

Este informe recoge la opinión colectiva de un grupo internacional de especialistas y no representa necesariamente el criterio ni la política de la Organización Mundial de la Salud.

ORGANIZACION MUNDIAL DE LA SALUD
SERIE DE INFORMES TECNICOS

Nº 501

ECOLOGIA DE LOS VECTORES

Informe de un Grupo Científico de la OMS

ORGANIZACION MUNDIAL DE LA SALUD

GINEBRA

1972

© Organización Mundial de la Salud 1972

Las publicaciones de la Organización Mundial de la Salud están acogidas a la protección prevista por las disposiciones sobre reproducción de originales del Protocolo 2 de la Convención Universal sobre Derecho de Autor. Ello no obstante, los organismos gubernamentales, las sociedades culturales y científicas y las asociaciones profesionales pueden reproducir ilustraciones, datos o extractos de esas publicaciones sin necesidad de pedir autorización a la Organización Mundial de la Salud.

Las entidades interesadas en reproducir o traducir íntegramente alguna publicación de la OMS deberán solicitar la oportuna autorización de la Oficina de Publicaciones y Traducción, Organización Mundial de la Salud, Ginebra, Suiza. La Organización Mundial de la Salud dará a esas solicitudes consideración muy favorable.

Las denominaciones empleadas en esta publicación y la forma en que se presentan los datos que contiene no implican, por parte del Director General de la Organización Mundial de la Salud, juicio alguno sobre la condición jurídica de ninguno de los países o territorios citados o de sus autoridades, ni respecto de la delimitación de sus fronteras.

La mención de determinadas sociedades mercantiles o del nombre comercial de ciertos productos no implica que la OMS los apruebe o recomiende con preferencia a otros análogos. Salvo error u omisión, las marcas registradas de artículos o productos de esta naturaleza se distinguen en las publicaciones de la OMS por una letra inicial mayúscula.

PRINTED IN FRANCE

INDICE

	Página
1. Introducción	5
2. Estudios ecológicos intensivos	6
2.1 Estructura de los sistemas	6
2.2 Variables ecológicas de importancia	11
2.2.1 Capacidad vectorial	11
2.2.2 Tamaño de la población y distribución por edades	11
2.2.3 Análisis del presupuesto vital	17
2.2.4 Habitats larvarios	18
2.2.5 Acoplamiento	19
2.2.6 Contacto entre el vector y el huésped	19
2.2.7 Susceptibilidad de los vectores a la infección	22
2.2.8 Dispersión y radio de vuelo	23
2.2.9 Lugares de reposo	24
2.2.10 Invernación y estivación	25
2.2.11 Ciclos diarios y estacionales	26
3. Interrelaciones entre ecología y vigilancia epidemiológica	28
3.1 Reservorios vertebrados	29
3.2 Vigilancia epidemiológica nacional	29
3.3 Vigilancia epidemiológica internacional	30
3.4 Técnicas de vigilancia epidemiológica	31
3.4.1 Mosquitos anofelinos	31
3.4.2 <i>Aedes aegypti</i>	33
3.4.3 Otras especies de mosquitos	35
3.4.4 Pulgas	35
3.4.5 Otras especies vectoras	37
3.5 Evaluación y difusión de datos	38

GRUPO CIENTIFICO DE LA OMS SOBRE ECOLOGIA DE LOS VECTORES

Ginebra, 6-10 de diciembre de 1971

Miembros:

- Dr. A. D. Hess, Jefe de los Laboratorios Fort Collins, Programa de Investigaciones Ecológicas, Servicio de Salud Pública de los Estados Unidos, Fort Collins, Colorado, Estados Unidos de América (*Presidente*)
- Dr. F. Kuhlow, Director del Departamento de Entomología del Instituto Bernhard Nocht de Enfermedades Tropicales y Marítimas, Hamburgo, República Federal de Alemania
- Dr. W. W. Macdonald, Jefe del Subdepartamento de Entomología, Escuela de Medicina Tropical de Liverpool, Inglaterra (*Relator*)
- Dr. J. Mouchet, Jefe de la Misión ORSTOM ante la OCCGE, Centre Muraz, Bobo Dioulasso, Alto Volta
- Dr. A. Nadim, Director Adjunto del Instituto de Investigaciones de Salud Pública, Universidad de Teherán, Irán
- Dr. T. R. Odhiambo, Director del Centro Internacional de Fisiología y Ecología, Universidad de Nairobi, Kenia (*Vicepresidente*)
- Dr. G. Sacca, Departamento de Entomología, Instituto Superior de Sanidad, Roma Italia
- Dr. T. R. E. Southwood, Profesor de Zoología y de Entomología Aplicada, Colegio Imperial de Londres, y Director de la Estación Experimental del Colegio Imperial en Ascot, Inglaterra

Secretaría:

- Dr. A. W. A. Brown, Servicio de Biología de los Vectores y Lucha Antivectorial, OMS, Ginebra, Suiza (*Secretario*)

ECOLOGIA DE LOS VECTORES

Informe de un Grupo Científico de la OMS

Del 6 al 10 de diciembre de 1971 se reunió en Ginebra un Grupo Científico de la OMS sobre Ecología de los Vectores. Abrió la reunión el Dr. L. Bernard, Subdirector General de la OMS, que dio la bienvenida a los participantes en nombre del Director General.

1. INTRODUCCION

Gracias a la notable eficacia de los insecticidas sintéticos (compuestos organoclorados y organofosforados y carbamatos) en la lucha contra los artrópodos vectores, ha sido posible combatir en gran escala y con resultados decisivos las enfermedades transmitidas por vectores. Estos insecticidas han proporcionado resultados excelentes durante los últimos treinta años. En fecha reciente, el uso de insecticidas ha tropezado con dos complicaciones: la aparición de resistencia en los vectores y la alarmante acumulación de esos productos químicos en el medio ambiente. Así pues, ha sido necesario buscar otros posibles métodos de lucha, tanto genéticos como biológicos y ambientales (modificaciones del medio). Esta revisión de la estrategia exige un buen conocimiento de los mecanismos básicos que influyen en la abundancia de vectores. La ecología de los vectores tiene, por consiguiente, una importancia indudable en todo programa destinado a combatir las enfermedades de transmisión vectorial.

El Grupo Científico de la OMS sobre Ecología de los Mosquitos que se reunió hace cinco años encareció enérgicamente la necesidad de efectuar evaluaciones cuantitativas del número de vectores por unidad de superficie o de población humana. Desde entonces se ha emprendido un gran volumen de estudios cuantitativos, especialmente por los servicios interregionales de investigación de la OMS, utilizándose a ese efecto una gran variedad de métodos de evaluación.

En consecuencia, el actual Grupo Científico sobre Ecología de los Vectores se ha dedicado a revisar y evaluar los datos cuantitativos obtenidos acerca de los mosquitos y también sobre otros artrópodos vectores. Basándose en esta evaluación, el Grupo ha logrado establecer un esquema apropiado para ordenar los datos y poner de relieve su importancia tanto

en relación con las enfermedades transmitidas por vectores como desde el punto de vista de la planificación y la organización de una estrategia de lucha antivectorial.

En la actualidad se admite que existen tres métodos generales de recogida de datos ecológicos sobre los vectores: *a)* las encuestas, *b)* los estudios ecológicos intensivos y *c)* las técnicas de vigilancia. Las encuestas se caracterizan por la medición de la distribución o de la prevalencia de un vector en un momento y un lugar determinados; sin embargo, los resultados de esas mediciones cambian con rapidez y, por su naturaleza, no facilitan una información suficientemente detallada para la mayor parte de los trabajos de planificación. Los estudios ecológicos intensivos tienen por objeto aclarar con todo detalle una o más de las relaciones cuantitativas del sistema formado por el vector, el agente patógeno y el huésped; esos estudios detallados deben servir para indicar posibles métodos de manipulación de la población vectorial y para encontrar índices sensibles que puedan normalizarse con miras a su aplicación en las actividades de vigilancia. La vigilancia consiste en un sistema continuo de evaluaciones periódicas de diversos índices y permite prever el riesgo de infección. Cualesquiera que sean los métodos de obtención de datos ecológicos que se ideen y apliquen, importa definir claramente desde el principio los objetivos del estudio y planificar la subsiguiente utilización de los datos.

2. ESTUDIOS ECOLOGICOS INTENSIVOS

2.1 Estructura de los sistemas

La dinámica de una población vectorial y su interacción con el agente patógeno y con el huésped vertebrado es un complejo sistema con numerosas variables. La reciente introducción del análisis de sistemas por ordenador y de las técnicas de simulación (Macdonald y cols., 1968; Cuellar, 1969; Mills, 1969; Conway, 1970; McDonald y Rai, 1970;¹ Moor y Steffens, 1970; Curtis y Hill, 1971; Patten, 1971; Conway y Murdie, 1972) ofrece considerables posibilidades para aclarar los complejos sistemas de esta naturaleza.

La construcción de modelos de sistemas es útil para:

- a)* asegurar un análisis lógico de los componentes y de sus interacciones;
- b)* hacer posible la comprobación cuantitativa de hipótesis biológicas; y
- c)* permitir la simulación del sistema y la predicción de los efectos ejercidos por los cambios naturales y las intervenciones del hombre sobre diversos parámetros.

¹ Documento inédito WHO/VBC/70.226.

En todo sistema vector-enfermedad con una población vectorial autóctona puede considerarse que existen cuatro submodelos básicos:

- 1) el presupuesto vital de las fases inmaduras del vector;
- 2) la infección del vector;
- 3) el ciclo extrínseco; y
- 4) la infección del huésped.

Con cada uno de estos submodelos se obtiene un resultado que se utiliza en el submodelo siguiente, con lo que el submodelo correspondiente al último huésped permite calcular el número de huéspedes recién infectados. En la figura 1 pueden verse las relaciones existentes entre los submodelos, junto con los parámetros de entrada. Aunque éstos se estudian con más detalle en una sección ulterior del presente informe, a continuación se resumen brevemente sus características.

Factores del medio. Son variables naturales y artificiales que pueden influir en la mayor parte de los parámetros incorporados al modelo (parámetros de entrada); comprenden las disponibilidades de criaderos y de lugares de reposo, el número de animales insectívoros, la topografía, las características del clima y de la vegetación y sus cambios estacionales, y la repercusión de las intervenciones directas del hombre para modificar el medio, especialmente la aplicación de plaguicidas y productos químicos. La influencia de estos distintos factores puede incluirse en el modelo siempre que esté indicado.

Número de vectores adultos. La población absoluta de vectores adultos, su distribución por sexos y su tasa de supervivencia son datos necesarios para establecer el presupuesto vital del vector, como ya lo indicó un Grupo Científico precedente.¹

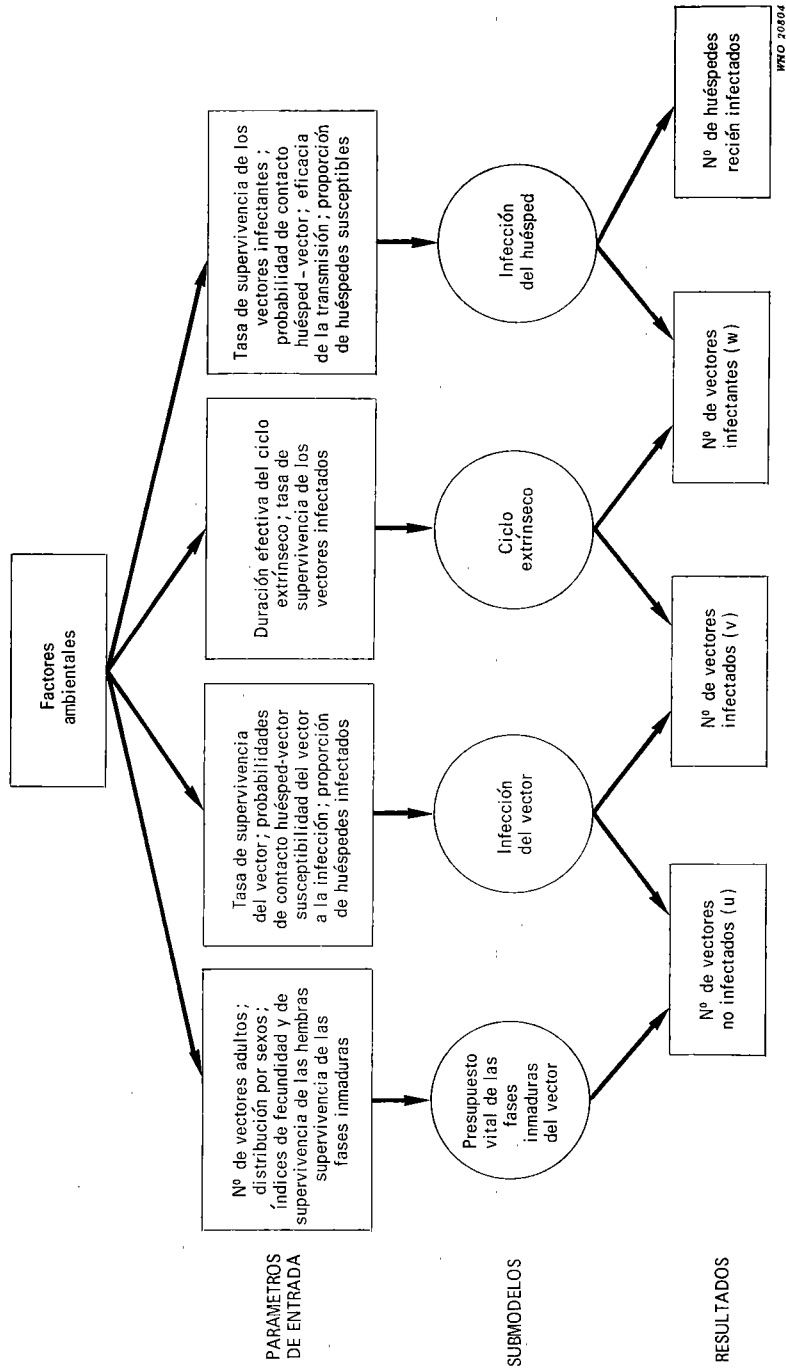
Fecundidad y supervivencia de las hembras. Los datos requeridos deben permitir establecer tablas de fecundidad para los distintos grupos de edades de la población y serán el resultado de estudios de fecundidad y de estimaciones de la supervivencia de las hembras.

