

ARTÍCULO ORIGINAL

Análisis espacio-temporal de las condiciones biofísicas y ecológicas de *Triatoma dimidiata* (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae) en la región nororiental de los Andes de Colombia

Jaime Badel-Mogollón^{1,2}, Laura Rodríguez-Figueroa², Gabriel Parra-Henao^{1,3}

¹ Red Chagas Colombia, Bogotá, D.C., Colombia

² Skandha EIT SAS, Medellín, Colombia

³ Grupo de Epidemiología y Bioestadística, Universidad CES, Medellín, Colombia

Introducción. Ante el desconocimiento del contexto espacio-temporal de las condiciones biofísicas (hidrometeorológicas y de densidad de la cobertura vegetal) de las zonas con presencia de *Triatoma dimidiata* en Santander y Boyacá, es necesario dilucidar los patrones asociados con estas variables para determinar su distribución y control.

Objetivo. Hacer el análisis espacio-temporal de las variables biofísicas relacionadas con la distribución de *Triatoma dimidiata* de los departamentos de Santander y Boyacá en la región nororiental de Colombia.

Materiales y métodos. Se utilizaron las bases de datos de los registros de presencia de *T. dimidiata* y de factores hidrometeorológicos del *Special Report on Emissions Scenarios* (SRES) del *Intergovernmental Panel on Climate Change*, IPCC. Se estudiaron las variables de temperatura, humedad relativa, pluviosidad y densidad de la cobertura vegetal a nivel regional y local, se hizo el análisis espacial y el geoestadístico, así como el análisis estadístico descriptivo y temporal de las series de Fourier.

Resultados. En las áreas con mayor presencia de *T. dimidiata*, las temperaturas a dos metros del suelo y en suelo cubierto oscilaron entre 14,5 y 18,8 °C, y la temperatura ambiente fue de 30 a 32 °C. La densidad de la cobertura vegetal y la pluviosidad en las áreas de mayor presencia de *T. dimidiata* exhibieron patrones de picos anuales y bienales. Los valores de la humedad relativa fluctuaron entre 66,8 y 85,1 %.

Conclusiones. Las temperaturas a nivel de superficie y a dos metros del suelo fueron las variables determinantes de la distribución espacio-temporal de *T. dimidiata*. La elevada humedad relativa incentivó la búsqueda de refugios e incrementó la distribución geográfica en los picos anual y bienal de pluviosidad a nivel regional. Las condiciones ecológicas y antrópicas sugieren que *T. dimidiata* es una especie de gran resiliencia.

Palabras clave: Triatominae; enfermedad de Chagas; ecología; clima; análisis espacial; Colombia.

doi: <https://doi.org/10.7705/biomedica.v34i2.3496>

Spatio-temporal analysis of the biophysical and ecological conditions of *Triatoma dimidiata* (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae) in the northeast region of Colombia

Introduction: Due to the lack of information regarding biophysical and spatio-temporal conditions (hydrometeorologic and vegetal coverage density) in areas with *Triatoma dimidiata* in the Colombian departments of Santander and Boyacá, there is a need to elucidate the association patterns of these variables to determine the distribution and control of this species.

Objective: To make a spatio-temporal analysis of biophysical variables related to the distribution of *T. dimidiata* observed in the northeast region of Colombia.

Materials and methods: We used the Intergovernmental Panel on Climate Change Special Report on Emissions Scenarios (IPCC SRES) data bases registering vector presence and hydrometeorologic data. We studied the variables of environmental temperature, relative humidity, rainfall and vegetal coverage density at regional and local levels, and we conducted spatial geostatistic, descriptive statistical and Fourier temporal series analyses.

Results: Temperatures two meters above the ground and on covered surface ranged from 14,5°C to 18,8°C in the areas with the higher density of *T. dimidiata*. The environmental temperature fluctuated between 30 and 32°C. Vegetal coverage density and rainfall showed patterns of annual and biannual peaks. Relative humidity values fluctuated from 66,8 to 85,1%.

Contribución de los autores:

Jaime Badel: análisis de bases de datos, análisis geoestadístico y estadístico y escritura del manuscrito

Laura Rodríguez: análisis de bases de datos y análisis de Fourier

Gabriel Parra-Henao: formulación del proyecto de investigación, desarrollo de los muestreos de campo, procesamiento del material entomológico, análisis y escritura del manuscrito

Conclusions: Surface temperature and soil coverage were the variables that better explained the life cycle of *T. dimidiata* in the area. High relative humidity promoted the seek of shelters and an increase of the geographic distribution in the annual and biannual peaks of regional rainfall. The ecologic and anthropic conditions suggest that *T. dimidiata* is a highly resilient species.

Key words: Triatominae; Chagas disease; ecology; climate; spatial analysis; Colombia.

doi: <https://doi.org/10.7705/biomedica.v34i2.3496>

En Colombia, varias especies de triatomos son vectores de *Trypanosoma cruzi* (1,2), entre ellos, *Triatoma dimidiata* (3). Esta especie, originaria del suroriente de México y nororiente de Guatemala (4), se extiende desde México hasta Ecuador y el noreste de Perú (5). Se sabe que *T. dimidiata* tiene una gran variabilidad intraespecífica (3,6-10) y que ocupa ambientes tanto selváticos como domésticos y peridomésticos (3,5,7,8).

Esta especie, típica de hábitats terrestres (11), se adapta a diferentes ecótopos (cuevas, rocas, oquedades, nidos de vertebrados, etc.) en el ambiente selvático (8,11-14), incluidas las palmas de la especie *Attalea butyracea* en el Caribe colombiano y en la Sierra Nevada de Santa Marta (15). Además, es una especie capaz de sobrevivir en diferentes rangos altitudinales (12), con la consecuente capacidad de invasión y dispersión espacial y estacional (8). Su domiciliación se ve favorecida por las condiciones ambientales (2), principalmente en la región centro-oriental del país, en los departamentos de Boyacá y Santander (12,16). Sin embargo, es poco lo que se sabe sobre las condiciones biofísicas que favorecen su proliferación (12,17).

Además del estudio de su biología y ecoepidemiología, la distribución geográfica de otras especies de triatomos (por ejemplo, *T. infestans*, *T. patagonica*, *T. platensis* y *Rhodnius* spp.), se ha relacionado con variables biofísicas como la temperatura, la humedad, la precipitación y la elevación (18). En este sentido, se ha demostrado que, en la península de Yucatán, *T. dimidiata* es más abundante en los domicilios y que la tasa de infección por *T. cruzi* es mayor en la época de calor entre abril y junio (19).

Asimismo, se ha comprobado que los vectores del género *Triatoma* localizados en zonas geográficas con altas temperaturas pueden tener más generaciones por año (18) que los de las zonas

más templadas (20), y que la mayor diversidad de especies de triatomos se localiza en biomas con estaciones seca y húmeda definidas y con largas temporadas de temperaturas altas (21-24), lo cual resulta en grandes densidades poblacionales y ejemplares con una mayor capacidad de dispersión hacia hábitats artificiales (22,24).

En el presente estudio se tuvieron en cuenta las condiciones climáticas publicadas por el *Intergovernmental Panel on Climate Change* (IPCC), en especial las proyecciones del *Special Report on Emissions Scenarios* (SRES) de 2013-2014 (25) relativas a la temperatura ambiente (T_{amb}), la temperatura a dos metros del suelo (T_{2m}) y a nivel de superficie (T_{ms}).

La temperatura ambiente o del aire se define como la medida de calor sensible que se almacena en él (26) en un momento determinado, incluida su evolución espacio-temporal en un área dada. Esta es la base para la diferenciación de los tipos climáticos, en especial en la clasificación de Köppen (27), cuya sencilla división permite clasificar los climas como macrotérmicos, con temperaturas por encima de 18 °C a lo largo de todo el año; como mesotérmicos o templados, con temperaturas entre -3 y 18 °C; como más cálidos, con una temperatura por encima de los de 10 °C, y como microtérmicos o fríos, con temperaturas menores de 10 °C en todo el año.

En los últimos años ha aumentado el interés por los estudios de ecoepidemiología y epidemiología espacial, dada la facilidad que ofrecen los sistemas de información geográfica (SIG), el acceso a los datos provenientes de los sensores remotos (28-36) y el desarrollo de sistemas computacionales que permiten la aplicación de algoritmos complejos en un tiempo relativamente reducido mediante técnicas de modelado, discriminatorias, descriptivas y mixtas (37,38), y en diversas escalas espacio-temporales (39), lo cual ofrece una mejor perspectiva y una aproximación más realista a los factores de riesgo de la transmisión de enfermedades infecciosas (40).

En Colombia, se ha aplicado este tipo de herramientas, incluidas las técnicas geoestadísticas y las simulaciones de focos potenciales de infestación,

Correspondencia:

Gabriel Parra-Henao, Calle 10A N° 22-04, Medellín, Colombia
Teléfono: (574) 444 0555
gparrah@ces.edu.co

Recibido: 25/08/16; aceptado: 26/07/17

al estudio de *T. dimidiata* (12), y los datos obtenidos han servido para adoptar otros enfoques metodológicos (Parra-Henao G, Badel-Mogollón JE. Uso de SIG, SR y análisis espaciales para la generación de modelos predictores de distribución de triatominos (Hemiptera: Reduviidae), vectores de enfermedad de Chagas en Colombia. Biomédica. 2015;35 (Supl.4):28-30. Memorias, XVI Congreso Colombiano de Parasitología y Medicina Tropical). En este estudio de *T. dimidiata* en Colombia (12), se analizaron los factores ambientales determinantes de la distribución de la especie mediante un modelo de regresión logística de la probabilidad de presencia del vector desarrollado con el algoritmo MaxEnt. En él se encontró una asociación significativa entre la presencia del vector, los valores mínimos de la temperatura de la superficie terrestre, la mayor densidad de la cobertura vegetal en el área de estudio y la elevación del terreno, lo cual dio lugar a nuevas preguntas sobre las condiciones ambientales favorables a las poblaciones de *T. dimidiata*, en particular, y de los triatominos en general.

El algoritmo MaxEnt funciona como una caja negra, similar a los modelos cuyo método se basa en enfoques bayesianos y de redes neurales, a los modelos aditivos generalizados, y a los lineales generalizados (41). Pero aunque dicha aproximación permite entender mejor el conjunto y explicar claramente la presencia del vector en las áreas de recolección, su naturaleza como modelo del tipo de "caja negra" dificulta el conocimiento real de los valores y rangos de las variables que mejor explican la presencia del vector.

Teniendo en cuenta esta consideración, una vez conocidos los mayores focos potenciales de infestación, el paso siguiente ha sido explicar la presencia de *T. dimidiata*, pero con base en los valores observados en las variables biofísicas consideradas como de mayor relevancia y en otras que no se incluyeron en los modelos iniciales, pero que pueden ser importantes en la distribución del vector.

Además de explicar la distribución espacial de *T. dimidiata* en Colombia, también se procuró dilucidar algunos detalles de la fluctuación temporal de las poblaciones. Para ello se analizaron las series temporales de algunas variables físicas y ecológicas básicas utilizando las transformadas de Fourier (42).

El análisis armónico, o análisis de Fourier, se utiliza para el procesamiento digital de imágenes, principalmente en física e ingeniería, aunque hoy

se aplica en muchos campos, desde la predicción de la tendencia de las llamadas en un centro policial (Lewis B, Herbert R, Bell R. The application of Fourier analysis to forecasting the inbound call time series of a call centre. Proceedings of the International Congress on Modeling and Simulation MODSIM03; Townsville, Australia. 2003. p. 1281-6), hasta el análisis en imágenes de las series temporales del índice de vegetación (43) y de diversos fenómenos ambientales (44).

En síntesis, el objetivo de este trabajo fue determinar las condiciones ecológicas en el área de influencia de los focos potenciales de infestación de *T. dimidiata* en la región andina con base en un análisis espacio-temporal, y su relación con diversas variables biofísicas y con la cobertura vegetal mediante el modelado geoestadístico, la simulación condicional y el análisis de Fourier.

