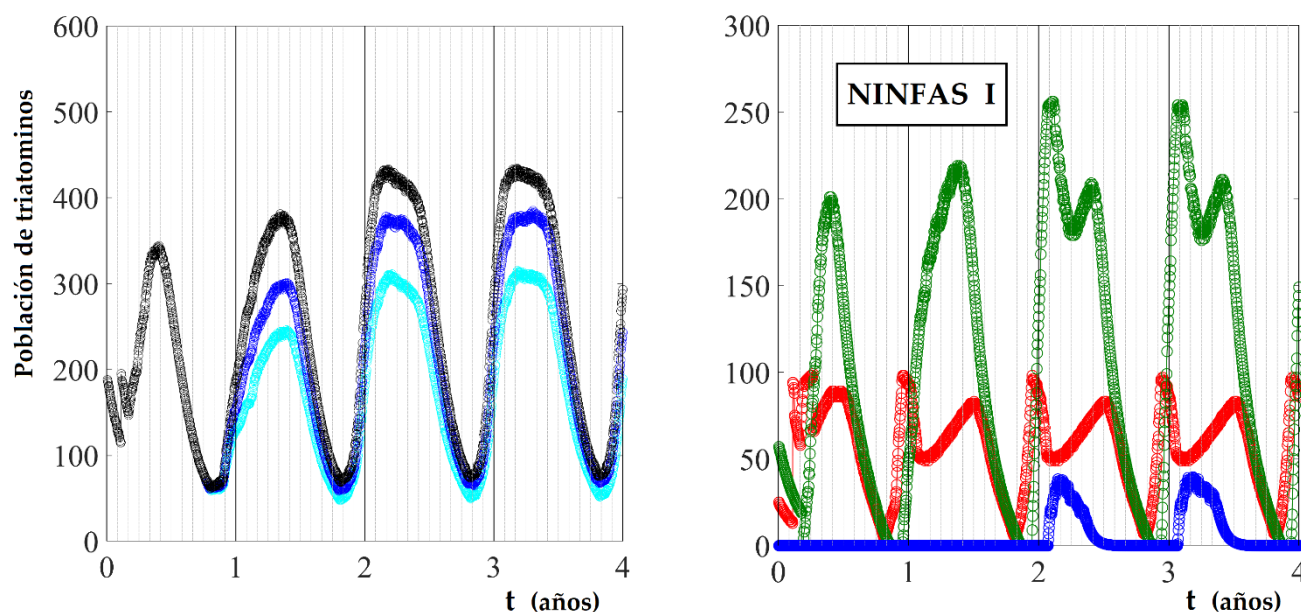


FIGURA 5.5: (Izquierda): Población de triatomines para una vivienda rural en la que habitan 5 personas y 2 perros, a la que ingresan anualmente vinchucas adultas (n hembras y $2n$ machos). En celeste para $n = 1$, en azul para $n = 5$ y en negro para $n = 10$. Los parámetros del modelo están dados por la **Tabla 4.4**. (Derecha): Población de ninfas I según grupo de ingesta, para el caso $n = 10$. En azul para grupo de ingesta nulo ($Xc = 0$), en verde para grupo de ingesta baja ($Xc = 0,4$) y en rojo para grupo de ingesta alta ($Xc = 0,8$).

5.2 Control vectorial con fumigación

Los insecticidas empleados en campañas de fumigación son preparados a base de piretroides ([Gurevitz, 2013], [Bustamante, 2016], [Germano, 2016], [Fronza, 2019]). Entre ellos, los más comunes en Argentina son la deltametrina y la cipermetrina, los cuales poseen una baja toxicidad para los mamíferos, pero elevada para los insectos. Su forma de aplicación consiste en rociar el preparado sobre las superficies por donde suelen transitar

los triatominos. Su efectividad disminuye conforme pasa el tiempo, dado que las moléculas del insecticida se descomponen bajo exposición a la luz ultravioleta del sol y a diversos microorganismos del entorno.

Entre los factores que intervienen principalmente en la efectividad del insecticida, se encuentran la concentración del preparado, la cantidad de superficie fumigada y la frecuencia de fumigación. Otro factor que influye también en la efectividad, y que se viene observando desde hace más de dos décadas [Germano, 2012], es la resistencia hacia los piretroides que distintas cepas de *T. infestans* han conformado tras sucesivas generaciones. Esto ha dado como resultado que, en ciertas regiones, una aplicación de un preparado con algún piretroide puede ser efectiva en un pueblo, pero completamente ineficaz en otro pueblo contiguo.

5.2.1 Modelado del efecto de la fumigación en triatominos

A continuación, se analizarán distintas publicaciones vinculadas a la aplicación de piretroides en pueblos rurales de Argentina. Luego, se diseñarán los parámetros necesarios en la implementación del control vectorial sobre los modelos poblacionales de triatominos desarrollados en los capítulos anteriores.

En un estudio realizado por Cecere *et al.* [Cecere, 2006], se analizó la efectividad de la β -cipermetrina tras ser aplicada en diversas viviendas rurales de cuatro comunidades vecinas, pertenecientes al departamento de Figueroa (Santiago del Estero, Argentina). El porcentaje de infestación inicial de triatominos en estas casas era igual al 51%, en promedio. Tras aplicar en un grupo de viviendas una dosis estándar de β -cipermetrina diluida al 5% en agua, asegurando un rociado de 50mg de componente activo por m² de superficie rociada (dosis estándar), se observó que el porcentaje de infestación bajó al 17% al mes 5 posterior a la aplicación, luego pasó al 4% al mes 12, y finalmente al mes 17 este valor fue del 14%. A su vez, tras aplicar la misma sustancia en otro grupo de viviendas, pero con un rociado de 100mg de componente activo por m² de superficie rociada (doble de dosis estándar), se observó que el porcentaje de infestación bajó al 0% al mes 5 posterior a la aplicación, luego se mantuvo en 0% al mes 12, y finalmente para el mes 17 se había incrementado al 6%.

En la tesis doctoral de Germano [Germano, 2012], se estudia el efecto demográfico causado por la resistencia de algunas cepas de *T. infestans* a la deltametrina, pertenecientes a distintos pueblos de las provincias de Salta, Santiago del Estero y Chaco. Para la provincia de Salta, se encontró que la dosis de deltametrina diluida en acetona necesaria para matar al 50% de un grupo de insectos, era: menor o igual a 1,1ng/i (nanogramos por insecto) para cepas de las localidades de Santa Rosa, Corralito y San Carlos (resistencia baja o nula), entre 4,7 y 5,1ng/i para cepas de Banda Sur y Madrejones (resistencia media), y entre 38,8 y 60,9ng/i para cepas de Aguaray y La Pista (resistencia elevada). Para la provincia de Santiago del Estero, las cepas de las localidades La Noria, Termas del Río Hondo y Capital presentaron una resistencia baja o nula, con valores menores o iguales a 1,2ng/i. Finalmente, para la provincia de Chaco, las cepas de las localidades de Taco Pozo y Pampa del Indio presentaron resistencia nula, con valores menores o iguales a 0,5ng/i, y para las de la localidad de La Esperanza una resistencia alta con un valor de 30,3ng/i.

En un trabajo realizado por Gurevitz *et al.* [Gurevitz, 2013], se realizó un seguimiento cada

algunos meses (de cuatro a siete) de la infestación de *T. infestans* en viviendas rurales pertenecientes al municipio de Pampa del Indio, provincia de Chaco, durante 35 meses. En cada seguimiento se aplicó un insecticida; en el primer y tercer seguimiento se aplicó deltametrina (en el segundo no hubo aplicación), en el cuarto y quinto seguimiento se aplicó β -cipermetrina, en el sexto y séptimo se aplicó malatión (un insecticida organofosforado de uso común en la agricultura), y finalmente en el octavo y último seguimiento se aplicó deltametrina nuevamente. Inicialmente el nivel de infestación era cercano al 50% (de 329 viviendas inspeccionadas), luego al mes 4 esta infestación se redujo al 12%, al mes 8 se redujo al 9%, al mes 12 al 7%, al mes 17 se mantuvo similar al seguimiento anterior, al mes 22 esta bajó al 3%, se mantuvo así al mes 28, y finalmente al mes 35 la infestación fue del 1%.

Un aspecto que estudió Germano *et al.* [Germano, 2018], es de qué forma la resistencia a los piretroides desarrollada por cepas de *T. infestans* repercute en cada estadio ninfal. Para ello, se tomaron muestras de una cepa sin resistencia a la deltametrina y se observó la dosis letal de un 50% de una muestra, para cada etapa ninfal. Se obtuvo que en huevos esta dosis fue de 1,6ng/i (nanogramos por insecto), en ninfas I igual a 0,2ng/i, en ninfas II 4,9ng/i, en ninfas III 6,8ng/i, en ninfas IV 13,7ng/i y en ninfas V igual a 52,6ng/i. A su vez, se empleó una cepa de *T. infestans* recolectada de una región rural de La Esperanza, provincia de Chaco, la cual se la alimentó semanalmente con sangre de paloma a fin de obtener ejemplares de todos los estadios ninfales. Esta muestra se caracterizaba por presentar una alta resistencia a la deltametrina. En la determinación de dosis letal para un 50% de la muestra, se obtuvo que en huevos esta fue 3,2ng/i, en ninfas I 30,3ng/i, en ninfas II 178,9ng/i, en ninfas III 179,7ng/i, en ninfas IV 8800ng/i, y en ninfas V mayor que 50000ng/i (sin obtenerse una muestra suficiente para determinar un valor de dosis letal). Si se comparan las letalidades en cada etapa ninfal, se obtiene que, las relaciones entre dosis letal para ninfas resistentes y dosis letal para ninfas susceptibles (del primer al último estadio) son: 152, 37, 26, 642 y mayor a 951. Con las vinchucas adultas ocurre también el mismo efecto de aumento de resistencia, pero el experimento se discontinuó. No obstante, se puede estimar que la misma se encuentra en un valor intermedio entre las dosis letales para las ninfas IV y ninfas V.

A partir de los trabajos anteriormente citados es posible establecer que:

- Si se aplica el doble de dosis estándar de β -cipermetrina (100mg por m² de superficie), se puede lograr una erradicación total de vinchucas por un tiempo de un año, en cepas con baja o nula resistencia a este piretroide.
- La distribución geográfica de cepas resistentes a la deltametrina es completamente variable.
- Para la erradicación de cepas resistentes a la deltametrina es necesaria una frecuencia de fumigación de al menos dos veces por año (para temperaturas similares a las de Chaco), durante tres años de aplicación.
- La resistencia a la deltametrina es considerablemente mayor en las dos últimas etapas ninfales y en la adultez que en los tres estadios iniciales.

Para incorporar estos aspectos en los modelos poblacionales desarrollados en los capítulos

anteriores, se planteará un nuevo término en el sistema de ecuaciones de estos modelos. Los parámetros que este término debe contener son: la resistencia del insecto al piretroide (r), la cantidad de dosis estándar de piretroide implementada (x , siendo $x = 1$ una dosis estándar de 50mg por m^2 de superficie), la frecuencia de fumigación anual (ω_F) y un factor de aumento de resistencia a piretroides (p), en ninfas de estadios IV y V y en vinchucas adultas. Para simplificar, se considerará que el efecto neto del insecticida se producirá en el mismo día de su aplicación, dado que no se cuenta con información suficiente para modelar el impacto residual del mismo con el paso del tiempo.

Sea $\mathbf{d}_F(t)$ la proporción de insectos que mueren en el día t de aplicación del piretroide (tanto en huevos, ninfas y adultos), entonces su diseño propuesto es el siguiente:

$$\mathbf{d}_F(t) = \begin{cases} \Theta \left(-\sin^2 \left(\frac{\pi}{\text{int}(365/\omega_F)} (t - t_F) \right) \right) \times \frac{1}{2} \times \frac{x}{r} \times \frac{1}{p} & \text{si } \omega_F \in \mathbb{N} > 0 \\ 0 & \text{si } \omega_F = 0 \end{cases} \quad (\text{Ec. 5.1})$$

donde Θ es la función escalón, que toma valores iguales a cero cuando su argumento es negativo, e iguales a la unidad cuando su argumento es mayor o igual que cero. En este caso, el argumento de esta función es siempre negativo excepto para los días en que se realiza la fumigación, en los que es igual a cero. La fase t_F es el día del año en que se inicia la fumigación y la función int que figura en el denominador es la función "integer" (parte entera), que realiza un redondeo de cifras decimales y devuelve el entero más próximo. Esto último se aplica porque el paso de unidad temporal es el día, que es un valor entero, por lo que es necesario para que el argumento de Θ pueda tomar valores nulos. El valor de ω_F se expresa como la cantidad de veces en un año en que se aplicará el fumigado. Luego, el factor $1/2$ corresponde a una letalidad del 50% para una dosis estándar ($x = 1$) sobre una cepa con resistencia nula. El parámetro x puede tomar valores menores o iguales que 2, es decir, el máximo permitido es una aplicación del doble de dosis estándar (que es la cantidad máxima que se emplea en trabajos de campo, en zonas donde hay niños y animales domésticos). El parámetro r se obtiene por medio de una optimización del modelo, a fin de garantizar la consigna de que para una erradicación de cepas resistentes a la deltametrina es necesaria una frecuencia de fumigación de al menos dos veces por año, durante tres años de aplicación. Es decir que el factor $1/r$ contempla el verdadero impacto que está teniendo el piretroide. El valor de este factor es igual a la unidad en cepas con nula resistencia (como condición), y para cepas con alta resistencia se tiene que $0 < 1/r < 1$. Finalmente, a la derecha de la Ec. 5.1 se encuentra la componente debida a la mayor resistencia que manifiestan ninfas IV y V y vinchucas adultas, cuando estas corresponden a una cepa con alta resistencia al piretroide. El parámetro p se determina también por medio de una optimización en el modelo, ya que es un valor numéricamente experimental, el cual será mayor a la unidad en cepas con alta resistencia, e igual a uno en cepas con nula resistencia (como condición). Cabe aclarar que el factor $1/p$ solo figura en las ecuaciones poblacionales para ninfas IV y V y vinchucas adultas. En los huevos y estadios I, II y III este factor no está presente.

Considerando el sistema de ecuaciones del Capítulo 3, dado por las Ecs. 3.17 - 3.24, a modo de ejemplo se escribe como resulta una de estas ecuaciones luego de aplicar el término debido a la fumigación con piretroides:

$$\boxed{\text{NII}(t + \Delta t) = \text{NII}(t) + \sum_z \left[U_{\text{NI}}(t)^{(z)} - \text{NII}(t)^{(z)} \times \text{Death}_{\text{NI}}(T, Xc^{(z)}) \times \Delta t - U_{\text{NI}}(t)^{(z)} \right] - \text{NII}(t) \times d_F(t)} \quad (\text{Ec. 5.2})$$

donde el último término de la Ec. 5.2 únicamente toma valores distintos de cero cuando se considera un día de fumigación (Ec. 5.1).

5.2.2 Resultados

Inicialmente se trabajará con el modelo para viviendas rurales visto en el Capítulo 4, dado que los trabajos sobre piretroides anteriormente citados se centran principalmente en este tipo de viviendas. Luego, una vez determinados los valores de los parámetros r y p (Ec. 5.1), se extenderá su aplicación al modelo para gallineros.

En la Fig. 5.6 se grafica la población total de insectos para una colonia de *T. infestans* que se desarrolla en una vivienda rural, con parámetros dados por la Tabla 4.4, donde hay una inmigración de 4 hembras y 8 machos por año. Se aplica fumigación con el doble de dosis estándar ($x = 2$) y se considera inicialmente que la cepa no presenta resistencia al piretroide ($r = p = 1$). La frecuencia de aplicación es de una vez por año ($\omega_F = 1$) y la misma se aplica a mediados de cada año ($t_F = 180$). Como es de esperar, el total de la población de insectos muere en cada aplicación del veneno. Al comienzo de cada año la población vuelve a crecer a causa de la migración de vinchucas adultas. El día que se ha elegido para fumigación (día 180) por ahora es aleatorio. En la siguiente subsección se evaluará el impacto que tiene aplicar el fumigado en distintas épocas del año.

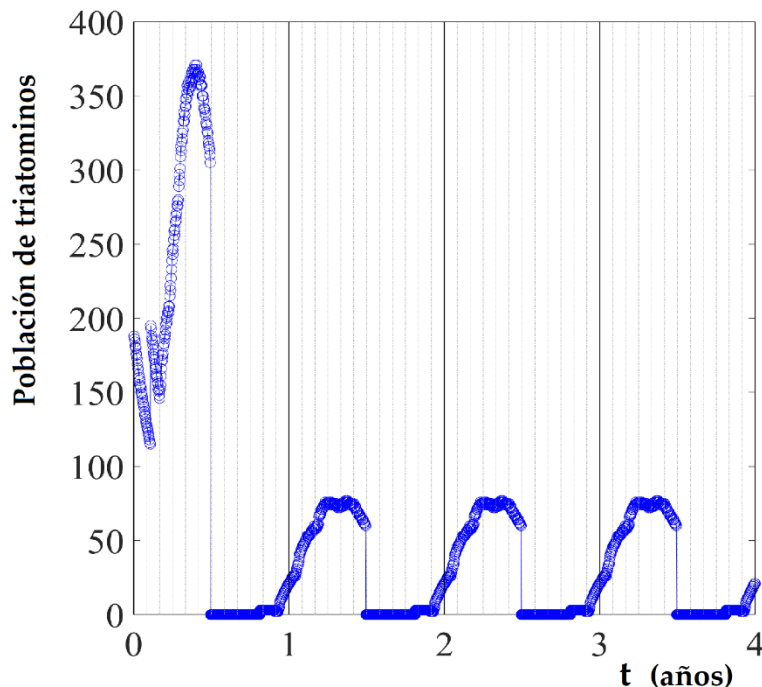


FIGURA 5.6: Población de triatomos para una vivienda rural en la que habitan 5 personas y 2 perros. Ingresan anualmente por migración 4 vinchucas hembras y 8 machos. Se aplica fumigación con piretroides una vez por año (día 180) con el doble de dosis estándar ($x = 2$). La cepa considerada no presenta resistencia al piretroide. Los parámetros del modelo están dados por la Tabla 4.4.

Ahora se considerará que la cepa presenta una alta resistencia al piretroide empleado. Se aplicará una fumigación cada 6 meses (comenzando en noviembre a fin de reproducir el trabajo de [Gurevitz, 2013]) con una dosis del doble de la estándar ($x = 2$), y como condición se impondrá que la población de insectos se reducirá a cero recién a partir del tercer año de fumigado. La inmigración de vinchucas adultas continúa siendo de 4 hembras y 8 machos por año, y el resto de los parámetros del modelo siguen siendo los de la **Tabla 4.4**. En la **Fig. 5.7** se grafica la población total de dicha colonia, donde a partir de una optimización de parámetros en el modelo, se obtuvo que para $r = 1,75$ y $p = 6$, se cumple la condición requerida. Es importante aclarar que la condición aquí es que la población llegue a un valor nulo luego de la última aplicación de insecticida (séptima aplicación), pero luego la misma crecerá un poco en cada verano a causa de la migración considerada.