Tasa de supervivencia de las fases inmaduras. Este parámetro se deducirá de estimaciones absolutas del número de huevos, larvas y pupas sobre el terreno y, siempre que sea posible, de una evaluación directa de la mortalidad.

Tasa de supervivencia del vector. Este parámetro ha de establecerse para vectores no infectados (u), infectados (v) e infectantes (w). Cuando se trata de agentes patógenos como *Plasmodium* spp. los tres valores pueden ser análogos, pero hay otros patógenos (v.g., *Wuchereria bancrofti*) de los

¹ *Org. mund. Salud Ser. Inf. técn.*, 1967, N° 368.

FIG. 1. ESQUEMA DE UN SISTEMA VECTOR-ENFERMEDAD



WHO 20804

que se sabe que reducen la longevidad; en el caso de algunos arbovirus, los adultos emigrantes se contarán como « muertes » en el sistema de población considerado. Así pues, un desglose más detallado de la tasa de supervivencia en sus distintos componentes puede servir para distinguir el grado de actividad migratoria de la mortalidad verdadera.

Probabilidades de contacto entre el huésped y el vector. Este importante parámetro se usa para determinar la probabilidad de que un vector dado se dedique a la actividad (en general la alimentación) por la que se puede transmitir el agente patógeno entre el huésped y el vector. Como suele ser muy difícil de determinar, en su lugar puede usarse el índice de selectividad de la hematofagia (véase la pág. 21), índice compuesto que refleja bien ese parámetro y que se calcula teniendo en cuenta la abundancia de una especie huésped, la relación entre ésta y la de otros posibles huéspedes (si los hubiera), los periodos de actividad del huésped y del vector, los micro-habitats de uno y otro, la preferencia del vector por los distintos huéspedes, el estado fisiológico del vector cuando se posa sobre el huésped y la irritabilidad de éste.

Susceptibilidad del vector a la infección. Este parámetro se usa para medir la probabilidad de que un vector quede infectado por el agente patógeno después de haberse alimentado en un huésped infectante. Esta probabilidad depende básicamente de la susceptibilidad genética de la población vectora, aunque la cantidad de sangre ingerida (y, en consecuencia, el número de agentes patógenos) puede influir en la susceptibilidad.

Ciclo extrínseco efectivo del agente patógeno en el vector. La temperatura influye con frecuencia sobre el periodo de incubación del agente patógeno en el vector. Cuando, como ocurre en los mosquitos, existe un ciclo de alimentación (dependiente del ciclo gonotrófico) de, por ejemplo, tres días, el valor del parámetro tendrá que expresarse en múltiplos de la duración de este ciclo para obtener un ciclo extrínseco eficaz (por ejemplo, de nueve, doce o quince días).

Eficacia de la transmisión. Este parámetro se utiliza para expresar la probabilidad de que un vector infectante transmita por contacto un agente patógeno a un huésped susceptible y puede depender de ciertos factores, por ejemplo, el grado de inmunidad y la administración de medicamentos al huésped.

Cambios de la población huésped en relación con el estado de enfermedad. Es necesario evaluar la proporción de individuos infecciosos para el vector y de individuos susceptibles a la enfermedad. En este contexto, las referencias se limitarán a estas dos clases (Cvjetanović y cols., 1971).

El modelo de la figura 1 puede ampliarse para incluir los vectores inmigrantes llegados al habitat desde criaderos del exterior y cuya infectividad habría que evaluar. La identificación de vectores inmigrantes

plantea problemas especiales y en la página 23 se estudia la determinación del radio de vuelo.

La introducción de un parámetro en un modelo está justificada aun cuando no haya ningún método idóneo para determinar sobre el terreno los valores correspondientes. Así, por ejemplo, la probabilidad de que un vector se alimente en un ser humano es un parámetro que puede definirse claramente, pero que en la práctica rara vez se puede medir con exactitud; sin embargo, la simulación permite comprobar los efectos de las variaciones de ese parámetro dentro de unos límites especificados.

Al determinar qué partes de un sistema vector-enfermedad deben incluirse en un modelo, hay que prestar atención a dos requisitos que en parte son contradictorios:

a) La agregación de parámetros y la determinación de los valores resultantes proporcionan datos que son estadísticamente más fidedignos para los trabajos de simulación que los obtenidos evaluando por separado cada uno de los parámetros. Así, por ejemplo, si en un estudio de simulación de la infección de un huésped se dispusiera de una medida fidedigna del índice de vectores infectantes podría prescindirse de los parámetros de presupuesto vital de los vectores, infección vectorial y ciclo extrínseco. Análogamente, mientras que es muy difícil estimar la probabilidad de contacto entre el vector y el huésped, puede medirse en cambio el producto de ésta por la población vectorial — es decir, la frecuencia media de picaduras en el hombre — en el curso de 24 horas.

b) El análisis de las causas de variación de cualquier resultado requiere la medición de los cambios de los componentes y su inclusión en el modelo. Por lo tanto, desde el punto de vista ecológico, el modelo ha de ampliarse para obtener el máximo rendimiento en cuanto al desglose y a la medición de parámetros, a fin de poder identificar finalmente (y, a ser posible, modificar) el parámetro determinante del cambio. Si se encuentra, por ejemplo, que el número de nuevos casos de infección fluctúa más en función del número de vectores infectantes (w) que de las modificaciones de la susceptibilidad del huésped o de la eficacia de la transmisión, puede ser conveniente determinar qué parámetro de los muchos que aparecen en la figura 1 ha causado este cambio del valor de w . Los estudios ulteriores acaso revelen que el fenómeno se debe a cambios del número de vectores adultos, en cuyo caso estaría indicado un análisis del presupuesto vital.

Los estudios ecológicos intensivos, por consiguiente, no sólo son útiles para organizar programas de vigilancia y de lucha contra las enfermedades sino también para planificar a largo plazo el mejoramiento de las condiciones del medio. Es de esperar pues que en los países con problemas de enfermedades transmitidas por vectores se emprendan estudios de este tipo, tal vez en forma de operaciones conjuntas en las que participen instituciones científicas y, en especial, departamentos universitarios.

2.2 Variables ecológicas de importancia

2.2.1 Capacidad vectorial

La capacidad vectorial es el producto de todos los factores cuya interacción da lugar a que un artrópodo vector se infecte con un agente patógeno determinado y lo transmita a su huésped vertebrado. En la actualidad no se dispone de un índice apropiado para expresar cuantitativamente esta sumación generalizada, aunque se han hecho algunas tentativas para establecerlo. Sin embargo, la capacidad vectorial constituye un medio operativo de evaluar la importancia relativa de un vector dado respecto a una enfermedad transmitida por artrópodos.

La capacidad vectorial supone dos tipos de consideraciones:

a) Los factores fisiológicos o intrínsecos que definen la capacidad de una especie de artrópodos para volverse infectante con un agente patógeno determinado. Dichos factores comprenden la variación genética del agente patógeno en relación con su virulencia para el artrópodo y para el huésped vertebrado; la susceptibilidad del vector a la infección por el agente patógeno (en particular los componentes genéticos); los factores fisiológicos del vector que rigen el desarrollo del agente patógeno; y la infectividad del agente patógeno para los huéspedes susceptibles.

b) La expresión ecológica de la capacidad fisiológica a través de las interacciones con el hombre y otros huéspedes vertebrados. Los factores más importantes son la densidad y longevidad de la población, las preferencias por los huéspedes y los hábitos de alimentación, y la dispersión y el radio de vuelo.

2.2.2 Tamaño de la población y distribución por edades

Las estimaciones de la población pueden ser relativas y absolutas (Southwood, 1966).¹ Las estimaciones relativas expresan el número de individuos en función de alguna unidad cuya relación con la población total no está clara, mientras que las estimaciones absolutas expresan el número de individuos por unidad del habitat.

Las primeras, sin embargo, suelen resultar más fáciles y proporcionan los siguientes datos:

a) índices que pueden usarse en ciertas partes de modelos de sistemas (v.g., frecuencia media de picaduras sobre el hombre);

b) comprobaciones útiles del orden de magnitud de los cambios en las estimaciones absolutas de la población.

Los Cuadros 1 y 2, basados en recientes actividades de los equipos de la OMS, aportan pruebas de la correlación existente entre las estimaciones

¹ Véase también: *Org. mund. Salud Ser. Inf. técn.*, 1967, N° 368.

CUADRO 1. COMPARACION DE LAS CIFRAS ABSOLUTAS DE ADULTOS CON EL INDICE DE PICADURAS: AE. AEGYPTI

	Adultos por hectárea		Indice de picaduras y contactos	
	Machos	Hembras	Machos	Hembras
Wat Samphaya, Tailandia				
agosto de 1967	560	1 381 ^a	1,9	4,3 ^b
diciembre de 1967	500	1 225	1,0	2,4
Buguruni, Tanzania ^c				
septiembre de 1969	—	14 750	—	9,6
4 de noviembre de 1969	—	8 112	—	5,3
24 de noviembre de 1969	—	5 921	—	4,1

^a Datos de Sheppard P. M. y cols. (1969) *J. Anim. Ecol.*, **38**, 661.

^b Datos de Yasuno, M. y Tonn, R. J. (1970) *Bull. Org. mond. Santé-Bull. Wld Hlth Org.*, **43**, 319.

^c Valores del índice de Lincoln obtenidos por Trpis, M. (1971) Documento inédito WHO/VBC/71.291.

CUADRO 2. COMPARACION DEL NUMERO ABSOLUTO DE LARVAS CON EL INDICE LARVARIO DE RECIPIENTES: AE. AEGYPTI

	Larvas por hectárea	Indice de recipientes
Bang Khen, Tailandia ^a		
febrero de 1969	3 161	38
Buguruni, Tanzania ^b		
mayo de 1969	23 853	25
julio de 1969	14 611	17
agosto de 1969	233	2
Msasani, Tanzania		
mayo de 1969	4 058	49
agosto de 1969	91	23

^a Datos del Servicio de Investigaciones sobre Aedes de la OMS, Bangkok (informe mensual inédito, febrero de 1969).

^b Datos de Trpis, M. (1970) Documento inédito WHO/VBC/70.227.

absolutas de la población y las relativas. Los tipos de índices que pueden obtenerse con los métodos de medición relativa de la población son especialmente útiles en las actividades de vigilancia y se estudiarán más adelante (véase la pág. 11).

Los métodos básicos para obtener estimaciones absolutas son cinco:

1) la captura del número de individuos encontrados en unidades de muestreo del habitat (por ejemplo, número de larvas de mosquito por recipiente de agua cuando se conoce la cantidad total de recipientes, o el número de *Heleidae* adultos por m² de terreno pantanoso);

2) el análisis de marcación-recuperación según el método aplicado por Sheppard y cols. (1969) a los mosquitos en Wat Samphaya (Bangkok);

3) reducción de la población con trampas, es decir, captura de cierto número de vectores por unidad de trabajo. A medida que la población disminuye por la «reducción» se capturan menos individuos por unidad de trabajo. Mediante una extrapolación de la gráfica se obtiene la población

total. Como ejemplo de este método cabe citar la recogida secuencial de larvas acuáticas en charcos de forma irregular (Wada, 1962a, 1962b);

4) la técnica del vecino más próximo: si los vectores están distribuidos al azar, la densidad puede determinarse en función de las distancias medias entre vectores vecinos. Este método es de escasa utilidad en la lucha antivectorial, pero se ha empleado para estudiar poblaciones de moluscos (Keuls y cols., 1963);

5) la distorsión de la estructura de la población, obtenida mediante la captura o la adición de una cantidad conocida de insectos, normalmente de un solo sexo, (Kelker, 1940).

Para obtener estimaciones absolutas en las cuatro fases de desarrollo — huevos, larvas, pupas y adultos — se usan los siguientes métodos de muestreo:

Huevos. La cantidad de huevos se estima normalmente por muestreo del habitat. En una pequeña zona de Bangkok se han hecho estimaciones de la población de *Ae. aegypti* mediante habitats simulados (Southwood y cols., 1972). Recientemente se ha efectuado otra estimación de las cifras absolutas de huevos de *Culex fatigans* en aldeas próximas a Nueva Delhi usando el muestreo por unidad de superficie de los habitats (desagües, estanques y pozos).

