

Modelo de nicho ecológico en *Haemagogus* Williston (Diptera: Culicidae), vectores del virus de la fiebre amarilla

Jonathan Liria¹, Juan-Carlos Navarro²

¹ Departamento de Biología, Facyt. Universidad de Carabobo, Valencia-Carabobo, Venezuela. ² Laboratorio de Biología de Vectores, Instituto de Zoología y Ecología Tropical, Universidad Central de Venezuela, Caracas, Venezuela

RESUMEN

Introducción. Las hembras del género *Haemagogus* son los vectores de los arbovirus causantes de la Fiebre Amarilla (FA) selvática y Mayaro. Sin embargo, hasta el momento son pocos los estudios de los patrones de distribución y origen de la biota, y su relación con la transmisión de FA.

Objetivo. Estimar la distribución potencial de catorce especies del género con base en modelo de nicho y establecer su relación con la transmisión de arbovirus.

Materiales y Métodos. Se construyó una base de datos de 354 registros geo-referenciados a partir de datos de museos e información bibliográfica. Fue modelada la distribución potencial en catorce especies con el algoritmo de Máxima Entropía y utilizando 20 variables ambientales y topográficas.

Resultados. Las variables ecorregiones, precipitación y temperatura permitieron predecir la distribución de las especies, mientras que la altura no parece influir en el modelo. Algunas especies mostraron distribuciones potenciales en América Central: *Haemagogus argyromeris*, *Hg. clarki*, *Hg. chalcospilans*, *Hg. iridicolor* y *Hg. lucifer*. En otras especies las áreas se extendieron desde el norte América del Sur hacia México: *Hg. mesodentatus* y *Hg. equinus*; otras especies se restringieron al norte de América del Sur: *Hg. celeste* y *Hg. albomaculatus*, o restringidas para Ecuador: *Hg. soperi*. Finalmente, con amplia

distribución potencial resultaron las especies *Hg. spegazzinii*, *Hg. capricornii* y *Hg. janthinomys*.

Conclusiones. De las 20 variables ambientales y topográficas, las tres señaladas predicen el modelo de distribución potencial de los vectores. La superposición de la distribución potencial con la distribución de los genotipos de FA, sugiere que la transmisión del genotipo I de FA podría asociarse con *Hg. celeste* y *Hg. equinus* en el norte de América del sur, *Hg. capricornii* en el sur y *Hg. leucocelaenus* en sur de Brasil, incluyendo parte de Bolivia donde no existen registros de esta especie. Luego, el genotipo II se asocia en el modelo con *Hg. soperi*, *Hg. janthinomys* hacia el norte de América del Sur y *Hg. spegazzinii* hacia el sur del subcontinente.

Palabras clave: Aedini, *Conopostegus*, Fiebre Amarilla, MaxEnt, Neotrópico

ABSTRACT

Ecological niche modeling of *Haemagogus* Williston (Diptera: Culicidae), vectors of yellow fever virus

Introduction. Species of the genus *Haemagogus* are the vectors of the sylvatic Yellow Fever (YF) and Mayaro arboviruses. However, there are few studies of the patterns of distribution and the origin of the biota, and also their relationship with the YFV transmission and dispersion.

Solicitud de sobretiros: Jonathan Liria, Departamento de Biología, Facyt. Universidad de Carabobo, Valencia - Carabobo. E-mail: jonathan.liria@gmail.com

Recibido: el 17 de agosto de 2010. **Aceptado para publicación:** el 20 de octubre de 2010

Este artículo está disponible en <http://www.revbiomed.uady.mx/pdf/rb102134.pdf>

Liria *et al.*

Objective. Estimate the potential distribution of fourteen species of the *Haemagogus* genus by mean of ecological niche model methodology and establish their relationship with the arboviruses transmission.

Materials and Methods. A 354 database records was geo-referenced from Museums data and literature records. The potential distribution was modeled for fourteen species with the Maximum Entropy algorithm and using 20 environmental and topographical variables.

Results. Ecoregions, precipitation and temperature allowed predicting the species distribution, while elevation does not seem to influence the model. Some species showed potential distributions in Central America: *Haemagogus argyromeris*, *Hg. clarki*, *Hg. chalcospilans*, *Hg. iridicolor* and *Hg. lucifer*. In others species the areas were extended from north of South America toward Mexico: *Hg. mesodentatus* and *Hg. equinus*; while others were restricted to north of South America: *Hg. celeste* and *Hg. albomaculatus*, or restricted to Ecuador: *Hg. soperi*. Finally, *Hg. spegazzinii*, *Hg. capricornii* and *Hg. janthinomys* were the species with wide potential distribution.

Conclusions. Based on 20 environmental and topographical variables, the three variables reported (ecorregions, precipitation and temperature) were important to predict the potential distribution of the vectors. The overlapping between the species potential geographical distribution and the YF genotype distribution, suggest that the transmission of YF genotype I could be associate with *Hg. celeste* and *Hg. equinus* in the north of South America, *Hg. capricornii* in the south and *Hg. leucocelaenus* in south of Brazil, including a part of Bolivia where this species have no records. Then, the genotype II can be linked with *Hg. soperi*, *Hg. janthinomys* to the north of South America and *Hg. spegazzinii* toward the south.

Key words: Aedini, *Conopostegus*, Yellow Fever, MaxEnt, Neotropic

INTRODUCCIÓN

Las hembras de los mosquitos (Diptera: Culicidae) juegan un papel importante en la transmisión de distintos organismos patógenos. Entre los patógenos más conocidos se encuentran los arbovirus, causantes del dengue, fiebre amarilla, virus del oeste del Nilo (*Flavivirus*), Mayaro, encefalitis equina Venezolana, y encefalitis equina del este (*Alphavirus*), entre otros.

La fiebre amarilla (FA) es ocasionada por cepas de *Flavivirus* (Flaviviridae) que afectan humanos y vertebrados silvestres. Este arbovirus se presenta en las regiones tropicales de África (principalmente Nigeria, Camerún, Liberia, Gabón, Senegal y Kenia) y América del Sur (Brasil, Colombia, Bolivia, Perú y Venezuela) en las cuales se señalan anualmente más de 5.000 y 300 casos, respectivamente; sin embargo se estima que la verdadera incidencia es de 10 a 50 veces mayor que la registrada en fuentes oficiales (1,2).

En el continente Americano, la FA ocurre en dos ciclos de transmisión, el selvático (enzoótico-epizoótico) y el urbano (epidémico). El primero, se desarrolla en bosques primarios, y secundarios y es mantenido por monos (*Alouatta*, *Ateles*, *Cebus* y *Pithecia*, entre otros) y marsupiales arborícolas que actúan como hospedadores, y mosquitos de los géneros *Haemagogus* (vector primario) y *Sabethes* (vector secundario), siendo el humano afectado tangencialmente cuando se interna en estas áreas selváticas por razones principalmente laborales o turísticas. Luego en el urbano, la transmisión se lleva a cabo por migración de humanos infectados con FA silvestre a las ciudades; completándose el ciclo con mosquitos, específicamente *Aedes aegypti*, que se infectan y transmiten la FA a humanos sanos (3).

