



POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Instituto De Biología

VECTORES DE LEISHMANIASIS EN MÉXICO Y COLOMBIA; MODELADO DE NICHOS ECOLÓGICOS Y PREDICCIONES DE DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)**

P R E S E N T A

CAMILA GONZALEZ ROSAS

**DIRECTOR DE TESIS:
DR. VÍCTOR SÁNCHEZ-CORDERO DÁVILA**

MÉXICO, D.F.

Abril, 2007



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a la UNAM y al posgrado en Ciencias Biológicas por haberme dado la oportunidad de llevar a cabo la maestría.

A mi tutor, Víctor Sánchez-Cordero, por abrir un espacio para el estudio de la ecología de las enfermedades emergentes en su laboratorio y permitirme hacer parte de él.

A Víctor y a los demás miembros de mi comité tutorial, Dra. Ingeborg Becker y Dr. Enrique Martínez-Meyer, por su excelente orientación, su constante apoyo y sus sabios consejos.

A mis jurados, Dra. Janine M. Ramsey y Dr. Eduardo Rebollar por su disposición permanente y sus pertinentes comentarios.

Al Dr. Christopher Stephens por su interés y apoyo.

Al PAPIIT IN 221806-3 por el apoyo financiero.

A los laboratorios de Sistemas de Información Geográfica, Análisis Espaciales (en especial a Constantino González) e Inmunología, de la UNAM.

Al Dr. Townsend Peterson por haberme dado la excelente sugerencia de seguir este camino.

A la Dra. Cristina Ferro por su constante colaboración y al Laboratorio de Entomología del Instituto Nacional de Salud en Colombia.

Al Laboratorio de Entomología del INBRE, M en C. Herón Huerta.

Al Laboratorio de Medicina Tropical de la UNAM, Dr. Oscar Velasco.

Al Dr. Sergio Ibáñez.

A todas las personas que hicieron de esta etapa algo especial.

A mi hijo Daniel,
por ser lo mejor de mi vida.

A mis hermanos Felipe, Miguel y Sergio,
por ser mis compañeros de equipo.

A mis papás y mis abuelos,
por enseñarme las cosas importantes.

“... El esplendor de la historia humana no está en las guerras ganadas, las dinastías que se forman o los imperios financieros que se construyen, sino en la mejora de la condición humana. La desaparición de las enfermedades es una medida del triunfo de la civilización; y quienes realizan esta tarea se encontrarán entre los verdaderos navegantes de un mundo mejor”.

Michael B.A. Oldstone, (Virus, pestes e historia)

INDICE

AGRADECIMIENTOS.....	1
INDICE.....	3
RESUMEN.....	4
ABSTRACT.....	5
INTRODUCCIÓN.....	6
Leishmaniasis cutánea y mucocutánea.....	6
Leishmaniasis visceral.....	7
Variables ambientales.....	9
CAPITULO 1.....	12
MODELADO DE NICHO ECOLÓGICO Y PREDICCIONES DE DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DE LOS VECTORES DE LAS LEISHMANIASIS CUTÁNEAS EN MÉXICO.....	12
1.1 Introducción.....	12
1.2 Metodología.....	16
1.2.1 Modelado de nicho ecológico.....	19
1.3 Resultados.....	20
1.3.1 Análisis de componentes principales.....	23
1.3.2 Análisis de función de discriminantes.....	24
1.3.3 Modelado de nicho ecológico.....	24
1.4 Discusión.....	27
1.7 Tablas y Figuras.....	33
1.8 Referencias.....	44
Anexo.....	49
CAPÍTULO 2.....	52
MODELADO DE NICHO ECOLOGICO Y PREDICCIONES DE DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DE LOS VECTORES DE LEISHMANIASIS VISCERAL EN MÉXICO Y COLOMBIA.....	52
2.1 Introducción.....	52
2.2 Metodología.....	55
2.2.1 Modelado de nicho ecológico.....	57
2.3 Resultados.....	58
2.3.1 Análisis de componentes principales.....	58
2.3.2 Análisis de función de discriminantes.....	59
2.3.3 Modelado de nicho ecológico.....	60
2.4 Discusión.....	62
2.7 Tablas y Figuras.....	67
2.8 Referencias.....	75
CONCLUSIONES GENERALES.....	79
REFERENCIAS GENERALES.....	83

RESUMEN

Las leishmaniasis son un conjunto de enfermedades causadas por al menos 13 especies de parásitos del género *Leishmania*, que se transmiten a los humanos por la picadura de las hembras de algunos flebótomos y pueden manifestarse de distintas formas: leishmaniasis visceral, mucocutánea y cutánea (localizada o difusa). De acuerdo con la Organización Mundial de la Salud, se estima que ocurren dos millones de nuevos casos al año, de los cuales alrededor de un millón y medio son de leishmaniasis cutánea y quinientos mil de leishmaniasis visceral.

La distribución de las leishmaniasis está asociada a cambios ambientales causados por la intervención del hombre. Estos cambios pueden favorecer un aumento en las poblaciones de flebótomos, de los parásitos asociados a éstos y de sus reservorios alrededor de asentamientos rurales e incluso facilitar la invasión de estas zonas por parte de las especies vectoras.

Conocer la distribución de los vectores permite optimizar las estrategias de prevención. El uso de Sistemas de Información Geográfica para dicho fin es una herramienta novedosa que permite identificar, clasificar y organizar las variables ambientales involucradas en la distribución y abundancia de las enfermedades.

El modelado de nicho ecológico se constituye en una herramienta importante por medio de la cual puede predecirse la distribución potencial de los vectores y por lo tanto definir zonas de riesgo y áreas prioritarias de control. Por medio de este trabajo, se definieron los patrones de distribución geográfica y ecológica de los vectores de leishmaniasis visceral y cutánea en México y Colombia.

A partir de la información sobre sitios de colecta de las especies de importancia médica, se construyeron los mapas de distribución de los principales vectores de leishmaniasis en los dos países y se realizó un análisis de su distribución en el espacio ecológico por medio de análisis de componentes principales y de función de discriminantes. A partir de la distribución conocida y por medio de los programas MaxEnt y GARP que están disponibles para uso público, se modeló la distribución potencial de los principales vectores en los dos países.

Las especies involucradas en la transmisión de la leishmaniasis cutánea en México tienen una distribución amplia. Con respecto a las variables ambientales, se encontraron dos nichos ecológicos conformados por especies distintas, uno al norte del país y otro en el sureste. Para la forma visceral de la enfermedad, se encontraron también nichos distintos para las dos especies involucradas *L.longipalpis* y *L. evansi* y para cada una de las especies en cada uno de los dos países.

Los modelos de nicho ecológico generados por los dos algoritmos utilizados, se ajustan a la distribución de los vectores. Sin embargo, aparentemente MaxEnt la subestima en algunos casos. GARP genera predicciones más amplias de la distribución de nicho por lo que puede ser una herramienta de mayor utilidad en estudios que involucren especies de importancia médica.

ABSTRACT

The leishmaniases conform a group of diseases caused by at least 13 species of parasites of the genus *Leishmania*, which are transmitted to humans by phlebotominae blood-feeding female insects. The disease may take different forms depending on the parasite species involved: visceral, muco-cutaneous, and cutaneous (diffuse or located). The WHO reports at least 2 million cases each year; 1.5 million involving the cutaneous, and 500,000 the visceral form. Their distribution is highly related to anthropogenic environmental changes, favoring an increase in vector, parasite and reservoir abundances. Species' ecological niche modeling projected as potential distributions (EN) offers new insight for identifying risk areas and, consequently, priorities for launching programs for disease prevention. Here, we modeled the EN projected as potential distributions of the main vectors of visceral leishmaniasis in México and Colombia, and those of cutaneous leishmaniasis in Mexico, using point occurrence data, environmental digital coverages, and a GIS platform. We used the computer algorithms MaxEnt (*Maximum Entropy Modeling*) and GARP (*Genetic algorithm for rule-set prediction*) software packages. Species suspected of being involved in the transmission of cutaneous leishmaniasis in Mexico showed a wide geographical distribution, with two prominent regions located in the northern and southern limit of the country. The visceral form of the disease showed different distributions of the two species involved, *L. longipalpis* and *L. evansi*, and they vary between geographical regions. GARP tended to predict larger areas of potential distribution than MaxEnt. We discussed the applicability of species' ecological niche modeling in public health control and prevention.

INTRODUCCIÓN

Las leishmaniasis son un conjunto de enfermedades humanas causadas por al menos 13 especies de protozoarios del género *Leishmania*, que se transmiten por la picadura de las hembras de insectos flebótomos y pueden manifestarse de distintas formas: leishmaniasis visceral, mucocutánea y cutánea (localizada o difusa) (Rebollar-Tellez, 1996a; Monroy-Ostria, 2000; WHO, 1990). De acuerdo con la Organización Mundial de la Salud, se estima que ocurren dos millones de nuevos casos al año, de los cuales alrededor de un millón y medio son de leishmaniasis cutánea y quinientos mil son de leishmaniasis visceral (Sánchez-Tejada *et al.*, 2001).

Leishmaniasis cutánea y mucocutánea

Las leishmaniasis tegumentarias (cutánea y mucocutánea) son aquellas que involucran piel y mucosas y son causadas por distintas especies de parásitos en México y Colombia, principalmente por *Leishmania braziliensis* y *L. mexicana*; en Colombia también se ha registrado infección con *L. amazonensis* (Travi y Montoya-Lerma; 1994).

En México, los primeros registros de leishmaniasis cutánea (LC) se remontan a 1912 (Seidelin, 1912) y se ubicaron en las zonas boscosas de la península de Yucatán (Beltrán, 1944). Actualmente esta enfermedad se considera como un problema de salud pública ya que se encuentra en 22 estados (Sánchez-Tejada *et al.*, 2001) y se ha observado que la distribución de los casos en los estados Quintana Roo, Campeche y el sur del estado de Yucatán, ocurren en áreas poco intervenidas (Rebollar-Tellez *et al.*, 1996a). Con respecto a los vectores, se tiene poca información y el único que ha sido incriminado es *Lutzomyia olmeca olmeca* (Biagi *et al.*, 1965).

Rebollar-Tellez y colaboradores (1996c), en un estudio llevado a cabo en Escárcega, Campeche, encontraron a *L. olmeca olmeca* y a *L. cruciata* infectadas con parásitos probablemente de *L. mexicana* y a *L. ovallesi* infectada con parásitos de *L. braziliensis*. Es importante anotar que *L. cruciata* es considerada vector sospechoso en Nicaragua y Belice y en localidades del estado de Yucatán ha sido encontrada en mayor proporción que *L. olmeca olmeca*, lo que reafirma su papel como vector sospechoso (Rebollar-Tellez *et al.*, 1996b; Rebollar-Tellez, 2001). Otras especies antropofílicas que han sido encontradas infectadas con parásitos en campo son *L. panamensis* y *L. shannoni* (Rebollar-Tellez *et al.*, 1996a).

En Colombia, en 2006, la incidencia de casos de leishmaniasis no visceral fue de 8 403 casos, de los cuales el 98.7% fueron de leishmaniasis cutánea y el 1.3% de mucocutánea. Existen en el país cuatro especies que han sido incriminadas como vectoras: *L. trapidoi* (infectada con *L. panamensis* y *L. braziliensis*), *L. umbratilis* (en el Amazonas infectada con *L. guyanensis*), *L. spinicrassa* (único vector conocido de *L. braziliensis*) y *L. hartmanni*. Además existen numerosas especies consideradas como vectores sospechosos (Montoya-Lerma y Ferro, 1999).

Leishmaniasis visceral

La Leishmaniasis Visceral (LV) puede resultar mortal en ausencia de tratamiento (Desjeux P, 2004) y es causada en América por *Leishmania infantum* (= *Leishmania chagasi*). Su principal reservorio doméstico es el perro, *Canis familiaris* (Travi *et al.*, 2001; Davies *et al.*, 2000) aunque también se han identificado como reservorios al tlacuache, *Didelphis marsupialis* y a algunos cánidos silvestres como las zorras (*Urocyon cinereoargenteus* y *Cerdocyon*

thous) (Lainson *et al.*, 1988; Corredor *et al.*, 1989; Corredor *et al.*, 1989; Sherlock, 1996; Gramiccia y Gradoni, 2005).

En Colombia, de acuerdo al Informe Quincenal Epidemiológico Nacional (IQUEN; SVCSP, 2006), ocurrieron 44 casos de leishmaniasis visceral en 2006, mientras que en México la incidencia de casos es relativamente baja, con 17 casos reportados entre 1985 y 1994 (Monroy-Ostria *et al.*, 2000). La mayoría de casos en México provienen del estado de Chiapas pero también se han registrado casos en los estados de Puebla, Tabasco, Guerrero, Oaxaca y Morelos (Monroy-Ostria *et al.*, 2000).

En el Nuevo Mundo se han incriminado *Lutzomyia longipalpis* y *L. evansi* como vectores de la LV. La primera, considerada como el vector principal, es un complejo de especies (Lanzaro *et al.*, 1993; Mutebi *et al.*, 1998; Lanzaro *et al.*, 1998; Uribe, 1999; Arrivillaga, 2000; Yin *et al.*, 2000) y se distribuye en la región tropical desde México hasta Argentina (Montoya-Lerma y Ferro, 1999) mientras que *L. evansi* ha sido considerada el vector secundario ya que tiene un menor potencial de transmisión (Montoya-Lerma y Ferro, 1999; Montoya-Lerma *et al.*, 2003) y se distribuye en algunos países de Centro América, México, Colombia y Venezuela (Young y Duncan, 1994; Ibañez-Bernal *et al.*, 2004).

La distribución de estos vectores puede sobreponerse y la abundancia de *L. evansi* se ha visto favorecida por la ausencia de *L. longipalpis* (Young, 1979; Travi *et al.*, 1990; Montoya-Lerma y Lane, 1996). En Colombia, *L. longipalpis* se distribuye a lo largo del valle alto y medio del río Magdalena, mientras que *L. evansi* se encuentra predominantemente en el valle bajo del Magdalena hacia

la costa Caribe. Las dos especies son simpátricas en los departamentos de Santander y Norte de Santander (González *et al.*, 2006).

En México, se reportó por primera vez en 2004 la presencia de *L. evansi* en el estado de Chiapas y había sido previamente registrada en Guatemala, Honduras, El Salvador, Nicaragua, Costa Rica y Venezuela (Ibáñez-Bernal, 2004; Young y Duncan, 1994). *L. longipalpis* es considerada como el vector principal de *L. infantum* en México y se ha reportado su presencia en los estados de Chiapas, Guerrero, Michoacán, Morelos, Puebla, Quintana Roo, Campeche y Yucatán (Ibáñez-Bernal, 2004; Rebollar-Téllez *et al.*, 2004).

Variables ambientales

Para que una epidemia de leishmaniasis se origine, es necesario que se reúnan las condiciones necesarias para que el parásito se mantenga circulante, es decir, que se encuentren mamíferos infectados en conjunto con una alta abundancia de insectos vectores (Gallego *et al.*, 1995).

En general la distribución de las leishmaniasis está asociada a cambios ambientales causados por la intervención del hombre (King *et al.*, 2004). Estos cambios pueden favorecer un aumento en las poblaciones de flebótomos, de los parásitos asociados a éstos y de sus reservorios alrededor de asentamientos rurales e incluso facilitar la invasión de estas zonas por parte de las especies vectoras (King *et al.*, 2004). En el caso de *L. longipalpis*, su abundancia se ve afectada por los cambios ambientales y está relacionada con la estacionalidad de las lluvias (Morrison *et al.*, 1995).

Algunos vectores de leishmaniasis cutánea en Colombia, se han encontrado en cultivos de café y cacao principalmente, aunque también se ha confirmado su presencia en cultivos de cebolla y tabaco (Cárdenas *et al.*,

2005) demostrando que, aunque no necesariamente existe una asociación entre la distribución de los vectores y los cultivos, existe adaptación por parte de los insectos a la perturbación del hábitat original.

Travi y colaboradores (1990), en un estudio realizado en la costa Caribe de Colombia, en el que se comparó un área perturbada con una conservada, encontraron que los cambios ambientales no favorecen un aumento en la riqueza o abundancia de las especies, pero que las especies de importancia médica pueden colonizar las áreas perturbadas. De igual forma, en México, en el estado de Nayarit se encontró que a mayor tiempo de permanencia de los trabajadores en las plantaciones de café, el riesgo de infección era más alto (Sánchez-Tejada *et al.*, 2001).

En Colombia se ha observado que los vectores de LV se distribuyen principalmente en áreas con cobertura de bosque seco, mientras que los vectores de LC y leishmaniasis mucocutánea (LMC) se encuentran en zonas de bosque húmedo (González *et al.*, 2006). Sin embargo, los análisis del estado actual de la cobertura vegetal de dichas localidades han demostrado que hay correspondencia entre la distribución de las zonas altamente intervenidas y la presencia de vectores de leishmaniasis. Por otro lado, no se han realizado estudios ecológicos que complementen los datos de distribución de estas especies, demostrando su asociación a variables ambientales.

Por lo tanto, conocer la distribución de los vectores permite optimizar las estrategias de prevención definiendo zonas de riesgo y áreas prioritarias de control. El uso de Sistemas de Información Geográfica para dicho fin es una herramienta novedosa y muy útil que permite identificar, clasificar y organizar

las variables ambientales involucradas en la distribución y abundancia de las enfermedades (Thompson *et al.*, 2002; King *et al.*, 2004; Mullner, 2004). El modelado de nicho ecológico se constituye, por lo tanto, en una herramienta importante por medio de la cual puede predecirse la distribución potencial de los vectores y por lo tanto definir zonas de riesgo y áreas prioritarias de control (Peterson, 2001; Peterson y Shaw, 2003).

Con este trabajo se busca hacer una descripción de los patrones de distribución geográfica de los vectores de leishmaniasis como una herramienta para conocer las dinámicas de distribución de la enfermedad. Desde un enfoque ecológico, se propone hacer el modelado del nicho ecológico de la enfermedad en función de las especies de vectores y conocer su asociación a ciertas variables topográficas y ambientales con el fin de establecer aquellas que podrían servir como indicadores en el momento de escoger zonas de riesgo de transmisión de la enfermedad.

CAPITULO 1**MODELADO DE NICHO ECOLÓGICO Y PREDICCIONES DE DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DE LOS VECTORES DE LAS LEISHMANIASIS CUTÁNEAS EN MÉXICO****1.1 Introducción**

La leishmaniasis es una enfermedad que afecta anualmente a dos millones de personas en las regiones tropicales y es causada por diferentes especies de parásitos del género *Leishmania* (Sánchez-Tejada *et al.*, 2001; WHO, 1990). Las manifestaciones clínicas pueden variar entre leishmaniasis visceral (LV), leishmaniasis cutánea localizada (LCL), leishmaniasis cutánea difusa (LCD) y leishmaniasis mucocutánea (LMC) y hay distintas especies de parásitos, vectores y reservorios involucrados en su transmisión, dependiendo de la región geográfica (Velasco-Castrejón, 1987; WHO, 1990; Travi y Montoya-Lerma, 1994; Rebollar-Téllez *et al.*, 1996a; Monroy-Ostria *et al.*, 2000).

A pesar de que es una enfermedad de origen selvático, fuertemente relacionada con las variables ambientales, se ha observado que la distribución de la leishmaniasis está influenciada por cambios antropogénicos como la deforestación, que pueden favorecer el establecimiento de especies de importancia médica en las zonas intervenidas (Travi *et al.*, 1990; Campbell-Lendrum *et al.*, 2001; Travi *et al.*, 2002; King *et al.*, 2004; Desjeux, 2004; González *et al.*, 2006).

En México, los primeros registros de leishmaniasis cutánea (LC) se remontan a 1912 (Seidelin, 1912) y se ubicaron en las zonas boscosas de la península de Yucatán (Beltrán y Bustamante, 1942; Beltrán, 1944).

Actualmente, esta enfermedad se considera un problema de salud pública ya que se encuentra en 22 estados. Dentro de estos se ha observado que los casos en los estados Quintana Roo, Campeche y el sur del estado de Yucatán ocurren en áreas poco intervenidas por el hombre, que mantienen su cobertura vegetal original (Sánchez-Tejada *et al.*, 2001, Rebollar-Téllez *et al.*, 1996a).

Los vectores responsables de transmitir los parásitos en América son principalmente dípteros hematófagos del género *Lutzomyia* (Diptera: Psychodidae), el cual incluye especies de importancia médica de acuerdo con su grado de incriminación. Según el protocolo usado por el Centro Internacional de Entrenamiento e Investigaciones Médicas en Colombia (CIDEIM), un vector incriminado cumple con las siguientes condiciones: 1) la especie se alimenta de sangre de humanos, 2) está presente en la localidad en la que se transmite la enfermedad durante la estación apropiada, 3) se ha encontrado infectada en la naturaleza con el mismo parásito que infecta al humano y 4) en estudios de laboratorio se infecta con facilidad y transmite el parásito a un mamífero susceptible (Travi y Montoya-Lerma, 1994). Debido a la dificultad que implica incriminar a los vectores, la gran mayoría son considerados como sospechosos porque reúnen algunas de las características antes mencionadas (Killick-Kendrick, 1990; 1999).

En México, se tiene poca información sobre los vectores involucrados en la transmisión en las distintas áreas geográficas y el único que ha sido incriminado es *Lutzomyia olmeca olmeca* (Biagi *et al.*, 1965). Rebollar-Téllez y colaboradores (1996c), en un estudio llevado a cabo en el estado de Campeche, encontraron a *Lutzomyia olmeca olmeca* y a *Lutzomyia cruciata* infectadas con parásitos flagelados de *Leishmania mexicana* y a *Lutzomyia*

ovallesi infectada aparentemente con parásitos de *Leishmania braziliensis*. Es importante anotar que *Lutzomyia cruciata* es considerada vector sospechoso en Nicaragua y Belice (Disney, 1968; Williams, 1966; 1970) y en algunas localidades del estado de Yucatán ha sido encontrada en mayor proporción que *Lutzomyia olmeca*, lo que reafirma su papel como vector sospechoso (Rebollar-Téllez *et al.*, 1996b; Rebollar-Tellex y Manrique-Saide, 2001). En Centro América, otras especies antropofílicas que han sido encontradas infectadas con parásitos en campo son *Lutzomyia panamensis*, *Lutzomyia shannoni* y *Lutzomyia ylephiletor* (Rebollar-Téllez *et al.*, 1996a; Porter *et al.*, 1987). Rowton y colaboradores (1991) reportaron a *Lutzomyia ylephiletor* como la segunda especie más abundante en colectas con cebo humano en Guatemala y la encontraron infectada naturalmente. Por otra parte, *Lutzomyia gomezi* es una especie antropofílica, que también se alimenta de distintas especies de mamíferos y ha sido encontrada infectada con *Leishmania panamensis* en Panamá (Young y Duncan, 1994).

En la zona norte de México y el sur de los Estados Unidos de América, las especies sospechosas de estar involucradas en la transmisión son *Lutzomyia diabolica* y *Lutzomyia anthophora* (McHugh *et al.*, 1993; McHugh *et al.*, 1996). La primera es vector sospechoso de *Leishmania mexicana* y ha sido infectada experimentalmente con *Leishmania infantum* (Young y Lawyer, 1987 en Young y Duncan, 1994). En el caso de *Lutzomyia anthophora*, se ha confirmado su capacidad para transmitir *Leishmania mexicana* a ratones de forma experimental (Endris *et al.*, 1987; Young y Perkins, 1984).

En el control de la leishmaniasis, la vigilancia entomológica es una de las principales estrategias y es parte de la Norma Oficial Mexicana sobre la

Vigilancia Epidemiológica de las Enfermedades Transmitidas por Vector. Por lo tanto, es necesario conocer la distribución y ecología de los vectores que podrían estar involucrados en la transmisión en cada país con el fin de diseñar e implementar estrategias adecuadas de control.

Con este fin, se ha introducido el uso de Sistemas de Información Geográfica en los proyectos de salud pública, debido a su capacidad para identificar, clasificar y organizar las variables ambientales involucradas en la distribución y abundancia de las enfermedades (King *et al.*, 2004; Thompson *et al.*, 2002; Mullner *et al.*, 2004; Peterson *et al.*, 2004; Cárdenas *et al.*, 2006).

El modelado de nicho ecológico se constituye en una herramienta de gran utilidad en aquellos países en los que no se ha llevado a cabo un adecuado monitoreo de los vectores de importancia médica y en donde existen pocos registros de colectas. Su importancia radica en que permite generar modelos predictivos de distribución de las especies, reduciendo sesgos geográficos en las colectas. Este es el caso de México, país donde este tipo de información no ha sido previamente compilada y donde hay escasos datos epidemiológicos que permitan asociar su presencia con la coincidencia de casos.