En la **Fig. 5.8** se grafican las dos situaciones anteriores (cepa no resistente y cepa con alta resistencia) para el modelo del gallinero con dos gallinas (parámetros dados en la **Tabla 3.10**). Para el caso de la cepa con alta resistencia, se observa que la población no llega a ser nula luego del tercer año. Esto ocurre debido a que en el gallinero hay un aumento poblacional mayor que en la vivienda, a causa de los factores ya vistos en la subsección 4.4.1.

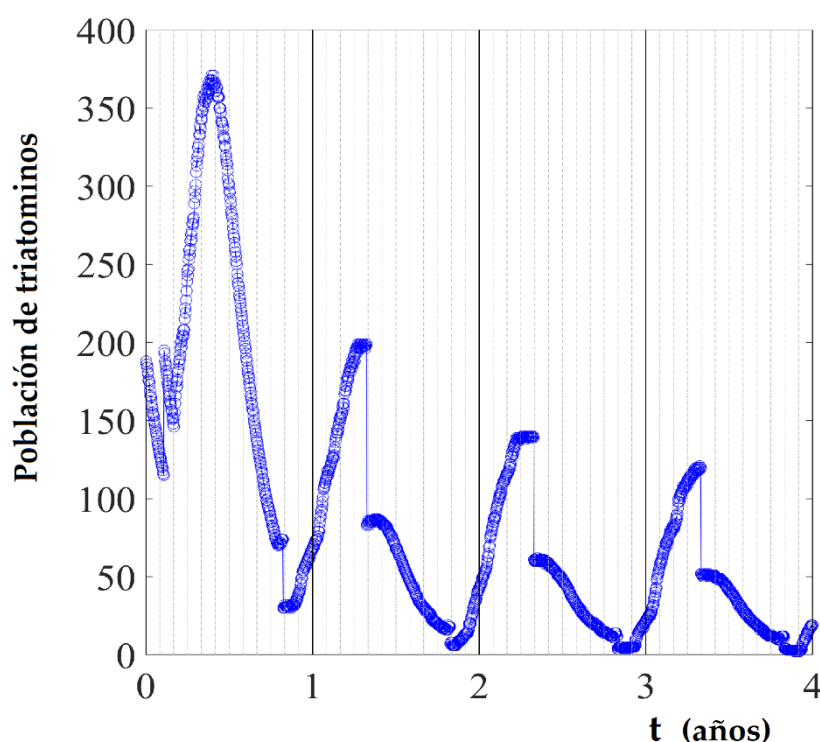


FIGURA 5.7: Población de triatominos para una vivienda rural en la que habitan 5 personas y 2 perros. Ingresan anualmente por migración 4 vinchucas hembras y 8 machos. Se aplica fumigación con piretroides dos veces por año (comenzando el día 300) con el doble de la dosis estándar ($x = 2$). La cepa considerada presenta una resistencia al piretroide dada por $r = 1,75$ y $p = 6$ (**Ec. 5.1**). Los demás parámetros del modelo están dados por la **Tabla 4.4**.

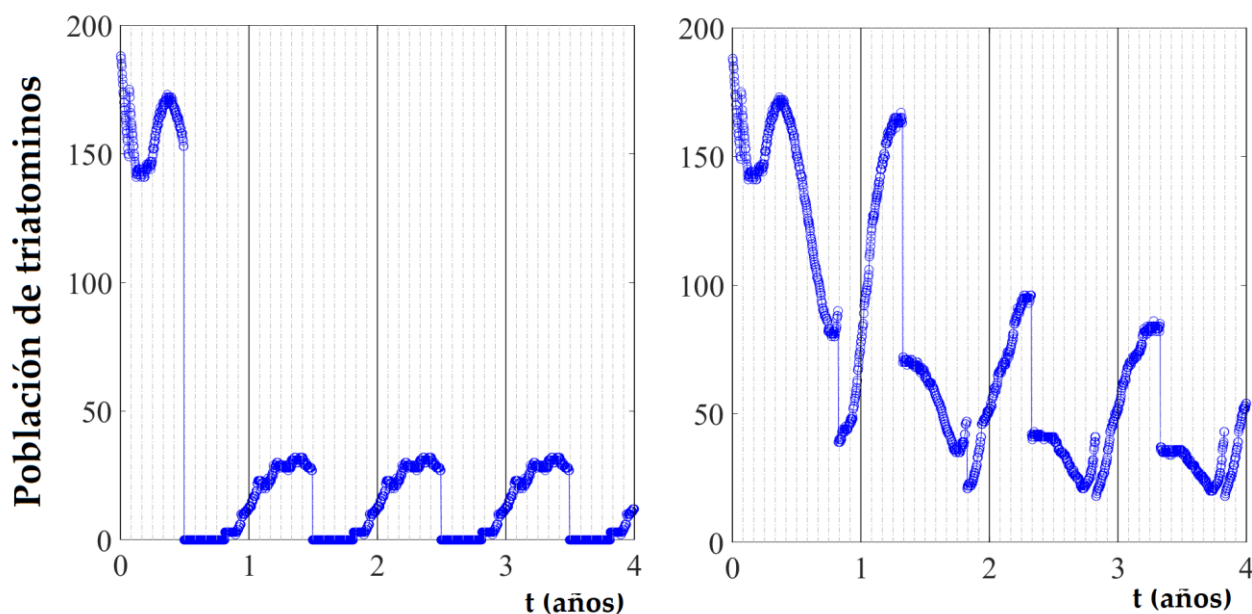


FIGURA 5.8: Población de triatominos para un gallinero con dos gallinas. Ingresan anualmente por migración 4 vinchucas hembras y 8 machos. (Izquierda) Se aplica fumigación con piretroides una vez por año (comenzando el día 180) con el doble de la dosis estándar ($x = 2$) y la cepa considerada no presenta resistencia al piretroide. (Derecha) Se aplica fumigación con piretroides dos veces por año (comenzando el día 300) con el doble de la dosis estándar ($x = 2$) y la cepa considerada presenta una resistencia al piretroide. dada por $r = 1,75$ y $p = 6$ (Ec. 5.1). Los demás parámetros del modelo están dados por la **Tabla 3.10**.

5.2.3 Estrategias de control

Con valores para r y p establecidos, es posible ahora explorar de qué manera conviene aplicar el fumigado a fin de obtener el resultado más óptimo posible. Para simplificar escenarios, se considerará siempre una cepa con alta resistencia al piretroide, dado que toda forma de control óptima para esta cepa servirá también para las demás cepas, y se trabajará con el modelo de vivienda rural (parámetros en **Tabla 4.4**).

Primero se evaluará la diferencia de aplicar el fumigado una vez al año con el doble de la dosis estándar para distintas épocas del año. En la **Fig. 5.9** se grafica esto para cuatro días de aplicación distintos: $t_F = 0$, $t_F = 90$, $t_F = 180$ y $t_F = 270$ (comienzos de cada estación). Las condiciones del modelo son las mismas que las de la subsección anterior. Para una aplicación a fines de verano ($t_F = 90$) se obtiene una menor población anual de insectos que para los otros casos. Esto tiene sentido ya que, por una parte, se eliminan los especímenes que crecieron a causa de la migración y, por otra parte, se aprovecha que durante el otoño y el invierno el desarrollo es escaso por las bajas temperaturas. La época menos efectiva para fumigar una vez por año es a comienzos de primavera ($t_F = 270$), ya que solo se logra matar los pocos insectos que sobrevivieron al invierno y, posterior a la fumigación, comenzará la etapa inmigratoria.

Luego, se considera una fumigación de dos veces por año con $x = 2$. En la **Fig. 5.10** se grafica esto para dos situaciones: $t_F = 0$ y $t_F = 90$. En ambos casos el fumigado se realiza cada 6 meses. Aquí se observa que, nuevamente, es conveniente realizar la fumigación a fines de verano. No obstante, la diferencia no es tan significativa como en las situaciones anteriores.

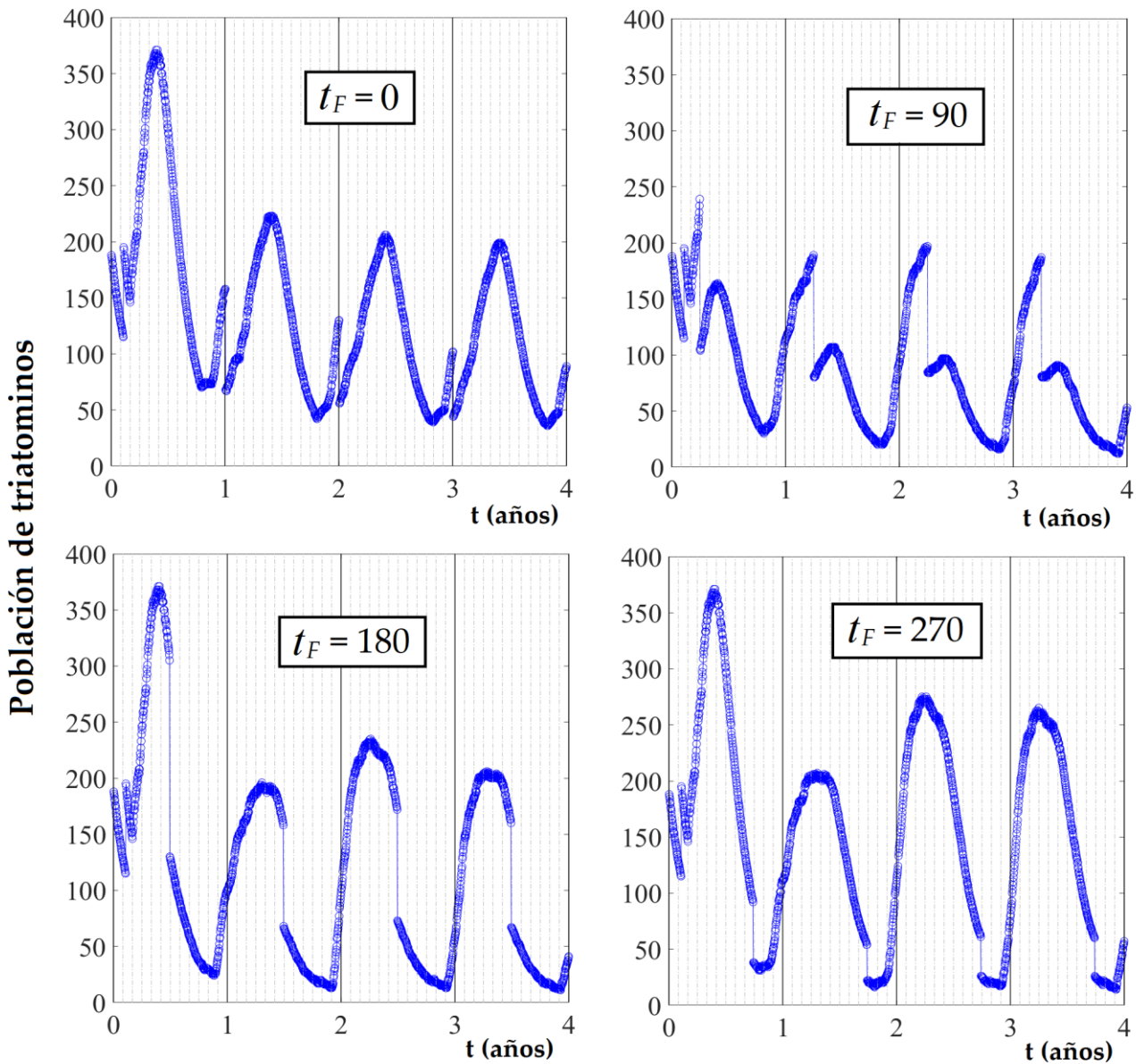


FIGURA 5.9: Población de triatomínicos para una vivienda rural en la que habitan 5 personas y 2 perros. Ingresan anualmente por migración 4 vinchucas hembras y 8 machos. Se aplica fumigación con piretroides una vez por año con el doble de la dosis estándar ($x = 2$). El día de aplicación en cada caso es: $t_F = 0$, $t_F = 90$, $t_F = 180$ y $t_F = 270$. La cepa considerada presenta una resistencia alta al piretroide dada por $r = 1,75$ y $p = 6$ (Ec. 5.1). Los demás parámetros del modelo están dados por la **Tabla 4.4**.

Finalmente, luego de diversos ensayos, se obtuvo que la manera más efectiva de control de una cepa con alta resistencia resulta tras aplicar tres fumigados por año: el primero a comienzos de año (día 0), el segundo a fines de verano (día 90) y el tercero a comienzos de primavera (día 270), siempre con una dosis del doble de estándar. En la **Fig. 5.11** se grafica una población de triatomínicos en una vivienda rural donde habitan 5 personas y 2 perros (parámetros en **Tabla 4.4**), en donde hay inmigración de insectos (4 hembras y 8 machos por año) para: (a la izquierda) cuando la vivienda no es fumigada y (a la derecha) cuando la vivienda es fumigada 3 veces por año según se detalló anteriormente. En la **Fig. 5.12** se hace esto mismo, pero para un gallinero con 4 gallinas (parámetros en **Tabla 3.10**).

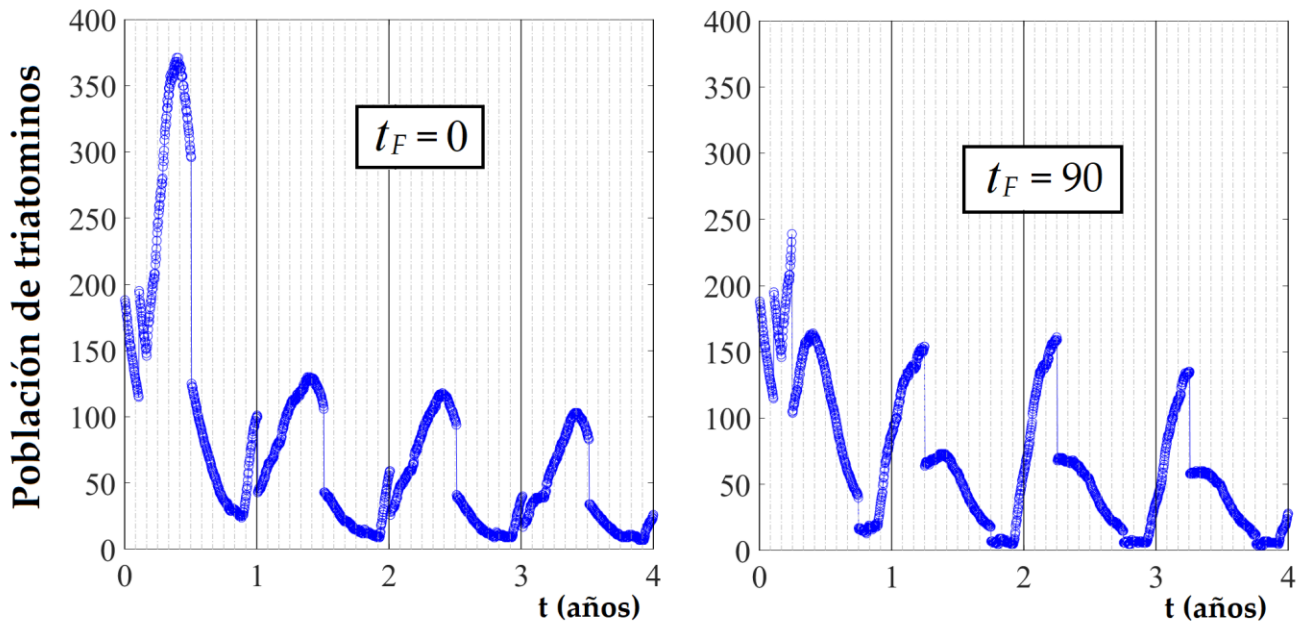


FIGURA 5.10: Población de triatominos para una vivienda rural en la que habitan 5 personas y 2 perros. Ingresan anualmente por migración 4 vinchucas hembras y 8 machos. Se aplica fumigación con piretroides dos veces por año con el doble de la dosis estándar ($x = 2$). El día de inicio de aplicación en cada caso es: $t_F = 0$ (izquierda) y $t_F = 90$ (derecha). La cepa considerada presenta una resistencia alta al piretroide dada por $r = 1,75$ y $p = 6$ (Ec. 5.1). Los demás parámetros del modelo están dados por la **Tabla 4.4**.

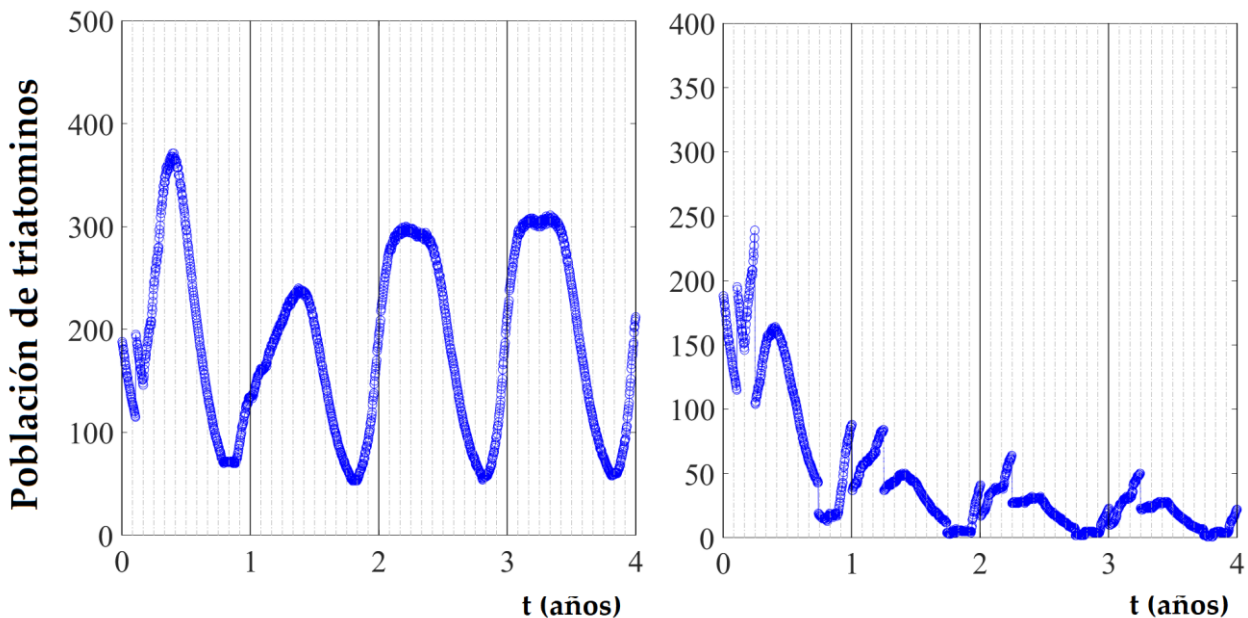


FIGURA 5.11: Población de triatominos para una vivienda rural en la que habitan 5 personas y 2 perros. Ingresan anualmente por migración 4 vinchucas hembras y 8 machos. (Izquierda): No se realiza fumigación. (Derecha): Se aplican 3 fumigaciones anuales los días 0, 90 y 270 de cada año, con el doble de dosis estándar. La cepa considerada en ambos casos presenta una resistencia alta al piretroide dada por $r = 1,75$ y $p = 6$ (Ec. 5.1). Los demás parámetros del modelo están dados por la **Tabla 4.4**.