Muchos de los aspectos bio-ecológicos en *Haemagogus* y epidemiología de FA selvática, fueron estudiados durante 1950-1960 en Panamá (4-7). En cuanto a la distribución geográfica (8), el género se encuentra restringido a América Central, Norte de Suramérica, e islas del Caribe (desde Jamaica hasta Martinica), esta última área

con 19 de las 28 especies. En América del Sur, alcanza el norte de Argentina, con excepción de la costa Pacífica del Golfo de Guayaquil (Ecuador) y ciertas elevaciones de los Andes. Con una sola especie registrada en el Neártico, en Texas-USA.

Sin embargo, así como en otros géneros de Culicidae, los patrones de distribución y origen de la biota no han sido estudiados empleando métodos cuantitativos (9). Recientemente, se han utilizado los registros almacenados en la base de datos del Catálogo Sistemático de Culicidae (10), para relacionar la riqueza de mosquitos (y especies endémicas o restringidas) *versus* las áreas geográficas donde éstos se encuentran (11,12).

La biogeografía estudia la distribución de los seres vivos en espacio y tiempo, al reconocer patrones de distribución, proponer hipótesis acerca de los procesos históricos que los causaron y proporcionar un sistema de regionalización biótica del planeta (13). No obstante, la fase inicial de cualquier estudio biogeográfico histórico se relaciona con la determinación de áreas de endemismo (14-16). En este sentido, en Culicidae se ha realizado el análisis parsimonioso de endemismo, para relacionar los mosquitos asociados a fitotelmatas en áreas protegidas de Venezuela (9). En particular, para *Haemagogus*, fueron determinadas áreas de endemismo a partir de 687 registros georeferenciados para 28 países y 28 especies (17), encontrando que la mayoría de estas áreas se asocian con Provincias de la Subregión Caribeña (Oriente de América Central, Occidente del Istmo de Panamá, Choco y Cauca) y parte Subregión Amazónica (Napo).

Los patrones de distribución son descifrados a partir de áreas inferidas mediante datos puntuales (colecciones y trabajo de campo). No obstante estas áreas pueden estar subestimadas. Es por ello que los datos puntuales son utilizados para generar modelos de nicho ecológicos, que a su vez permiten utilizar la distribución potencial para identificar patrones biogeográficos (18,19).

En años recientes, el modelado de nicho ecológico ha ampliado considerablemente las

posibilidades de analizar las relaciones entre los factores ambientales y la ecología de los vectores o la transmisión de enfermedades en salud pública (20). Así por ejemplo, se han realizado estudios en modelos de distribución para flebotómos (21,22), triatominos (23-25), y mosquitos (26-30).

MATERIALES Y MÉTODOS

Para el estudio se construyó una base de datos de 354 registros a partir del material de Museos en USA (NMNH-Smithsonian), Venezuela (DERM y LBV-MBUCV), y recursos bibliográficos. Las localidades fueron georeferenciadas mediante gacetillas por país (31), mapas y Biogeomancer (32). Seguidamente, esta base de datos puntuales se exportó como capa en ARCVIEW 3.2 (33) junto con mapas digitales de Norte, Centro y Suramérica.

Fue modelada la distribución potencial de catorce especies con el algoritmo de Máxima Entropía (34-36). Se tomó como criterio de selección aquellos taxa que presentaran registros en varias localidades (preferiblemente en, al menos, dos países) y a su vez con énfasis en las especies de importancia en la transmisión de FA. Se utilizaron los parámetros de MaxEnt versión 3.2.19: 1000 iteraciones, umbral de convergencia de 1.0E-5 y tomar el 25% de los registros para realizar pruebas con *Jackknife*. Se incluyeron variables ambientales y topográficas con resolución espacial de 0.041 x 0.041 *pixels*: Datos climáticos obtenidos Global Climate Data – WorldClim (37) que representan variables bioclimáticas derivadas de valores mensuales y anuales de temperatura y precipitación: BIO1 = Temperatura media anual, BIO2 = intervalo medio diurno (media mensual (temp. Max. - temp. Min.)), BIO3 = Isotermalidad, BIO4 = Temperatura estacional (desviación estandar *100), BIO5 = Temperatura máxima del mes más cálido, BIO6 = Temperatura mínima del mes más frío, BIO7 = intervalo anual de temperatura, BIO8 = Temperatura media del cuatrimestre más húmedo, BIO9 = Temperatura media del cuatrimestre más seco, BIO10 =

Liria *et al.*

Temperatura media del cuatrimestre más cálido, BIO11 = Temperatura media del cuatrimestre más frío, BIO12 = Precipitación anual, BIO13 = Precipitación del mes más húmedo, BIO14 = Precipitación del mes más seco, BIO15 = Precipitación estacional (Coeficiente de Variación), BIO16 = Precipitación del cuatrimestre más húmedo, BIO17 = Precipitación del mes más seco, BIO18 = Precipitación del cuatrimestre más cálido, BIO19 = Precipitación del cuatrimestre más frío. Finalmente se incluyó el modelo digital de elevación del terreno (38) y ecorregiones terrestres (39).

RESULTADOS

Los modelos de nicho de las catorce especies estudiadas, presentaron valores del área bajo la curva (AUC) por encima del parámetro de predicción al azar (AUC = 0.50): *Hg. leucocelaenus* (AUC = 0.964), *Hg. clarki* (0.999), *Hg. albomaculatus* (0.998), *Hg. argyromeris* (1.000), *Hg. capricornii* (0.963), *Hg. celeste* (0.997), *Hg. chalcospilans* (0.999), *Hg. equinus* (0.985), *Hg. iridicolor* (0.999), *Hg. janthinomys* (0.967), *Hg. lucifer* (0.999), *Hg. mesodentatus* (0.996), *Hg. soperi* (0.999) y *Hg. spegazzinii* (0.944).

En el **Cuadro 1** (Columna A) se aprecia la contribución porcentual de las dos primeras variables (bioclimáticas, topográficas y ecológicas) utilizadas para construir el modelo de nicho o distribución potencial de las catorce especies. Ecorregiones fue la variable más importante para todas las especies, con contribuciones que oscilaron entre 76,45% y 36,10%. Seguidamente se aprecian otras variables de importancia como el intervalo anual de temperatura (BIO7) en *Hg. janthinomys*, intervalo medio diurno (BIO2) en *Hg. clarki*, la temperatura estacional (BIO4) en *Hg. celeste*, *Hg. spegazzinii* y *Hg. soperi*, y la temperatura mínima del mes más frío (BIO6) en *Hg. equinus*, *Hg. lucifer*, *Hg. chalcospilans*, *Hg. argyromeris* y *Hg. albomaculatus*. Finalmente en *Hg. iridicolor* la precipitación del cuatrimestre más frío (BIO19), *Hg. mesodentatus* la precipitación

del mes más húmedo (BIO13), seguido de *Hg. capricornii* y *Hg. leucocelaenus* la precipitación del cuatrimestre más cálido (BIO18).

La prueba de *Jackknife* (**Cuadro 1**; columnas B.1 y B.2) señala las variables por especie que aportan mayor información al modelo, cuando son utilizadas de forma aislada (B.1): ecorregiones en *Hg. albomaculatus*, *Hg. argyromeris*, *Hg. lucifer*, *Hg. soperi*, *Hg. capricornii*, *Hg. celeste* y *Hg. iridicolor*. En el resto de las especies, una sola variable por sí sola no aporta suficiente ganancia a la construcción del modelo, y por el contrario es necesaria la interacción con las otras, mientras que las variables por especie que aumentan la ganancia cuando son omitidas son las siguientes (B.2): BIO18 en *Hg. leucocelaenus* y *Hg. capricornii*, BIO6 en *Hg. equinus*, *Hg. argyromeris*, *Hg. chalcospilans*, *Hg. lucifer* y *Hg. albomaculatus*. Seguidamente, BIO13 en *Hg. mesodentatus*, BIO19 en *Hg. iridicolor*, BIO4 en *Hg. celeste* y *Hg. soperi*, y BIO7 en *Hg. janthinomys*. Finalmente en el caso de *Hg. clarki* y *Hg. spegazzinii*, se aprecian que el modelo solamente construido con base en la variable ecorregiones genera una ganancia negativa. Esto sugiere que el modelo es ligeramente peor que un modelo nulo para predecir la distribución de las presencias puestas aparte para la prueba.