El método de modelado de nicho ecológico está fundamentado en el concepto de nicho, definido por Hutchinson (1957), como el conjunto de condiciones bióticas y abióticas en las que una especie es capaz de persistir y de mantener poblaciones estables. El nicho fundamental reúne las condiciones abióticas en las que una especie es capaz de sobrevivir mientras que el nicho realizado involucra también las variables bióticas, es decir las interacciones con otras especies, que pueden determinar la presencia de una especie en un determinado lugar. Este método permite por lo tanto predecir la distribución del

nicho fundamental de una especie a partir de los registros de captura existentes, por medio de la proyección del modelo generado en el espacio ecológico, a un espacio geográfico, a partir de las variables climáticas y topográficas asociadas a los lugares de captura.

Por medio de este trabajo se busca definir los patrones de distribución de las especies del género *Lutzomyia* confirmadas y/o sospechosas de transmitir leishmaniasis cutánea en México y predecir su distribución potencial a partir del modelado de sus nichos ecológicos. Se presentan por primera vez mapas con la distribución geográfica, a escala nacional, de las especies de *Lutzomyia* de importancia médica, con el fin de asociar su distribución conocida y potencial con las áreas de transmisión. Esta herramienta permitirá a largo plazo establecer zonas prioritarias de detección y control de la enfermedad.

1.2 Metodología

La parte inicial del trabajo consistió en la elaboración de una base de datos geográfica con registros de colecta de aquellas especies de *Lutzomyia* con importancia médica en la transmisión de la leishmaniasis cutánea en México.

En el estudio se incluyeron nueve especies, una incriminada *Lu. olmeca olmeca* (Biagi *et al.*, 1965) y ocho especies consideradas vectores incriminados o sospechosos en otros países y que en México han sido encontrados en campo. La clasificación taxonómica utilizada en este estudio está basada en el esquema de Young y Duncan (1994), las especies incluidas en el estudio y su estado de incriminación se muestran en la Tabla 1.

En la base de datos se incluyeron campos con información sobre datos de la especie, lugar de captura (país, estado, municipio, localidad, lugar y

coordenadas geográficas), fecha y origen de los datos según estuvieran publicados (en este caso se incluyó la referencia bibliográfica) o no. La mayor parte de los registros de la base de datos proviene de la bibliografía y fue complementada con datos de colecciones o proporcionados por centros de investigación nacionales, como el Laboratorio de Entomología del InDRE (Instituto de Diagnóstico y Referencia Epidemiológica) y el Laboratorio de Medicina Tropical de la unidad de Medicina Experimental de la UNAM (ver anexo de bibliografía consultada para obtención de registros).

A los datos de capturas obtenidos, se les realizó una georreferenciación retrospectiva, con el fin de generar una base de datos con información geográfica. Las coordenadas fueron obtenidas a partir de la cobertura del INEGI de localidades 2000 (CONABIO, 2004) y aquellas localidades que no pudieron ser ubicadas por ese medio se buscaron en gaceteros internacionales disponibles en Internet como Biogeomancer (<http://www.biogeomancer.org>) y Fallingrain (www.fallingrain.com/world/).

A partir de la base de datos georreferenciada, se construyeron los mapas de distribución de las nueve especies, con el fin de describir sus patrones de distribución y su asociación a coberturas vegetales y a variables climáticas por medio del software ArcView 3.2.

La coincidencia de registros con formaciones vegetales se realizó a partir de la coberturas del Inventario Forestal Nacional 2000 (SEMARNAT, 2001) y aquella de cotas altitudinales cada 200m con la cobertura del INEGI. A los datos se les aplicó una prueba de independencia de chi-cuadrado ($p < 0.05$) con el fin de establecer una asociación entre las especies y las dos coberturas utilizadas.

Los 11 parámetros climáticos utilizados, se obtuvieron del conjunto de datos de Worldclim y se resumen en la Tabla 2 (Hijmans *et al.*, 2005). La información topográfica fue obtenida a partir de cuatro capas que incluyen pendiente, aspecto, índice topográfico y elevación con resolución de 1 km del conjunto de datos de Hydro-1K (USGS, 2001).

Con el fin de evaluar la forma en que las variables ambientales influyen en la presencia de las especies, se hizo un análisis de componentes principales en el que los datos fueron transformados a log base 10 y analizados por medio del programa S-plus 6.0 (S-Plus® 6.1. 2002. Insightful Corporation, Seattle, WA). Para evaluar la forma en la que las especies se distribuyen de acuerdo a estas variables y con el fin de establecer si el uso de las variables agrupa a las especies en nichos diferentes, se hizo un análisis canónico de función de discriminantes por medio del programa estadístico JMP 6.

Las áreas de riesgo de transmisión fueron establecidas de acuerdo con la presencia histórica de casos, reportada a nivel de municipios desde 1952. Los datos de casos se obtuvieron a partir del trabajo realizado en el laboratorio de Medicina Experimental de la UNAM y se complementaron con la información epidemiológica que manejan las Secretarías de Salud de algunos estados. A partir de estos registros de presencia de casos, se establecieron zonas geográficas de transmisión, siguiendo el criterio de utilizar aquellas provincias biogeográficas en las que se hubieran registrado municipios con casos de leishmaniasis. De esta forma, se asume que en ausencia de barreras geográficas y dada una homogeneidad ecológica, la ocurrencia de casos en algún punto convierte a la región en donde se ubica en una posible zona de transmisión. Si bien este criterio no refleja de forma determinante la geografía

de la enfermedad, permite hacer una aproximación de las zonas geográficas en las que puede ocurrir la transmisión e inferir relaciones como se hace en este trabajo (Mapa 1).

1.2.1 Modelado de nicho ecológico

Para aquellas especies de las que se obtuvieron más de nueve registros, se realizó el modelado de nicho ecológico por medio de los programas GARP y MaxEnt (disponibles en <http://www.cs.princeton.edu/~schapire/MaxEnt/> y <http://nhm.ku.edu/desktopGARP/index.html>), con el fin de contar con dos estimaciones robustas de la distribución. El primero es el modelo de mayor trayectoria, Genetic Algorithm for Rule-set Prediction (GARP) (Stockwell y Noble, 1992; Stockwell y Peters, 1999) y el segundo es un programa de máxima entropía (MaxEnt) que ha sido utilizado con éxito recientemente y que resulta de más fácil manejo (Phillips et al, 2006).

En este trabajo, las coberturas utilizadas para generar los modelos fueron 11 de las variables climáticas de Worldclim y las cuatro variables topográficas mencionadas anteriormente (Tabla 2).

Para hacer los modelos de GARP, se generaron 100 modelos para cada especie y se eligieron los 10 mejores modelos (best subsets), que mejor explican la distribución de las especies con base en sus errores de comisión (que incluyen áreas potencialmente inhabitables) y omisión (que dejan por fuera áreas de distribución real) (Anderson *et al.*, 2003). Estos modelos fueron sobrepuestos por medio del software ArcView 3.2 para generar un mapa de consenso, obteniendo un rango de predicción de 0 a 10.

Los resultados generados por MaxEnt, definen probabilidades acumuladas de distribución del nicho ecológico de la especie y por lo tanto los

mapas muestran una estratificación de la predicción en intensidad de color que va del 0 al 100%.

Con el fin de definir las áreas de distribución de las especies, los modelos de GARP y MaxEnt para cada especie, fueron transformados a mapas binarios, definiendo como presencia las áreas en las que se ubicaron el 90% de los puntos de colecta (dejando un 10% de margen de error) y como ausencia las áreas restantes. Se superpusieron los dos modelos obtenidos por especie con cada software, con el fin de generar un área única de distribución potencial de las especies y hacer los análisis.

Por último, se hicieron superposiciones de las distribuciones potenciales de todas las especies, con el fin de evaluar las áreas de mayor riqueza de especies de importancia médica para leishmaniasis. Si bien no hay evidencias que relacionen las áreas de mayor riqueza de especies con una mayor prevalencia de la enfermedad, estas zonas podrían presentar condiciones aptas para otros parásitos circulantes y por ende, aumentar la complejidad del proceso de transmisión de la enfermedad.

1.3 Resultados

Se obtuvieron en total 347 registros de localidades únicas de las especies, de los cuales 255 fueron georreferenciados a nivel de localidad para las nueve especies de *Lutzomyia* incluidas en el estudio.

Con los 347 registros se realizó un mapa actualizado de los sitios de colecta de las diferentes especies y se incluyeron aquellos registros que tuvieron datos hasta el nivel de municipio, utilizando las coordenadas de las cabeceras municipales como un método para visualizar las colectas (Mapa 2).

Para hacer los análisis y generar los modelos de predicción de distribución, se utilizaron los 255 registros con coordenadas cuyos datos de colecta llegaron hasta el nivel de localidad.

Algunas de las localidades referidas en las capturas, no pudieron ser ubicadas geográficamente debido a que la información de colecta estaba incompleta o bien a que las localidades referidas no se encontraron en los gaceteros en los que se realizaron las búsquedas.

Las localidades de colecta de las especies se distribuyen de forma heterogénea en el país, demostrando que los esfuerzos de colecta en los diferentes estados no han sido uniformes. La mayoría de colectas han sido realizadas en la región sureste del país que abarca los estados localizados en la península de Yucatán, Oaxaca y Chiapas. En la Tabla 3 se muestra la distribución obtenida de los registros de las especies de importancia médica en los diferentes estados del país.

El estado con mayor número de registros de localidades de colecta es Campeche con 92 localidades, seguido por Quintana Roo y Oaxaca con 64 y 54 registros respectivamente, mientras que hay sitios en los que se ha muestreado una sola localidad, como es el caso de los estados de Coahuila, Chihuahua y Tamaulipas.

Con respecto al número de localidades de captura por especie, aquellas que presentan un mayor número de registros son *Lutzomyia cruciata* (142) y *L. shannoni* (79). Por el contrario, son escasos los registros de *L. gomezi* (3), *L. ylephiletor* (5) y *L. anthophora* (7) (Mapa 2).

Para la única especie confirmada como vector en México, *Lutzomyia olmeca olmeca*, existen 36 registros que se distribuyen en el sureste del país

(Mapa 3). Los vectores que tienen importancia debido a su gran número de registros de captura y a su amplia distribución son *Lutzomyia cruciata* (Mapa 4) y *Lutzomyia shannoni* (Mapa 5).

La distribución de las capturas de *Lutzomyia panamensis* está restringida a la península de Yucatán con 39 registros, mientras que para *Lutzomyia diabolica* se han reportado capturas en 22 localidades del norte del país (Mapa 6).

Una distribución similar tienen *L. ovallesi* y *L. anthophora* (Mapa 7). La primera se distribuye casi exclusivamente en el sureste del país aunque existe un registro en Nayarit (Xalisco, Tepozal; InDRE), mientras que la segunda es vector sospechoso en el norte del país. Las otras especies, *L. ylephiletor* y *L. gomezi*, tienen un número menor de registros y se han capturado exclusivamente en los estados de Chiapas, Campeche y Tabasco (Mapa 8).

Con respecto a la distribución de acuerdo a las cotas altitudinales, se obtuvo que los registros de colecta de las especies de *Lutzomyia* de importancia médica en México se ubicaron en zonas por debajo de los 2000 metros, con variaciones en los rangos altitudinales para las diferentes especies. La prueba de independencia de Chi-cuadrado comprobó que los registros de las especies no se distribuyen de forma aleatoria en las distintas cotas altitudinales ($p < 0.0001$) y por lo tanto hay cotas en las que se reúnen la mayor cantidad de registros. La mayor parte de los registros (203, 74.4 %) se agrupa por debajo de los 600 msnm, en particular en la cota de 200 metros (167, 61.2%). A medida que aumenta la altitud, disminuye el número de especies y de sitios de captura.

La distribución de las especies de acuerdo con la cobertura vegetal, reveló que la mayor parte de las capturas se realizó en localidades que corresponden a selvas y/o a cultivos de acuerdo al Inventario Forestal Nacional 2000 (SEMARNAT, 2001). La prueba de independencia de Chi-cuadrado determinó que hay una asociación entre las especies y el tipo de cobertura ya que las especies del género *Lutzomyia* no se distribuyen aleatoriamente ($p < 0.0001$). *Lutzomyia olmeca* es la especie que se encontró predominantemente en cultivos, mientras que *L. gomezi* se encontró asociada a selvas.

1.3.1 Análisis de componentes principales

El análisis de componentes principales (CP) determinó que el primer componente principal (CP1) explica el 69.99% de la variación de los datos mientras que el segundo (CP2) explica el 12.52%, de esta forma podemos visualizar cerca del 82% de la variación de los datos como lo muestra la Figura 1.

Las variables que afectan significativamente la distribución de las especies son la elevación, la pendiente, el índice topográfico y la precipitación del mes más seco. Hay un grupo de especies asociadas a sitios con mayor pendiente y elevación mientras que otras especies se asocian a lugares con menor pendiente y elevación pero con mayor precipitación (Figura 1).

A pesar de que no se observaron asociaciones muy fuertes de las especies por una variable en particular, se observan tendencias como las de *L. anthophora* y *L. diabolica* a ubicarse en lugares con pendientes y más secos, mientras que *L. cruciata* y *L. shannoni* se distribuyen en todas las condiciones. Dentro de las variables topográficas, resultan importantes la elevación y la

pendiente mientras las variables climáticas más importantes son la precipitación y la temperatura.

1.3.2 Análisis de función de discriminantes

El análisis de función de discriminantes, permitió observar que las especies se agrupan en conjuntos significativamente distintos ($p < 0.0001$). En un grupo se encuentran *L. diabolica* y *L. anthophora* y en otro grupo las otras 7 especies incluidas en el estudio. Este análisis permite observar también que las especies tienen nichos ecológicos altamente superpuestos por lo que dentro de los grupos no es posible distinguir los nichos de cada especie (Figura 2).

1.3.3 Modelado de nicho ecológico

Con respecto a los modelos de distribución potencial, puede observarse que, de forma consecuente con la distribución conocida con base en los registros obtenidos, las especies que han sido capturadas más ampliamente en todo el país, presentan mayores distribuciones potenciales predichas por GARP y MaxEnt. En general los modelos de GARP predijeron un área mayor de distribución de nicho que aquella predicha por MaxEnt, sin embargo, para dos especies, *L. ovallesi* y *L. diabolica*, las áreas predichas por MaxEnt fueron mayores. La distribución potencial de la especie incriminada, *L. olmeca olmeca* por medio de GARP, es de un área de 178 455 km² (Mapa 9) y aquella predicha por MaxEnt ocupa 130 120 Km² (Mapa 10), el área de coincidencia de los dos modelos es de 99 543 Km² (Mapa 21). Si bien la predicción de GARP incluye algunas regiones del centro de Veracruz, de la costa del Pacífico y de la cuenca del río Balsas, se considera que estas áreas corresponden a sobrepredicciones debido a que pertenecen a provincias biogeográficas distintas y a que no existen puntos de captura en estas áreas. El área de coincidencia del

nicho ecológico predicho de *L. olmeca olmeca*, se encuentra predominantemente en la península de Yucatán y es posible que existan barreras ecológicas que le hayan impedido ampliar su distribución (Mapa 21).

La especie que presenta una mayor distribución predicha por los dos algoritmos es *L. cruciata*, cuya distribución potencial coincide con las áreas en las que se registran casos de leishmaniasis en todo el país (Mapas 11 y 12). Tanto GARP (412 471 Km²) como MaxEnt (323 406 Km²) definen una amplia área de distribución del nicho ecológico de esta especie y la coincidencia de los dos modelos es de 296 457 Km² ocupando la península de Yucatán, Chiapas, parte de Oaxaca y Veracruz y la costa del pacífico hasta Nayarit (Mapa 22).

Otra especie con una distribución potencial amplia, que coincide con la de *L. cruciata* es *L. shannoni*, aunque su área predicha de coincidencia es menor (184 404 Km²). El modelo generado por GARP (283 391 Km²) (Mapa 13) predice una superficie mayor hacia el centro-occidente del país, mientras que el modelo generado por MaxEnt (259 401 Km²) (Mapa 14) predice toda la costa del Pacífico hasta Nayarit (Mapa 23).

Con respecto a *L. panamensis*, el área de coincidencia de los dos modelos es de 62 377 Km² y ocupa la península de Yucatán y el sur de Veracruz en la región conocida como “La Chontalpa” (Mapa 24). En los modelos generados por GARP (131 169 Km²), se observan algunas sobre-predicciones hacia el Pacífico y probablemente también hacia el centro del estado de Veracruz, determinadas por el cambio a otras provincias biogeográficas que podrían estar actuando como barreras de distribución (Mapa 15). El mapa generado a partir de MaxEnt (90 286 Km²) no señala estas áreas de sobre-predicción por lo tanto la distribución potencial del nicho

predicho de esta especie generada por MaxEnt es menor que la de GARP (Mapa 16).

La especie que presenta una mayor importancia en el norte del país debido a su amplia predicción de distribución es *L. diabolica*, que, como se ha propuesto, podría ser la responsable de la transmisión en el foco de Tamaulipas. La distribución geográfica predicha para esta especie se extiende desde el sur de Estados Unidos, lo que concuerda con su incriminación como vector en el sur de Texas. Aunque el modelado de nicho extiende su distribución hasta el sur del país e incluso en la península de Yucatán, es probable que se trate de sobre-predicciones debido a que no se han encontrado capturas de esta especie en esas regiones y a que pertenecen a provincias biogeográficas distintas (Mapa 25). El área de coincidencia de distribución de los dos modelos es de 322 838 Km² y recorre la llanura costera del Pacífico, la llanura Costera del Golfo y la península de Yucatán. Sin embargo, en el mapa generado por GARP (498 664 Km²) (Mapa 17) puede verse una discontinuidad en la distribución predicha del nicho ecológico, lo que hace menos probable la presencia de la especie en la península de Yucatán. MaxEnt, por el contrario, predice una distribución continua desde el sur de Veracruz hasta la península de Yucatán en una superficie de 725 463 Km² (Mapa 18).

La distribución potencial de *L. ovallesi* ocupa una menor área (39 717 Km²) que las otras especies analizadas anteriormente, y la predicción de su nicho ecológico se localiza principalmente en la península de Yucatán, entre Campeche y Quintana Roo. Aunque existen registros de colecta y predicción de su nicho hacia la llanura costera del Pacífico y en Veracruz, es difícil sacar

conclusiones ya que la predicción es débil y hay una discontinuidad en su nicho predicho (Mapa 26). El modelo generado por MaxEnt (382 770 Km²) ocupa un área mayor que la predicha por GARP (80 191 Km²), lo que es poco común por la tendencia a la sobre-predicción de este último. Esto posiblemente se debe a la distribución y el bajo número de datos de captura de esta especie (Mapas 19 y 20).

Al sobreponer los mapas de distribución de nicho ecológico de todas las especies consideradas como vectores de importancia médica en México, el área con una mayor superposición de modelos es la península de Yucatán. Esta área, sería aquellas en las que podría encontrarse la mayor riqueza de especies. En contraposición con esto, existe un área al norte del país en la que aparentemente no existe un nicho ecológico adecuado para sostener una gran riqueza de especies. Los datos provenientes del norte del país son escasos por lo que es probable que la distribución en esa región esté subestimada (27).

1.4 Discusión

Los estudios de geografía de las enfermedades son una herramienta novedosa en el momento de identificar zonas de riesgo, planear estrategias de control de vectores y explorar asociaciones entre parásitos y hospederos de otras enfermedades (Peterson *et al.*, 2002; 2006; Peterson y Shaw, 2003), de esta forma los resultados obtenidos por medio de este trabajo constituyen una importante base a partir de la cual puede hacerse una aproximación a la leishmaniasis en México, en virtud de los vectores involucrados en la transmisión.

La presencia de las especies de importancia médica en 19 estados de la república Mexicana y el alto número de registros obtenidos, nos permite asumir

que contamos con una muestra representativa de la diversidad de especies de *Lutzomyia* de importancia médica en el país, a partir de la cual podemos hacer inferencias geográficas y ecológicas de las especies (Stocwell y Peterson, 2002).

Los registros de las especies no se distribuyen en el país de forma homogénea y los patrones observados de la distribución conocida están asociados al esfuerzo de captura de los grupos de investigación interesados en cada región. Por lo tanto, la mayor abundancia de registros está asociada a los estados en los que se han realizado la mayor parte de los estudios recientes y a los que se refieren las publicaciones de los últimos años. Desde esta perspectiva, el uso de modelos predictivos es una herramienta poderosa ya que permite inferir la distribución de las especies en áreas en donde el número de registros encontrados es muy bajo o nulo (Peterson *et al.*, 2004).

La distribución del único vector confirmado, *Lutzomyia olmeca olmeca* (Biagi *et al.*, 1965), no explica la distribución geográfica de los casos de leishmaniasis cutánea reportados en humanos, por lo que es altamente probable que otros vectores jueguen un papel importante en la transmisión de la leishmaniasis en México. Con base en el número de registros que existen y por su amplia distribución, que coincide con la de la mayoría de casos reportados, las especies de vectores candidatos en la transmisión de *Leishmania mexicana* u otros parásitos aún no identificados en México, son *Lutzomyia cruciata* y *Lutzomyia shannoni*.

Los análisis ecológicos de la distribución de los vectores son importantes, debido a que la complejidad de la ecología de la transmisión de las leishmaniasis, requiere una visión más amplia de los agentes que podrían estar

involucrados. Por ejemplo, las áreas mejor conservadas podrían ofrecer una mayor riqueza y diversidad de especies y estarían manteniendo bajas tasas de infección, de acuerdo con la hipótesis del efecto de la dilución (Keesing *et al.*, 2006). Las zonas de cultivo, por el contrario, ofrecen un escenario más homogéneo, relacionado con una menor riqueza de especies y una mayor presencia de humanos en riesgo de ser picados. Esta homogeneidad podría favorecer un aumento en el volumen de parásitos circulantes en los reservorios y vectores en las áreas de cultivo, lo que se vería reflejado en un aumento de casos en humanos (Rotureau, 2006a; 2006b). Debido a que no existe información epidemiológica suficiente para realizar comparaciones de prevalencia de casos en humanos en relación con el tipo de cobertura vegetal, por el momento podemos solo dejar abierto el interrogante y proponer que estas preguntas sean sujeto de futuros estudios. Con respecto a las asociaciones de las especies con las coberturas vegetales, es importante anotar que si bien es probable que la fecha de colecta no coincida con la fecha de elaboración del mapa, se asume que las especies podrían encontrarse todavía en esas regiones debido a su capacidad para adaptarse a ambientes perturbados (Travi *et al.*, 1990).

Con respecto a su asociación con las variables ambientales, se ha documentado que las especies de *Lutzomyia* de importancia médica son sensibles a variaciones en humedad y temperatura y que tienen una fuerte asociación con la altitud y la estacionalidad de las lluvias (Morrison *et al.*, 1995; Cárdenas *et al.*, 2006). Por medio del análisis de componentes principales, fue posible establecer que las especies se distribuyen en el espacio ecológico de forma heterogénea por lo que, de alguna forma, todas las variables afectan su

distribución. Las especies que se ubican en el norte de México, *Lutzomyia anthophora* y *L. diabolica*, se agrupan en lugares en los que la pendiente y la elevación son mayores, pero en los que hay una menor precipitación y una menor capacidad de almacenamiento de agua en el terreno (índice topográfico). Es interesante observar que *L. cruciata* y *L. shannoni* no muestran una preferencia marcada por ninguna de las variables y se distribuyen en los cuatro cuadrantes del análisis de componentes principales; esto coincide con su amplia distribución en el país y con la amplia predicción de su nicho ecológico, lo que podría sugerir que son especies mejor adaptadas a espectros mayores de variaciones ambientales y topográficas.

Con respecto a la forma en que las especies se agrupan de acuerdo a las variables ambientales, podemos ver que existen dos grupos ecológicos bien definidos, que podrían sugerir que existen al menos dos nichos de la enfermedad en el país. Por una parte, encontramos un grupo conformado por las especies localizadas al norte de México, *L. anthophora* y *L. diabolica*, que ocupan nichos ecológicos que se sobreponen, mientras que las 7 especies restantes, que han sido colectadas predominantemente en el sur de México, constituyen otro grupo significativamente independiente. El hecho de que exista una alta superposición de los nichos de los vectores localizados al sur, sugiere que en esta región podría existir un nicho de la enfermedad, en el que pueden coexistir los vectores, reservorios y el parásito. Si podemos identificar el conjunto de variables que conforman este nicho, podremos dar un paso adelante hacia el diseño de estrategias de prevención de la enfermedad bajo escenarios dinámicos como es el caso del cambio climático y la deforestación (Chaves y Pascual, 2006; Cárdenas *et al.*, 2006).