Larvas. Como las larvas de muchos vectores son móviles, a veces es posible extraerlas de las muestras por métodos basados en el comportamiento larvario o por medios mecánicos (Southwood, 1966). También se han efectuado estimaciones por recuento directo del número total de larvas por unidad de habitat o por unidad de superficie de éste. El último método resulta práctico para ciertas especies como *Ae. aegypti* (Southwood y cols., 1972), *Ae. togoi* y *Anopheles gambiae* (Christie, 1954), todas las cuales se reproducen en recipientes o en charcos y pequeños estanques. También se han estimado mediante el muestreo por unidad de superficie el número de anofelinos que se reproducen en estanques y arrozales (Cambournac, 1939; Goodwin y Eyles, 1942; Service, 1970¹). Es posible recoger la población total de larvas de un estanque grande por medio de una bomba (Christie, 1954) y se ha podido estimar el número de *An. quadrimaculatus* por unidad de superficie mediante la técnica de extracción con retel (Hess, 1941). Asimismo se ha usado el método de reducción por captura para estimar las poblaciones de larvas de *C. pipiens* y de *Ae. togoi* en charcos irregulares (Wada, 1962a, 1962b).

También se ha empleado el método de marcación, liberación y recuperación para hacer estimaciones absolutas de la población larvaria. Las larvas de mosquitos se pueden marcar de manera satisfactoria con radioisótopos (Welch, 1960; Garby y cols., 1966) y con colorantes. Ciertos

¹ Service, M. W. (1970) Documento inédito WHO/VBC/247-WHO/Mal/731.

colorantes se han mostrado especialmente útiles para marcar las fases inmaduras de algunas especies de insectos litófagos (Heron, 1968; Graham y Mangum, 1971) y recientemente se han obtenido alentadores con el azul Nilo A para marcar larvas de *C. p. fatigans*. También se pueden utilizar marcadores genéticos.

Pupas. Las estimaciones del número de pupas son muy útiles. La mortalidad de las fases inmaduras puede calcularse en función de la cantidad de huevos y de pupas. Los métodos antedichos de recuento de larvas también se pueden usar para evaluar la población de pupas. En Bangkok se han efectuado estimaciones satisfactorias de *Ae. aegypti* (Southwood y cols., 1972).

Adultos. La evaluación de los parámetros correspondientes a la fase adulta, que es en la que los mosquitos suelen actuar como vectores, puede considerarse desde dos puntos de vista: medición de la cifra absoluta de población y distribución por edades de ésta. La tasa de supervivencia — parámetro de gran importancia en los modelos epidemiológicos — puede determinarse en función de la tasa de eclosión y de sucesivas estimaciones de la población o bien analizando la distribución por edades.

Tamaño de la población. El conocimiento del número de mosquitos adultos que hacen eclosión es siempre muy útil para analizar el presupuesto vital, ya que cada individuo sólo puede registrarse en una ocasión. En el estudio sobre *Ae. aegypti* realizado en Bangkok se emplearon « trampas de emergencia », de las que existen muchos modelos (Bradley, 1926; Southwood, 1966).

Para tomar muestras de vectores adultos basándose en unidades de superficie se pueden utilizar numerosos métodos (desde los de extracción y « abatimiento » hasta los de comportamiento) según el vector y el habitat de que se trate. Las poblaciones de mosquitos suelen estimarse sobre la base de las capturas realizadas tras la pulverización de un local; sin embargo, en las habitaciones con techo de paja puede pasar inadvertido entre el 26% y el 60% de la población total (Symes y Hadaway, 1947; Vincke, 1946). El hecho de que muchos vectores se alimenten en un habitat y descansen en otro (véase la pág. 24) complica todavía más los métodos fundados en el total de capturas realizadas por unidad de muestra del habitat.

Entre los demás métodos usados para determinar la población, el más importante se basa en la técnica de marcación, liberación y recuperación.¹ La ecuación básica utilizada para el cálculo de la población (\hat{P}_i) es:

$$\hat{P}_i = \frac{a_i n_i}{r_i}$$

¹ *Org. mund. Salud Ser. Inf. técn.*, 1967, N° 368.

en la que a_1 representa el número de individuos marcados inicialmente, n_1 la importancia numérica de la segunda muestra y r_1 el número de individuos recuperados en la segunda muestra. Por consiguiente, las estimaciones hechas por este método son muy sensibles a todo error cometido en el recuento de los individuos recuperados. Todos los experimentos deben concebirse de manera que la mayor tasa posible de recuperación.

Adultos. A pesar de sus dificultades, los experimentos de marcación, liberación y recuperación se han practicado con buenos resultados en varias especies de mosquitos. El experimento más ambicioso se efectuó en un pequeño sector de Bangkok, donde se marcaron y liberaron ejemplares de *Ae. aegypti* varios días por semana durante un año. Aunque la tasa de recuperación fue sólo del 4% durante todo ese periodo fue posible hacer estimaciones aceptables de la población total (Shepard y cols., 1969). En Dar-es-Salaam, un experimento de marcación, liberación y recuperación de *Toxorhynchites brevipalpis* dio una tasa de recuperación del 10% aproximadamente. En otro experimento con *Ae. aegypti* se ha demostrado que con esta técnica pueden medirse los intervalos entre ciclos de alimentación sucesivos (McClelland y Conway, 1971).

Existen muchas técnicas para analizar los datos obtenidos en los experimentos de marcación, liberación y recuperación. Las diferencias entre unas y otras estriban sobre todo en las hipótesis relativas a la supervivencia de los individuos marcados. El método de análisis que el investigador se proponga aplicar determina asimismo el método de marcación, individual o de grupo.

A raíz de la introducción del ordenador ha vuelto a usarse el método original de Fisher y Ford, cuya solución iterativa había planteado hasta entonces diversas dificultades. Este método sigue teniendo el inconveniente de que da por supuesto un índice de supervivencia constante. El método estocástico de Jolly (véase Southwood, 1966) para el que Davies (1971) ha publicado un programa de ordenador, acepta una variación de la tasa de supervivencia a lo largo de todo el experimento, pero da por supuesto que la mortalidad no está relacionada con la edad del insecto marcado. Esta hipótesis es probablemente cierta para muchas poblaciones de insectos, pues la muerte accidental suele producirse antes de que la vitalidad disminuya con la edad; sin embargo, en los experimentos de marcación y liberación, la « mortalidad » corresponde esencialmente a la « tasa de pérdidas » y engloba tanto las muertes como la migración, que es una reacción propia de los insectos que acaban de hacer eclosión (Johnson, 1969).

Manly y Parr (1968) han descrito un nuevo método en el que la población se estima con independencia de los cambios de la expectativa de

vida con la edad. Según ese método, la población total (\hat{P}_1) se expresa por la siguiente ecuación:

$$\hat{P}_1 = \frac{n_1}{p_1}$$

en la que n_1 = importancia numérica de la muestra total capturada y p_1 = intensidad del muestreo (es decir, fracción de la población tomada como muestra). Para obtener una estimación de p_1 se compara el número de insectos marcados y capturados de la muestra n_1 con el número total de insectos marcados cuya presencia se conoce por haber sido marcados en una ocasión anterior y capturados más tarde. El método de Manly y Parr exige una marcación individual y la captura de un gran número de animales en tres o más ocasiones.

Para marcar insectos adultos se han usado numerosas técnicas (Southwood, 1966; Sheppard y cols., 1969).¹ En fecha reciente, el Servicio de Investigaciones sobre Lucha Genética contra los Mosquitos de Nueva Delhi (India)² ha preparado un método de automarcación de los mosquitos que hacen eclosión por medio de polvos fluorescentes.

Siguiendo el método de distorsión de la estructura de la población, el Servicio de Investigaciones de Nueva Delhi ha liberado un elevado número conocido de machos de *C. p. fatigans* entre la población indígena de mosquitos. La distorsión de la distribución por sexos ha servido de base para calcular la población total. Este método es especialmente útil para las poblaciones en las que la baja proporción de individuos recuperados dificulta las estimaciones basadas en la técnica de marcación, liberación y recuperación.

Distribución por edades. La tasa de supervivencia de la población de mosquitos puede determinarse a partir de su distribución por edades, siempre que ésta sea estable. La determinación de la distribución por edades suele denominarse clasificación por edades. En muchos artrópodos, las modificaciones del aparato reproductor femenino que aparecen después de uno o más ciclos gonotróficos permiten estimar la edad fisiológica de cada hembra. Con frecuencia es posible deducir de estas estimaciones la edad cronológica. A este respecto, los progresos más importantes se han realizado con los vectores del paludismo (Detinova, 1962). Sin embargo, como el recuento de los restos foliculares es muy difícil en muchas especies, de ordinario hay que limitarse a comprobar si se trata de una hembra mosquito parida o nulípara, observando el estado del oviducto o, simplemente, la presencia o la ausencia de restos foliculares. Mientras que una clasificación correcta de los individuos permite determinar la distribución

¹ Véase también: *Org. mund. Salud Ser. Inf. técn.*, 1967, N° 368.

² Proyecto conjunto del Consejo Indio de Investigaciones Médicas y de la OMS.

por edades de la población, los datos más sencillos relativos a la proporción de hembras paridas sólo aportan un índice que puede usarse para comparar poblaciones separadas en el espacio o en el tiempo. Sin embargo, si se conocen los intervalos entre la alimentación y la primera oviposición es posible calcular la tasa diaria de supervivencia en una población estable (Coz y cols., 1961; Garrett-Jones y Grab, 1964). Esta tasa facilita una información mucho más útil que la proporción de hembras paridas y debe calcularse siempre que sea posible. La principal dificultad que ofrece este tipo de estudio es la recogida de una muestra representativa de la población (Gillies, 1970).

Existen otras modificaciones estructurales postmetamórficas que pueden usarse para clasificar los insectos adultos por edades (Southwood, 1966); la más usada es el crecimiento diario de las capas de la cutícula (Neville, 1963). Hasta la fecha sólo se ha encontrado un número significativo de anillos de crecimiento en los insectos exopterigotos, aunque Schlein y Gratz¹ han señalado también su presencia en los apodemas torácicos de varios dípteros.

También se ha tratado de clasificar por edades a las poblaciones vectoras según la fase de desarrollo del agente patógeno o según otros parámetros, por ejemplo el índice esporozoítico diferido en los vectores anofelinos (Draper y Davidson, 1953; Davidson, 1955; Laurence, 1963; Van Dijk, 1966).

Las tasas diarias de supervivencia pueden calcularse también a partir de datos de liberación y recuperación utilizando, por ejemplo, el modelo determinista de Fisher y Ford o el estocástico de Jully.

Es un estudio sobre *Ae. aegypti* realizado en Bangkok, la tasa de supervivencia, obtenida por el primer método, varió a lo largo del año entre 0,7 y 0,9 (Sheppard y cols., 1969). Cerca de Rangún se calculó que la tasa de supervivencia de *C. p. fatigans* (ambos sexos) era de 0,9 durante la estación fría y seca (Macdonald y cols., 1968). Los primeros estudios sobre la distribución de las poblaciones de moscas tsetsé mediante técnicas de marcación, liberación y recuperación se deben a Jackson (1940, 1944 y 1948).

2.2.3 *Análisis del presupuesto vital*

El análisis del presupuesto vital (tabla de supervivencia) permite determinar las causas de las variaciones de la densidad de vectores. Este conocimiento de la dinámica de las poblaciones vectoras tiene especial interés para la elección de posibles métodos de lucha² y puede indicar las modificaciones de los factores ecológicos susceptibles de reducir el número de vectores. El análisis del presupuesto vital también permite

¹ Documento inédito WHO/VBC/71.293.

² *Act. of. Org. mund. Salud*, 1970, N° 184, pág. 68.

identificar los factores de mortalidad que dependen de la densidad y determinar la tasa neta de reproducción. Este último dato tiene una importancia fundamental para cualquier técnica de lucha genética. En algunos modelos relativos a las técnicas de liberación de machos estériles se ha partido del supuesto de una tasa de reproducción neta quintuple (Knipling, 1964). En las actividades sobre el terreno se debe calcular durante cierto tiempo la tasa real.

Para el análisis del presupuesto vital hay que disponer de estimaciones absolutas de la población. Sin embargo, como en la mayor parte de técnicas de censo cabe la posibilidad de que un mismo individuo sea contado más de una vez, antes de establecer el presupuesto vital conviene convertir los datos censales. Se dispone de diversas técnicas aplicables a los insectos con generaciones discretas (Southwood, 1966); el Servicio de la OMS de Investigaciones sobre *Aedes* establecido en Bangkok también ha preparado algunos métodos en relación con sus estudios sobre *Ae. aegypti* (Southwood y cols., 1972).