La **Figura 1A** muestra el resultado del modelo de nicho con la distribución potencial de *Hg. leucocelaenus*, en ésta se aprecian condiciones óptimas en el sur de Brasil, centro de Bolivia; en *Hg. clarki* (**Figura 1B**) se aprecian áreas óptimas en Panamá. Luego en *Hg. albomaculatus* (**Figura 2A**) se muestran condiciones óptimas en el oriente de Venezuela (incluyendo la zona en reclamación del Territorio Esequibo), norte de Guyana y Suriname, y *Hg. argyromeris* (**Figura 2B**) se aprecia áreas óptimas en Panamá. Seguidamente la distribución potencial de *Hg. capricornii* (**Figura 3A**), con condiciones óptimas en sur de Brasil, y pequeñas áreas en Colombia (Andes) y Perú (franja sur del Pacífico), y *Hg. celeste* (**Figura 3B**) muestra condiciones óptimas en el norte (centro y oriente) de Venezuela. En *Hg. chalcospilans*

CUADRO 1.

Contribución porcentual de las variables ambientales al modelo. B) Resultados de la prueba de Jackknife donde se muestra la importancia relativa de cada variable expresado en valores de ganancia; B.1 indica valores cuando la variable es usada de forma aislada en el modelo, y B.2 cuando la variable es omitida del modelo

Especie	A) Variable		B) Prueba Jackknife	
	Contribución (%)		B.1	B.2
<i>Hg. (Conopostegus) leucocelaenus</i> (n = 28)	ecoreg	60.41	2.11	2.92
	bio18	13.72	1.20	3.52
<i>Hg. (Con.) clarki</i> (n = 14)	ecoreg	52.72	-1.32	-0.32
	bio2	17.11	1.06	-0.24
<i>Hg. (Haemagogus) capricornii</i> (n = 7)	ecoreg	76.45	3.11	1.39
	bio18	11.10	0.69	3.04
<i>Hg. (Hae.) celeste</i> (n = 14)	ecoreg	43.99	4.42	3.16
	bio4	35.34	2.12	4.86
<i>Hg. (Hae.) equinus</i> (n = 60)	ecoreg	46.37	1.28	2.40
	bio6	25.01	0.88	2.70
<i>Hg. (Hae.) iridicolor</i> (n = 18)	ecoreg	60.40	3.88	3.98
	bio19	15.56	1.17	5.47
<i>Hg. (Hae.) janthinomys</i> (n = 78)	ecoreg	36.10	1.81	1.99
	bio7	19.05	1.01	2.48
<i>Hg. (Hae.) spegazzinii</i> (n = 15)	ecoreg	54.39	-0.48	0.81
	bio4	25.83	0.06	0.21
<i>Hg. (Hae.) argyromeris</i> (n = 33)	ecoreg	49.48	3,88	6.73
	bio6	22.50	2,65	7.17
<i>Hg. (Hae.) chalcospilans</i> (n = 27)	ecoreg	43.30	1.32	2.30
	bio6	26.30	0.56	2.87
<i>Hg. (Hae.) lucifer</i> (n = 41)	ecoreg	57.59	3.67	5.43
	bio6	26.40	1.71	5.63
<i>Hg. (Hae.) mesodentatus</i> (n = 30)	ecoreg	55.00	2.70	2.71
	bio13	19.20	1.59	3.39
<i>Hg. (Hae.) albomaculatus</i> (n = 10)	ecoreg	40.51	3.22	2.49
	bio6	35.90	2.14	3.84
<i>Hg. (Hae.) soperi</i> (n = 7)	ecoreg	64.20	4.81	4.79
	bio4	20.90	1.04	4.92

ECOREG = Ecoregiones, BIO2 = Intervalo medio diario, BIO4 = Temperatura estacional, BIO6 = Temperatura mínima del mes más frío, BIO7 = Intervalo anual de temperatura, BIO8 = Temperatura media del cuatrimestre más húmedo, BIO10 = Temperatura media del cuatrimestre más cálido, BIO13 = Precipitación del mes más húmedo, BIO18 = Precipitación del cuatrimestre más cálido, BIO19 = Precipitación del cuatrimestre más frío

Liria *et al.*

se aprecian áreas óptimas en Panamá (**Figura 4A**), y en el caso de *Hg. equinus* (**Figura 4B**), la distribución indica áreas de condiciones óptimas en Panamá, y pequeñas áreas de Costa Rica (sur), Nicaragua (sur y noroeste), Guatemala (sur) y México. Luego en *Hg. iridicolor* (**Figura 5A**), la distribución potencial sugieren condiciones óptimas restringidas en dos áreas: una entre Costa Rica y sur de Nicaragua, y la otra en Guatemala (centro). Mientras que en *Hg. janthinomys* (**Figura 5B**), la distribución muestra condiciones óptimas en áreas dispersas desde Costa Rica hasta Brasil. Seguidamente en *Hg. lucifer* (**Figura 6A**) se aprecian condiciones óptimas en Costa Rica, Panamá y pequeñas áreas de Colombia; mientras que en *Hg. mesodentatus* (**Figura 6B**) se observan áreas en Nicaragua, Guatemala, El Salvador y México. Finalmente en *Hg. soperi* (**Figura 7A**) se aprecian áreas óptimas en Ecuador, mientras que en *Hg. spegazzinii* (**Figura 7B**), la distribución potencial sugieren condiciones óptimas en tres áreas: una entre el sur de Bolivia, norte de Argentina y Noroeste de Paraguay, luego otra en el norte de Brasil, y finalmente otra en el sur de Venezuela.

DISCUSIÓN

En las catorce especies de *Haemagogus* con las que se realizó el Modelo de Nicho Ecológico, se muestra que las variables ecológicas permiten predecir sus distribuciones, mientras que la precipitación y la altura no parece influir en la construcción del modelo. Esto coincide con las investigaciones realizadas en Brasil (40,41) para *Hg. spegazzinii*, *Hg. capricornii*, *Hg. janthinomys*, *Hg. tropicalis* y *Hg. capricornii*, donde indican que la altura no se relaciona con la distribución de estas especies, posiblemente debido a que en Brasil la topografía raramente sobrepasa los 1200 m. En Colombia (42) estudian la distribución en *Hg. anastasionis*, *Hg. andinus*, *Hg. boshelli*, *Hg. spegazzinii*, *Hg. chalconspilans*, *Hg. equinus*, *Hg. lucifer* y *Hg. celeste*, indicando que sólo ha sido reportado *Hg. andinus* en alturas cercanas a los

2000 m en la cordillera este de los Andes, mientras que las restantes especies se restringen a zonas bajas del país.