Materiales y metodos

Área de estudio

Se elaboró una base de datos en la cual se registró la presencia de *T. dimidiata* en viviendas muestreadas en los municipios de Soatá y Tipacoque en el departamento de Boyacá, y Capitanejo, Enciso, Macaravita, Molagavita, San Vicente de Chucurí y San José, en el departamento de Santander.

Con base en la información geoestadística de las áreas con mayor presencia de *T. dimidiata* en Colombia, se escogió una zona del nororiente de la Región Andina localizada entre los 6,2° y 7,0° de latitud norte, y los 72,2° y 73,0° de longitud oeste, específicamente entre las subregiones naturales de las montañas santandereanas, el cañón de los ríos Chicamocha y Suárez, el sur del macizo de Santurbán, el nororiente de las laderas de la Cordillera Oriental y el norte de la planicie cundiboyacense (figura 1a). En estas coordenadas se localizan los municipios pertenecientes a los departamentos de Boyacá (Tipacoque y Soatá) y de Santander (Capitanejo, Enciso, Macaravita, Molagavita, San José y San Vicente de Chucurí), en donde se ubicaron los ocho puntos de recolección de triatominos.

La altitud de estos puntos fluctuó entre los 755 m y los 2.938 m (figura 1b), lo que supone una gran variación en los valores de la temperatura ambiente y de la superficial, entre otros, pues abarcan todos los pisos térmicos y condiciones climáticas, desde el clima templado seco del cañón del Chicamocha hasta los climas templados y fríos.

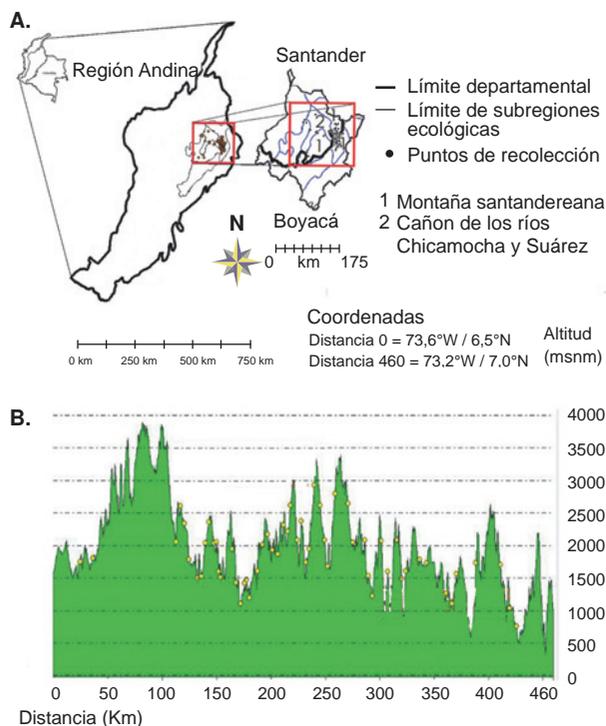


Figura 1. A. Región Andina de Colombia. En el recuadro se ve el área de recolección. **B.** Perfil altitudinal de los puntos de recolección de *T. dimidiata* en los ecótopos de la montaña santandereana (a) y el cañón del Chicamocha (b). En el recuadro se destaca con puntos amarillos la altitud de los puntos de recolección de *T. dimidiata*, incluidos el punto más elevado y el menos elevado, según la ruta mostrada en el mapa con el trazo sólido de color amarillo. Los trazos sólidos de color negro representan los límites de los ecótopos. Mapa elaborado a partir del modelo digital de elevación (MDE) del *SRTM Worldwide Elevation Data*, con 3 arcossegundos de resolución

Modelos de temperatura y humedad relativa media del ambiente en las áreas de recolección

Para el modelado descriptivo de las variables bioclimáticas a nivel macro, relevantes para explicar las condiciones ecológicas que rigen la distribución de *T. dimidiata* en el área de estudio, se utilizaron los datos del Modelo Climático Regional Eta-CPTEC del Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais (INPE) de Brasil, los cuales incluyen proyecciones sobre el cambio climático en Suramérica con una resolución espacial de 40 km para los períodos de 1961 a 1990 y de 2010 a 2100 en las condiciones de medias de emisiones SRES A1B (45) del modelo global *Hadley Centre Coupled Model*, versión 3 (HadCM3), ofrecidas por el *Metoffice Hadley Centre* (MOHC) del Reino Unido en el escenario A1B, es decir, crecimiento económico y poblacional rápido en un mundo globalizado (acentuada interacción y convergencia entre países).

El modelo HadCM3 es del tipo atmósfera-océano, de resolución atmosférica vertical terrestre de 19 niveles y 14 bandas espectrales, y no necesita ningún tipo de ajuste de flujo para producir buenas simulaciones; el modelo funciona con base en el concepto de *Perturbed Physics Ensembles* (PPE). En el artículo de Gordon, *et al.* (46), puede hallarse una descripción detallada del modelo.

Se tuvieron en cuenta los datos del subconjunto de control de las situaciones en que la temperatura es un parámetro resultante de la media de algunas de sus variables: temperatura ambiente (T_{amb}), temperatura a dos metros de la superficie del suelo (T_{2m}), temperatura a nivel de la superficie del suelo (T_{ms}) y temperatura en el suelo cubierto (T_{sc}). La última variable estudiada en el marco del modelo HadCM3 fue la humedad relativa media del ambiente.

Pluviosidad y cobertura vegetal

Además del modelo HadCM3, también se consideró la pluviosidad en el área de los puntos de recolección. Los valores de la pluviosidad correspondieron a los datos de la precipitación mensual acumulada registrados por la *Tropical Rainforest Measuring Mission* (TRMM), producto 3B43V6, con resolución espacial de 5 km, disponible para cualquier coordenada geográfica de Suramérica. Los datos de la TRMM son distribuidos por el *Data and Information Services Center* (DISC) del *Distributed Active Archive System* (DAAC), a través de *Goddard Earth Sciences* (GES) de la NASA.

Dichos datos se interpretaron conforme a los resultados obtenidos en los análisis estadísticos descriptivos y de acuerdo con la geolocalización de cada área de muestreo, y luego se compararon con los obtenidos para los departamentos y se interpretaron conforme a los rangos de valores reportados en la bibliografía correspondiente.

Como variable ecológica, se tuvo en cuenta la densidad de la cobertura vegetal según los resultados de la aplicación de la versión 2 del índice mejorado de vegetación (*Enhanced Vegetation Index 2*, EVI2), el cual se aplica utilizando la siguiente fórmula (47):

$$EVI2 = 2.5 * \frac{NIR - Red}{(NIR + 2.4 * Red + 1)},$$

donde *NIR* corresponde a la banda infrarroja cercana del espectro electromagnético y *Red*, a la banda roja del espectro.

La principal ventaja de este índice es que no se ve afectado por puntos de saturación, como puede suceder con el clásico índice normalizado diferencial de la vegetación (*Normalized Difference*

Vegetation Index, NDVI), lo cual lo hace ideal para su uso en áreas de vegetación muy densa, como sucede en los trópicos (47-49).

El cálculo del EVI2 se hace con imágenes MODIS del producto MOD13, colección 005, con resolución espacial de 250 m. Los datos MODIS son distribuidos por el *Land Processes Distributed Active Archive Center* (LP-DAAC) de la *US Geological Survey* (USGS), del centro *Earth Resources Observation and Science* (EROS) (<https://lpdaac.usgs.gov>).

Los datos de este cálculo se obtuvieron del *Laboratorio de Sensoriamento Remoto Aplicado à Agricultura e Floresta* (LAF), del INPE de Brasil (<http://www.dsr.inpe.br/laf/>). En diversos trabajos llevados a cabo en zonas tropicales, se ha sugerido que las amplitudes en los armónicos son bajas cuando se aplica el EVI2 en bosques primarios y secundarios.

Todas las variables se evaluaron en los meses de mayo (mes de muestreo en el departamento de Boyacá en el 2007) y de junio (mes de muestreo en el departamento de Santander en el mismo año). Al no disponerse de series de datos del 2007 en el modelo HadCM3, se recurrió a las series de los años 2010 a 2015, tanto para las áreas de recolección de *T. dimidiata* como para las regiones ecológicas de los departamentos incluidos. Estas series se validaron con las series de datos del HadCM3 para esos meses entre 1981 y 1990. Los datos de los productos MODIS y TRMM se validaron con las series de los años 2000 a 2006 y 2008 a 2014, respectivamente.

Análisis armónico

Para el análisis de un conjunto discreto de datos, se aplica la transformada discreta de Fourier (TDF). En este caso, se empleó específicamente la transformada rápida de Fourier (FFT), que es un algoritmo de eficiencia computacional para calcular la TDF, así como el lenguaje Python, por el fácil manejo de sus comandos y su amplia librería científica (SciPy).

En la ventana de tiempo objeto de análisis, la transformada de Fourier arroja dos valores: una amplitud que indica la intensidad de variación de la serie temporal asociada a la periodicidad del evento, y una fase que toma valores entre 0 y 2π para indicar el momento en el periodo en que se da la máxima variación.

Las series de Fourier responden a la siguiente ecuación básica:

$$F\left(\frac{n}{NT}\right) = \frac{1}{N} \sum_{k=0}^{N-1} m(kT) e^{-j \frac{2\pi nk}{N}},$$

donde N es el número de muestras de la ventana que se va a analizar, T es el período de muestreo, F es la frecuencia de muestreo, n es el índice de la frecuencia cuyo valor se quiere obtener, y $m(kT)$ indica la muestra tomada en el instante kT (muestra 'késima') de la ventana.

Entre las coordenadas $6,2^\circ$ y $7,4^\circ$ N y $71,8^\circ$ y $73,0^\circ$ O en Boyacá y Santander, se obtuvieron datos mensuales de pluviosidad y cobertura vegetal desde enero de 2001 hasta diciembre de 2012 en 49 localidades diferentes. Se aplicó la transformada de Fourier a cada localidad y se graficó el resultado del espectro de amplitud de las ondas en función del tiempo, lo cual permite una mejor comprensión de la periodicidad de dicho patrón en la señal y la detección de algún posible patrón en las variables bioclimáticas que pueda tener relación con el ciclo de vida de *T. dimidiata* y facilite la adopción de decisiones relacionadas con su control.

Resultados

Los datos mostraron que en Santander no se recolectaron ejemplares del vector en el domicilio, sino en ecótopos del peridomicilio o el extradomicilio, en tanto que en los municipios boyacences se encontraron en el domicilio.

En Boyacá hubo 98 reportes de triatominos en 28 casas en el municipio de Soatá y 24 en sendas casas de Tipacoque. En San Vicente de Chucurí, Santander, se obtuvieron 17 reportes en cinco casas; en Macaravita, ocho en una casa; en Molagavita, nueve en una vivienda; en Enciso, seis en una vivienda; en Capitanejo, 50 en seis casas, y en San José, seis reportes en una vivienda. Los datos de los municipios de Boyacá correspondieron al mes de mayo, y las de Santander, al mes de junio de 2007.

Temperatura ambiente media

En el cuadro 1a, en la franja latitudinal más ecuatorial de las localidades de muestreo ($6,2^\circ$ y $6,6^\circ$ N), se observa que la temperatura ambiente (T_{amb}) media en los meses de mayo y junio de 2010 a 2015 osciló entre $29,3$ y $33,1^\circ\text{C}$. Esta franja se encuentra en el rango que, según la literatura, favorece ciclos de vida cortos en los triatominos (temperatura superior a 28°C) (21-24).