En 1967 un grupo científico de la OMS señaló la falta de datos cuantitativos sobre la dinámica de las poblaciones de vectores.¹ Desde entonces, se han llevado a cabo dos estudios. En Bangkok (Sheppard y cols., 1969; Southwood y cols., 1972) se investigaron siete parámetros en relación con el *Ae. aegypti*: natalidad potencial máxima, número de huevos puestos, capacidad de eclosión de los huevos, número de vectores inmaduros, índices de desarrollo de las fases inmaduras y tamaño y supervivencia de la población adulta. Los resultados demostraron que las variaciones del número de adultos que hacen eclosión dependen más de las variaciones de la mortalidad que de las de la natalidad, y que las variaciones de la mortalidad total, desde la fase de huevo a la de pupa, se debían principalmente a variaciones de la supervivencia en el cuarto estadio larvario y durante el periodo comprendido entre la fase de huevo y el segundo estadio larvario. Los estudios realizados indicaron que la cantidad de adultos aumentaba antes del ascenso estacional del dengue a consecuencia del aumento de la supervivencia de los adultos y, especialmente, de las larvas. Un estudio sobre *C. tarsalis* realizado en California (Hagstrum, 1971) ha revelado un aumento de la mortalidad entre el tercero y el cuarto estadios larvarios.

2.2.4 *Habitats larvarios*

Para saber cómo aparecen los artrópodos vectores y cómo combatirlos es indispensable poseer un conocimiento detallado de la ecología de sus habitats larvarios. Para ello puede ser necesario el estudio de los microhabitats y el empleo de técnicas especiales para evaluar la influencia

¹ *Org. mund. Salud Ser. Inf. técn.*, 1967, N° 368.

de los factores ambientales. En el caso de los mosquitos, estos requisitos son fáciles de satisfacer con las especies estenotópicas como *Ae. aegypti*, que se reproducen predominantemente en habitats artificiales. En cambio, no ocurre lo mismo con las especies euritópicas (v.g., *An. quadrimaculatus*, *C. tritaeniorhynchus* y *Ae. vexans*), que crían en microhabitats muy diversos dentro de la misma área de reproducción. En estos casos conviene clasificar los habitats desde el punto de vista ecológico, sobre todo las plantas asociadas a la producción de larvas. Estos microhabitats ecológicos pueden clasificarse en categorías cuantitativas según su capacidad de producción de mosquitos (Hess y Hall, 1945). La información así obtenida puede usarse: *a*) para levantar mapas de las zonas de criaderos de larvas donde sea necesario adoptar medidas de lucha antivectorial; *b*) para hacer una evaluación epidemiológica con el fin de calcular la producción de mosquitos previsible en circunstancias naturales o en situaciones artificiales, por ejemplo las resultantes de proyectos de aprovechamiento de recursos hidráulicos (Hess y cols., 1960); y *c*) para elegir las medidas de lucha antivectorial más apropiadas. Aunque ya se dispone de una información detallada sobre los microhabitats larvarios de ciertos mosquitos anofelinos y culicinos, todavía quedan muchas especies que requieren un estudio ecológico intensivo.

2.2.5 Acoplamiento

Aunque desde hace varios años se viene estudiando el comportamiento de los vectores en materia de acoplamiento, hay algunos aspectos de este problema que ofrecen especial interés para la lucha genética y que exigen con urgencia un estudio cuantitativo. La edad en que se efectúa el acoplamiento y la frecuencia de éste pueden determinarse combinando las observaciones sobre el terreno con experimentos de laboratorio. La liberación de hembras vírgenes de mosquitos *Ae. aegypti* y *C.p. fatigans* previamente marcadas y su ulterior recuperación han aportado datos sobre la edad en que se efectúa el acoplamiento. Las diferencias estacionales pueden ser muy importantes desde el punto de vista de la lucha antivectorial. En los estudios sobre *C.p. fatigans* realizados cerca de Nueva Delhi se ha observado, por ejemplo, que durante la estación cálida y húmeda esos insectos se acoplaban generalmente a las 54-72 horas de edad, mientras que en la estación fría el acoplamiento se retrasaba hasta la edad de 160 horas.

2.2.6 Contacto entre el vector y el huésped

Para comprender la epidemiología de toda enfermedad transmitida por vectores es indispensable conocer con detalle los tipos de contacto entre el vector y el animal vertebrado cuya sangre le sirve de alimento. Este conocimiento puede dar también una indicación acerca de las posi-

bilidades zooprofiláticas de los animales domésticos y de otros huéspedes vertebrados (Hess y Hayes, 1970).

La evaluación cuantitativa de los contactos entre el vector y el huésped en un momento y en un lugar determinados permite prever la aparición de situaciones peligrosas desde el punto de vista epidemiológico y adoptar las medidas apropiadas de prevención y lucha antivectorial.

La importancia de los contactos entre el vector y el huésped depende en gran parte de los hábitos alimentarios del vector y de la disponibilidad y actividad de los huéspedes en el momento y el lugar en que el vector se encuentra activo.

Un aspecto importante de los hábitos alimentarios de los vectores es la preferencia trófica, es decir la tendencia a alimentarse en ciertas especies de vertebrados y no en otras. Existen muchos grados de preferencia trófica, desde la estricta preferencia de los piojos por sus huéspedes específicos hasta el eclecticismo de los triatomas que se alimentan en huéspedes muy diversos. Incluso dentro de un mismo grupo de artrópodos pueden encontrarse preferencias tróficas muy distintas: *C. tarsalis*, por ejemplo, se alimenta sobre especies muy diversas de aves y mamíferos, mientras que *Culiseta inornata* lo hace principalmente sobre mamíferos y ciertas poblaciones de *C.p. pipiens* se limitan casi exclusivamente a las aves (Tempelis y cols., 1967). También pueden diferir considerablemente las preferencias tróficas de una misma especie según las zonas geográficas en que se encuentre; así, por ejemplo, *Ae. simpsoni* pica con facilidad al hombre en algunas partes de su zona de difusión, pero no en otras.

Las preferencias alimentarias también pueden evaluarse comparando la frecuencia media de picaduras (habida cuenta de la disponibilidad relativa de otros posibles huéspedes); para ello se recurre por lo general a la captura de los ejemplares que entran en contacto con el huésped para chupar su sangre o al uso de trampas con diversos huéspedes como cebo (Dow y cols., 1957). La frecuencia media con que los vectores infectivos pican al hombre es probablemente el índice más significativo de la transmisión (Hess y Hayes, 1967). Otro método consiste en determinar — generalmente mediante una prueba de precipitinas — la procedencia de la sangre ingerida por vectores capturados en sus habitats naturales. La interpretación de los resultados de este último método se ve complicada por la dificultad de obtener una muestra representativa de la población de mosquitos en sus diferentes lugares de reposo y de identificar ingestiones múltiples sobre huéspedes de la misma especie.

Los resultados obtenidos en estas investigaciones sólo pueden interpretarse como expresión de una preferencia trófica si se tienen en cuenta los datos sobre la disponibilidad relativa de los huéspedes cuya sangre se ingiere y sobre otros muchos factores ecológicos que se examinarán más adelante. Para calcular la preferencia alimentaria real (índice de

selectividad de la hematofilia) hay que conocer la clase y el número de huéspedes de que disponen los vectores en el momento de su alimentación (Hess, Hayes y Tempelis, 1968). Ese índice de selectividad es la proporción entre el porcentaje de ingestiones de sangre en un huésped determinado y el porcentaje de éste en la población total de huéspedes disponibles. Un índice de selectividad de valor 1 significa que la alimentación no es selectiva; si es menor de 1 indica que el vector evita el contacto con el huésped mientras que si es mayor de 1 revela una preferencia alimentaria real. En el estudio efectuado en Hawai sobre *C. p. fatigans* (Hess y Hayes, 1970), donde se aplicó este tipo de cálculo, la prueba de las precipitinas reveló que en los ejemplares repletos de sangre casi dos tercios de las ingestiones procedían de aves, lo que hizo pensar que el *C.p. fatigans* era ornitófilo; sin embargo, el cálculo de los índices de selectividad de la hematofilia mostró una preferencia alimentaria real por un mamífero (el perro), con un índice de selectividad de 7.

La disponibilidad de otros posibles huéspedes puede influir mucho en el índice de antropofilia de una especie vectora. Este índice puede calcularse si se obtienen datos sobre la disponibilidad relativa del hombre y de otros huéspedes (índice de selectividad de la hematofilia). La estimación del índice de selectividad puede usarse también para evaluar cuantitativamente la tendencia a alimentarse al aire libre (exofagia) y bajo techado (endofagia).

Convendría hacer mayor uso de los índices de selección del huésped (por ejemplo, el índice de selectividad de la hematofilia) para estudiar las capacidades vectoriales y las posibilidades zooprofilácticas de los animales domésticos y de otros huéspedes vertebrados. A veces es posible obtener una medida directa de la preferencia alimentaria mediante experimentos de elección sistemática basados en el olfatómetro (Gouck, 1972) u otras técnicas de presentación sistemática de las distintas posibilidades de elección (Dow, Reeves y Bellamy, 1957).

El *ciclo de picaduras*, que corresponde al intervalo entre las sucesivas ingestiones de sangre por el vector, constituye otro importante aspecto de los hábitos de alimentación. La estimación de este ciclo depende en gran medida de experimentos de laboratorio, ya que con frecuencia es imposible observarlo directamente en la naturaleza. En el caso de los *Nematocera*, dicho ciclo puede calcularse basándose en la duración del ciclo gonotrófico. A su vez, también se ha usado el valor recíproco del ciclo gonotrófico del vector en la naturaleza como expresión de la frecuencia de picaduras (hábito de picar al hombre) para estimar la capacidad vectorial de los vectores del paludismo. Sin embargo, ciertas observaciones sobre el terreno han revelado que algunas poblaciones vectoriales pueden ingerir más de una vez sangre durante un solo ciclo gonotrófico.

La frecuencia del contacto huésped-vector depende mucho de los factores ambientales, especialmente la temperatura y la humedad. Cuando

las temperaturas son bajas el número de picaduras suele disminuir. El contacto entre vector y huésped puede reducirse mucho o interrumpirse por completo en condiciones climáticas desfavorables de frío o sequía. Por otra parte, el contacto huésped-vector es escaso en ciertos mosquitos a causa de su autogenia, es decir, su aptitud para producir una primera puesta de huevos sin ingestión previa de sangre. La autogenia es una característica general del *C. p. molestus* en las zonas urbanas y también se ha observado en variedades de otras muchas especies. Esta característica se asocia la mayoría de las veces con estenogamia, lo cual facilita la colonización de algunas especies (v.g., *Ae. caspius*, *Ae. detritus*, y *C. modestus*) que de otro modo sería difícil criar. La asociación de estas características tiene interés con miras a la producción en masa de insectos para la lucha biológica.

Desde el punto de vista del contacto huésped-vector tienen también importancia el momento (de día o de noche) y el lugar (bajo techado o al aire libre) en que el vector se alimenta, habida cuenta de la presencia y la accesibilidad de huéspedes. Estos factores pueden variar mucho según las condiciones climáticas a lo largo del año. Las variaciones estacionales del contacto huésped-vector pueden tener gran importancia epidemiológica. Los huéspedes de gran tamaño suelen atraer más a los vectores, por despedir mayores cantidades de anhídrido carbónico. Por otra parte, dentro de una misma población de huéspedes se observan diferencias individuales en lo relativo al poder de atracción de los vectores.

Muchos de los parámetros biológicos que influyen en la tasa de contacto huésped-vector (por ejemplo, la tasa de reproducción, los tipos de movimiento, la longevidad y la densidad) están a su vez sometidos a la influencia de factores exteriores, lo cual dificulta considerablemente la obtención de estimaciones satisfactorias de dicha tasa de contacto.

En muchos artrópodos vectores no voladores (v.g., pulgas, garrapatas y otros ácaros) la relación huésped-vector es más estrecha por existir con frecuencia una gran dependencia entre la densidad del vector y la de la especie huésped. Así pues, los factores ecológicos que influyen en los tipos de movimiento o en la densidad de la población huésped influyen también considerablemente en la densidad de población y en los índices de infestación de la especie vectora y, en consecuencia, en la tasa de contacto observada.

2.2.7 Susceptibilidad de los vectores a la infección

Una variable decisiva para evaluar la capacidad vectorial de un artrópodo es su susceptibilidad a la infección por un agente patógeno determinado. Hasta ahora apenas se ha estudiado la importancia de las variaciones genéticas en el agente patógeno (expresadas como virulencia) y en su vector (expresadas como adaptabilidad para el establecimiento,

la incubación y el desarrollo del agente patógeno hasta el momento en que puede ser infectivo para el próximo huésped vertebrado). En el caso del virus de la encefalitis equina venezolana, se conocen cepas epidémicas y cepas endémicas; al mismo tiempo, las diferentes especies y razas de mosquitos no tienen la misma aptitud para dejarse infectar por el agente patógeno ni para transmitirlo a los huéspedes susceptibles. Así, por ejemplo, en *Ae. aegypti* se ha demostrado que la susceptibilidad a la infección por las filarias *Brugia* y *Wuchereria* (Macdonald y Ramachandram, 1965) y por *P. gallinaceum* (Kilama y Craig, 1969) tiene una base genética.

Las variaciones genéticas que se reflejan en la susceptibilidad del insecto a la infección por el agente patógeno se manifiestan en forma de factores fisiológicos que regulan la supervivencia, la multiplicación y el desarrollo de dicho agente. El conocimiento de esos factores genéticos y fisiológicos es indispensable para organizar operaciones integradas de lucha a largo plazo.