Por el contrario, se ha sugerido la posible relación entre precipitación y la distribución de los taxa. Así por ejemplo se sugiere que *Hg. janthinomys* muestra asociación con los estados secos de noreste de Brasil, con precipitación anual menor a los 1000 mm; siendo esta región desfavorable para *Hg. capricornii* y *Hg. spegazzinii*. Luego en *Hg. spegazzinii*, señalan que se ha reportado cerca de las cabeceras del río Amazonas, donde la precipitación excede los 2000 mm (40). Recientemente, otros estudios proponen (41) que *Hg. janthinomys* presenta amplia distribución lo cual sugiere su adaptación a distintos biomas y variables abióticas como temperatura y humedad, mientras que *Hg. capricornii* puede definirse como una especie típica del Bosque Atlántico Brasileño. Esto es confirmado con el modelo de nicho de las tres especies, donde la distribución potencial de *Hg. spegazzinii* es explicada por la variable ecorregiones (específicamente por alta probabilidad en las Yungas, Chaco seco y bosques húmedos de Pindare) y la temperatura estacional, mientras que *Hg. janthinomys* es modelada a partir de ecorregiones (Yungas y Marajó verzeá) y temperatura, y finalmente *Hg. capricornii* por ecorregiones (Bosque Atlántico de Paraná) y precipitación del cuatrimestre más cálido.

Nuestros resultados muestran una relación interesante entre los modelos de nicho y la ecoepidemiología de Fiebre Amarilla (FA). El virus de FA se originó en áreas boscosas del este de África y posteriormente se dispersó hacia América (2). Los análisis filogenéticos sugieren la heterogeneidad de las cepas de África respecto a las del continente Americano, y en particular las del oeste Africano como más relacionadas con las de Suramérica (2,43). Para el continente americano, análisis bayesianos filogeográficos demuestran que la introducción y origen de la dispersión hacia otras áreas ocurrió en Brasil (46) y que las cepas del continente muestran dos clados o genotipos

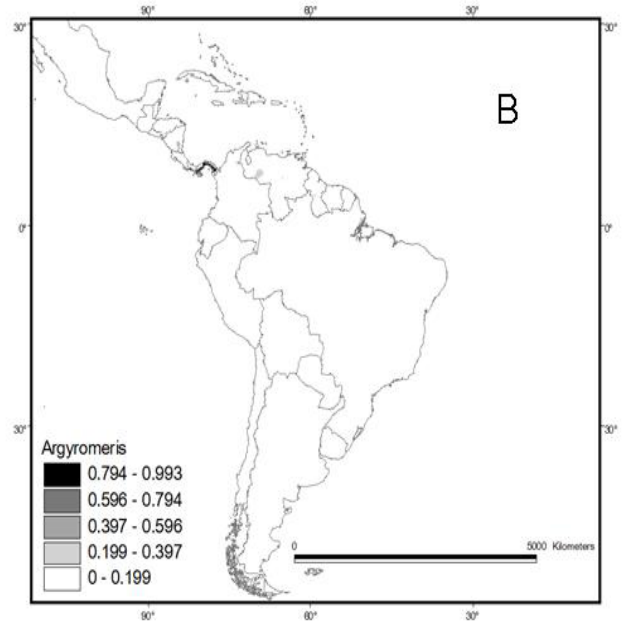
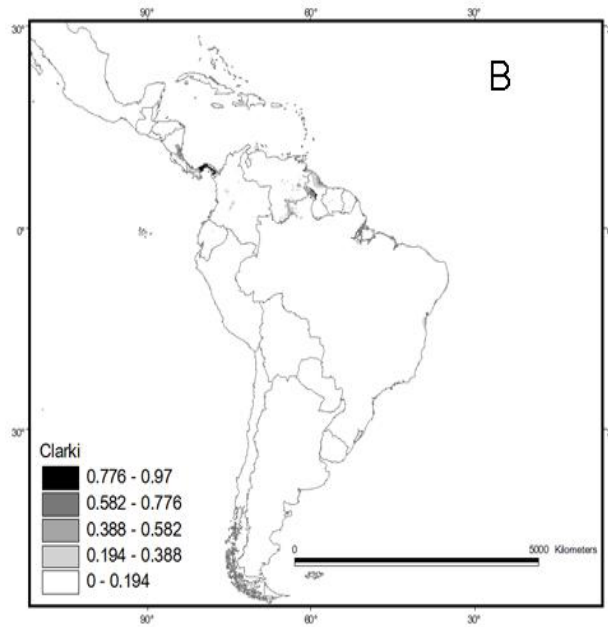
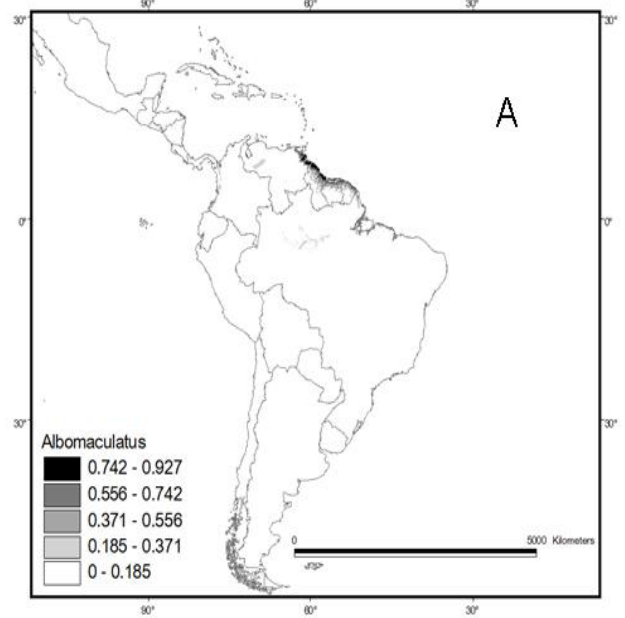
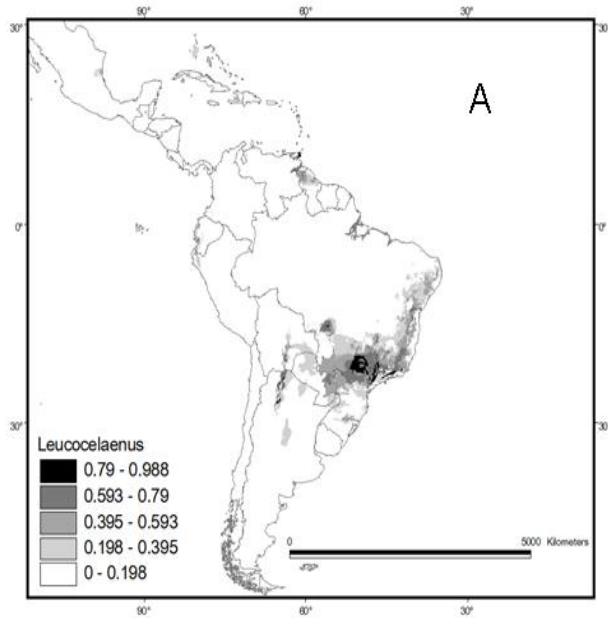
Modelo de nicho en *Haemagogus*

Figura 1. Distribución potencial estimada para las especies de *Haemagogus*. Las áreas oscuras indican alta probabilidad de condiciones óptimas.

A) *Hg. (Conopostegus) leucocelaenus* y
B) *Hg. (Con.) clarki*

Figura 2. Distribución potencial estimada para las especies de *Haemagogus*. Las áreas oscuras indican alta probabilidad de condiciones óptimas.