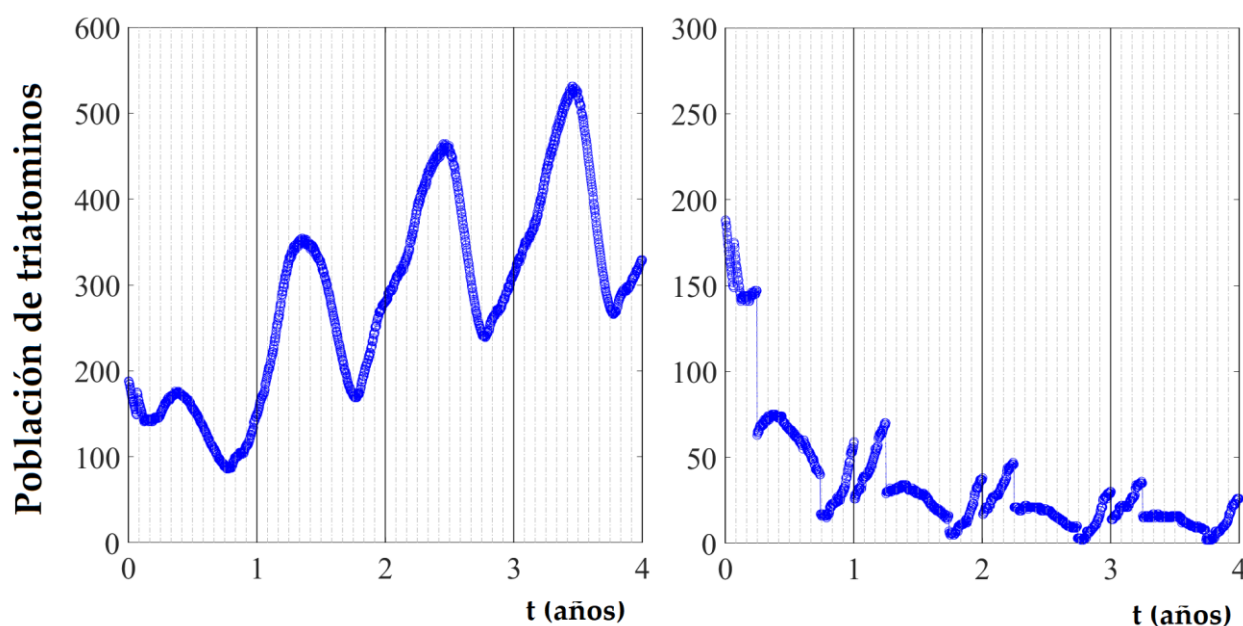


FIGURA 5.12: Población de triatominos para gallinero con 4 gallinas. Ingresan anualmente por migración 4 vinchucas hembras y 8 machos. (*Izquierda*): No se realiza fumigación. (*Derecha*): Se aplican 3 fumigaciones anuales los días 0, 90 y 270 de cada año, con el doble de dosis estándar. La cepa considerada en ambos casos presenta una resistencia alta al piretroide dada por $r = 1,75$ y $p = 6$ (Ec. 5.1). Los demás parámetros del modelo están dados por la **Tabla 3.10**.

La fumigación continúa siendo la principal herramienta utilizada en el país para la disminución de poblaciones de vinchucas. En la actualidad, su empleo es efectivo siempre que se aplique sobre cepas poco resistentes, al piretroide usado. Su efectividad aumenta significativamente si esta aplicación se realiza a fines de verano y periódicamente, una vez al año. Para el control de cepas resistentes, en cambio, si la fumigación no se realiza por lo menos dos veces al año, dicho control resulta ineficiente. Por ello es que resulta necesario abordar nuevas formas preventivas. El uso de microcápsulas es una medida no desarrollada en Argentina, que posiblemente pueda suplir esta necesidad. A continuación, en la siguiente sección, se considera su implementación.

5.3 Control vectorial con microencapsulados

En general, los microencapsulados se emplean en conjunto con pinturas de base acuosa sobre paredes y otras superficies, a fin de tener una buena aplicación y efectividad. La marca comercial Inesfly™ trabaja con microencapsulados de piretroides (Inesfly 5A IGR NG), y con microencapsulados de sustancias organofosforadas (Inesfly 5A IGR). Entre los piretroides usados por la marca se encuentran α -cipermetrina y D-aletrina, en conjunto con piriproxifeno, un insecticida que retrasa el crecimiento y desarrollo de las ninfas, y también el desarrollo sexual de las vinchucas adultas. Entre los organofosforados se emplean clorpirifos y diazinón, los cuales actúan como insecticidas atacando el sistema nervioso del insecto, también preparados en conjunto con piriproxifeno. La finalidad de las microcápsulas es la de liberar de manera lenta el veneno, durante un plazo prolongado de

tiempo (como mínimo seis meses, aunque la marca recomienda repintar en un lapso de tiempo mayor). De acuerdo a la marca comercial, estas pinturas son seguras para personas y animales, y pueden ser aplicadas tanto en el exterior como el interior de una vivienda.

A continuación, se incorporará el uso de estas microcápsulas como forma de control vectorial sobre los modelos poblacionales desarrollados. Se considerará el aplicado de pintura en viviendas y gallineros. Luego, se estudiará su impacto al largo plazo, cuando se asegure una aplicación periódica.

5.3.1 Modelado del efecto de microcápsulas en triatominos

De acuerdo con Amelotti *et al.* [Amelotti, 2009], es más efectiva la aplicación de microcápsulas con componentes organofosforados (MO) que las mismas basadas en piretroides (MP). En dicho trabajo se realizó una comparación entre estas dos variantes aplicadas con pintura (Inesfly™). Para ello se consideraron tres tipos de superficies distintas: adobe, madera y cemento. Posteriormente, se emplearon nueve grupos de ninfas IV de la siguiente manera: sobre cada tipo superficie se establecieron tres muestras de 15x15cm, donde a una de ellas se aplicó pintura con MO, a otra se aplicó pintura con MP y a la tercera muestra no se le hizo ningún tratamiento. De este modo, se trabajó sobre nueve muestras diferentes, y para cada una de ellas se estudió su impacto sobre un grupo de ninfas IV. A su vez, se hicieron 10 réplicas de estos 9 estudios. En cada réplica, 10 ninfas del cuarto estadio fueron expuestas a su correspondiente superficie durante 7 días. Esto se realizó para un tiempo de aplicación de pintura posterior a 1, 47, 80, 125, 180, 240 y 365 días y, en cada caso, se evaluó la mortalidad luego de 7 días. En todos los casos estudiados sobre la exposición a la pintura con MO, hubo una mortalidad del 100%, aún en aquellas superficies preservadas por 365 días. En cambio, en los casos basados en pintura con MP, la mortalidad fue cercana al 100% en superficies recientemente pintadas, pero cercana al 80% en aquellas pintadas con mayor anterioridad.

En otro trabajo, Alarico *et al.* [Alarico, 2010] realizaron estudios sobre la efectividad de pintura con MO (Inesfly 5A IGR), de acuerdo a la antigüedad de su aplicación. El área de estudio consistió de tres pueblos de Bolivia: Ivamirapinta (municipio de Gutiérrez), Pampa Redonda (municipio de Lagunillas) y Zapaterambía (municipio de Entre Ríos). La totalidad de las viviendas de estos pueblos fueron tratadas con pintura con MO, pero en distintos momentos. Las viviendas de Ivamirapinta (194 en total) se pintaron en septiembre de 2009, las de Pampa Redonda (36) en diciembre de 2006, y las de Zapaterambía (40) en junio de 2009. El estudio se realizó en octubre de 2009, por lo que las antigüedades de las aplicaciones fueron de 1 mes, 34 meses y 4 meses, respectivamente, para estos pueblos. Para ello se consideraron 10 casas aleatorias en cada pueblo, donde en cada una se introdujo un conjunto de 20 ninfas (de cuarto y quinto estadio, resistentes a la deltametrina) depositadas en dos placas de Petri, y estas últimas adheridas a una pared pintada, permitiendo el contacto de los insectos con la pared. Al cabo de 72hs se retiraron las placas de Petri y se determinó la mortalidad de las ninfas. Para las viviendas de Ivamirapinta (antigüedad de la aplicación 1 mes) la mortalidad fue del 96,5% en promedio. En Pampa Redonda (antigüedad de la aplicación 34 meses), la mortalidad fue del 22% en promedio. Finalmente, en Zapaterambía

(antigüedad de la aplicación 4 meses), la mortalidad fue del 82% en promedio.

En [Gorla, 2015] también se estudió el impacto de una aplicación de pintura con MO (Inesfly 5A IGR) en distintas viviendas rurales. El trabajo se desarrolló en numerosos municipios del departamento de Santa Cruz, Bolivia. En total, se pintaron 1626 viviendas y peridomicilios, de los cuales 502 estaban infestados con triatominos (30,9%). Un censo realizado dos meses más tarde mostró una infestación neta del 2,4%. Luego, 16 meses posteriores a la aplicación de las microcápsulas, la infestación fue del 2,0%. Finalmente, al mes 32, esta última resultó en 1,8%.

A partir de estas publicaciones se puede concluir que:

- La pintura con MO es más efectiva al largo plazo que aquella con MP [Amelotti, 2009].
- Se puede estimar con qué forma temporal decae la efectividad de una pintura con MO usando los valores de mortalidad dados por [Alarico, 2010].
- Una única aplicación de pintura con MO puede ser suficiente para un tiempo cercano a los tres años ([Alarico, 2010] y [Gorla, 2015]).

Inicialmente, se determinará qué tipo de función temporal presenta la mortalidad de una pintura con MO. En la **Fig. 5.13** se grafican los tres valores de mortalidad del trabajo [Alarico, 2010], junto con una función de ajuste propuesta, la cual está dada por la **Ec. 5.3**. Cada valor en la **Fig. 5.13** representa la mortalidad (normalizada) de vinchucas que han sido expuestas a una superficie con pintura con MO durante 72hs.

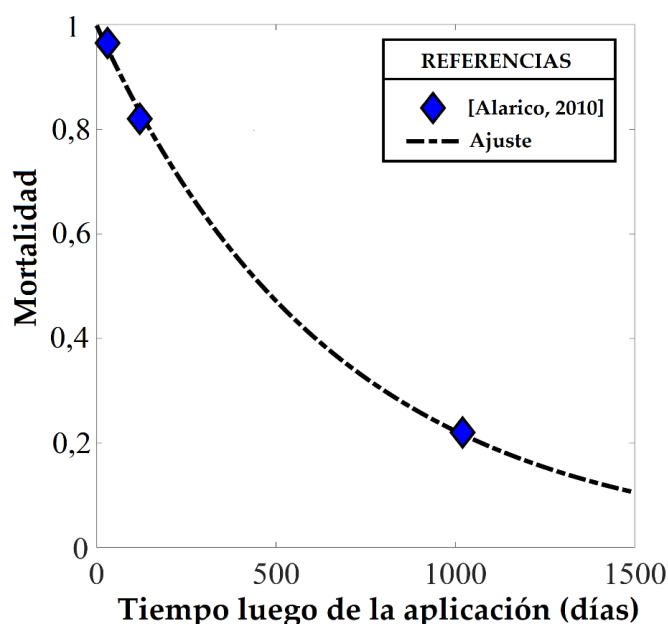


FIGURA 5.13: Proporción de mortalidad de triatominos luego de ser expuestos durante 72hs a una superficie con pintura con MO, en función del tiempo posterior a la aplicación de la pintura (en días). Los valores experimentales están dados en [Alarico, 2010], y la función de ajuste propuesta por la **Ec. 5.3**.

$$\mathbf{d}_{MO}(t) = \begin{cases} \alpha_{MO} \times \exp[-0,0015 \times (t - t_{MO})] & \text{si } t \geq t_{MO} \\ 0 & \text{si } t < t_{MO} \end{cases} \quad (\text{Ec. 5.3})$$

En la Ec. 5.3 se detalla la tasa de mortalidad de insectos (normalizada) en función del tiempo t (en días), luego de una aplicación de pintura con MO. El parámetro t_{MO} es el día de la primera aplicación de dicha pintura. En la Fig. 5.13 se ha elegido $t_{MO} = 0$. Cuando se realiza una segunda aplicación de pintura (o más), el valor de t_{MO} se actualiza y pasa a ser igual al día del segundo aplicado (o del aplicado correspondiente). El parámetro α_{MO} es un parámetro de diseño que debe ser determinado de acuerdo a las condiciones del experimento. Para el caso del experimento de [Alarico, 2010], se tiene que $\alpha_{MO} = 1$; donde la mortalidad se evalúa luego de 72hs de exposición permanente del insecto a la pintura. Es decir que en ese caso la tasa de mortalidad se toma cada tres días. En cambio, la mortalidad diaria de triatominos que circulan libremente en una vivienda rural (o gallinero) tratada con pintura, estará dada por la Ec. 5.3 pero para un valor de α_{MO} tal que $0 < \alpha_{MO} < 1$, el cual se obtendrá en la próxima subsección a partir de una optimización de parámetros.

No se dispone de información sobre cómo la pintura considerada afecta el crecimiento de las ninfas, y particularmente en qué proporción temporal se extiende su desarrollo hasta una próxima muda. Por este motivo, no se tendrá en cuenta este efecto en el modelo poblacional. No obstante, de acuerdo con los valores del trabajo [Gorla, 2015], se puede observar que, luego de dos meses de aplicar la pintura sobre las viviendas, el porcentaje de infestación de las mismas pasa del 30,9% al 2,4%. Esto permite deducir que la principal efectividad del microencapsulado se debe a su composición insecticida, y que el efecto de retraso de crecimiento juega un papel menor, ya que –como se vio en el capítulo 3– las ninfas que no se desarrollan pueden pasar varios meses en un mismo estadio, hasta que finalmente mueren.

Una vez establecida la forma de la función $\mathbf{d}_{MO}(t)$, se introduce la misma en las ecuaciones de los modelos poblacionales ya desarrollados, en todas las etapas de la vinchuca, excepto huevos. A modo de ejemplo, en la Ec. 5.4 se muestra como resulta la ecuación poblacional para ninfas IV.

$$\mathbf{NIV}(t + \Delta t) = \mathbf{NIV}(t) + \sum_z \left[U_{NIV}^{(z)}(t) - \mathbf{NIV}(t)^{(z)} \times \text{Death}_{NIV}(T, X_c^{(z)}) \times \Delta t - U_{NIV}^{(z)}(t) \right] - \mathbf{NIV}(t) \times \mathbf{d}_{MO}(t)$$

$$(\text{Ec. 5.4})$$

5.3.2 Resultados

A partir de los datos del trabajo [Gorla, 2015], se puede expresar la reducción de infestación de viviendas en términos relativos a la infestación inicial, antes de comenzar la aplicación de pintura. De esto resulta que, a los dos meses del aplicado de pintura, la cantidad de viviendas infestadas por triatominos disminuyó en un 92,2%; es decir, solo el 7,8% de las viviendas continuaron infestadas. Al mes 16, el 6,5% de estas permanecieron aún infestadas. Finalmente, al mes 32, este valor disminuyó a un 5,8%. Estos valores son de

utilidad para poder estimar el parámetro α_{MO} de la **Ec. 5.3**, para el modelo poblacional para una vivienda rural con condiciones de entorno similares a las de [Gorla, 2015]. Para ello, se empleará una aproximación estadística al suponer que los porcentajes anteriormente detallados pueden ser usados también como porcentajes relativos de insectos de una única vivienda rural, respecto de una población de triatominos de comportamiento estacionario (anual). De este modo, tanto el nivel de infestación en el experimento, como la población de triatominos del modelo, convergen a un valor hipotético de nula infestación para un mismo lapso temporal. La aproximación es más precisa si se consideran valores periódicos anuales, de manera que la variación de la temperatura ambiental no influya en el modelo. Es decir, si por ejemplo se toma el porcentaje de infestación a los días 365 y 730 posteriores a la aplicación de la pintura, entonces el cambio en la población para esos días –en el modelo–, solamente se deberá a la presencia de los microencapsulados, dado que se parte de poblaciones anualmente estacionarias y la temperatura es la misma en dichos días. Haciendo un ajuste de curvas a partir de los tres valores medidos de infestación neta (7,8%, 6,5% y 5,8%), resulta para este caso una función de potencias, dada por: $-0,2653 \times t^{0,3609} + 8,963$, con t en días. Luego, para los días 365 y 730, se tienen los valores 6,7% y 6,1%, respectivamente.

Según se detalla en [Gorla, 2015], el estudio comenzó entre noviembre del 2006 y mayo del 2007, por lo que se puede tomar al mes de febrero como mes de inicio en el modelo poblacional para vivienda rural. De acuerdo a datos de registros meteorológicos [WS, 2007], en 2007 la temperatura promedio anual en las regiones estudiadas (suroeste de Santa Cruz de la Sierra, Bolivia) fue 23,5°C, y la amplitud promedio anual igual a 3°C. Teniendo en cuenta estas condiciones, en la **Fig. 5.14** se grafica la población total de triatominos para el modelo de la vivienda rural, en donde habitan 5 personas y 2 perros. Los demás parámetros son los mismos que los dados en la **Tabla 4.4**. La gráfica comienza para una población anualmente estacionaria, a partir del segundo año. Al comienzo del cuarto año se aplica la pintura con MO (día 15 de febrero) y, a partir de los dos valores de infestación calculados en el párrafo anterior para los días 365 y 730 posteriores a la aplicación, se determina el valor del parámetro α_{MO} de la **Ec. 5.3**, el cual resulta $\alpha_{MO} = 0,0225$ para cuando no hay inmigración de vinchucas adultas, y $\alpha_{MO} = 0,0365$ para una inmigración anual de 4 hembras y 8 machos. Es probable que el valor efectivo de α_{MO} sea más próximo al de una situación de nula (o poca) inmigración, ya que la pintura se aplicó prácticamente en la totalidad de las viviendas de las zonas estudiadas. Por este motivo, y a fin de no sobreestimar la capacidad letal del veneno, se considerará que $\alpha_{MO} = 0,0225$. En la **Fig. 5.14** se muestra este último caso, con ausencia de inmigración.

De acuerdo con lo observado en la **Fig. 5.14**, a partir del cuarto año posterior a la aplicación de la pintura con MO, se pierde la efectividad del insecticida y, al año siguiente, la población se recupera rápidamente. Esto se debe a que la función $d_{MO}(t)$ (**Ec. 5.3**) decae exponencialmente con el paso del tiempo hasta que deja de tener un efecto relevante (las microcápsulas liberan muy poco veneno).