La distribución predicha de *L. diabolica* coincide con la distribución de casos de los estados de Nayarit, Nuevo León y Tamaulipas, entre otros, en donde no se encuentra el nicho predicho de *L. olmeca olmeca* ni hay colectas de esta especie, por lo tanto podemos proponer a esta especie como el vector principal involucrado en la transmisión de la leishmaniasis cutánea al norte de México.

Las predicciones de riqueza de especies y la distribución de la gran mayoría de vectores en la península de Yucatán, hacen pensar que esta región presenta una ecología de transmisión de la enfermedad muy compleja. El hecho de que se encuentre una gran variedad de vectores potenciales en esta región, puede favorecer la colonización y el establecimiento de nuevas especies del parásito en el país, provenientes de Centro América como podría ser *Leishmania panamensis*. La presencia de *Leishmania braziliensis* en el país sigue siendo discutida pero es posible que estas dos especies de parásitos estén involucrados en nuevos ciclos de transmisión de la leishmaniasis cutánea, que aún no han sido identificados. Es probable también, que esta complejidad ecológica favorezca la variación existente en las manifestaciones de la leishmaniasis cutánea en esta región del país, que presenta una mayor resistencia al tratamiento con antimoniales pentavalentes y una mayor variabilidad en la severidad de los casos.

En contraposición con la complejidad presente en el sureste, la zona norte del país resulta una región pobremente muestreada. Existen estados en el país que no han sido muestreados al nivel requerido y por lo tanto la distribución de las especies de importancia médica puede estar subestimada.

El conocer la distribución geográfica y ecológica de las especies de *Lutzomyia* de importancia médica permite hacer inferencias sobre su implicación como vectores en los lugares en donde se presentan casos. De esta forma, un primer acercamiento como el que se hace con este trabajo va a permitir una mejor planeación de los lugares en los que deben implementarse búsquedas epidemiológicas activas de casos humanos, pesquisas con vectores y los reservorios de la enfermedad en el país.

Si bien la geografía y ecología de las enfermedades no es un área que ha sido explorada a fondo, podemos concluir que estudios de este tipo pueden guiarnos hacia respuestas importantes sobre la ecología de la transmisión de las enfermedades y que los modelos de nicho ecológico constituyen una herramienta de gran utilidad en estudios que involucren especies de importancia médica (Peterson *et al.*, 2005; Sánchez-Cordero *et al.*, 2005).

1.7 Tablas y Figuras.

Tabla 1. Especies del género *Lutzomyia* de importancia médica en la transmisión de leishmaniasis cutánea en México.

Subgénero o Grupo	Especie	Status	Referencias
Sub. <i>Nyssomyia</i>	<i>L.olmeca olmeca</i>	Incriminado	Biagi <i>et al.</i> , 1965; Disney, 1968
Sub. <i>Lutzomyia</i>	<i>L.cruciata</i>	Sospechoso	Williams, 1966; Rebollar-Tellez <i>et al.</i> , 1996b; Rebollar-Téllez y Manrique-Saide, 2001
Sub. <i>Psathyromyia</i>	<i>L.shannoni</i>	Sospechoso	Rebollar-Téllez <i>et al</i> , 1996 ^a
Sub. <i>Nyssomyia</i>	<i>L.ylephiletor</i>	Sospechoso	Porter <i>et al</i> ,1987; Rowton <i>et al</i> , 1991
Sub. <i>Lutzomyia</i>	<i>L.gomezi</i>	Sospechoso	Young y Duncan, 1994
Sub. <i>Lutzomyia</i>	<i>L.diabolica</i>	Sospechoso	Young y Duncan, 1994; Mc Hugh <i>et al</i> , 1996)
Grp. Verrucarum	<i>L.ovallei</i>	Sospechoso	Feliciangeli <i>et al.</i> (1988); Bonfante-Garrido <i>et al.</i> (1991); Rowton <i>et al.</i> (1992).
Sub. <i>Psychodopygus</i>	<i>L.panamensis</i>	Sospechoso	Christensen <i>et al.</i> , (1983), Young y Duncan (1994), Rebollar-Tellez <i>et al</i> , 1996 ^a
Sub. <i>Dampfomyia</i>	<i>L. anthophora</i>	Sospechoso	Endris <i>et al</i> , 1987; Mc Hugh <i>et al</i> , 1996)

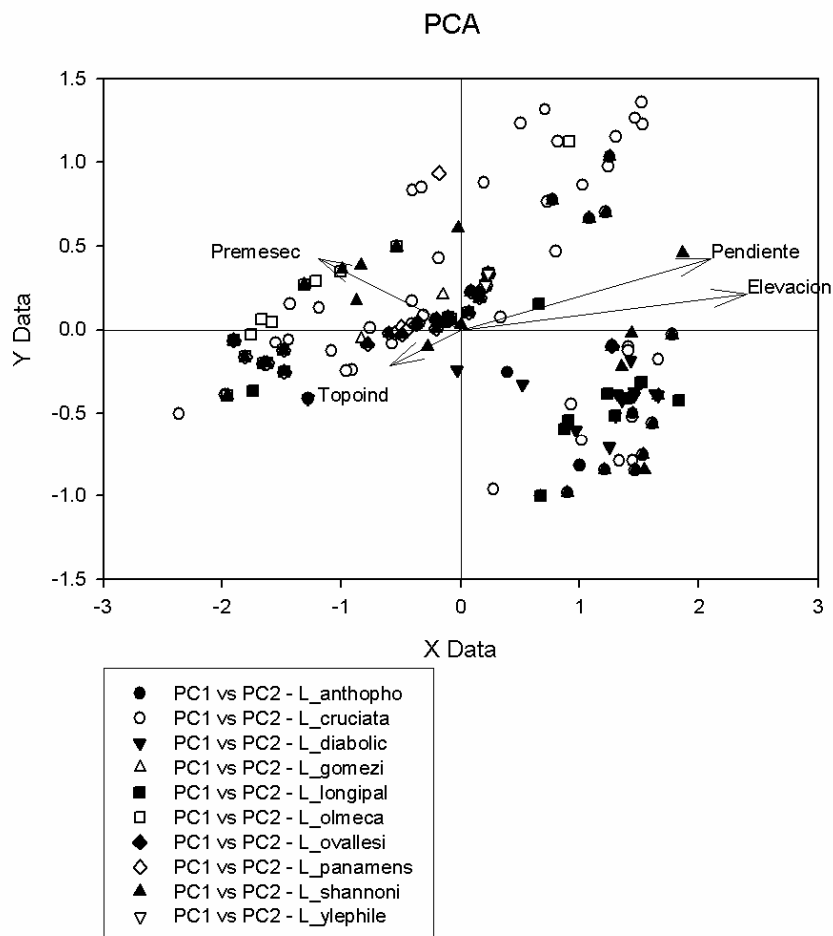
Tabla 2. Variables de Worldclim utilizadas en los análisis y modelos.

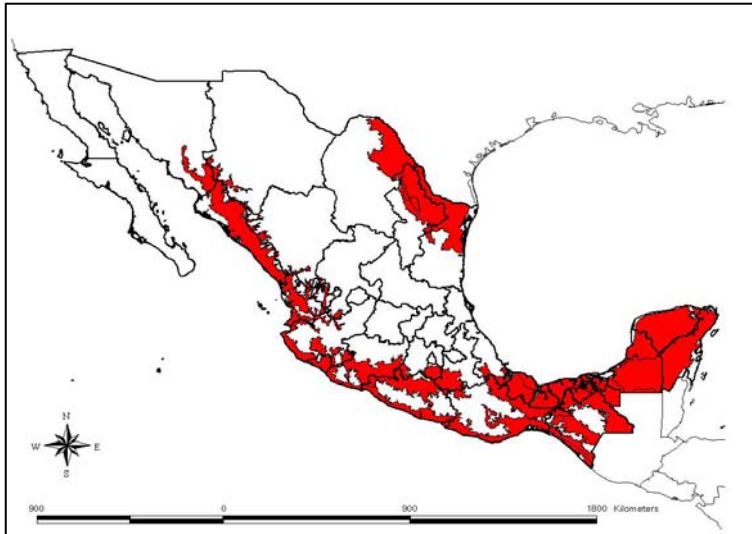
Nombre	Variable
BIO1	Temperatura media anual
BIO4	Temperatura estacional (Desviación Standard*100)
BIO5	Temperatura máxima del mes mas cálido
BIO6	Temperatura mínima del mes mas frío
BIO7	Rango anual de temperatura (P5-P6)
BIO10	Temperatura media del cuarto mas cálido
BIO11	Temperatura media del cuarto mas frío
BIO12	Precipitación anual
BIO13	Precipitación del mes mas húmedo
BIO14	Precipitación del mes mas seco
BIO15	Estacionalidad de la precipitación (coeficiente de variación)

Tabla 3. Distribución de los registros acumulados de las especies de importancia médica en la transmisión de leishmaniasis cutánea en relación a los diferentes estados del país.

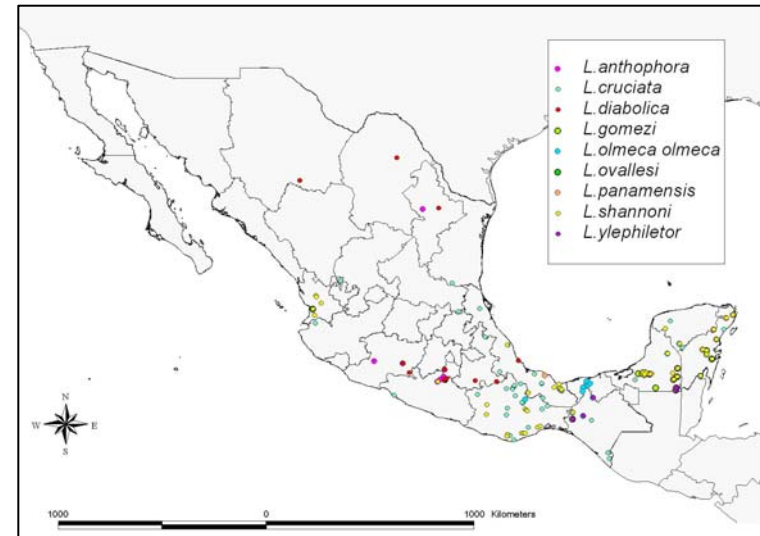
Estado	Especie								Total	
	<i>L_anthopora</i>	<i>L_cruciata</i>	<i>L_diabolica</i>	<i>L_gomezi</i>	<i>L_olmea olmea</i>	<i>L_ovallesi</i>	<i>L_panamensis</i>	<i>L_shannoni</i>		<i>L_ylephiletor</i>
Campeche	27			3	8	6	25	21	2	92
Coahuila			1							1
Chiapas	14				3	1	1	3	2	24
Chihuahua			1							1
Guerrero	3	3	8					1		15
Hidalgo		1	1							2
Jalisco		2								2
Michoacán	2	1	2							5
Morelos	1	1	3							5
Nayarit		6	1			1		6		14
Nuevo León	1	1	2							4
Oaxaca		39			2			13		54
Puebla		3	2				1	2		8
Quintana Roo		21			12	6	10	15		64
San Luis Potosí		2								2
Tabasco		7			7		1		1	16
Tamaulipas		1								1
Veracruz		10	1		3		1	13		28
Yucatán		3			1			5		9
Total	7	142	22	3	36	14	39	79	5	347

Figura 1. Análisis de componentes principales. Las variables ambientales se agrupan de acuerdo a la influencia que ejercen en la variación de los datos. Por medio de los dos componentes principales PC1 y PC2 se explica mas del 80% de variación de los datos (Componente principal 1 (PC1) 69.99%; componente principal 2 (PC2) 12.52%). Se observa que, con respecto al eje de las abscisas, las especies que se encuentran en los cuadrantes positivos están asociadas a lugares más pendientes y más elevados mientras que las de los cuadrantes negativos se asocian a lugares con menor pendiente y menos elevados pero con mayor precipitación





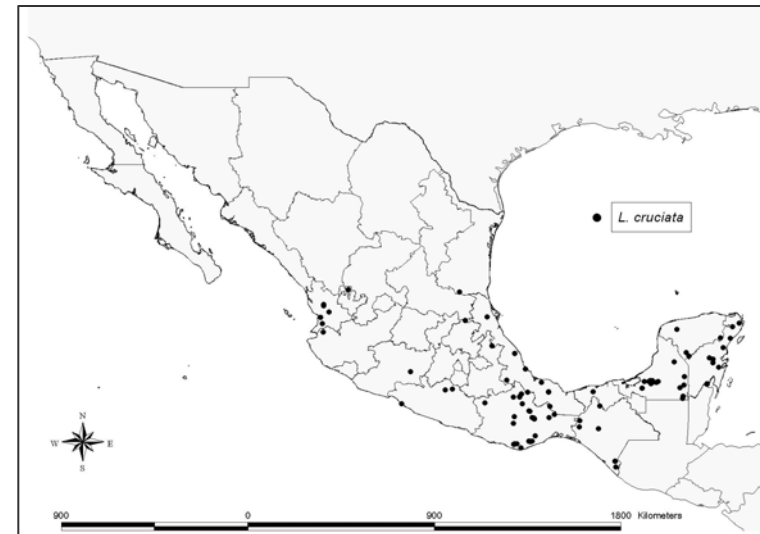
Mapa 1. Distribución de ecoregiones con municipios que han reportado casos de LC en México.



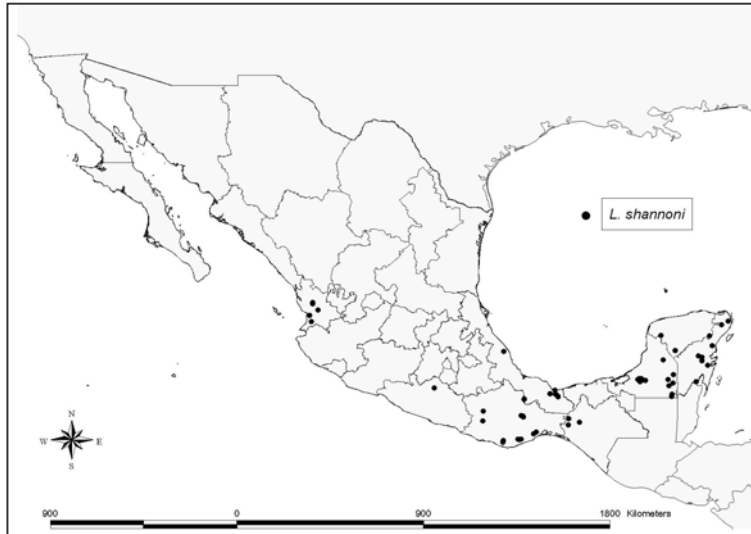
Mapa 2. Sitios de colecta de las especies de *Lutzomyia* de importancia médica para la transmisión de leishmaniasis cutánea en México.



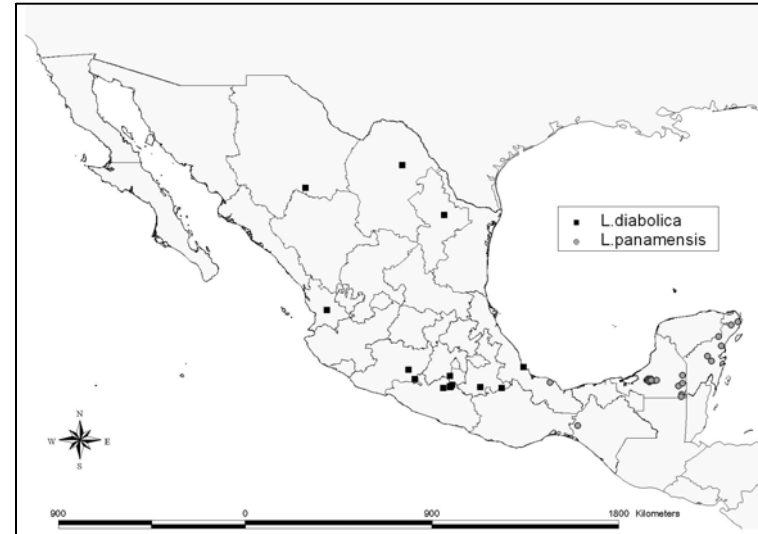
Mapa 3. Sitios de colecta de *Lutzomyia olmeca olmeca* en México.



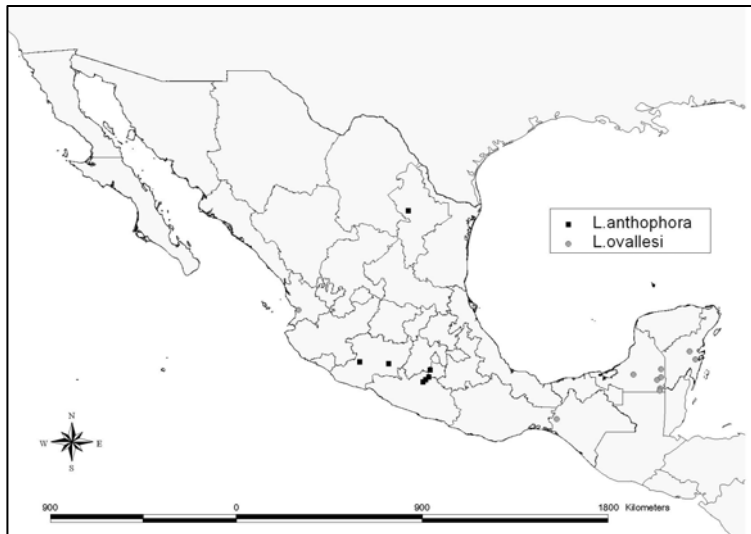
Mapa 4. Sitios de colecta de *Lutzomyia cruciata* en México.



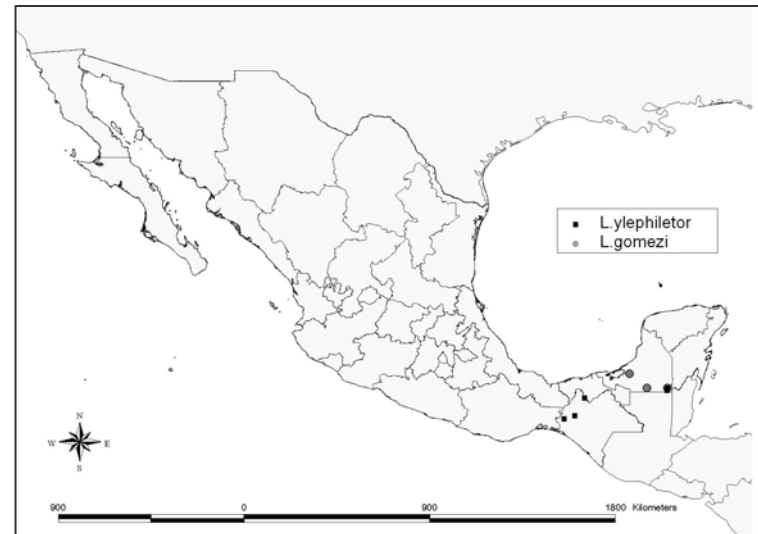
Mapa 5. Sitios de colecta de *Lutzomyia shannoni* en México.



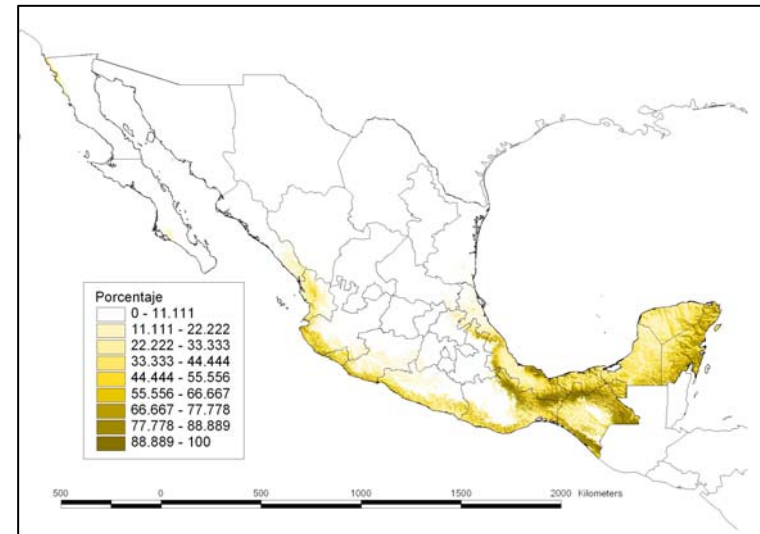
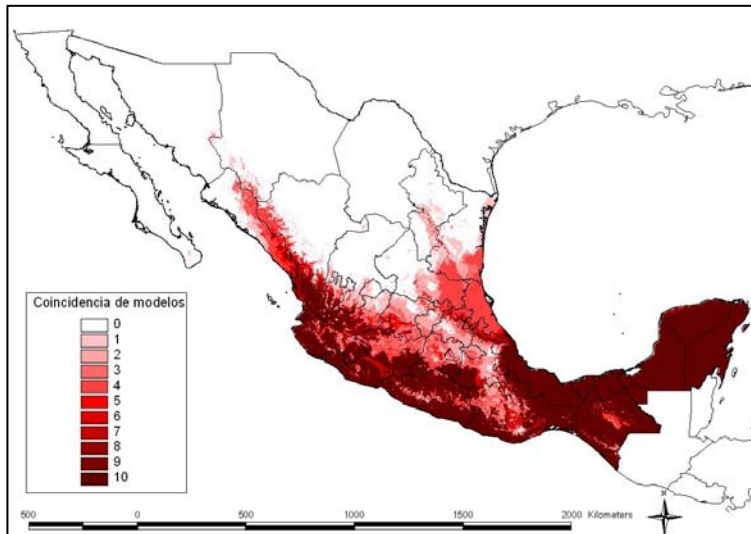
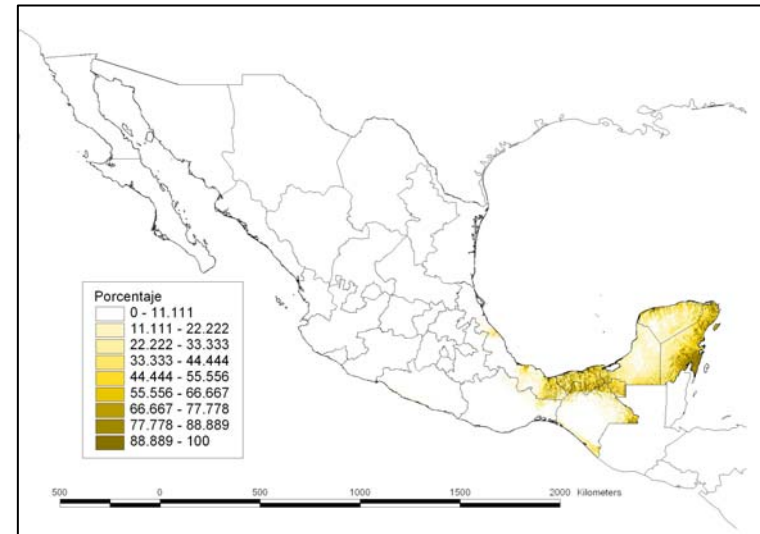
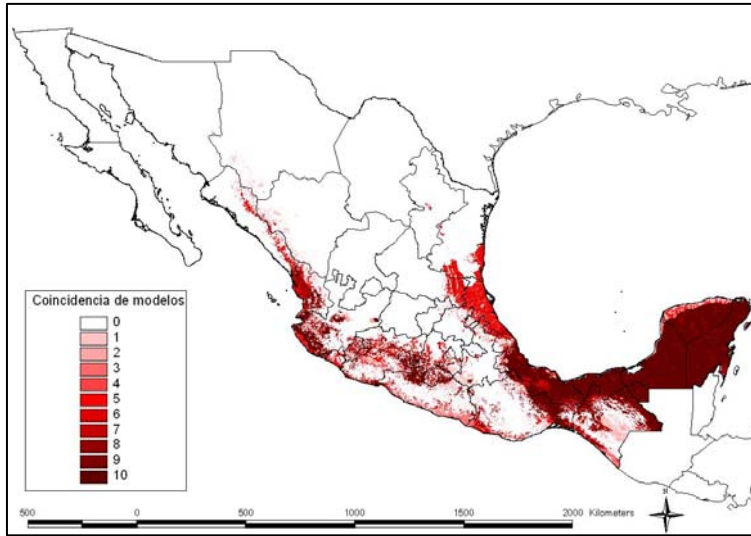
Mapa 6. Sitios de colecta de *L. diabolica* y *L. panamensis* en México.



Mapa 7. Sitios de colecta de *L. anthophora* y *L. ovallesi* en México.



Mapa 8. Sitios de colecta de *L. ylephiletor* y *L. gomezi* en México.