A) *Hg. (Haemagogus) albomaculatus* y
B) *Hg. (Hae.) argyromeris*

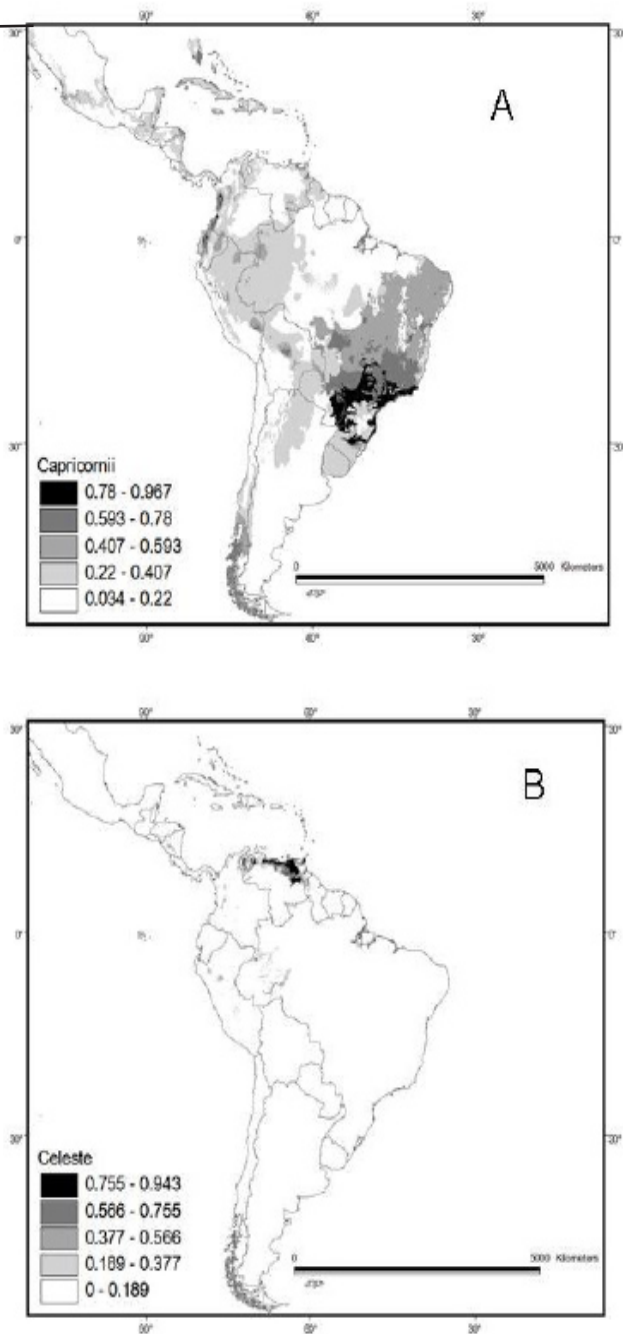


Figura 3. Distribución potencial estimada para las especies de *Haemagogus*. Las áreas oscuras indican alta probabilidad de condiciones óptimas.

A) *Hg. (Hae.) capricornii* y
B) *Hg. (Hae.) celeste*

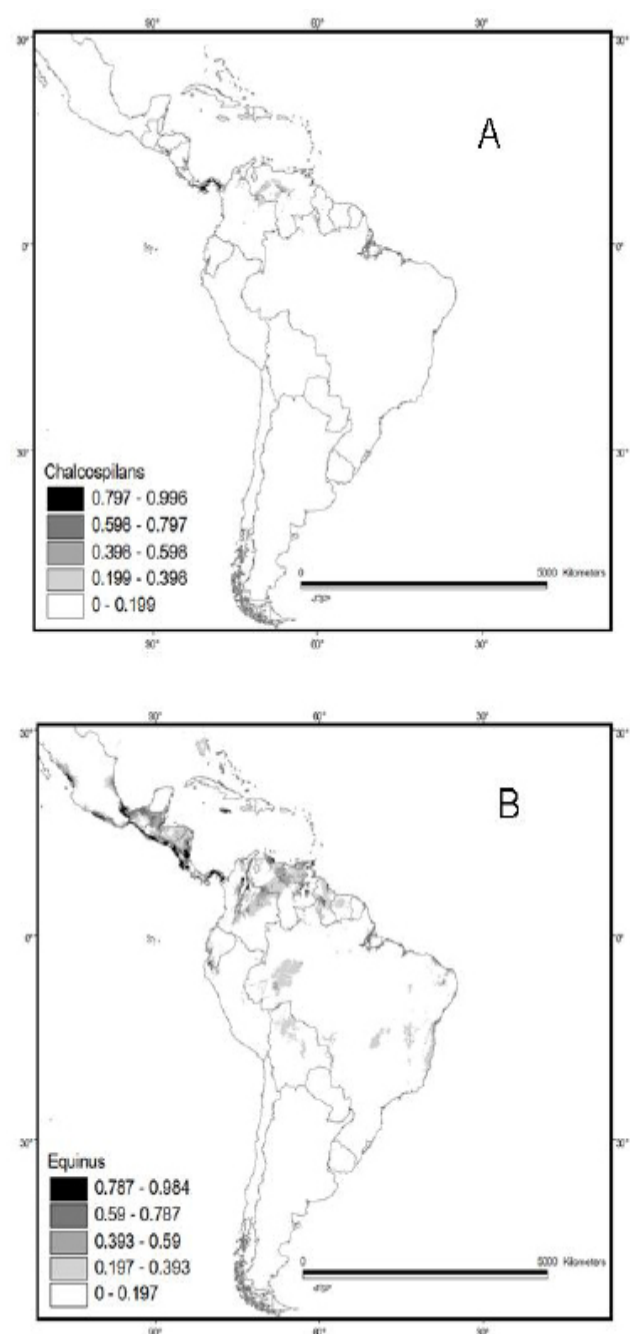


Figura 4. Distribución potencial estimada para las especies de *Haemagogus*. Las áreas oscuras indican alta probabilidad de condiciones óptimas.

