

Biología y ecología de *Anopheles albimanus* Wiedemann en Centroamérica¹

Entre 1987 y 1990, investigadores de siete países de Centroamérica (Belice, Costa Rica, El Salvador, Guatemala, Honduras, Nicaragua y Panamá) investigaron la biología y ecología de *Anopheles albimanus* Wiedemann, bajo la coordinación de entomólogos de la OPS. El objetivo fue desarrollar en cada país la metodología necesaria para evaluar los riesgos entomológicos y comparar las tendencias exhibidas por los factores de riesgo relacionados con la transmisión de la malaria. Se procuró utilizar los mismos métodos para recoger y procesar los mosquitos en todos los países.

Los resultados generales más importantes fueron los siguientes: a) en las 10 localidades estudiadas en los siete países, se demostró que *An. albimanus* pica tanto adentro como afuera. La actividad más intensa fue de las 18.00 a las 1.00 y las picaduras tuvieron su máxima frecuencia de las 18.00 a las 21.00 horas. b) Las tasas de picadura en humanos fueron, en general, de 2,5 a 3,3 veces mayores afuera que adentro. c) La edad fisiológica media (número de ciclos gonotróficos completados) osciló de 0,37 a 2,94 en las ocho localidades en que fue estudiada, siendo mayor el promedio de edad en la costa atlántica de Costa Rica, donde la pluviosidad tuvo una distribución mayor y más homogénea. La edad fisiológica promedio baja se encontró en la costa del Pacífico, que se caracteriza por poseer estaciones húmeda y seca bien definidas. d) Las tasas de paridad oscilaron de 37% en Nicaragua (litoral pacífico) a 70% en Costa Rica (litoral atlántico). e) La edad fisiológica promedio de los mosquitos capturados alrededor de las viviendas fue mayor que la de los mosquitos capturados en su interior. f) En general, la edad fisiológica de los mosquitos capturados tuvo su valor máximo de las 19.00 a las 21.00 horas, tanto adentro como afuera. g) Las variaciones mensuales de la densidad de picadura mostraron una correlación positiva directa con las variaciones estacionales de la pluviosidad. h) La variación mensual de la edad fisiológica mostró una correlación positiva con las tasas de picadura. i) Cuando se tienen en cuenta la densidad, la edad fisiológica promedio del vector y

¹ Esta investigación, resultado de la cooperación de siete países de Centroamérica, fue coordinada por la OPS con apoyo económico de la Agencia de los Estados Unidos para el Desarrollo Internacional (USAID) y el Gobierno de Finlandia. Los protocolos de investigación originales fueron diseñados por David N. Bown y Michael Nelson (OPS). La fase inicial del proyecto fue coordinada por Jorge Arias (OPS) y el resto por Carlos Machado Allison (Fundación Instituto de Ingeniería de Venezuela).

Se designó un investigador principal en cada país. Estos investigadores fueron: Mario Calderón (Servicio Nacional de Erradicación de la Malaria, Guatemala), Jacobo Solórzano (Departamento de Malaria, Ministerio de Salud Pública, El Salvador), Luis Rivera (División de Enfermedades Transmitidas por Vectores, Honduras), Pedro Rivera (Centro Nacional de Higiene y Epidemiología, Nicaragua), Francisco Paniagua (Departamento de Malaria, Ministerio de Sanidad, Costa Rica), Frederick Smith y Jesús Catzim (Ministerio de Sanidad, Belice) y José Ricardo Rovira (Servicio Nacional de Erradicación de la Malaria, Panamá). En todos los proyectos participaron también técnicos de campo y de

laboratorio, a quienes queremos expresar nuestro especial agradecimiento por su dedicación.

El análisis estadístico fue hecho por Roberto Barrera R. (Instituto Zoológico Tropical, Universidad Central de Venezuela) y el informe final fue preparado por Carlos Machado Allison, David N. Bown y Michael Nelson.

La investigación fue financiada por a) un Acuerdo entre la OPS y la USAID (No. 597-0007) para la investigación de la malaria en Centroamérica y b) un acuerdo entre la OPS y Finlandia (No. DAP-68-388-80) para brindar ayuda a Nicaragua.

Este trabajo ha sido publicado en inglés por la OPS (1996) como Technical Paper No. 43 "Biology and ecology of *Anopheles albimanus* Wiedemann in Central America." En la presente versión se han hecho modificaciones mínimas que no afectan al contenido y se ha eliminado casi todo el material gráfico, que ocupaba casi 20 páginas de la publicación en inglés. Las referencias bibliográficas se han mantenido según el sistema de autor y año, que fue el utilizado en la versión original, aunque no es habitual en el Boletín de la OSP.

los aspectos temporales y espaciales de los hábitos humanos, es probable que el mayor peligro de transmisión de la malaria se encuentre al aire libre entre las 18.00 y las 21.00 horas. Por tanto, lo más prudente sería dirigir los métodos de control a este segmento de la población vectorial. j) Para la vigilancia de rutina de los factores de riesgo entomológicos, el número de hembras ovíparas que pican al ser humano por hora durante un período de recogida estandarizado parece un índice más útil que los cálculos periódicos de la capacidad vectorial.

Durante el último decenio, los países de Centroamérica sufrieron graves problemas económicos y sociales que posteriormente se han venido reflejando en las estadísticas de salud pública. Esta subregión geográfica está formada por siete países: Belice, Costa Rica, El Salvador, Guatemala, Honduras, Nicaragua y Panamá. Según uno de los informes periódicos de la OPS (1993), en 1992 se registraron en esta área 14,6% de todos los casos de malaria en la Región, con un total de más de 120 000, pese a que en ella habita solo 5,5% de la población de América Latina.

Centroamérica, la República Dominicana y Haití en el Caribe y los países andinos (Bolivia, Colombia, Ecuador, Perú y Venezuela) constituyen el grupo IV de la OPS, que tiene unos 120 millones de habitantes en áreas donde se transmite la malaria. Los países de este grupo IV contribuyen con más de 50% de los casos notificados en las Américas y en casi todos ellos se ha producido un deterioro de la situación, debido a problemas técnicos, ecológicos, sociales, laborales, administrativos y económicos (OPS, 1988b).

Estas consideraciones fueron importantes a la hora de seleccionar los países de Centroamérica que participarían en el desarrollo de un proyecto multinacional basado en un acuerdo (OPS/USAID no. 597-0007) destinado a mejorar la investigación y la formación de personal en el campo de la malariología. La decisión se apoyó en razones de carácter epidemiológico y estratégico. Como objeto del estudio se eligió *Anopheles albimanus* Wiedemann, principal vector de la malaria (Ramsey et al., 1994; Rodríguez y Loyola, 1989), sobre todo en las llanuras de la costa del Pacífico. El objetivo del estudio fue incrementar los conocimientos básicos acerca de la biología y ecología del vector y determinar la forma en que es-

tos conocimientos podrían ayudar a definir futuras estrategias de control y a modificar las ya establecidas. Como objetivos complementarios se plantearon la formación de personal técnico y profesional y el respaldo al desarrollo de la infraestructura de investigación básica. No menos importantes fueron la movilización de recursos humanos en los siete países y la creación de una base común para la colaboración futura.

Para conseguir simultáneamente la mayor parte de los objetivos previstos, se necesitó un esfuerzo enorme por parte de las autoridades sanitarias, los profesionales y los técnicos de cada país. Asimismo, la formulación, coordinación y administración del proyecto exigieron un gran empeño por parte del personal de la OPS.

El proyecto se definió según el modelo siguiente: En el mes de agosto de 1986 se celebró una reunión de 10 consultores y asesores de la OPS con el fin de preparar el primer borrador del protocolo del proyecto. Durante los 12 meses siguientes, se convocaron dos reuniones adicionales para discutir y afinar el protocolo y para seleccionar a un investigador principal en cada país. En agosto de 1987, el grupo de investigadores principales se reunió con los entomólogos de la OPS para estudiar el protocolo modelo y la forma de adaptarlo a las circunstancias de cada país, diseñar los formularios de recogida de datos sobre el terreno y practicar las técnicas que deberían utilizarse a lo largo del proyecto. En febrero de 1989, cada investigador principal presentó sus resultados parciales a sus colegas en una reunión convocada en la Ciudad de Belice y en mayo de 1990 todos los investigadores principales presentaron sus informes finales en el Simposio de Entomología que tuvo lugar durante el Congreso de Malaria Tropical celebrado en México, D.F.

Debido a ciertos problemas administrativos y logísticos en los diferentes países, así como al recibo atrasado de los fondos, suministros y materiales para el proyecto, no todos los participantes pudieron iniciar sus estudios al mismo tiempo. Tampoco fueron exactamente parejas las actividades de investigación en todos los países. En El Salvador, por ejemplo, se hicieron recogidas vespertinas de 6 horas, y no de 12 horas, como se había previsto, debido a los problemas de seguridad planteados por la guerra.

Para comprender con más claridad por qué unos proyectos comenzaron antes que otros y valorar la magnitud del esfuerzo realizado, tanto en el terreno como en el laboratorio, cabe señalar que algunos proyectos se ejecutaron (en ocasiones, solo parcialmente) en países sometidos a graves convulsiones políticas y sociales. Muchas actividades se llevaron a cabo en un clima de inestabilidad institucional y de inseguridad económica y personal. Pese a todo ello, los objetivos básicos del proyecto se cumplieron y tanto los directores del mismo como el personal auxiliar merecen reconocimiento.

La decisión de desarrollar el proyecto en Centroamérica implicaba, además, ciertas dificultades relativas a los aspectos técnicos del mismo. Algunos países carecían de laboratorio entomológico y el trabajo debía realizarse en condiciones que, en el mejor de los casos, se podrían considerar precarias. Por añadidura, el proyecto se llevó a cabo sin un respaldo nacional constituido por un liderazgo científico o por una infraestructura técnica de investigación de la magnitud exigida por la situación de la malaria. Tales problemas abarcan la ausencia de capacitación en la metodología de la investigación, tanto de profesionales como de personal técnico, y la escasez de laboratorios o de buenas bibliotecas.

El procedimiento diseñado por la OPS exigía la aplicación uniforme de distintas técnicas en cada país. No obstante, los problemas vinculados con la disponibilidad de personal adiestrado y con las características infraestructurales obligaron a modificar los

objetivos principales e influyeron en los objetivos alcanzados. Ninguno de estos problemas puede, sin embargo, restarle importancia al hecho de que este estudio constituye la primera ocasión en que todos los países de Centroamérica han trabajado juntos en una investigación de esta naturaleza y destaca como un extraordinario logro de logística y coordinación internacional.

Objetivos del proyecto

El objetivo fundamental del proyecto fue obtener y analizar datos sobre la biología y ecología de *An. albimanus* en siete países distintos, utilizando la misma metodología, con el fin de elaborar un esquema básico de los factores entomológicos que determinan el riesgo potencial de transmisión de la malaria. Se estudiaron los factores siguientes:

- densidades relativas de picadura nocturna en humanos por mosquito, incluidos la periodicidad nocturna, cambios estacionales y diferencias entre las densidades de picadura adentro y afuera;
- estructura de edad fisiológica de las poblaciones de mosquitos;
- proporción de mosquitos que pican al hombre en comparación con otras especies animales;
- comportamiento del vector adentro;
- lugares de reposo adentro y afuera;
- detección de esporozoitos;
- características de los criaderos;
- características de la actividad humana en relación con el vector.

Después de algunas observaciones cuyo objeto fue describir estos factores parcial o totalmente, se compararon el clima y ambiente de las distintas localidades y países a fin de identificar variables biológicas que pudieran sugerir la existencia de diferencias entre poblaciones parcialmente aisladas. De igual modo, los datos sobre la incidencia de la malaria a lo largo del año, o en zonas con rasgos contrastantes, permitieron sacar ciertas inferencias acerca de la relación

entre la edad fisiológica del mosquito, su abundancia (tasa de picadura por mosquito por hombre por hora) y los casos de enfermedad.

CARACTERÍSTICAS GENERALES DE ANOPHELES ALBIMANUS WIEDEMANN

Taxonomía

Faran (1980) ha hecho una revisión excelente de la sección de *Albimanus* del subgénero anofelino *Nyssorhynchus*. Este subgénero es típicamente neotropical, siendo la única excepción *An. albimanus*, cuya amplia diseminación llega hasta las llanuras costeras de México y el sur de Texas en Estados Unidos de América. La sección de *Albimanus* está formada por 14 especies; muchas de ellas son importantes vectores de la malaria (p.ej., *albimanus*, *aquasalis* y *nuñeztovari*) y se ha comprobado que otras tres se encuentran infestadas en la naturaleza (*triannulatus*, *strodei* y *norestensis*).

Se cree que *An. albimanus* es la especie de esta sección que muestra las características morfológicas más ancestrales, lo que concuerda con su extensa distribución geográfica y su versatilidad ecológica. Faran (1980) opinaba que esta especie se diferenció en una etapa temprana de la línea evolutiva común del grupo y que probablemente se originó en Centroamérica. En consecuencia, se considera que *An. albimanus* es una especie monotípica (grupo *Albimanus*) claramente distinta del grupo *Oswaldoi* (13 especies).

Pese a su amplia distribución geográfica, *An. albimanus* tiene una morfología muy homogénea, como demuestra el patrón de bandas de sus cromosomas. Es importante tener en cuenta que se ha encontrado fertilización cruzada entre cepas de El Salvador, México y Panamá (Hobbs, 1962), así como entre cepas procedentes de Costa Rica, El Salvador, Guatemala, México y Nicaragua (Kitzmilller, 1979). Se han identificado solo pequeñas diferencias locales del ácido

desoxirribonucleico ribosómico (Beach et al., 1989).

Entre las variaciones más importantes, Faran (1980) destacó la existencia de una banda negra ancha en el segundo tarso de las patas posteriores de los especímenes obtenidos en el sur de Estados Unidos (Texas), la cual contrasta con las áreas pálidas sobre la superficie ventral de los tarsos en las patas anteriores de los mosquitos recogidos en las Antillas.

Distribución geográfica

La distribución de *An. albimanus* se extiende desde Florida (Boca Ratón, Key West) y Texas (Corpus Christi) en Estados Unidos hasta el norte del Perú; esta especie también es común en todo el Caribe. En casi todos los casos, *An. albimanus* reside en las llanuras costeras y su diseminación se ve limitada por las cordilleras montañosas. La mayor parte de los registros existentes indican que prefiere las alturas menores de 100 m, aunque puede encontrarse a una altura máxima de 1000 metros, como en Amatitlán, Guatemala (Heinemann y Belkin, 1977) y en Morelia, México (Vargas y Martínez-Palacios, 1950). Esta última es la altura máxima a la que se ha notificado la presencia de *An. albimanus*.

Varios investigadores (Heinemann y Belkin, 1976, 1977 y 1978; Belkin y Heinemann, 1975 y 1976; Faran 1980; Frederickson, 1993) han demostrado la presencia de *An. albimanus* en Estados Unidos, México, Guatemala, Belice, El Salvador, Honduras, Nicaragua, Costa Rica, Panamá, Colombia, Perú y Venezuela, así como en las islas caribeñas de Antigua, Bahamas, Barbuda, Islas Caimán, Cuba, Guadalupe, La Española (República Dominicana y Haití), Jamaica, Montserrat, Saint Kitts y Nevis, Puerto Rico, San Martín y las Islas Vírgenes.