La temperatura exterior presente durante el trabajo realizado por Gorla [Gorla, 2015] es una temperatura ideal para los insectos, ya que la mínima anual que se da en invierno es de unos 20,5°C (en promedio diario), mientras que la máxima anual de verano es igual a 26,5°C. Aplicando la corrección para la temperatura en el interior de la vivienda (**Ec. 4.6**), las dos

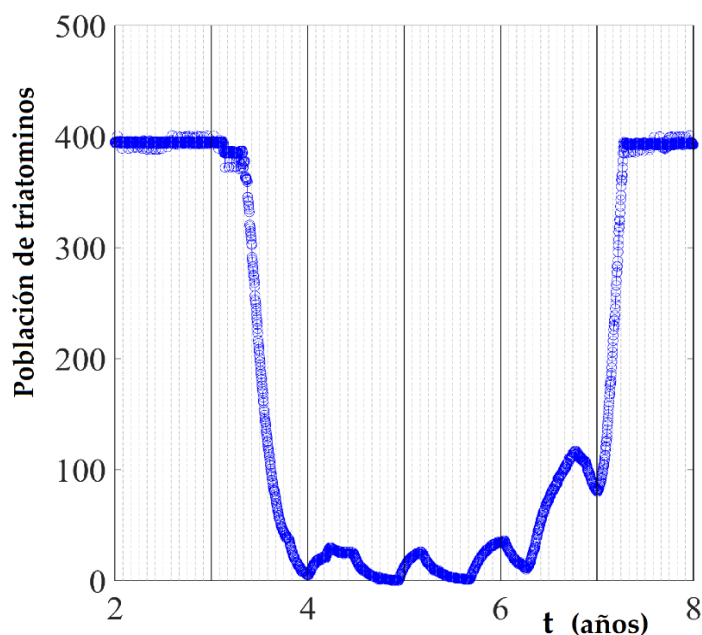


FIGURA 5.14: Población de triatominos para una vivienda rural en la que habitan 5 personas y 2 perros. No se considera inmigración de vinchucas. La temperatura exterior media anual es $23,5^{\circ}\text{C}$ y la amplitud anual de 3°C . A partir del cuarto año se realiza una única aplicación de pintura con MO (ver Ec. 5.3). Los demás parámetros del modelo están dados por la **Tabla 4.4**.

temperaturas anteriores resultan en $20,5^{\circ}\text{C}$ (sin cambios) y $23,5^{\circ}\text{C}$, respectivamente. Este reducido dominio de temperaturas óptimas permite que haya una población neta de insectos prácticamente constante, como se puede ver en la **Fig. 5.14**, durante el año previo a la aplicación del veneno. Si, en cambio, la temperatura exterior resulta más hostil para el desarrollo de los triatominos, es de esperar que el impacto de la pintura con MO sobre la colonia sea más devastador aún. Esto se muestra en la **Fig. 5.15** (izquierda), donde se grafica la situación análoga a la **Fig. 5.14**, pero aplicada a la vivienda rural considerada en la subsección 4.3.4, con una temperatura exterior media anual de 19°C y una amplitud de 6°C . También se grafica en la **Fig. 5.15** (derecha) la aplicación de pintura sobre un gallinero con cuatro gallinas. En ambos casos se considera que no hay inmigración de insectos. Se observa que la población se extingue luego del primer año de aplicar la pintura. Si a estas dos situaciones se les incorpora una inmigración anual de 4 vinchucas hembras y 8 machos, la población consigue recuperarse (ver **Fig. 5.16**), aunque de manera más paulatina que en la **Fig. 5.14**, como consecuencia de una temperatura invernal más baja.

5.3.3 Estrategias de control

Una vez determinado el parámetro α_{MO} y modelado el impacto de los microencapsulados sobre los triatominos, se analiza ahora con qué modalidad es más conveniente la aplicación de pintura, a fin de garantizar una escasa población de insectos de forma permanente. A su vez, se busca también contemplar una minimización de la frecuencia de aplicación, con el objetivo de disminuir los costos y, de este modo, plantear una estrategia de control redituable que se adapte a las condiciones económicas de las regiones afectadas.

En primer lugar, se evaluará –al igual que en la subsección 5.2.3– qué diferencia tiene aplicar

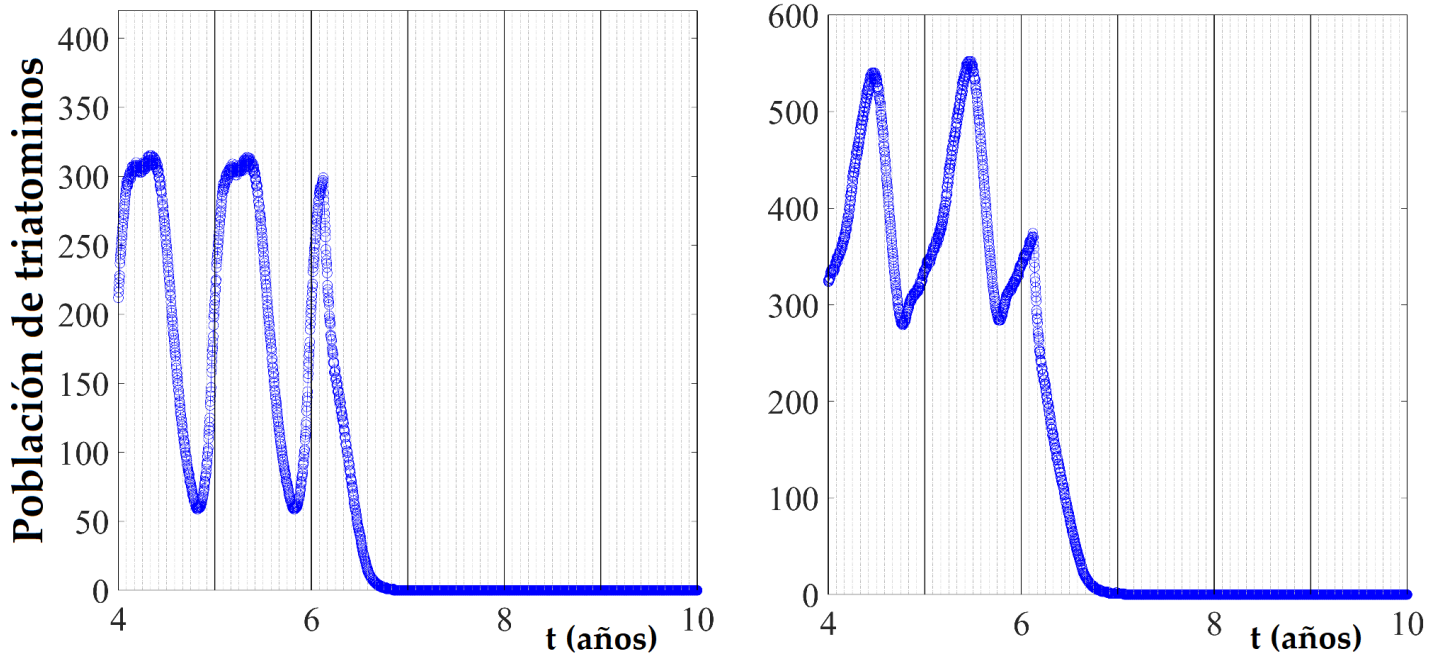


FIGURA 5.15: Población de triatominos para una vivienda rural en la que habitan 5 personas y 2 perros (izquierda) y para un gallinero con 4 gallinas (derecha). No se considera inmigración de vinchucas. La temperatura exterior media anual es 19°C y la amplitud anual de 6°C . A partir del séptimo año se realiza una única aplicación de pintura con MO (ver Ec. 5.3). Los demás parámetros del modelo están dados por las **Tablas 4.4.** y **3.10.**

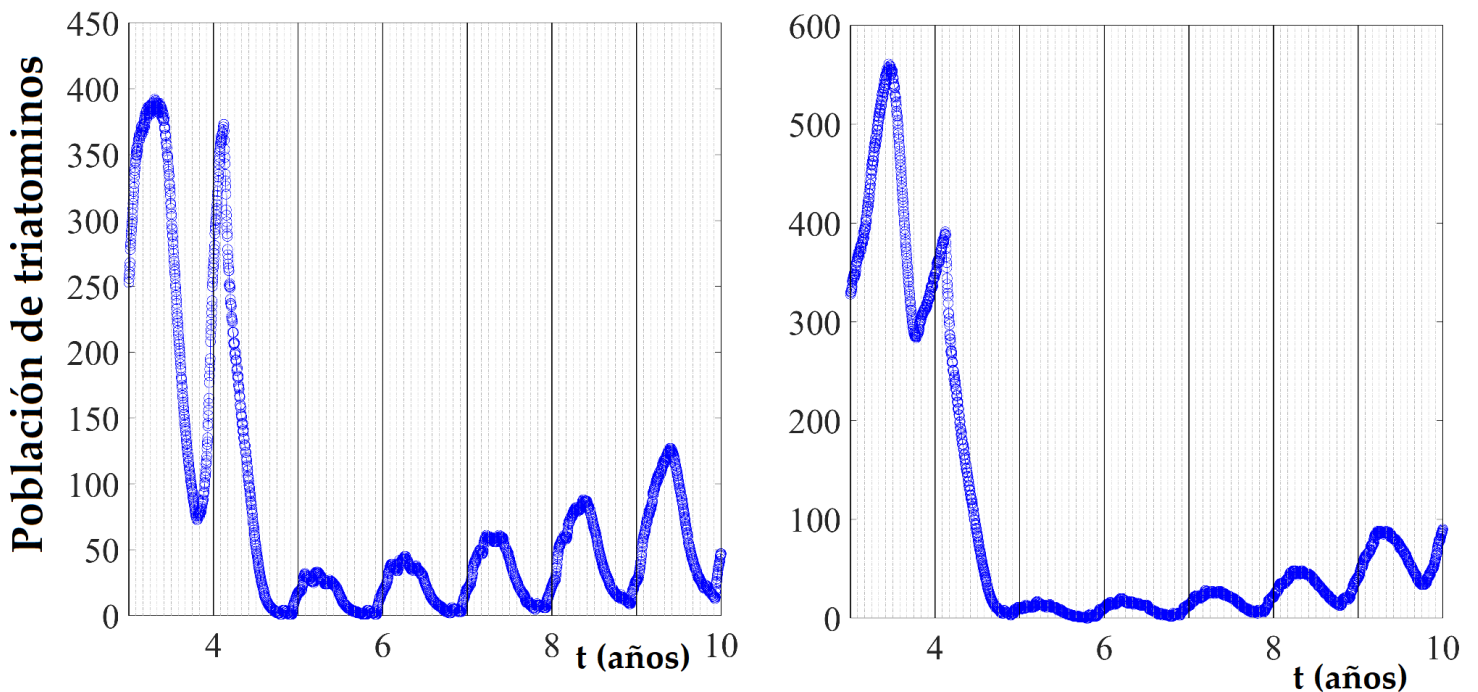


FIGURA 5.16: Población de triatominos para una vivienda rural en la que habitan 5 personas y 2 perros (izquierda) y para un gallinero con 4 gallinas (derecha). En ambos casos se considera una inmigración anual de 4 vinchucas hembras y 8 machos. La temperatura exterior media anual es 19°C y la amplitud anual de 6°C . A partir del quinto año se realiza una única aplicación de pintura con MO (ver Ec. 5.3). Los demás parámetros del modelo están dados por las **Tablas 4.4.** y **3.10.**

el producto en distintas épocas del año. En la **Fig. 5.17** se muestra la misma población de insectos de la **Fig. 5.16** (izquierda) pero para cuatro situaciones distintas, con $t_{MO} = 0, 90, 180$ y 270 días (a partir del quinto año en el modelo), siendo t_{MO} el día de aplicación de la pintura con MO (ver **Ec. 5.3**). A diferencia de lo que ocurre con la fumigación, cuando se aplica pintura durante la primavera ($t_{MO} = 270$), no alcanza a desarrollarse el pico anual poblacional que tiene su máximo durante el otoño siguiente. Esto es debido a la duración del efecto insecticida de los microencapsulados. No obstante, no es prioritario esperar para pintar en una época en particular (como si ocurre con la fumigación). Luego de la primera aplicación de pintura, si se decide realizar aplicaciones periódicas, no hay una diferencia significativa en cuanto al día elegido para cada aplicación. Esto se muestra en la **Fig. 15.18**, para $t_{MO} = 90$ (izquierda) y $t_{MO} = 270$ (derecha), donde la aplicación se viene realizando periódicamente cada cuatro años (indicada en rojo).

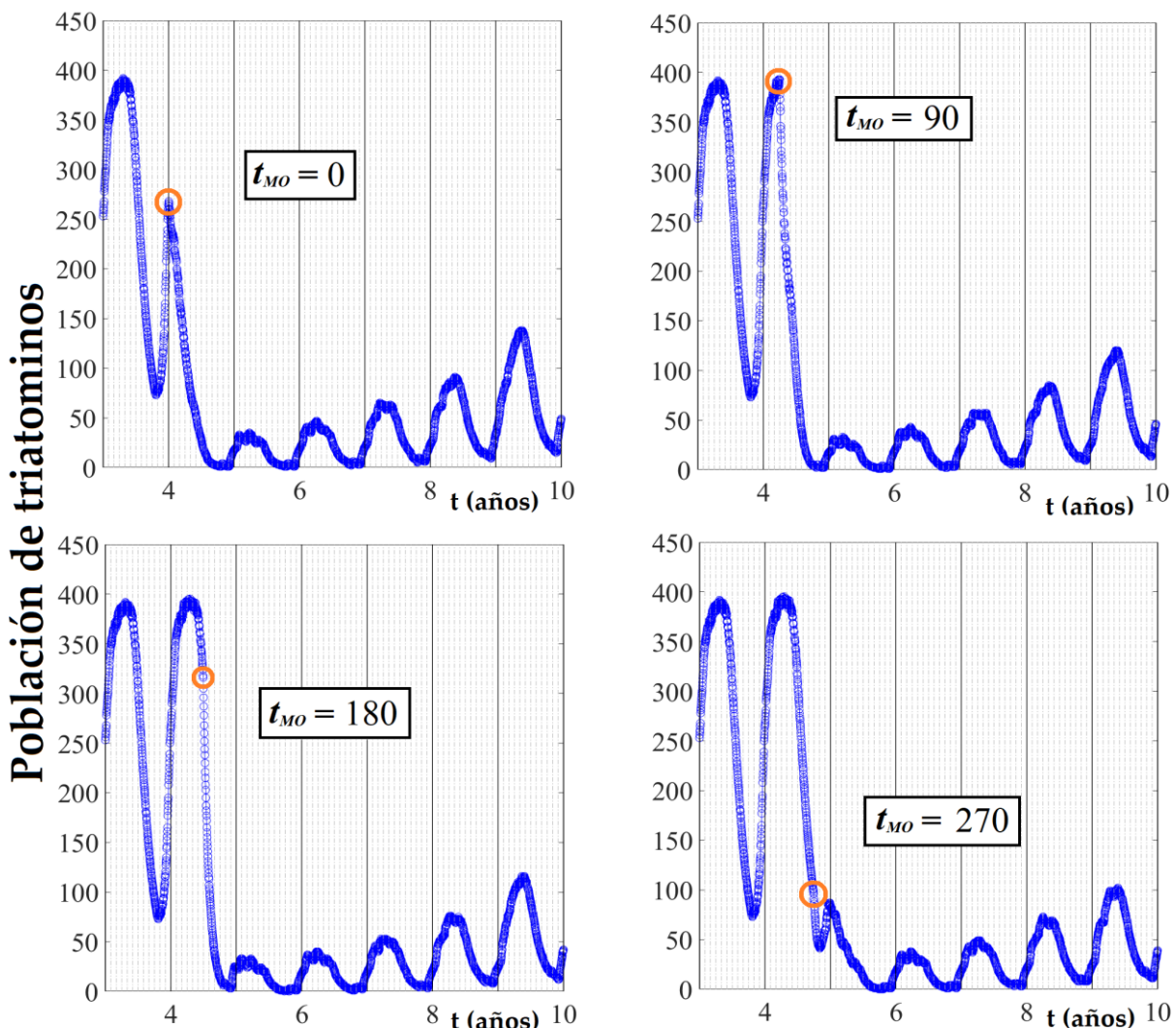


FIGURA 5.17: Población de triatominos para una vivienda rural en la que habitan 5 personas y 2 perros. Ingresan anualmente por migración 4 vinchucas hembras y 8 machos. Se aplica pintura con MO una única vez. El día de aplicación (indicado en rojo) en cada caso es: $t_{MO} = 0$, $t_{MO} = 90$, $t_{MO} = 180$ y $t_{MO} = 270$ (ver **Ec. 5.3**). Los demás parámetros del modelo están dados por la **Tabla 4.4**.

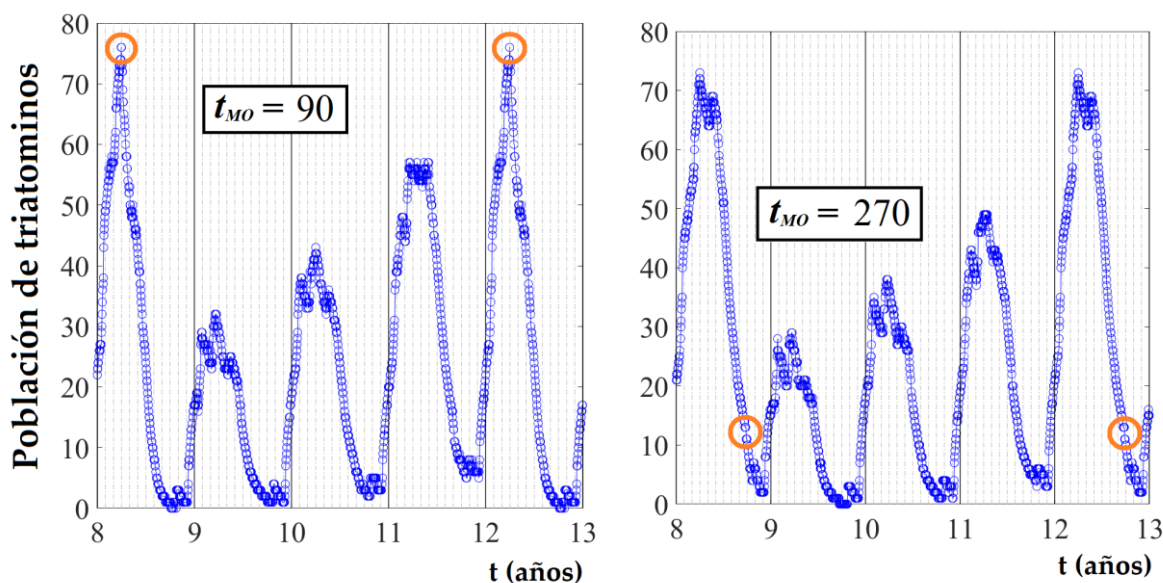


FIGURA 5.18: Misma población de insectos que la Fig. 5.17, pero ahora se aplica pintura con MO cada cuatro años. El día de aplicación (indicado en rojo) en cada caso es: $t_{MO} = 90$ (izquierda) y $t_{MO} = 270$ (derecha). Se grafica a partir de la segunda aplicación (nótese el cambio de escala).