A) *Hg. (Hae.) chalcospilans* y
B) *Hg. (Hae.) equinus*

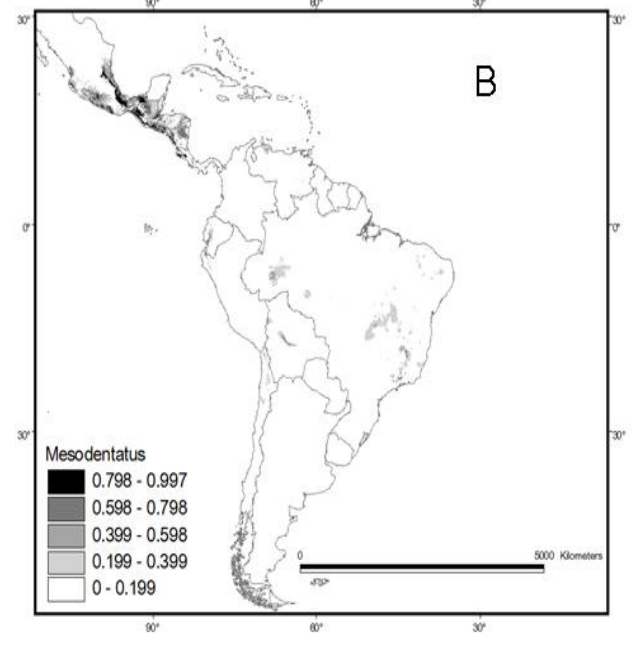
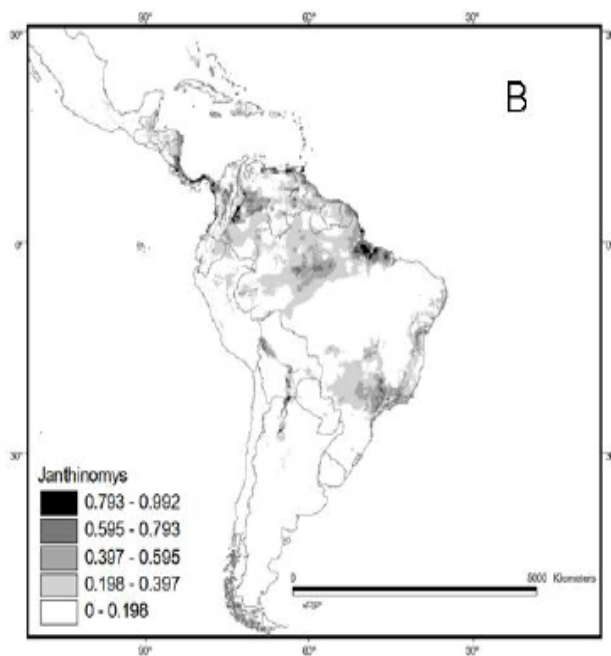
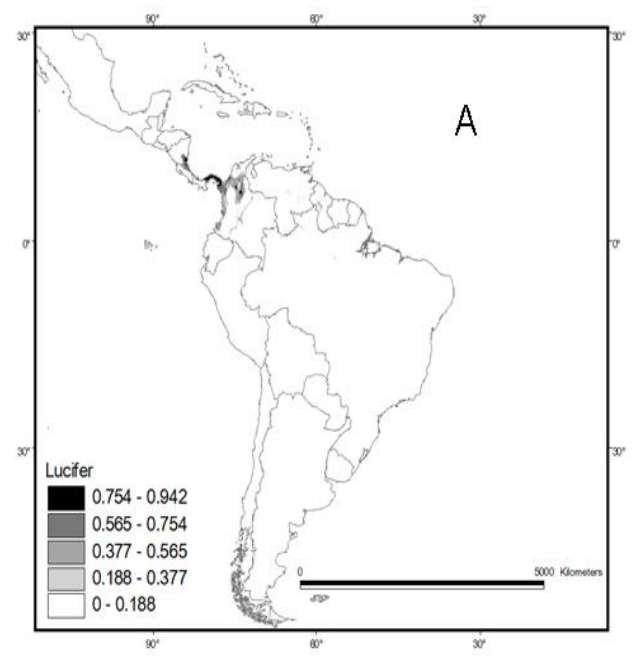
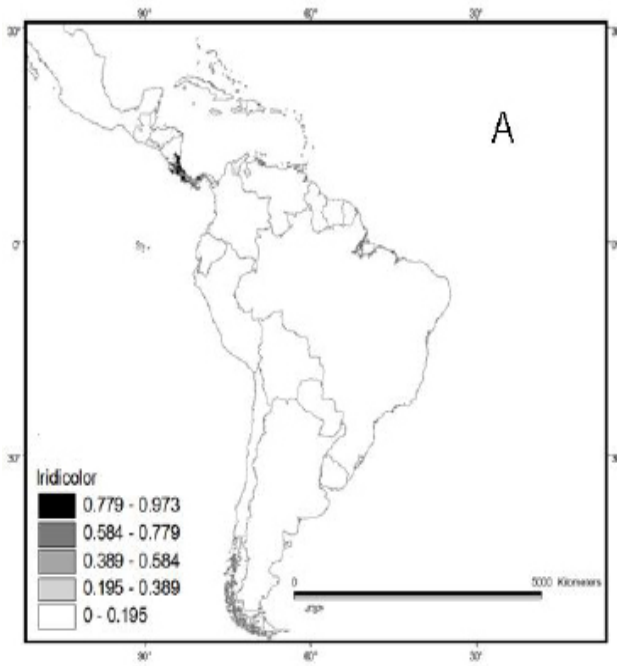
Modelo de nicho en *Haemagogus*

Figura 5. Distribución potencial estimada para las especies de *Haemagogus*. Las áreas oscuras indican alta probabilidad de condiciones óptimas.

A) *Hg. (Hae.) iridicolor* y
B) *Hg. (Hae.) janthinomys*

Figura 6. Distribución potencial estimada para las especies de *Haemagogus*. Las áreas oscuras indican alta probabilidad de condiciones óptimas.

A) *Hg. (Hae.) lucifer* y
B) *Hg. (Hae.) mesodentatus*

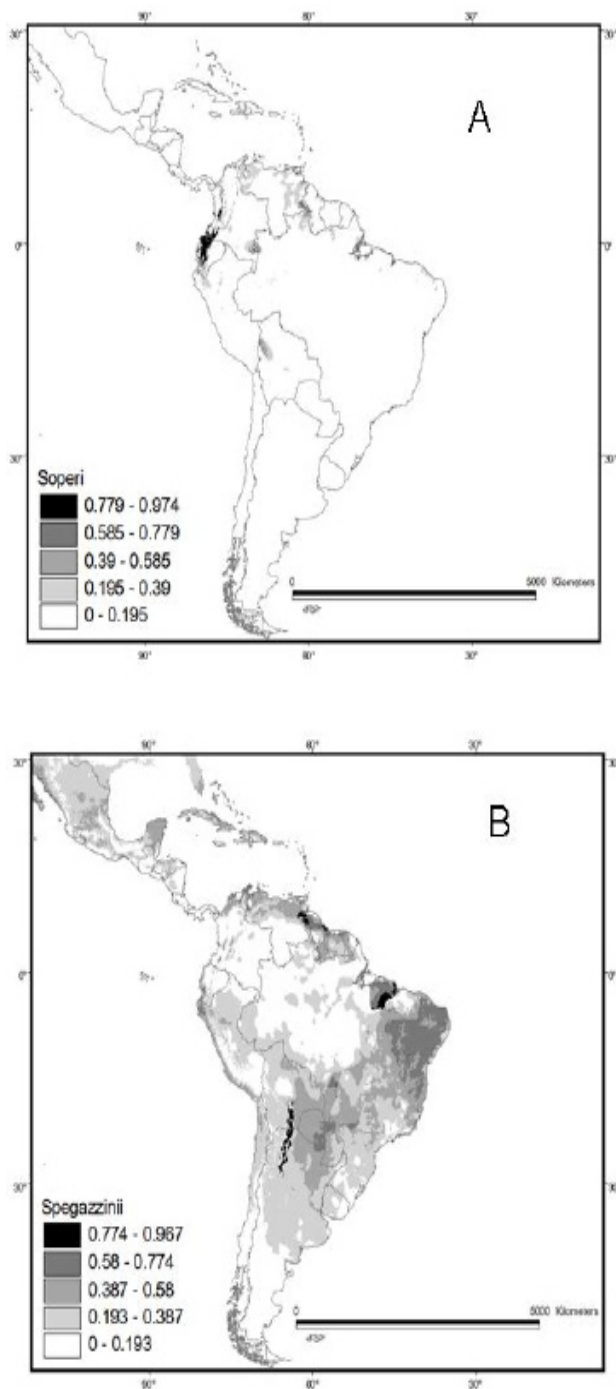


Figura 7. Distribución potencial estimada para las especies de *Haemagogus*. Las áreas oscuras indican alta probabilidad de condiciones óptimas.