Distribución ecológica

La distribución geográfica de *An. albimanus* concuerda con los muchos hábitat

que ocupa. Aunque tiende a vivir a poca altura y en zonas de clima cálido, se ha registrado su presencia en condiciones climáticas muy distintas, como en el litoral pacífico de Mesoamérica, con un clima muy estacional, y en la costa atlántica, donde llueve durante todo el año y las precipitaciones anuales a veces superan los 3000 mm. Habita en zonas cuya vegetación varía desde los bosques de árboles de hoja caduca hasta la sabana abierta, y desde la selva tropical húmeda hasta los alrededores cultivados de los poblados rurales.

An. albimanus muestra asimismo una amplia distribución ecológica, como indica la diversidad de sus criaderos de larvas (Faran, 1980; Frederickson, 1993): canteras, huellas de vehículos, canales de drenaje, charcas pequeñas con o sin vegetación acuática, huellas de ganado bovino, acequias de regadío, dehesas parcialmente inundadas, lagos, depósitos de agua y, en ocasiones, pequeñas cavidades llenas de agua en las rocas y cangrejales. También es frecuente encontrar larvas en el agua estancada de los riachuelos durante la estación seca. Los criaderos acuáticos suelen estar bien iluminados por el sol, pero las larvas también pueden hallarse en aguas estancadas parcial o totalmente sombrías.

La calidad del agua elegida para la ovipostura tiende a ser variable y oscila desde el agua mansa parcialmente contaminada con algas hasta los charcos temporales con poco contenido orgánico. Una característica común de muchos hábitat es que se deben a la actividad humana en zonas de intensa actividad agrícola o ganadera donde existe vegetación secundaria (Breeland et al., 1974; Faran, 1980).

La enorme tolerancia ecológica de *An. albimanus* explica en parte su importancia como vector. Gracias a adaptaciones previas, ha podido explotar la tala de áreas vírgenes para la agricultura y debido a ello en Centroamérica ha proliferado en depósitos de aguas superficiales.

La continua alteración que supone la actividad del hombre ha tenido un gran efecto en los ecosistemas tropicales y ha abierto

fronteras que han ampliado la distribución de *An. albimanus*. Las características de su hábitat, particularmente su carácter efímero, hacen pensar que se trata de una verdadera especie oportunista en el contexto ecológico. En consecuencia, su abundancia y éxito dependerán de su capacidad para ocupar entornos heterogéneos de forma asincrónica, y no de la explotación de un espectro reducido de condiciones ambientales. Los investigadores de este proyecto pudieron observar muchas veces la abundancia del mosquito en charcas recién formadas y transitorias. En tales hábitat, las densidades se reducen con el tiempo, a medida que aumenta la diversidad de la flora y fauna acuáticas. No obstante, la flexibilidad ecológica de esta especie le permite, en ausencia de criaderos temporales, explotar otras áreas durante toda la estación seca. Ello explica por qué en algunas zonas los adultos de *An. albimanus* se encuentran durante el año entero, incluso en la época de mayor sequía, en circunstancias en las que otros anofelinos son muy raros o no se encuentran en absoluto.

Además de su amplia distribución geográfica y ecológica, *An. albimanus* muestra gran tolerancia hacia variaciones de la composición fisicoquímica del agua. Las larvas toleran una concentración salina máxima equivalente a 50% de la que tiene el agua marina. Downs (1951) encontró que alrededor de 33% de los huevos depositados se desarrollaban en aguas de una salinidad equivalente a 25% del contenido salino del agua de mar. Las larvas resultaron aún más tolerantes, pues mostraron una elevada tasa de supervivencia en salinidades que oscilaban entre 50 y 75% de la del agua marina (Hurlbut, 1943).

La tolerancia de *An. albimanus* a los cambios de concentración del material orgánico, al grado de turbiedad del agua y a la capa de suciedad en su superficie también es grande. Aunque no se dispone de estudios experimentales, las observaciones en el terreno (Breeland et al., 1974; Faran, 1980), al igual que la gran variedad de plantas acuáticas con las que se ha asociado esta

especie y la facilidad con que pueden criarse las larvas en condiciones experimentales, indican una gran tolerancia.

Biología poblacional

Con la fórmula usada para calcular la capacidad vectorial se puede resumir un conjunto de factores de riesgo entomológicos para la transmisión de la malaria. La capacidad vectorial es el número de nuevas infestaciones que la población de vectores puede generar picando a un solo caso en una sola noche. La fórmula que refleja la capacidad vectorial fue propuesta por Garrett-Jones (1964) como componente de la fórmula que da la tasa de reproducción básica (MacDonald, 1957):

$$ma^2p^n / -\ln(p),$$

donde ma es la tasa de picaduras por noche (m es la densidad del vector en relación con el hombre y a es la frecuencia de picadura en humanos), p es la probabilidad diaria de supervivencia del mosquito, n es la duración del ciclo esporogónico y $-\ln(p)$ es el logaritmo natural de p (MacDonald, 1957; Garrett-Jones, 1964). La aparente sencillez de esta fórmula es engañosa, ya que algunas de las variables son difíciles de medir y todas pueden cambiar con la estación, con las características de los macro o microclimas y, hasta posiblemente, con los entornos interiores y las diferencias entre poblaciones. Además, la capacidad vectorial no es un atributo específico de cada especie, sino el producto de la interacción entre el vector y el ser humano. Por tanto, es preciso tomar en consideración las características ecológicas y poblacionales del vector, como aquellas que guardan relación con el ser humano y otros organismos. A consecuencia de tales limitaciones, solo se ha podido determinar la capacidad vectorial de algunas especies y en determinadas condiciones y lugares, siendo uno de ellos el sur de México en el caso de *An. albimanus* (Frederickson et al., en prensa). Pese a todo, la fórmula de la capacidad vectorial ayuda a evaluar los facto-

res biológicos que más contribuyen a la transmisión de la malaria.

Densidades de picadura del mosquito.

Para determinar la capacidad vectorial, no es necesario medir directamente la densidad de mosquitos hembras en relación con la de seres humanos (m), pero sí es preciso determinar el número de mosquitos hembras que pican a una persona en el transcurso de una noche (ma). Esta determinación está basada en la captura de los mosquitos que se acercan a picar a un cebo humano. En este contexto, la "densidad" se define como el número de mosquitos capturados sobre un cebo humano por hora (mosquitos por hombre por hora), valor que corresponde a la tasa de picaduras (ma) incluida en la fórmula de la capacidad vectorial.

Para determinar dónde ocurren las picaduras en humanos en distintas horas, se hicieron capturas simultáneas dentro y fuera de los domicilios. Al igual que la mayor parte de los insectos estudiados en zonas neotropicales, *An. albimanus* tiende a tener mayor densidad durante la estación húmeda (Kumm y Zúñiga, 1942, 1944; Elliott, 1968; Rachou et al., 1973; Breeland et al., 1974). Sin embargo, existen ejemplos de lo contrario, tanto en la bibliografía como en los registros de los servicios antimaláricos. En algunas zonas, la población de vectores aumenta con rapidez al comienzo de la estación húmeda (mayo a junio) y posteriormente disminuye. En otras, la mayor abundancia suele producirse al final de la estación lluviosa (octubre a diciembre). Se ha descrito asimismo una disminución transitoria del número de mosquitos inmediatamente después de las lluvias intensas que anegan sus hábitat, seguida de una rápida recuperación. Por último, algunas descripciones (Pratt, 1944) refieren una abundancia máxima en los meses de sequía. La diversidad de las observaciones parece ajustarse a las diferencias de los patrones de pluviosidad y uno de los objetivos del proyecto fue dilucidar este aspecto. Se suele creer que las zonas neotropicales forman una unidad climática homogénea, olvidándose las diferencias de pluviosidad, evaporación por

transpiración, capacidad de retención de agua de los distintos suelos y pendiente del terreno, factores que en conjunto determinan la probabilidad de que se formen depósitos de agua que luego persisten.

En este proyecto se compararon los resultados obtenidos en distintas localidades del Pacífico (en El Salvador, Guatemala y Nicaragua), con estaciones bien definidas y breves épocas de lluvia, con los procedentes de localidades cerca del Atlántico (Belice y Costa Rica), caracterizadas por lluvias continuas a lo largo de todo el año y dos picos anuales mal definidos. Por último, se estudiaron los valles situados entre montañas, representados por las zonas de Sartenejas (Honduras) y Darién (Panamá), siendo esta última una banda muy estrecha que corre perpendicular a la masa continental centroamericana y a los litorales pacífico y atlántico.

Estructura de edad fisiológica. Los dos métodos principales utilizados para calcular la edad de los mosquitos son 1) el de Detinova, que permite determinar la proporción de la población que ha puesto huevos por lo menos una vez (paridad), y 2) el de Polovodova, que se refiere al número de vestigios (dilataciones) foliculares presentes en los ovarios, el cual equivale al de oviposiciones completadas y se define como "edad fisiológica" (Detinova, 1962).

Para determinar la edad *cronológica*, habría que conocer el intervalo en días entre cada oviposición, el cual no siempre es fácil de medir, ya que cambia con la estación, la distancia entre criaderos y los núcleos de población humana, entre otros factores.

Con estas técnicas, varios autores han determinado las tasas de paridad y calculado la edad fisiológica de las poblaciones de *An. albimanus* en Centroamérica. Rachou et al. (1973) figuran entre los pioneros en este campo. Sus resultados demuestran que *An. albimanus* tenía tasas de paridad bajas (sus poblaciones eran relativamente jóvenes), contrario a lo descrito previamente con respecto a *An. gambiae* y *An. funestus* en África (Detinova y Gillies, 1964; Gillies y Wilkes,

1965). Si se compara con estas especies, *An. albimanus* parece ser un vector menos eficiente, aunque es posible que posea una capacidad vectorial similar gracias a su densidad poblacional. También es posible que las diferentes condiciones climáticas en Centroamérica causen fluctuaciones de las tasas de paridad, que podrían variar según la estación y, quizás, según la preferencia por alimentarse adentro o afuera.

Como hipótesis inicial se propuso que, cuando las densidades aumentan durante la estación de lluvia, la población de mosquitos es proporcionalmente más joven a causa de la mayor afluencia de hembras nulíparas, mientras que sucede lo contrario al comienzo de la estación seca, cuando la densidad disminuye. Sin embargo, Bown et al. (1993) han demostrado mediante estudios efectuados en el sur de México, que la paridad puede permanecer estable en ambas estaciones, aunque encontraron la mayor paridad (46% a 55%) en los mosquitos capturados adentro durante la estación seca, entre febrero y mayo. Las condiciones desfavorables que caracterizan a esta estación (humedad relativa baja, elevación de la temperatura) tienden a incrementar la mortalidad de los adultos. Este análisis se ve complicado por pruebas de que la longevidad depende también de las condiciones en que se crían las larvas (López et al., 1976), así como de la variabilidad genética de la población (Fergusson y Machado-Allison, 1979). Al mismo tiempo, la disminución del número de criaderos durante la estación seca podría provocar un aumento de la competencia entre miembros de una misma especie, con la consiguiente reducción de la esperanza de vida.

Rachou et al. (1973) observaron también que durante la estación húmeda, las poblaciones de hembras de *An. albimanus* eran más jóvenes (tenían menor paridad), aunque las diferencias estacionales fueron mucho menos marcadas que las exhibidas por otros culícidos. Por ejemplo, al comienzo de la estación de lluvia, se han detectado tasas de nuliparidad elevadas en *Culex spissipes* y *C. mollis* en Suriname (Panday,

1975) y en *Aedes africanus* y *Ae. domesticus* en Uganda (Corbet, 1963).

El carácter oportunista de *An. albimanus*, que explota criaderos heterogéneos, produce "pulsos" de paridad irregulares. Esta irregularidad solo puede detectarse haciendo, por ejemplo, análisis de paridad semanales, en lugar de mensuales o estacionales, que mostrarían un patrón aparentemente uniforme. Según la hipótesis inicial, las características de los criaderos de *An. albimanus* deberían dar origen a una producción casi continua de adultos (si se suman todos los hábitat de un área) y a fluctuaciones de la paridad durante el año entero, sin un patrón estacional patente, aunque en la estación de lluvia se esperaría encontrar una población más joven, debido al reclutamiento continuo a partir de los criaderos.

Es de esperar que la aplicación de insecticidas influya en la estructura de edad de la población. Rachou et al. (1973) estudiaron el impacto de estos compuestos en las poblaciones de mosquitos presentes en El Salvador y comprobaron que las tasas de paridad más altas coincidían con la época de aplicación de DDT durante el cultivo del algodón. Se pensó que esta sustancia reducía el número de hembras adultas nulíparas. Por otra parte, en ese mismo país (CAMRS, 1971) se ha descrito que las poblaciones sometidas a la presión directa de los insecticidas muestran tasas de paridad menores. Sin embargo, estos datos se registraron durante la estación húmeda (abril a septiembre), cuando el reclutamiento de hembras nulíparas alcanzó su máxima intensidad. Bown et al. (1991) notificaron que la aplicación extradomiciliaria de insecticidas contra *An. albimanus* tuvo un efecto importante en la paridad de los insectos capturados, tanto adentro como afuera; sin embargo, la paridad se recuperaba entre aplicaciones e iba seguida de un patrón cíclico normal, aunque más corto, que parecía depender de la abundancia relativa de mosquitos. Resulta evidente que es necesario estudiar más a fondo todos estos aspectos, prestando especial atención a la importancia de los diferentes climas en distintas localidades.

Para calcular la duración del ciclo gonotrófico de *An. albimanus* se han hecho estudios de marca-liberación-recaptura en corrales del sur de México (Rodríguez et al., 1992). Se ha sugerido la probable existencia de dos ciclos, uno de 48 horas dominado por hembras ovíparas, y otro de 4 días en hembras nulíparas y pregrávidas. En general, puede ser que solo las hembras con tres dilataciones o más sean lo bastante maduras para ser vectores infectivos de la malaria. Este postulado se basa también en la constancia de las temperaturas en Centroamérica a lo largo del año. La proporción de hembras con más de tres dilataciones descrita en la bibliografía suele ser muy baja: Rachou et al. (1973) encontraron que era de 3,4%, mientras que la Central American Research Station (CAMRS, 1971) notificó una proporción de 0,24%. Sin embargo en México se comprobó, a manera de excepción, que 26% de la población tenía tres dilataciones o más y que los insectos con cinco dilataciones o más constituían 8% de los mosquitos capturados adentro y 11% de los recogidos al aire libre (Bown et al., 1993). En condiciones naturales, la longevidad de *An. albimanus* podría depender de varios parámetros poblacionales (Corbet, 1963) y también de los patrones climáticos.

La supervivencia diaria de *An. albimanus*, calculada a partir de las tasas de paridad, osciló entre 0,69 y 0,67 en México, sin mostrar diferencias importantes en las estaciones húmeda y seca (Rodríguez et al., 1992). Se calculó una probabilidad cercana a 2% (recorrido de 1,8 a 2,5%) de que el mosquito viva lo suficiente para transmitir la malaria. La mortalidad diaria (50% o menos) notificada durante el primer ciclo gonotrófico ha sido mayor que la encontrada en los ciclos posteriores (de 15 a 30%). En cambio, las tasas de mortalidad registradas en los vectores africanos *An. gambiae* y *An. funestus* (Gillies y Wilkes, 1965) fueron de 48,1% en hembras nulíparas y de 47,5% en las que tenían una dilatación.