Posteriormente, se evalúa ahora el efecto de cambiar la frecuencia de aplicación de pintura. En la Fig. 5.19 se detalla la población de insectos para condiciones similares a las de la Fig. 5.16 (a la izquierda para una vivienda rural y a la derecha para un gallinero), para una frecuencia de aplicación de 5 años. El día de aplicación es $t_{MO} = 270$, el cual se indica con círculos rojos en la figura. En ambos casos, los pequeños picos anuales que evolucionan luego de cada aplicación están conformados por un 90% de ninfas I y II, aproximadamente. Al quinto año de cada aplicación (pico más grande), solo llegan a emerger 2 ninfas del quinto estadio. Las vinchucas adultas presentes se deben a la inmigración (4 hembras y 8 machos por año), las cuales ingresan al hábitat paulatinamente en primavera y verano. Para esta situación contemplada, una frecuencia de aplicación de cinco años es adecuada para una población que crece hasta los 50 individuos. Para una situación general, se deberá evaluar hasta qué pico máximo poblacional se decide permitir. Por ejemplo, si se considera oportuno volver a aplicar la pintura una vez que la población alcanza los 50 individuos, entonces la frecuencia deberá ser de 3 años, como se puede ver en la Fig. 5.19 (izquierda). En la sección 5.4 se evaluará la combinación de estrategias de control vectorial, como por ejemplo intercalar pintura y fumigación periódicamente.

La elección para la frecuencia de aplicación de pintura dependerá de dos aspectos relevantes: la tasa inmigratoria y la temperatura anual. La tasa inmigratoria está vinculada, entre otros factores, con la cantidad de viviendas vecinas que decidan también aplicar la pintura. A mayor número de viviendas vecinas tratadas, habrá menor probabilidad de que ingresen vinchucas adultas, excepto aquellas que iniciaron su vuelo en regiones más alejadas. Si se logra bajar la tasa inmigratoria a partir de esta estrategia, se puede disminuir la frecuencia de aplicación. Esto se grafica en la Fig. 5.20, donde se tienen las mismas situaciones que la Fig. 5.19, pero para una tasa inmigratoria de 2 hembras y 4 machos por año. La frecuencia de aplicación es de 6 años y el día de cada aplicación es $t_{MO} = 270$. Para

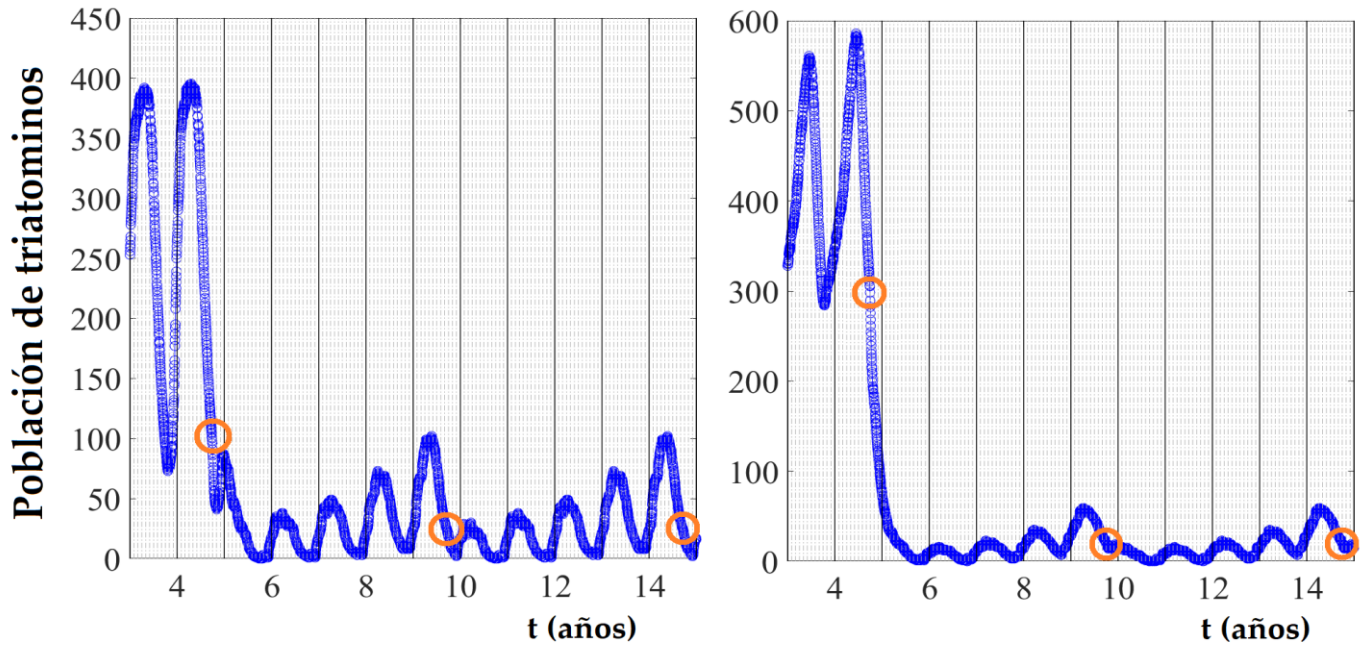


FIGURA 5.19: Población de triatominos para una vivienda rural en la que habitan 5 personas y 2 perros (izquierda) y para un gallinero con 4 gallinas (derecha). En ambos casos se considera una inmigración anual de 4 vinchucas hembras y 8 machos. La temperatura exterior media anual es 19°C y la amplitud anual de 6°C . A partir del quinto año se realiza una aplicación periódica de pintura con MO (ver Ec. 5.3), cada 5 años (círculos rojos). Los demás parámetros del modelo están dados por las **Tablas 4.4.** y **3.10.**

estas dos situaciones, en el caso de la vivienda (izquierda), la población ahora alcanza los 50 individuos luego del quinto año de aplicación de pintura, mientras que en el gallinero esto ocurre al sexto año.

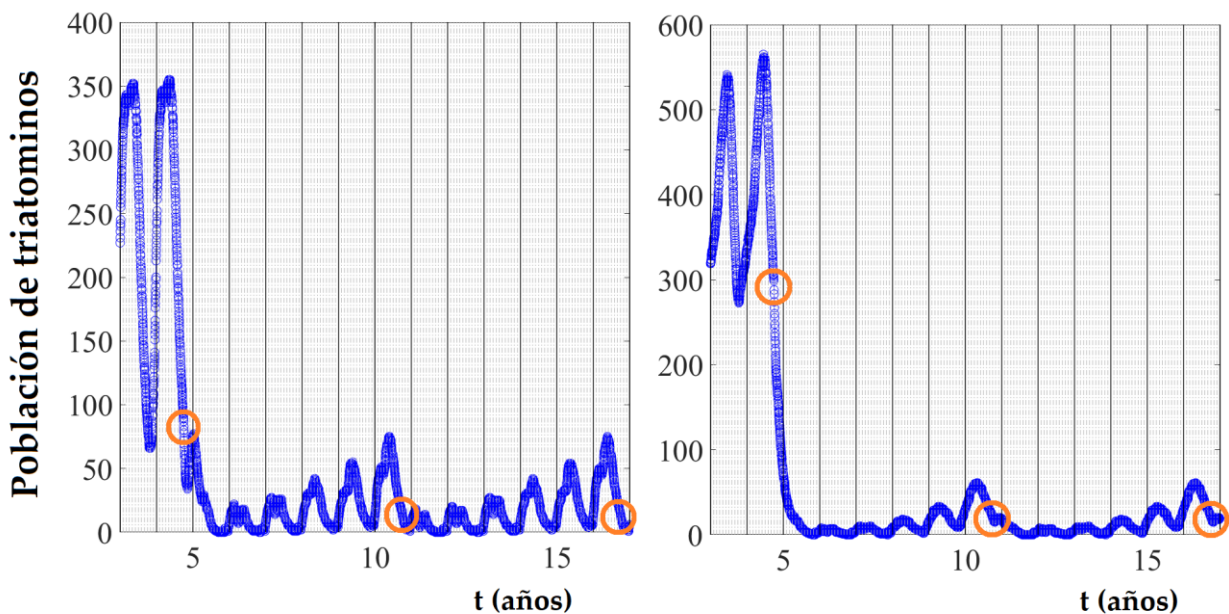


FIGURA 5.20: Población de triatominos para una vivienda rural en la que habitan 5 personas y 2 perros (izquierda) y para un gallinero con 4 gallinas (derecha). En ambos casos se considera una inmigración anual de 2 vinchucas hembras y 4 machos. La temperatura exterior media anual es 19°C y la amplitud anual de 6°C . A partir del quinto año se realiza una aplicación periódica de pintura con MO (ver Ec. 5.3), cada 6 años (círculos rojos). Los demás parámetros del modelo están dados por las **Tablas 4.4.** y **3.10.**

Con relación a la temperatura anual exterior, como se vio en la Fig. 5.14, si la misma presenta un invierno con temperaturas promedio diarias superiores a los 20°C, la población de insectos logra recuperarse rápidamente luego del tercer año de la aplicación de pintura. En el ejemplo de la Fig. 5.19, la temperatura mínima anual –en promedio diario– es de 13°C (en la Ec. 3.11, sería la situación $T_{ext} = A - B$). A su vez, el impacto inmigratorio es más perjudicial para temperaturas elevadas, por el rápido desarrollo de las nuevas generaciones de su proveniencia. En la Fig. 5.21 se muestra la población de insectos en una vivienda rural (con 5 personas y 2 perros), con una tasa inmigratoria de 2 vinchucas hembras y 4 machos,

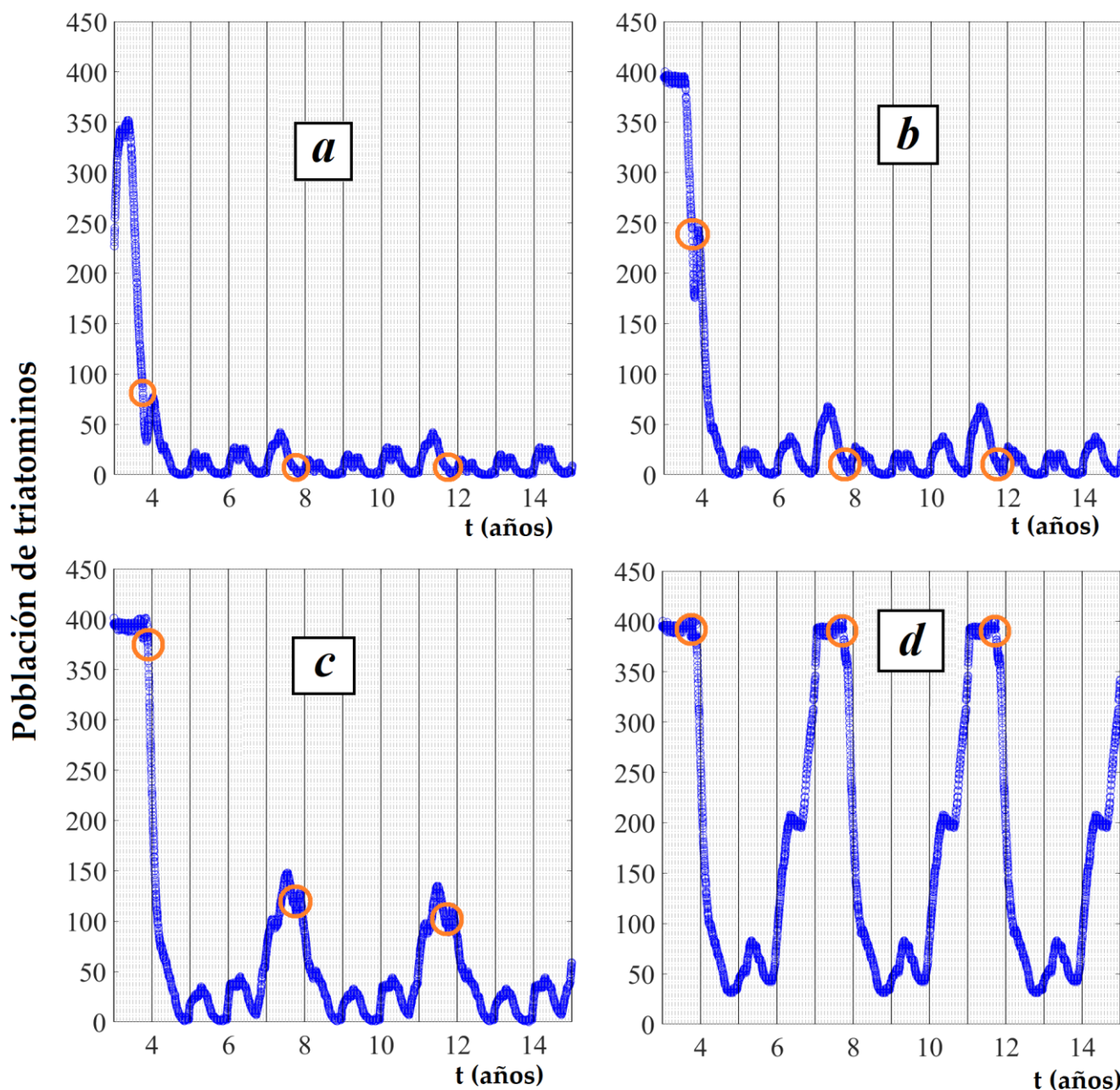


FIGURA 5.21: Población de triatominos para una vivienda rural en la que habitan 5 personas y 2 perros, y hay una inmigración anual de 2 vinchucas hembras y 4 machos. A partir del cuarto año se realiza una aplicación periódica de pintura con MO (ver Ec. 5.3) cada 4 años, el día $t_{MO} = 270$ (círculos rojos). La temperatura exterior en cada caso es (ver Ec. 3.11): (a) $A = 6^\circ\text{C}$ y $B = 19^\circ\text{C}$, (b) $A = 6^\circ\text{C}$ y $B = 21^\circ\text{C}$, (c) $A = 5,5^\circ\text{C}$ y $B = 23^\circ\text{C}$, (d) $A = 5,5^\circ\text{C}$ y $B = 25^\circ\text{C}$. Los demás parámetros del modelo están dados por la Tabla 4.4.

para cuatro situaciones de temperatura exterior (ver **Ec. 3.11**): (a) $A = 6^{\circ}\text{C}$ y $B = 19^{\circ}\text{C}$, (b) $A = 6^{\circ}\text{C}$ y $B = 21^{\circ}\text{C}$, (c) $A = 5,5^{\circ}\text{C}$ y $B = 23^{\circ}\text{C}$, (d) $A = 5,5^{\circ}\text{C}$ y $B = 25^{\circ}\text{C}$. En todos los casos la frecuencia de aplicación de pintura es de 4 años y $t_{MO} = 270$. Con esta periodicidad de aplicación, para el caso *a* la población máxima que se alcanza (dentro del régimen de control vectorial) se mantiene un poco por debajo de los 50 individuos. Para el caso *b*, esta población alcanza los 75 insectos. Para el caso *c*, llega a los 150 individuos. Finalmente, para el caso *d*, se alcanza un máximo cercano a los 400 insectos. Si la frecuencia de aplicación en el caso *c* fuese de 3 años, la población máxima sería de 50 insectos, mientras que para el caso *d* con una frecuencia de 2 años, dicha población sería de 80 insectos, aproximadamente.

Las temperaturas de la **Fig. 5.21** no son arbitrarias, sino que pertenecen a las regiones de Argentina en donde principalmente está presente *T. infestans*. En la **Fig. 5.22** se muestra un mapa de temperaturas medias anuales de todo el país, donde se correlacionan las temperaturas de los casos de la **Fig. 5.21** (*a, b, c* y *d*) con regiones del país (amarillo, naranja claro, naranja y rojo, respectivamente).

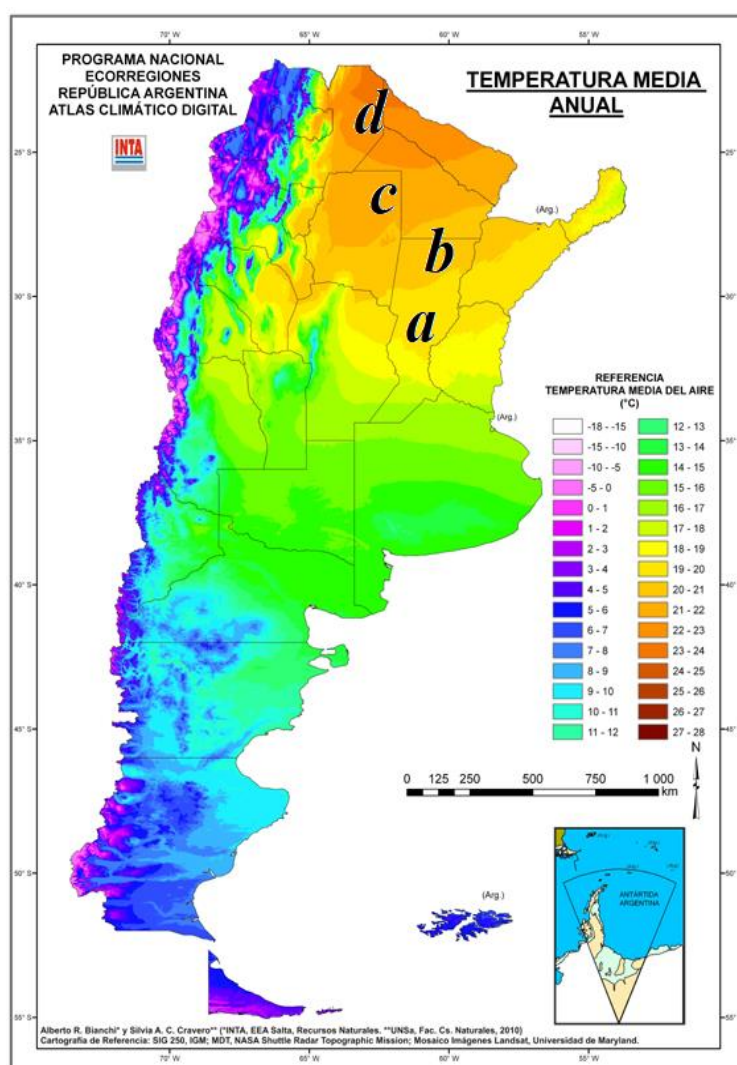


FIGURA 5.22: Temperaturas medias anuales en Argentina. Se correlacionan las temperaturas de los casos analizados en la **Fig. 5.21** (*a, b, c* y *d*) con las respectivas regiones del país (amarillo, naranja claro, naranja y rojo). Fuente: INTA.

El uso de pintura con microcápsulas organofosforadas permite hacer un control vectorial con buenos resultados. En comparación con la fumigación, si se la aplica periódicamente, no tiene una limitación en cuanto al día elegido para pintar. Su duración, si bien varía según el clima presente, siempre es superior al año. No obstante, esto no implica que deba reemplazarse la fumigación. Es posible combinar las dos herramientas y obtener buenos resultados. En la siguiente sección se detalla esta metodología.