2.2.8 *Dispersión y radio de vuelo*

La dispersión de los vectores a partir de sus criaderos tiene una importancia considerable en la epidemiología de las enfermedades transmitidas por vectores. Con frecuencia es el factor que determina la zona en que un vector determinado entrará en contacto con el hombre o con otros huéspedes vertebrados, así como la importancia de este contacto. Algunos vectores se dispersan sobre todo volando o desplazándose por el suelo, mientras que otros lo hacen pasivamente, siendo transportados por los huéspedes en que descansan o de que se alimentan. La mayoría de los estudios sobre dispersión vectorial se han hecho en dípteros, sobre todo en mosquitos.

En los artrópodos, los dos tipos básicos de dispersión son el migratorio y el apetitivo (trivial). La información sobre los tipos de dispersión por vuelo de los mosquitos suele obtenerse marcando poblaciones inmaduras o adultos (con colorantes, pinturas de secado rápido o radioisótopos) y recuperándolas a diversas distancias del punto de liberación. Se ha podido deducir el radio de vuelo de ciertas poblaciones que tienen una sola zona de cría localizada en una región determinada. También se utilizan los marcadores genéticos, por ejemplo el color de los ojos o las marcas abdominales y torácicas. Un problema importante es que la captura, cualquiera que sea la técnica empleada, sólo puede dar resultados parciales que no representan a la totalidad de la población vectorial. Por tal razón, algunos investigadores han usado combinaciones de diversas técnicas, por ejemplo trampas luminosas, trampas con cebo, capturas sobre el huésped, trampas de anhídrido carbónico y captura en los lugares de reposo naturales.

También se han utilizado diversos índices de dispersión por vuelo.

La distancia máxima de vuelo (DMV) apenas tiene interés por ser sumamente variable y difícil de determinar y no tener gran significación epidemiológica. Un índice mucho más útil es la distancia a que se recuperan ciertos porcentajes dados de la población, por ejemplo el 50% (DV₅₀) o el 90% (DV₉₀). En el caso del *Ae. taeniorynchus*, se han obtenido valores de DV₅₀ y DV₉₀ en Florida (Provost, 1952) y Georgia (Bidlingmayer y Schoof, 1957). El cálculo de estos índices puede ser erróneo, si no se tiene en cuenta que la superficie de las sucesivas zonas concéntricas aumenta en proporción directa al cuadrado de la distancia al centro. Los índices de distancia de vuelo también varían mucho y deben determinarse por separado en cada situación. Esos índices miden sólo la proporción de la población que no ha perdido el contacto visual con el suelo — proporción que, según se ha demostrado, es bastante grande en muchas especies de insectos (Johnson, 1969) — y, por consiguiente, no comprenden los insectos que se han elevado a alturas considerables.

El radio de vuelo eficaz es la distancia a que las hembras de una especie determinada pueden alejarse de un criadero en número suficiente para mantener la transmisión endémica o epidémica de una enfermedad. Es difícil de medir, ya que depende de la densidad de la población, la tasa de infección, la frecuencia media de picaduras y la distancia de dispersión de la especie vectora. Sin embargo, un índice de este tipo sería útil para determinar la extensión de la zona en que se necesitaría emprender la lucha antivectorial para proteger a la población humana contra la transmisión de la enfermedad.

2.2.9 Lugares de reposo

Importa conocer los lugares de reposo de los vectores para establecer índices de la población, elegir las medidas apropiadas de lucha química y capturar ejemplares para analizar la sangre ingerida, determinar las tasas de infección, clasificar la población por edades y practicar otros análisis de la misma. Los lugares de reposo varían mucho según los diferentes tipos de vectores (v.g., mosquitos, simúlidos, flebótomos, pulgas, piojos y chinches). Sigue siendo muy difícil encontrar los lugares de reposo naturales de la mayoría de los vectores exófilos tales como *An. balabacensis* y *Simulium damnosum*.

Los siguientes datos sobre *Glossina morsitans* muestran bien a las claras la utilidad de conocer los lugares de reposo de los vectores:

1) una elevada proporción (aproximadamente el 70%) de moscas tsetsé que reposan durante el día están repletas de sangre o han ingerido sangre recientemente;

2) durante el día las moscas que han ingerido sangre suelen reposar en los troncos de los árboles, lo más cerca que pueden del suelo;

3) las moscas tsetsé que no han ingerido sangre presentan a lo largo del día un cambio de sus preferencias por el lugar de reposo; durante el día reposan en los troncos de los árboles, al anochecer se instalan en el haz de las hojas y al amanecer regresan a los troncos.

Como las moscas tsetsé pasan la mayor parte del tiempo en reposo (digiriendo la sangre ingerida o esperando un huésped), es importante identificar sus lugares de reposo favoritos a fin de elegir los sitios más apropiados para la aplicación de insecticidas. Este dato puede abrir nuevas perspectivas a los estudios de población sobre las diversas especies de *Glossina*, inclusive las que no se sienten fuertemente atraídas por el hombre.

Los lugares de reposo nocturno se han estudiado por dos técnicas: a) liberando moscas tsetsé marcadas con colorantes fluorescentes y localizándolas acto seguido con luz ultravioleta o b) liberando moscas tsetsé marcadas con diminutas perlas de vidrio reflectoras e identificándolas después con una linterna eléctrica.

2.2.10 Invernación y estivación

El estudio de la invernación y de la estivación de los vectores y de las modificaciones fisiológicas que éstos sufren en las épocas de clima adverso constituye una parte esencial de la ecología vectorial. Se han depurado las técnicas de recogida de huevos latentes de *Aedes* (*Ochlerotatus*) spp. y se ha demostrado la existencia de factores genéticos que influyen sobre la supervivencia y el periodo de eclosión de los huevos de *Ae. aegypti*.

Despiertan gran interés las fases adultas y, aun cuando apenas se conocen otros lugares de invernación distintos de las viviendas y las cuevas, las investigaciones sobre esta cuestión pueden facilitarse construyendo cobijos artificiales con hierbas y maleza, como se hizo en Francia para el estudio del *C. modestus*. Al colocar tiendas de plástico sobre esos cobijos artificiales se ha visto que el aumento de la temperatura y de la concentración de anhídrido carbónico estimulan la actividad de las hembras invernantes. Convendría reunir más datos sobre la invernación de la mayoría de los vectores de las zonas templadas, por ejemplo del *C. tritaeniorhynchus* en Corea.

La duración del día es uno de los factores que influyen sobre la invernación y sobre la reactivación en primavera; ahora bien, conviene buscar también otros posibles factores.

Ciertas especies como *C. pipiens* no ingieren sangre ni antes ni durante la invernación. Antes de invernarse alimentan solamente de azúcares, lo cual les permite constituir una reserva de grasa corporal suficiente para sobrevivir durante el invierno. Su desarrollo ovárico se detiene por completo hasta la primavera. Otras especies presentan un estado de semi-invernación con disociación gonotrófica y continúan ingiriendo

pequeñas cantidades de sangre durante el invierno; este régimen puede bastar para que no se interrumpa la transmisión de la enfermedad, como ocurre en Europa con el paludismo transmitido por *An. labranchiae atroparvus*.

Con todo, las necesidades nutritivas de la mayoría de las especies, sobre todo de las que invernan en la vegetación, apenas se conocen y pueden variar de una especie a otra. Importa sobre todo saber si los vectores potenciales de virus ingieren o no sangre. Aunque se han aislado algunos virus en mosquitos invernantes, por ejemplo el virus WEE en *C. tarsalis* y el virus Tahyna en *C. modestus*, no ha podido determinarse la importancia de los mosquitos capaces de mantener un virus durante la hibernación. En el terreno experimental se ha demostrado que en el Japón el virus JE sobrevive durante el invierno en *C. pipiens* y que en Checoslovaquia el virus Tahyna lo hace también en *Culiseta annulata*.

Existen menos datos sobre la estivación que sobre la hibernación. En una zona semidesértica del Sudán se ha demostrado recientemente que el *An. gambiae* puede sobrevivir durante nueve meses (Omer y Cloudsley-Thompson, 1970). En la estación seca que, en esa zona, corresponde también a la época invernal, todos los posibles habitats larvarios desaparecen durante varios meses. Se ha observado que las hembras de *An. gambiae* reposan en las casas, las madrigueras y las grietas del suelo. Estas hembras ingerían a intervalos de varias semanas cantidades de sangre inferiores a las acostumbradas y solamente en el curso de varios meses producían un lote de huevos que ponían al comienzo de la estación lluviosa. Importa pues emprender estudios para comprobar la prevalencia de ese comportamiento de estivación en *An. gambiae* y en otras especies en las regiones con condiciones climáticas extremas.

2.2.11 Ciclos diarios y estacionales

Al establecer un plan de captura con los calendarios y métodos correspondientes hay que tener en cuenta los ciclos de actividad diaria de los vectores. Existen abundantes datos sobre las variaciones de los ciclos de picaduras en las poblaciones de mosquitos vectores y, en el caso de las capturas con cebo, lo esencial es efectuarlas en función de la puesta y la salida del sol más que a horas fijas, con objeto de asegurar la validez de las comparaciones entre localidades y estaciones diferentes. Otro importante elemento de los ciclos diarios son las notables variaciones de los lugares de reposo elegidos por los vectores en un periodo de 24 horas, variaciones que deben tenerse en cuenta cuando se proceda a capturarlos a mano, en lugares de reposo artificiales.

Los ciclos diarios pueden estar influidos a su vez por los cambios estacionales. En Francia, por ejemplo, se ha visto que *C. modestus* sólo pica durante el día después de abandonar en mayo sus lugares de inver-

nación. Sin embargo, las generaciones siguientes que aparecen durante el verano y a comienzos del otoño pican casi siempre por la noche, aun cuando la temperatura nocturna sea la misma que en mayo.

Es evidente la importancia que tienen para las poblaciones vectoriales los cambios estacionales, sobre todo los relativos a la pluviosidad, la temperatura y la humedad relativa. Todos los parámetros que determinan la importancia de una población están influidos a su vez directa o indirectamente, por las modificaciones del medio. Los ejemplos que siguen ponen bien de manifiesto los efectos de esos cambios estacionales.

Desarrollo de las fases inmaduras. Los estudios sobre las tablas de supervivencia del *Ae. aegypti* realizados en Bangkok han demostrado que la capacidad de eclosión de los huevos varía según la estación y que la tasa de eclosión es significativamente menor durante la estación fría.

La temperatura influye claramente sobre el desarrollo de las larvas. En las inmediaciones de Nueva Delhi, por ejemplo, la duración de la fase larvaria del *C. p. fatigans* es por término medio de 11 días en la estación cálida y de 21 en la fría. En los climas templados el efecto de la temperatura es más pronunciado y el desarrollo de las larvas puede detenerse por completo en invierno. Otros factores que pueden ser estacionales, por ejemplo, el suministro de alimentos, suelen influir sobre la tasa de crecimiento larvario y el estudio de las tablas de supervivencia puede ayudar a identificarlos.

Tamaño de la población adulta. La pluviosidad estacional y las fluctuaciones de la temperatura influyen sobre la cantidad de criaderos disponibles, mientras que la duración de las fases inmaduras determina a su vez el tamaño de las poblaciones adultas. En Rangún, por ejemplo, la reducción del número de adultos de *C. p. fatigans* durante la estación húmeda puede atribuirse a la inundación de muchos habitats larvarios por las lluvias torrenciales. Sin embargo, lo más corriente es que con las lluvias aumente el número de habitats disponibles y de ahí que al comienzo de la estación húmeda se observen sorprendentes aumentos del número de vectores, por ejemplo, *An. gambiae*, *C. tritaeniorhynchus*, *Ae. simpsoni* y, en ciertas partes de Africa, *Ae. aegypti*. En cambio, en las zonas donde *Ae. aegypti* es esencialmente una especie doméstica (v.g., Tailandia, Indonesia y otras partes de Asia) la influencia de las lluvias sobre la producción diaria de adultos puede ser escasa.

Índices de supervivencia de adultos. Los índices de supervivencia de adultos están estrechamente relacionados con la temperatura y con la humedad relativa. En Tailandia y en algunas partes de la India, la supervivencia de *Ae. aegypti* y *C. p. fatigans* es menor durante los meses fríos que en las demás estaciones. En cambio, en situaciones climáticas extremas los índices de supervivencia pueden aumentar mucho. En Sudán, por ejemplo, el *An. gambiae* probablemente de especie B, tiene la estivación

durante una temporada de nueve meses de calor extremado y en los climas templados y fríos la mayoría de las especies *Culex* y *Anopheles* invernán durante los meses de frío más riguroso. El aumento de temperatura es el principal factor que determina la eficacia de *Xenopsylla cheopis* como vector del bacilo de la peste, mientras que el aumento de la humedad es la causa principal de que aumente el índice de supervivencia de las larvas de pulga.