Hábitos alimentarios. La frecuencia de picadura en humanos (*a* de la fórmula de

capacidad vectorial) es igual a la frecuencia de picadura multiplicada por la proporción de hembras que se han alimentado con sangre humana ("índice de sangre humana" o ISH). El ISH se calcula capturando hembras en reposo y determinando el tipo de sangre que han consumido. En muchas especies de mosquitos, la frecuencia de picadura equivale al intervalo entre oviposaduras, ya que cada consumición de sangre supone un desarrollo ovárico. Durante este estudio se plantearon dudas sobre la factibilidad de recoger muestras representativas de hembras repletas en cada localidad. Ya se sabía lo difícil que resulta encontrar hembras fuera de los domicilios, en sus hábitat de reposo naturales (Breeland, 1972). Para resolver este problema, el ISH se ha determinado con mosquitos recogidos adentro, afuera y en las inmediaciones de la vivienda, calculando el porcentaje de sangre humana en cada caso a fin de obtener un ISH global (Loyola et al., 1993).

El ISH depende de varios factores, siendo los más importantes la preferencia del mosquito por determinados huéspedes, y la abundancia, biomasa y disponibilidad de estos en tiempo y espacio; también es importante el éxito relativo con que los mosquitos pican a cada tipo de huésped (Kay et al., 1979). Para estudiar la preferencia de huéspedes, Hess et al. (1978) propusieron la "razón de forrajeo" (RF), que es el porcentaje de consumiciones sanguíneas de una especie dividida por la abundancia porcentual de un huésped en particular, comparada con la de otros huéspedes en la misma localidad. Posteriormente Kay et al. (1979) modificaron esta RF para incluir datos sobre la biomasa de los huéspedes, su distribución y movimientos, la proporción de mosquitos que pican adentro y afuera y el éxito con que pican a determinado tipo de huésped. Todos estos parámetros se combinaron para dar el "índice de alimentación" (IA).

La bibliografía está llena de referencias a la preferencia de los anofelinos por huéspedes mamíferos (Bruce-Chwatt et al., 1966). Las consumiciones sanguíneas mixtas, procedentes de dos o más huéspedes

animales, son relativamente frecuentes. En zonas neotropicales, diversas observaciones indican que los mamíferos grandes (bovinos y equinos) son los que atraen más a los mosquitos. Esto se aplica especialmente a *An. darlingi* en el Brasil y a *An. nuñeztovari* en Venezuela (Machado-Allison, 1982). Loyola et al. (1993) obtuvieron resultados similares con *An. albimanus* en el sur de México, lo que sugiere que este mosquito se siente más atraído a mamíferos grandes (RF = 7,4 en vacas y 6,9 en caballos) y no muestra preferencia por el ser humano.

Frederickson y Trpis encontraron que *An. albimanus* tenía un ISH de 14,6% y que la proporción de los mosquitos que se alimentaban del ganado era de 3,1 a 3,7 veces mayor que la de los que se nutrían de la especie humana. La RF, que toma en consideración el número correlativo de huéspedes competitivos, fue de 20,8 a 21,1 veces mayor para el ganado que para el ser humano. En este estudio, se hizo un censo de las poblaciones humana y animal y se calcularon sus pesos totales (la "biomasa" accesible a los mosquitos) y ello permitió comparar los datos previamente descritos con los resultados de nuestras pruebas de precipitinas. En este caso, la hipótesis es que *An. albimanus* no muestra preferencia por ningún huésped en particular y que existe cierta correlación entre el tipo de consumición sanguínea y la disponibilidad de huéspedes.

Actividad de picadura. Muchas especies tropicales de mosquitos tienen un patrón de actividad de picadura bimodal (Haddow, 1963). Se ha demostrado claramente que la actividad de picadura de *An. albimanus* es también bimodal, pero se dispone de muy poca información acerca del efecto de los cambios de entorno en este ritmo circadiano básico. Frederickson ha revisado recientemente (1993) las publicaciones referentes a *An. albimanus*. En casi todas, la actividad de picadura máxima se observa al atardecer (de las 18.00 a las 21.00 horas) y va seguida de una disminución progresiva hasta las 4.00 ó 5.00 horas, cuando se produce un segundo pico menos pronunciado.

Existen, sin embargo, ciertas variaciones de este patrón general de la actividad de picadura. Por ejemplo, en Colombia, Elliott (1968) observó una actividad máxima más tardía y Bown et al. (1984) refieren resultados similares en el sur de México. Entre las estaciones húmeda y seca también hay ciertas diferencias importantes (Rachou et al., 1973) que deberían ser estudiadas con mayor detalle, junto con las posibles diferencias de conducta que despliegan los mosquitos en función de su edad.

La interacción entre el ritmo circadiano de los mosquitos y los horarios de actividad humana es un tema poco explorado. Sin embargo, uno de los factores que podrían explicar la importancia de *An. albimanus* como vector de la malaria es la correlación entre las horas en que llega al máximo la actividad de picadura y las prácticas culturales que exponen a las poblaciones humanas a un mayor riesgo de entrar en contacto con los mosquitos. En este proyecto, se emprendió una iniciativa preliminar para explorar este tema en algunas de las localidades estudiadas.

ZONAS ESTUDIADAS

En general, las localidades seleccionadas para el estudio en cada país fueron pequeños núcleos de población rurales con antecedentes de malaria o con casos registrados varios meses antes del estudio. Se procuró siempre incluir una aldea "típica" en cada país, observando los criterios de los programas antimaláricos locales. Los lugares de estudio en Belice y Costa Rica se hallaban cerca de la costa del Atlántico, donde el patrón climático difiere netamente del de la costa pacífica de Centroamérica, que es más deforestada. Hasta finales de los años ochenta, la costa del Pacífico se destinaba fundamentalmente al cultivo de caña de azúcar y algodón. Los cambios de las estructuras de precios y el aumento de los costes de producción han provocado el reemplazo del algodón por muchos otros productos agrícolas, como la soya y el mango. La si-

tuación en la costa atlántica es muy distinta, ya que esta área se caracteriza por sus bosques, su gran pluviosidad y un uso mínimo de insecticidas.

Guatemala

Los dos núcleos de población estudiados, La Blanca y El Aceituno, están en las tierras bajas del litoral del Pacífico. La Blanca (14°32' N, 92°10' O) se sitúa cerca de la frontera mexicana, en el municipio de Ocos, departamento de San Marcos, a una altura de 18 m. Tiene una precipitación anual media de 1270,1 mm (1980-1989, estación meteorológica de Tecún Umán) y una temperatura media anual de 26,7 °C. Cada año, las temperaturas más altas superan los 35 °C, con un promedio máximo y mínimo de 32,2 °C y 20,7 °C, respectivamente. Las lluvias se concentran en determinados meses (mayo a octubre) y después hay una larga estación seca.

El área es un biotopo muy modificado; hay ganadería y se cultivan bananas, caña de azúcar y, en menor grado, algodón y productos de subsistencia. Estos se cultivan en pequeñas granjas de producción limitada y difíciles condiciones de vida. Entre 1981 y 1988 se hicieron fumigaciones periódicas con deltametrina como parte del programa tradicional de control de la malaria.

El Aceituno (14°16' N, 92°52' O) está situado en las estribaciones meridionales de los bosques de la Sierra Madre, en el municipio y departamento de Escuintla. Se trata de una zona rica en volcanes, terrenos empinados y tierras volcánicas arenosas. Se caracteriza por una pluviosidad media anual de 3373,9 mm (1980-1989) y una temperatura media anual de 24,4 °C, siendo el promedio máximo y mínimo de 27 °C y 11,5 °C, respectivamente (estación meteorológica de Camantulul). Las lluvias se producen predominantemente entre agosto y octubre y la estación seca suele ser larga y bien definida. Las condiciones socioeconómicas son similares a las de La Blanca. El municipio, que participaba en el pro-

grama de erradicación de la malaria, fue fumigado por última vez con pirimifós metílico antes del estudio, en abril de 1988.

Comportamiento humano observado.

En ambas localidades se observó un gran movimiento de niños, adolescentes y adultos entre las 18.00 y las 20.00 horas, tanto dentro de las edificaciones como frente a las viviendas, iglesias y bares. En general, las viviendas son estructuras heterogéneas bien ventiladas con techos de hojalata, palma o asbesto y paredes discontinuas de bloques de cemento, troncos de palma, madera y, en algunos casos, cañas hendidas. La entrada suele estar cubierta total o parcialmente por un tejado, bajo el cual la familia se reúne antes y después de las comidas. Solo 8% de las casas en El Aceituno disponían de mosquiteros, mientras que en La Blanca la proporción fue de casi 50%. La estructura de edad de la población fue similar en ambos lugares, con 23 a 25% formada por personas de 15 años o más y solo 4 a 5% por personas mayores de 51 años.

El Salvador

Al igual que en Guatemala, se seleccionaron dos aldeas, ambas situadas cerca de la frontera guatemalteca (departamento de Sonsonate), junto a la costa del Pacífico.

Metalío (13°38' N, 89°53' O) está en el municipio de Acajutla y tiene 333 viviendas (en 1989 la población era de 1661 habitantes). Durante el estudio, la pluviosidad media anual fue de 1754 mm (estación meteorológica de Acajutla), la temperatura media anual fue de 26,9 °C y la humedad relativa anual tuvo un promedio de 75%. Al igual que el territorio estudiado en Guatemala, es una zona agrícola con cultivos de subsistencia y producción de frijoles, maíz, arroz, sésamo, bananas y caña de azúcar, generalmente en parcelas pequeñas compartidas por varias familias. Sus habitantes también suelen tener pequeñas crías de gallinas, cerdos y vacas. El área, que participa en el programa nacional de erradicación de la mala-

ria, fue fumigada por última vez en marzo de 1988 con propoxur.

Miravalle, en la llanura costera (13°16' N, 89°46' O), tiene menos población que Metalío y sus 437 habitantes ocupan 101 viviendas. En 1989, la pluviosidad media anual fue de 1754 mm (estación meteorológica de Acajutla), la humedad relativa media anual fue de 75% y las temperaturas medias anuales fueron de 31,8 °C y 22,9 °C, respectivamente. Al igual que Metalío, tiene una agricultura de subsistencia, siendo los cultivos más importantes los de frijol, maíz y caña de azúcar. Existe una importante industria ganadera gracias al apoyo de una cooperativa comunitaria. La zona, que también participa en el programa nacional de erradicación de la malaria, fue fumigada por última vez en abril de 1988 con propoxur.

Como se indicó cuando se describieron las localidades del estudio en Guatemala, las mayores precipitaciones pluviales en Metalío y Miravalle (aldeas separadas por apenas 16 km) se registran entre agosto y octubre. La estación seca es larga y bien definida y el clima es, en general, el característico de la costa del Pacífico.

Comportamiento humano observado.

Los hábitos humanos descritos en Guatemala también se observan en esta zona de El Salvador, si bien los hogares son de calidad notablemente superior con techos de fibra de vidrio y hojalata y paredes de materiales heterogéneos: bloques de cemento, troncos de palma, ladrillo, etc. En ambas localidades, aproximadamente 50% de las viviendas están "desprotegidas", ya que sus muros exteriores están incompletos o ausentes. La población es de más edad, pues 51,7 y 54,6% de los habitantes de Metalío y Miravalle, respectivamente, tienen 15 años o más.

Nicaragua

El Polvón (12°28' N, 87°03' O) está en medio de grandes plantaciones de caña de azúcar y se ubica junto a la fábrica de azú-

car de San Antonio, en el municipio de Chichigalpa, departamento de Chinandega. Situado a 135 km al sur de Managua y (como las aldeas de Guatemala y El Salvador) a 50 km de la costa del Pacífico, se compone de 23 "cobertizos abiertos" y de dos viviendas pequeñas (población máxima estacional, 634 habitantes). La comunidad se ha desarrollado en una zona de forestación moderada o abundante. Entre 1979 y 1989, la pluviosidad media anual fue de 2025 mm y la humedad relativa media de 62,2%. En 1989, se notificó una temperatura media anual de 25,6 °C y las temperaturas máxima y mínima se registraron en los períodos de marzo a mayo y de noviembre a febrero, respectivamente.

Comportamiento humano observado.

Los "cobertizos abiertos" son edificios grandes construidos por la empresa azucarera para alojar temporalmente a sus trabajadores durante la cosecha de la caña de azúcar. En los últimos años, estos edificios han sido renovados y convertidos en viviendas permanentes, con ventanas cubiertas de malla; en consecuencia, ofrecen un mayor grado de protección. Los habitantes también usan mosquiteros para cubrir las camas. Frente a los edificios más importantes existe una plaza muy grande donde los habitantes se reúnen al atardecer, generalmente entre las 18.00 y las 20.00 horas, aunque los jóvenes suelen quedarse hasta las 23.00 horas. En general, las condiciones económicas e higiénicas son pobres, las últimas principalmente a causa del hacinamiento. Alrededor de las casas tiende a agruparse una cantidad moderada de animales domésticos.

Costa Rica

Sahara es una comunidad pequeña (población, 500 habitantes) en el distrito de Bataán, provincia de El Limón, situada a 10°12' N y 83°23' O y a 15 m de altura. Las precipitaciones anuales son muy abundantes y oscilan entre 3000 y 4000 mm. El clima se caracteriza por una elevada temperatura

media anual (26,2 °C) y una gran humedad relativa (82,1%); tiende a haber un exceso de lluvias en el ciclo hidrológico anual; entre abril de 1989 y marzo de 1990, las lluvias superaron la evaporación en 10 de los 12 meses, con excesos que llegaron a los 394 mm. Estas circunstancias hacen que el agua se acumule y estanque en las cavidades grandes y pequeñas, las huellas de los vehículos, los canales y demás.

Sahara se sitúa en la costa atlántica, en una zona muy modificada que antes era una selva tropical húmeda. La aldea posee ciertos servicios básicos, como electricidad y escuelas, pero los caminos están en malas condiciones y el nivel socioeconómico general ha sido inestable en los últimos años. Esto se debe, probablemente, a la transformación de la base económica, que ha pasado del cultivo intensivo de la banana al cultivo del arroz, a la ganadería y a la agricultura de subsistencia. Sin embargo, durante el estudio la industria bananera se reanimó y muchos arrozales fueron drenados y expropiados para desarrollar nuevas y modernas plantaciones de banana.

Hay muchos tipos de domicilios, desde casas bien construidas hasta estructuras de madera, barro o palma, muchas veces sin techado completo. Los elegidos para el estudio se hallaban en el centro de la aldea y su estructura permitía el libre acceso de los mosquitos.

Comportamiento humano observado.

Al anochecer, la actividad humana fue semejante a la observada en las otras localidades del estudio; conviene observar que había menos animales domésticos y peridomésticos que en las otras aldeas.

Panamá

Zapallal (población, 450 habitantes) está en la provincia de Darién, distrito de Chepigana, a 08°28'45" N y 78°07'41" O, y se sitúa a 250 km de la capital. Es la más meridional de todas las localidades del estudio y se halla cerca del litoral pacífico, a

una altura de 12 m. El área se caracteriza por una estación seca bien definida que dura desde enero hasta abril, siendo octubre el mes de máxima pluviosidad (469 mm); la precipitación pluvial total es de 1850 mm (1989). Las temperaturas máximas medias oscilan entre 30 y 34 °C y las mínimas, entre 19 y 23 °C.