A) *Hg. (Hae.) soperi* y
B) *Hg. (Hae.) spegazzinii*

(2,44,45,46): Genotipo I que agrupa a las cepas de Panamá, Brasil, Colombia, Venezuela y Trinidad, y el genotipo II que contempla las cepas en Brasil, Perú, Bolivia y Ecuador con una clara estructuración de clados internos que demuestran además evolución *in situ* en cada país, implicando transmisión enzoótica activa. En general, durante el periodo 2000-2005 se registraron 3966 casos de FA en ambos continentes, de los cuales 83,4% se reportaron en África y 16,6% en América. En este último, los países con mayor número de casos fueron: Brasil, Colombia, Perú y Bolivia.

En Brasil fue estudiada la variabilidad genética en 79 aislamientos (45), específicamente provenientes de cinco regiones: Amazonas, Nordeste, Centro-oeste, Sureste y Sur. Estos autores comprueban la existencia del genotipo I en la mayoría de los aislamientos, con excepción del estado de Rondonia donde se reportó el genotipo II. También se encontraron dos clados: uno basal que contempla aislamientos de Pará realizados entre 1954-1968, y otro que incluye los del periodo 1969-2001. Finalmente, la dispersión del virus es explicada por migración de humanos; así por ejemplo durante 1998-2001 donde ocurrió una epizootia ininterrumpida que generó variantes genéticas, el virus pudo ser transportado desde áreas selváticas como Pará (región Amazonas) a zonas más pobladas como Goiás (centro-oeste), y luego a Minas Gerais (noreste), mediante el movimiento de infectados asintomáticos o personas con viremia en fase prodrómica.

Los análisis de modelo de nicho obtenidos en las catorce especies de *Haemagogus*, sugieren aquellos taxa que mantienen los ciclos enzoóticos de las dos variantes. Así por ejemplo, en el genotipo I, *Hg. celeste* y *Hg. equinus* poseen condiciones óptimas hacia el norte, *Hg. capricornii* en el sur y finalmente *Hg. leucocelaenus* en sur de Brasil, incluyendo parte de Bolivia donde no existen registros de esta especie. Luego en el genotipo II, *Hg. janthinomys* muestra condiciones favorables hacia el norte de Suramérica y *Hg. spegazzinii* hacia el sur.

Recientemente, los análisis filogeográficos con modelos bayesianos (46), refuerzan el patrón de origen y dispersión de las cepas de FA en América previamente señaladas (2,43), pero estos análisis adicionalmente sugieren el origen de introducción del virus en Brasil y una dispersión hacia el norte y hacia el sur del subcontinente. Particularmente, estos autores (46) muestran sobre mapas de GoogleEarth-TM las ramas con las transiciones locales y rutas de dispersión más antiguas y más recientes del virus. Las más antiguas coinciden con una traza Brasil-Perú siguiendo una ruta Pará-Rondonia-Perú sur entre Lima y Arequipa, es decir las áreas de distribución del genotipo I y II.

Esta traza y distribución coincide con el modelo de nicho probabilístico para las especies *Hg. capricornii* y *Hg. spegazzini*, siendo estas especies las candidatas probables de la expansión del virus de FA de la Amazonia Brasileña hacia el área andina paso previo a la cladogénesis que formó los genotipos I y II.

También, estos autores demuestran por medio de la marcada estructura filogenética en el árbol de secuencias de las cepas, que existe luego de una dispersión de las mismas una evolución *in situ* en cada región o localidad, lo que sugiere entonces que si los vectores son lugar importante en donde estas mutaciones o cambios ocurren tal como se ha demostrado en el Complejo de encefalitis equina Venezolana (47-49), las especies candidatas para estos cambios podrían ser aquellas con distribución local y restringida, lo que para el genotipo II sería *Hg. soperi* cuya distribución de modelo de nicho se solapa con el extremo de la traza de dispersión de los virus desde Pará-Brasil hasta el sur de Perú.

Si bien en Venezuela no se han logrado aislamientos de FA en vectores, los focos del área suroeste (selvas de San Camilo y sur del Lago de Maracaibo) y las ondas de transmisión hacia la zona norte central pudieran estar asociadas con el área del modelo de nicho para las especies, *Hg. equinus*, *Hg. janthinomys* y *Hg. spegazzinii*, mientras que *Hg. celeste* y *Hg. equinus* podrían estar involucrados en la parte más norte-costera,

llegando su influencia hasta Trinidad.

En este mismo razonamiento, *Hg. janthinomys*, *Hg. spegazzinii* y *Hg. celeste* podrían estar involucrados en la transmisión en las áreas sur de la Guayana venezolana al sur del río Orinoco y hacia la frontera con Brasil.

En uno de los subclados del genotipo I (46), se muestra a una cepa de Venezuela como las más basal-ancestral. Si bien los subclados son originados de cambios provenientes de cepas introducidas de Brasil como las más basales en el continente suramericano y en el genotipo I, las derivadas a esta cepa basal de Venezuela son cepas de Panamá y de Brasil, por lo que con base al MNE las especies potenciales para esta distribución y dispersión serían *Hg. equinus* y *Hg. spegazzinii* vía norte hacia Panamá, mientras que la vía sur por medio de *Hg. janthinomys* hacia Brasil, siendo esta última vía menos probable hacia Panamá debido a la barrera orográfica andina.

Las especies *Hg. spegazzinii* y *Hg. soperi*, mantienen un solapamiento con el clado Brasil-Bolivia-Ecuador-Perú o genotipo II sugiriendo una posible relación entre estas especies y el origen y dispersión de este genotipo viral.

No parece haber una conexión andina para las cepas de FA aisladas en Colombia, no obstante su cercanía geográfica con el clado del genotipo II andino, siendo las cepas aisladas en Colombia pertenecientes al genotipo I, derivada de cepas Brasil-Belem (Pará) y luego derivando a cepas aisladas en Venezuela y Brasil. Este patrón filogenético-Bayesiano se ajusta a una introducción del virus en Colombia vía Brasil, que luego es introducido en Venezuela. Dos hipótesis emergen de estas trazas y patrones: 1- una introducción en Colombia desde Brasil vía *Hg. janthinomys* y luego un paso a Venezuela vía *Hg. equinus* o *Hg. janthinomys* por el área amazónica (Brasil-Colombia), o hacia los llanos (orientales de Colombia- occidentales de Venezuela), y 2- dos introducciones independientes en Venezuela vía Brasil, una por el área amazónica este (región Guayana- estado Bolívar) y otra vía Llanos occidentales (desde Colombia,

Liria *et al.*

via selvas de San Camilo) con *Hg. equinus* y *Hg. spegazzinii* como vectores potenciales.

De esta forma, mediante análisis de modelo de nicho ecológico no sólo es posible corroborar distribuciones comprobadas por registros de muesos o de literatura, sino también predecir probabilísticamente la distribución potencial de una especie discriminando posibles variables ecológicas determinantes en esa distribución y poder aplicar este conocimiento para establecer patrones de origen, distribución, dispersión y predicción de las áreas de transmisión de enfermedades en las cuales estos vectores participan.