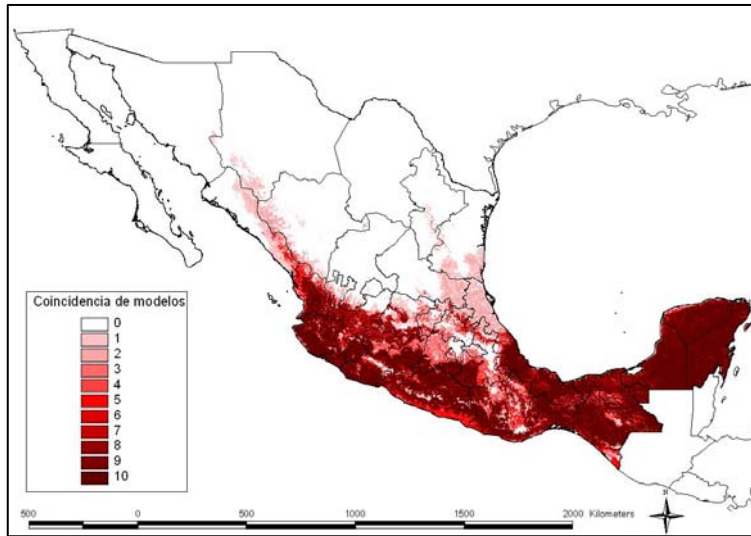


Mapa 9. Distribución potencial de *L. olmeca olmeca* predicha por GARP en México.

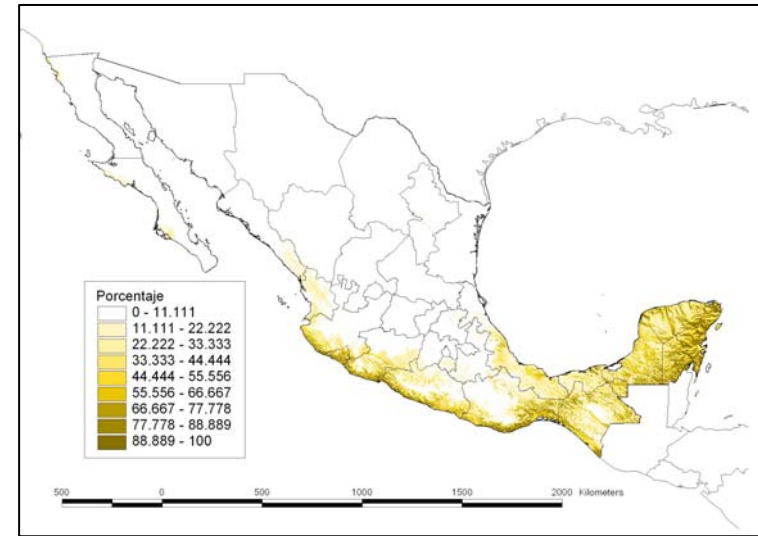
Mapa 10. Distribución potencial de *L. olmeca olmeca* predicha por Maxent en México.

Mapa 11. Distribución potencial de *L. cruciata* predicha por GARP en México.

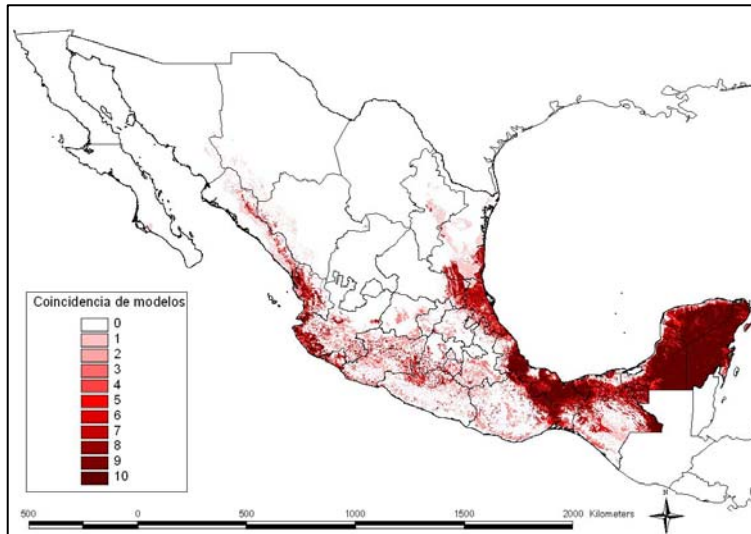
Mapa 12. Distribución potencial de *L. cruciata* predicha por Maxent en México.



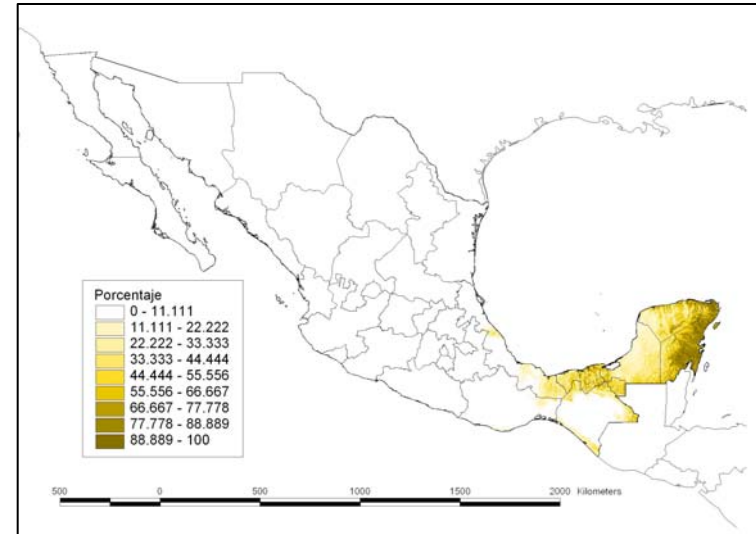
Mapa 13. Distribución potencial de *L. shannoni* predicha por GARP en México.



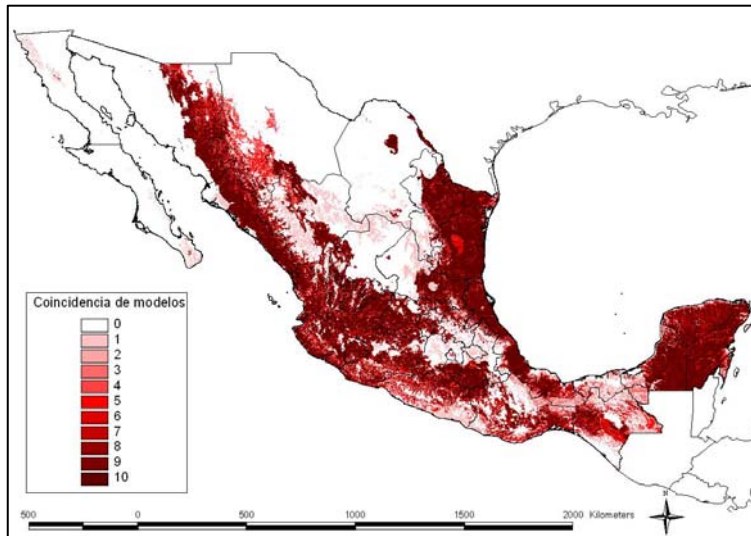
Mapa 14. Distribución potencial de *L. shannoni* predicha por MaxEnt en México.



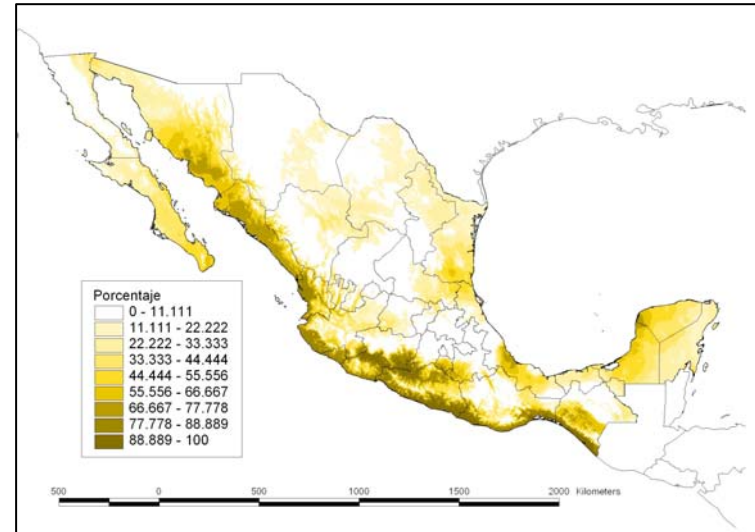
Mapa 15. Distribución potencial de *L. panamensis* predicha por GARP en México.



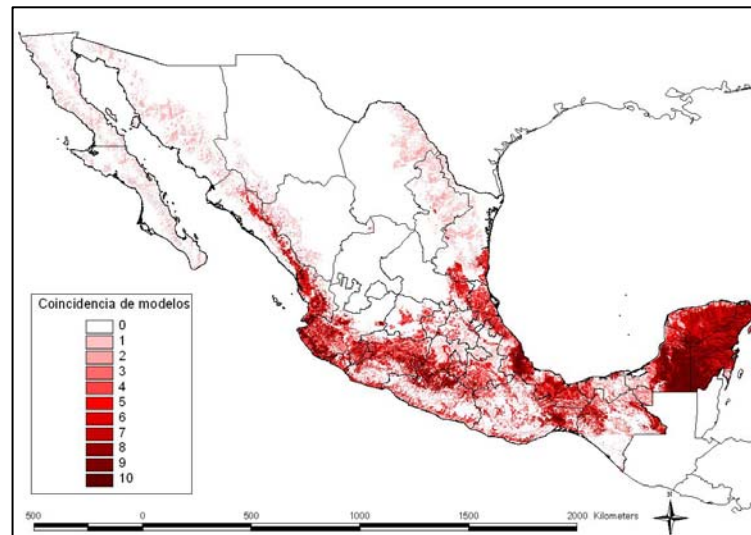
Mapa 16. Distribución potencial de *L. panamensis* predicha por MaxEnt en México.



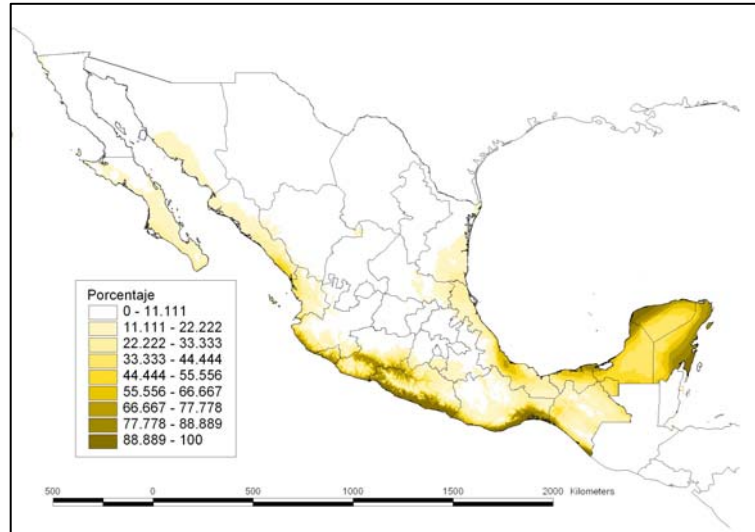
Mapa 17. Distribución potencial de *L. diabolica* predicha por GARP en México.



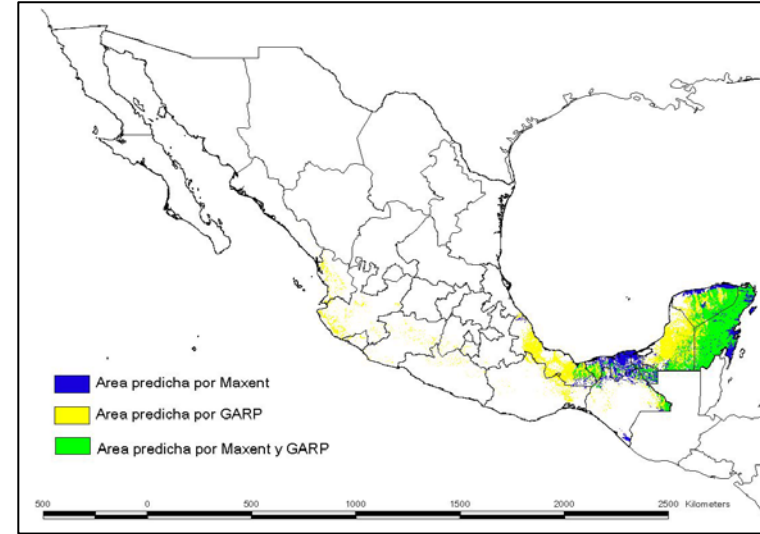
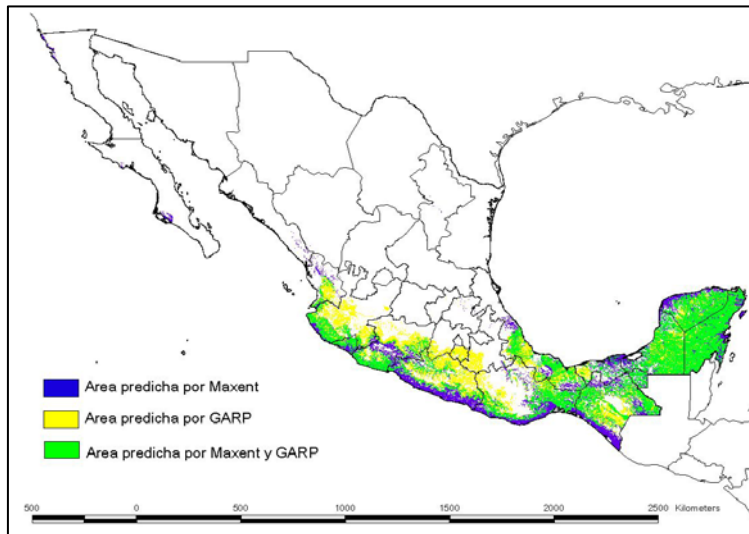
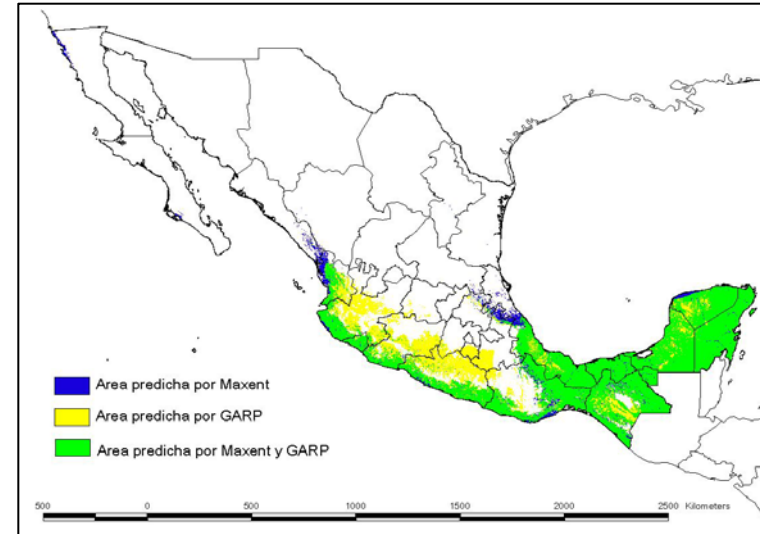
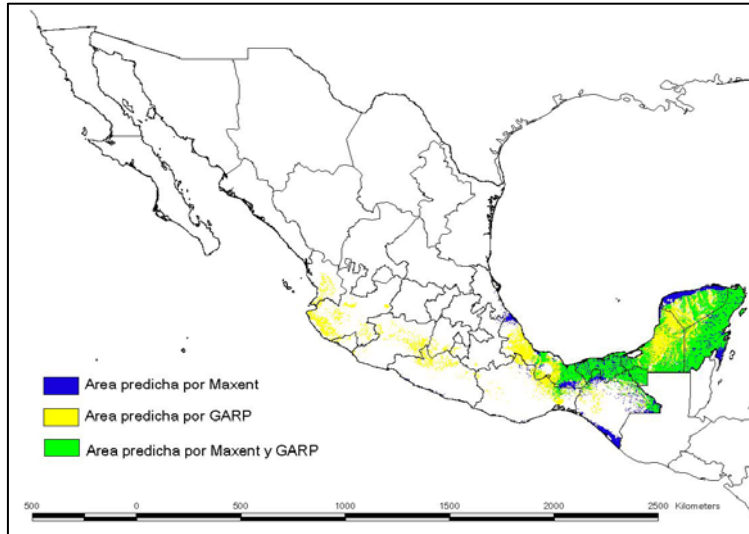
Mapa 18. Distribución potencial de *L. diabolica* predicha por MaxEnt en México.



Mapa 19. Distribución potencial de *L. ovallesi* predicha por GARP en México.



Mapa 20. Distribución potencial de *L. ovallesi* predicha por MaxEnt en México (30% de puntos de prueba).

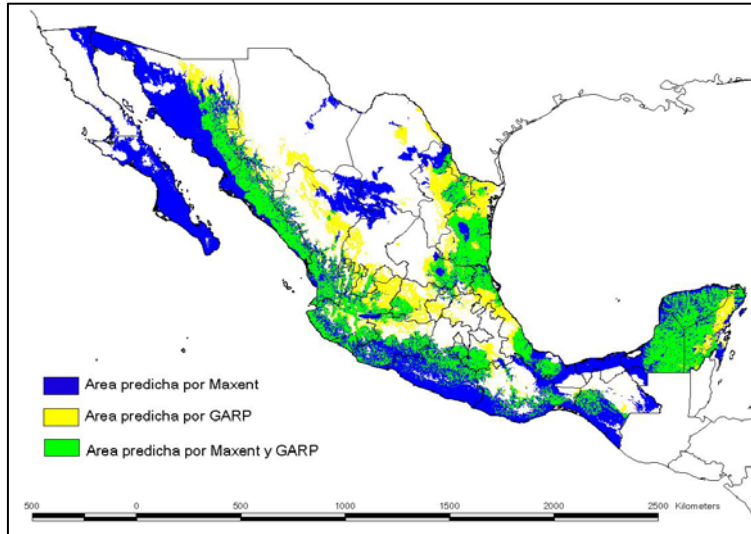


Mapa 21. Áreas de presencia y ausencia predichas por GARP y MaxEnt y áreas de coincidencia de los dos modelos para *L. olmeca olmeca*.

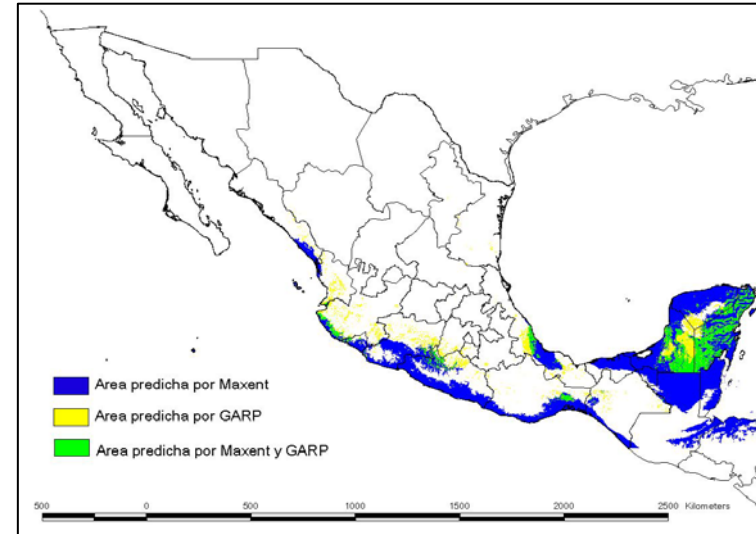
Mapa 22. Áreas de presencia y ausencia predichas por GARP y MaxEnt y áreas de coincidencia de los dos modelos para *L. cruciata*.

Mapa 23. Áreas de presencia y ausencia predichas por GARP y MaxEnt y áreas de coincidencia de los dos modelos para *L. shannoni*.

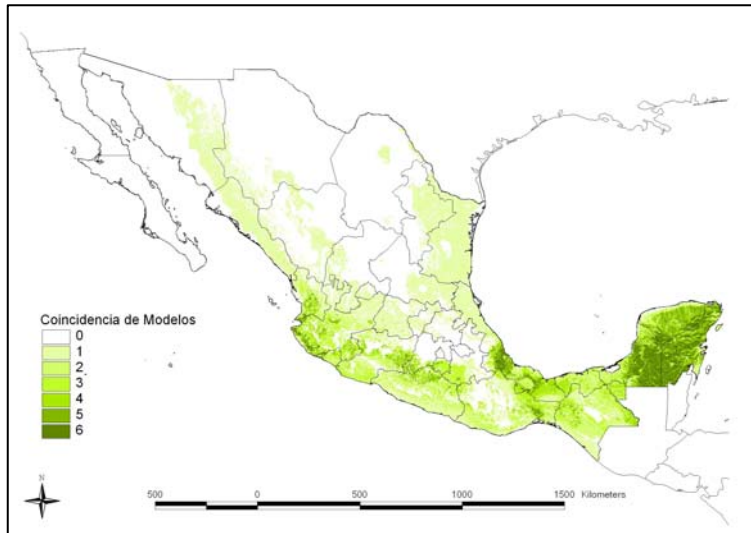
Mapa 24. Áreas de presencia y ausencia predichas por GARP y MaxEnt y áreas de coincidencia de los dos modelos para *L. panamensis*.



Mapa 25. Áreas de presencia y ausencia predichas por GARP y MaxEnt y áreas de coincidencia de los dos modelos para *L. diabolica*.



Mapa 26. Áreas de presencia y ausencia predichas por GARP y MaxEnt y áreas de coincidencia de los dos modelos para *L. ovallesi*.



Mapa 27. Áreas de riqueza de acuerdo a la coincidencia de distribución potencial de seis especies del género *Lutzomyia* de importancia médica en México (GARP).

1.8 Referencias

- Anderson, R.P., Lew, D., Peterson, A. T., 2003. Evaluating predictive models of specie's distributions: Criteria for selecting optimal models. *Ecological Modelling* 162, 211-232.
- Arias, J. 1996. Epidemiología y control de la leishmaniasis en las Américas, por país o territorio. Jorge Arias, Fernando Beltrán, Desjeux Philip Bryce Walton. Washington DC: OPS Cuaderno Técnico; 44)
<http://www.paho.org/Spanish/AD/DPC/CD/epi-y-control.pdf>
- Beltrán, E., y M. E. Bustamante. 1942. Datos epidemiológicos acerca de la úlcera de los chicleros (Leishmaniasis americana) en México. *Revista del Instituto de Salubridad y Enfermedades Tropicales*, 3:1 - 28.
- Beltrán E, 1944. Cutaneous leishmaniasis in Mexico. *The Scientific Monthly*. 59(2):108-119
- Biagi, F., de Biagi, A.M. y F. Beltrán 1965. *Phlebotomus flaviscutellatus*, transmisor natural de *Leishmania mexicana*. *Prensa Médica México*, 30, 276 – 272.
- Campbell-Lendrum, D., J.P Dujardin, E. Martínez, M. D. Feliciangeli, J. E. Pérez, L. N. M. Passerat de Silans, y P. Desjeux. 2001. Domestic and peridomestic transmission of American cutaneous leishmaniasis: Changing epidemiological patterns present new control opportunities. *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz*, 96, 159-162.
- Cárdenas, R., C.M. Sandoval, A.J. Rodríguez-Morales, C Franco-Paredes. 2006. Impact of climate variability in the occurrence of leishmaniasis in northeastern colombia *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* 75(2):273-277
- Chaves LF y M Pascual. 2006. Climate Cycles and Forecasts of Cutaneous Leishmaniasis, a Nonstationary Vector-Borne Disease. *PLoS Med*. 2006 August; 3(8): e295.
- Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), (2004). "Cabeceras Municipales, 2000". Extraído de Principales Resultados por Localidad. XII Censo de Población y Vivienda 2000 del Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática (INEGI). México.
- Desjeux, P. 2004. Leishmaniasis: current situation and new perspectives. *Comparative Immunology, Microbiology y Infectious Diseases*, 27:305-18.
- Disney, R.H.L. (1968). Observations on a zoonosis: leishmaniasis in British Honduras. *Journal of Applied Ecology*, 5, 1-59.