El área se caracteriza por una base agrícola intermitente y una gran migración que se refleja en la debilidad e inestabilidad de la estructura socioeconómica. Al igual que en otras localidades, las edificaciones carecen de mallas protectoras en las puertas y ventanas. Tanto dentro de las casas como en su periferia abundan los animales domésticos y peridomésticos (pájaros, cerdos, perros, gatos, algunos caballos). Además, en las afueras de la aldea se identificaron criaderos de *An. albimanus*.

Comportamiento humano observado.

Las actividades vespertinas fueron muy similares a las observadas en otras localidades del estudio, particularmente en El Salvador y Guatemala. A lo largo de la carretera principal la aldea tiene un hotel y varias tiendas de licores que sirven como centros de actividad. Es posible que ahí los jóvenes sufran exposiciones más largas que en las otras aldeas del estudio.

Belice

Chan Chen (15 °N) se halla en el extremo norte del distrito de Corozal, cerca de la frontera con México, en una zona donde se cultiva intensamente la caña de azúcar. Las casas son estructuras rudimentarias hechas de troncos, cañas hendidas o madera, con techados de palma. Por lo general, los domicilios están separados por amplios terrenos con arboledas tupidas o de mediano espesor. Aunque no existe ninguna estación meteorológica cerca de la aldea, la pluviosidad anual estimada en todo el distrito osciló entre 1524 y 2032 mm durante el período de estudio.

MATERIALES Y MÉTODOS

Algunos de los métodos utilizados en este proyecto corresponden a técnicas ya descritas en la bibliografía (Bown et al., 1986, 1991) y han sido aplicados con frecuencia en estudios de campo y de laboratorio. Antes del proyecto y mientras este duró, la OPS y las autoridades nacionales de cada país organizaron cursos de formación colectivos, aprovechando la experiencia técnica de especialistas invitados para mejorar la calidad general de los resultados. La disponibilidad de personal, la presencia de distintos factores de riesgo y otras variables obligaron a modificar el plan de trabajo y los calendarios, a veces de forma imprevista. Por tanto, el número de casas, localidades, horas-persona trabajadas y fechas de recolección de los mosquitos variaron de un país a otro. Estas diferencias naturalmente dificultaron el análisis de los datos y exigieron un esfuerzo adicional para seleccionar los métodos estadísticos que mejor se adaptaran a comparaciones de esta naturaleza.

El objetivo del proyecto fue evaluar todas las localidades durante un período mínimo de un año. Este objetivo se consiguió en casi todos los países, y en algunos la evaluación duró casi 2 años consecutivos.

Mosquitos capturados con cebos humanos

Los mosquitos recogidos en cada localidad representan recolecciones intradomiciliarias y peridomiciliarias de 12 horas (de las 18.00 a las 6.00) efectuadas con cebos humanos, salvo en Belice y El Salvador, donde los períodos de recolección duraron 6 horas (de las 18.00 a las 24.00). Dos recolectores situados en puntos fijos, uno dentro y otro fuera de la casa, hicieron recogidas simultáneas, capturando con una aspiradora a todos los mosquitos que se posaran. Los recolectores rotaron cada hora, después de un breve descanso (de 5 a 10 minutos). Las recogidas intradomiciliarias se hicieron a una distancia de 1 a 2 m de la

puerta principal, mientras que las peridomiciliarias se hicieron de 1 a 5 m de la pared exterior de la casa. Para los fines de este trabajo, los hábitat intradomiciliario y peridomiciliario se denominarán simplemente "adentro" y "afuera". Los recolectores recibieron los tratamientos profilácticos semanales con cloroquina autorizados para la protección de personal por los comités de ética de cada país.

Disecciones

En casi todos los países, se tuvo acceso a un laboratorio pequeño (casi siempre móvil) para efectuar la disección de los insectos en su lugar de captura, generalmente durante la mañana del día siguiente. En sitios sin laboratorio se utilizaron instalaciones locales (p.ej., escuelas o centros de salud comunitaria). Los mosquitos se disecaron y examinaron utilizando las técnicas de Detinova (1962) a fin de determinar su paridad y edad fisiológica, respectivamente. Se considera "paridad" el porcentaje de hembras que han puesto huevos por lo menos en una ocasión. "Edad fisiológica" es el número de oviposturas, que corresponde al número de dilataciones (vestigios foliculares) en los pedicelos de los ovarios ováricos. Cuando fueron muchos los mosquitos obtenidos, solo se disecó una muestra representativa.

Mosquitos infestados (con esporozoitos)

Las cabezas y los tórax de los mosquitos se conservaron en seco, sobre gel de sílice, para la posterior detección de los esporozoitos de *Plasmodium vivax*. Este examen se hizo en el laboratorio de inmunología del Centro Nacional para la Erradicación de la Malaria de la Ciudad de Guatemala. Un anticuerpo monoclonal se usó para hacer análisis de inmunoabsorción enzimática (ELISA) dirigidos contra las proteínas del circumesporozoito (Wirtz y Zavala, 1987).

Mosquitos en reposo adentro y afuera

Aunque hubo ciertas diferencias entre países, las recogidas matutinas durante el período de reposo (de las 8.00 a las 10.00 horas) fueron hechas, por lo general, por cuatro técnicos y en cuatro viviendas seleccionadas al azar, así como en sitios campesinos al aire libre, con periodicidad quincenal y una duración de 4 días en cada aldea del estudio. Los insectos capturados se dividieron entre los que ya se habían alimentado y los que no y de acuerdo al tipo de refugio elegido (vivienda, matorrales, cavidades en piedras, agujeros arbóreos, madrigueras) y al lugar donde se recogieron dentro de la vivienda (altura desde el suelo, tipo de superficie donde reposaban).

Determinación del origen de la sangre ingerida

A fin de determinar el origen de las consumiciones de sangre, se extendieron los abdómenes de los mosquitos cebados sobre papel de filtro Whatman no. 2 y estos frotis se dejaron secar. Como algunos países tenían pocos laboratorios, los análisis de la sangre chupada se hicieron en el laboratorio de inmunología del Centro Nacional para la Erradicación de la Malaria en la Ciudad de Guatemala y en el Departamento de Malaria de Costa Rica, mediante una técnica de ELISA (Wirtz et al., 1985; Burkot et al., 1987; Edrisian y Hafizi, 1982).

Marca-recaptura dentro de la vivienda (comportamiento de reposo adentro)

En algunas aldeas, dos técnicos realizaron estudios semanales de marca-recaptura en las horas de máxima alimentación de los mosquitos, entre las 19.00 y las 23.00 horas (Bown et al., 1986). El primero sirvió de cebo humano, y para ello se sentó dentro de una vivienda, cerca de la puerta

principal abierta. Cuando un mosquito *An. albimanus* se posaba y chupaba, el otro técnico lo coloreaba con un polvo fluorescente y seguía sus movimientos con una lámpara ultravioleta. Se registraron el número y la duración de los períodos de descanso y el tipo y altura de las superficies de reposo. Se observaron los insectos de continuo durante una hora o hasta que intentaron abandonar la vivienda.

Censos de personas y animales domésticos

Para poder relacionar el origen de la sangre chupada (ser humano o animal doméstico) por *An. albimanus* con la disponibilidad y biomasa de los huéspedes, se hizo un censo en cada aldea. El índice de pesos humanos se calculó en kilogramos, utilizando tablas de peso en función de edad suministradas por el Ministerio de Salud Pública de cada país; cuando no se pudieron conseguir estas tablas, se hizo un cálculo directo. Simultáneamente se calculó el peso aproximado de los animales domésticos.

El muestreo de larvas

En algunos países se tomaron muestras mensuales con cubos sumergibles de 500 mL en sitios donde podía haber criaderos de anofelinos y se registraron tanto el número de larvas por inmersión (1 inmersión/5 m²) como las características físicas y vegetales del hábitat. En el laboratorio solo se identificó la especie de las larvas en estadios III y IV.

Análisis de datos

La heterogeneidad de las localidades y las diferencias en la duración de las recogidas (6 y 12 horas), el número de horas-persona, el número de recolecciones y los meses en que estas se hicieron dificultaron mucho la elección del método de análisis y de la frecuencia con que se debía aplicar el

modelo estadístico adecuado. Sin embargo, estos problemas se resolvieron gracias a la aplicación del método de análisis de la varianza (ANOVA) con o sin transformaciones, según el tipo de datos y la correlación entre pares de variables. Además de las pruebas estadísticas, se demostraron los cambios temporoespaciales utilizando gráficos agrupados para facilitar las comparaciones visuales. En algunas zonas se omitieron los resultados negativos porque se consideró que no había suficientes datos numéricos.

RESULTADOS

El cuadro 1 resume los resultados relativos a la densidad de picaduras en seres humanos, edad fisiológica, paridad y casos de paludismo en las 10 localidades estudiadas en los siete países.

Densidades de picadura humana

Diferencias geográficas de la densidad de picadura. Las picaduras de *An. albimanus* tuvieron su máxima densidad en Nicaragua y Belice (18,63 y 11,10 mosquitos por hombre por hora), siendo intermedios los valores de El Salvador (4,16 y 5,19) y Costa Rica (2,90) y más bajos los de Panamá (0,44), Honduras (0,42 y 1,51) y Guatemala (0,27 y 1,90).

Se emplearon varias pruebas para comparar los promedios del número de mosquitos capturados, según la localidad y el país (cuadro 1). Se encontraron diferencias significativas entre las dos localidades de Guatemala (El Aceituno y La Blanca) y entre casi todas las localidades situadas en países diferentes, pero no entre las dos localidades de El Salvador y de Honduras (Metalío y Miravalle; Naracos y Sartenejas, respectivamente) ($P > 0,05$), quizá debido a que los recolectores fueron los mismos a nivel nacional, pero no en los distintos países.

Patrones de la densidad de picadura por hora. En general, las densidades

CUADRO 1. Densidad promedio (mosquitos hembras por persona por hora), edad fisiológica, paridad porcentual y número de casos de malaria registrados al mes. (Los promedios presentados con la misma letra no difieren entre sí de forma significativa a un valor de $P < 0,05$ cuando se aplica el método de Scheffé para comparaciones múltiples [Neter y Wasseman, 1974].)

Localidad	Densidad*	Edad	Paridad porcentual	Casos de malaria
El Polvón	18,63 A	0,37 D	37,8 C	2,83
Chan Chen	11,10†	—	—	—
Metalío	5,19 B	1,32 C	42,2 BC	5,52
Miravalle	4,16 BC	1,35 C	43,1 BC	4,11
Sahara	2,90 CD	2,94 A	70,1 A	—
La Blanca	1,90 DE	1,64 BC	59,8 AB	1,21
Sartenejas	1,51 EF	0,53 D	38,2 C	—
Zapallal	0,44 F	—	43,7 BC	—
Naracos	0,42 F	0,44 D	38,1 C	—
El Aceituno	0,27 F	1,91 B	40,6 BC	4,43

* Las capturas se hicieron entre las 18.00 y las 24.00 horas en Belice y El Salvador y entre las 18.00 y las 6.00 horas en los países restantes.

† Los datos no fueron suficientes para permitir comparaciones estadísticas.

más altas se encontraron al atardecer, aunque en Guatemala también se produjo un segundo pico definido pero menos marcado. Un análisis de varianza (ANOVA) de tres vías para valorar la hora, la localidad y el lugar de captura (adentro y afuera) reveló diferencias significativas entre todos los factores ($P < 0,05$). En las capturas que duraron 12 horas se observaron dos picos de actividad (Scheffé: = 0,05), siendo el mayor de las 18.00 a la 1.00 (1,23 a 4,25 mosquitos por persona por hora) y el menor de las 2.00 a las 5.00 (0,85 a 0,95 mosquitos por persona por hora).

Para determinar las diferencias entre los promedios de las densidades de picadura en distintas localidades se empleó un ANOVA similar, utilizando solo los datos correspondientes a las capturas efectuadas entre las 18.00 y las 24.00 horas, a fin de incluir los datos de El Salvador. Los resultados muestran diferencias significativas ($P < 0,05$) entre localidades.

La hora en que fue mayor la actividad de picadura varió en cada localidad. En general, se produjo entre las 19.00 y las 21.00 horas, excepto en El Salvador y Costa Rica, donde la actividad al aire libre llegó a un máximo durante la primera hora (18.00) de recolección.

Fluctuaciones estacionales de las densidades de picadura. Las densidades expresadas en mosquitos por hombre por hora variaron de un mes a otro. En El Salvador se observaron variaciones mensuales y estacionales. Las lluvias, que se produjeron sobre todo entre mayo y octubre, mostraron una buena correlación directa con los momentos de máxima actividad de picadura. Aunque en Metalío no pudieron encontrarse correlaciones significativas entre las densidades de picadura adentro y afuera y las lluvias ($P > 0,05$), sí se halló una correlación positiva entre estas variables en Miravalle ($r = 0,50$; $P < 0,05$).

En las dos localidades de Guatemala, La Blanca y El Aceituno, se comprobó que la pluviosidad estacional máxima mostraba correlación con las densidades de picadura máximas adentro y afuera (junio a agosto y octubre a enero) (La Blanca: r afuera = 0,55, $P < 0,01$; r adentro = 0,55, $P < 0,01$; El Aceituno: r adentro = 0,53, $P < 0,05$; r afuera = 0,47, $P < 0,05$). Los patrones de pluviosidad de las dos localidades revelaron la existencia de una estación húmeda (mayo a octubre) y otra seca (noviembre a abril), ambas bien definidas, durante 1987, 1988 y 1989.

En Costa Rica se encontró un patrón similar, aunque menos definido, de pluviosidad estacional (junio a julio y octubre a enero); sin embargo, no se hallaron correlaciones significativas entre las precipitaciones y las densidades de picadura (r adentro = 0,33, $P > 0,05$; r afuera = 0,27, $P > 0,05$).

En Nicaragua se encontró una correlación positiva entre las precipitaciones pluviales y las densidades de picadura al aire libre ($r = 0,60$, $P < 0,05$), mientras que la correlación entre las lluvias y las densidades de picadura adentro fue apenas débil ($r = 0,49$, $P < 0,10$).

En Panamá se observaron claras diferencias estacionales en las densidades de picadura durante todos los años que duró el estudio, así como un marcado patrón de pluviosidad estacional. Sin embargo, las correlaciones entre las precipitaciones y las densidades de picadura adentro ($r = 0,43$, $P = 0,068$) y afuera ($r = 0,37$, $P = 0,13$) no fueron significativas.

En Belice, se observó que las densidades más altas de picadura de *An. albimanus* llegaban al máximo durante la estación húmeda; sin embargo, fueron tan pocas las recolecciones que no se pudo hacer una evaluación estadística.

En resumen, se encontró una correlación general entre la mayor y menor abundancia de *An. albimanus* y las estaciones húmeda o seca, respectivamente. Aunque no en todas las localidades se observó una correlación estadística entre la abundancia de mosquitos y las lluvias, siempre se hallaron valores positivos cuya significación fue, como mínimo, moderada.

Densidades de picadura adentro y afuera. Las capturas al aire libre fueron significativamente más abundantes que las efectuadas adentro en todas las localidades, incluidas las aldeas de Naracos, Honduras, y Zapallal, Panamá, donde hubo escasas diferencias numéricas. Las capturas totales de 12 horas adentro y afuera mostraron diferencias de promedio significativas ($P < 0,05$), con valores de 1,08 y 3,62 mosquitos

por persona por hora, respectivamente. En las capturas que duraron 6 horas se encontraron diferencias similares ($P < 0,05$), siendo sus respectivos valores promedio de 2,2 y 5,6 mosquitos por persona por hora.