5.4 Combinación de estrategias

Finalmente, en esta última sección, se examinarán distintos casos en donde se emplea la fumigación con piretroides y la aplicación de pintura con MO en conjunto, para una mejor estrategia de control vectorial. De esta manera, se obtendrá la estrategia que mejor impacto tenga al largo plazo para cada región del país (Fig. 5.22) y, a su vez, aquella que demande la menor cantidad posible de recursos.

5.4.1 Fumigación + microencapsulados

La combinación de los dos métodos de control vectorial en los modelos poblacionales equivale a una simple adición de los términos vistos en las Ecs. 5.2 y 5.4. Así, por ejemplo, la población de ninfas I que está sometida a ambos agentes insecticidas estará dada por la siguiente ecuación:

$$NI(t + \Delta t) = NI(t) + \sum_z \left[U_{Egg}(t)^{(z)} - NI(t)^{(z)} \times Death_{NI}(T, Xc^{(z)}) \times \Delta t - U_{NI}(t)^{(z)} \right] - NI(t) \times (d_F(t) + d_{MO}(t))$$

(Ec. 5.5)

donde la fumigación $-d_F(t)-$ tiene una frecuencia de aplicación periódica (anual) dada por ω_F , y la aplicación de pintura con MO $-d_{MO}(t)-$ se realiza el día t_{MO} , el cual se va actualizando luego de cada aplicación. Si bien la frecuencia ω_F es anual, cuando se realiza una fumigación para un periodo mayor al año, por ejemplo, cada 3 años, entonces se trabaja con números fraccionarios, resultando $\omega_F = 1/3$.

Para que el control resulte eficiente se establecerán los siguientes criterios. Por una parte, se asegurará que el límite poblacional de triatominos sea siempre menor al 10% de su capacidad poblacional máxima (la que habría en ausencia del control vectorial). Para los gallineros se considerará una inmigración anual de 4 vinchucas hembras y 8 machos distribuida entre primavera y verano, mientras que para la vivienda la inmigración será de 2 hembras y 4 machos por año. Por otra parte, se considerará el impacto económico que tengan las distintas estrategias que cumplan con lo anterior. Una presentación de cipermetrina al 25% de 1L de la marca comercial Gleba[®] se comercializa en la actualidad a 12U\$D aproximadamente, y tiene un rendimiento de 1250m² de acuerdo a la información del producto. En cuanto a los microencapsulados, la marca Inesfly[™] comercializa la pintura 5A IGR en una presentación de 10L a 77U\$D (en Paraguay, ya que en Argentina actualmente

no se está comercializando), y rinde unos 100m^2 . Dada la significativa diferencia de precios por m^2 de superficie tratada, se planteará realizar una aplicación de pintura para un periodo de tiempo lo más largo posible, y durante ese tiempo controlar el tamaño poblacional con fumigación de piretroides. Se evitará un exceso de fumigaciones (no más de dos por año), dado que la medida preventiva debe ser también práctica para una comunidad rural.

La efectividad de la pintura con MO sobre la fumigación es muy superior. Para ver esto, en la **Fig. 5.23** se grafica la población de triatominos en un gallinero con 4 gallinas para una temperatura exterior dada por $A = 6^\circ\text{C}$ y $B = 19^\circ\text{C}$ (ver **Ec. 3.11**), que recibe únicamente una aplicación de pintura con MO cada 6 años (izquierda), y la misma situación (derecha), pero además de la aplicación de pintura se fumiga a fines de verano los años 4 y 5 de cada periodo. Se considera que la población es resistente a los piretroides y que la dosis de fumigado es el doble de la estándar. La población umbral de estos insectos en ausencia de control vectorial es cercana a los 600 individuos (para el gallinero y la temperatura considerados), luego de los 3 años de aplicar la pintura dicha población se mantiene por debajo de los 30 individuos (5% de la población umbral). Posteriormente, al sexto año la misma alcanza los 100 individuos (**Fig. 5.23**, izquierda), pero si se aplica fumigación en los años 4 y 5 (**Fig. 5.23**, derecha), la misma no supera los 60 individuos al sexto año (menos del 10% de la población umbral).

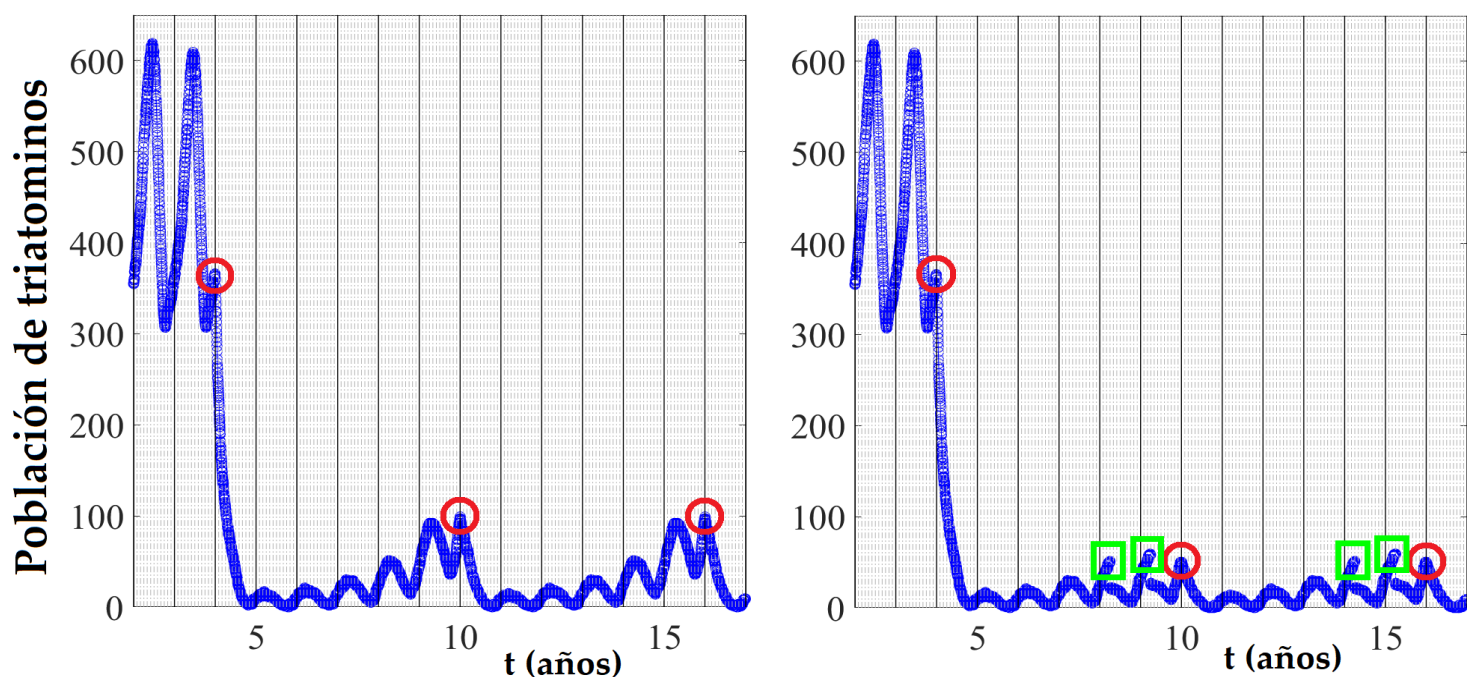


FIGURA 5.23: Población de triatominos para un gallinero con 4 gallinas, con una inmigración anual de 4 vinchucas hembras y 8 machos. La temperatura exterior media anual es 19°C y la amplitud anual de 6°C . (Izquierda) A partir del cuarto año se realiza una aplicación periódica de pintura con MO (ver **Ec. 5.3**), cada 6 años (círculos rojos). (Derecha) A la situación anterior se le incorpora a su vez una fumigación con piretroides a fines del verano de los años 4 y 5 de cada periodo de pintura (cuadrados verdes). Los demás parámetros del modelo están dados por la **Tabla 3.10**.

5.4.2 Control en gallineros

Ahora se analizará el control vectorial en un gallinero de acuerdo a la temperatura exterior, para cada región del país en donde está presente *T. infestans*. De aquí en más, cuando se haga mención a la región *a* (ver **Fig. 5.22**) se considerará una región rural con una temperatura exterior dada por $A = 6^{\circ}\text{C}$ y $B = 19^{\circ}\text{C}$ (ver **Ec. 3.11**), para la región *b* una temperatura dada por $A = 6^{\circ}\text{C}$ y $B = 21^{\circ}\text{C}$, para la región *c* aquella dada por $A = 5,5^{\circ}\text{C}$ y $B = 23^{\circ}\text{C}$, y para la región *d* la misma dada por $A = 5,5^{\circ}\text{C}$ y $B = 25^{\circ}\text{C}$. En todos los casos, el número de gallinas en el gallinero será igual a 4, y los demás parámetros del modelo que se empleará (sección 3.6) están dados por la **Tabla 3.10**.

Tras aplicar diversas configuraciones posibles de combinación de pintura y fumigado para cada región climática, se determina cuáles son las más eficientes, es decir, las que cumplen con los criterios detallados anteriormente. En la **Fig. 5.24** se grafican estas configuraciones para las cuatro regiones climáticas. En círculos rojos se indican los días en que se aplica la pintura con MO, que para las regiones *a* y *b* es cada 6 años, para la región *c* cada 4,5 años y para la región *d* es cada 4 años. Como es de esperar, para las zonas más calurosas se necesita un periodo de aplicación más corto dado que allí la vinchuca prospera rápidamente. En todos los casos la aplicación de la pintura se realiza el primer día del año, salvo en la región *c*, que como tiene un periodo de 4,5 años las aplicaciones de número par se realizan a comienzos del invierno.

En cuanto a la fumigación (cuadrados verdes en la **Fig. 5.24**), para la región *a* solo es necesario una aplicación por año para los últimos dos años de cada periodo de pintura, y dicha aplicación se hace a fines de verano por ser más conveniente, como ya se vio en subsección 5.2.3. Para las regiones *b* y *c* es necesario dos aplicaciones anuales de fumigado para limitar el crecimiento poblacional, las cuales se hacen, al igual que la región *a*, durante los dos últimos años de cada periodo de pintura. Por último, para la región *d*, con tres aplicaciones de piretroides por periodo es suficiente, las cuales se realizan una a la mitad del periodo de 4 años (al final del verano), y las otras dos al año siguiente, una al comienzo de dicho año y otra a fines de verano.

Es importante aclarar que las medidas preventivas de la **Fig. 5.24** son efectivas para una inmigración anual de 4 hembras y 8 machos. Si esta inmigración es menor, las medidas serán más efectivas aún. Como se mencionó anteriormente, el nivel de inmigración dependerá, entre otras cosas, de la cantidad de hábitats vecinos que también reciban tratamiento vectorial.

Población de triatominos

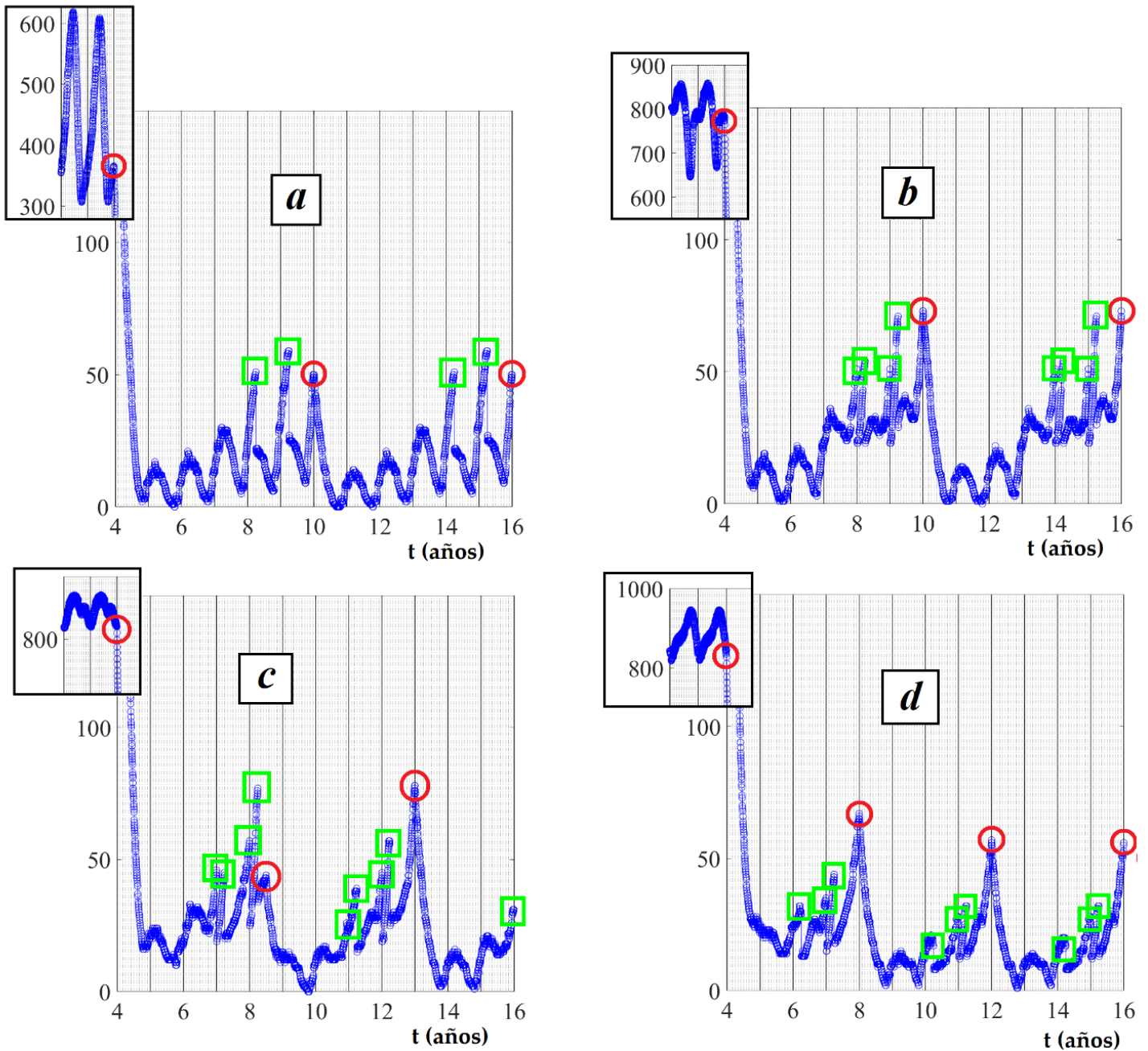


FIGURA 5.24: Población de triatominos para un gallinero con 4 gallinas, con una inmigración anual de 4 vinchucas hembras y 8 machos. Se consideran cuatro regiones climáticas (*a*, *b*, *c* y *d*), detalladas en la Fig. 5.22. (*a*) Cada 6 años se aplica pintura con MO (círculos rojos) y se realiza una fumigación anual los años 5 y 6 de cada periodo (cuadrados verdes). (*b*) Cada 6 años se aplica pintura con MO y se realizan dos fumigaciones anuales los años 5 y 6 de cada periodo. (*c*) Cada 4,5 años se aplica pintura con MO y se realizan dos fumigaciones anuales luego de la mitad de cada periodo. (*d*) Cada 4 años se aplica pintura con MO y se realizan tres fumigaciones luego de la mitad de cada periodo. Los demás parámetros del modelo están dados por la **Tabla 3.10**.

5.4.3 Control en viviendas rurales

Para el control vectorial en una vivienda rural se trabajará en todos los casos con el modelo poblacional para una vivienda en la que habitan 5 personas y 2 perros. La inmigración de vinchucas será de 2 hembras y 4 machos por año, es decir, la mitad que en el gallinero, puesto que este último tiene más exposición al exterior y, por lo tanto, hay más facilidad para que ingrese una vinchuca adulta. Se considera que la población de insectos es resistente a los piretroides y que la dosis de fumigado es el doble de la estándar. Los demás parámetros del modelo que se empleará (sección 4.3) están dados por la **Tabla 4.4**.

Realizando el mismo procedimiento que en la subsección anterior, pero ahora para la vivienda rural, se grafica en la **Fig. 5.25** las estrategias de control para las cuatro regiones climáticas (*a*, *b*, *c* y *d*). Para la región menos calurosa (*a*), ocurre que es posible mantener controlada la población de triatominos si se aplica pintura una vez cada 8 años, y luego del tercer año de esta aplicación se fumiga una vez al año (a fines de verano) durante 5 años. Para la región *b*, de manera muy similar al gallinero, la aplicación de pintura se debe realizar cada 6 años y la fumigación dos veces por año para los dos últimos años de cada periodo, pero con la diferencia que, además, se realiza una fumigación a fines de verano del tercer año. También, con la región *c* ocurre que la estrategia para la vivienda es bastante similar a la del gallinero, con una aplicación de pintura cada 4,5 años, dos fumigaciones anuales para los dos últimos años de cada periodo y, a diferencia del gallinero, se agrega una fumigación más a mitad de ciclo. Por último, para la región *d*, la situación es más severa en relación a los demás casos, y para su control se necesita un corto periodo de pintura de 3 años de duración, y en los años en que no se ha pintado se debe fumigar dos veces por año, al comienzo y al final del verano.

A partir de lo visto en este capítulo, resulta conveniente plantear la incorporación de la aplicación de pintura con MO en el país. Como no se comercializa este producto en la actualidad dentro de Argentina, acceder al mismo resulta muy costoso, lo cual es inaccesible para los habitantes de zonas rurales de bajos recursos económicos. A su vez, los mejores resultados en un sitio específico se obtienen cuando la pintura se aplica en todos los hábitats de la comunidad o región perteneciente, al reducirse el efecto migratorio. Es por ello que, al igual que las campañas de fumigación, su implementación debiera ser una política de Estado para que resulte efectiva. Finalmente, dado que en las zonas más calurosas es necesario mantener de manera más estricta la frecuencia de aplicación (tanto de pintura como de fumigado), es importante que exista una campaña informativa sobre estos productos, la cual concientice los riesgos que implicaría no mantener el hábito de renovar la pintura cada cierto tiempo.