Contacto entre el vector y el huésped. Se conocen varios ejemplos indiscutibles de variaciones estacionales en la elección del huésped por parte de las poblaciones vectoras. Algunas de esas variaciones están relacionadas con las disponibilidades de huéspedes. En California y en Colorado, por ejemplo, la especie *C. tarsalis* se alimenta más en mamíferos que en aves durante los meses de verano (Tempelis y cols., 1965, 1967). En ciertas aldeas próximas a Nueva Delhi se ha observado un cambio parecido: durante los meses de verano, *C. p. fatigans* pica más al hombre y menos al ganado (Kaul y Wattal, 1968). Conviene seguir estudiando esos cambios estacionales, a pesar de las dificultades que entraña su medición.

Otras variaciones estacionales en las poblaciones vectoras. La frecuencia con que el vector se alimenta es otro parámetro sobre el que pueden influir los cambios estacionales. El número de ingestiones de sangre puede no estar relacionado directamente con la fase de desarrollo ovárico. En consecuencia, la exactitud de los métodos de clasificación por edades basados en modificaciones de los órganos reproductores puede variar según la estación. Tanto el periodo de incubación extrínseco de los gérmenes patógenos como los índices de infección de las poblaciones vectoras fluctúan en respuesta a las modificaciones del medio y es posible que también suceda lo mismo con la susceptibilidad intrínseca de los vectores. Por otra parte, se ha demostrado que la dispersión depende de la temperatura: en las inmediaciones de Nueva Delhi, por ejemplo, los mosquitos *C. p. fatigans* se dispersan desde el punto de liberación a una velocidad de 4 metros por día en invierno y de unos 80 metros por día en verano.

Además de las variaciones resultantes de las influencias exteriores en el curso del año puede haber otras de un año a otro. Cabe concluir pues que, siempre que sea posible, los estudios ecológicos sobre los complejos huésped - vector - agente patógeno deben extenderse a lo largo de varios años.

3. INTERRELACIONES ENTRE ECOLOGIA Y VIGILANCIA EPIDEMIOLOGICA

El conjunto de nuestros conocimientos sobre los vectores en un momento dado proviene de dos fuentes: las encuestas sobre ecología fundamental realizadas en lugares escogidos y las operaciones corrientes

de vigilancia de carácter tanto nacional como internacional. Los métodos elegidos para esta vigilancia sistemática deben fundarse en la información y la experiencia adquiridas mediante las encuestas ecológicas que, a su vez, se han organizado en muchas ocasiones tomando como base la metodología que se ha revelado útil para vigilancia sistemática. Conviene pues considerar conjuntamente ecología y vigilancia.

Los métodos de vigilancia están destinados sobre todo a los artrópodos vectores, aunque en muchas ocasiones también hay que tener en cuenta los reservorios constituidos por vertebrados. En ambos casos, la vigilancia debe versar tanto sobre la distribución del germen patógeno como sobre la incidencia de la infección. Los principales objetivos de la vigilancia vectorial son: *a)* detectar la presencia de vectores o comprobar su ausencia y *b)* expresar cuantitativamente, aunque sea en forma empírica, la densidad de vectores o el contacto hombre-vector. Teniendo en cuenta la importancia de la lucha química, se incluyen en la vigilancia la determinación de los niveles de susceptibilidad de los vectores y de los reservorios a los insecticidas, acaricidas y rodenticidas.

3.1 Reservorios vertebrados

En ciertas situaciones, la presencia o la densidad de un huésped-reservorio adecuado puede determinar la ausencia o la presencia de una enfermedad determinada. En tales casos es indispensable someter a vigilancia no sólo a los vectores, sino también a las poblaciones que actúan de reservorios. Así se hace, por ejemplo, en los programas de vigilancia de la peste, de la leishmaniasis zoonótica y de la enfermedad de Chagas.

Aunque las precedentes recomendaciones se refieren a la vigilancia vectorial, no hay que olvidar que en las zoonosis antedichas y en otras el riesgo epidemiológico de infección está determinado por la presencia del vector y del reservorio, así como por su densidad. Por lo tanto, como ya se ha indicado, en todo programa de vigilancia habrá que tener en cuenta tanto el vector como el reservorio.

3.2 Vigilancia epidemiológica nacional

Objetivos. Los objetivos perseguidos con el establecimiento de redes nacionales de vigilancia antivectorial son múltiples. La finalidad de estas redes es: 1) proporcionar las necesarias estimaciones de la densidad y de la distribución de vectores en una zona o localidad, a fin de poder evaluar el riesgo de enfermedad; 2) servir de base para un programa de lucha eficaz; 3) hacer posible una coordinación internacional por mediación de la OMS. Las encuestas nacionales emprendidas en función de las necesidades y los recursos de cada país pueden contener detalles innecesarios para el programa internacional. En la vigilancia epidemiológica

nacional es especialmente importante que los entomólogos y los epidemiólogos trabajen en estrecha colaboración.

Prioridades. En la mayoría de los casos, los gobiernos deberán establecer un orden de prioridades respecto a los vectores que puedan ser objeto de programas de vigilancia mínimos en sus respectivos territorios. En cuanto a la elección de las zonas geográficas del país que deban incluirse en los programas de vigilancia permanente, habrá que fundarse en los datos epidemiológicos que indiquen dónde están los focos de la enfermedad vectorial de que se trate. A falta de esos datos, quizá sea necesario efectuar una encuesta epidemiológica previa. Los datos mencionados servirán también para determinar si la vigilancia antivectorial ha de ser permanente o puede limitarse a un periodo de tiempo restringido, así como para decidir cuándo puede darse por terminada.

Formación profesional. Para llevar a cabo cualquier programa de vigilancia sistemática es indispensable disponer de personal nacional con la formación adecuada. Importa en especial que el programa esté administrado y dirigido por un personal científico nacional con la competencia debida. La OMS puede facilitar ayuda para la formación de personal y la puesta en marcha de los programas de vigilancia, pero el programa propiamente dicho debe estar siempre a cargo de personal nacional. Si las técnicas que han de utilizarse en el programa de vigilancia son nuevas en el país de que se trate o para el personal que debe aplicarlas, habrá que dar a éste la formación apropiada.

3.3 Vigilancia epidemiológica internacional

Un sistema internacional de vigilancia regular de los vectores es un elemento indispensable para mantener despierto en el mundo entero el interés por los problemas de salud pública que aquéllos plantean y tiene especial importancia en esta época de gran desarrollo de los viajes internacionales.¹ También es muy interesante que los países en desarrollo adquieran conciencia de los problemas planteados por las enfermedades vectoriales con respecto a los proyectos de planificación económica. La vigilancia de las antes llamadas enfermedades cuarentenables se ejerce en el plano internacional desde hace muchos años.

La información requerida para la vigilancia epidemiológica internacional no necesita ser tan detallada como la utilizada en muchos programas nacionales, pero debe ser suficiente para poder apreciar la situación epidemiológica probable. Como los métodos adoptados para evaluar la incidencia y la densidad de los vectores han de aplicarse en países con diferentes fases de desarrollo, en general conviene que no sean complicados.

¹ *Vector control in international health*, documento inédito WHO/VBC/70.11.

Deben utilizarse métodos normalizados y uniformes con el fin de poder centralizar la comparación y el análisis de los datos obtenidos en la totalidad del sistema de vigilancia internacional. Los datos sobre la distribución y la densidad de los vectores, junto con los resultados de las pruebas de sensibilidad a los insecticidas, contribuirán a enriquecer el acervo internacional de datos.

Aunque los métodos de evaluación deben ser sencillos, conviene dar una formación especial al personal encargado de la vigilancia, que procederá de los servicios existentes de lucha antivectorial. Asimismo se le deben facilitar los medios necesarios para ejercer la vigilancia, especialmente equipo y medios de transporte adecuados. Para que esta vigilancia sea eficaz es indispensable proceder con rapidez en el cotejo y el análisis o evaluación de los datos recogidos.

3.4 Técnicas de vigilancia epidemiológica

El grado de complejidad de las numerosas técnicas de vigilancia es muy variable. Una vez establecido el orden de prioridad en la forma antes indicada, habrá que elegir una técnica de vigilancia que satisfaga los siguientes criterios: 1) el modo operatorio debe ser sencillo y seguro; 2) los parámetros elegidos para las mediciones deben ser biológica y epidemiológicamente válidos; y 3) como toda técnica de vigilancia supone necesariamente operaciones repetidas, el coste a largo plazo debe considerarse en relación con la utilidad de la información obtenida. En las guías técnicas de la OMS (OMS, 1971b, 1971c, 1971d) acerca de diversas enfermedades transmitidas por vectores se han descrito las técnicas que pueden usarse para el piojo del cuerpo, los anofelinos y los mosquitos *Aedes (Stegomyia)*. El uso de cualquiera de estas técnicas en las actividades nacionales de vigilancia suministrará también a la OMS la información requerida para su programa de vigilancia internacional. Convendría preparar otras guías técnicas para la vigilancia de vectores actuales o potenciales de otras enfermedades. Las técnicas correspondientes se considerarán, grupo por grupo, en su contexto ecológico. A continuación se estudian diversos métodos apropiados para la vigilancia internacional de los mosquitos *Anopheles*, *Ae. aegypti*, pulgas vectoras de la peste y otros grandes grupos de vectores.

3.4.1 Mosquitos anofelinos

La vigilancia de los anofelinos es importante por la función vectora de estos mosquitos en el paludismo, ciertas formas de filariasis y diversas infecciones víricas. La vigilancia antipalúdica se funda en una metodología bien establecida gracias al programa antipalúdico mundial y a la atención dedicada a este problema por el Comité de Expertos de la OMS

en Paludismo en algunas de sus reuniones.¹ Según la acepción actual de la expresión, la vigilancia antipalúdica está «destinada a descubrir, investigar y suprimir la transmisión residual, a prevenir y curar las infecciones, y a comprobar si se ha logrado efectivamente la erradicación» de la enfermedad (OMS, 1964).

La institución de un sistema de vigilancia de los principales vectores del paludismo se ha propuesto como un medio para evaluar el riesgo palúdico a que están expuestos los países que todavía no han iniciado actividades antipalúdicas de carácter nacional. Este sistema podría aplicarse también en las zonas donde esas actividades están en marcha o se han dado por terminadas. En este último caso, la vigilancia permitiría conocer la receptividad entomológica de la zona desde el punto de vista del restablecimiento de la enfermedad (OMS, 1971b).

En la actualidad suelen utilizarse varios parámetros entomológicos para evaluar el potencial de transmisión en las zonas palúdicas. Ningún parámetro basta por sí solo para este fin; así pues, cada uno de ellos debe interpretarse conjuntamente con los demás en relación con cada vector y cada zona, habida cuenta de la morbilidad.

Según los conocimientos disponibles acerca de una situación palúdica y del grado en que ésta se haya dominado, puede ser necesario obtener información sobre factores tales como la ecología de los posibles vectores; su reacción a las medidas de lucha y especialmente su sensibilidad a los insecticidas; las razones por las que no se ha podido interrumpir la transmisión en las zonas donde se han adoptado medidas de lucha antivectorial; y la receptividad, (expresada como potencial vectorial) de las zonas donde la enfermedad no tenga de momento importancia sanitaria. En este último caso conviene tener presente que los cambios ecológicos pueden ser beneficiosos o perjudiciales: los primeros permiten relajar la vigilancia, mientras que los segundos obligan a intensificarla.

Teniendo en cuenta las grandes variaciones del comportamiento de los vectores del paludismo y de las circunstancias ecológicas en que éstos viven, no es posible normalizar por completo los métodos entomológicos ni establecer índices que resulten enteramente comparables en todo el mundo. En consecuencia, aunque conviene utilizar la técnica de vigilancia apropiada para definir el potencial palúdico de una zona determinada, estas técnicas no resultan en general adecuadas para establecer un sistema internacional de vigilancia antivectorial. Importa pues establecer una distinción entre los parámetros mensurables que tienen una importancia principalmente epidemiológica y aquellos cuya importancia es ecológica (Garrett-Jones, 1970). Entre los primeros figuran dos que se prestan fácilmente a cierta normalización y, en consecuencia, pueden ser útiles

¹ *Org. mund. Salud Ser. Inf. técn.*, 1957, N° 123; 1959, N° 162; 1961, N° 205; 1964, N° 272; 1968, N° 382; y 1971, N° 467.

en los sistemas internacionales de vigilancia de los vectores del paludismo: el índice de contacto hombre-vector y la tasa de infección vectorial. Si ambos parámetros se miden por un procedimiento normalizado pueden servir para evaluar a la vez los reservorios de infección existentes en una zona y el potencial palúdico de la misma. Los mismos principios pueden aplicarse a los focos de filariasis transmitida por anofelinos.

En vista de las grandes diferencias que existen tanto entre los hábitos de picadura de las diversas especies de anofelinos como entre los hábitos de sus huéspedes, el índice de contacto hombre-vector sólo puede tener valor epidemiológico si se normaliza en lo que respecta al tipo real de contacto entre hombre-vector que se observe en la zona objeto de estudio. En la práctica, ello supone que tanto la cantidad de cebos como la de personal dedicado a la captura de mosquitos deben fijarse en función del número de personas que ocupan normalmente una vivienda o cabaña en la zona y los puntos de captura, bajo techado o al aire libre, deben elegirse de acuerdo con los hábitos de la especie vectora en lo referente a las picaduras y de las costumbres de la población local en materia de sueño. Por tal razón, las técnicas de distribución de cebos y de captura diferirán en la práctica de una zona a otra, pero si se normalizan en lo referente al tipo de contacto hombre-vector propio de cada zona suministrarán índices comparables.