En la mayor parte de las localidades, las densidades de picadura más altas se produjeron al aire libre durante casi todos los meses del período de estudio. Las diferencias fueron particularmente marcadas en Honduras, Costa Rica y Nicaragua y menores en Guatemala y El Salvador. En cambio, en Panamá la mayor parte de las viviendas tenían una o dos paredes menos, por lo que era menor la "filtración" del movimiento de mosquitos entre el exterior y el interior. Se encontró una correlación positiva altamente significativa entre las densidades de picadura mensuales adentro y afuera en todas las aldeas estudiadas ($P < 0,001$).

Edad fisiológica

Diferencias geográficas de la edad fisiológica. Se encontraron diferencias significativas de edad fisiológica en los distintos países (ANOVA, $P < 0,05$) (cuadro 1). La edad promedio más alta (2,94 dilataciones), que se observó en Sahara, Costa Rica, fue significativamente mayor que en las localidades restantes ($P < 0,05$). En orden decreciente, las edades halladas en los otros países fueron las siguientes: Guatemala (1,91 y 1,64), El Salvador (1,35 y 1,32), Honduras (0,53 y 0,44) y Nicaragua (0,37). Los datos correspondientes a Belice y Panamá fueron insuficientes para ser incluidos en el análisis estadístico.

Dentro de los tres países que contribuyeron con dos poblaciones (Guatemala, El Salvador y Honduras), la edad promedio no varió de forma significativa de una localidad a otra.

No se encontraron correlaciones significativas entre los promedios de las densidades totales de picadura y la edad fisiológica por localidad ($r = -0,29$, $P > 0,05$) (cuadro 1). La similitud de la estructura de

edad fisiológica observada en localidades de un mismo país (cuadro 1) podría haber sido causada o determinada por variables genéticas, ecológicas o ambas que influyen en la longevidad de las hembras, o por el hecho de que las disecciones en cada país fueron efectuadas por los mismos técnicos. Es probable que las diferencias en los promedios de las densidades de picadura puedan atribuirse a la variabilidad de las condiciones ambientales locales.

Patrón de la edad fisiológica por hora. En las localidades en que se hicieron recogidas continuas de 12 horas, la edad fisiológica media de los insectos capturados sobre cebos humanos fue mayor durante las 6 primeras horas (de las 18.00 a las 24.00), que fue también el período en que las picaduras alcanzaron su máxima densidad. En Guatemala se encontraron dos picos de edad, de los cuales el segundo fue menos marcado y se produjo en las primeras horas de la madrugada, mostrando una consiguiente correlación con el punto de mayor densidad de picadura. La evaluación de la edad promedio con un ANOVA de tres vías (localidad, lugar y hora de captura) durante las capturas de 6 horas reveló diferencias significativas entre todas las variables ($P < 0,01$). El grupo de mayor edad se observó entre las 19.00 y las 21.00 horas (1,42 y 1,59, respectivamente). En 11 de las 16 curvas de picadura, la edad fue mayor durante la segunda hora de captura que durante la primera.

Fluctuaciones estacionales de la edad fisiológica. Aunque en general la edad fisiológica tendió a mostrar una correlación positiva con la pluviosidad y las densidades de picadura, dicha correlación no se observó en todas las localidades.

En El Salvador, la edad fisiológica de *An. albimanus* presentó fluctuaciones mensuales, sin un patrón estacional bien definido. No obstante, en Metalío se observó una correlación positiva entre la edad y la pluviosidad (r afuera = 0,63, $P < 0,05$; r aden-

tro = 0,62; $P < 0,05$). La edad y la densidad de las picaduras mostraron una correlación positiva entre sí.

En Guatemala no se encontró ninguna correlación positiva entre la edad y la pluviosidad, pero en El Aceituno sí la hubo entre la densidad de las picaduras afuera ($r = 0,74$, $P < 0,001$) y adentro ($r = 0,83$, $P < 0,001$).

En Honduras, la edad y las densidades de picadura variaron de forma paralela y ambas mostraron fluctuaciones estacionales. En las dos localidades se observó una correlación positiva entre la edad fisiológica adentro y las densidades de picadura, tanto al aire libre (Naracos, $r = 0,67$; Sartenejas, $r = 0,88$, $P < 0,05$) como en el interior (solo en Sartenejas, $r = 0,97$, $P < 0,001$).

En Costa Rica, las densidades de picadura y la precipitación fluctuaron según la estación. Sin embargo, solo las densidades de picadura y la edad de los mosquitos capturados al aire libre mostraron una correlación positiva ($r = 0,64$, $P < 0,05$) entre sí.

Aunque en Nicaragua los picos estacionales de la edad fisiológica tendieron a coincidir con los picos de la densidad de picadura, no se identificó ninguna correlación positiva entre esta última, la edad fisiológica y la pluviosidad.

Por último, se estableció que en la mayor parte de las aldeas estudiadas, la edad de los mosquitos *An. albimanus* capturados adentro mostraba una estrecha correlación con la edad de los mosquitos capturados al aire libre ($P < 0,05$), como cabría esperar si las recogidas adentro y afuera reflejaban la composición de la población total de mosquitos.

Edad fisiológica adentro y afuera. En casi todas las localidades, los mosquitos capturados al aire libre tuvieron mayor edad fisiológica. El promedio de edad de los insectos capturados adentro y afuera fue de 1,15 y 1,48, respectivamente, en las capturas de 6 horas y de 0,86 y 1,48 en las de 12 horas de duración. En ambos casos, las diferencias fueron estadísticamente significativas ($P < 0,05$). Estos resultados son compatibles con los de las densidades de picadura, puesto

que ambos índices muestran valores más altos al aire libre, excepto en Costa Rica y Nicaragua (donde no hubo diferencias significativas entre la edad de los mosquitos capturados adentro y afuera) y El Salvador (Metalío, donde las densidades de picadura tuvieron un promedio más alto adentro).

Tasas de paridad

Diferencias geográficas de las tasas de paridad. El cuadro 1 presenta las tasas de paridad promedio en cada localidad. El valor más alto, que se registró en Costa Rica (70,1%), fue significativamente diferente de los valores encontrados en las poblaciones restantes ($P < 0,05$). De hecho, las tasas de paridad de El Salvador, Guatemala y Panamá fueron algo menores (entre 40,6% y 59,8%) y las de Honduras y Nicaragua fueron las más bajas (entre 37,8% y 38,2%). Aunque en cada localidad se encontró una correlación positiva y significativa entre la edad promedio y la paridad ($r = 0,86$, $P < 0,05$), entre la primera y las densidades de picadura no se apreció una correlación significativa en ninguna parte ($r = -0,01$, $P > 0,05$).

Patrón de las tasas de paridad por hora. Al igual que la edad fisiológica, la tasa de paridad varió según la hora de la captura. Este fenómeno era de esperar, puesto que los dos índices no son independientes; la paridad es la proporción de hembras con ≥ 1 dilatación y la edad fisiológica corresponde al número medio de dilataciones. Las tasas de paridad más altas se encontraron durante las primeras horas de la noche (de las 18.00 a las 24.00) y la variación según la hora de captura fue significativa, tanto en las recogidas de 6 horas como en las de 12 (ANOVA, datos transformados en arcosenos, $P < 0,001$ y $P < 0,05$, respectivamente). Las tasas de paridad oscilaron entre 40,2% y 54,9% de las 18.00 a las 23.00 horas y entre 21,5 y 54,9% en la madrugada. En las nueve localidades (excepto en Miravalle, El Salvador) se produjo un aumento de la paridad, tanto

adentro como afuera, entre las 18.00 y las 19.00 horas. En Guatemala se encontró un segundo pico de paridad en la madrugada, aunque fue menor que los picos de edad fisiológica y de densidad de picadura.

Fluctuaciones estacionales de las tasas de paridad. La edad fisiológica y las tasas de paridad variaron de un mes a otro en todas las localidades, al igual que las horas de captura. También se apreció una asociación general entre las tasas mensuales de paridad y las densidades de picadura a lo largo de todo el estudio, observándose una disminución del valor de ambas variables en la estación de sequía y un claro incremento en la estación de lluvia.

Tasas de paridad adentro y afuera. A diferencia de la edad fisiológica y la densidad de picadura, las paridades de los insectos recogidos adentro y afuera durante los períodos de 6 y 12 horas no mostraron diferencias significativas (ANOVA, datos transformados en arcosenos). En casi todos los países, la paridad adentro y al aire libre no presentó diferencias importantes. Las excepciones fueron Honduras y, en menor grado, Guatemala, donde la paridad afuera fue más alta que adentro.

Riesgo de transmisión. El mayor riesgo de transmisión de la malaria se produce al aire libre, entre las 19.00 y las 23.00 horas, cuando se observan un mayor número de hembras ovíparas por hora-hombre y los valores más altos al multiplicarse la densidad de picadura por la edad fisiológica.

Comportamiento en reposo

Comportamiento en reposo dentro de las viviendas. Adentro, la marca-recaptura de los mosquitos cebados y cubiertos con polvo fluorescente produjo resultados uniformes, aunque no fue posible demostrar su significación estadística, ya que el número de insectos seguidos en

cada localidad fue pequeño y variable. Se observó, sin embargo, que después de chupar sangre adentro la mayor parte de los mosquitos adentro no salieron de las viviendas. En Guatemala, Nicaragua y El Salvador se encontró que los mosquitos se posaban primero en la parte más baja de las paredes o en otras superficies interiores, pero que después subía poco a poco la altura promedio del punto de reposo. En Guatemala, se observó que 84% de los insectos se posaban a menos de 2 m del suelo cuando descansaban sobre las paredes, mientras que 97% se posaban a esa altura cuando se trataba de otras superficies. En Nicaragua, en cambio, 32% se posaban en las paredes a menos de 1 m del suelo; 24% a una altura entre 1 y 2 m y casi 44% a más de 2 m del suelo. En todos los experimentos, la tasa de recaptura al cabo de una hora de observación osciló entre 8 y 23%.

Aunque el tiempo de contacto con las superficies interiores fue variable, se calcularon valores medios de 2,0 a 4,1 minutos por período de reposo. En Guatemala, el descanso en el interior de cada vivienda tuvo un promedio de 35,9 minutos en La Blanca y de 16,9 minutos en El Aceituno. En El Polvón (Nicaragua), el reposo promedio duró 33,1 minutos. En todas las localidades, los insectos prefirieron posarse sobre las paredes (rociadas o no con insecticida) que sobre otras superficies (muebles, ropas, etc.). En La Blanca, por ejemplo, se produjeron 279 contactos con las paredes y solo 46 con otras superficies, mientras que en El Aceituno se registraron 90 y 41 contactos, respectivamente. En El Polvón hubo 590 aterrizajes sobre las paredes y 119 en otras superficies.

Lugares de reposo adentro y afuera.

En seis de las siete localidades estudiadas (todas menos Zapallal, Panamá) se recogieron en total 4733 hembras de *An. albimanus* en reposo. De ellas, 2690 (57%) se encontraron adentro y 2043 (43%) afuera, aunque el número de horas-persona dedicadas a la captura al aire libre fue mucho mayor. Se encontró sangre en 92% (2475) de las hembras recogidas en el interior de las casas

y en 73% (1500) de las capturadas afuera. Esta diferencia entre la ingestión de sangre de los insectos capturados adentro y afuera resultó significativa (ANOVA, $P < 0,05$).

Patrones alimentarios

Origen de las consumiciones de sangre. En El Aceituno (Guatemala), 77% de los 440 mosquitos cebados que se capturaron en reposo dieron resultados positivos en la prueba de sangre humana (66% habían ingerido solo sangre humana y 11% una mezcla de sangre humana y animal); los otros 23% contenían sangre porcina, bovina, equina, aviar o canina. En La Blanca (Guatemala), 43% de los 1319 mosquitos investigados mostraron positividad a sangre humana (25% a sangre humana exclusivamente y 18% a sangre humana mezclada con sangre porcina o bovina). Se halló positividad a sangre bovina, porcina y equina en 22, 19 y 10%, respectivamente.

En El Salvador, donde los bóvidos predominan en ambas localidades, el índice de sangre humana (ISH) fue de 57% (53%, sangre humana solamente; 4,1%, sangre mezclada) en Metalío y de 40% (31% sangre humana solamente; 8,6%, sangre mezclada) en Miravalle. También el cerdo resultó ser un huésped importante. En Sahara, Costa Rica, se encontró un patrón distinto, pero se basó únicamente en 51 mosquitos cebados: hubo una mayor proporción de alimento porcino (43,1%), seguida de alimento humano (32,4%) y mixto (25,5%). Esto dio un ISH de 58%.

Censos de personas y animales. En siete de las localidades estudiadas se hicieron censos de las poblaciones humana y animal. En cada caso (cuadro 2) se calculó la biomasa de huéspedes (humanos o animales) en kilogramos para poder comparar con validez las preferencias del mosquito por los distintos huéspedes.

En Guatemala los seres humanos constituyeron 61,7% de la biomasa en La Blanca y 72,3% en El Aceituno. Les siguieron en or-

CUADRO 2. Composición de organismos (número y porcentaje) y biomasa (en kilogramos) en distintas localidades de Centroamérica

Organismos	No.	Kg	%
Sahara, Costa Rica			
Seres humanos	461	22 589	79,5
Ganado bovino	8	2 048	7,2
Ganado equino	4	1 600	5,6
Ganado porcino	12	780	2,7
Perros	77	955	3,4
Gatos	9	9	0,03
Aves	387	426	1,5
Conejos	15	22	0,07
El Polvón, Nicaragua			
Seres humanos	686	26 891	83,2
Ganado bovino	13	2 399	7,4
Ganado porcino	36	1 440	4,5
Ganado equino	3	885	2,7
Perros	46	501	1,5
Aves	139	166	0,5
Gatos	12	32	0,1
Metalío, El Salvador			
Seres humanos	464	18 337	39,7
Ganado bovino	60	22 080	47,8
Aves	1411	2 298	4,9
Ganado porcino	67	1 402	3,0
Perros	90	1 138	2,5
Ganado equino	2	736	1,6
Gatos	46	53	0,1
Otros	40	153	0,34
Miravalle, El Salvador			
Seres humanos	459	18 508	4,2
Ganado bovino	1139	419 152	93,9
Ganado equino	11	4 048	0,9
Aves	911	1 514	0,3
Perros	111	1 339	0,3
Ganado caprino	4	99	0,02
Gatos	57	66	0,01
Otros	33	60	0,01
Zapallal, Panamá			
Seres humanos	319	12 772	4,9
Ganado bovino	631	203 500	78,5
Ganado equino	111	30 273	11,7
Ganado porcino	135	9 205	3,6
Perros	114	777	0,3
Gatos	41	37	0,1
Aves	1149	2 619	1,0
La Blanca, Guatemala			
Seres humanos	1685	62 008	61,7
Ganado porcino	472	16 520	16,4
Ganado bovino	26	7 800	7,8
Ganado equino	37	7 400	7,4
Aves	1232	3 080	3,1
Perros	279	2 790	2,8
El Aceituno, Guatemala			
Seres humanos	649	23 883	72,3
Ganado bovino	9	2 700	8,2
Ganado equino	10	2 000	6,1
Ganado porcino	55	1 925	5,8
Aves	574	1 435	4,4
Perros	87	870	2,6

den el ganado porcino, bovino y equino. En estas y otras localidades del estudio hubo muchos perros y gallinas, pero su contribución a la biomasa fue menor que la de los otros animales. Al igual que en Guatemala, en Costa Rica y Nicaragua hubo un predominio de biomasa humana, cuya contribución al total fue de 79,5% y 83,2%, respectivamente. Le siguieron las biomásas bovina, equina y porcina. En Metalío y Miravalle, El Salvador, y Zapallal, Panamá, se encontró un patrón muy diferente, con predominio de bóvidos (47,8, 93,9 y 78,5% respectivamente). La biomasa humana fue la segunda en magnitud en El Salvador y la tercera en Panamá, donde la equina ocupó el segundo lugar. Se observó que los bóvidos no siempre estaban en las inmediaciones de las viviendas y, según la disponibilidad estacional de pastos, el ganado podía hallarse a varios kilómetros de los centros de población. Sin embargo, en La Blanca, los corrales se encontraban dentro del pueblo.