Población de triatominos

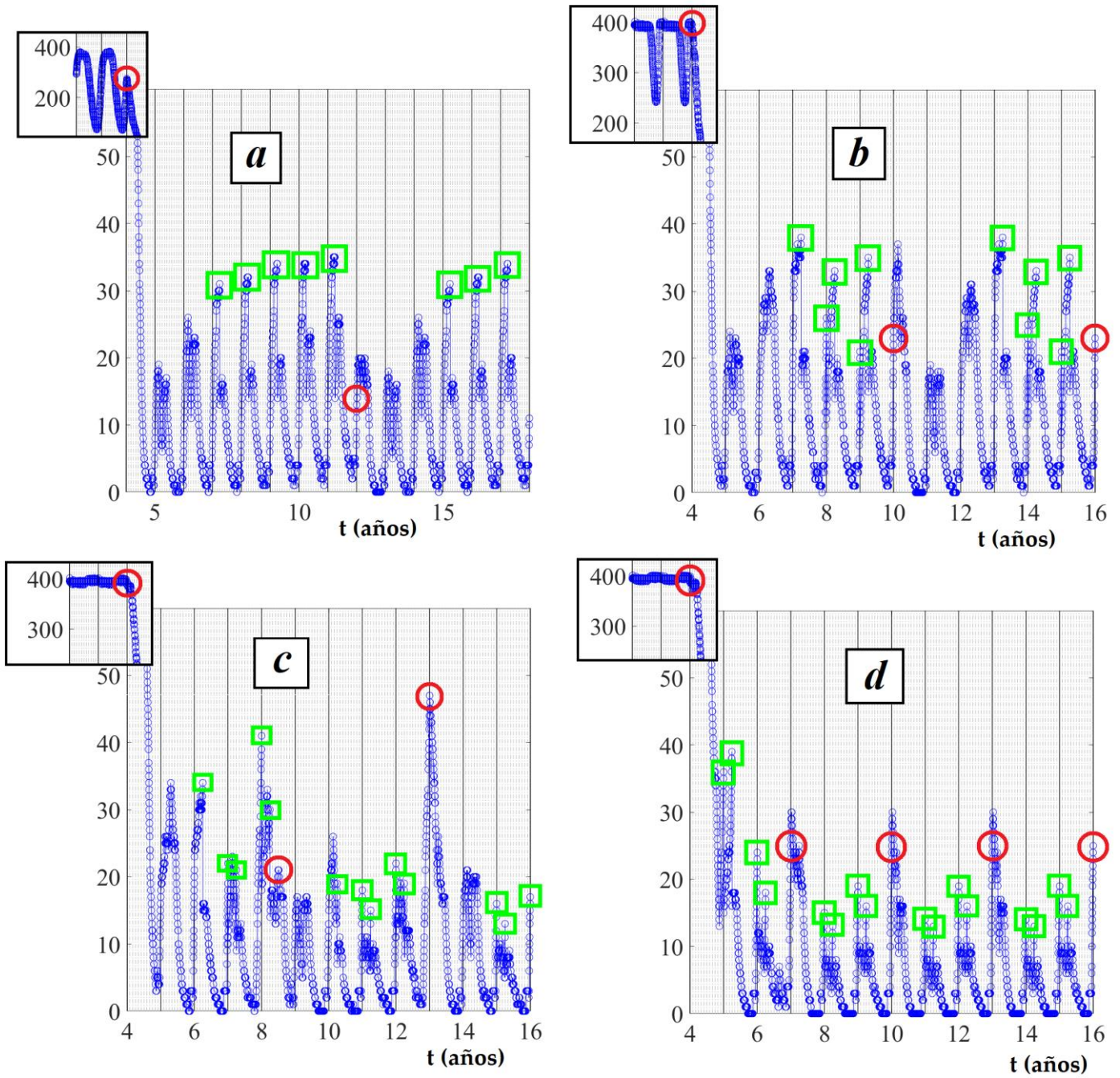


FIGURA 5.25: Población de triatominos para una vivienda rural con 5 personas y 2 perros, y con una inmigración anual de 4 vinchucas hembras y 8 machos. Se consideran cuatro regiones climáticas (*a*, *b*, *c* y *d*), detalladas en la **Fig. 5.22**. (*a*) Cada 8 años se aplica pintura con MO (círculos rojos) y se realiza una fumigación anual los años 5, 6, 7 y 8 de cada periodo (cuadrados verdes). (*b*) Cada 6 años se aplica pintura con MO y se realiza una fumigación a mitad de ciclo y dos fumigaciones anuales los años 5 y 6 de cada periodo. (*c*) Cada 4,5 años se aplica pintura con MO y se realiza una fumigación a mitad de ciclo y, posteriormente, dos fumigaciones anuales hasta el fin de cada periodo. (*d*) Cada 3 años se aplica pintura con MO y se realizan dos fumigaciones anuales los años 2 y 3 de cada periodo. Los demás parámetros del modelo están dados por la **Tabla 3.10**.

Conclusiones

Para el desarrollo de un modelo poblacional de *T. infestans*, en el presente trabajo se diseñaron funciones sobre los aspectos más importantes que intervienen en el ciclo de vida de estos triatominos, los cuales son: el tiempo de desarrollo (de todas las etapas), la capacidad máxima de alimentación, la tasa de mortalidad, la fecundidad y la fertilidad de los huevos. Cada función ha sido definida de manera continua en todo su dominio, tanto en su dependencia con la temperatura ambiental como con la ingesta de sangre de distintos tipos de hospederos, teniendo en cuenta la diferencia de aporte nutricional entre aves y mamíferos. Este nivel de detalle permite que las funciones tengan versatilidad para ser empleadas en otros modelos y no limitarse únicamente a casos particulares.

Una vez desarrollado el modelo poblacional, el mismo fue puesto a prueba frente a poblaciones experimentales de *T. infestans*, provenientes de trabajos de distintos autores. Aquí se obtuvo un conjunto de parámetros de diseño para cada caso, los cuales permitieron darle precisión al modelo y poder emplearlo en diversos escenarios. Haciendo uso de esto, es que se implementó el modelo para averiguar las situaciones limitantes de temperatura y alimentación para que la vinchuca pueda formar colonia y prosperar en un hábitat. Respecto a la temperatura ambiental (exterior), se encontró que, si la media anual de una región rural es inferior a los 17°C o superior a los 32°C, no es posible que una colonia se desarrolle dentro de un gallinero de construcción tradicional de las zonas estudiadas. En una vivienda rural precaria también ocurre que para una temperatura media anual exterior inferior a los 17°C, el desarrollo de la colonia no es posible. No hay limitación respecto de la temperatura máxima para una vivienda, dado que recién cuando la media anual es superior a los 44°C la colonia no sobrevive, pero se trata de una temperatura promedio inexistente en el planeta.

Por otra parte, respecto de la alimentación, se encontró que, si todos los triatominos de una colonia de un gallinero solo logran ingerir semanalmente el 50% de su capacidad de ingesta, el tamaño de la colonia disminuye con el paso de los años hasta su extinción. Sin embargo, si solo unos pocos de estos insectos (5%) se alimentan semanalmente de manera abundante, por encima del 80% de su capacidad máxima, ocurre que las pocas hembras bien alimentadas tienen una oviposición suficiente para mantener de forma estable el tamaño de la colonia, asegurando su permanencia. En una vivienda rural, a diferencia del gallinero, la cantidad mínima de ingesta de sangre tiene una estrecha relación con la temperatura interior que hay en las estaciones de primavera y verano, para las cuales la vivienda es más fresca que el gallinero. Para una temperatura media anual de 20°C se determinó que los

triatominos necesitan ingerir semanalmente (en promedio) un 60% de su capacidad máxima de sangre, mientras que para una temperatura media anual de 25°C basta con que estos insectos ingieran semanalmente un 25% de su capacidad para que su colonia perdure. En las situaciones más comunes, donde un porcentaje menor de la colonia consigue alimentarse exitosamente con cantidades abundantes, ocurre que, para una temperatura media anual de 20°C, es suficiente que el 10% de la población se alimente semanalmente en un 85% de su capacidad para que el 90% restante de insectos solo necesite ingerir semanalmente un 30% de su capacidad para la continuidad poblacional. Si la temperatura media anual es de 25°C, este 90% restante de triatominos necesita menos sangre aún; tan solo un 20% de su capacidad de ingesta si la frecuencia de alimentación es semanal.

Respecto de la migración de los ejemplares adultos de *T. infestans*, se observa que si anualmente ingresan al menos 10 hembras a un gallinero con 2 gallinas o a una vivienda rural promedio (con 5 personas y 2 perros como animales domésticos), la población alcanza su capacidad de carga en regiones con temperaturas no elevadas, de media anual cercana a los 20°C. Para regiones más calurosas, independientemente de la cantidad de insectos que ingresen, la colonia se satura a los pocos meses, limitada únicamente por el acceso al alimento. En ninguno de los casos el egreso de insectos repercute en el tamaño promedio poblacional.

En la última parte del presente trabajo se estudió el control vectorial de la vinchuca, mediante la fumigación con insecticidas piretroides y mediante la aplicación de pintura con microencapsulados organofosforados. En cuanto a la fumigación, se obtuvo que la época del año indicada para ejecutarla es a fines de verano, dado que se matan los ejemplares que se desarrollaron en los meses previos (favorecidos por la temperatura), y también debido a que, como los meses posteriores son más fríos, el crecimiento de estos insectos se retrasa y no surgen nuevos especímenes. Si la cepa de *T. infestans* a eliminar no es resistente al insecticida, con una aplicación anual de fumigado es suficiente para su control. Si en cambio la cepa presenta alta resistencia, se necesitan por lo menos dos fumigaciones anuales (más cantidad para regiones con mayor temperatura media anual); de lo contrario, el control resulta ineficaz.

El empleo de pintura con microcápsulas muestra tener un significativo impacto positivo para el control vectorial, siendo superior a la fumigación. En todos los casos se observó que su duración es superior al año. En climas moderados, con una temperatura media anual cercana a los 20°C, puede durar hasta 4 años y mantener una baja población de triatominos (menor al 10% de su capacidad de carga). En regiones de mayor temperatura es necesario una aplicación más frecuente. Dado que el producto es costoso, a partir de los modelos poblacionales desarrollados se ha planteado un esquema de combinación de fumigación y pintura con su frecuencia de aplicación característica de acuerdo a la región climática del país. Con este esquema es posible aplicar la pintura cada 3 a 8 años (según la situación) y mientras tanto hacer fumigaciones una o dos veces por año para ciertos años de cada ciclo.

Hasta el momento en Argentina no se encuentra implementado el uso de pintura con microcápsulas. Para que su aplicación resulte eficiente, siempre es conveniente que se aplique en simultáneo en toda una comunidad o región, a fin de reducir el impacto migratorio de los insectos. Por este motivo, resulta importante que sea considerado como una nueva estrategia dentro de las ya existentes, ejecutadas por alguna entidad estatal (Nación, provincias o municipios).

Referencias

[**Abrahan, 2011**]: L. B. Abrahan, D. E. Gorla, S. S Catalá – “Dispersal of *Triatoma infestans* and other Triatominae species in the arid Chaco of Argentina - Flying, walking or passive carriage? The importance of walking females” – Mem. Inst. Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro, Vol. 106 (2011), 232-239.

[**Abrahan, 2016**]: L. Abrahan, D. Gorla, S. Catalá – “Active dispersal of *Triatoma infestans* and other triatomines in the Argentinean arid Chaco before and after vector control interventions” – Journal of Vector Ecology, Vol. 41 (2016), 90-96.

[**Abrahan, 2018**]: L. Abrahan, P. Lopez, I. Amelotti, M.J. Cavallo, R. Stariolo, S. Catalá, G. Cueto, V. Valentinuzzi – “Activity levels of female *Triatoma infestans* change depending on physiological condition” – Parasites & Vectors, Vol. 11 (2018), article 534.

[**Alarico, 2010**]: A. G. Alarico, N. Romero, L. Hernández, S. Catalá, D. Gorla – “Residual effect of a micro-encapsulated formulation of organophosphates and piriproxifen on the mortality of deltamethrin resistant *Triatoma infestans* populations in rural houses of the Bolivian Chaco region” – Mem. Inst. Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro, Vol. 105 (2010), 752-756.

[**Amelotti, 2009**]: I. Amelotti, S.S. Catalá, D.E. Gorla – “Response of *Triatoma infestans* to pour-on cypermethrin applied to chickens under laboratory conditions” – Mem. Inst. Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro, Vol. 104 (2009), 481-485.

[**Amelotti, 2013**]: I. Amelotti, S.S. Catalá, D.E. Gorla – “Control of experimental *Triatoma infestans* populations: effect of pour-on cypermethrin applied to chickens under natural conditions in the Argentinean Chaco region” – Medical and Veterinary Entomology, Vol. 28 (2014), 210-216.

[**Ayala, 2019**]: S. Ayala, S. Alvarado, D. Cáceres, I. Zulantay, M. Canals – “Estimando el efecto del cambio climático sobre el riesgo de la enfermedad de Chagas en Chile por medio del número reproductivo” – Rev. Med. Chile, Vol. 147 (2019), 683-692.

[**Balsalobre, 2016**]: A. Balsalobre – “¿Qué especies de vinchucas modificarán su distribución geográfica en la Argentina? Un análisis de los microhábitats y microclimas de los triatomines vectores de la enfermedad de Chagas” – Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, UNLP (2016), 252 pags.

[**Bar, 1994**]: M. E. Bar, E. B. Oscherov, M. P. Damborsky, E. A. Porcel, B. M. Alvarez – “Interacción entre poblaciones de *Triatoma infestans* y *Triatoma sordida*” – Rev. Saúde pública, Vol. 28 (1994), 59-68.

[Basso, 2007]: B. Basso, I. Castro, V. Intrioni, P. Gil, C. Truyens, E. Moretti – “Vaccination with *Trypanosoma rangeli* reduces the infectiousness of dogs experimentally infected with *Trypanosoma cruzi*” – Elsevier Vaccine, Vol. 25 (2007), 3855-3858.

[Basso, 2011]: B. Basso – “Enfermedad de Chagas: Desafío en el desarrollo de una Vacuna para una Endemia Olvidada” – 7mo Congreso Virtual de Cardiología (2011).

[Bellows, 1981]: T. S. Bellows – “The descriptive properties of some models for density dependence” – Journal of Animal Ecology, Vol. 50 (1981), 139-156.

[Blaksley, 1968]: J. C. Blaksley, R. U. Carcavallo – “La enfermedad de Chagas-Mazza en la Argentina I” – Estudios Entomoepidemiológicos y Clínicos, Buenos Aires (1968).

[Bustamante, 2016]: M. Bustamante, L. G. Diotaiuti, D. E. Gorla – “Distribution of pyrethroid resistant populations of *Triatoma infestans* in the southern cone of South America” – PLoS Negl Trop Dis., Vol. 10 (2016).

[Canale, 1985]: D. M. Canale, R. U. Carcavallo – “*Triatoma infestans* (klug)” – Factores Biológicos y Ecológicos en la Enfermedad de Chagas, tomo I (1985), 237-250.

[Canals, 2017]: M. Canals, D. Cáceres, S. Alvarado, A. Canals, P.E. Cattán – “Modeling Chagas disease in Chile: From vector to congenital transmission” – Biosystems, Vol. 156 (2017), 63-71.

[Castañera, 2003]: M. B. Castañera, J. P. Aparicio, R. E. Gürtler – “A stage-structured stochastic model of the population dynamics of *Triatoma infestans*, the main vector of Chagas disease” – Ecological Modelling, Vol. 162 (2003), 33-53.

[Castro, 2020]: M. Castro, S. Ares, J. A. Cuesta, S. Manrubia – “The turning point and end of an expanding epidemic cannot be precisely forecast” – PNAS, Vol. 117 (2020), 26190-26196.

[Catala, 1991]: S. Catalá – “The biting rate of *Triatoma infestans* in Argentina” – Medical and Veterinary Entomology, Vol. 5 (1991), 325-333.

[Catala, 1992]: S. Catalá, L. Giojalas, L. Crocco – “Temperature effect upon blood consumption in *Triatoma infestans*” – Mem. Ins. Oswaldo Cruz, Vol. 87 (1992), 473-476.

[Carlomagno, 1989]: M. Carlomagno, E. Cura, A. Pérez y E. Segura – “Informe Sobre Chagas” – Revista de Divulgación Científica y Tecnológica de la Asociación Ciencia Hoy (1989).

[Ceballos, 2005]: L. A. Ceballos, G. M. Vazquez-Prokopec, M. C. Cecere, P. L. Marcet, R. E. Gürtler – “Feeding rates, nutritional status and flight dispersal potential of peridomestic populations of *Triatoma infestans* in rural northwestern Argentina” – Acta Tropica, Vol. 95 (2005), 149-159.

[Cecere, 1997]: M. Cecere, R. Gürtler, R. Chuit, J. Cohen – “Effects of chickens on the prevalence of infestation and population density of *Triatoma infestans* in rural houses of north-west Argentina” – Medical and Veterinary Entomology, Vol. 11 (1997), 383-388.

[Cecere, 1999]: M. Cecere – “Dinámica poblacional de *Triatoma infestans* en comunidades rurales y

en un modelo experimental bajo condiciones naturales” – Tesis Doctoral, FCEN, UBA (1999), 214 pags.

[Cecere, 2003]: M. C. Cecere, D. M. Canale, R. E. Gürtler – “Effects of refuge availability on the population dynamics of *Triatoma infestans*” – Journal of Applied Ecology, Vol. 40 (2003), 742-756.

[Cecere, 2006]: M. C. Cecere, G. M. Vazquez-Prokopec, L. A. Ceballos, J. M. Gurevitz, J. E. Zárate, M. Zaidenberg, U. Kitron, R. E. Gürtler – “Comparative Trial of Effectiveness of Pyrethroid Insecticides Against Peridomestic Populations of *Triatoma infestans* in Northwestern Argentina” – Journal of Medical Entomology, Vol. 43 (2006), 902-909.

[Clark, 1935]: N. Clark – “The effect of temperature and humidity upon the eggs of the bug, *Rhodnius prolixus* (Heteroptera, Reduviidae)” – Journal of Animal Ecology, Vol. 4 (1935), 82-87.

[CONICET, 2015]: CONICET – “Hablemos de Chagas. Aportes para (re)pensar la problemática con una mirada integral” – CONICET, Libro digital PDF (2015), 154 pags.

[Cordovez, 2014]: J.M. Cordovez, L.M. Rendon, C. Gonzalez, F. Guhl – “Using the basic reproduction number to assess the effects of climate change in the risk of Chagas disease transmission in Colombia” – Acta Trop., Vol. 129 (2014), 74-82.

[Cucunubá, 2017]: Z. M. Cucunubá, P. Nouvellet, L. Conteh, M. J. Vera, V. M. Angulo, J. C. Dib, G. J. Parra -Henaó, M. G. Basáñez – “Modelling historical changes in the force-of-infection of Chagas disease to inform control and elimination programmes: application in Colombia” – BMJ Glob Health, Vol. 2 (2017), 1-11.

[Dale, 1978]: W. E. Dale, D. Manguera – “Hábitos alimentarios y fecundidad en hembras de *Triatoma infestans* klug (Hemiptera: Triatominae) bajo condiciones ambientales constantes” – Rev. Per. Ent., Vol. 21 (1978), 71-74.

[Dan, 1999]: A. Dan, M. H. Pereira, J. L. Pesquero, L. Diotaiuti, P. S. Lacerda – “Action of the saliva of *Triatoma infestans* (Heteroptera: Reduviidae) on sodium channels” – Journal of Medical Entomology, Vol. 36 (1999), 875-879.

[Di Iorio, 2017]: O. Di Iorio, R. E. Gürtler – “Seasonality and temperature-dependent flight dispersal of *Triatoma infestans* (Hemiptera: Reduviidae) and other vectors of Chagas disease in western Argentina” – Journal of Medical Entomology, Vol. 54 (2017), 1285-1292.