Según el rango de los valores mínimos y máximos, principalmente en los cuartiles inferior y superior, la temperatura ambiente en esta zona y en esos

Cuadro 1. Estadística descriptiva de los valores de: T_{amb} , T_{2m} y T_{ms} ($^{\circ}$ C) entre 2010 y 2015 en las áreas de recolección de *T. dimidiata*

Mes / Latitud (N) y Longitud (O)	n	\bar{X}	Min	Max	c_1	c_s	S	Sk	K
T_{amb}									
Mayo, 7,0° N / 7,4° N									
72,6° O / 73,0° O	6	32,6	31,7	33,1	32	33,1	0,6	-1	-1,5
72,2° O / 72,6° O	6	33,3	31,7	34,7	32,5	34	1,1	-0,3	-0,9
71,8° O / 72,2° O	6	31,0	30,2	31,8	30,8	31,2	0,5	0,0	1,2
Mayo, 6,6° N / 7,0° N									
72,6° O / 73,0° O	6	32,1	31,3	32,6	31,8	32,4	0,4	-0,8	0,0
72,2° O / 72,6° O	6	33,0	31,7	34,1	32,6	33,5	0,8	-0,6	0,6
71,8° O / 72,2° O	6	31,9	30,7	33,4	31,7	31,9	0,9	0,9	2,8
Mayo, 6,2° N / 6,6° N									
72,6° O / 73,0° O	6	32,7	31,8	33,2	32,5	33	0,5	-1,4	1,8
72,2° O / 72,6° O	6	33,1	31,9	33,9	32,9	33,6	0,7	-1	1,5
71,8° O / 72,2° O	6	31,3	30,4	32,4	30,9	31,5	0,7	1,1	2,1
Junio, 7,0° N / 7,4° N									
72,6° O / 73,0° O	5	32,7	31,3	33,9	32	33,1	1	-0,3	-0,9
72,2° O / 72,6° O	5	31,8	30	32,9	31	32,7	1,2	-0,8	-1,4
71,8° O / 72,2° O	5	29,9	29	30,7	29,4	30,4	0,7	-0,3	-1,6
Junio 6,6° N / 7,0° N									
72,6° O / 73,0° O	5	32,2	31,2	33,2	31,6	32,5	0,8	-0,2	-1,4
72,2° O / 72,6° O	5	31,3	29,9	32,3	30,5	32,1	1,1	-0,6	-2,3
71,8° O / 72,2° O	5	29,4	28,2	30,5	28,9	30	0,9	-0,3	-1,3
Junio 6,2° N / 6,6° N									
72,6° O / 73,0° O	5	32,2	30,9	33,3	31,5	32,8	1,0	-0,5	-1,4
72,2° O / 72,6° O	5	31,1	29,8	32,1	30,3	31,9	1,0	-0,6	-2,3
71,8° O / 72,2° O	5	29,3	28,3	30,1	29	29,6	0,7	-0,4	0,3
T_{2m}									
Mayo 7,0° N / 7,4° N									
72,6° O / 73,0° O	6	17,4	16,4	18,3	17,0	17,6	0,6	-0,1	0,7
72,2° O / 72,6° O	6	11,9	10,8	13,2	11,5	12,2	0,8	0,4	1,2
71,8° O / 72,2° O	6	18,5	17,8	19,2	18,2	18,8	0,5	-0,2	-0,6
Mayo 6,6° N / 7,0° N									
72,6° O / 73,0° O	6	18,8	18,0	19,5	18,4	19,0	0,5	0,1	0,3
72,2° O / 72,6° O	6	12,0	11,0	13,2	11,7	12,3	0,7	0,4	1,3
71,8° O / 72,2° O	6	12,7	11,6	13,8	12,3	13,1	0,7	0,3	0,7
Mayo 6,2° N / 6,6° N									
72,6° O / 73,0° O	6	14,1	13,2	15,2	13,8	14,4	0,7	0,4	1,2
72,2° O / 72,6° O	6	10,8	9,7	12,2	10,6	11,1	0,8	0,5	1,8
71,8° O / 72,2° O	6	14,4	13,5	15,8	14,1	14,4	0,8	1,3	3,1
Junio 7,0° N / 7,4° N									
72,6° O / 73,0° O	5	16,8	16,5	17,1	16,57	16,98	0,26	-0,09	-2,39
72,2° O / 72,6° O	5	10,9	10,4	11,64	10,51	11,01	0,49	0,76	0,19
71,8° O / 72,2° O	5	17,6	17,3	17,97	17,35	17,88	0,32	0,65	-3,04
Junio 6,6° N / 7,0° N									
72,6° O / 73,0° O	5	18,26	18,02	18,45	18,12	18,43	0,19	-0,27	-2,35
72,2° O / 72,6° O	5	11,12	10,71	11,75	10,72	11,21	0,43	0,68	-0,14
71,8° O / 72,2° O	5	11,72	11,29	12,32	11,36	11,91	0,42	0,56	-0,8
Junio 6,2° N / 6,6° N									
72,6° O / 73,0° O	4	13,13	12,91	13,36	12,92	13,35	0,25	0,01	-5,91
72,2° O / 72,6° O	4	9,56	9,24	9,86	9,28	9,83	0,32	-0,03	-5,64
71,8° O / 72,2° O	4	13,46	13	13,8	13,16	13,77	0,38	-0,56	-2,7
T_{ms}									
Mayo 7,0° N / 7,4° N									
72,6° O / 73,0° O	6	20,1	17	22,1	18,6	22,1	2	-0,5	-1
72,2° O / 72,6° O	6	16,4	15,3	17,3	15,7	17,1	0,8	-0,1	-3
71,8° O / 72,2° O	6	17,9	15,6	20	15,9	19,3	1,9	-0,4	-2
Mayo 6,6° N / 7,0° N									
72,6° O / 73,0° O	6	20,7	16,9	22,8	18,6	22,4	2,4	-1	-1
72,2° O / 72,6° O	6	17	15,1	18,1	16,8	18	1,1	-1	2
71,8° O / 72,2° O	6	18,5	16,2	20,5	17,4	19,6	1,6	0	-1
Mayo 6,2° N / 6,6° N									
72,6° O / 73,0° O	6	19,8	16,9	21,5	17,1	21,4	2,2	-0,9	-2
72,2° O / 72,6° O	6	15,2	14,8	15,7	15	15,4	0,3	-0,2	0
71,8° O / 72,2° O	6	17	14,6	18,8	14,9	18	1,8	-0,8	-2
Junio 7,0° N / 7,4° N									
72,6° O / 73,0° O	5	20,6	18,1	22	20,3	21,8	1,6	-1	1
72,2° O / 72,6° O	5	16,1	15,3	16,7	15,5	16,5	0,6	-1	-3
71,8° O / 72,2° O	5	17,6	14,7	19,9	16	18,9	2,2	-1	-2
Junio 6,6° N / 7,0° N									
72,6° O / 73,0° O	5	19,6	17,1	21	19,4	20,2	1,5	-1	2,4
72,2° O / 72,6° O	5	16	15,2	18,4	15,3	15,6	1,4	2	4,7
71,8° O / 72,2° O	5	18,1	15,1	20,6	17,4	19,1	2	-1	0,6
Junio 6,2° N / 6,6° N									
72,6° O / 73,0° O	5	19,2	16,5	20,8	16,9	20,8	2,3	-1	-3
72,2° O / 72,6° O	5	15,1	14,4	15,5	15,1	15,4	0,5	-1	2
71,8° O / 72,2° O	5	16,6	14	18,6	14,8	18,4	2,1	0	-3

n: número de casos; \bar{X} : media aritmética; Min: valor mínimo; Max: valor máximo; c_1 : cuartil inferior; c_s : cuartil superior; S: desviación estándar; Sk: asimetría; K: curtosis (apuntamiento). Coeficiente de asimetría de Fisher (g1): g1>0, positivo; g1=0 \pm 0,5, simétrico; g1<0, negativo. Coeficiente de curtosis (g2): g2=0 \pm 0,5, mesocúrtica; g2>0, leptocúrtica; g2<0, platicúrtica

meses es relativamente estable, lo cual satisface las necesidades de los triatominos. En general, el mínimo observado fue de 28,3 °C y el máximo fue de 33,9 °C.

Los resultados estadísticos indicaron que el coeficiente de asimetría de los valores de la temperatura del mes de mayo de los años 2010 a 2015 se agruparon por debajo de la media observada para cada área, pero nunca por debajo de 28 °C.

Con respecto al mes de junio, los valores se distribuyeron de forma relativamente simétrica en la mayoría de las coordenadas longitudinales (oriente-occidente). En otras palabras, en junio los valores fueron algo más dispersos que en mayo, lo cual permitiría concluir que, comparativamente, en junio se presentarían ciclos de vida más cortos en los triatominos.

Por otro lado, al comparar los meses de mayo y junio, los resultados indicaron que en el área comprendida entre los 7,6°N y 73°O, franja en la que se localiza el municipio de Soatá (Boyacá), las condiciones ambientales en mayo eran más estables para las necesidades del ciclo de vida de los triatominos.

El coeficiente de curtosis indicó que, en la mayoría de las franjas longitudinales, la distribución fue muy apiñada (leptocúrtica) en mayo, y fue muy dispersa

(platicúrtica) en junio, lo cual concuerda con la interpretación del coeficiente de asimetría, dado el acentuado grado de concentración de los valores de la temperatura en mayo y la condición inversa en junio.

Una dispersión similar de los valores de la T_{amb} se observó en las franjas longitudinales del rango latitudinal entre los 6,6° y los 7,0°N, y en los rangos longitudinales entre los 72,6° y los 73,0°O y los 73,0° y los 73,4°O, donde se encuentran las condiciones más estables para los triatominos. En estas franjas de latitud y longitud, se localizan los municipios de Capitanejo, Macaravita, Tipacoque y Molagavita. En la franja longitudinal entre los 73,0° y los 73,4°O, se localiza el municipio de San Vicente de Chucurí, localidad con índices de infestación por triatominos de entre 5 y 7%.

El comportamiento interanual de la media de la T_{amb} (figura 2a) entre 2010 y 2015 sugiere que en junio hubo una inversión en los valores correspondientes a la franja longitudinal de los 72,6°O con respecto a la de los 73,0°O, en tanto que, en la franja longitudinal más hacia el oriente de la cordillera, se registraron menores valores en todos los casos. En cuanto a sus características geográficas, esa franja es la más influenciada por la zona de alta montaña del Parque Nacional Natural El Cocuy.

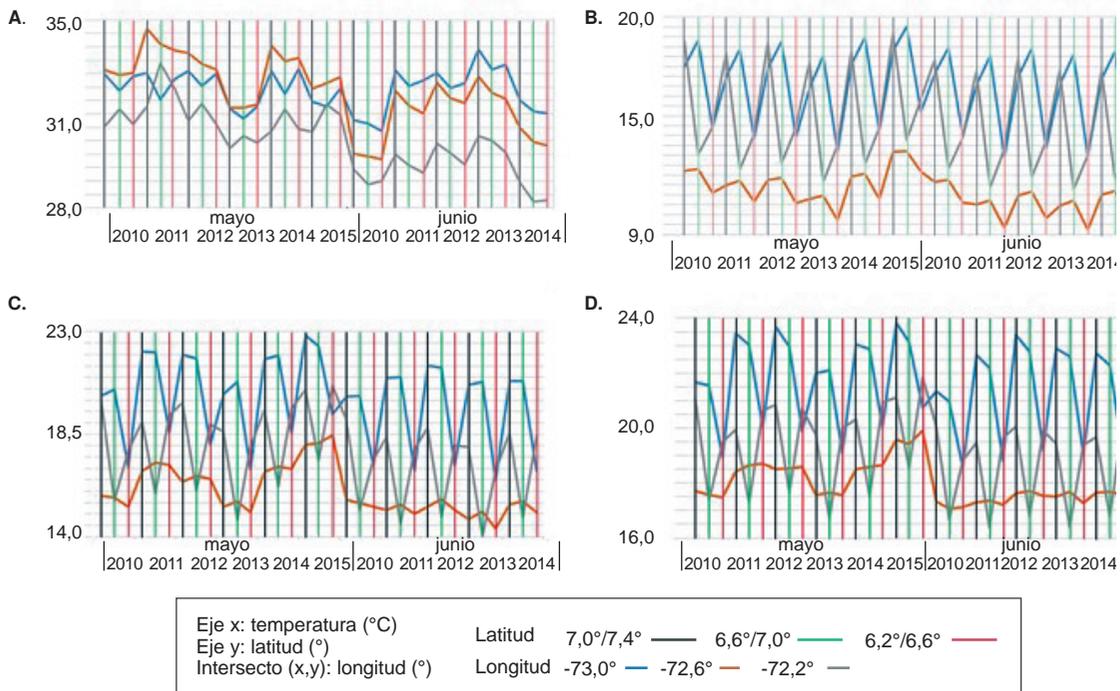


Figura 2. Valores de la T_{amb} (A), T_{2m} (B), T_{ms} (C) y T_{sc} (D) en las diferentes franjas latitudinales y longitudinales en los meses de mayo y junio entre 2010 y 2015

En la figura 3 a y b, se observa cómo de mayo a junio se registró un desplazamiento espacial de los valores máximos y mínimos de la temperatura media hacia el oeste de las ecorregiones, lo cual implica una exposición de los triatomos localizados en la ladera occidental de la Cordillera Oriental y la frontera norte de la montaña santandereana y el oriente del cañón de los ríos Chicamocha y Suárez a temperaturas algo más bajas; este sector tiene los registros más bajos del vector según la base de datos utilizada. Una situación inversa se presentó con las poblaciones de triatomos localizados en la porción nororiental del Magdalena Medio, y las

localizadas en la región central del cañón, es decir, las áreas en las que los puntos de reporte fueron más dispersos.