3.4.2 *Aedes aegypti*

Esta especie, vectora de la fiebre amarilla y de otras enfermedades causadas por arbovirus, ha estado sometida durante medio siglo a una vigilancia sistemática en el medio doméstico y peridoméstico. La vigilancia es obligatoria en los puertos de mar y los aeropuertos con arreglo a lo dispuesto en el Reglamento Sanitario Internacional (OMS, 1971a) y consiste principalmente en la búsqueda de criaderos de ese vector en locales diversos, viviendas y sus alrededores.

El mejor índice para evaluar el grado de contacto entre el hombre y el vector es, sin embargo, la «frecuencia media de picaduras», que da también una idea de la densidad de la población de mosquitos adultos.

Más de 7000 informes sobre la distribución y la densidad del *Ae. aegypti* y de otros mosquitos *Stegomyia* se encuentran actualmente archivados en la «memoria» de un ordenador electrónico. Estos datos se han reunido en mapas, usando factores de conversión para expresar los tres índices larvarios deducidos empíricamente en forma de un denominador común, que es un valor de densidad comprendido entre 1 y 9. Una densidad de 4, por ejemplo, suele equivaler a un «índice de viviendas» de 18-28, a un «índice de recipientes» de 10-14 o a un «índice Breteau» de 20-34 (más adelante se explica la significación de estos índices). Están en estudio otros factores de conversión que permitan poner en relación los índices

larvarios con la población adulta. Las trampas para huevos son útiles para detectar pequeñas densidades de *Ae. aegypti* (por ejemplo, para descubrir la presencia de supervivientes tras una campaña de lucha o de erradicación). Aún no se sabe, sin embargo, si los resultados obtenidos pueden usarse cuantitativamente.

La frecuencia media de picaduras se expresa como la cantidad de hembras capturadas sobre cebo humano por hora-hombre de exposición. Los machos, que a veces se mezclan con las hembras, deben registrarse aparte pero no se tendrán en cuenta para calcular la frecuencia media de picaduras. Las evaluaciones deben hacerse en el momento del día o de la noche en que sea más intensa la actividad de los mosquitos.

Los índices larvarios se obtienen examinando todos los recipientes llenos de agua que se encuentren en las viviendas y sus alrededores, sin olvidar los jardines y los huecos de los árboles. En los poblados pequeños pueden examinarse todas las viviendas, pero en los de mayor tamaño y en las ciudades pequeñas conviene limitarse a cincuenta o más viviendas, que sean representativas de las diversas condiciones étnicas, económicas y ecológicas; por último, en las grandes ciudades cada barrio debe examinarse por separado. Clasificando las viviendas como positivas o negativas según que alberguen o no *Ae. aegypti* se deduce el índice de viviendas (porcentaje de viviendas examinadas con resultado positivo¹), mientras que haciendo lo mismo con los recipientes se obtiene el índice de recipientes (porcentaje de recipientes infestados) y el índice de Breteau (número de recipientes positivos por 100 viviendas). Aunque este último es el más informativo de los tres, el índice de viviendas es el más sensible para detectar poblaciones supervivientes dispersas.

Existe un método rápido y sencillo para las encuestas larvarias que consiste en recoger al azar una larva en cada recipiente y que permite (Sheppard y cols. 1969) medir la prevalencia relativa de las diferentes especies de mosquitos presentes en los recipientes. Cuando predomina el *Ae. aegypti*, los resultados obtenidos pueden usarse para calcular el índice de Breteau correspondiente a esta especie.

La vigilancia sistemática internacional de otros mosquitos *Stegomyia* está todavía en sus comienzos. En el caso de ciertas especies como *Ae. simpsoni*, *Ae. luteocephalus*, *Ae. albopictus* y *Ae. polynesiensis*, la frecuencia media de picaduras es actualmente el único método de validez general y ofrece la ventaja de revelar las posibles diferencias de contacto hombre-vector existentes en las distintas partes de la zona de difusión. Es importante escoger para las observaciones el momento del día en que esas especies son más activas. En la actualidad se ha iniciado la preparación de métodos para obtener índices larvarios de especies que crían en las

¹ Definido en el Reglamento Sanitario Internacional (OMS 1971a) como « índice de *Aedes aegypti* ».

axilas de las hojas, en los huecos de los árboles o en las cáscaras de coco, pero hasta ahora ninguno de esos métodos está a punto para su empleo en la vigilancia internacional.

3.4.3 Otras especies de mosquitos

La creciente abundancia de *C. p. fatigans* en las ciudades de los trópicos obliga a estudiar métodos de vigilancia aplicables a ese insecto, tanto más cuanto que en muchas regiones no sólo constituye una fuente de molestias, sino que transmite la filariasis de Bancroft. Importa pues, además de calcular la frecuencia media de picaduras de ese vector, determinar si está infectado con *W. bancrofti* y, en caso afirmativo, en qué proporción es infectivo. Se han efectuado estimaciones de las poblaciones adultas basándose en el promedio de insectos por vivienda, capturados a mano en sus lugares de reposo durante un periodo determinado, por ejemplo 15 minutos. La captura mediante pulverizaciones con pelitre permite hacer una evaluación más completa de la población presente en cada vivienda; ahora bien, es conveniente completar esos datos con evaluaciones de la frecuencia media de picaduras en el exterior de las viviendas. En la actualidad se está estudiando la posibilidad de estimar la población larvaria por muestreo de unidades de superficie con reteles u obteniendo el porcentaje de posibles fuentes positivas.

En el caso del *C. tarsalis*, vector de la encefalitis equina occidental, un excelente sistema de vigilancia con trampas luminosas implantado en los Estados Unidos ha permitido evaluar con exactitud la abundancia de la población de vectores en relación con el riesgo epidemiológico y con la eficacia de las medidas de lucha. En cuanto al *C. tritaeniorhynchus* — importante vector de la encefalitis japonesa, las investigaciones efectuadas en Corea y Taiwán han indicado que la frecuencia media de picaduras en los animales domésticos, por ejemplo los cerdos, es un índice muy sensible para la evaluación de la población de insectos. En Japón, Corea y Taiwán se han obtenido buenos resultados con trampas luminosas. En el ámbito local se han usado otros métodos, por ejemplo la estimación del número de larvas por extracción con retel, pero ninguno de ellos está todavía a punto para la normalización internacional.

3.4.4 Pulgas

Según lo dispuesto en el Reglamento Sanitario Internacional, el examen sistemático de los roedores y de sus ectoparásitos es obligatorio en los puertos y aeropuertos situados en zonas sospechosas de estar infectadas por la peste de los roedores. Los programas de vigilancia periódica a largo plazo de los vectores de la peste son indispensables en zonas donde existan focos naturales y donde haya habido brotes en la población humana. Como los datos reunidos en estos estudios son de primordial

importancia para las operaciones de lucha, es indispensable que el acopio de datos para la vigilancia se haga en función de tres actividades principales: a) estudios ecológicos destinados a precisar la historia natural de las pulgas vectoras y de sus huéspedes, b) estudios epidemiológicos fundamentales sobre la peste en los roedores salvajes y domésticos y en el hombre, así como sobre los vectores correspondientes; y c) planificación del acopio de datos estadísticamente significativos que puedan emplearse para el análisis de sistemas.

Los focos bien delimitados son característicos de la peste. Cuando se efectúen observaciones generales, las zonas de caza y de captura con trampas deben elegirse basándose en la actividad de los roedores en las inmediaciones de las viviendas y poblaciones humanas. Deben prepararse mapas y descripciones generales de la zona y designarse lugares específicos para la colocación de trampas. Mediante estas observaciones de carácter general una persona experimentada puede adquirir casi siempre una buena idea del tipo de mamíferos existentes en la zona y, en consecuencia, elegir el tipo de trampa o de captura más adecuado.

Si los ejemplares capturados se congelan, a su llegada al laboratorio deben descongelarse antes de proceder a una cuidadosa identificación del género y la especie. Después de retirar los ectoparásitos, las pulgas se identifican, se trituran y se extienden en placas de agar-sangre. El resto se inocular a animales de laboratorio susceptibles.

Las pulgas recibidas en el laboratorio se identifican y se inoculan luego por vía subcutánea a animales de experimentación. Las pulgas de la misma especie capturadas en la misma localidad y en el mismo huésped se mezclan entre sí. En todos los casos debe procurarse conservar un protocolo que permita relacionar los ectoparásitos con sus huéspedes.

Para la vigilancia de las pulgas son útiles los siguientes índices:

- 1) índice total de pulgas (promedio de pulgas de todas las especies por roedor);
- 2) índice específico (promedio de pulgas por especie y por huésped);
- 3) índice de madrigueras (promedio de pulgas libres por especie y por madriguera de roedor);
- 4) índice de nidos (promedio de pulgas libres por especie y por nido de roedor);
- 5) índice de viviendas (promedio de *Pulex irritans* o de otras pulgas del hombre por vivienda).

El índice de pulgas se ha mejorado: a) calculando el promedio solamente por roedor infectado; y b) limitando el recuento a las hembras que, como ocurre en el caso de la pulga *X. cheopis*, se muestran más constantes que los machos en su asociación con el huésped. Los datos son más completos si se determinan uno o varios de los índices ante-

dichos y los porcentajes de las distintas especies de pulgas, así como la proporción de las diferentes especies huéspedes infestadas por cada especie de pulga. De este modo puede obtenerse una buena información sobre la relación huésped-pulga.

En los últimos años se ha utilizado mucho el «índice absoluto de pulgas», basado en el examen de los roedores, de las madrigueras y de los nidos. Los datos obtenidos se inscriben en la fórmula

$$IAP = \frac{PR + PN}{RT}$$

en la que IAP representa el índice absoluto de pulgas, PR la población de pulgas presente en los roedores, PN la población de pulgas existente en nidos y madrigueras y RT la población total de roedores.

Ese índice absoluto, aunque difícil de obtener en la mayoría de los casos, debe considerarse siempre como un objetivo.

3.4.5 Otras especies vectoras

Los flebotomos — insectos del género *Phlebotomus*, vectores de la leishmaniasis y de la fiebre papataci — deben estar sometidos a vigilancia en vista de su reaparición en zonas donde se han dejado de hacer rociamientos de efecto residual con DDT en el interior de las viviendas. En Irán se emplea un sistema basado en el número de ejemplares capturados a mano durante 15 minutos en estaciones representativas situadas en poblados representativos. La infestación de las madrigueras de roedores por flebotomos puede evaluarse cuantitativamente por medio de trampas adhesivas.

En cuanto a las moscas del género *Simulium*, algunas de las cuales son vectoras de la oncocercosis, el índice más usado para la vigilancia es la frecuencia media de picaduras. Sin embargo, todavía no se ha tratado de normalizar ese método en el plano internacional. En la actualidad se considera muy difícil identificar las poblaciones de *Simulium*, toda vez que el complejo *S. damnosum* comprende por lo menos 17 cariotipos.

Respecto a las moscas tsetsé (*Glossina* spp.) vectoras de la tripanosomiasis humana y animal, los organismos intergubernamentales africanos están tratando desde hace varios decenios de coordinar las actividades de los investigadores y del personal encargado de las operaciones. En la actualidad se han establecido y evaluado mapas de distribución en que se delimitan los focos. La densidad de las poblaciones de tsetsé se ha evaluado por diversos métodos, entre ellos la captura manual en itinerarios preestablecidos o en estaciones fijas a intervalos regulares. Ninguno de estos métodos se ha generalizado a causa de las pronunciadas diferencias existentes entre las características ecológicas de las distintas especies.

El grado de transmisión de la tripanosomiasis humana suele calcularse a partir de datos epidemiológicos, ya que en la mosca tsetsé la tasa de infección es muy baja.

Un método generalmente aplicable para evaluar las poblaciones de moscas domésticas *Musca domestica* consiste en contar el número de moscas posadas en un momento dado sobre una rejilla de Sendder. Otro procedimiento basado en el mismo principio y empleado en Dinamarca consiste en utilizar cerdos como cebo y contar las moscas por medio de fotografías instantáneas. La densidad de una población de moscas también puede evaluarse por medio de tiras de papel adhesivo expuestas durante 24 horas. Ese método tiene la ventaja de que no acusa las fluctuaciones del comportamiento de reposo de las moscas durante el ciclo diario.

En el caso del piojo del cuerpo (*Pediculus humanus*) vector del tifo y de la fiebre recurrente, las actividades de vigilancia suelen restringirse a los focos conocidos de transmisión y a las condiciones sociales y ecológicas que favorecen la parasitación por piojos. Dichas actividades consisten en encuestas para determinar la prevalencia de piojos del cuerpo por estimación de los porcentajes de personas con el pelo y la ropa parasitados. La creciente incidencia de la infestación por piojos en los climas templados es actualmente un motivo de preocupación.

Para contribuir a la vigilancia de los ixódidos y de los argásidos — garrapatas vectoras de muchas enfermedades del hombre y del ganado — la OMS ha iniciado en colaboración con la FAO un estudio por ordenador de la biología y la distribución de las garrapatas. En el momento actual, este estudio versa principalmente sobre las relaciones de las distintas especies de garrapata con distintos huéspedes y sobre sus habitats y distribución geográfica.