Huéspedes preferidos. Solo en Guatemala se hicieron suficientes observaciones para poder comparar las fuentes de las consumiciones de sangre con la disponibilidad de huéspedes. Como puede apreciarse en el cuadro 3, la mayor proporción de las consumiciones de sangre procedieron de seres humanos (54,5%), pero la proporción de la biomasa humana en ambas localidades fue similar (67%), lo cual indica que no existía una preferencia significativa por el

ser humano (% de consumiciones de sangre humana / % de la biomasa correspondiente a seres humanos = 0,81). Por otra parte, el ganado había sido la fuente de 13,1% de las consumiciones de sangre, pero solo representaba 7,5% de la biomasa. Esto da un cociente (% de sangre bovina consumida / % de la biomasa correspondiente a ganado bovino) de 1,75, que es más del doble del correspondiente a la población humana.

La transmisión de la malaria

Detección de esporozoitos. Más de 10 000 mosquitos fueron disecados y sometidos a ELISA para la detección del antígeno de *P. vivax*. En los 5681 procedentes de La Blanca, Guatemala, se determinó una tasa de infestación de 0,123% (7 mosquitos positivos), mientras que en El Aceituno se encontró una tasa mucho más baja (0,063%), con tan solo un insecto positivo entre los 1589 que fueron disecados. En El Polvón, Nicaragua, se encontró infestación en 4 de los 5257 mosquitos investigados (0,08%).

Casos de malaria. El cuadro 1 muestra el número de casos mensuales de malaria notificados en cada localidad. Las cifras de los distintos núcleos de población no son comparables, porque el tamaño poblacional fue muy distinto en todos los lugares. Además, las cifras procedentes de Costa Rica y Panamá también incluyen datos de otras localidades.

CUADRO 3. Relación entre la biomasa animal (en kg) y las fuentes de la sangre consumida por *Anopheles albimanus*, según pruebas de precipitina efectuadas en Guatemala

Organismos	% de la biomasa en kg (A)	% de la consumición (B)	B/A
Seres humanos	67,5	54,5	0,81
Ganado bovino	7,5	13,1	1,75
Ganado porcino	11,1	13,0	1,17
Ganado equino	6,7	9,0	1,34
Aves	3,7	5,0	1,35
Perros	2,7	2,5	0,92

Aunque en Zapallal, Panamá, no se registró ningún caso de malaria durante el período de estudio, en los distritos vecinos de Chepigana y Pinogana se encontraron muchos casos de noviembre de 1988 a enero de 1989, observándose un segundo pico de julio a noviembre de 1989. Simultáneamente se encontró un aumento de la densidad de *An. albimanus* en noviembre y diciembre de 1988 y también, aunque en grado menor, entre agosto y diciembre de 1989. En este caso, el incremento de los casos de malaria coincide con la abundancia del vector. Se encontró una correlación positiva entre las densidades generales de *An. albimanus* y el número de casos de malaria ($r = 0,50$, $P < 0,05$), y una correlación un poco menos significativa entre sus densidades al aire libre y los casos de enfermedad ($r = 0,46$, $P < 0,054$).

En El Aceituno, Guatemala, se produjo un acontecimiento imprevisto, ya que el número máximo de casos de malaria (15 en total) se registró entre febrero y abril de 1988, época en que es poca la abundancia del vector y en que disminuye la pluviosidad.

Aunque no se encontraron correlaciones significativas, el número de casos de malaria en ambas localidades de El Salvador se asoció con la abundancia del vector y la pluviosidad. En estas circunstancias, la ausencia de una correlación significativa se debió, muy probablemente, a un lapso entre el aumento de la densidad y la aparición de la enfermedad. En Metalío se observó un pico secundario del número de casos de malaria entre octubre y enero (1988 a 1989), cuando era poca la abundancia del vector.

Si bien en Costa Rica, Panamá y Guatemala (La Blanca) hubo una correlación aparente entre la abundancia, la pluviosidad y los casos de malaria, solo en La Blanca se encontró una correlación positiva entre la pluviosidad y los casos de enfermedad ($r = 0,48$, $P < 0,05$).

Hábitat de las larvas

En algunas localidades se intentó caracterizar los hábitat donde crecían las lar-

vas, establecer su persistencia y medir la densidad de la población larvaria. En Sahara, Costa Rica, los criaderos más comunes fueron las zanjas y surcos, los arrozales y las charcas superficiales de agua de lluvia. No se encontró correlación significativa alguna ($r = 0,266$) entre la pluviosidad y la densidad larvaria. Esta fue mayor durante los meses de abril a agosto y de noviembre a febrero, períodos en que llega al máximo la densidad de adultos. Las larvas de *An. albimanus* se encontraron asociadas con mayor frecuencia a *An. neomaculipalpus*, así como a las larvas de muchos predadores, entre ellos peces e insectos (*Coleoptera* y *Odonata*). Las plantas que proliferaban en estos criaderos eran *Ceratopteris* sp., *Heteranthera coronarium*, *Eleocharis elegans*, *Lymocharis flava* y *Hedychium coronarium*.

En Zapallal (Panamá) los principales criaderos de larvas se encontraron en zanjas (39,5%), charcas de agua de lluvia (37,7%), pozos (14,9%) y huellas de animales (7,9%). En general, estos hábitat tenían una profundidad de 20 cm o menos, se hallaban expuestos a la luz solar directa y tenían aguas un poco turbias. En esta localidad se encontró una correlación entre pluviosidad, número de criaderos y densidad larvaria.

DISCUSIÓN

A diferencia de otros estudios de menor alcance, el nuestro revela algunas "tendencias generales" que pueden prestarse fácilmente a análisis estadístico o, en algunos casos, tener importancia biológica o epidemiológica, aun en ausencia de diferencias significativas.

En las áreas de transmisión endémica de la malaria que fueron investigadas en este estudio, los patrones de alimentación de *An. albimanus* mostraron un ritmo circadiano similar al observado por Rachou et al. (1965) y Bown et al. (1984). La actividad de alimentación de *An. albimanus* se caracteriza en todos estos países y localidades por una gran densidad durante las primeras horas de la

noche (de las 18.00 a las 21.00 horas), seguida de una disminución gradual y, en algunos casos, de un segundo pico menos marcado en las primeras horas de la madrugada (de las 4.00 a las 5.00 horas). En general, se encontró una diferencia significativa entre la mayor actividad observada de las 18.00 a la 1.00 y la actividad más atenuada de las 2.00 a las 5.00; este ritmo fue similar adentro y al aire libre. Aunque hubo algunas diferencias entre localidades y también entre países (diferencias, por ejemplo, de la hora en que comenzó la alimentación, que podía ser las 18.00, las 19.00 o las 20.00), la tendencia general fue similar, lo cual indica que el ritmo circadiano se halla bajo control genético y varía con la especie, aunque puede modificarse en función de las condiciones locales. Así, la diferencia de una hora entre Panamá y otros países podría deberse a la diferencia de 12 grados de longitud, que hace que varíe la hora del crepúsculo.

Las "densidades" (mosquitos por hombre por hora) de los mosquitos capturados adentro y afuera variaron en cada país; sin embargo, casi siempre fueron menos los mosquitos recogidos adentro. Puede ser que las viviendas actúen a manera de "filtros" capaces de reducir de 2,5 a 3,3 veces las tasas de picadura externas, a pesar de que en ninguna de las aldeas estudiadas había mallas u otra protección en las viviendas. El grado de reducción varió de un país a otro y probablemente depende de los microclimas hallados dentro de las viviendas y del tipo de edificación. Sin embargo, el patrón de alimentación general es una característica propia de cada especie y está bajo el control de mecanismos endógenos (OPS, 1988b; Fleming, 1986; Bown et al., 1984).

En Colombia, Elliott (1968) trató de hallar correlaciones entre las actividades nocturnas de las personas adentro y afuera y la frecuencia con que los vectores pican a los seres humanos. Comprobó que en ciertas estaciones la exposición del hombre al aire libre puede llegar a incrementar el número de picaduras en 70%, concluyó que la malaria es transmitida principalmente dentro de las viviendas rociadas con insecticida

durante las primeras horas de la noche por vectores cuya esperanza de vida no ha sido reducida lo suficiente por el rociamiento para que se interrumpa la transmisión. En este estudio se llegó a la conclusión de que el riesgo de transmisión es mayor al aire libre y en la población de adultos jóvenes. En todas las localidades investigadas, el comportamiento humano de las 18.00 a las 21.00 horas fue similar y se caracterizó por una gran actividad al aire libre.

Las diferencias nacionales que mostraron las tasas de picadura humana fueron significativas. Los valores más altos se encontraron en Nicaragua y Belice, siendo moderados los de Costa Rica y El Salvador y más bajos los de Panamá, Honduras y Guatemala. En general, se encontraron las densidades más altas en las localidades de la costa atlántica (Belice y Costa Rica), donde la pluviosidad fue intensa y relativamente uniforme a lo largo de todo el año. En las localidades del litoral pacífico de Guatemala, Honduras, El Salvador y Panamá, con sus estaciones bien definidas —las lluvias, concentradas en ciertos meses del año, van seguidas de una estación seca relativamente larga—, las tasas de picadura fueron, por lo general, menores. La excepción fue la aldea de El Polvón en la costa pacífica de Nicaragua, donde las tasas fueron altas. Esta aldea se halla situada cerca de plantaciones de caña de azúcar donde hay pequeños charcos de agua en cavidades de distinto tipo y llanuras relativamente bajas con drenaje insuficiente y abundantes acumulaciones de agua estancada. Es posible que estas condiciones, sumadas a otras variables, produzcan una proliferación de criaderos que mantiene elevada la densidad de mosquitos.

Se ha sugerido que solo las hembras que han completado un mínimo de tres ciclos gonotróficos (≥ 3 dilataciones) son lo bastante maduras para ser infestantes, es decir, para transportar esporozoitos en las glándulas salivales; en consecuencia, los mosquitos capaces de transmitir la malaria serían solo una pequeña proporción de la población total de vectores (Rachou et al., 1973; Rodríguez et al., 1992). Los resultados

de este estudio indican la presencia de poblaciones de mosquitos relativamente jóvenes tanto en Nicaragua como en Honduras (número medio de dilataciones < 1,0), de mosquitos de edad fisiológica algo mayor en Guatemala y El Salvador (< 2,0 dilataciones) y de mosquitos notablemente más viejos en Costa Rica (2,94). La mayor edad en este país podría deberse a la distribución uniforme de las lluvias y a la elevada humedad relativa, condiciones que son las habituales en algunas áreas de la costa atlántica de Centroamérica (Belice y Costa Rica). No se dispone de datos sobre la edad fisiológica de los mosquitos en Belice.

Como era de esperar, se encontró correlación entre la edad fisiológica y las tasas de paridad. Esta última tuvo su promedio más alto (70%) en Sahara, Costa Rica, mientras que la paridad más baja fue la de El Polvón, Nicaragua (38%), donde se registraron las densidades de mosquitos más altas (18,6 mosquitos por hombre por hora) y las tasas más bajas de transmisión de la malaria (2,8 casos al mes). Sin embargo, la abundancia de insectos (18,6) en esta población nicaragüense fue mucho menor que la descrita en otros estudios, como el del estado de Chiapas, México, en el que se registraron hasta 150 mosquitos por hombre por hora (OPS, 1988b).

Conviene subrayar la importancia que reviste la estructura de edad en la transmisión de la malaria, así como las notables diferencias locales que despliega *An. albimanus* en su eficiencia como vector. De hecho, algunos autores han afirmado que esta especie es menos eficiente que *An. gambiae* o *An. funestus* (Rachou et al., 1973; Machado-Allison, 1982). Sin embargo, de los resultados de este estudio se deduce claramente que, en determinadas circunstancias (como en Sahara, Costa Rica), *An. albimanus* puede ser un vector tan efectivo como sus homólogos africanos (Detinova y Gillies, 1964; Gillies y Wilkes, 1965).

Los cambios de paridad y edad fisiológica observados en las capturas realizadas durante toda la noche mostraron correlación con las tasas de picadura. Durante la prime-

ra hora (de las 18.00 a las 19.00), la proporción de hembras ovíparas atrapadas fue menor que en las horas siguientes (de las 19.00 a las 21.00); más tarde, la paridad fue disminuyendo a medida que avanzó la noche. Es posible que los insectos grávidos estuvieran poniendo huevos durante la primera hora y que no hayan regresado a alimentarse hasta la segunda o tercera, provocando de esa forma un aumento de la tasa de paridad de los mosquitos capturados durante ese período. Rodríguez et al. (1992) observaron que los *An. albimanus* recapturados en los corrales eran los que habían puesto huevos antes de las 18.00 horas y los que volvieron de inmediato a buscar alimento. Hamon et al. (1961) evaluaron los patrones de picadura y ovipostura de *An. gambiae* y *An. funestus* y encontraron resultados similares: casi todos los mosquitos ovíparas habían puesto huevos la misma noche que se realimentaron. Roberts et al. (1983) describieron que 5 de los 12 *An. darlingi* recapturados regresaron a comer por segunda vez dos noches después de su primera consumición sanguínea.

La edad fisiológica parece ser una medida más sensible que la tasa de paridad. Aunque ambos indicadores mostraron una mutua correlación positiva y significativa, las diferencias de edad fisiológica que se observaron adentro y afuera no se encontraron en la tasa de paridad. No obstante, con la disección se determina la paridad con mucha mayor facilidad y rapidez que la edad fisiológica.

Solo pudieron hacerse evaluaciones de la biomasa humana y animal y análisis de la sangre consumida en los estudios efectuados en Guatemala y El Salvador, cuyos resultados tienden a confirmar los de Loyola et al. (1993). En Guatemala, la biomasa humana fue mayor que la biomasa total de todas las otras especies animales estudiadas. Se encontraron importantes diferencias entre las distintas localidades en este país y en El Salvador, donde el ganado que pastaba a una buena distancia de las viviendas fue incluido en el censo, aunque no se podía considerar "peridomiciliario."