Temperatura promedio a dos metros de la superficie del suelo

Es evidente que la temperatura constituye un parámetro biofísico de primer orden para comprender la ecología de los triatomos. Hasta ahora se había logrado inferir las condiciones generales de la temperatura media en las áreas donde hay registro de *T. dimidiata*, es decir, en una escala vertical grosera, lo que es importante para interpretar el

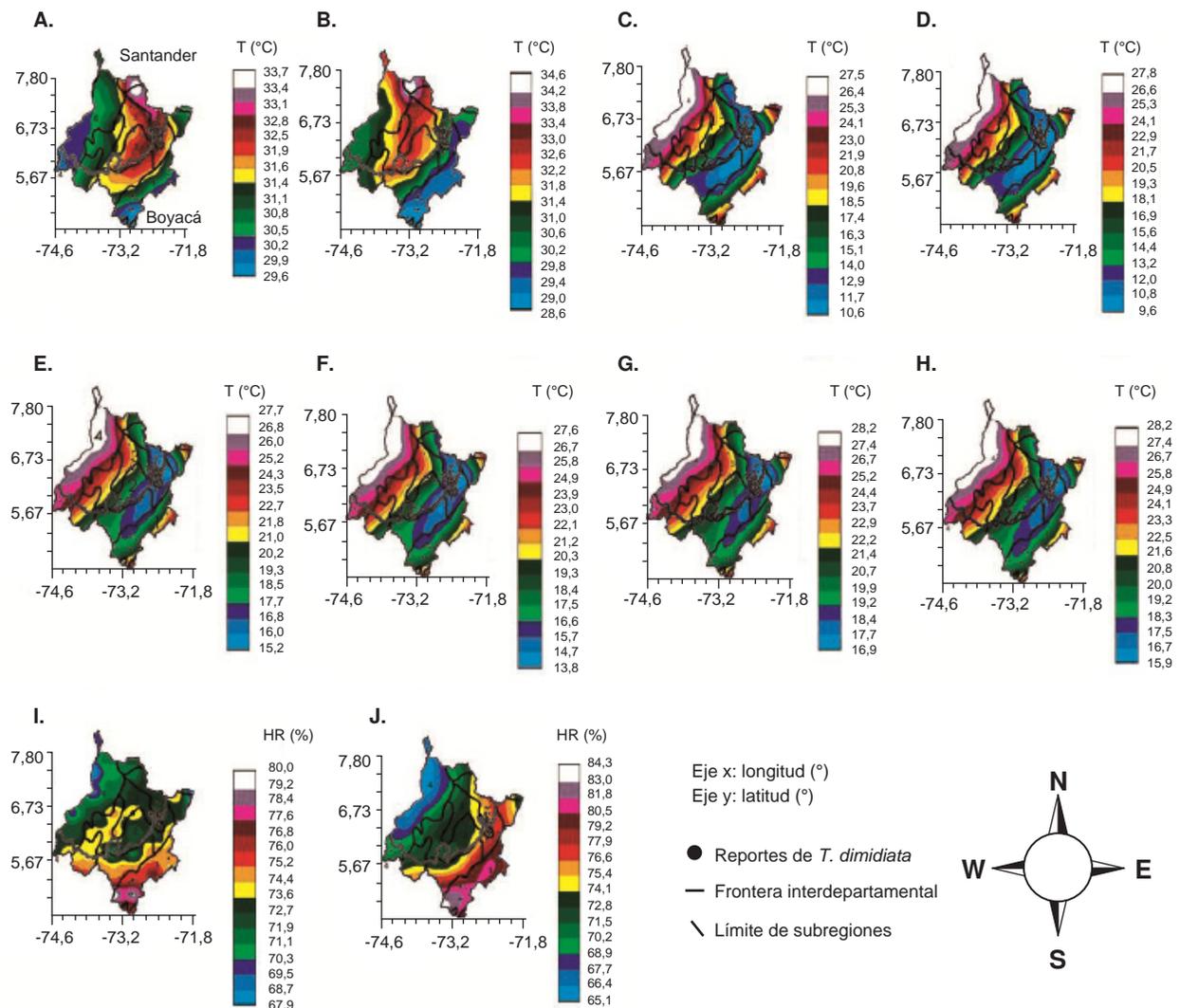


Figura 3. Mapas resultantes de la interpolación por *krigeage* del promedio de los años 2010 y 2015 para la T_{amb} de mayo (A) y junio (B); la T_{zm} de mayo (C) y junio (D); la T_{ms} de mayo (E) y junio (F); la T_{sc} de mayo (G) y junio (H). Interpolación por *krigeage* de la humedad relativa para mayo (I) y junio (J).

(1) Ladera occidental de la Cordillera Central; (2) montaña santandereana; (3) cañón de los ríos Chicamocha y Suárez; (4) Magdalena Medio. Los puntos indican los sitios de recolección de *T. dimidiata*. Distancia de separación en grados decimales en los variogramas isotrópicos. Resolución espacial: 40 km

contexto ambiental de los biotopos donde estos triatominos están presentes. Sin embargo, como se puede deducir de los trabajos en campo y en el laboratorio ya citados, los triatominos responden a variaciones bien localizadas del ambiente.

Por consiguiente, se impone mejorar la resolución horizontal y la vertical de la temperatura, o ambas. En este caso, el modelo escogido cuenta con una serie de variables que mejoran la resolución vertical de este parámetro, en tanto que el ajuste de la resolución horizontal se plantea para futuros estudios. A continuación se presentan los resultados conforme a los valores medios de la temperatura promedio a dos metros del suelo (T_{2m}) en los ecótopos y localidades con presencia de *T. dimidiata*.

En todos los rangos latitudinales y longitudinales de las áreas de muestreo, fue posible observar valores medios de temperatura significativamente más bajos que la media de la temperatura ambiente general, tanto en mayo como en junio (cuadro 1b).

La temperatura mínima (9,2 °C) registrada en junio sugiere que esta variable pudo llegar a ser entre 19 y 20°C más baja que la mínima registrada para la temperatura ambiente (29,4 °C). Por lo tanto, la temperatura media registrada para la zona más densamente poblada por vectores (9,6 °C), correspondió a la media más baja registrada entre las franjas latitudinales y longitudinales consideradas en el estudio. Estos registros mínimos de la temperatura media coincidieron con el mínimo reportado como el límite de temperatura inferior soportable para los triatominos de regiones latitudinales más septentrionales, como lo sugieren Galvão, *et al.* (50).

En la figura 2b se puede observar la variación anual de los valores medios de la T_{2m} . En la figura se observa también que: (i) en la franja longitudinal de los 72,2°O y los 72,6°O, siempre se presentó la menor media de T_{2m} ; (ii) en esta misma longitud, la franja latitudinal más ecuatorial (6,2° y 6,6°N) siempre presentó la menor media de temperatura; (iii) en mayo se presentaron los picos más altos de T_{2m} ; (iv) en la franja latitudinal (6,2° y 6,6°N), la diferencia de temperatura entre la franja (72,2° a 72,6°O) y sus vecinas, fue regular y, aproximadamente, 3,5 °C menor tanto en mayo como en junio.

En la figura 3, c y d, correspondientes a mayo y junio, respectivamente, se observa claramente la variación de la T_{2m} entre las subregiones ecológicas de los departamentos en cuestión. En estos mapas puede verse que la zona de menor T_{2m} media forma lo que se podría llamar una depresión

de la temperatura a nivel espacial (áreas en azul de la figura 3, c y d), lo cual coincide en cuanto a su orientación y localización (SO-NO) con la cuenca del río Sogamoso, en un área encañonada que colinda hacia el noreste con el nudo de Santurbán y hacia el este con la Sierra Nevada del Cocuy, cuyas elevaciones superan los 2.500 y 3.000 msnm, en tanto que en su costado oeste puede llegar a elevaciones por encima de los 2.000 msnm.

Temperatura media de la superficie del suelo

Los menores valores medios de la temperatura media de la superficie del suelo (T_{ms}) (15,2 °C en mayo y 15,1 °C en junio), se encontraron justamente en las franjas latitudinal y longitudinal donde se reportó la presencia de *T. dimidiata* durante la época estudiada (latitud: 6,2° y 6,6°N; longitud: 72,2° y 72,6°O). Por otro lado, en la franja latitudinal y en la longitudinal (7,0° y 7,4°N; 73,0° y 73,4°O) donde no ha habido reportes de triatominos, o son más escasos, se presentaron los mayores valores medios de T_{ms} (cuadro 1c).

En la figura 2c se aprecia la fluctuación de la T_{ms} en cada franja latitudinal y longitudinal en el periodo de 2010 a 2015. Puede constatar que los menores valores de temperatura media se registraron en la franja con más reportes del vector (latitud: 6,2° y 6,6°N; longitud: 72,2° y 72,6°O) tanto en mayo como en junio.

Para confirmar lo que hasta ahora se ha planteado, puede recurrirse a los datos de la temperatura en el suelo cubierto (T_{sc}) (figura 2d), los cuales revelan que la T_{sc} media fue, por lo menos, 2 °C más alta que la media de la T_{ms} , y en algunas localidades, hasta 6 °C más alta aun cuando siguió prácticamente el mismo patrón de las fluctuaciones encontradas en el lapso estudiado y en cada franja latitudinal y longitudinal.

La interpolación de los valores según las subregiones ecológicas de los dos departamentos permite ver que la variación de la T_{ms} (figura 2c, d) siguió el mismo patrón espacial de la T_{sc} (figura 2e, f), aunque con una media 2 °C más alta, aproximadamente. Este mismo patrón de distribución espacial se observó en los valores de la T_{2m} , pero a temperaturas más bajas, lo cual sugiere una variación resultante de estas tres variables a nivel local y regional.

Densidad de la cobertura vegetal y pluviosidad

Se observó que, comparativamente, la densidad promedio de la cobertura vegetal en las áreas de muestreo de Santander fue mayor que en Boyacá

(cuadro 2). Como se mencionó en la sección de materiales y métodos, según la base de datos utilizada no hubo recolección del vector domiciliado en Santander, pues todos los ejemplares recolectados correspondían al vector selvático, mientras que en los municipios boyacences se dio el caso inverso, tanto en los biotopos simplificados y marcadamente antrópicos (figura 4a) como en aquellos con una cobertura vegetal densa (figura 4b), correspondiente a una matriz de bosques fragmentados, como puede inferirse de los valores del EVI2 obtenidos punto a punto (figura 4b).