La vigilancia de los triatomas — vectores de la enfermedad de Chagas — se centra también en las relaciones de las distintas especies con su habitat y su ubicación geográfica. Importa también determinar las tasas de infección de las especies domésticas, peridomésticas y selváticas, así como sus contactos con huéspedes humanos y con vertebrados que actúan como reservorios de la enfermedad de Chagas. Es necesario establecer un método apropiado para evaluar la densidad de las poblaciones de triatomas, especialmente con miras a que sirva de apoyo a los estudios epidemiológicos y de lucha actualmente en curso.

3.5 Evaluación y difusión de datos

Antes de emprender un programa nacional de vigilancia de vectores hay que adoptar las medidas necesarias para el análisis, la evaluación y la difusión de los datos recogidos. También conviene establecer un

mecanismo que permita tomar sin demora las decisiones pertinentes en función de los datos obtenidos. Estas decisiones pueden referirse a una intensificación de la vigilancia o de las encuestas o a la iniciación de las operaciones de lucha contra un vector determinado.

Tanto en la vigilancia nacional como en la internacional, una vez evaluados los datos e interpretados los resultados es preciso darles la mayor difusión posible entre las autoridades de salud pública. Esta difusión puede hacerse a través de los diversos instrumentos y mecanismos establecidos por la OMS, por ejemplo el informe epidemiológico semanal (*Relevé épidémiologique hebdomadaire — Weekly Epidemiological Record*) y otros informes periódicos, las Oficinas Regionales y los representantes de la Organización. A este respecto es indispensable mantener el interés de los grupos que facilitan la información obtenida sobre el terreno, cerciorándose de que se les mantiene al corriente sobre la utilización y la interpretación de los datos suministrados.

Al examinar los índices propuestos para la vigilancia de los vectores antes citados deben tenerse muy en cuenta las considerables diferencias etiológicas existentes entre las enfermedades transmitidas por ellos. Así pues, el valor de los índices vectoriales utilizados como instrumentos de vigilancia debe considerarse en cada caso en función de la epidemiología de la enfermedad. Cabe esperar que los resultados de la vigilancia sistemática, expresados cuantitativamente gracias a un método normalizado permitan poner sobre aviso a las autoridades sanitarias cuando la actividad o la densidad de un vector, habida cuenta de la situación epidemiológica, sean suficientemente elevadas para indicar un riesgo de transmisión de la enfermedad. Los malariólogos han estudiado mucho durante años el concepto de densidad umbral, pero en general esos umbrales varían mucho según la especie de anofeles y la situación ecológica general. Conviene advertir, sin embargo, que en la epidemiología de la fiebre amarilla se han calculado valores umbrales bastante aproximados que resultan útiles con las debidas reservas. Hace veinte años se eligió un índice de infestación de viviendas (índice de *Stegomyia*) de 1% como objetivo de las actividades de lucha, con el fin de conseguir un amplio margen de seguridad en las ciudades y puertos de mar de una zona endémica;¹ así pues, las localidades donde se obtenían porcentajes superiores se consideraban bien situadas dentro de la zona de peligro.² El análisis de la epidemia de fiebre amarilla sobrevenida en 1965 en Senegal ha puesto de manifiesto que la transmisión es poco probable en las zonas con un índice de Breteau inferior a 5, mientras que cuando éste pasa de 50 existe un grave riesgo de que aparezca fiebre amarilla transmitida por *Ae. aegypti* (Chambon y cols., 1971).

¹ *Org. mund. Salud Ser. Inf. técn.*, 1950, N° 19.

² *Org. mund. Salud Ser. Inf. técn.*, 1971, N° 479.

NOTA

El Grupo Científico agradece la ayuda que le han prestado en sus debates los siguientes miembros de la Secretaría de la OMS: Dr. A. A. Arata (Servicio de Ecología), Dr. K. Dietz (Servicio de Matemáticas y Estadística), Sr. R. F. Fritz (Servicio de Biología de los Vectores y Lucha Antivectorial), Dr. B. Grab (Servicio de Métodos de Estadística Sanitaria), Dr. N. G. Gratz (Servicio de Biología de los Vectores y Lucha Antivectorial), Dr. J. Haworth (Servicio de Investigaciones sobre el Paludismo e Información Técnica), Dr. L. Kartman (Servicio de Enfermedades Parasitarias), Dr. R. Pal (Servicio de Biología de los Vectores y Lucha Antivectorial) y Dr. M. Yasuno (Servicio de Biología de los Vectores y Lucha Antivectorial).

BIBLIOGRAFIA

- Bidlingmayer, W. L. & Schoof, H. F. (1957) *Mosquito News*, **17**, 202
- Bradley, G. H. (1926) *Amer. J. trop. Med.*, **6**, 283
- Cambournac, F. J. C. (1939) *Riv. Malar.*, **18**, 17
- Chambon, L. et al. (1967) *Bull. Org. mond. Santé — Bull. Wld Hlth Org.*, **36**, 114
- Christie, M. (1954) *Ann. trop. Med. Parasit.*, **48**, 271
- Conway, G. R. (1970) *Misc. Publ. ent. Soc. Amer.*, **7**, 181
- Conway, G. R. & Murdie, G. (1972) *Symp. Brit. ecol. Soc.* (en prensa)
- Coz, J., Gruchet, H., Chauvet, G. & Coz, M. (1961) *Bull. Soc. Path. exot.*, **54**, 1353
- Cuellar, C. B. (1969) *Bull. Org. mond. Santé — Bull. Wld Hlth Org.*, **44**, 205
- Curtis, C. F. & Hill, W. G. (1971) *Theor. Popul. Biol.*, **2**, 71
- Cvjetanović, B., Grab, B. & Uemura, K. (1971) *Bull. Org. mond. Santé — Bull. Wld Hlth Org.*, **45**, 53
- Davidson, G. (1955) *Trans. roy. Soc. trop. Med. Hyg.*, **49**, 339
- Davies, R. G. (1971) *Computer programming in quantitative biology*, Nueva York & Londres, Academic Press
- Detinova, T. S. (1962) *Age-grouping methods in Diptera of medical importance*, Geneva, World Health Organization (*Monograph Series* N° 47). Existe también en francés y en ruso
- Dow, R. P., Reeves, W. C. & Bellamy, R. E. (1957) *Amer. J. trop. Med. Hyg.*, **6**, 294
- Draper, C. C. & Davidson, G. (1953) *Trans. roy. Soc. trop. Med. Hyg.*, **47**, 522
- Garby, L., Yasuno, M. & Phurivethaya, Y. (1966) *Trans. roy. Soc. trop. Med. Hyg.*, **60**, 136
- Garrett-Jones, C. (1970) *Misc. Publ. ent. Soc. Amer.*, **7**, 168
- Garrett-Jones, C. & Grab, B. (1964) *Bull. Org. mond. Santé — Bull. Wld Hlth Org.*, **31**, 71
- Gillies, M. T. (1970) *Misc. Publ. ent. Soc. Amer.*, **7**, 156
- Goodwin, M. H. & Eyles, D. E. (1942) *Ecology*, **25**, 376
- Gouck, H. K. (1972) *Bull. Org. mond. Santé — Bull. Wld Hlth Org.*, (en prensa)

- Graham, H. M. & Mangum, C. L. (1971) *J. econ. Ent.*, **64**, 376
- Hagstrum, D. W. (1971) *Ann. ent. Soc. Amer.*, **64**, 1074
- Hamon, J., Pichon, G. & Cornet, M. (1971) *Cah. ORSTOM, Sér. Ent. méd. Parasit.*, **9**, 3
- Heron, R. J. (1968) *Canad. Ent.*, **100**, 470
- Hess, A. D. (1941) *Limnol. Soc. Amer. Spec. Pub.* N° 6
- Hess, A. D. & Hall, T. F. (1945) *J. nat. Malar. Soc.*, **4**, 20
- Hess, A. D., Harmston, F. C. & Hayes, R. O. (1970) *CRC Crit. Rev. Env. Control*, Nov. 1970
- Hess, A. D. & Hayes, R. O. (1967) *Amer. J. med. Sci.*, **253**, 109
- Hess, A. D. & Hayes, R. O. (1970) *Amer. J. trop. Med. Hyg.*, **19**, 327
- Hess, A. D., Hayes, R. O. & Tempelis, C. H. (1968) *Mosquito News*, **28**, 386
- Jackson, C. H. N. (1940) *Ann. Eugen. (Lond.)*, **10**, 332
- Jackson, C. H. N. (1944) *Ann. Eugen. (Lond.)*, **12**, 176
- Jackson, C. H. N. (1948) *Ann. Eugen. (Lond.)*, **14**, 91
- Johnson, C. G. (1969) *Migration and dispersal of insects in flight*, Londres, Methuen
- Kaul, H. N. & Wattal, B. L. (1968) *Bull. Indian Soc. Malar. comm. Dis.*, **5**, 45
- Kelker, G. H. (1940) *Proc. Utah Acad. Sci.*, **17**, 65
- Keuls, M., Over, J. H. & Wit, C. T. de (1963) *Statistica Neerlandica*, **17**, 71
- Kilama, W. L. & Craig, G. B. (1969) *Ann. trop. Med. Parasit.*, **63**, 419
- Knipling, E. F. (1964) En: *Proceedings of the 12th International Congress on Entomology*, Londres, 8-14 de julio de 1964, Londres, Royal Entomological Society, pág. 251
- Laurence, B. R. (1963) *Bull. Org. mond. Santé — Bull. Wld Hlth Org.* **23**, 229
- McClelland, G. A. H. & Conway, G. R. (1971) *Nature (Lond.)*, **232**, 485
- Macdonald, G., Cuellar, C. B. & Föll, C. V. (1968) *Bull. Org. mond. Santé — Bull. Wld Hlth Org.*, **38**, 743
- Macdonald, W. W. & Ramachandram, C. P. (1965) *Ann. trop. Med. Parasit.*, **59**, 64
- Macdonald, W. W., Sebastian, A. & Tun, M. M. (1968) *Ann. trop. Med. Parasit.*, **62**, 200
- Manly, B. F. J. & Parr, H. J. (1968) *Trans. Soc. Brit. Ent.*, **18**, 81
- Mills, A. R. (1969) *Trans. roy. Soc. trop. Med. Hyg.*, **63**, 591
- Moor, P. P. de & Steffens, F. E. (1970) *Trans. roy. Soc. trop. Med. Hyg.*, **64**, 927
- Neville, A. C. (1963) *Oikos*, **14**, 1
- Omer, S. M. & Cloudsley-Thompson, J. L. (1970) *Bull. Org. mond. Santé — Bull. Wld Hlth Org.*, **42**, 319
- OMS (1964) *Terminología del paludismo y de la erradicación del paludismo*, Ginebra
- OMS (1971a) *Reglamento sanitario internacional (1969)*, 1ª ed. anotada, Ginebra
- OMS (1971b) *Technical guide for a system of louseborne typhus surveillance, Relevé épidém. hebdom.— Wkly epidem. Rec.*, **46**, 273
- OMS (1971c) *Technical guide for a system of malaria surveillance, Relevé épidém. hebdom.— Wkly epidem. Rec.*, **46**, 329
- OMS (1971d) *Technical guide for a system of yellow-fever surveillance, Relevé épidém. hebdom.— Wkly epidem. Rec.*, **46**, 493

- Patten, B. C. (1971) *Systems analysis and simulation in ecology*, Nueva York & Londres, Academic Press, Vol. 1
- Provost, M. W. (1952) *Mosquito News*, **12**, 174
- Sheppard, P. M., Macdonald, W. W. & Tonn, R. J. (1969) *Bull. Org. mond. Santé — Bull. Wld Hlth Org.*, **40**, 467
- Sheppard, P. M., Macdonald, W. W., Tonn, R. J. & Grab, B. (1969) *J. Anim. Ecol.*, **38**, 661
- Southwood, T. R. E. (1966) *Ecological Methods*, Londres, Methuen
- Southwood, T. R. E., Murdie, G., Yasuno, M., Tonn, R. J. & Reader, P. M. (1972) *Bull. Org. mond. Santé — Bull. Wld Hlth Org.*, **46**, 211
- Symes, C. B. & Hadaway, A. B. (1947) *Bull. ent. Res.*, **37**, 399
- Tempelis, C. H., Francy, D. B., Hayes, R. O. & Lofy, M. F. (1967) *Amer. J. trop. Med. Hyg.*, **16**, 111
- Tempelis, C. H., Reeves, W. C., Bellamy, R. E. & Lofy, M. F. (1965) *Amer. J. trop. Med. Hyg.*, **14**, 170
- Van Dijk, W. J. O. M. (1966) *Trop. geogr. Med.*, **18**, 53
- Vincke, I. (1946) *Ann. Soc. belge Méd. trop.*, **26**, 385
- Wada, Y. (1962a) *Endem. Dis. Bull. Nagasaki Univ.*, **4**, 22
- Wada, Y. (1962b) *Endem. Dis. Bull. Nagasaki Univ.*, **4**, 141
- Welch, H. E. (1960) *Ecology*, **41**, 228