[Ekkens, 1981]: D. B. Ekkens – “NOCTURNAL FLIGHTS OF TRIATOMA (HEMIPTERA: REDUVIIDAE) IN SABINO CANYON, ARIZONA” – Journal of Medical Entomology, Vol. 18 (1981), 211-227.

[El Saadi, 2020]: N. El Saadi, A. Bah, T. Mahdjoub, C. Kribs – “On the sylvatic transmission of *T. cruzi*, the parasite causing Chagas disease: a view from an agent-based model” – Ecol. Mod. Vol. 423 (2020), 1-13.

[Fabrizio, 2014]: M. Fabrizio, N. Schwiegmann, N. Bartolini – “Modelling American Trypanosomiasis in an Endemic Zone: Application to the Initial Spread of Household Infection in

the Argentine Chaco" – Zoonoses and Public Health, Vol. 61 (2014), 545-559.

[Ferrieres, 2016]: S. A. Ferrieres – "Modelado de aspectos epidemiológicos de la enfermedad de Chagas" – Trabajo Final de Licenciatura, FaMAF-UNC (2016), 86 pags.

[Ferrieres, 2021]: S. A. Ferrieres, C. A. Condat – "A population model for *Triatoma infestans* in chicken coops" – Ecological Modelling, Vol. 460 (2021), 109753.

[Fronza, 2019]: G. Fronza, A.C. Toloza, M.I. Picollo, A.E. Carbajo, S. Rodríguez, G.A. Mougabure-Cueto – "Modelling the association between deltamethrin resistance in *Triatoma infestans* populations of the Argentinian Gran Chaco region with environmental factors" – Acta Tropica Vol. 194 (2019), 53-61.

[Galvão, 2003]: C. Galvão, R. Carcavallo, D. Da Silva, J. Jurberg – "A checklist of the current valid species of the subfamily Triatominae Jeannel, 1919 (Hemiptera, Reduviidae) and their geographical distribution, with nomenclatural and taxonomic studies notes" – Zootaxa, Vol, 202 (2003), 1-36.

[Germano, 2012]: M. D. Germano – "Herencia y efectos demográficos de la resistencia a deltametrina en *Triatoma infestans*" – Tesis Doctoral, FCEN-UBA (2012), 157 pags.

[Germano, 2016]: M. D. Germano, M. I. Picollo – "Demographic effects of deltamethrin resistance in the Chagas disease vector *Triatoma infestans*" – Medical and Veterinary Entomology, Vol. 30 (2016), 416-425.

[Germano, 2018]: M. D. Germano, M. I. Picollo – "Stage-Dependent Expression of Deltamethrin Toxicity and Resistance in *Triatoma infestans* (Hemiptera: Reduviidae) From Argentina" – Medical and Veterinary Entomology, Vol. 55 (2018), 964-968.

[Giojalas, 1990]: L. C. Giojalas, S. S. Catalá, S. N. Asin, D. E. Gorla – "Seasonal changes in infectivity of domestic populations of *Triatoma infestans*" – Trans. of the Roy. Soc. of Trop. Med. and Hyg., Vol. 84 (1990), 439-442.

[Gorla, 1983]: D. E. Gorla – "Estudio del comportamiento dinámico de poblaciones de *T. infestans* en condiciones naturales y su respuesta a la aplicación de insecticidas con y sin poder residual" – Informe técnico, CONICET, Buenos Aires (1983), 75pp.

[Gorla, 1985]: D. E. Gorla, C. J. Schofield – "Analysis of egg mortality in experimental populations of *Triatoma infestans* under natural climatic conditions in Argentina" – Bull. Soc. Vector. Ecol., Vol. 10 (1985), 107-117.

[Gorla, 1992]: D. E. Gorla – "Population dynamics and control of *Triatoma infestans*" – Med. and Vet. Ent., Vol. 6 (1992), 91-97.

[Gorla, 2010]: D. E. Gorla, C. Ponce, J.-P. Dujardin, C.J. Schofield – "Control strategies against Triatominae" – American Trypanosomiasis (2010), 233-245.

[Gorla, 2015]: D. E. Gorla, R. V. Ortiz, S. S. Catalá – "Control of rural house infestation by *Triatoma infestans* in the Bolivian Chaco using a microencapsulated insecticide formulation" – Parasites &

Vectors, Vol. 8 (2015), article 255.

[Gorla, 2020]: D. E. Gorla – “*Telenomus fariai* (Hymenoptera: Scelionidae) is not a good choice for the control of domestic populations of *Triatoma infestans* (Hemiptera: Reduviidae)” – *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, Vol. 79 (2020), 31-33.

[Guarneri, 2000]: A. A. Guarneri, M. H. Pereira, L. Diotaiuti – “Influence of the blood meal source on the development of *Triatoma infestans*, *Triatoma brasiliensis*, *Triatoma sordida*, and *Triatoma pseudomaculata* (Heteroptera, Reduviidae)” – *Journal of Medical Entomology*, Vol. 37 (2000), 373-379.

[Guhl, 1985]: F. Guhl, L. Hudson, C. J. Marinkelle – “Antibody response to experimental *Trypanosoma rangeli* infection and its implications for immunodiagnosis of South American trypanosomiasis” – *Acta Trópica* Vol. 42 (1985), 311-318.

[Gurevitz, 2006]: J. M. Gurevitz, L. A. Ceballos, U. Kitron, R. E. Gürtler – “Flight initiation of *Triatoma infestans* (Hemiptera: Reduviidae) under natural climatic conditions” – *Journal of Medical Entomology*, Vol. 43 (2006), 143-150.

[Gurevitz, 2012]: J. M. Gurevitz, M. S. Gaspe, G. F. Enriquez, C. V. Vassena, J. A. Alvarado-Ortegui, Y. M. Provecho, G. A. Mougabure, M. I. Picollo, U. Kitron, R. E. Gürtler – “Unexpected Failures to Control Chagas Disease Vectors with Pyrethroid Spraying in Northern Argentina” – *Journal of Medical Entomology*, Vol. 49 (2012), 1379-1386.

[Gurevitz, 2013]: J. M. Gurevitz, M. S. Gaspe, G. F. Enriquez, Y. M. Provecho, U. Kitron, R. E. Gürtler – “Intensified surveillance and insecticide-based control of the Chagas disease vector *Triatoma infestans* in the Argentinean Chaco” – *PLOS Neglected Tropical Diseases*, Vol. 7 (2013).

[Gürtler, 1993]: R. E. Gürtler, M. C. Cecere, R. M. Petersen, D. N. Rubel, N. J. Schweigmann – “Chagas disease in north-west Argentina: association between *Trypanosoma cruzi* parasitaemia in dogs and cats and infection rates in domestic *Triatoma infestans*” – *Trans. of the Roy. Soc. of Trop. Med. and Hyg.*, Vol. 87 (1993), 12-15.

[Gürtler, 1996]: R. Gürtler, M. Cecere, D. Vazquez, R. Chuit, J. Cohen – “Host-Feeding Patterns of Domiciliary *Triatoma infestans* (Hemiptera: Reduviidae) in Northwest Argentina: Seasonal and Instar Variation” – *Journal of Medical Entomology*, Vol. 33 (1996), 15-26.

[Gürtler, 1997]: R. E. Gürtler, J. E. Cohen, M. C. Cecere, R. Chuit – “Shifting host choices of the vector of Chagas disease, *Triatoma infestans*, in relation to the availability of hosts in houses in north-west Argentina” – *Journal of Applied Ecology.*, Vol. 34 (1997), 699-715.

[Gürtler, 1998]: R. E. Gürtler, J. E. Cohen, M. C. Cecere, M. A. Lauricella, R. Chuit, E. L. Segura – “Influence of humans and domestic animals on the household prevalence of *Trypanosoma cruzi* in *Triatoma infestans* populations in northwest Argentina” – *Am. J. Trop. Med. Hyg.*, Vol. 58 (1998), 748-758.

[Gürtler, 2007]: R. Gürtler, M. Cecere, M. Lauricella, M. Cardinal, U. Kitron – “Domestic dogs and cats as sources of *Trypanosoma cruzi* infection in rural northwestern Argentina” – *NIH* 2007 January, Vol 134 (2007), 69-82.

[Gürtler, 2014]: R. E. Gürtler, M. C. Cecere, G. M. Vázquez-Prokopec, L. A. Ceballos, J. M. Gurevitz, M. P. Fernández, U. Kitron, J. E. Cohen – “Domestic Animal Hosts Strongly Influence Human-Feeding Rates of the Chagas Disease Vector *Triatoma infestans* in Argentina” – PLOS Neglected Tropical Diseases, Vol. 8 (2014).

[Hack, 1955]: W. H. Hack – “Estudios sobre biología del *Triatoma infestans* (Klug, 1834) (Hem, Reduviidae)” – Anales del Ins. de Med. Reg., Tucumán, Vol. 4 (1955), 125-147.

[Hernández, 2013]: M.L. Hernández, J.P. Dujardin, D.E. Gorla, S.S. Catalá – “Potential sources of *Triatoma infestans* reinfesting peridomestic identified by morphological characterization in Los Llanos, La Rioja, Argentina” – Mem. Inst. Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro, Vol. 108 (2013), 91-97.

[Joërg, 1962]: M. E. Joërg – “Influencia de temperaturas fijas en periodos anuales sobre metamorfosis y fertilidad de *Triatoma infestans*” – Boletín Chileno de Parasitología, Vol. 17 (1962), 17-19.

[Juarez, 1970]: E. Juarez – “Comportamento do *Triatoma infestans* sob várias condições de laboratório” – Rev. Saúde Públ., São Paulo, Vol. 4 (1970), 147-166.

[Lazzari, 1991]: C. R. Lazzari – “Temperature preference in *Triatoma infestans* (Hemiptera: Reduviidae)” – Bulletin of Entomological Research, Vol. 81 (1991), 273-276.

[Lardeux, 2013]: F. Lardeux – “Niche invasion, competition and coexistence amongst wild and domestic Bolivian populations of Chagas vector *Triatoma infestans* (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae)” – Comptes Rendus Biologies, Vol. 336 (2013), 183-193.

[Lehane, 1981]: M. J. Lehane, C. J. Schofield – “Field experiments of dispersive flight by *Triatoma infestans*” – Trans. of the Roy. Soc. of Trop. Med. and Hyg., Vol. 75 (1981), 399-400.

[Lehane, 1982]: M. J. Lehane, C. J. Schofield – “Flight initiation in *Triatoma infestans* (King) (Hemiptera: Reduviidae)” – Bull. Ent. Res., Vol. 72 (1982), 497-510.

[Lehane, 1992]: M. J. Lehane, P. K. McEwen, C. J. Whitaker, C. J. Schofield – “The role of temperature and nutritional status in flight initiation by *Triatoma infestans*” – Acta Tropica, Vol. 52 (1992), 27-38.

[Lopez, 1999]: A. López, L. Crocco, G. Morales, S. Catalá – “Feeding frequency and nutritional status of peridomestic populations of *Triatoma infestans* from Argentina” – Acta Tropica, Vol. 73 (1999), 275-281.

[MINSAL, 2013]: Ministerio de Salud – “Curso sobre enfermedades vectoriales para agentes comunitarios en ambiente y salud” – Ministerio de Salud de la República Argentina (2013), 62 pags.

[Minter, 1976]: D. M. Minter – “Effects on transmission to man of the presence of domestic animals in infested households” – New Approaches in American Trypanosomiasis Research, Vol. 318 (1976), 330-337.

[Minter, 1981]: D. M. Minter, J. J. A. B. Croon – “The insusceptibility of chickens to *Trypanosoma (Schizotrypanum) cruzi*” – Trans. Of the Royal Soc. of Trop. Med. and Hygiene, Vol. 75 (1981), 350-

353.

[Moreno, 2012]: M. L. Moreno, L. Hoyos, M. Cabido, S. S. Catalá, D. E. Gorla – “Exploring the association between *Trypanosoma cruzi* infection in rural communities and environmental changes in the southern Gran Chaco” – Mem. Inst. Oswaldo Cruz, Vol. 107 (2012), 231-237.

[Montiel, 2002]: G. Montiel, G. Díaz – “Respuesta inmune de las células del hospedero a la infección por *Trypanosoma cruzi*” – Rev. Méd. Hosp. Nac. Niños (Costa Rica), Vol. 37 (2002), 57-63.

[Nattero, 2011]: J. Nattero, G. Leonhard, C. S. Rodríguez, L. Crocco – “Influence on the quality and quantity of blood ingested on reproductive parameters and life-span in *Triatoma infestans* (Klug)” – Acta Tropica, Vol. 119 (2011), 183-187.

[Picollo, 2005]: M. I. Picollo, C. Vassena, P. S. Orihuela, S. Barrios, M. Zaidemberg, E. Zerra – “High Resistance to Pyrethroid Insecticides Associated with Ineffective Field Treatments in *Triatoma infestans* (Hemiptera: Reduviidae) from Northern Argentina” – Entomological Society of America, Vol. 42 (2005), 637-642.

[P-S, 1973]: A. Perlowagora-Szumlewicz, H. N. da Cruz, J. A. Nabuco – “Species and stage interaction in the feeding behaviour of vectors of Chagas disease (the importance of determinants in planning for greater efficacy and standardization of xenodiagnostic procedures)” – Ins. Med. Trop. São Paulo, Vol. 15 (1973), 139-150.

[P-S, 1975]: A. Perlowagora-Szumlewicz – “Laboratory colonies of Triatominae, biology and population dynamics” – PAHO Sci, Vol. 318 (1975), 63-82.

[Parham, 2010]: P. E. Parham and E. Michael – “Modeling the effects of weather and climate change on malaria transmission” – Env. Health Pers., Vol. 118 (2010), 620-626.

[Pereira, 2006]: M.H. Pereira, N.F. Gontijo, A.A. Guarneri, M.R.V. Sant’Anna, L. Diotaiuti – “Competitive displacement in triatominae: the triatoma infestans success” – Trends in Parasitology, Vol. 22 (2006), 516-520.

[Rabinovich, 1972]: J. E. Rabinovich – “Vital statistics of Triatominae (Hemiptera: Reduviidae) under laboratory conditions I. *Triatoma infestans* Klug” – J. Med. Ent., Vol. 9 (1972), 351-370.

[Rabinovich, 1990]: J. E. Rabinovich, P. Himschoot – “A population-dynamics simulation model of the main vectors Chaga's Disease transmission, *Rhodnius prolixus* and *Triatoma infestans*” – Ecological Modelling, Vol. 52 (1990), 249-266.

[Rabinovich, 2006]: J. Rabinovich, S. Pietrokovsky, C. Wisnivesk-Colli – “Temperature and development rate of *Triatoma guasayana* (Hemiptera: Reduviidae) eggs under laboratory conditions: physiological and adaptive aspects” – Physiological Entomology, Vol. 31 (2006), 361-370.

[Roca, 1994]: M. J. Roca, C. R. Lazzari – “Effects of relative humidity on the haematophagous bug *Triatoma infestans*: hygropreference and eclosion success” – J. Insect Physiol., Vol. 40 (1994), 901-907.

[Rodríguez, 2014]: C. Rodríguez, P. Lobbia, J. Nattero, S. Catalá, L. Crocco – “Effect of feeding

frequency on the reproductive efficiency of two species of *Triatoma* with different epidemiological importance” – Rev. da Soc. Brasileira de Med. Trop., Vol. 47 (2014), 430-436.

[Rogers, 1979]: D. J. Rogers – “Tsetse population dynamics and distribution: a new analytical approach” – Journal of Animal Ecology, Vol. 48 (1979), 825-849.

[R-P, 2000]: H. H. Rocha Pires, S. E. Barbosa, L. Diotaiuti – “Comparative developmental and susceptibility to insecticide of Bolivian and Brazilian populations of *Triatoma infestans*” – Mem. Inst. Oswaldo Cruz, Vol. 95 (2000), 883-888.

[Schofield, 1980]: C. J. Schofield – “Density regulation of domestic populations of *Triatoma infestans* in Brazil” – Trans. of the Roy. Soc. of Trop. Med. and Hyg., Vol. 74 (1980), 761-769.

[Schofield, 1982]: C. J. Schofield – “The role of blood intake in density regulation of populations of *Triatoma infestans* (Klug) (Hemiptera: Reduviidae)” – Bull. Ent. Res., Vol. 72 (1982), 617-629.

[Schofield, 1992]: C. J. Schofield, M. J. Lehane, P. McEwen, S. S. Catalá, D. E. Gorla – “Dispersive flight by *Triatoma infestans* under natural climatic conditions in Argentina” – Med. and Vet. Ent., Vol. 6 (1992), 51-56.

[Schweigmann, 1988]: N. Schweigmann, S. Vallvé, O. Muscio, M. Ghillini, A. Alberti, C. Wisnivesky-Colli – “Dispersal flight by *Triatoma infestans* in an arid area of Argentina” – Med. and Vet. Ent., Vol. 2 (1988), 401-404.

[Schweigmann, 1995]: N. J. Schweigmann, S. Pietrokovsky, O. Conti, V. Bottazzi, D. Canale, C. Wisnivesky-Colli – “The interaction between Poultry and *Triatoma infestans* Klug, 1834 (Hemiptera: Reduviidae) in an Experimental Model– Mem. Inst. Oswaldo Cruz, Vol. 90 (1995), 429-431.

[SMN, 2018]: <https://www.smn.gob.ar/descarga-de-datos> – Mean daily temperature data of Córdoba city from January 1st to December 31st of 2018.

[Spagnuolo, 2011]: A. M. Spagnuolo, M. Shillor, G. A. Stryker – “A model for Chagas disease with controlled spraying” – Journal of Biological Dynamics, Vol. 5 (2011), 299-317.

[Taylor, 2016]: M. A. Taylor, R. L. Coop, R. L. Wall – “Veterinary Parasitology” – Wiley Blackwell, 4th Ed. (2016), 922.

[Vazquez-Porkopec, 2004]: G. M. Vazquez-Prokopec, L. A. Ceballos, U. Kitron, R. E. Gürtler – “Active Dispersal of Natural Populations of *Triatoma infestans* (Hemiptera: Reduviidae) in Rural Northwestern Argentina” – J. Med. Entomol. Vol. 31 (2004), 614–621.

[WHO, 1991]: Report of a WHO Expert Committee, *Control of Chagas Disease*, WHO Technical Report Series Vol. 811 (1991), WHO, Geneva.

[WHO, 2002]: Technical report – “Control of Chagas’ disease” – Series 905 (2002), 120 pags.

[WHO, 2015]: “La Enfermedad de Chagas (tripanosomiasis americana)” – Nota descriptiva N° 340 (2015).

[Zacharias 2017]: C.A. Zacharias, S.A. Minoli, G. Manrique – “Differences in competitive ability for the occupancy of shelters in triatomines” – *Medical and Veterinary Entomology*, Vol. 31 (2017), 252–262.

[Zuñiga, 1997]: C. Zuñiga, T. Palau, P. Penin, C. Gamallo, J. A. de Diego – “Protective effect of *Trypanosoma rangeli* against infections with a highly virulent strain of *Trypanosoma cruzi*” – *Tropical Medicine and International Health*, Vol 2. (1997), 482-487.