En Guatemala, los análisis de las consumiciones de sangre mostraron que en La Blanca 43% de los mosquitos habían ingerido sangre humana (25% solo sangre humana y 18% una mezcla de sangre humana y animal) y que en El Aceituno la habían ingerido 77% (66%, solo sangre humana y 11% sangre mezclada). Como resultado de la elevada proporción de biomasa humana en estas aldeas (61,7% y 72,3%, respectivamente), en ellas la relación de alimentación a biomasa humana dio un cociente de aproximadamente 1. Esto indica que los mosquitos mostraron preferencias inespecíficas y que la alimentación fue función de la disponibilidad de huéspedes. Los cocientes correspondientes al ganado bovino (2,8 y 0,5), equino (1,4 y 1,3) y porcino (1,2 y 1,2) indican una discreta preferencia por estos animales y una menor predilección por las aves y los perros. Aunque en El Salvador el número de muestras obtenidas fue pequeño, la ingestión de sangre humana fue mayor que la anticipada cuando se considera el predominio de biomasa bovina. Por otra parte, estos animales se encontraban más lejos de las viviendas que en Guatemala.

Los índices de sangre humana (ISH) encontrados en las localidades estudiadas (recorrido de 40 a 77%) fueron mucho mayores que los revisados por Frederickson (1993) en otros estudios sobre *An. albimanus* en Centroamérica (1% a 24,9%). En nuestro estudio, los insectos ingirieron cuatro veces más sangre humana que de origen animal. Estos resultados contrastan con los obtenidos por Frederickson y Trpis (en prensa) en México, donde el número de consumiciones de sangre de origen animal fue de 3,1 a 3,7 veces mayor.

Se han empleado varios indicadores para expresar el comportamiento hematofago en el terreno. El ISH (porcentaje de consumiciones sanguíneas procedentes de seres humanos) es útil para calcular la capacidad vectorial, pero no se presta para determinar la preferencia de huéspedes. Hess et al. (1978) propusieron la razón de forrajeo (RF), que expresa la relación entre el ISH y las cantidades relativas de cada tipo

de huésped potencial. Kay et al. (1979) idearon el índice de alimentación, que ajusta el ISH según la biomasa total de cada tipo de huésped, la concurrencia espacial y temporal de huéspedes y mosquitos y el "éxito de la alimentación" (porcentaje de hembras que son atraídas por un huésped y que consiguen alimentarse de él). Frederickson y Trpis (en prensa), en su estudio de México, obtuvieron RF de 20,8 a 21,1 cuando calcularon la relación entre la sangre de ganado y la sangre humana, e índices de alimentación de 1,6 a 2,1 cuando determinaron la relación entre la sangre humana y la de ganado. En el presente estudio solo se determinó la relación entre biomasa e ISH, por lo que el índice de alimentación resultó incompleto y el valor obtenido al calcular la relación entre ganado y seres humanos fue de $1,75/0,81 = 2,16$, similar al de México.

El ELISA, utilizado para detectar la presencia de esporozoitos, solo se efectuó en Guatemala y Nicaragua. Las tasas de infección de los mosquitos en las tres localidades estudiadas (La Blanca, El Aceituno y El Polvón) fueron 0,123%, 0,063% y 0,08%, respectivamente. Estos resultados son comparables a los obtenidos por Ramsey et al. (1994) en el sur de México, donde la captura de los mosquitos *An. albimanus* que se alimentaron adentro y afuera reveló tasas de infestación de 0,25 y 3,95%. Esto destaca una vez más la participación persistente de esta especie en la transmisión de la malaria. Puesto que en este estudio se investigaron mosquitos enteros, es muy probable que estas tasas de infestación sean una sobreestimación de las tasas de "infectividad", ya que pueden haberse detectado esporozoitos situados dentro y fuera de las glándulas salivales.

En general, las tasas de picadura mostraron variaciones paralelas a las fluctuaciones estacionales anuales de la pluviosidad y a la disponibilidad de criaderos. Sin embargo, esta correspondencia no siempre pudo demostrarse en los análisis estadísticos de las correlaciones lineales entre la pluviosidad de un mes y la densidad del mes siguiente. No obstante, cuando las va-

riables se evaluaron por mes, se encontraron correlaciones positivas significativas en Guatemala (La Blanca y El Aceituno), Nicaragua y El Salvador (Miravalle). En Panamá también se encontró una correlación positiva, aunque no significativa, y en Costa Rica hubo una correlación positiva entre los períodos de máxima pluviosidad y los picos de máxima densidad de insectos. Asimismo, las condiciones locales resultaron importantes para determinar la presencia o ausencia de significación en las correlaciones. A estos efectos, sirven de ejemplo las dos localidades de El Salvador, ya que se encontraron valores significativos en Miravalle y no en Metalío, pese a que ambas aldeas están separadas por una distancia de menos de 20 km y comparten un paisaje ecológico similar.

La naturaleza exofágica y exófila de *An. albimanus* quedó claramente demostrada en este estudio. Las densidades de picadura afuera fueron más altas que adentro, tanto en la estación húmeda como en la seca, y el número de mosquitos en reposo fue menor dentro de las viviendas, sobre todo durante la estación de sequía. Estos resultados confirman las conclusiones de Breeland (1972) sobre el carácter exófilo de esta especie. Puesto que el comportamiento humano durante las horas de mayor densidad de picadura también fue "exófilo", según la definición de Mattingly (1962), el riesgo de transmisión de la malaria fue mucho mayor.

Con algunas excepciones, la edad fisiológica media no mostró una correlación positiva significativa con los patrones climáticos estacionales. Estos resultados contrastan con las observaciones de Rachou et al. (1973), según las cuales las tasas de paridad de *An. albimanus* son mayores en la estación seca. La bibliografía sobre este aspecto muestra una notable discordancia entre las distintas especies. De hecho, Panday (1975), en su estudio de *Culex mollis* y *C. spissipes*, encontró tasas de paridad bajas al final de la estación seca, mientras que Corbet (1963) describió variaciones estacionales significativas de las tasas de *An. funestus* a lo largo del año. En nuestro estudio se encon-

tró una correlación positiva entre la densidad de picadura y la pluviosidad y entre aquella y la tasa de paridad, de tal forma que esta aumenta a medida que aumenta la densidad. Es posible, como se señaló más arriba, que la supervivencia de los mosquitos sea más larga durante los períodos más lluviosos, en los que la humedad relativa suele ser más alta.

En el estudio fue posible calcular algunos componentes de la fórmula que expresa la capacidad vectorial $ma^2p^n / -\ln(p)$, aunque no todos. La densidad de picadura humana (ma) fue calculada a partir de las capturas de 12 horas en cebos humanos en las 10 localidades. La tasa de paridad (X) se determinó mediante disección ovárica. Para calcular la tasa diaria de supervivencia (p) es necesario establecer la edad fisiológica promedio en los días en que tiene lugar la primera ovipostura (o) y calcular la raíz o -ésima de X ($p = \sqrt[o]{X}$). El parámetro o se determina marcando y liberando hembras repletas de sangre y haciendo recogidas diarias con cebos humanos para observar el momento en que se eleva la tasa de paridad de las hembras marcadas, cosa que no se hizo en este estudio. La frecuencia de picadura en humanos (a) es la frecuencia de picadura multiplicada por el porcentaje de mosquitos que pican a seres humanos, es decir, el ISH. La frecuencia de picadura, que no se calculó en todas las localidades, también puede determinarse a partir de estudios de marca-liberación-recaptura. Se calculó el ISH en todas las localidades, pero no se dispuso de datos suficientes para determinar su valor cada mes.

Aunque no se consiguió información suficiente para determinar la capacidad vectorial, los componentes de ella que sí se estimaron pueden combinarse en la fórmula abreviada maP , que es el número de hembras ovíparas que pican a seres humanos cada noche. Las hembras ovíparas siempre mostraron una mayor densidad de picadura al aire libre y durante las primeras horas de la noche, momento en que era más alta la proporción de seres humanos activos afuera, con el posible aumento del riesgo

correspondiente. Así pues, si la mayor parte de las picaduras tienen lugar al aire libre, el rociamiento del interior de las casas con insecticida podría ser ineficaz, a menos que adentro el vector entre en contacto con la sustancia antes o después de picar.

En muchos casos se encontró correlación entre los casos de malaria y algunas otras variables. En general, se detectaron correlaciones positivas entre los casos de enfermedad, por un lado, y por el otro la densidad de mosquitos y la pluviosidad y, en algunas localidades, la edad de los insectos y la densidad de las picaduras. Estas relaciones deberían servir para pronosticar la incidencia de malaria en Centroamérica partiendo de las variables ambientales y de las poblaciones de *An. albimanus*.

Los resultados del presente estudio podrían servir de base para examinar de nuevo los métodos de control de la malaria aplicados tradicionalmente, en particular en vista de la persistencia, e incluso del aumento en algunas zonas, de la enfermedad en Centroamérica. Si bien en épocas pasadas el rociamiento residual de los interiores dio buenos resultados, los cambios de comportamiento, tanto de las personas como de los mosquitos, pueden haber reducido su eficacia. En las localidades cuyos habitantes jóvenes y adultos suelen reunirse al aire libre o alrededor de los domicilios entre las 18.00 y las 21.00 horas —sitios en que las densidades de picadura son tres veces mayores que adentro y horas en que los mosquitos más maduros tienden a aparecer—, afuera es donde existe el mayor riesgo. Por lo tanto, el rociamiento residual de los interiores puede tener un efecto muy limitado.

Las prácticas agrícolas y la continua presión ejercida por la creciente población humana de Centroamérica en el ecosistema provocarán un aumento progresivo del número de criaderos larvarios en el futuro próximo. Se ha establecido que la capa boscosa de Costa Rica, que alcanzaba los 31 958 km² en 1950, había disminuido a la tercera parte (10 190 km²) en 1984. Por consiguiente, se han creado amplias zonas que podrían convertirse en criaderos de *An.*

albimanus. Las prácticas agrícolas en los otros países son similares. En todos ellos, salvo en Panamá, sigue habiendo migración desde las áreas muy pobladas de la costa del Pacífico, que es la zona más afectada por la malaria, hacia las estribaciones y valles montañosos del interior y, más recientemente, hacia la costa del Atlántico, que siempre ha sido menos poblada. En estas zonas de asentamiento humano relativamente reciente, es muy probable que se produzca un futuro aumento del número de casos de malaria.

Las causas de la continua degradación del medio ambiente han sido estudiadas por otros autores (Lugo, 1988; Fearnside, 1989). Entre ellas se encuentran la pobreza, el crecimiento de la población y las malas prácticas agropecuarias. En Centroamérica, otro factor importante es la migración generada por factores políticos y económicos, tales como el desplazamiento frecuente de los trabajadores que buscan trabajar en la agricultura.

Aunque diversos estudios han puesto de relieve los problemas asociados con la degradación de los bosques en América Latina (Lugo, 1988), son pocas las pruebas que se han ofrecido para demostrar que su conservación es necesaria si se busca mejorar la calidad de vida y reducir el riesgo de transmisión de las enfermedades. La condición de *An. albimanus* como vector de la malaria merece especial atención, dada la correlación existente entre la deforestación, la apertura de áreas nuevas para los cultivos tradicionales y la incidencia de la enfermedad.

Estos estilos de vida y prácticas agrícolas solo cambiarán cuando en otros países se produzca un desarrollo económico y social importante, diferente del actual. Las posibilidades de mejorar la situación de la malaria en el corto plazo no son alentadoras, como ha señalado un comité de expertos: "... la perspectiva de erradicar, o incluso de disminuir la incidencia en el mundo, es desoladora" (PAHO, 1988a). En la revisión titulada *Malaria en las Américas* (OPS, 1988b) se afirma que "la colonización de nuevas zonas, las tendencias observadas en las actividades de producción agrícola y

minera, así como la distribución y dinámica actual de las poblaciones rural y urbana, han creado condiciones que favorecen la transmisión, la cual, en ciertas circunstancias, se ha vuelto más intensa de lo que era y, en otras, ha aparecido en lugares donde antes no existía." Este documento añade que el control se sigue basando en indicadores parasitológicos, entomológicos y terapéuticos, mientras que se presta muy poca atención a los factores socioeconómicos, culturales, políticos, administrativos y epidemiológicos que influyen en la frecuencia de la enfermedad.

En el caso particular de *An. albimanus* en Centroamérica y Panamá, es necesario poner especial énfasis en la ecología, demografía, economía y sociología humanas; en el análisis profundo de la ecología del vector y en el desarrollo de nuevas técnicas de control biológico. Esta estrategia multidisciplinaria, que contrasta con la concentración de las iniciativas de control en los medios químicos, no es nueva. Hace más de dos decenios, Mattingly (1969) resumió las ideas que prevalecían en ese momento y llegó a una conclusión similar. Estas ideas se ven confirmadas por las pruebas aquí presentadas y por los resultados de los numerosos análisis que se han hecho en reuniones nacionales e internacionales sobre los problemas relacionados con la malaria.

CONCLUSIONES

- En las 10 localidades de los siete países de Centroamérica estudiados, se demostró que *An. albimanus* pica al ser humano durante las horas de la noche y de la mañana, desplegando su mayor actividad tanto adentro como afuera entre las 18.00 y la 1.00 y una frecuencia máxima de picadura entre las 18.00 y las 21.00 horas.
- Las tasas de picadura humana fueron, en general, de 2,5 a 3,3 veces mayores al aire libre que en el interior.
- La edad fisiológica media (número de ciclos gonotróficos completados) osci-

ló entre 0,37 y 2,94 en ocho localidades. Los mayores promedios de edad se encontraron en la costa atlántica de Costa Rica, donde también fue mayor y más homogénea la distribución de las lluvias. La edad fisiológica tuvo el promedio más bajo en la costa del Pacífico, que se caracteriza por poseer estaciones húmeda y seca bien definidas.

- Asimismo, las tasas de paridad fueron mayores en la costa atlántica de Costa Rica (70%) y menores en la costa pacífica de Nicaragua (38%).
- La edad fisiológica media de los mosquitos capturados al aire libre fue mayor que la de los mosquitos capturados adentro.
- En general, la edad fisiológica de los mosquitos capturados alcanzó su máximo valor entre las 19.00 y las 21.00 horas, tanto adentro como afuera.
- Las variaciones mensuales de la densidad de picadura mostraron una correlación positiva directa con las variaciones estacionales de la pluviosidad.
- La variación mensual de la edad fisiológica mostró correlación positiva con las densidades de picadura.
- El mayor riesgo de transmisión de la malaria corresponde al exterior entre las 18.00 y las 21.00 horas, lugar y momento en que convergen las siguientes condiciones: hay una concentración de seres humanos, las tasas de picadura son más altas y la edad fisiológica de *An. albimanus* es mayor.
- Las medidas de control deberían orientarse a reducir los contactos entre el ser humano y el vector que tienen lugar al aire libre en horas de la noche.
- Para fines de la vigilancia de rutina de los factores de riesgo, no es práctico calcular la capacidad vectorial. Un índice útil para evaluar el riesgo entomológico de transmisión de la malaria se debe basar en el número de hembras ovíparas que pican al ser humano cada noche.