En condiciones normales, la alta pluviosidad en el trópico se asocia con una mayor densidad de la cobertura vegetal. En este caso, los valores de la precipitación de los municipios boyacences fueron significativamente más altos que los observados en los municipios santandereanos (figura 4c), por lo que cabía esperar valores del EVI2 más altos en los lugares de muestreo de Boyacá. Se evidenció que los valores del EVI2 en los sitios de muestreo en este departamento correspondían a áreas cuya cobertura vegetal se ha visto sometida a la intervención del hombre, transformándose en formas más simplificadas y menos densas en comparación con los lugares de muestreo en Santander, aspecto que se puede confirmar visualmente en las imágenes satelitales correspondientes.

Análisis armónico de la densidad de la cobertura vegetal y la pluviosidad

Otra situación que se detectó y que vale la pena explorar, fue el comportamiento de las variables físicas y ecológicas a lo largo del año, lo cual es uno de los factores determinantes en la fluctuación de las poblaciones de *T. dimidiata* y que, en el presente estudio, se expresaron en los armónicos de la densidad, de la precipitación mensual y la cobertura vegetal (EVI2).

Cuadro 2. Estadística descriptiva de los valores del EVI2 y la pluviosidad entre 2010 y 2015 en las áreas de recolección de *Triatoma dimidiata*

Variable	n	\bar{X}	Min	Max	c_1	c_s	S	Sk	K
Departamento									
EVI2									
Boyacá	76	0,4	0,1	0,5	0,3	0,4	0,1	-1,5	3,6
Santander	24	0,5	0,4	0,7	0,5	0,6	0,1	0,6	-0,6
Pluviosidad									
Boyacá	2	231	231	231	231	231	0		
Santander	7	152	141	172	149	154	9,4	1,5	3,6

n: número de casos; \bar{X} : media aritmética; Min: valor mínimo; Max: valor máximo; c_1 : cuartil inferior; c_s : cuartil superior; S: desviación estándar; Sk: asimetría; K: índice de curtosis (apuntamiento)

Los datos de la pluviosidad y del EVI2 en los diferentes sectores exhibieron un patrón muy similar, con una máxima variación en los periodos de 12 y 24 meses, siendo más predominante este último.

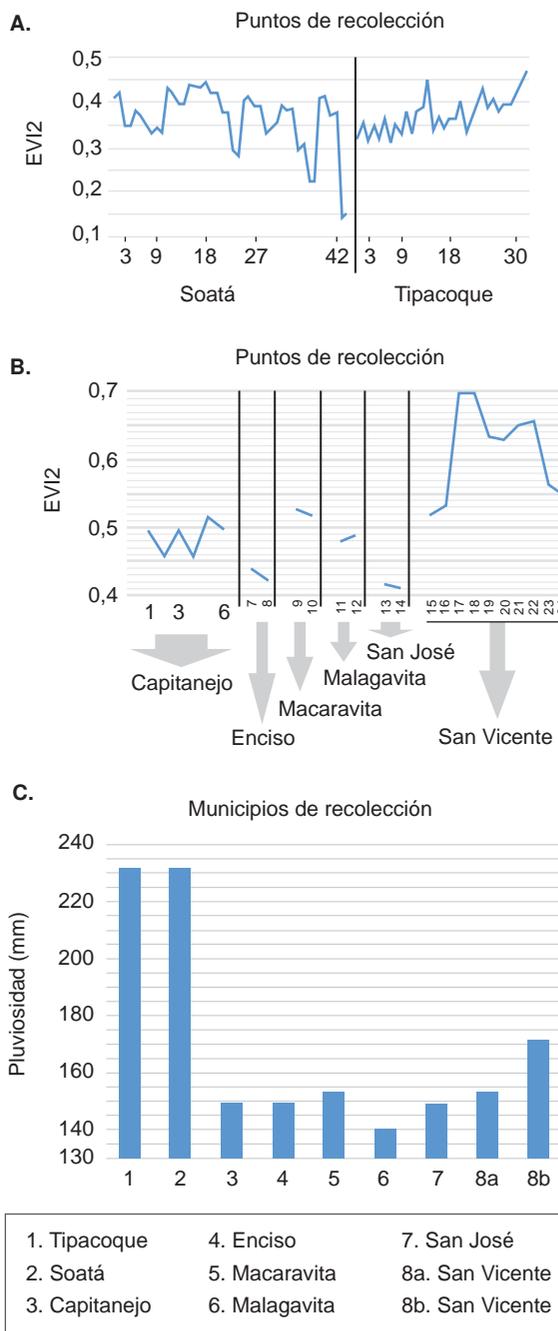


Figura 4. Valores del EVI2 en los puntos de recolección de *T. dimidiata* en municipios de Boyacá (A) y Santander (B) en mayo y junio de 2007. Valores de (A) y (B) conforme al promedio mensual de imágenes MODIS, producto MOD13, colección 005, resolución espacial de 250 m; valores de (C) conforme al acumulado mensual para ambos departamentos en sensor TRMM, resolución espacial de 5 km

En el cuadro 3, a y b, se presentan la amplitud y las fases de la pluviosidad y de la cobertura vegetal, respectivamente. A pesar de que los datos del muestreo de las distintas localidades fueron diferentes entre sí, se encontró que los patrones de variación de los datos de pluviosidad fueron los mismos, es decir, en todos los lugares la variación de las lluvias siguió los mismos patrones para los periodos bienal y anual, conforme se observa en la figura 5, a y b.

De los datos del cuadro 3 se desprende que en el período anual se presentó una mayor variación alrededor de noviembre y, en el bienal, la máxima se dio en el mes de agosto del segundo año (2002).

Algo similar ocurrió con los índices de cobertura vegetal en cada localidad, que si bien no obedecieron exactamente al mismo patrón, registraron la misma tendencia, aunque con diferentes intensidades de variación en los periodos anuales y bienales, lo cual permite a las poblaciones de *T. dimidiata* desarrollarse tanto en biotopos simplificados y acentuadamente antrópicos (figura 4a) como en biotopos con cobertura vegetal densa (figura 4b). A manera de ejemplo, se presentan dos casos: la localidad de Enciso en Santander y la de Tipacoque en Boyacá (figura 5, c, d, e y f).

En el cuadro 3b se observa la fase de los dos periodos. En Tipacoque, el máximo anual se dio hacia el mes de octubre en el periodo bienal, y su máximo se registró entre noviembre y diciembre del primer año (2001). En Enciso, se observó un pico a mediados de noviembre en su periodo anual, y en el periodo bienal el máximo ocurrió alrededor del mes de mayo del segundo año (2002).

Humedad relativa media

La humedad relativa fue alta en todas las latitudes y longitudes geográficas (cuadro 4) y en los dos meses, inclusive al considerar los mínimos observados. Los valores, correspondientes al período de 2010 a 2015, fluctuaron entre 66,8 y 85,1 %, lo cual indica una alta pluviosidad en la zona, por lo que se asumió que las condiciones climáticas no difirieron mucho de las encontradas en el 2007, año en que se efectuaron las actividades de muestreo.

En la figura 3, i y j, se presenta el comportamiento espacial de la humedad relativa media y puede observarse cierta tendencia al incremento en la franja longitudinal correspondiente a los 72,2° y los 72,6°O, es decir, aquella donde la temperatura

Cuadro 3. Parámetros de los dos armónicos principales de pluviosidad para la localidad de Capitanejo (a), y parámetros de los dos armónicos principales de la cobertura vegetal para las localidades de Tipacoque y Enciso (b)

Municipio	Periodo	Amplitud	Fase
(a) Armónico de la pluviosidad			
Capitanejo	12	243,138	305,254
	24	286,300	276,250
(b) Armónico del EVI2			
Enciso	12	184,574	313,499
	24	332,681	231,852
Tipacoque	12	324,080	279,144
	24	517,742	161,842

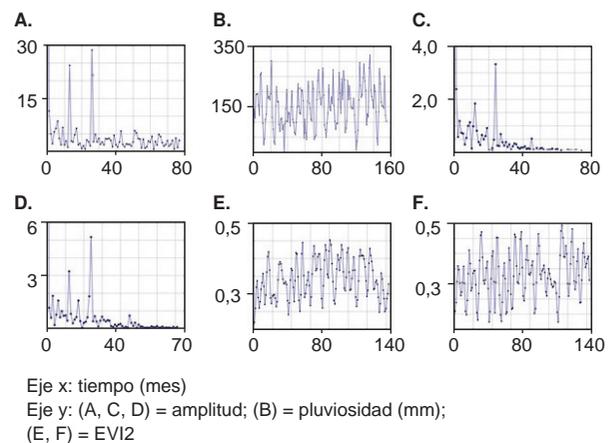


Figura 5. (A) Espectro de amplitudes de la transformada de Fourier en función del tiempo y la pluviosidad. (B) Espectro de amplitudes de la transformada de Fourier en función del tiempo y de los datos de pluviosidad en Capitanejo. (C) Espectro de amplitudes de la transformada de Fourier en función del tiempo y de los datos de pluviosidad en Enciso. (D) Espectro de amplitudes de la transformada de Fourier en función del tiempo y de los datos de pluviosidad en Tipacoque. (E) Espectro de amplitudes de la transformada de Fourier en función del tiempo y de los datos del EVI2 en Enciso. (F) Espectro de amplitudes de la transformada de Fourier en función del tiempo y de los datos del EVI2 en Tipacoque

media del ambiente se mostró ligeramente menor, lo cual fue más evidente en los valores correspondientes a junio.

La concentración de *T. dimidiata* en refugios más secos podría resultar en la infestación del domicilio a partir de los remanentes de bosques cercanos en áreas que, como la zona de estudio, han estado sometidos a cambios antrópicos. Esto, a su vez, sugiere que puede haber una mayor incidencia en la ingestión de sangre y, consecuentemente, un aumento en el tamaño de las poblaciones. En las figuras también se observa un aumento espacial del porcentaje de humedad relativa entre mayo y junio, sobre todo en las áreas correspondientes

Cuadro 4. Estadística descriptiva de los valores de humedad relativa entre 2010 y 2015 en las áreas de recolección de *Triatoma dimidiata* entre las latitudes 6,2° y 6,6°N y entre las longitudes 72,2° y 73,0°O

Latitud (N)/Longitud (O)	n	\bar{X}	Min	Max	c_1	c_3	S	Sk	K
Mayo Lat 7,0°									
73,0°/73,4°	6	73,1	69,9	76,8	71,5	74,6	2,6	0,3	-1,0
72,6°/73,0°	6	73,2	69,4	79,9	70,0	76,4	4,2	0,9	-0,5
72,2°/72,6°	6	75,0	71,1	81,7	71,9	79,3	4,4	1,0	-1,2
Junio Lat 7,0°									
73,0°/73,4°	6	73,1	69,9	76,8	71,5	74,6	2,6	0,3	-1,0
72,6°/73,0°	6	73,2	69,4	79,9	70,0	76,4	4,2	0,9	-0,5
72,2°/72,6°	6	75,0	71,1	81,7	71,9	79,3	4,4	1,0	-1,2
Mayo Lat 6,6°									
73,0°/73,4°	6	74,1	71,3	77,9	72,3	75,3	2,4	0,6	-0,4
72,6°/73,0°	6	72,5	68,3	78,8	69,1	76,0	4,1	0,7	-0,9
72,2°/72,6°	6	73,3	69,0	80,1	70,8	77,9	4,5	0,9	-1,2
Junio Lat 6,6°									
73,0°/73,4°	5	73,3	71,4	77,1	71,7	74,2	2,4	1,3	1,0
72,6°/73,0°	5	75,3	72,4	82,4	73,0	74,9	4,1	1,9	3,9
72,2°/72,6°	5	77,3	73,2	85,1	73,6	78,8	4,9	1,2	1,1
Mayo Lat 6,2°									
73,0°/73,4°	6	72,0	68,2	77,5	68,6	74,7	3,6	0,6	-0,8
72,6°/73,0°	6	72,4	66,8	79,4	68,9	76,7	4,7	0,5	-1,0
72,2°/72,6°	6	75,2	70,8	82,4	72,9	78,1	4,3	1,1	0,5
Junio Lat 6,2°									
73,0°/73,4°	5	73,1	70,5	78,1	71,8	72,6	2,9	1,8	3,7
72,6°/73,0°	5	75,9	72,8	82,5	73,7	75,4	3,8	1,8	3,7
72,2°/72,6°	5	79,0	75,7	85,6	76,3	79,9	4,0	1,5	1,8

n: número de casos; \bar{X} : media aritmética; Min: valor mínimo; Max: valor máximo; c_1 : cuartil inferior; c_3 : cuartil superior; S: desviación estándar; Sk: asimetría; K: índice de curtosis (apuntamiento)

a la ladera occidental de la Cordillera Oriental y a la frontera norte de la montaña santandereana y el oriente del cañón de los ríos Chicamocha y Suárez, que, como ya se dijo, es el sector con menor dispersión de *T. dimidiata*. Asimismo, se registró una situación inversa para las poblaciones localizadas en la porción nororiental del Magdalena Medio y en la región central del cañón, es decir, las áreas en las que los puntos de reporte de *T. dimidiata* aparecen más dispersos. Sin embargo, no se sabe qué tan significativas pueden ser estas diferencias, ya que incluso los valores mínimos obtenidos con los modelos utilizados clasificarían como de alta humedad relativa.