- Endris, R. G., D. G Young, and P.V. Perkins. 1987. Experimental transmission of *Leishmania mexicana* by a North American sand fly, *Lutzomyia anthophora* (Diptera: Psychodidae). *Journal of Medical Entomology*, 24: 243-247.
- González, C., L. E., Munstermann, O.L. Cabrera, y C. Ferro. 2006. Patrones de distribución geográfica de los vectores de Leishmaniasis Visceral en Colombia. *Biomédica*, 26(Suplemento 1):64-72.
- Hijmans, R.J., S. Cameron y J. Parra. 2005. WorldClim, Versión 1.3. <http://biogeو.berkeley.edu/worldclim/worldclim.htm>
- Hutchinson, G.E. 1957. Concluding Remarks. *Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology*, 22:415-427
- Ibáñez-Bernal, S., G. Rodríguez-Domínguez, C.H. Gomez-Hernández, y J. R. Ricardez-Esquinca. 2004. First record of *Lutzomyia evansi* in Mexico. *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz* 99(2):127-129.
- Keesing, F., R.D. Holt, and R.S. Ostfeld. 2006. Effects of species diversity on disease risk. *Ecological Letters* 9:485-498.
- Killick-Kendrick R. 1990. Phlebotomine vectors of the leishmaniasis: a review. *Medical and Veterinary Entomology*. 4(1):1-24. Review.
- Killick-Kendrick, R. 1999. The biology and control of Phlebotomine sand flies. *Clinics in Dermatology*, 17, 279-289.
- King, R.J., Campbell-Lendrum, D.H. y C.R. Davies. 2004. Predicting geographic variation in cutaneous leishmaniasis, Colombia. *Emerg Infect Dis* [serial online] 2004 Apr [date cited]. Available from: <http://www.cdc.gov/ncidod/EID/vol10no4/03-0241.htm>
- McHugh, C. P., Grogl, M. y Kreutzer, R. D. (1993) Isolation of *Leishmania mexicana* (Kinetoplastida: Trypanosomatidae) from *Lutzomyia anthophora* (Diptera: Psychodidae) collected in Texas. *Journal of Medical Entomology*, 30, 631-633.
- McHugh, C. P., Melby, P. C. y LaFon, S. G. (1996) Leishmaniasis in Texas: Epidemiology and clinical aspects of human cases. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 55, 547-555.
- Monroy-Ostria, A., O. Hernandez-Montes, y D.C. Barker. 2000. Aetiology of visceral leishmaniasis in Mexico. *Acta Tropica* 75:155-161.
- Morrison, A.C., Munstermann, L.E., Ferro, C., Pardo, R. y M. Torres. 1995. Ecological and genetic studies of *Lutzomyia longipalpis* in a central Colombia focus of visceral leishmaniasis. *Bol Malariol Saneamiento Ambiental* 35(suppl. 1): 235-48.

- Mullner, R.M., K. Chung, K.G. Croke, y E.K. Mensah. 2004. Introduction: Geographic Information Systems in Public Health and Medicine. *Journal of Medical Systems*, 28(3):215-221.
- Pereira, R. S., 2002, Desktop GARP. <http://www.lifemapper.org/desktopGARP/>
- Peterson, A.T. y J. Shaw. 2003. *Lutzomyia* vectors for cutaneous leishmaniasis in Southern Brazil: ecological niche models, predicted geographic distributions, and climate change effects. *International Journal of Parasitology* 33: 919 – 931
- Peterson, A.T. 2001. Predicting species geographic distributions based on ecological niche modeling. *Condor* 103:599-605.
- Peterson, A.T., C. Martínez-Campos, Y. Nakazawa, E. Martínez-Meyer. 2005. Time-specific ecological niche modeling predicts spatial dynamics of vector insects and human dengue cases. *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene*, 99:647-55
- Porter, C.H., F.J. Steurer, and R.D. Kreutzer. 1987. Isolation of *Leishmania mexicana mexicana* from *Lutzomyia ylephiletor* in Guatemala. *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene* 81:929-930.
- Phillips, S.J., 2006. Maxent software for species habitat modeling, version 2.2.0, <http://www.cs.princeton.edu/schapipe/maxent>
- Phillips SJ, R.P. Anderson, y R.E. Schapire. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190: 231 -259.
- Rebollar-Téllez, E. y P. Manrique-Saide. 2001. New distributional record of *Lutzomyia cruciata* in the state of Yucatán, Mexico. *Entomological News* 112(5):337-339.
- Rebollar-Téllez, E., F. Reyes-Villanueva, I. Fernández-Salas, y F.J. Andrade-Narváez. 1996b. Abundance and parity rate of *Lutzomyia cruciata* in an endemic focus of localized cutaneous leishmaniasis in Southern Mexico. *Journal of medical entomology* 33(4): 683 – 685.
- Rebollar-Téllez, E., F. Reyes-Villanueva, I. Fernández-Salas, y F. J. Andrade-Narvaez. 1996a. Population dynamics and biting rhythm of the anthropophilic sandfly *Lutzomyia cruciata* in southeast México. *Revista do Instituto de Medicina Tropical de São Paulo*. 38(1):29-33.
- Rebollar-Téllez, E., A. Ramírez-Fraire, y F.J. Andrade-Narvaez. 1996c. A two years study on vectors of cutaneous leishmaniasis. Evidence for sylvatic transmission in the state of Campeche, Mexico. *Memorias Instituto Oswaldo Cruz*. 91(5):555-560.

- Rowton, E., M. de Mata, N. Rizzo, T. Navin, and C. Porter. 1991. Vectors of *Leishmania braziliensis* in the Petén, Guatemala. *Parassitología* (Suplemento) 33:501-504.
- Rotureau, B. 2006a. Ecology of the leishmania species in the Guianan ecoregion complex. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* 74(1):81-96.
- Rotureau, B. 2006b. Are New World leishmaniasis becoming anthroponoses?. *Medical Hypotheses* 67(5):1235-1241
- Sánchez-Cordero V, A.T. Peterson, E. Martínez-Meyer, y R. Flores. 2005. Distribución de roedores reservorios del virus causante del síndrome pulmonar por hantavirus y regiones de posible riesgo en México. *Acta Zoológica Mexicana*, 21:79-91
- Sánchez-Tejeda, G., N. Rodríguez, C. I. Parra, O. Hernández-Montes, D.C. Barker, Monroy-Ostria, A. 2001. Cutaneous leishmaniasis caused by members of *Leishmania braziliensis* complex in Nayarit, State of Mexico. *Memorias Instituto Oswaldo Cruz*. 96(1):15-19.
- Seidelin H. 1912. Leishmaniasis and Babesiasis in Yucatán. *Annals of Tropical Medicine and Parasitology*, 6, 295-299.
- SEMARNAT. 2001. Inventario Forestal Nacional 2000. México.
- Soberón, J., y A. T. Peterson. 2005. Interpretation of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics* 2: 1- 10.
- Stockwell, D.R.B. y I.R. Noble. 1992. Introduction of sets of rules from animal distribution data: a robust and informative method of data analysis. *Mathematics and Computers in Simulation*. 33, 385 – 390.
- Stockwell D.R.B, y D. Peters. 1999. The GARP Modeling System: problems and solutions to automated spatial prediction. *International Journal of Geographical Information Science* 13, 143 – 158.
- Stockwell, D.R.B. y A. T. Peterson. 2002. Effects of sample size on accuracy of species distribution models. *Ecological Modelling*, 148:1-13.
- Thompson, R.A., J. Wellington de Oliveira Lima, J.H. Maguire, D.H. Braud, D.T. Scholl. 2002. Climatic and demographic determinants of American visceral leishmaniasis in northeastern Brazil using remote sensing technology for environmental categorization of rain and region influences on leishmaniasis. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 67:648-55.
- Travi, B. y J. Montoya. 1994. Fundación Centro Internacional de Entrenamiento e Investigaciones Médicas fundación CIDEIM. Manual de Entomología Médica para Investigadores de América Latina. Cali, Colombia 280 p.

- Travi, B.L., G. H. Adler, M. Lozano, H. Cadena, y J Montoya-Lerma. 2002. Impact of habitat degradation on Phlebotominae (Diptera: Psychodidae) of Tropical Dry Forest in Northern Colombia. *Journal of Medical Entomology* 39(3):451-456.
- Travi, B.L., I.D. Vélez, L. Brutus, I. Segura, C. Jaramillo, y J. Montoya. 1990. *Lutzomyia evansi*, an alternate vector of *Leishmania chagasi* in a Colombian focus of visceral leishmaniasis. *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene* 84:676-7.
- USGS, 2001. HYDRO1k Elevation Derivative Database, <http://edcdaac.usgs.gov/gtopo30/hydro/>. U.S.Geological Survey, Washington, D.C.
- Williams, P. (1966b) The biting rhythms of some anthropophilic phlebotomine sandflies in British Honduras. *Annals of Tropical Medicine and Parasitology*, 60, 357-364.
- Williams, P. (1970) Phlebotomine sandflies and leishmaniasis in British Honduras (Belize). *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene*, 64, 317-364. Young, D.G. (1979). A Review of the Blood Sucking Psychodidae Flies of Colombia (Diptera: Phlebotominae and Sycoracinae). IFAS, University of Florida, Gainesville. 226 pp.
- World Health Organization - WHO. 1990. Control of leishmaniasis. Report of a WHO Expert Committee. Geneva: World Health Organization, *Technical Report Series*, N° 793.
- Young, D.G. (1979). A Review of the Blood Sucking Psychodidae Flies of Colombia (Diptera: Phlebotominae and Sycoracinae). IFAS, University of Florida, Gainesville. 226 pp.
- Young, D. G. y Perkins, P. V. (1984) Phlebotomine sand flies of north America (Diptera: Psychodidae). *Mosquito News*, 44, 263-304.
- Young, D.G. y M.A. Duncan. 1994. Guide to the identification and geographic distribution of *Lutzomyia* sand flies in Mexico, The West Indies, Central and South America (Diptera: Psychodidae). *Memoirs of the Entomological Institute* 1994, No.54, Gainesville, Associated Publishers, 881 pp.

Anexo

Bibliografía consultada a partir de la cual se obtuvieron los registros de captura.

- Beltrán E. 1944. Cutaneous leishmaniasis in México. *The Scientific Monthly* 59 (2):108-119.
- Biagi F y de Biagi AM. 1953. Datos ecológicos de algunos flebotomos mexicanos (Diptera, Psych). *An Inst Biol Mex.* 24(2):445-450.
- Biagi F, de Biagi AM, Beltrán F. 1965. *Phlebotomus flaviscutellatus*, transmisor natural de *Leishmania mexicana*. *Prensa Med Mex.* 30 (9-12):267-272.
- Biagi F, de Biagi AM, Beltrán F. 1966. Nuevos conocimientos sobre los flebotomos del área endémica de leishmaniasis cutanea en Yucatán. *Rev Invest Salud Pub.* 26(2):139-153.
- Cruz-Ruiz AL, García-Rejón J, Manrique-Saide P, Pérez-Mutul J. 1994. Taxonomical identification of anthrophilic species of *Lutzomyia* in Quintana Roo, Peninsula of Yucatan, Mexico. *Rev Biomed.* 5:127 – 131.
- Dampf A. 1947. Notas sobre flebotomos Mexicanos. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural.* Tomo VIII (1-4):205-17.
- De Biagi AM, Biagi F, Melinari JL. 1965. Kala-azar en México. Antropofilia y actividad horaria de *Phlebotomus longipalpis* Lutz y Neiva, 1912 (Diptera, Psychodidae). *Rev Inst Salubr Enferm Trop.* 25(1):13-19.
- Díaz-Nájera A. 1963. *Phlebotomus* de México. Descripción de la hembra de *Ph* (Brumptomyia) *galindoi* F y H, 1947. Datos de distribución geográfica (Diptera: Psychodidae). *Rev Inst Salubr Enfermedades Tropicales.* 23(3 y 4):192-197.
- Díaz-Nájera A. 1971. Presencia de *Lutzomyia* (*Lutzomyia*) *diabolica* (Hall, 1936) en Muzquiz, Coahuila, México (Diptera Psychodidae). *Revista de Investigación en Salud Pública.* 31(2):62-66.
- Fairchild GB y Hertig M. 1956. Notes on the phlebotomous of Panama (Diptera: Psychodidae) XII. The group Anthophorous, with descriptions of four new species from Panama and Mexico. *Annals of the Entomological Society of America.* 49 (4):307 – 12.
- Fairchild GB y Hertig M. 1959. Geographic distribution of the phlebotomus sandflies of Central America (Diptera: Psychodidae). *Annals of the Entomological Society of America* 52:121-124.
- Galliard H. 1934. Un Phlebotome nouveau du Mexique: *Phlebotomus yucatanensis* N SP. *Annales de parasitologie humaine et comparée.* Tome XII(1):1-7.

- Méndez-Pérez, C. (2005) *Diversidad y abundancia de flebótomos adultos (Diptera: Psychodidae) en tres localidades de la Península de Yucatán*. Memoria de Residencia Profesional. Secretaría de Educación Pública, Dirección General de Educación Tecnológica Agropecuaria. Instituto Tecnológico Agropecuario de Conkal, Yucatán. 64 pp.
- Monroy Ostría A, Hernández-Montes O, Barker DC. 2000. Aetiology of visceral leishmaniasis in México. *Acta Tropica* 75:115 –161.
- Ibáñez-Bernal S. 1999. Phlebotominae (Diptera: Psychodidae) de México. I. – *Brumptomyia* França y Parrot; *Lutzomyia* França, las especies de *L. (Lutzomyia)* França y del grupo *Verrucarum*. *Folia Entomológica Mexicana*, 107:61-116.
- Ibáñez-Bernal S. 2001. Phlebotominae (Diptera: Psychodidae) de México. II. – Las especies de *Lutzomyia (Coromyia)* Barreto, del grupo Delpozoi y de *Lutzomyia (Dampfomyia)* Addis. *Folia Entomológica Mexicana*. 40 (1):17-46.
- Ibáñez-Bernal S. 2002. Phlebotominae (Diptera: Psychodidae) de México. III. – Las especies de *Lutzomyia (Psathyromyia)* Barreto, del grupo Aragaoi, de *L. (Trichopygomyia)* Barreto, del grupo Dreishbachi y de *L. (Nyssomyia)* Barreto. *Folia Entomológica Mexicana*. 41(2):149 -183.
- Ibáñez-Bernal. 2003. Phlebotominae (Diptera: Psychodidae) de México. IV. Las especies de *Lutzomyia (Psychodopygus)* Mangabeira, *L. (Micropygomyia)* Barreto, *Lutzomyia* grupo Oswaldoi, *L. (Helcocyrtomyia)* Barreto y especies del género sin agrupar. *Folia Entomológica Mexicana*. 42(2):109-152.
- Ibáñez-Bernal, S., Rodríguez-Domínguez, G., Gomez-Hernández, C.H. y J. R. Ricardez-Esquinca. 2004. First record of *Lutzomyia evansi* in Mexico. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz* 99(2):127-129.
- Ibáñez-Bernal S. 2005. Phlebotominae (Diptera: Psychodidae) de México. V.- Clave ilustrada para la identificación de los machos de *Lutzomyia* França. *Folia Entomológica Mexicana*. 44 (1):49 - 66.
- Rebollar-Téllez EA, Ramírez-Fraire A, Andrade-Narvaez FJ. 1996. A two years study on vectors of cutaneous leishmaniasis. Evidence for sylvatic transmission cycle in the state of Campeche, Mexico. *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz*, 91(5):555-560.
- Rebollar-Téllez, E., Reyes-Villanueva, F., Fernández-Salas, I. y Andrade-Narvaez, F.J. 1996. Abundance and parity rate of *Lutzomyia cruciata* in an endemic focus of localized cutaneous leishmaniasis in Southern Mexico. *Journal of Medical Entomology* 33(4):683 – 685.

- Rebollar-Téllez, E., Reyes-Villanueva, F., Fernández-Salas, I. y Andrade-Narvaez FJ. 1996. Population dynamics and biting rhythm of the anthropophilic sandfly *Lutzomyia cruciata* in southeast México. *Rev Inst Med Trop.* 38(1):29-33.
- Rebollar-Tellez EA, Manrique-Saide PC, Tun-Ku E, A Che-Mendoza, FA, Dzul-Manzanilla. 2004. Further records of phlebotomid sandflies (Diptera: Phlebotomidae) from Campeche, México. *Entomological News* 115(5):283 – 291.
- Rebollar-Téllez EA, Tun-Ku E, Manrique-Saide PC, Andrade-Narvaez FJ. 2005. Relative abundances of sandfly species (Diptera: Phlebotominae) in two villages in the same area of Campeche, in southern Mexico. *Annals of Tropical Medicine y Parasitology.* 99(2):193 – 201.
- Rebollar-Téllez EA, Orilla-Moguel H, Azul-Manzanilla FA, Che-Mendoza A, Manrique-Saide P, Zapata-Peniche A. 2006. An update on the phlebotomid sand fly (Diptera: Phlebotomidae) fauna of Yucatán, Mexico. *Entomological News* 117(1): 21-23.
- Rebollar-Téllez, E. y P. Manrique-Saide. 2001. New distributional record of *Lutzomyia cruciata* in the state of Yucatán, Mexico. *Ent News* 112(5):337-339.
- Sanchez-Tejeda G, Rodríguez N, Parra CI, Hernandez-Montes O, Barrer DC, Monroy-Ostria A. 2001. Cutaneous leishmaniasis caused by members of *Leishmania braziliensis* complex in Nayarit, State of Mexico. *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz* 96(1):15-19.
- Vargas L y Diaz Najera A. 1952. Dos flebotomos nuevos de México (Diptera: Psychodidae). *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural.* 13 (1-4):63-74.
- Vargas L y Díaz-Nájera A. 1953. Nuevas especies de flebotomos de México. *Revista del Instituto de Salubridad y Enfermedades Tropicales.* 13(1): 42-52.
- Vargas L Y Diaz-Nájera A. 1953. Lista de flebotomos mexicanos y su distribución geográfica (Diptera: Psychodidae). *Revista del Instituto de Salubridad y Enfermedades Tropicales.* 13(4): 41-52.

CAPÍTULO 2**MODELADO DE NICHOS ECOLÓGICOS Y PREDICCIONES DE DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DE LOS VECTORES DE LEISHMANIASIS VISCERAL EN MÉXICO Y COLOMBIA.****2.1 Introducción**

Los estudios sobre la ecología y geografía de las enfermedades están adquiriendo una gran importancia en la actualidad debido a la necesidad inminente de encontrar nuevas estrategias para comprender las dinámicas de transmisión (Peterson y Shaw, 2003; Peterson *et al.*, 2004; Peterson *et al.*, 2005; Sánchez-Cordero *et al.*, 2005).

El modelado de nicho ecológico de especies, permite proyectar su distribución potencial usando los registros de presencia de las especies, variables ambientales y un sistema de información geográfica (Peterson, 2006; Soberón y Peterson, 2005; Thompson *et al.*, 2002; King *et al.*, 2004; Mullner RM, 2004). El nicho ecológico se define como el conjunto de condiciones que permiten a una especie mantener poblaciones en ausencia de inmigración (Hutchinson, 1957). El conjunto de condiciones abióticas en las que la especie puede persistir se denomina el nicho fundamental, mientras que el nicho realizado describe las condiciones en las que la especie puede persistir dada la presencia de otras especies. El nicho ecológico se construye en un espacio ecológico, para después ser proyectado a un espacio geográfico (Soberón y Peterson, 2005; Peterson 2006; Murphy y Lovett-Doust, 2007).

Dentro del conjunto de las enfermedades emergentes, aquellas transmitidas por vectores representan un sistema complejo que puede ser analizado con éxito desde esta perspectiva ecológica, ya que involucran

diferentes especies en su ciclo de transmisión que son altamente susceptibles a las variaciones en su ambiente (Peterson *et al.*, 2002; Peterson y Shaw, 2003; Peterson *et al.*, 2004; Peterson *et al.*, 2005). Este es el caso de la leishmaniasis visceral (LV), enfermedad susceptible a la intervención por parte del hombre (Travi *et al.*, 1990, 2001; Bucheton *et al.*, 2002, González *et al.*, 2006; Cárdenas *et al.*, 2006). Se ha observado que cambios antropogénicos como la deforestación, pueden favorecer un aumento en las poblaciones de flebótomos, de los parásitos asociados a éstos y de sus reservorios alrededor de asentamientos rurales, e incluso, facilitar la invasión de estas zonas por parte de especies de importancia médica (Travi *et al.*, 1990; González *et al.*, 2006). El modelado de nicho ecológico se constituye, por lo tanto, en una herramienta por medio de la cual se puede predecir la distribución potencial de los vectores y, a partir de esta, definir zonas de riesgo y áreas prioritarias de control (Peterson, 2001; Peterson y Shaw, 2003).

La leishmaniasis visceral, también conocida como Kala-azar en el viejo mundo, es una enfermedad causada por un parásito, *Leishmania infantum* (= *Leishmania chagasi*) y en América es transmitida al hombre por picadura de hembras hematófagas del género *Lutzomyia*. En el Nuevo Mundo se han incriminado dos especies como vectores de la LV, *Lutzomyia longipalpis* y *Lutzomia evansi*. La primera es el vector principal y se distribuye en la región tropical desde México hasta Argentina (Montoya-Lerma y Ferro, 1999), en tanto, *L. evansi* ha sido considerada como el vector secundario ya que tiene un menor potencial de transmisión (Montoya-Lerma y Ferro, 1999; Montoya - Lerma *et al.*, 2003) y se distribuye en algunos países de Centro América,

México, Colombia y Venezuela (Young y Duncan, 1994; Ibañez-Bernal *et al.*, 2004).

La distribución de los dos vectores de LV se sobrepone en algunas zonas y la abundancia de *L. evansi* se ha visto favorecida por la ausencia de *L. longipalpis* (Young, 1979; Travi *et al.*, 1990; Morrison *et al.*, 1995; Montoya-Lerma y Lane, 1996). En Colombia, se ha observado que los vectores de LV se distribuyen principalmente en áreas con cobertura de bosque seco, mientras que los vectores de leishmaniasis cutánea (LC) y leishmaniasis muco-cutánea (LMC), se encuentran en zonas de bosque húmedo (González *et al.*, 2006).

La hipótesis del conservadurismo del nicho, define que las especies tienden a mantener aspectos de su nicho fundamental. Por lo tanto, dado que las dos especies se encuentran en diferentes países, se asume que es posible realizar inter-predicciones de una región geográfica a otra (Peterson *et al.*, 1999; Wiens y Graham, 2005). Sin embargo, especies de distribución amplia, como los son *L. evansi* y *L. longipalpis* pueden tener una amplia variación en los requerimientos ecológicos en las diferentes regiones, por lo que es difícil realizar predicciones de su distribución a gran escala (Murphy y Love-Doust, 2007). Adicionalmente, estas variaciones pueden favorecer la aparición de nuevos genotipos y verse reflejadas en una fuerte variación genética entre las poblaciones de vectores como se ha registrado en diferentes áreas de Centro y Sudamérica (Lanzaro *et al.*, 1993; Mutebi *et al.*, 1998; Lanzaro *et al.*, 1998; Uribe, 1999; Yin *et al.*, 2000; Arrivillaga, 2000).

Arrivillaga y colaboradores (2002; 2003), en un estudio comparativo entre ejemplares de *L. longipalpis* provenientes de Brasil, Colombia, Venezuela y algunos países de Centro América, proponen que este complejo está

conformado al menos por cuatro especies, siendo la de Venezuela la primera en diferenciarse. La explicación mas probable de su separación fue un proceso de vicarianza que se dio al elevarse la cordillera de los Andes y desviarse el curso del río Amazonas; una posterior dispersión de las especies, favoreció su simpatría actual en ciertas regiones (Arrivillaga *et al.*, 2002; Arrivillaga *et al.*, 2003).

El presente estudio modela el nicho ecológico de los vectores de la leishmaniasis visceral en América, partiendo de la condición de que existen únicamente dos especies de vectores incriminados en la transmisión y que ambas tienen un amplio intervalo de distribución. A partir de los registros de captura de estas especies en México y Colombia, se busca caracterizar el nicho ecológico en función de las variables ambientales y evaluar el poder de predicción de una región a otra. De esta manera, se espera poder definir la utilidad de los estudios de modelado de nicho ecológico en ambas regiones para la definición de zonas de riesgo de la enfermedad en aquellas áreas que han sido pobremente muestreadas.

2.2 Metodología

Los datos incluidos en el estudio provienen de datos de captura de ejemplares de México y Colombia. La información de Colombia fue obtenida a partir de registros de ejemplares colectados desde 1967 y que hacen parte de la colección del Laboratorio de Entomología del Instituto Nacional de Salud de Colombia. Estos datos fueron confirmados y complementados con datos bibliográficos. De este conjunto de datos, se utilizaron los puntos de colecta incluidos en el estudio publicado por González y colaboradores (2006).

Los datos de colecta de México fueron obtenidos principalmente a partir de la bibliografía y complementados con registros de colecciones y datos de colecta proporcionados por investigadores del Laboratorio de Entomología del InDRE (Instituto de Diagnóstico y Referencia Epidemiológica) y del laboratorio de Medicina Tropical de la unidad de Medicina Experimental de la UNAM.