BIBLIOGRAFÍA

- Beach, R., Mills, D. y F.H. Collins. 1989. Structures of ribosomal DNA in *Anopheles albimanus* (Diptera, Culicidae). *Ann Entomol Soc Am* 82:641–647.
- Belkin, J. y S. Heinemann. 1975. Collection records of the project "Mosquitoes of Middle America." II. Puerto Rico and Virgin Islands. *Mosq Syst* 7:269–296.
- Belkin, J. y S. Heinemann. 1976. Collection records of the project "Mosquitoes of Middle America." III. Bahamas Islands, Cayman Islands, Cuba, Haiti, and Lesser Antilles. *Mosq Syst* 7:367–393.
- Bown, D., J. Ríos, G. Angel Cabañas, J. Guerrero y J. Méndez. 1984. Evaluation of chlorphoxim used against *Anopheles albimanus* on the south coast of Mexico: I. Results of indoor chlorphoxim applications and assessment of the methodology employed. *Bull Pan Am Health Organ* 18:379–388.
- Bown, D.N., J.R. Ríos, C. Frederickson, G. Angel Cabañas y J. Méndez. 1986. Use of an exterior curtain-net to evaluate insecticide/mosquito behaviour in houses. *J Am Mosq Control Assoc* 2:99–101.
- Bown, D., E.C. Frederickson, G. Angel Cabañas y J. Méndez. 1987. An evaluation of bendiocarb and deltamethrin applications in the same Mexican village and their impact on population of *Anopheles albimanus*. *Bull Pan Am Health Org* 21:121–135.
- Bown, D.N., M.H. Rodríguez, J.I. Arredondo-Jiménez, E.G. Loyola y M.C. Rodríguez. 1991. Age structure and abundance levels in the entomological evaluation of an insecticide used in the control of *Anopheles albimanus* in southern Mexico. *J Am Mosq Control Assoc* 7:180–187.
- Bown, D.N., M.H. Rodríguez, E.G. Loyola, J.I. Arredondo-Jiménez y M.C. Rodríguez. 1993. Intradomiciliary behaviour of *Anopheles albimanus* on the coastal plain of southern Mexico. Implications for malaria control. *J Am Mosq Control Assoc* 9:321–324.
- Breeland, S. 1972. Studies on the diurnal resting habits of *Anopheles albimanus* and *An. pseudopunctipennis* in El Salvador. *Mosq News* 32:99–106.
- Breeland, S. 1974. Population patterns of *Anopheles albimanus* and their significance to malaria abatement. *Bull World Health Organ* 50:307–315.
- Breeland, S. 1980. A bibliography to the literature of *Anopheles albimanus* (Diptera: Culicidae). *Mosq Syst* 12:50–150.
- Breeland, S., J. Kliever, J. Austin y C. Miller. 1974. Release of chemosterilized males for the control of *Anopheles albimanus* in El Salvador. I. Characteristics of the test site and the natural population. *Am J Trop Med Hyg* 23:278–281.
- Bruce-Chwatt, L.J., C. Garrett-Jones y B. Weitz. 1966. Ten years' study (1955–64) of host-selection by anopheline mosquitoes. *Bull World Health Organ* 35:405–439.
- Burkot, T.R., P.M. Graves, J.A. Cattani, R.A. Wirtz y F.D. Gibson. 1987. The efficiency of sporozoite transmission in the human malarial *Plasmodium falciparum* and *P. vivax*. *Bull World Health Organ* 65:375–380.
- CAMRS (Central American Research School). 1971. *Report of activities for the year ending June, 1971*. Atlanta, Georgia: U.S. Department of Health, Education and Welfare, Public Health Service, Centers for Disease Control.
- Corbet, P.S. 1963. Seasonal patterns of age-composition of sylvan mosquito population in Uganda. *Bull Entomol Res* 54:213–227.
- Detinova, T.S. 1962. Age grouping methods in Diptera of medical importance with special reference to some vectors of malaria. Geneva; World Health Organization. (Monograph Series, No. 47).
- Detinova, T.S. y M.T. Gillies. 1964. Observations on the determination of the age composition and epidemiological importance of populations of *Anopheles gambiae* Giles and *Anopheles funestus* Giles in Tanganyika. *Bull World Health Organ* 30:23–28.
- Downs, W. 1951. Growth changes of anopheline eggs in water and saline solutions. *J Natl Malarial Soc* 10:17–21.
- Edrissian, H. y A. Hafizi. 1982. Applications of the enzyme linked immunosorbent assay ELISA to the identification of anopheline mosquito blood meals. *Trans R Soc Trop Med Hyg* 76:54–56.
- Elliott, R. 1968. Studies on the man vector contract in some malarious areas of Colombia. *Bull World Health Organ* 38:239–253.
- Faran, M.E. 1980. Mosquito studies (Diptera, Culicidae) XXXIV. A revision of the *Albimanus* section of the subgenus *Nyssorhynchus* of *Anopheles*. *Contrib Am Entomol Inst* 15:1–215.
- Fearnside, P.M. 1989. Deforestation and agricultural development in Brazilian Amazonia. *Interciencia* 14:291–297.
- Fergusson, A. y C.E. Machado-Allison. 1979. Efecto de la endogamia en sucesivas generaciones de cruces hermano-hermana en *Aedes aegypti*. *Acta Cient Venez* 30:507–510.
- Fleming, G. 1986. *Biology and ecology of malaria vectors in the Americas*. Washington, D.C.: Pan American Health Organization. (Documento REF PNSP/86-7).
- Frederickson, E.C. 1993. Bionomics and control of *Anopheles albimanus*. Washington, D.C.: Pan American Health Organization. (Documento técnico No. 34.)

- Frederickson, E.C., D. Bown, I. Castro-Acacio y M. Trpis. An estimate of the vectorial capacity of *Anopheles albimanus* Weid. for the transmission of malaria in southern Chiapas, Mexico. (En prensa).
- Frederickson, C. y M. Trpis. Host feeding patterns of *Anopheles albimanus* Weid. (Diptera: Culicidae) in a Pacific coast community of Chiapas, Mexico. (En prensa).
- Garrett-Jones, C. 1964. The human blood index of malaria vectors in relation to epidemiological assessment. *Bull World Health Organ* 30:241–261.
- Gillies, M.T. y T.J. Wilkes. 1965. A study of the age-composition of populations of *Anopheles gambiae* Giles and *Anopheles funestus* Giles in north-eastern Tanzania. *Bull Entomol Res* 56:237–262.
- Haddow, A.J. 1963. The mosquitoes of Bwamba County, Uganda. IX. Further studies on the biting habits of outdoor populations of *Anopheles gambiae* Giles complex. *Bull Entomol Res* 60:407–414.
- Hamon, J., G. Chauvet y L. Thelin. 1961. Observations sur le méthodes d'évaluation de l'âge physiologique des femelles d'anophèles. *Bull World Health Organ* 24:437–443.
- Heinemann, S. y J. Belkin. 1976. Collection records of the project "Mosquitoes of Middle America." VII. Costa Rica. *Mosq Syst* 9:237–289.
- Heinemann, S. y J. Belkin. 1977. Collection records of the project "Mosquitoes of Middle America." VIII. Central America, Belize, Guatemala, Honduras, Nicaragua. *Mosq Syst* 9:403–454.
- Heinemann, S. y J. Belkin. 1978. Collection records of the project "Mosquitoes of Middle America." X. Panama, including Canal Zone. *Mosq Syst* 10:119–196.
- Hess, A., R. Hayes y C. Tempelis. 1978. The use of the forage ratio technique in mosquito host preference studies. *Mosq News* 28:386–389.
- Hobbs, J.H. 1962. Cytogenetics of *Anopheles albimanus* (Diptera: Culicidae). *Ann Entomol Soc Am* 55:245–251.
- Hurlbut, H. 1943. Observations on the use of sea water in the control of *Anopheles albimanus*. *Wied J Parasitol* 29:356–360.
- Kay, B., P. Boreham y J. Edman. 1979. Application of the "feeding index" concept to studies of mosquito host-feeding patterns. *Mosq News* 39:68–72.
- Kitzmiller, J.B. 1979. The cytogenetics of neotropical anophelines with special reference to sibling species. En: Panday R.S., ed. *Symposium on Manmade Lakes and Public Health*.
- Kumm, H. y H. Zúñiga. 1942. The mosquitoes of El Salvador. *Am J Trop Med* 22:399–415.
- Kumm, H. y H. Zúñiga. 1944. Seasonal variations in the number of *Anopheles albimanus* and *An. pseudopunctipennis* caught in stable traps in Central America. *Am J Hyg* 39:8–15.
- López, C., M. Martínez de Ibáñez y C.E. Machado-Allison. 1976. Densidad larval y dinámica poblacional de *Aedes aegypti* (L.) en condiciones de laboratorio. *Acta Cient Venez* 27:317–320.
- Loyola, E.G., L. González-Cerón, M.H. Rodríguez, J.I. Arredondo-Jiménez, S. Bennett y D.N. Bown. 1993. *Anopheles albimanus* Wiedemann feeding preferences in three ecological areas of the coastal plains of Chiapas, southern Mexico. *J Med Entomol*.
- Lugo, A. 1988. Uso de las zonas boscosas de América Latina tropical. *Interciencia* 13:288–295.
- MacDonald, G. 1957. *The epidemiology and the control of malaria*. London: Oxford University Press.
- Machado-Allison, C.E. 1977. Algunas causas del deterioro de los programas de control de mosquitos (Culicidae) vectores de enfermedades. *Rev Inst Nac Higiene* 10:295–305.
- Machado-Allison, C.E. 1981. Ecología de los mosquitos (Culicidae). II. Larvas. *Acta Biol Venez* 11:51–129.
- Machado-Allison, C.E. 1982. Ecología de los mosquitos (Culicidae). III. Adultos. *Acta Biol Venez* 11:133–237.
- Mattingly, P.F. 1962. Population increases in *Culex pipiens fatigans* Wied. A review of present knowledge. *Bull World Health Organ* 27:579–584.
- Mattingly, P.F. 1969. The biology of mosquito-borne disease. *Science Biol Ser* London: Allen and Unwin.
- Neter, J. y W. Wasserman. 1974. *Applied linear statistical models: regression, analysis of variance, and experimental designs*. Homewood, Illinois: Richard D. Irwin, Inc.
- PAHO (Pan American Health Organization). 1988a. *Annual Report of the Director 1987*. Washington, D.C.: PAHO. (Documento oficial No. 221).
- OPS (Organización Panamericana de la Salud). 1988b. *Malaria en las Américas*. Washington, D.C.: OPS. (Cuaderno técnico No. 19).
- OPS (Organización Panamericana de la Salud). 1993. *Situación de los programas de malaria en las Américas. XLI. Informe*. Washington, D.C.: OPS. (Documento CD37/INF/2-Esp).
- Panday, R.S. 1975. Age structure of some mosquitoes in a savanna area in Surinam. *Mosq News* 35:301–304.
- Pratt, H. 1944. Studies on the comparative attractiveness of 25, 50, and 100 watt bulbs for Puerto Rican *Anopheles*. *Mosq News* 4:17–18.
- Pratt, H. 1948. Influence of the moon on light trap collections of *Anopheles albimanus* in Puerto Rico. *J Natl Malarial Soc* 7:212–220.

- Rachou, R., G. Lyons, M. Moura-Lima y J. Autin-Kerr. 1965. Synoptic epidemiological studies of malaria in El Salvador. *Am J Trop Med Hyg* 14:2-62.
- Rachou, R.G., L.A. Schinazzi y M. Moura-Lima. 1973. An intensive epidemiological study of the causes for failure of residual DDT-spraying to interrupt the transmission of malaria in Atalaya and Falla, two villages of the coastal plain of El Salvador, Central America. *Rev Bras Malariol Doenças Trop* 15:1-293.
- Ramsey, J.M., E. Salinas, D.N. Bown y M.H. Rodríguez. 1994. *Plasmodium vivax* sporozoite rates from *Anopheles albimanus* in Southern Chiapas, Mexico. *J Parasitol* 80:489-493.
- Roberts, D.R., W.D. Alecrim, A.M. Tavares y K.M. McNeil. 1983. Field observations on the gonotrophic cycle of *Anopheles darlingi* (Diptera: Culicidae). *J Med Entomol* 20:189-192.
- Rodríguez, M.H. y E.G. Loyola. 1989. Situación epidemiológica actual y perspectivas de la investigación entomológica en México. En: *Memorias del IV Simposio Nacional de Entomología Médica y Veterinaria*. Oaxtepec, Morelos, México: Sociedad Mexicana de Entomología: 15-40.
- Rodríguez, M.H., D.B. Bown, J.I. Arredondo-Jiménez, C. Villarreal, E.G. Loyola y E.C. Frederickson. 1992. Gonotrophic cycle and survivorship of *Anopheles albimanus* (Diptera: Culicidae) in Southern Mexico. *J Med Entomol* 29:395-399.
- Service, M. 1976. *Mosquito ecology: field sampling methods*. New York: John Wiley & Sons.
- Vargas, L. y Martínez-Palacios. 1950. *Estudio taxonómico de los anofelinos de México*. México, DF: Secretaría de Salubridad y Asistencia.
- Weitz, B. 1960. Feeding habits of blood-sucking arthropods. *Exp Parasitol* 9:63-82.
- Wirtz, R.A. y F. Zavala. 1987. Comparative testing of monoclonal antibodies against *Plasmodium falciparum* sporozoites for ELISA development. *Bull World Health Organ* 65:39-45.
- Wirtz, R.A., T.R. Burkot, R.G. Andre, W.E. Collins y D.R. Roberts. 1985. Identification of *Plasmodium vivax* sporozoites in mosquitoes using and enzyme-linked immunosorbent assay. *Am J Trop Med Hyg* 34:1048-1054.

ABSTRACT

Biology and ecology of *Anopheles albimanus* Wiedemann in Central America

From 1987 to 1990 an investigation of the biology and ecology of *Anopheles albimanus* Wiedemann was carried out by a group of researchers from seven Central American countries—Belize, Costa Rica, El Salvador, Guatemala, Honduras, Nicaragua, and Panama—under the coordination of entomologists from the Pan American Health Organization. The objective was to develop skills in the methodology of entomological risk assessment within each country and to compare trends of risk factors related to malaria transmission. An effort was made to use the same methods to collect and process mosquitoes in all the countries.

The most important overall results were the following: (a) At the 10 localities studied in the seven countries, it was determined that *An. albimanus* bites humans both indoors and outdoors. Greatest activity was between 18:00 and 01:00, with peak biting taking place between 18:00 and 21:00. (b) Man-biting rates were generally between 2.5 and 3.3 times higher outdoors than indoors. (c) The mean physiological age (the number of gonotrophic cycles completed) was between 0.37 and 2.94

in eight localities where it was determined, with the highest average age found on the Atlantic coast of Costa Rica, the study area marked by the highest and most uniform distribution of rainfall. The lowest mean physiological age occurred on the Pacific coast, which was characterized by distinct wet and dry seasons. (d) Parity rates varied from 37% in Nicaragua (Pacific coast) to 70% in Costa Rica (Atlantic coast). (e) The mean physiological age of mosquitoes captured in the peridomestic area was higher than the age of those captured indoors. (f) The physiological age of captures usually peaked between 19:00 and 21:00, both indoors and outdoors. (g) Monthly variation in biting densities showed a direct positive correlation with seasonal variation in rainfall. (h) Monthly variation in physiological age was positively correlated with biting rates. (i) Considering the factors of density, mean physiological age of the vector, and human behavior in relation to time and space, the greatest risk of malaria probably occurs outdoors between 18:00 and 21:00. Therefore, the most prudent control methodology would be to target this segment of the vector population. (j) For routine surveillance of entomological risk factors, a more useful index than frequent calculations of the vectorial capacity would be the number of parous females biting man per hour during a standardized collecting period.