Discusión

Se observó que la T_{amb} en las áreas de muestreo osciló entre 28,3 y 33,9 °C. Según el sistema de Köppen (27), el clima de la región puede considerarse como macrotérmico. Las variables analizadas, más otras de tipo biótico, como la disponibilidad de hábitat y de fuentes de alimento, reflejaron condiciones estables que aumentan la probabilidad de una amplia dispersión de la especie y favorecen su mantenimiento y crecimiento.

Diversos autores (51-57) han señalado que es de esperar que los ciclos de vida sean más cortos

a temperaturas constantes que oscilen entre 27 y 28 °C que aquellos de colonias mantenidas a temperaturas variables. En este sentido, los valores observados se mantuvieron en ese rango en mayo y junio, por lo menos durante los últimos cinco años del periodo de estudio, por lo cual cabe esperar que tales condiciones se hayan mantenido para las poblaciones de triatomos.

Estos resultados a nivel macroclimático aparentemente concuerdan con los obtenidos en el laboratorio por diversos autores para diferentes especies de triatomos. En esas condiciones, la duración media del ciclo de vida a 25 °C siempre ha sido mayor que a 30 °C (55,57-60). Con respecto a *T. dimidiata*, Zeledón, *et al.* (58), reportaron que los huevos incubados a temperaturas de 22 a 24 °C necesitaron un lapso más largo para eclosionar (29 días) que los incubados a 26 °C (23 días).

No obstante, los resultados obtenidos para las variables de temperatura (T_{2m} , T_{ms} y T_{sc}) indican que, según lo han sugerido varios autores, en realidad las condiciones distaron de ser las más favorables para los triatomos (18-28). Por ejemplo, en el área con más registros de *T. dimidiata*, la T_{ms} osciló entre 14,57 y 18,78 °C en mayo, y entre 14,37 y 15,55 °C en junio, es decir, una diferencia en la T_{amb} de hasta 13,93 °C en los valores mínimos y de 15,2 °C en los

máximos. Es decir que, según los valores obtenidos en las variables T_{2m} , T_{ms} y T_{sc} , debe esperarse que los ciclos de vida de las poblaciones de *T. dimidiata* estudiadas fueran largos, a pesar de que los valores de la temperatura ambiente sugieran lo contrario. De verificarse esto, debe aceptarse que la T_{2m} , la T_{ms} y la T_{sc} serían variables más apropiadas que la T_{amb} para conocer las condiciones de temperatura *in situ* que soportan los triatominos.

Dichos resultados explicarían por qué varios autores han afirmado que los límites de temperatura superior e inferior soportables para la supervivencia de colonias de triatominos en condiciones naturales es relativamente amplio. Por ejemplo, para *T. infestans*, estos límites se encuentran entre los 10 y los 37 °C (53) y, para las especies argentinas, el mínimo necesario para su alimentación, su dispersión y su reproducción es de 20 °C (22,59). Así las cosas, es probable que estos valores no reflejen lo que ocurre con las poblaciones de triatominos en condiciones naturales.

Por ejemplo, Lorenzo, *et al.* (60), hallaron que, en condiciones de laboratorio, *T. infestans* prefiere refugios a una temperatura de 34 °C. Sin embargo, estos mismos autores sugieren que, bajo condiciones climáticas naturales, algunos tipos de domicilio serían refugios favorables para esta especie debido a que ofrecen las condiciones climáticas adecuadas y estables, pues sirven de amortiguador frente a las fluctuaciones entre las temperaturas mínimas y máximas.

Curto de Casas, *et al.* (22), sugieren que el factor climático importante es el número de días con temperaturas superiores a 20 °C y no tanto la temperatura más baja, como se suponía. Sin embargo, de incluirse las variables T_{2m} , T_{ms} y T_{sc} , se esperaría que fuera más importante el número de días con temperatura estable, aunque no necesariamente superior a 20 °C. Debe resaltarse que la mayoría de los autores hacen referencia a condiciones de laboratorio o temperatura ambiente (25,26), por lo que en este estudio, las observaciones de la T_{2m} , la T_{ms} y la T_{sc} se postulan como inéditas, por lo menos en lo que se refiere a *T. dimidiata*. Dado que son variables de resolución principalmente vertical, y teniendo en cuenta que en los triatominos no predomina el hábito del vuelo, se sugiere que estas son más adecuadas para entender el entorno ecológico de esta especie.

Por definición, la T_{ms} depende de la cantidad de radiación neta, lo cual resulta del equilibrio energético entre ondas cortas y ondas largas, y depende

de factores extrínsecos, como la radiación global disponible, el albedo y el balance resultante de la radiación infrarroja. A su vez, esta última depende de la temperatura ambiente y de la capacidad de emisión de la atmósfera y la tierra (61).

Como se mencionó en la sección de resultados, los valores más bajos de T_{ms} se presentaron en las áreas donde más se reportó la presencia de *T. dimidiata* (con temperaturas entre los 14,6 y los 18,8 °C en mayo, y entre los 14,4 y los 15,6 °C en junio), lo cual respalda las deducciones sobre las condiciones ecológicas y ambientales locales que, ligadas a las macroclimáticas, incentivan la domiciliación. Sin embargo, por sí solo, esto no necesariamente significa que con valores máximos de temperatura en la superficie del suelo se deba descartar la presencia de triatominos en esas zonas. Hay que recordar que en los puntos de recolección en esta franja latitudinal y longitudinal se encontraron ejemplares de *T. dimidiata* domiciliados, por lo que, aparentemente, la mayor concentración del vector en las áreas cuya superficie del suelo es más fría coincide con la inferencia hecha con la variable anterior (T_{2m}). En otras palabras, los resultados sugieren que una temperatura más baja a nivel de la superficie del suelo, al igual que la T_{2m} , incentiva al vector a buscar refugios (que ya de por sí han sido sustituidos por los artificiales, con temperaturas más cálidas y estables), y una fuente de alimento de menor costo energético.

El significado ecológico de la T_{2m} para los triatominos es algo incierto. En regiones boreales, algunos autores equiparan la T_{2m} como la temperatura en el dosel (51), pero en las regiones tropicales no hay información exacta en este sentido. La estructura y la función de la T_{2m} dependen de los contrastes en las propiedades de la superficie del suelo (por ejemplo, entre tierra y mar), del relieve, la elevación altitudinal (62) y la posición latitudinal. Con respecto a esta variable, y con base en un muestreo realizado en diversos lugares de Suramérica, Pereira, *et al.* (63), encontraron que la sustitución de áreas con vegetación arbórea y otros tipos de uso del suelo puede acarrear un aumento de hasta 2 °C en la T_{2m} .

Como ya se mencionó, normalmente se espera que el vector se localice más a nivel del suelo, entre cuevas y rocas, pero también en oquedades y nidos de vertebrados, los cuales pueden perfectamente encontrarse a esta altura del suelo, aunque dichos refugios les permiten evitar la exposición al ambiente externo. Esto sugeriría,

por lo menos, tres posibilidades: primero, la T_{2m} en esta región puede estar restringiendo el nicho de estas poblaciones a ecótopos más a nivel de suelo, donde la temperatura es más alta; segundo, el vector bien puede ocupar ecótopos ya mencionados a esta altura del suelo, donde las condiciones microclimáticas son más favorables, es decir, la temperatura es mayor a la externa, y tercero, una combinación de las dos posibilidades anteriores, lo que resulta más probable.

Desde el punto de vista epidemiológico, cualquiera de estas situaciones puede aparecer cuando se le suman los problemas de deforestación en la región. La transformación del espacio no solo incluye la desaparición de la vegetación nativa, también implica la aparición de nuevos ecótopos que pueden cumplir igual función, o mejor, que los originales, pues las condiciones macroclimáticas extremas a este nivel del suelo ya no tienen un papel importante para la regulación de las poblaciones locales de *T. dimidiata*, pues este lo cumplen las viviendas humanas y la infraestructura creada para las actividades económicas o de sustento, como gallineros, marraneras, etc., que se pueden considerar como ecótopos artificiales, equivalentes desde el punto de vista funcional a los refugios naturales.

Curto de Casas, *et al.* (22), también sugieren que, desde el punto de vista macroclimático, una alta humedad del ambiente incrementa la distribución geográfica de especies tropicales y subtropicales propias de los bosques húmedos o inundables; por otro lado, una baja humedad disminuye la duración del ciclo de vida de especies propias de bosques secos tropicales y subtropicales y de áreas áridas, al tiempo que se incrementa su distribución geográfica y su densidad poblacional. Los resultados observados en este trabajo concuerdan con estas aseveraciones.

En este estudio se observó que la humedad relativa oscilaba entre 66,8 y 85,6 %. Lorenzo, *et al.* (60), encontraron que, en condiciones de laboratorio, *T. infestans* prefiere refugios con humedad relativa de alrededor de 20 %. Al igual que la temperatura en las viviendas, algunos materiales usados en la construcción de techos, como la jarilla (*Larrea* sp.), amortiguan las fluctuaciones entre los valores mínimos y máximos de humedad relativa.

Por otro lado, Xavier, *et al.* (64), sugieren que, en condiciones de laboratorio, los ejemplares de *T. brasiliensis* recién alimentados pueden buscar activamente áreas dentro de sus refugios donde

la humedad relativa sea baja, con el objetivo de perder su exceso de agua sin costo metabólico, o adoptar un comportamiento opuesto en situaciones de estrés hídrico.

La humedad relativa observada en este estudio es la del ambiente en general, por lo que es posible que, a nivel microclimático, en realidad se presenten las condiciones observadas por los autores citados, y no las generales, tal y como se observó con las variables de temperatura.

En este sentido, las observaciones hechas en este trabajo sugieren que una alta humedad relativa genera en los ejemplares de *T. dimidiata* recién alimentados un comportamiento similar al encontrado en *T. brasiliensis*, es decir, la búsqueda y permanencia en refugios más secos y con temperaturas más bajas, lo que en la práctica convierte a los domicilios humanos en refugios inmejorables.

Por lo menos desde el punto de vista de los valores de temperatura y humedad relativa en las ecorregiones involucradas, se evidenció una relación inversa entre las dos variables, lo cual puede ser suficiente para desencadenar procesos biológicos y de comportamiento en los triatomos que impliquen una variación en el riesgo de infestación de las zonas pobladas.