Estos datos fueron georreferenciados a partir de la base de datos del INEGI de localidades 2000 (Conabio, 2004) y, aquellas localidades que no pudieron ser ubicadas, se localizaron por medio de gaceteros internacionales en Internet como Biogeomancer (<http://www.biogeomancer.org>) y Falling Rain (www.fallingrain.com/world/). Una vez obtenida la base de datos con referencias geográficas, se construyeron los mapas de distribución de las dos especies para cada uno de los países.

Con el fin de obtener la información climática y topográfica de los puntos de colecta, se asoció a cada registro de colecta, información sobre coberturas vegetales, variables climáticas y topográficas, por medio del software ArcView® 3.2. Los parámetros utilizados se obtuvieron del conjunto de datos de Worldclim y se muestran en la Tabla 1 (Hijmans *et al.*, 2005). La información topográfica fue obtenida a partir de cuatro capas que incluyen pendiente, aspecto, índice topográfico y elevación con resolución de 1 km del conjunto de datos de Hydro-1K (USGS, 2001).

Con el fin de evaluar la forma en que las variables ambientales influyen en la presencia de las especies, se hizo un análisis de componentes principales en el que los datos fueron transformados a log 10 y analizados por medio del programa XStat® 2006.5. Para evaluar la forma en la que las especies se

distribuyen de acuerdo a estas variables se hizo un análisis de función de discriminantes por medio del mismo programa.

2.2.1 Modelado de nicho ecológico

Con los datos de colecta de las dos especies, se realizaron los modelos de predicción de distribución, con base en el nicho ecológico, por medio de los softwares GARP y MaxEnt que están disponibles para uso público. GARP (*Genetic Algorithm for Rule-set Prediction*) es el modelo de mayor trayectoria (Stockwell y Noble, 1992; Stockwell y Peters, 1999), mientras que MaxEnt es un modelo de máxima entropía que resulta de mas fácil manejo (Phillips, 2006; Phillips *et al.*, 2006). Los dos programas permiten realizar interpredicciones entre los países, por lo que fueron utilizados con el fin de establecer si existe una similitud en el nicho ecológico de las dos especies en México y Colombia.

Para cada uno de los países se realizaron modelos de distribución de las especies y adicionalmente, se hicieron inter-predicciones con los datos de *L. longipalpis* de México a Colombia y de *L. longipalpis* y *L. evansi* de Colombia a México.

Para realizar los modelos de GARP, se corrieron 100 modelos y se eligieron los 10 mejores (*best subsets*), de acuerdo a sus errores de comisión y omisión. Estos modelos fueron superpuestos por medio del software ArcView 3.2 con el fin de generar un mapa de consenso, que permite visualizar un rango de predicción de 0 a 10 de acuerdo con el número de modelos que coincidan. Los modelos generados por MaxEnt definen la probabilidad de ocurrencia de la especie con respecto a la presencia de su nicho en un rango de 0 a 100%.

2.3 Resultados

Se obtuvieron en total 70 localidades de captura de las dos especies incluidas en el estudio. De éstos, 52 registros fueron para *L. longipalpis*, 37 distribuidos en Colombia y 15 en México. Para *L. evansi*, se obtuvieron 18 registros, 17 en Colombia y un registro para México.

En Colombia, la distribución de las especies ocupa la cuenca del río Magdalena y la costa Caribe, siendo *L. longipalpis* la especie con mayor área de distribución mientras que *L. evansi* se encuentra únicamente en la costa Caribe y en la parte baja del río Magdalena (Mapa 1). En México, la distribución de *L. longipalpis* ocupa la cuenca del río Balsas y algunas localidades del sureste, como ocurre en Chiapas, Yucatán, Campeche y Quintana Roo, mientras que existe un único registro para *L. evansi* en Chiapas (Mapa 2).

2.3.1 Análisis de componentes principales

Las variables que contribuyen en mayor proporción al primer componente CP1, son aquellas relacionadas con temperatura y precipitación: temperatura máxima en el mes más cálido (12.817%), temperatura media del cuarto más cálido (12.435%) y temperatura media anual (10.388%). La precipitación también influye de manera importante en el CP1: estacionalidad de la precipitación (8.833%) y precipitación del mes mas seco (8.116%). Este componente explicó el 42.68% de la variación de los datos.

El segundo componente principal CP2 explica el 24.74% de la variación y está relacionado con las variables de temperaturas mínimas y estacionalidad de la temperatura. El tercer componente está estrechamente relacionado con las variables de estacionalidad de la precipitación y explicó el 11.357% de la

variación. Los tres componentes en conjunto explicaron el 79.78% de la variación de los datos.

Con respecto a la distribución de los datos en el espacio generado por los tres componentes, observamos que las dos especies se ubican en los lugares con mayor sensibilidad a la variación en temperatura (Figura 1). Sin embargo, la nube de puntos de *L. longipalpis* parece tener dos características: 1) una parte se distribuye en la región en la que la afectan variaciones en los valores de temperatura y precipitación máximas y mínimas, por lo que podemos deducir que es muy sensible a las altas temperaturas y a la estacionalidad de la precipitación. 2) Los otros puntos, se ubican en el espacio que tiene una mayor relación con la estacionalidad de las variables ambientales.

2.3.2 Análisis de función de discriminantes

Los análisis de discriminantes muestran que existen tres nichos ecológicos significativamente diferentes ($P < 0.0001$); uno ocupado por *L. evansi* en Colombia y, los otros dos, por *L. longipalpis* en México y Colombia. Los datos de México constituyen un conjunto independiente y no se superponen con los de ninguna de las dos especies en Colombia; por lo tanto, es posible que *L. longipalpis* ocupe un nicho ecológico diferente en este país con características ambientales particulares (Figura 2).

Debido a que se encontraron estas diferencias, se realizó un nuevo análisis de componentes principales en el que se diferenciaron los datos de *L. longipalpis* provenientes de México y los de Colombia, con el fin de ver de qué manera las variables afectan a la especie en cada uno de los países y poder definir las características de cada nicho.

Al realizar la prueba de componentes principales, discriminando los valores de las especies provenientes de México y Colombia, se observa que las dos especies son sensibles a variaciones en temperatura y precipitación, pero en particular los datos provenientes de México resultan más sensibles a la estacionalidad de las variables climáticas (Figura 3).

2.3.3 Modelado de nicho ecológico

La distribución geográfica predicha de las especies en función de la presencia de su nicho ecológico es mayor que la distribución conocida. En Colombia, podemos observar que la distribución potencial predicha de *L. longipalpis* es mayor que la de *L. evansi*, de forma congruente con los puntos de colecta. Los modelos de predicción de la distribución del nicho ecológico de las dos especies generados por GARP y MaxEnt son similares, ya que los dos coinciden en las regiones que potencialmente podrían ocupar las especies; sin embargo, las áreas predichas por GARP (*L. longipalpis*: 131 690 Km² y *L. evansi*: 104 781 Km²) son mayores que aquellas predichas por MaxEnt (*L. longipalpis*: 87 853 Km² y *L. evansi*: 70 011 Km²) (Mapas 15 y 16).

El nicho predicho de *L. longipalpis* ocupa principalmente los valles interandinos y la costa Caribe con un área predicha por los dos modelos de 59 700 Km² (Mapas 3 y), mientras que *L. evansi* tiene una fuerte predicción en la costa Caribe, y presenta algunas sobre-predicciones en los Valles del río Cauca y Magdalena, en donde no hay registros de captura con un área de nicho predicho de 62 857 Km² (Mapa 4). Con respecto a la distribución de esta especie en el valle del río Magdalena, observamos que podría ampliar su distribución, sobreponiéndose con *L. longipalpis*, pero hay un vacío en su predicción que impide la continuidad.

En México, la predicción de distribución de *L. longipalpis* se localiza principalmente en la cuenca del río Balsas, en la costa del Pacífico, en la parte norte del Golfo de México, el occidente del estado de Chiapas y en la zona sur de la Península de Yucatán (Mapa 5). Los modelos de predicción de distribución del nicho ecológico generados por MaxEnt (184 307 Km²) son similares a los de GARP (226 019 Km²), en cuanto a que predicen la presencia del nicho ecológico en las mismas regiones geográficas; sin embargo, los modelos de MaxEnt predicen un área geográfica menor. El área de coincidencia de nicho predicho por los dos modelos es de 124 178 Km² (Mapa 17).

De acuerdo a los modelos generados por MaxEnt, las áreas de distribución potencial de *L. longipalpis* en función de la presencia de su nicho ecológico en Colombia, ocupa los valles interandinos mientras que la de *L. evansi* ocupa estrictamente la región Caribe con una mayor predicción de la península de La Guajira (Mapas 6 y 7).

La predicción de distribución de *L. longipalpis* en función de su nicho ecológico en México, es muy fuerte en la cuenca del Río Balsas y la costa del Pacífico (valores mayores al 78%) mientras que es mas leve (valores entre 33 y 55%) en la península de Yucatán (Mapa 8).

Las inter-predicciones realizadas con los datos de los dos países reflejan una aparente independencia de nicho ecológico, ya que la distribución predicha de las especies, de un país al otro, no coincide con la distribución real. Esto es consecuente con las pruebas estadísticas que sugieren una independencia de nicho entre los datos de las dos especies, y entre los de *L. longipalpis* en México y Colombia.

La predicción de *L. evansi* con GARP y MaxEnt, proyectando los datos de colecta de Colombia a México, no predicen el área en la que se encuentra el único registro de esta especie en México (Mapas 9 y 13). De forma similar, la proyección de los datos de colecta de *L. longipalpis* de Colombia a México, no identifica el nicho de la especie en función de las variables utilizadas (Mapas 10 y 12).

La proyección realizada con los datos de captura de *L. longipalpis* en México, predice por medio de los dos algoritmos la distribución conocida de *L. longipalpis*, pero genera unas grandes áreas de sobre-predicción que corresponden, en la costa Caribe, al nicho ocupado por *L. evansi* (Mapas 11 y 14). Tanto los modelos obtenidos por GARP como los de MaxEnt, reflejan que la distribución de los datos en Colombia no puede predecir la presencia de las especies en México y viceversa.

2.4 Discusión

La distribución de las especies de vectores de leishmaniasis visceral en el Nuevo Mundo y la diferencia en el número de registros de captura, soporta la idea de que *L. longipalpis* es el vector principal.

Las dos especies involucradas como vectores de esta forma de la enfermedad, se ven afectadas principalmente por variaciones en temperatura. De acuerdo con el análisis de componentes principales, *L. longipalpis* se encuentra relacionada con lugares secos y poco elevados mientras que *L. evansi* se relaciona especialmente con lugares que presentan altas temperaturas. Estos resultados coinciden con la distribución de las dos especies en Colombia, altamente asociada a la presencia del bosque seco tropical (González *et al.*, 2005).

A pesar de que existen patrones comunes en el uso de las variables ambientales por parte de las especies, el análisis de función de discriminantes permitió encontrar dos nichos ecológicos diferentes para *L. longipalpis* en México y Colombia. Esto puede deberse a que las especies de distribución amplia, como es el caso de los vectores de LV, pueden experimentar adaptaciones de su nicho ecológico en las diferentes regiones, lo que conlleva a una diferenciación de las especies. También es importante anotar que la especie considerada como vector principal, *L. longipalpis*, es en realidad un complejo de especies con una amplia variación genética o una plasticidad fenotípica que podría verse reflejada en la variación ecológica (Ward *et al.*, 1988; Lanzaro *et al.*, 1993; Mutebi *et al.*, 1998; Lanzaro *et al.*, 1998; Uribe, 1999; Yin *et al.*, 2000; Arrivillaga, 2000).

En el caso de *L. evansi*, no se ha propuesto que se trate de especies distintas o de un complejo de especies, sin embargo, su nicho ecológico no es el mismo en los dos países estudiados. Si bien el hecho de tener un solo registro es un impedimento para hacer comparaciones más sutiles, factores bióticos pueden obligar a las especies a desplazar su distribución hacia los bordes del nicho y, de esta manera, no es posible detectar el mismo nicho ecológico para una misma especie en dos regiones geográficas (Murphy y Love-Doust, 2007).

En el caso de la comparación entre México y Colombia, es relevante anotar que factores de historia geológica y posición geográfica influyen en el clima de los dos países, haciéndolos sustancialmente distintos, por lo que es difícil encontrar zonas en que todas las variables utilizadas coincidan de

manera simultánea y por lo tanto que el nicho de *L. evansi* sea el mismo en los dos países en función de estas variables.

Para los datos de Colombia, en el espacio geográfico se observa una coincidencia entre el nicho de *L. evansi* y *L. longipalpis* en función de su distribución, ya que la de *L. evansi* se encuentra incluida en la de *L. longipalpis*. Los análisis de discriminantes, muestran que las dos especies ocupan nichos significativamente distintos en función de las variables utilizadas, pero confirman la coincidencia geográfica ya que el nicho ecológico de las dos especies se superpone.

Los modelos de predicción de distribución de las especies en los dos países muestran que su nicho ecológico predicho ocupa una distribución mayor que la distribución conocida, por lo que es posible que haya localidades en las que las especies están presentes y no han sido muestreadas. Estas áreas en las que se predice la distribución potencial de las especies de importancia médica podrían constituirse en zonas de riesgo de transmisión de la enfermedad.

En Colombia, existe una limitante a la distribución de *L. evansi* ya que a pesar de ser simpátrica con *L. longipalpis* en el norte del país y encontrar su nicho predicho también en la parte alta del Valle del río Magdalena, no hay registros de captura en esa región. Por medio de los modelos de nicho ecológico, puede verse que si bien el nicho predicho de esta especie se encuentra también en la parte alta del valle del Magdalena, hay una región intermedia en la que su nicho no está presente, lo cual podría identificarse como una barrera que impide la movilización de esta especie hacia la parte alta del valle y la subsiguiente colonización. El nicho de *L. longipalpis*, por el

contrario, se predice con una mayor continuidad, lo que permite a la especie ocupar también la región de la costa Caribe.

L. longipalpis tiene un nicho predicho mayor que su distribución conocida y debido a que los esfuerzos de captura en el país han sido relativamente altos, podemos suponer que la especie se encuentra ausente en estas áreas bien sea porque aún no las ha ocupado o porque experimentó una extinción local. De cualquier forma, al encontrarse el nicho, la posibilidad de que la especie pueda colonizar las áreas predichas está sujeta a su capacidad para sortear barreras geográficas que en el caso de Colombia están constituidas principalmente por las cordilleras de los Andes. Por lo tanto, para que la especie alcance una mayor distribución, el mecanismo de colonización tendría que estar favorecido por acciones antropogénicas como el transporte del vector o la construcción de túneles entre la cordillera que permitieran a los insectos el paso de un lugar a otro manteniéndose dentro de su intervalo altitudinal.

Por medio de las inter-predicciones podemos observar que el nicho ocupado por cada una de las especies en un país, no predice su presencia en el otro. Para el complejo de *L. longipalpis*, estos resultados coinciden con lo que se esperaría por tratarse de especies distintas. De forma interesante, los estudios filogenéticos sugieren que en el área comprendida por debajo del Orinoco, se ha experimentado una extinción local de la especie (Arrivillaga *et al.*, 2002; 2003). Los modelos de nicho ecológico de *L. longipalpis* en Colombia, en efecto, no predicen esta zona como una región de distribución potencial. Sin embargo, los datos de México si predicen el nicho ecológico en esta área. Es probable por lo tanto que la especie presente en México utilice un nicho

ancestral de forma congruente con la hipótesis del conservadurismo del nicho ecológico (Peterson *et al.*, 1999; Wiens y Graham, 2005).

Los análisis de modelado de nicho ecológico de *L. longipalpis* entre diferentes áreas geográficas, soportan los estudios filogenéticos en los que se ha propuesto que se trata de especies distintas y que Centro América y Colombia constituyen linajes distintos. La complejidad genética de las especies incluidas en el estudio está relacionada con una complejidad ecológica, que dificulta el uso de patrones comunes en distintas regiones geográficas.

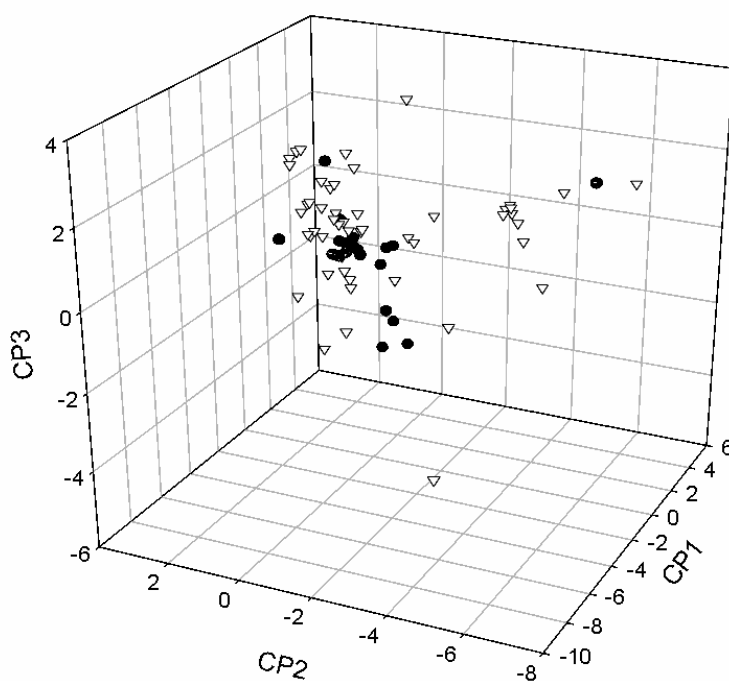
Los tres análisis realizados, permiten observar que no existe un nicho ecológico único para cada especie y que este no se mantiene en los dos países. Sin embargo, es interesante que las dos especies de vectores se agrupan en cada país y que utilizan las variables climáticas de forma similar. Esto podría sugerir que es posible que para la enfermedad si exista un nicho ecológico en cada país, pero que no esté definido por el vector, sino más bien por el parásito, el reservorio o una combinación de todos ellos. De esta forma, cada especie o cada enfermedad podría tener un nicho óptimo definido de acuerdo a las condiciones locales.

2.7 Tablas y Figuras

Tabla 1. Variables de Worldclim utilizadas en los análisis y modelos.

Nombre	Variable
BIO1	Temperatura media anual
BIO4	Temperatura estacional (Desviación Standard*100)
BIO5	Temperatura máxima del mes mas cálido
BIO6	Temperatura mínima del mes mas frío
BIO7	Rango anual de temperatura (P5-P6)
BIO10	Temperatura media del cuarto mas cálido
BIO11	Temperatura media del cuarto mas frío
BIO12	Precipitación anual
BIO13	Precipitación del mes mas húmedo
BIO14	Precipitación del mes mas seco
BIO15	Estacionalidad de la precipitación (coeficiente de variación)

Figura 1. Análisis de componentes principales para las especies incluidas en el estudio en función de las variables de Worldclim utilizadas. Las especies se distribuyen predominantemente en función de la temperatura y la precipitación. Los tres componentes principales utilizados explican el 79.78% de la variación de los datos.



- *L. evansi*
- ▽ *L. longipalpis*

Figura 2. Análisis de discriminantes para las especies incluidas en el estudio en función de las variables de Worldclim utilizadas. Pueden verse tres nichos significativamente distintos, uno constituido por *L. evansi* en Colombia, otro por *L. longipalpis* en Colombia y uno por *L. longipalpis* en México. Los datos de las dos especies en cada país se agrupan y pueden observarse a la izquierda los datos provenientes de los vectores en México y a la derecha los de Colombia.

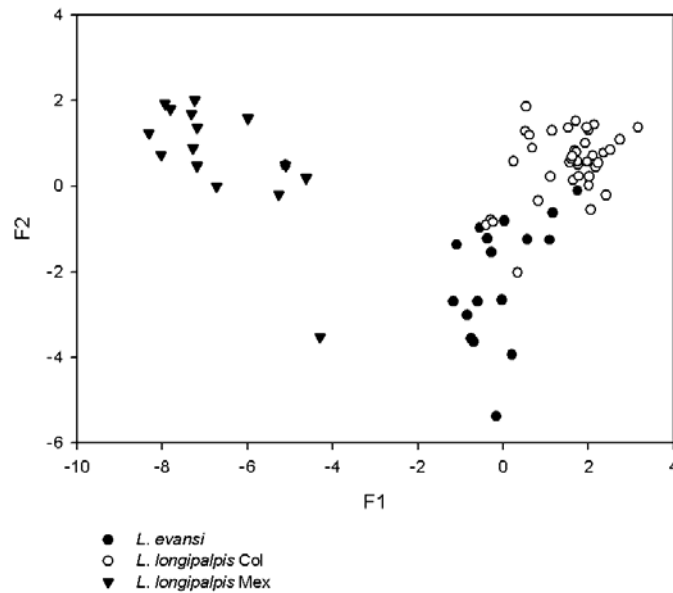
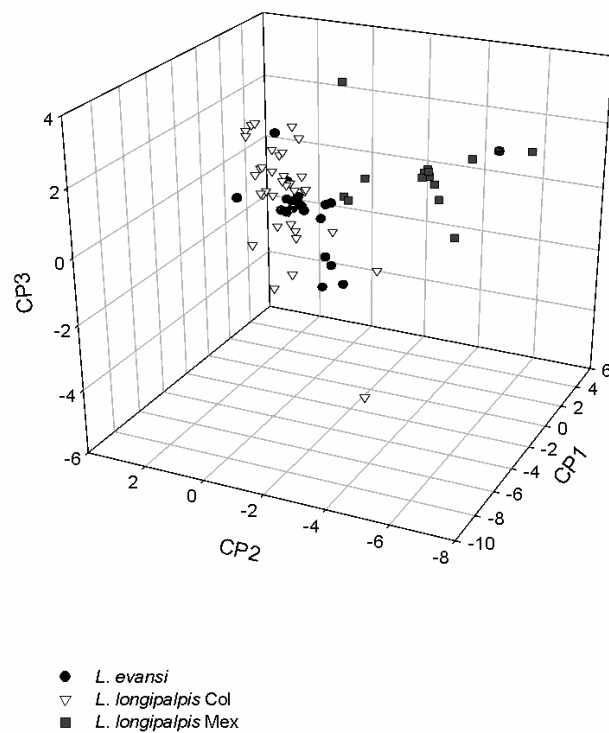
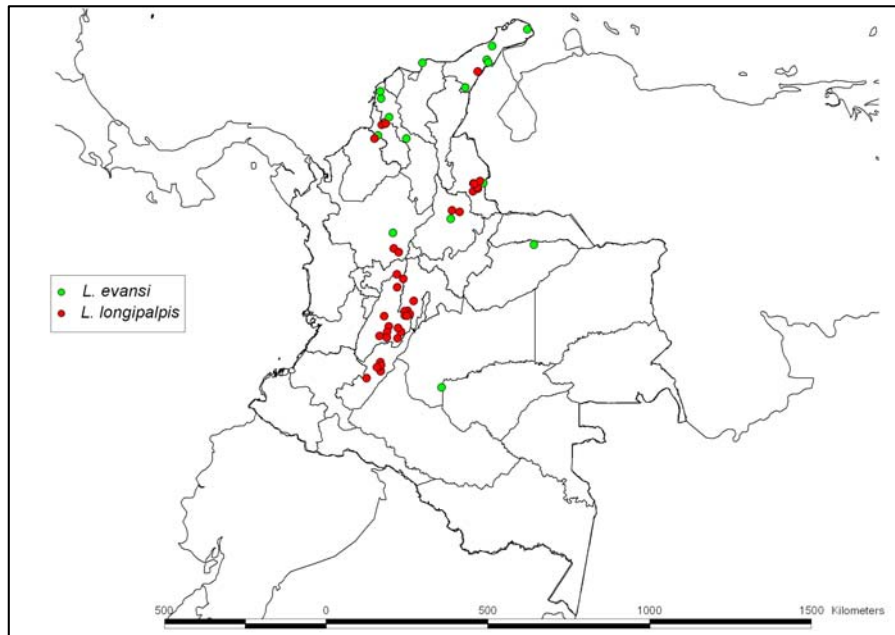
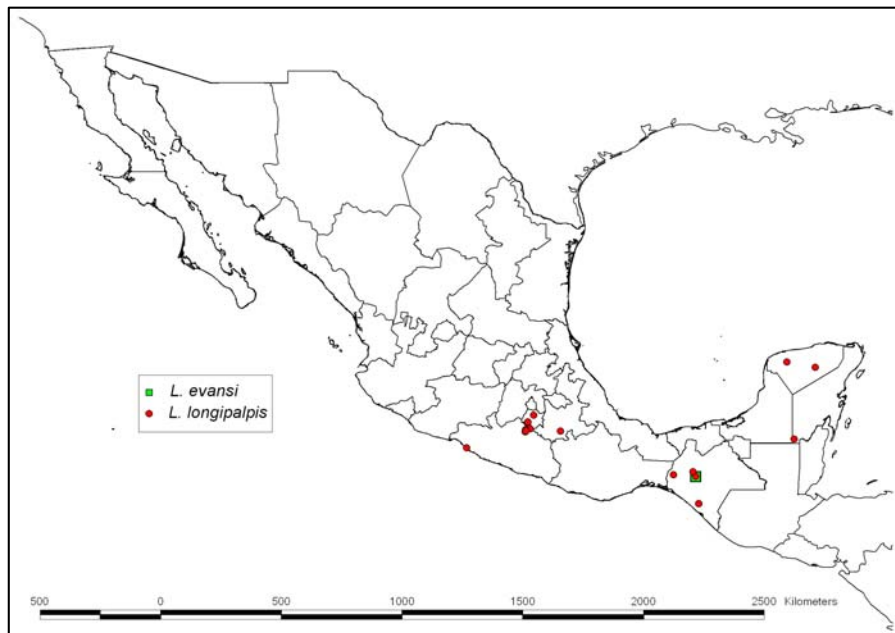


Figura 3. Análisis de componentes principales para las especies incluidas en el estudio en función de las variables de Worldclim utilizadas. Se discriminan los puntos de *L. longipalpis* provenientes de México y Colombia y se hace evidente una vez más que se distribuyen de forma diferente de acuerdo al uso que hacen de las variables.