En cuanto a la densidad de la cobertura vegetal, se evidenció que los valores de EVI2 observados en los sitios de muestreo en Boyacá correspondían a áreas cuya cobertura vegetal se ha visto muy afectada por intervenciones externas, transformándolos en áreas más simplificadas y menos densas, en comparación con los lugares de muestreo en Santander. Ello sugiere que la domiciliación de *T. dimidiata* no ocurre obligadamente cuando aún existe en las proximidades una cobertura vegetal natural y los ecótopos correspondientes, y es un buen indicio de la capacidad de adaptación y la resiliencia de *T. dimidiata* frente a diversas condiciones ecológicas y ambientales, lo cual le permite desenvolverse en biotopos simplificados y muy antrópicos (figura 4a), así como en aquellos ubicados en lugares con cobertura vegetal densa (figura 4b).

Sin embargo, esto no necesariamente significa que las áreas con vegetación menos densa favorezcan las poblaciones de *T. dimidiata*. Debe considerarse que, en cierta forma, los triatomos selváticos pueden estar espacialmente más dispersos, lo que en términos biológicos resulta en una disminución

de la probabilidad de cruces consanguíneos. Además, es posible que *T. dimidiata* mantenga su condición selvática en áreas que, de hecho, no tienen una estación seca bien definida, lo cual ya se ha evidenciado en especies como *Panstrongylus megistus* y *T. sordida* en el hemisferio sur (65), y en *Rhodnius prolixus* en el río Orinoco (66).

La condición selvática favorece la heterozigosis, aun cuando, en general, se acepta que los miembros de esta subfamilia son gregarios y en términos de la ecología de las poblaciones se habla de su dispersión o emigración cuando las colonias son muy densas y logran afectar e irritar a los huéspedes, aumentando la competencia entre ellas.

En términos biológicos, la subsecuente concentración de la población en los domicilios sugiere un aumento de la probabilidad de cruces endogámicos, es decir, un favorecimiento de la homozigosis, lo que puede significar, a largo plazo, un deterioro en la capacidad de reacción del vector a condiciones adversas. Desde este punto de vista, habría que preguntarse si la domiciliación de *T. dimidiata* en la zona puede deberse realmente a una preferencia de hábitat de la especie, o es la manifestación de una reducción del hábitat natural disponible para sus poblaciones.

Desde el punto de vista epidemiológico, las consecuencias son otras. Obviamente, una mayor disponibilidad de vectores en espacios reducidos, como es el caso de los insectos domiciliados, implica una mayor probabilidad de difusión de *T. cruzi* en la población y, por ende, una mayor probabilidad de transmisión de la enfermedad a los humanos que conviven con el vector.

Con base en el análisis de las series temporales, se concluyó que durante el tiempo de muestreo, poco más de diez años, la tendencia bienal tuvo mayor dominancia que la anual en el marco de la tendencia general del periodo dominante.

Desde el punto de vista de los patrones anual y bienal de la pluviosidad, si se acepta que una alta humedad del ambiente incrementa la distribución geográfica de las especies tropicales y subtropicales de los bosques húmedos, podría esperarse que en noviembre de cada año se produzca un aumento en la distribución de los ejemplares de *T. dimidiata* no domiciliados, y que en el período bienal este aumento se presente en el mes de agosto de los años pares. Estos hallazgos pueden servir para focalizar los periodos de vigilancia entomológica en la región.

En relación con la densidad de la cobertura vegetal, su aumento en mayo prodría favorecer las poblaciones de vectores en relación con las condiciones bioclimáticas relacionadas, por ejemplo, la temperatura a nivel del suelo, aun cuando no tanto en términos de humedad del ambiente.

La enfermedad de Chagas es una zoonosis muy compleja que representa una grave amenaza para la salud pública. En ausencia de una vacuna y de un adecuado tratamiento médico, además de la subvaloración de la magnitud de la enfermedad (se estima que más de 70 % de los pacientes infectados no son diagnosticados), los principales mecanismos para su control y eliminación deben basarse en medidas preventivas. La estrategia que ha demostrado mayor efectividad en la lucha contra la enfermedad de Chagas es el control vectorial, con el cual se pretende reducir el número de insectos antropofílicos mediante el uso específico, controlado y efectivo de insecticidas en las viviendas. Sin embargo, estas medidas de interrupción vertical solo han sido efectivas en zonas donde los insectos vectores se encuentran domiciliados, aunque se han reportado nuevas colonizaciones recurrentemente. En Colombia cada vez se reportan más triatomíneos y mamíferos intrusos en las viviendas, y recientemente se han presentado brotes de enfermedad aguda relacionada con dicha intrusión. En este sentido, se sugiere que las estrategias de control vectorial empleadas actualmente sean diseñadas y ejecutadas de manera local y se ajusten a las características biológicas de las especies de triatomíneos y las condiciones epidemiológicas en cada caso, por lo cual, para las poblaciones secundarias e intrusas de vectores, las alternativas que han mostrado mayor efectividad para el control demandan un conocimiento cabal de estas características.

En el esquema clásico de manejo y control de la enfermedad, el significado ecológico y biológico de la domiciliación no ha recibido la debida atención hasta ahora; en este estudio se sugiere que esta es adversa a largo plazo para las poblaciones de vectores. Este punto de vista permite un nuevo enfoque del problema epidemiológico, el cual ya se ha tenido en cuenta para el control químico, pues se evidenció que, debido a la homogeneidad genética de la especie, han sido pocos los hallazgos de resistencia a insecticidas.

Hasta hoy, los programas de control y manejo de la enfermedad se han enfocado en medidas contingentes basadas, sobre todo, en la eliminación del

vector domiciliado; sin embargo, estos programas no han podido impedir nuevas infestaciones del vector selvático.

En el marco del enfoque ecoepidemiológico del problema, se sugiere adoptar medidas contingentes y preventivas contra el vector no domiciliado, pues su presencia entraña nuevas posibilidades de transmisión que deben abordarse de manera diferente, sobre todo en el entendido de que los ciclos de rociado con insecticidas piretroides no logran evitar las nuevas infestaciones. Este, que es el método actual, aparentemente preventivo, en realidad es evidentemente contingente y, por ende, puede cuestionarse su efectividad para disminuir el riesgo de nuevas infestaciones de vectores selváticos.

En todo caso, desde una perspectiva ecológica resulta difícil garantizar la erradicación real y permanente del vector si no se avanza en el conocimiento del vector no domiciliado y, por supuesto, en el diseño de estrategias para su control.

Por último, hay suficiente información que permitiría el modelado y la proyección de la distribución de los triatominos, y de *T. dimidiata* en particular. Los modelos propuestos por diversas universidades, disponibles en los portales del IPCC, permitirían, una vez ajustados a las políticas de estado, obtener un panorama fiable del futuro de la situación de los vectores y del contexto epidemiológico de la enfermedad de Chagas en Colombia.

Agradecimientos

A la Red Chagas Colombia y a Skandha EIT.

Conflicto de intereses

Los autores declaramos que no existe conflicto de intereses con respecto al contenido del artículo.

Financiación

Colciencias, proyecto 3256-04-18067, y Red Chagas Colombia-Colciencias, proyecto 3256-04-18067, contrato 380 de 2011.

Referencias

1. **Dumonteil E, Gourbière S, Barrera-Pérez M, Rodríguez-Félix, Ruiz-Piña H, Baños-López O, et al.** Geographic distribution of *Triatoma dimidiata* and transmission dynamics of *Trypanosoma cruzi* in the Yucatán peninsula of México. *Am J Trop Med Hyg.* 2002;67:176-83. <https://doi.org/10.4269/ajtmh.2002.67.176>
2. **Guhl F, Aguilera G, Pinto N, Vergara D.** Actualización de la distribución geográfica y ecoepidemiología de la fauna de triatominos (Reduviidae:Triatominae) en Colombia. *Biomédica.* 2007;27:143-62. <https://doi.org/10.7705/biomedica.v27i1.258>
3. **Calderón CI, Dorn PL, Melgar S, Chávez JJ, Rodas A, Rosales R, et al.** A preliminary assessment of genetic differentiation of *Triatoma dimidiata* (Hemiptera: Reduviidae) in Guatemala by random amplification of polymorphic DNA-polymerase chain reaction. *J Med Entomol.* 2004;41:882-7. <https://doi.org/10.1603/0022-2585-41.5.882>
4. **Schofield CJ.** Evolución y control del *Triatoma dimidiata*. En: Organización Panamericana de la Salud, editor. Taller para el establecimiento de pautas técnicas en el control de *Triatoma dimidiata*. (Documento OPS/HCP/HCT/214/02). San Salvador: Organización Panamericana de la Salud; 2002. p. 12-8.
5. **Dorn PL, Monroy C, Curtis A.** *Triatoma dimidiata* (Latreille, 1811): A review of its diversity across its geographic range and the relationship among populations. *Infect Gen Evol.* 2007;7:343-52. <https://doi.org/10.1016/j.meegid.2006.10.001>
6. **Blandón-Naranjo M, Zuriaga MA, Azofeifa G, Zeledón R, Barges MD.** Molecular evidence of intraspecific variability in different habitat-related populations of *Triatoma dimidiata* (Hemiptera: Reduviidae) from Costa Rica. *Parasitol Res.* 2010;106:895-905. <https://doi.org/10.1007/s00436-010-1762-9>
7. **Barges MD, Klisiowicz DR, González-Candelas F, Ramsey JM, Monroy C, Ponce C, et al.** Phylogeography and genetic variation of *Triatoma dimidiata*, the main Chagas disease vector in Central America, and its position within the genus *Triatoma*. *PLoS Negl Trop Dis.* 2008;7;2:e233. <https://doi.org/10.1371/journal.pntd.0000233>
8. **Monroy MC, Bustamante DM, Rodas AG, Enríquez ME, Rosales RG.** Habitats, dispersion and invasion of sylvatic *Triatoma dimidiata* (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae) in Petén, Guatemala. *J Med Entomol.* 2003;40:800-6.
9. **Dorn PL, Calderón C, Melgar S, Moguel B, Solórzano E, Dumonteil E, et al.** Two distinct *Triatoma dimidiata* (Latreille, 1811) taxa are found in sympatry in Guatemala and México. *PLoS Negl Trop Dis.* 2009;3:e393. <https://doi.org/10.1371/journal.pntd.0000393>
10. **Gómez-Palacio A, Triana O, Jaramillo-ON, Dotson EM, Marcet PL.** Eco-geographical differentiation among Colombian populations of the Chagas disease vector *Triatoma dimidiata* (Hemiptera: Reduviidae). *Infect Genet Evol.* 2013;20:352-61. <https://doi.org/10.1016/j.meegid.2013.09.003>
11. **Gaunt M, Miles M.** The ecotopes and evolution of triatomine bugs (Triatominae) and their associated trypanosomes. *Mem Inst Oswaldo Cruz.* 2000;95:557-65. <https://doi.org/10.1590/S0074-02762000000400019>
12. **Parra-Henao G.** *Triatoma dimidiata* en Colombia. Distribución, ecología, análisis de factores de riesgo y generación de mapas predictivos de riesgo (tesis). Medellín: Universidad de Antioquia; 2012.
13. **Miles M, De Souza A, Pova M.** Chagas' disease in the Amazon basin III. Ecotopes of ten triatomine bug species (Hemiptera: Reduviidae) from the vicinity of Belem, Para State, Brazil. *J Med Entomol.* 1981;18:266-78.
14. **Noireau F, Carbajal-deLaFuente AL, Lopes CM, Diotaiuti L.** Some considerations about the ecology of Triatominae. *An Acad Bras Cienc.* 2005;77:431-6. <https://doi.org/10.1590/S0001-37652005000300006>

15. **Parra-Henao G, Angulo V, Jaramillo N, Restrepo IM.** Triatomíneos (Hemiptera: Reduviidae) de la Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia: aspectos epidemiológicos, entomológicos y de distribución. *CES Med.* 2009;23:17-26.
16. **Quiroz-Gómez O, Jaramillo N, Angulo VM, Parra-Henao G.** *Triatoma dimidiata* en Colombia: distribución, ecología e importancia epidemiológica. *Biomédica.* 2017;37:274-85. <https://doi.org/10.7705/biomedica.v37i2.2893>
17. **Zeledón R, Montenegro VM, Zeledón O.** Evidence of colonization of man-made ecotopes by *Triatoma dimidiata* (Latreille, 1811) in Costa Rica. *Mem Inst Oswaldo Cruz.* 2001;96:659-60. <https://doi.org/10.1590/S0074-02762001000500012>
18. **Carcavallo RU.** Climatic factors related to Chagas disease transmission. *Mem Inst Oswaldo Cruz.* 1999;94:367-9. <https://doi.org/10.1590/S0074-02761999000700071>
19. **Dumonteil E, Gourbière S.** Predicción de la abundancia y tasa de infección de *Triatoma dimidiata*: un mapa de riesgo de transmisión natural de la enfermedad de Chagas en la Península de Yucatán, México. *Rev Biomed.* 2004;15: 221-31.
20. **Hack W.** Estudios sobre biología del *Triatoma infestans* (Klug, 1834) (Hemiptera, Reduviidae). *An Inst Med Regional.* 1955;4:125-47.
21. **Carcavallo RU.** Aspects of the epidemiology of Chagas disease in Venezuela and Argentina. En: *New approaches in American Trypanosomiasis Research.* Scientific publication 318. Washington, D.C.: OPS; 1976. p. 318-20.
22. **Curto de Casas S, Carcavallo R, Mena Segura C, Galíndez-Girón I, Burgos J.** Bioclimatic factors of Triatominae distribution. Useful techniques for studies on climatic change. *Entomol Vect.* 1994;1:51-68.
23. **Forattini O, Santos J, Ferreira O.** Aspectos ecológicos da tripanossomíase americana. XVI. Dispersão e ciclos anuais de colônias de *Triatoma sordida* e de *Panstrongylus megistus* espontaneamente desenvolvidas em ecótopos artificiais. *Rev Saúde Pública.* 1979;13:299-313. <https://doi.org/10.1590/S0034-8910197900040000>
24. **Forattini OP, Ferreira OA, da Rocha e Silva EO, Rabello EX.** Aspectos ecológicos da tripanossomíase americana: XIV - Persistência e potencial de domiciliação de populações triatomínicas silvestres em região de intensa atividade agropecuária. *Rev Saúde Pública.* 1979;13:123-46.
25. **IPCC.** *Climate Change 2013: The Physical Science Basis.* Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge: Cambridge University Press; 2013.
26. **Mendonça F, Danni-Oliveira IM.** *Climatologia: noções básicas e climas do Brasil.* São Paulo: Oficina de Textos; 2007.
27. **Kottke M, Grieser J, Beck C, Rudolf B, Rubel F.** World map of the Köppen-Geiger climate classification updated. *Meteorologische Zeitschrift.* 2006;15:259-63. <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2006/0130>
28. **Parra-Henao G.** Sistemas de información geográfica y sensores remotos. Aplicaciones en enfermedades transmitidas por vectores. *CES Med.* 2010;24:75-90.
29. **Hernández J, Núñez I, Bacigalupo A, Cattán PE.** Modeling the spatial distribution of Chagas disease vectors using environmental variables and people's knowledge. *Int J Health Geogr.* 2013;12:29. <https://doi.org/10.1186/1476-072X-12-29>
30. **Pfeiffer D, Hugh-Jones M.** Geographical information systems as a tool in epidemiological assessment and wildlife disease management. *Rev Scient Tech.* 2002;21:91-102.
31. **Young SG, Tullis JA, Cothren J.** A remote sensing and GIS-assisted landscape epidemiology approach to West Nile virus. *Applied Geography.* 2013;45:241-9. <https://doi.org/10.1016/j.apgeog.2013.09.022>
32. **Rytkönen MJ.** Not all maps are equal: GIS and spatial analysis in epidemiology. *Int J Circumpolar Health.* 2004; 63:9-24.
33. **Graham AJ, Atkinson PM, Danson FM.** Spatial analysis for epidemiology. *Acta Trop.* 2004;91:219-25. <https://doi.org/10.1016/j.actatropica.2004.05.001>
34. **National Research Council (US) Committee on Environmental Epidemiology.** *Environmental Epidemiology: Volume 1: Public Health and Hazardous Wastes* Washington, D.C.: National Academies Press (US); 1991. p. 1-20.
35. **Lai P-C, So F-M, Chan K-W.** Spatial epidemiological approaches in disease mapping and analysis. *Int J Health Geogr.* 2009;8:14. <https://doi.org/10.1186/1476-072X-8-14>
36. **Pfeiffer D, Robinson TP, Stevenson M, Stevens KB, Rogers DJ, Clements AC.** *Spatial analysis in epidemiology.* New York (NY): Oxford University Press; 2008. p. 142. <https://doi.org/10.1186/1756-3305-2-23>
37. **Mateo RG, Felicísimo ÁM, Muñoz J.** Modelos de distribución de especies: una revisión sintética. *Rev Chil Hist Nat.* 2011;84:217-40. <https://doi.org/10.4067/S0716-078X201100200008>
38. **Elith J, Graham CH, Anderson RP, Dudík M, Ferrier S, Guisan A, et al.** Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography.* 2006;29: 129-51. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0906-7590.04596.x>
39. **Elliott P, Wartenberg D.** Spatial epidemiology: Current approaches and future challenges. *Environ Health Perspect.* 2004;112:998-1006. <https://doi.org/10.1289/ehp.6735>
40. **Emmanuel NN, Loha N, Okolo MO, Ikenna OK.** Landscape epidemiology: An emerging perspective in the mapping and modelling of disease and disease risk factors. *Asian Pac J Trop Dis.* 2011;1:247-50. [https://doi.org/10.1016/S2222-1808\(11\)60041-8](https://doi.org/10.1016/S2222-1808(11)60041-8)
41. **Phillips SJ, Anderson RP, Schapire RE.** Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecol Model.* 2006;190:231-59. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>
42. **Bloomfield P.** *Fourier analysis of time series: An introduction.* New York: John Wiley & Sons, Inc.; 2004.
43. **De Castro Victoria D, Andrade RG, da Paz AR.** Série temporal de imagens EVI/MODIS para discriminação de formações vegetais do Pantanal. *Geografia.* 2011;34:721-9.
44. **Jakubauskas ME, Legates DR, Kastens JH.** Harmonic analysis of time-series AVHRR NDVI data. *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing.* 2001;67:461-70.
45. **Grupo Intergubernamental de Expertos sobre Cambio Climático.** Informe especial del IPCC, escenarios de emisiones. Fecha de consulta: 15 de febrero de 2016. Disponible en: <https://www.ipcc.ch/pdf/special-reports/spm/sres-sp.pdf>.

46. **Gordon C, Cooper C, Senior CA, Banks H, Gregory JM, Johns TC, et al.** The simulation of SST, sea ice extents and ocean heat transports in a version of the Hadley Centre coupled model without flux adjustments. *Climate Dynamics*. 2000;16:147-68. <https://doi.org/10.1007/s003820050010>
47. **Jiang Z, Huete AR, Didan K, Miura T.** Development of a two-band enhanced vegetation index without a blue band. *Remote Sens Environ*. 2008;112:3833-45. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2008.06.006>
48. **Jesus PH, Rocha JC.** Análise comparativa dos índices de vegetação NDVI e EVI2 na identificação de culturas de cana-de-açúcar em imagens Landsat-5. *An Cong de Inic Cien*. 2011;7:1-5.
49. **Hsu HP, Ranjan R.** Signals and systems. New York: McGraw-Hill; 2014.
50. **Galvão C, da Silva Rocha D, Cunha V, Presgrave OA, Jurberg J, Carcavallo R.** Influence of the temperature in the life cycle of *Triatoma melanosoma* Martínez, Olmedo & Carcavallo, 1987 (Hemiptera, Reduviidae). *Mem Inst Oswaldo Cruz*. 1999;94:851-4. <https://doi.org/10.1590/S0074-02761999000600027>
51. **De Roy W, De Vries H.** High resolution limited area model (HIRLAM). Harmonie verification and evaluation. Hirlam Technical Report. 2017;70:1-84.
52. **Garcia da Silva I, Garcia da Silva HH.** The influence of temperature on the biology of triatominae: IX. *Rhodnius nasutus* Stal, 1859 (Hemiptera, Reduviidae). *Mem Inst Oswaldo Cruz*. 1989;84:377-82. <https://doi.org/10.1590/S0074-02761989000300013>
53. **Carcavallo RU, Martínez A.** Life cycles of some species of *Triatoma* (Hemiptera: Reduviidae). *Can Entomol*. 1972; 104:699-704.
54. **Rocha DS, Jurberga J, Carcavallo RU, Presgrave OA, Cunha V, Galvão C.** Influência da temperatura e umidade no desenvolvimento ninfal de *Rhodnius robustus*. *Rev Saúde Pública*. 2001;35:400-6. <http://dx.doi.org/10.1590/S0034-89102001000400011>
55. **Garcia da Silva I, Fernandes FF, Garcia da Silva HH.** Influência da temperatura na biologia de triatomíneos. XX. *Triatoma maculata* (Erichson, 1848) (Hemiptera, Reduviidae). *Rev Pat Trop*. 1995;24:49-54.
56. **Garcia da Silva I, Garcia da Silva HH.** Influência da temperatura na biologia de Triatomíneos. III. *Panstrongylus megistus* (Burmeister, 1835) (Hemiptera, Reduviidae). *Rev Bras Entomol*. 1988;37:489-96.
57. **Garcia da Silva I, Garcia da Silva HH.** The influence of temperature on the biology of triatomine. IX. *Rhodnius nasutus* Stal, 1859 (Hemiptera, Reduviidae). *Mem Inst Oswaldo Cruz*. 1989;84:377-82. <https://doi.org/10.1590/S0074-02761989000300013>
58. **Zeledón R, Guardia VM, Zúñiga A, Swartzwelder JC.** Biology and ethology of *Triatoma dimidiata* (Latreille, 1811): I. Life cycle, amount of blood ingested, resistance to starvation, and size of adults. *J Med Entomol*. 1970;7:313-9.
59. **Curto de Casas S, Carcavallo R.** Límites del triatomismo en la Argentina. I: Patagonia. *Chagas*. 1984;1:35-40.
60. **Lorenzo MG, Lazzari CR.** Temperature and relative humidity affect the selection of shelters by *Triatoma infestans*, vector of Chagas disease. *Acta Trop*. 1999;72:241-9. [https://doi.org/10.1016/S0001-706X\(98\)00094-1](https://doi.org/10.1016/S0001-706X(98)00094-1)
61. **Li Z-L, Tang B-H, Wu H, Ren H, Yan G, Wan Z, et al.** Satellite-derived land surface temperature: Current status and perspectives. *Remote Sens Environ*. 2013;131:14-37. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2012.12.008>
62. **Sattler K, Huang XY.** Structure function characteristics for 2 meter temperature and relative humidity in different horizontal resolutions. *Tellus*. 2002;54:14-33. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0870.2002.00281.x>
63. **Pereira G, Silva MES, Moraes EC.** O uso de produtos orbitais para a parametrização de processos físicos em modelos numéricos regionais e suas alterações climatológicas. *Rev Bras Clim*. 2012;11:7-24.
64. **Xavier AAP, Lorenzo MG, Lazzari C, Diotaiuti L, Guarneri AA.** Relative humidity and water loss in *Triatoma brasiliensis*. *Physiol Entomol*. 2005;30:338-42. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.2005.00467.x>
65. **Forattini OP, Ferreira OA, da Rocha e Silva EO, Rabello EX.** Aspectos ecológicos da Tripanossomiase americana: XII - Variação regional da tendência de *Panstrongylus megistus* à domiciliação. *Rev Saúde Pública*. 1978;12:209-33. <https://doi.org/10.1590/S0034-89101978000200013>.
66. **Gómez-Núñez J.** Notas sobre la ecología del *Rhodnius prolixus*. *Bol Malar San Amb*. 1963;3:330-5.