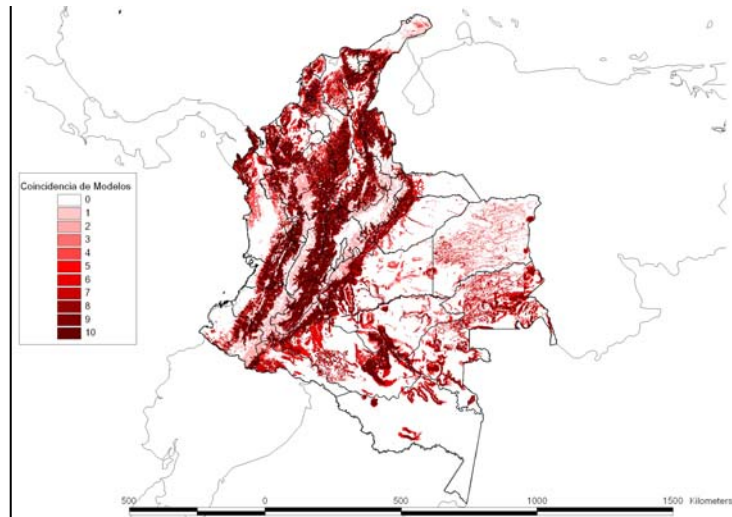




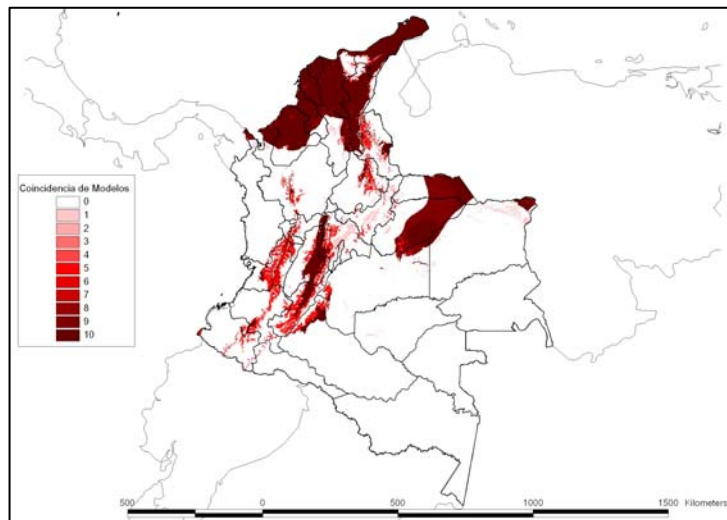
Mapa 1. Distribución conocida a partir de registros de captura de los vectores de leishmaniasis visceral en Colombia.



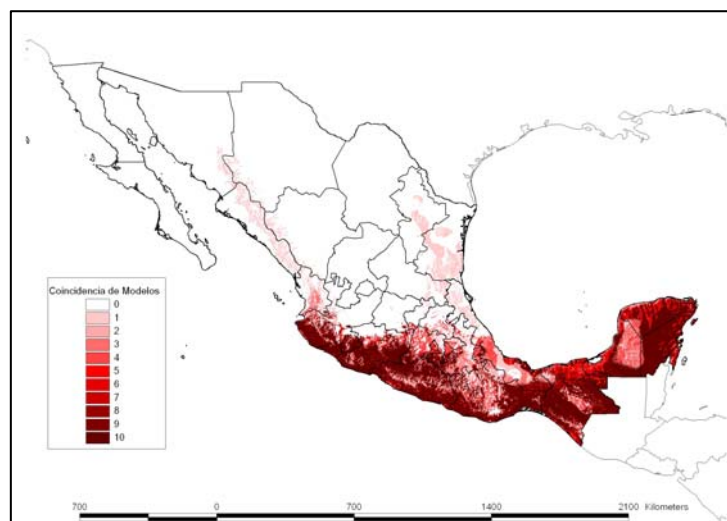
Mapa 2. Distribución conocida a partir de registros de captura de los vectores de leishmaniasis visceral en México.



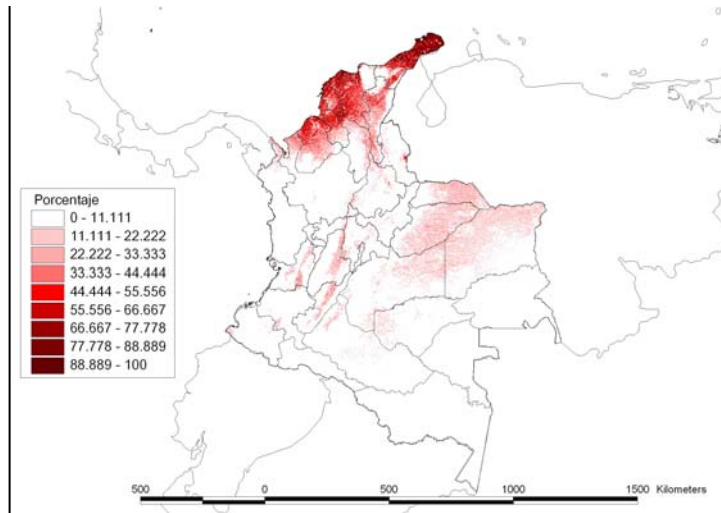
Mapa 3. Modelo de distribución potencial predicha por GARP para *L. longipalpis* en Colombia. Las predicciones ocupan principalmente los valles interandinos y el piedemonte de los Llanos Orientales. Pueden observarse sobre-predicciones en la región selvática.



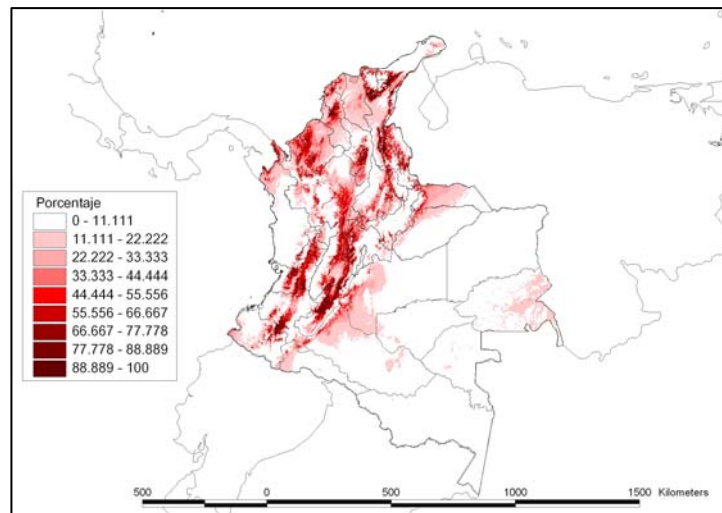
Mapa 4. Modelo de distribución potencial predicha por GARP para *L. evansi* en Colombia. Las predicciones se concentran principalmente en la región de la Costa Caribe y en los valles interandinos.



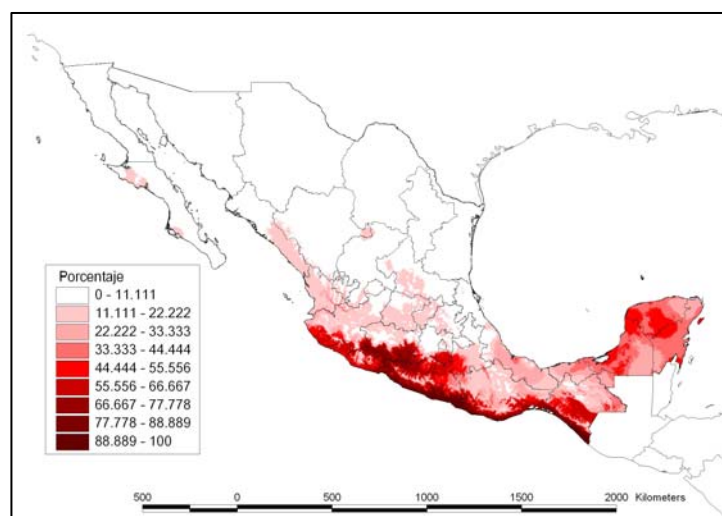
Mapa 5. Modelo de distribución potencial predicha por GARP para *L. longipalpis* en México. Las predicciones se concentran principalmente en la región sur este y en la cuenca del río Balsas.



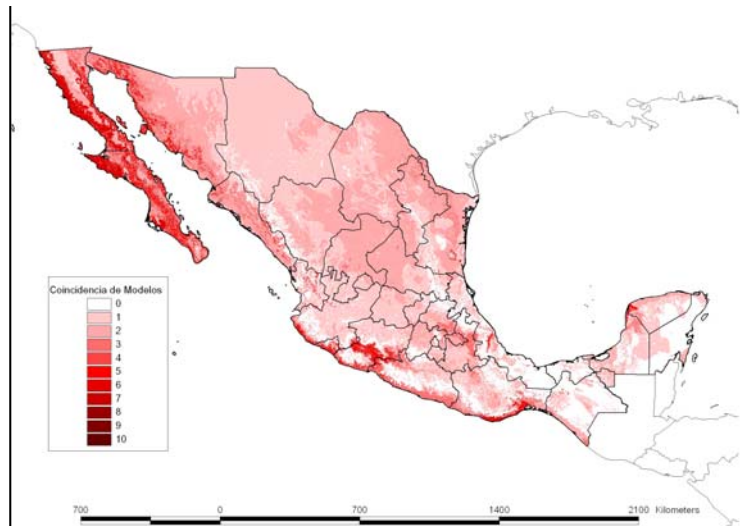
Mapa 6. Modelo de distribución potencial predicha por Maxent para *L. longipalpis* en Colombia.



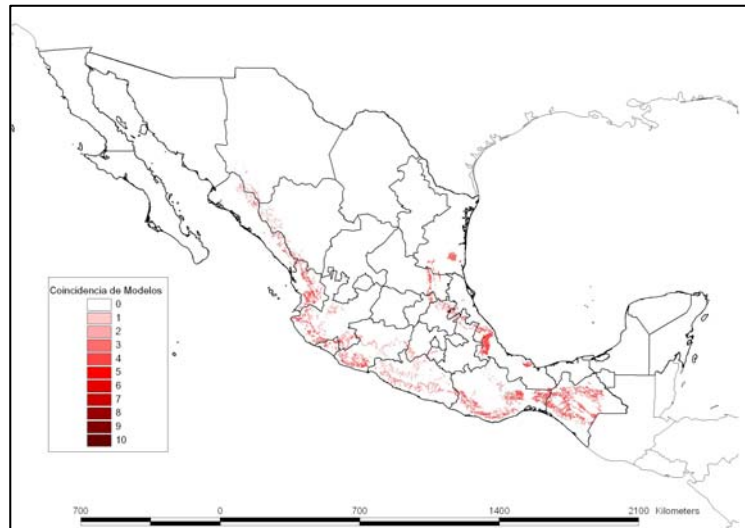
Mapa 7. Modelo de distribución potencial predicha por Maxent para *L. evansi* en Colombia.



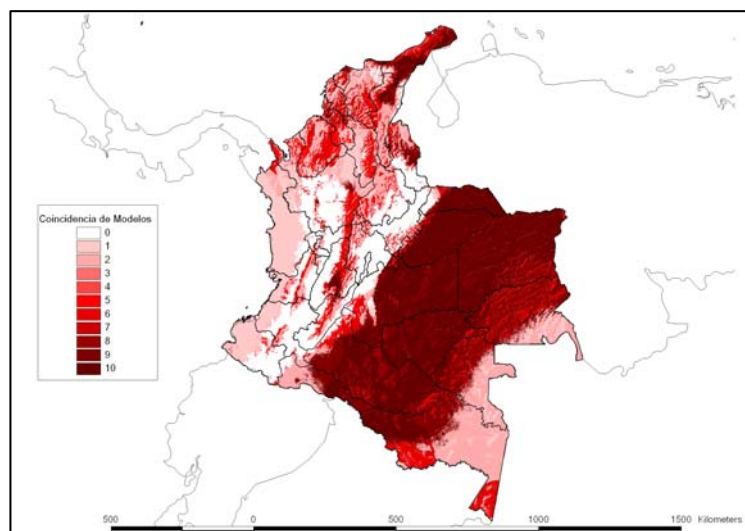
Mapa 8. Modelo de distribución potencial predicha por Maxent para *L. longipalpis* en México. Se predicen predominantemente las costas del Pacífico y la cuenca del río Balsas.



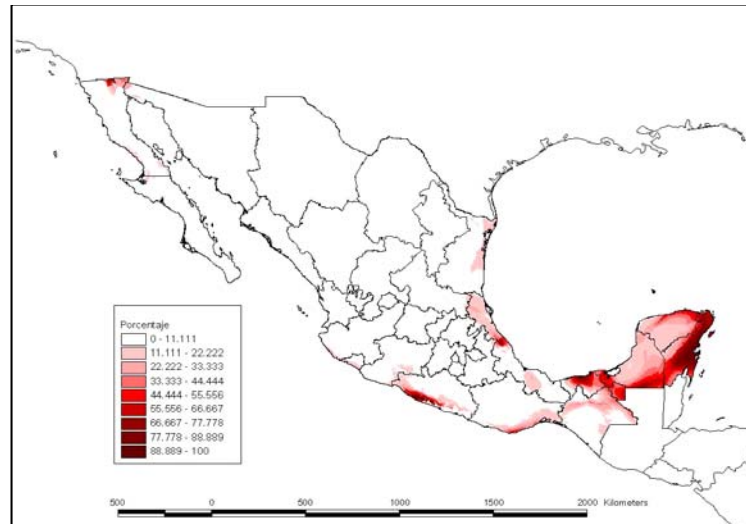
Mapa 9. Modelo de inter-predicción de GARP del nicho ecológico de *L. evansi* con datos de captura de Colombia proyectado a México. La mayor predicción está en la costa del pacífico y la península de Baja California.



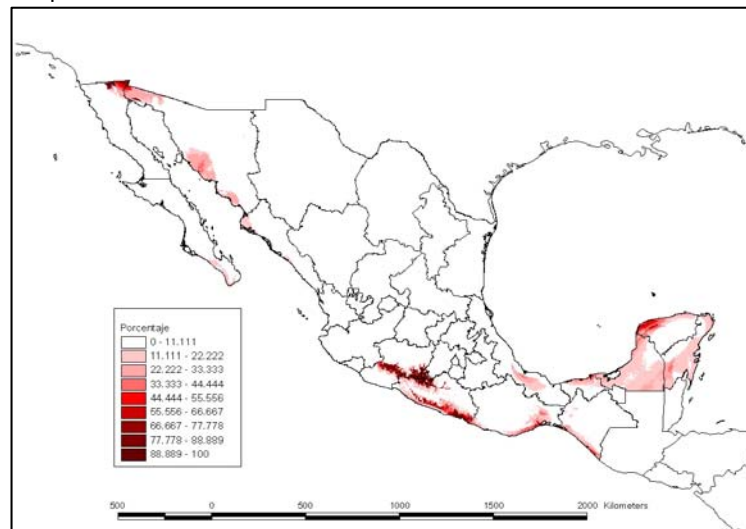
Mapa 10. Modelo de inter-predicción de GARP del nicho ecológico de *L. longipalpis* con datos de captura de Colombia proyectado a México



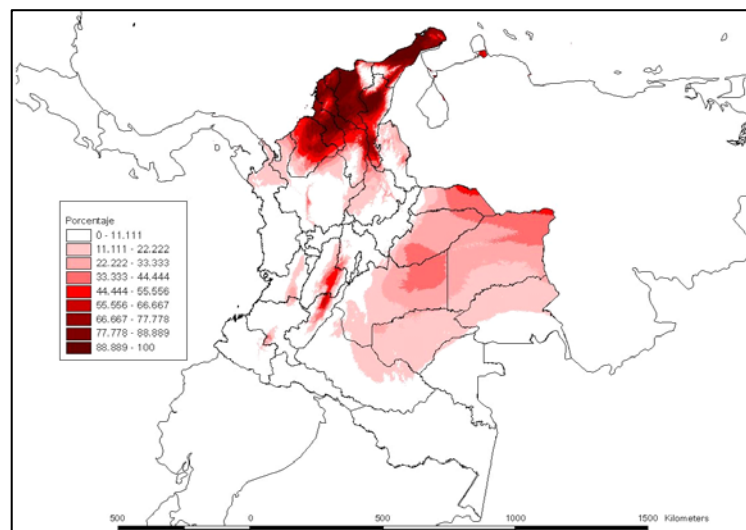
Mapa 11. Modelo de inter-predicción de GARP del nicho ecológico de *L. longipalpis* con datos de captura de México proyectado a Colombia. El modelo presenta un área de sobre-predicción muy grande en la región de los llanos orientales y de la selva amazónica.



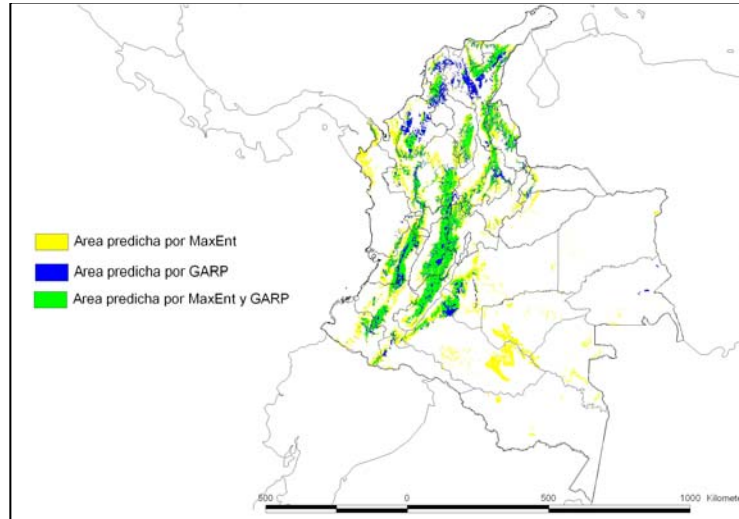
Mapa 12. Modelo de inter-predicción de MAXENT del nicho ecológico de *L. longipalpis* con datos de captura de Colombia proyectado a México. Al igual que en el modelo de GARP, los datos de Colombia no predicen el nicho de la especie en México.



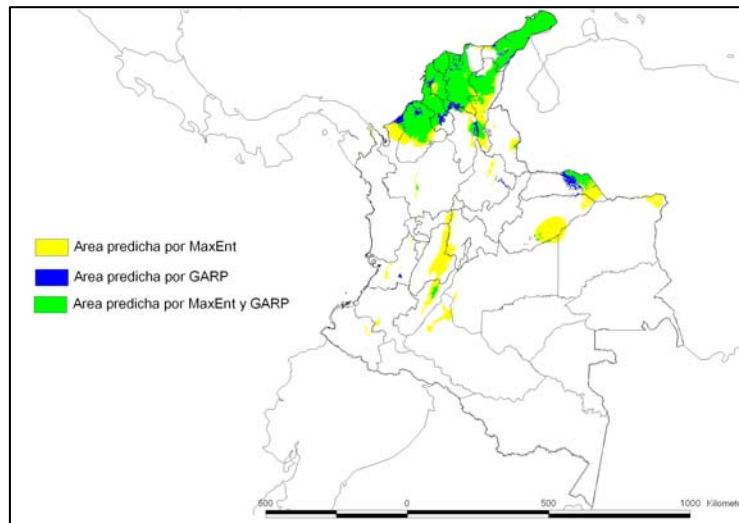
Mapa 13. Modelo de inter-predicción de MaxEnt del nicho ecológico de *L. evansi* con datos de captura de Colombia proyectado a México. Al igual que en el modelo de GARP, los datos de Colombia no predicen el nicho de la especie en México.



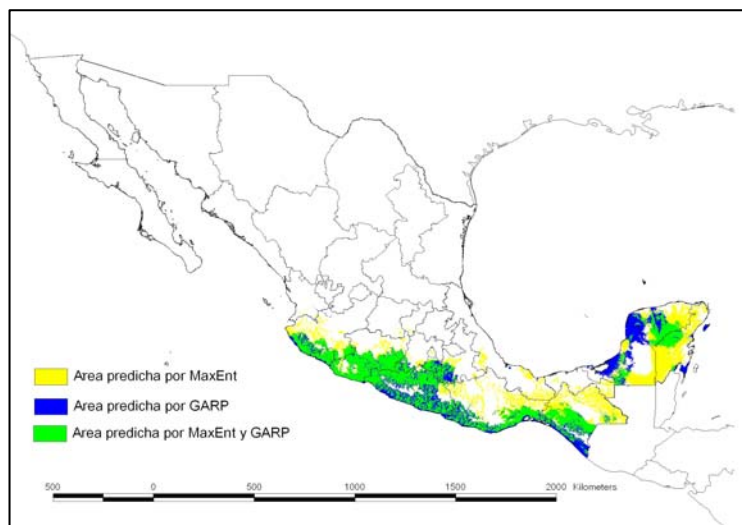
Mapa 14. Modelo de inter-predicción de MaxEnt del nicho ecológico de *L. longipalpis* con datos de captura de Colombia proyectado a México. Al igual que en el modelo de GARP, los datos de Colombia no predicen el nicho de la especie en México.



Mapa 15. Áreas de presencia y ausencia del nicho ecológico predicho por los modelos GARP y MaxEnt para *L. longipalpis* en Colombia. Se muestra el área de coincidencia de los dos modelos.



Mapa 16. Áreas de presencia y ausencia del nicho ecológico predicho por los modelos GARP y MaxEnt para *L. evansi* en Colombia. Se muestra el área de coincidencia de los dos modelos.



Mapa 17. Áreas de presencia y ausencia del nicho ecológico predicho por los modelos GARP y MaxEnt para *L. longipalpis* en México. Se muestra el área de coincidencia de los dos modelos.

2.8 Referencias

- Arrivillaga, J. y M. Dora Feliciangeli. 2000. Diferenciación morfológica larval entre poblaciones de *Lutzomyia longipalpis* (Lutz y Neiva 1912) en Venezuela (Diptera: Psychodidae). *Boletín Entomológico Venezolano* 15(2):229-234.
- Arrivillaga J.C., D. E. Norris, M. D. Feliciangeli and G. C. Lanzaro. 2002. Phylogeography of the neotropical sand fly *Lutzomyia longipalpis* inferred from mitochondrial DNA sequences. *Infection, Genetics and Evolution* 2(2):83-95.
- Arrivillaga, J.C., J.P. Mutebi, H. Piñango, D. Norris, B. Alexander, M.D. Feliciangeli, G.C. Lanzaro. The taxonomic status of genetically divergent populations of *Lutzomyia longipalpis* (Diptera: Psychodidae) based on the distribution of mitochondrial and isozyme variation. *Journal of Medical Entomology* 40(5):615-27.
- Bucheton, B., M.M. Kheir, S.H. El Safi, A. Hammad, A. Mergani, C. Mary, L. Abel, A. Dessein. 2002. The interplay between environmental and host factors during an outbreak of visceral leishmaniasis in eastern Sudan. *Microbes and Infection* 4:1449-1457
- Cárdenas, R., C.M. Sandoval, A.J. Rodríguez-Morales y C. Franco-Paredes. 2006. Impact of climate variability in the occurrence of leishmaniasis in northeastern Colombia. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* 75(2):273-277.
- Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), (2004). "Cabeceras Municipales, 2000". Extraído de Principales Resultados por Localidad. XII Censo de Población y Vivienda 2000 del Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática (INEGI). México.
- Hijmans, R.J., S. Cameron y J. Parra. 2005. WorldClim, Versión 1.3. <http://biogeo.berkeley.edu/worldclim/worldclim.htm>
- Hutchinson, G.E. 1957. Concluding Remarks. *Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology*, 22:415-427
- González, C., L. E., Munstermann, O.L. Cabrera, y C. Ferro. 2006. Patrones de distribución geográfica de los vectores de Leishmaniasis Visceral en Colombia. *Biomédica*, 26(Suplemento 1):64-72.
- Ibáñez-Bernal, S., Rodríguez-Domínguez, G., Gomez-Hernández, C.H. y J. R. Ricardez-Esquinca. 2004. First record of *Lutzomyia evansi* in Mexico. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz* 99(2):127-129.

- King, R.J., Campbell-Lendrum, D.H. y C.R. Davies. 2004 Predicting geographic variation in cutaneous leishmaniasis, Colombia. *Emerging Infectious Diseases* [serial online] 2004 Apr [date cited]. Available from: <http://www.cdc.gov/ncidod/EID/vol10no4/03-0241.htm>
- Lanzaro GC, Alexander B, Mutebi JP, Montoya-Lerma J, Warburg A. 1998. Genetic variation among natural and laboratory colony populations of *Lutzomyia longipalpis* (Lutz y Neiva, 1912)(Diptera: Psychodidae) from Colombia. *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz* 93(1):65-9.
- Lanzaro, G.C., K. Ostrovska, M.V. Herrero, P.G. Lawyer and A Warburg.1993.*Lutzomyia longipalpis* is a species complex: genetic divergence and interspecific hybrid sterility among three populations. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 48(6):839-47.
- Montoya-Lerma, J. y C. Ferro. 1999. *Flebótomos (Diptera: Psychodidae) de Colombia*. En: G. Amat-G, G. Andrade-C y F. Fernández (Editores). p. 210-245. "*Insectos de Colombia*". Volumen II. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Colección Jorge Alvarez Lleras No 13. Editora Guadalupe. Santa Fe de Bogotá. 344 pp.
- Montoya-Lerma, J., Cadena, H., Oviedo, M., Ready, P.D., Barazarte, R., Travi, B.L. y R.P. Lane. 2003. Comparative vectorial efficiency of *Lutzomyia evansi* and *Lu. longipalpis* for transmitting *Leishmania chagasi*. *Acta Trop.* 85:19-29.
- Montoya-Lerma, J. y R.P. Lane. 1996. Factors affecting host preference of *Lutzomyia evansi* (Diptera: Psychodidae), a vector of visceral leishmaniasis in Colombia. *Bulletin of Entomological Research* 86:43-50.
- Morrison, A.C., Munstermann, L.E., Ferro, C., Pardo, R. y M. Torres. 1995. Ecological and genetic studies of *Lutzomyia longipalpis* in a central Colombia focus of visceral leishmaniasis. *Bol Malariol Saneamiento Ambiental* 35 (supl. 1): 235-48.
- Mullner, R.M., Chung, K. Croke, K.G., y E.K. Mensah.. 2004. Introduction: Geographic Information Systems in Public Health and Medicine. *Journal of Medical Systems*, 28(3):215-221.
- Murphy, H.T. and J., Lovett-Doust. 2007. Accounting for regional niche variation in habitat suitability models. *Oikos* 116:99-110.
- Mutebi JP, Rowton E, Herrero MV, Ponce C,Belli A, Valle S, Lanzaro GC. 1998. Genetic variability among populations of the sand fly *Lutzomyia (Lutzomyia) longipalpis* (Diptera: Psychodidae) from Central America. *Journal of Medical Entomology*, 35(2):169-74.
- Peterson, A. T.2006. Uses and requirements of ecological niche models and related distributional models. *Biodiversity Informatics* 3:59-72.

- Peterson, A.T., C. Martinez-Campos, Y. Nakazawa, E. Martinez-Meyer. 2005. Time-specific ecological niche modeling predicts spatial dynamics of vector insects and human dengue cases. *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene* 99:647.
- Peterson, A.T., R. Scachetti, V. Fonseca de Camargo. 2004. Using epidemiological survey data to infer geographic distributions of leishmaniasis vector species. *Revista da Sociedade Brasileira de Medicina Tropical* 37:10-14.
- Peterson, A.T. y J. Shaw. 2003. *Lutzomyia* vectors for cutaneous leishmaniasis in Southern Brazil: ecological niche models, predicted geographic distributions, and climate change effects. *International Journal of Parasitology* 33: 919 – 931
- Peterson, A.T., Sánchez-Cordero, V., Beard, C. B., Ramsey J.M. 2002. Ecologic Niche Modeling and Potential Reservoirs for Chagas Disease, México. *Emerging Infectious Diseases* 8(7):662-7.
- Peterson, A.T. 2001. Predicting species geographic distributions based on ecological niche modeling. *Condor* 103:599-605.
- Peterson, A. T., J. Soberon, and V. Sanchez-Cordero. 1999. Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science*, 285:1265-1267.
- Phillips , S.J., 2006. Maxent software for species habitat modeling, version 2.2.0, <http://www.cs.princeton.edu/schapiire/maxent>.
- Phillips SJ, R.P. Anderson, y R.E. Schapire. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190: 231 -259.
- Sánchez-Cordero, V., A. T. Peterson y E. Martínez-Meyer y R. Flores. 2005. Distribución de roedores reservorios del virus causante del síndrome pulmonar por hantavirus y regiones de posible riesgo en México. *Acta Zoológica Mexicana (Nueva Serie)*. 21(3):79-91.
- Soberón, J. and A.T. Peterson. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics* 2:1-10.
- Stockwell, D.R.B., I.R. Noble. 1992. Introduction of sets of rules from animal distribution data: a robust and informative method of data analysis. *Mathematics and Computers in Simulation*. 33, 385 – 390.
- Stockwell D.R.B, y D. Peters. 1999. The GARP Modeling System: problems and solutions to automated spatial prediction. *International Journal of Geographical Information Science* 13, 143 – 158.

- Thompson, R.A., Lima, J.W., Maguire, J.H., Braud, D.H. y D.T. Scholl. 2002. Climatic and demographic determinants of American visceral leishmaniasis in northeast Brazil using remote sensing technology for environmental categorization of rain and region influences on leishmaniasis. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*. 67:648-655.
- Travi, B.L., Tabares, C.J., Cadena, H., Ferro, C. y Y. Osorio. 2001. Canine visceral leishmaniasis in Colombia: relationship between clinical and parasitologic status and infectivity for sand flies. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*. 64:119-24.
- Travi, B.L., Vélez, I.D., Brutus, L., Segura, I., Jaramillo, C. y J. Montoya. 1990. *Lutzomyia evansi*, an alternate vector of *Leishmania chagasi* in a Colombian focus of visceral leishmaniasis. *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene* 84:676-7.
- Uribe S. 1999. The status of the *Lutzomyia longipalpis* species complex and possible implications for *Leishmania* transmission. *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz*, 94(6):729-34.
- USGS, 2001. HYDRO1k Elevation Derivative Database, <http://edcdaac.usgs.gov/gtopo30/hydro/>. U.S. Geological Survey, Washington, D.C.
- Wiens J.J., and C. H. Graham. 2005. Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Reviews on Ecology and Evolution Systematics* 36:519-39.
- Yin H., D. E. Norris and G. C. Lanzaro. 2000. Sibling species in the *Lutzomyia longipalpis* complex differ in levels of mRNA expression for the salivary peptide, maxadilan. *Insect Molecular Biology*, 9(3):309.
- Young, D.G. 1979. *A Review of the Bloodsucking Psychodid Flies of Colombia (Diptera: Phlebotominae and Sycoracinae)*. Inst Food Agric Sci Tech. Bull 806, University of Florida, Gainesville, 266 pp.
- Young, D.G. y M.A. Duncan. 1994. Guide to the identification and geographic distribution of *Lutzomyia* sand flies in Mexico, The West Indies, Central and South America (Diptera: Psychodidae). *Memoirs of the Entomological Institute* 1994, No.54, Gainesville, Associated Publishers, 881 pp.

CONCLUSIONES GENERALES

Las leishmaniasis son un conjunto de enfermedades muy complejas debido a la gran cantidad de actores que interactúan dentro de un mismo ciclo de transmisión. Por una parte, existen distintas especies de vectores, parásitos y reservorios involucrados; y por la otra, las interacciones de éstos con el ambiente, resultan en una variedad de relaciones que pueden llegar incluso a manifestarse en la severidad de las formas clínicas de la enfermedad. Por medio de este trabajo, se hizo una aproximación a las leishmaniasis desde el punto de vista ecológico, con el fin de buscar nuevos mecanismos que permitan comprender las dinámicas de transmisión de la enfermedad.

A partir de las capturas de insectos considerados como vectores de leishmaniasis en México y Colombia, se trató de definir un nicho ecológico para las dos formas clínicas de la enfermedad; la forma cutánea y la visceral. Los resultados obtenidos a partir de los análisis del nicho ecológico de los vectores de leishmaniasis en México y Colombia, demostraron que no es posible definir un nicho ecológico para la enfermedad en función de los vectores estudiados.

Los vectores de leishmaniasis cutánea en México se agrupan básicamente en dos nichos ecológicos significativamente diferentes; uno, localizado al norte del país, caracterizado por altas temperaturas y zonas áridas y otro, ubicado en el sureste, caracterizado por zonas húmedas y cálidas. Al norte de México, se definieron dos especies como vectores potenciales *Lutzomyia diabolica* y *Lutzomyia anthophora*. Estas especies se caracterizan por distribuirse en regiones con mayor pendiente y elevación, y por tener pocos requerimientos de humedad. Al sur del país, se agrupan las especies *L. olmeca*

olmea, *L. cruciata*, *L. shannoni*, *L. ovallesi*, *L. gomezi* *L. panamensis* y *L. ylephiletor* que se distribuyen en zonas menos elevadas y más húmedas.

En el caso de la leishmaniasis visceral, pudo comprobarse que los dos vectores involucrados en su transmisión en el Nuevo Mundo, *L. evansi* y *L. longipalpis*, no comparten el mismo nicho ecológico, y que cada una de ellas ocupa un nicho ecológico particular en cada una de las regiones geográficas estudiadas. En el caso de *L. longipalpis*, se fortalece la idea, de que se trata de un complejo de especies y que a pesar de un origen común, se han diversificado y adaptado de formas particulares a los nuevos ambientes.

Alternativamente, es probable que el nicho de la leishmaniasis no esté definido por los vectores sino más bien por los reservorios en los que se alberga el parásito. De esta forma esperaríamos que, a pesar de que los vectores ocupan nichos distintos, existan reservorios que se distribuyan en las dos áreas geográficas ocupadas por los vectores, que sean los encargados de darle continuidad a la presencia del parásito y, por lo tanto, de las enfermedades.

Podemos concluir que cada foco de transmisión de la enfermedad constituye un nicho con características muy particulares y, que si bien la extrapolación o la comparación de resultados es una alternativa para las regiones en las que los estudios son escasos, lo ideal sería tener estudios precisos en cada foco con el fin de tener las herramientas adecuadas para diseñar las estrategias de control y prevención de la enfermedad, en especial cuando no se tiene claridad sobre las especies involucradas.

Debido a la dificultad que implica llevar a cabo un adecuado muestreo y una adecuada identificación de los vectores de leishmaniasis, los modelos de

predicción de distribución del nicho ecológico se constituyen en una alternativa interesante para ser aplicada en trabajos de salud pública. Asimismo, los modelos de distribución del nicho ecológico predicho de las especies, permiten relacionar la presencia de especies de importancia médica con focos potenciales de transmisión de la enfermedad, lo que facilita la búsqueda de vectores en sitios en los que se hayan registrado casos pero no se hayan hecho análisis epidemiológicos, entomológicos o mastozoológicos.

Por otra parte, el conocer la distribución potencial de las especies de importancia médica, permite una mejor visualización geográfica y ayuda a generar una lista de especies candidatas involucradas en la transmisión, lo que facilitaría la identificación de las especies capturadas en zonas en las que no se tenga información previa sobre la fauna de vectores involucrados en la transmisión. De igual manera, este tipo de estudios permiten llevar a cabo un control de calidad de los datos debido a que, para algunas especies, se presentan puntos de captura en localidades en las que no se predice el nicho de la especie. Esto podría indicar la presencia de errores, bien sea en la identificación taxonómica de las especies o durante la georreferenciación de las localidades.

Conocer la distribución de las especies de importancia médica, se constituye, por lo tanto, en una herramienta de gran importancia para ser aplicada en los programas de planeación de estrategias de control y prevención de las enfermedades emergentes.

Con respecto a los softwares utilizados, puede decirse que, aunque en general los modelos se ajustan a la distribución de los vectores, aparentemente MaxEnt está subestimándola en algunos casos mientras que GARP la

sobrepredice. Ya que GARP genera áreas de predicción mayores que MaxEnt, por tratarse de un estudio de impacto en salud pública, es recomendable utilizar los modelos de GARP en el momento de tomar decisiones sobre definición de zonas de riesgo. A pesar de que las especies analizadas no han sido colectadas en todas las regiones en las que se predice la ocurrencia de su nicho ecológico, la distribución del nicho ecológico de los vectores, en función de las variables analizadas, es la que restringe su presencia en ciertas regiones geográficas. Es posible que barreras geográficas, como las Cordilleras de los Andes en el caso de Colombia, así como interacciones bióticas no contempladas por los modelos, estén también limitando la distribución de las especies.

Sin embargo, estas áreas podrían ser colonizadas y convertirse en zonas de transmisión, ya que la introducción de vectores y patógenos en áreas no endémicas, es un fenómeno que ya ha sido documentado con otras enfermedades transmitidas por vectores.

Cabe mencionar que las coberturas utilizadas para correr los modelos son generadas a nivel mundial y resultan por lo tanto un poco generales para percibir variaciones ambientales muy sutiles a nivel local debido a la extrapolación de datos. Con el fin de hacer análisis en áreas geográficas pequeñas, se recomienda utilizar una información ambiental con una mejor definición como por ejemplo imágenes de satélite o coberturas generadas a nivel local. De igual forma, se sugiere que se lleven a cabo estudios detallados en las zonas que cuentan con poca información como el norte del país, con el fin de aumentar la disponibilidad de datos que permitan hacer análisis más detallados de la ecología de la enfermedad.

REFERENCIAS GENERALES

- Arrivillaga, J.C., J.P. Mutebi, H. Piñango, D. Norris, B. Alexander, M.D. Feliciangeli, G.C. Lanzaro. The taxonomic status of genetically divergent populations of *Lutzomyia longipalpis* (Diptera: Psychodidae) based on the distribution of mitochondrial and isozyme variation. *Journal of Medical Entomology* 40(5):615-27.
- Beltrán E, 1944. Cutaneous leishmaniasis in Mexico. *The Scientific Monthly*. 59(2):108-119.
- Biagi, F., de Biagi, A.M. y F. Beltrán 1965. *Phlebotomus flaviscutellatus*, transmisor natural de *Leishmania mexicana*. *Prensa Médica México*, 30, 276 – 272.
- Cárdenas, R., Pabón, E., Anaya, H. y M. Sandoval. 2005 *En prensa*. Presencia de *Lutzomyia longiflocosa* en un foco de leishmaniasis cutánea en Abrego, Norte de Santander, Primer registro para el departamento. *Revista Institucional de la Facultad de Salud de la Universidad de Pamplona*.
- Corredor, A., Gallego, J.F., Tesh, R.B., Morales, A., de Carrasquilla C.F., *et al.* 1989. Epidemiology of visceral leishmaniasis in Colombia. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*. 40:480-6.
- Corredor, A., Gallego, J.F., Tesh, R.B., Peláez, D., Díaz, A., Montilla, M. y M.T. Palau. 1989. *Didelphis marsupialis*, an apparent wild reservoir of *Leishmania donovani chagasi* in Colombia, South America. *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene*. 83:195.
- Davies, C.R., R. Reithinger, D. Campbell-Lendrum, D. Feliciangeli, R. Borges y N. Rodríguez. 2000. The epidemiology and control of leishmaniasis in Andean countries. *Cadernos de Saúde Pública* 16(4):925-50.
- Desjeux, P. 2004. Leishmaniasis: current situation and new perspectives. *Comparative Immunology, Microbiology y Infectious Diseases*, 27:305-18.
- Gallego, J.I., Trujillo, G.A., Alzate, A.M. y I.D. Vélez. 1995. Distribución espacial de la fauna de flebotomíneos en la Isla de Santa Cruz de Mompo, Departamento de Bolívar, Colombia. *Colombia Médica* 26: 47-50.
- Gramiccia, M. y Gradoni L. 2005. The current status of zoonotic leishmaniasis and approaches to disease control. *International Journal for Parasitology* 35:1169-80.
- González, C., L. E., Munstermann, O.L. Cabrera, y C. Ferro. 2006. Patrones de distribución geográfica de los vectores de Leishmaniasis Visceral en Colombia. *Biomédica*, 26 (Suplemento 1):64-72.
- Ibáñez-Bernal, S., Rodríguez-Domínguez, G., Gomez-Hernández, C.H. y J. R.

- Ricardez-Esquinca. 2004. First record of *Lutzomyia evansi* in Mexico. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz* 99(2):127-129.
- King, R.J., Campbell-Lendrum, D.H. y C.R. Davies. 2004 Predicting geographic variation in cutaneous leishmaniasis, Colombia. *Emerging Infectious Diseases* [serial online] 2004 Apr [date cited]. Available from: <http://www.cdc.gov/ncidod/EID/vol10no4/03-0241.htm>
- Lainson, R., R. Killick-Kendrick y A. Flisser. 1988. Ecological interactions in the transmission of the leishmaniasis. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*. 321(1207):389-404.
- Lanzaro, G.C., B. Alexander, J.P. Mutebi, J. Montoya-Lerma y A. Warburg. 1998. Genetic variation among natural and laboratory colony populations of *Lutzomyia longipalpis* (Lutz y Neiva, 1912)(Diptera: Psychodidae) from Colombia. *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz* 93(1):65-9.
- Lanzaro, G.C., K. Ostrovska, M.V. Herrero, P.G. Lawyer and A Warburg.1993. *Lutzomyia longipalpis* is a species complex: genetic divergence and interspecific hybrid sterility among three populations. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 48(6):839-47.
- Monroy-Ostria, A., Hernandez-Montes, O. y D.C. Barker. 2000. Aetiology of visceral leishmaniasis in Mexico. *Acta Tropica* 75:155-161.
- Montoya-Lerma, J. y C. Ferro. 1999. *Flebótomos (Diptera: Psychodidae) de Colombia*. En: G. Amat-G, G. Andrade-C y F. Fernández (Editores). p. 210-245. "*Insectos de Colombia*". Volumen II. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Colección Jorge Alvarez Lleras No 13. Editora Guadalupe. Santa Fe de Bogotá. 344 pp.
- Montoya-Lerma, J., Cadena, H., Oviedo, M., Ready, P.D., Barazarte, R., Travi, B.L. y R.P. Lane. 2003. Comparative vectorial efficiency of *Lutzomyia evansi* and *L. longipalpis* for transmitting *Leishmania chagasi*. *Acta Tropica*. 85:19-29.
- Montoya-Lerma, J. y R.P. Lane. 1996. Factors affecting host preference of *Lutzomyia evansi* (Diptera: Psychodidae), a vector of visceral leishmaniasis in Colombia. *Bulletin of Entomological Research* . 86:43-50.
- Morrison, A.C., Munstermann, L.E., Ferro, C., Pardo, R. y M. Torres. 1995. Ecological and genetic studies of *Lutzomyia longipalpis* in a central Colombia focus of visceral leishmaniasis. *Bol Malaria Sanamiento Ambiental* 35 (supl. 1): 235-48.
- Mullner, R.M., Chung, K. Croke, K.G., y E.K. Mensah.. 2004. Introduction: Geographic Information Systems in Public Health and Medicine. *Journal of Medical Systems*, 28(3):215-221.

- Mutebi JP, Rowton E, Herrero MV, Ponce C, Belli A, Valle S, Lanzaro GC. 1998. Genetic variability among populations of the sand fly *Lutzomyia (Lutzomyia) longipalpis* (Diptera: Psychodidae) from Central America. *Journal of Medical Entomology*, 35(2):169-74.
- Peterson, A.T. y J. Shaw. 2003. *Lutzomyia* vectors for cutaneous leishmaniasis in Southern Brazil: ecological niche models, predicted geographic distributions, and climate change effects. *International Journal of Parasitology* 33: 919 – 931
- Peterson, A.T. 2001. Predicting species geographic distributions based on ecological niche modeling. *Condor* 103:599-605.
- Rebollar-Téllez, E. y P. Manrique-Saide. 2001. New distributional record of *Lutzomyia cruciata* in the state of Yucatán, Mexico. *Entomological News* 112(5):337-339.
- Rebollar-Téllez, E., F. Reyes-Villanueva, I. Fernández-Salas, y F.J. Andrade-Narváez. 1996b. Abundance and parity rate of *Lutzomyia cruciata* in an endemic focus of localized cutaneous leishmaniasis in Southern Mexico. *Journal of medical entomology* 33(4): 683 – 685.
- Rebollar-Téllez, E., F. Reyes-Villanueva, I. Fernández-Salas, y F. J. Andrade-Narvaez. 1996a. Population dynamics and biting rhythm of the anthropophilic sandfly *Lutzomyia cruciata* in southeast México. *Revista do Instituto de Medicina Tropical de São Paulo*. 38(1):29-33.
- Rebollar-Téllez, E., A. Ramírez-Fraire, y F.J. Andrade-Narvaez. 1996c. A two years study on vectors of cutaneous leishmaniasis. Evidence for sylvatic transmission in the state of Campeche, Mexico. *Memorias Instituto Oswaldo Cruz*. 91(5):555-560.
- Sánchez-Tejeda, G., N. Rodríguez, C. I. Parra, O. Hernández-Montes, D.C. Barker, Monroy-Ostria, A. 2001. Cutaneous leishmaniasis caused by members of *Leishmania braziliensis* complex in Nayarit, State of Mexico. *Memorias Instituto Oswaldo Cruz*. 96(1):15-19.
- Seidelin, H. 1912. Leishmaniasis and Babesiasis in Yucatán. *Annals of Tropical Medicine and Parasitology*, 6, 295-299.
- Sherlock, I.A, 1996. Ecological interactions of visceral leishmaniasis in the state of Bahia, Brazil. *Memorias Instituto Oswaldo Cruz* 91:671-83.
- Thompson, R.A., Lima, J.W., Maguire, J.H., Braud, D.H. y D.T. Scholl. 2002. Climatic and demographic determinants of American visceral leishmaniasis in northeast Brazil using remote sensing technology for environmental categorization of rain and region influences on leishmaniasis. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*. 67:648-655.

- Travi, B. y J. Montoya. 1994. Fundación Centro Internacional de Entrenamiento e Investigaciones Médicas fundación CIDEIM. Manual de Entomología Médica para Investigadores de América Latina. Cali, Colombia 280 p.
- Travi, B.L., Tabares, C.J., Cadena, H., Ferro, C. y Y. Osorio. 2001. Canine visceral leishmaniasis in Colombia: relationship between clinical and parasitologic status and infectivity for sand flies. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*. 64:119-24.
- Travi, B.L., Vélez, I.D., Brutus, L., Segura, I., Jaramillo, C. y J. Montoya. 1990. *Lutzomyia evansi*, an alternate vector of *Leishmania chagasi* in a Colombian focus of visceral leishmaniasis. *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene* 84:676-7.
- Uribe, S. 1999. The status of the *Lutzomyia longipalpis* species complex and possible implications for *Leishmania* transmission. *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz*, 94(6):729-34.
- World Health Organization - WHO. 1990. Control of leishmaniases. Report of a WHO Expert Committee. Geneva: World Health Organization, *Technical Report Series*, N° 793.
- Yin, H., D. E. Norris and G. C. Lanzaro. 2000. Sibling species in the *Lutzomyia longipalpis* complex differ in levels of mRNA expression for the salivary peptide, maxadilan. *Insect Molecular Biology*, 9(3):309.
- Young, D.G. 1979. *A review of the bloodsucking psychodid flies of Colombia (Diptera: Phlebotominae and Sycoracinae)*. Inst Food Agric Sci Tech. Bull 806, University of Florida, Gainesville, 266 pp.
- Young, D.G. y M.A. Duncan. 1994. Guide to the Identification and Geographic Distribution of *Lutzomyia* sand flies in Mexico, The West Indies, Central and South America (Diptera: Psychodidae). *Memoirs of the Entomological Institute 1994, No.54, Gainesville, Associated Publishers*, 881 pp.