AGRADECIMIENTOS

Al personal de las instituciones que permitieron la revisión del material de museo. WRBU en MSC-Smithsonian: Richard Wilkerson, Leopoldo Rueda y Jim Pecor; en DERM-MPPSalud-Venezuela: Hortensia Frontado y Jesus Berti. Estudio financiado por MCT, Misión Ciencia-FONACIT N° 2008001911-4 (JC Navarro y J Liria).

REFERENCIAS

1. **Monath T.** Yellow Fever: An update. *The Lancet Infectious Diseases*. 2001; 1:11-20.
2. **Barrett A, Higgs S.** Yellow Fever: A disease that has yet to be conquered. *Annu Rev Entomol* 2006; 52: 209-29.
3. **Liria J, Navarro JC.** Clave fotografica para hembras de *Haemagogus Williston* 1896 (Diptera: Culicidae) de Venezuela, con nuevo registro para el país. *Bol Malariol Salud Amb* 2009; 49: 283-292.
4. **Galindo P, Carpenter SJ, Trapido H.** Ecological observations of the forest mosquitoes of an endemic yellow fever area in Panama. *Am J Trop Med* 1951; 31:98-137.
5. **Galindo P, Carpenter SJ, Trapido H.** A contribution of ecology and biology of tree-hole breeding mosquitoes of Panama. *Ann Entomol Soc Am* 1955; 48:158-164.
6. **De Rodaniche E, Galindo P, Johnson C.** Isolation of yellow fever virus from *Haemagogus lucifer*, *H. equinus*, *H. spegazzinii falco*, *Sabethes chloropterus* and *Anopheles neivai* captured in Panama in the fall of 1956. *Am J Trop Med Hyg* 1957; 6:681-685.
7. **Galindo P, De Rodaniche E.** Surveillance for sylvan yellow fever activity in Panama (1957-1961). *Am J Trop Med Hyg* 1964; 13:844-850.
8. **Arnell JH.** Mosquito studies (Diptera: Culicidae) XXXII. A revision of the genus *Haemagogus*. *Contrib Amer Entomol Inst* 1973; 10:1-174.
9. **Navarro JC, Liria J, Piñango H, Barrera R.** Biogeographic area relationships in Venezuela: A parsimony analysis of Culicidae-Phytotelmata distribution in national Parks. *Zootaxa* 2007; 1547:1-19.
10. **Walter Reed Biosystematic Unit.** Mosquito Catalog. 2001; Disponible en URL: <http://mosquitocatalog.org>
11. **Foley DH, Rueda L, Wilkerson RC.** Insight into Global Mosquito Biogeography from Country Species Records. *J Med Entomol* 2007; 44:554-567.
12. **Foley DH, Weitzman A, Miller SE, Faran M, Rueda L, Wilkerson RC.** The value of georeferenced collection records for predicting patterns of mosquito species richness and endemism in the Neotropics. *Ecol Entomol* 2008; 33:12-23.
13. **Brown JH, Lomolino MK.** *Biogeography*. 2nd Ed. Sinauer Associates. Sunderland, MA. 1998; p. 691.
14. **Morrone JJ, Crisci J.** *Historical Biogeography: introduction to methods*. *Ann Rev Ecol Syst* 1995; 26:373-401.
15. **Crisci JV, Katinas L, Posadas P.** *Introducción a la teoría y practica de la Biogeografía Histórica*. Sociedad Argentina de Botánica. 2000; p. 169.
16. **Domínguez MC, Roig-Juñent S, Tassin JJ, Ocampo FC, Flores GE.** Areas of endemism of the Patagonian steppe: an approach based on insect distributional patterns using endemicity analysis. *J Biog* 2006; 33:1527-1537.
17. **Liria J, Navarro JC.** Áreas de endemismo en *Haemagogus Williston* (Diptera: Culicidae). *Darwiniana* 2007; 45:43-46.
18. **Escalante T, Sanchez-Cordero G, Morrone JJ, Linaje M.** Areas of endemism of Mexican terrestrial mammals: A case study using species' ecological niche modeling, Parsimony Analysis of Endemicity and Goloboff fit. *Interciencia* 2007; 32:151-159.
19. **Illoldi-Rangel P, Escalante T.** De los modelos de nicho ecológico a las áreas de distribución geográfica. *Biogeografía*. 2008; 3:7-12.
20. **Peterson AT.** *Biogeography of diseases: a framework for analysis*. *Naturwissenschaften* 2008; Disponible en: 10.1007/s00114-008-0352-5
21. **Peterson AT, Shaw J.** *Lutzomyia* vectors for cutaneous leishmaniasis in Southern Brazil: ecological niche models, predicted geographic distributions, and climate change effects. *Internat J Parasitol* 2003; 33:919-931.
22. **Peterson AT, Pereira AS, Fonseca De Camargo-Neves VL.** Using epidemiological survey data to infer geographic distributions of leishmania vector species. *Rev Soc Bras Med Trop* 2004; 37:10-14.
23. **Costa J, Peterson AT, Beard CB.** Ecological niche modeling and differentiation of populations of *Triatoma brasiliensis* Neiva, 1911, the most important Chagas disease vector in northeastern Brazil (Hemiptera,

- Reduviidae, Triatominae). *Am J Trop Med Hyg* 2002; 67:516-20.
24. **Peterson AT, Sanchez-Cordero V, Beard CB, Ramsey JM.** Ecologic niche modelling and potential reservoirs for Chagas disease, Mexico. *Emerg Inf Dis* 2002; 8:662-667.
 25. **Beard CB, Pye G, Steurer FJ, Rodríguez R, Campman R, Peterson AT, et al.** Chagas Disease in a Domestic Transmission Cycle in Southern Texas, USA. *Emerg Inf Dis* 2003; 9:103-105.
 26. **Peterson AT, Martínez-Campos C, Nakazawa Y, Meyer-Martínez E.** Time-specific ecological niche modeling predicts spatial dynamics of vector insects and human dengue cases. *Trans Royal Soc Trop Med Hyg* 2005; 99:667-655.
 27. **Moffett A, Shackelford N, Sarkar S.** Malaria in Africa: Vector Species' Niche Models and Relative Risk Maps. *PlosOne* 2007; 9:1-14.
 28. **Foley DH, Rueda L, Peterson AT, Wilkerson RC.** Potential Distribution of Two Species in the Medically Important *Anopheles minimus* Complex (Diptera: Culicidae). *J Med Entomol* 2008b; 45:852-860.
 29. **Larson SR, DeGroot JP, Bartholomay LC, Sugumar R.** Ecological niche modeling of potential West Nile virus vector mosquito species in Iowa. *Journal of Insect Science* 2010; 10:110 Disponible en: insect-science.org/10.110
 30. **Kulkarni MA, Desrochers RE, Kerr JT.** High Resolution Niche Models of Malaria Vectors in Northern Tanzania: A New Capacity to Predict Malaria Risk? 2010; *PlosOne* 5: e9396 Disponible en: 10.1371/journal.pone.0009396
 31. **USGS.** Geographic Names Information System (GNIS), United States Geological Survey, Sioux Falls, South Dakota. 2004; Disponible en: <http://geonames.usgs.gov>
 32. **Beaman R.** Biogeomancer, University of Kansas. 2002; Disponible en: <http://www.biogeomancer.org/>
 33. **ESRI.** ArcView® GIS 3.2a. Environmental Systems Research Institute, Inc. New York; 1999.
 34. **Phillips SJ, Dudík M, Schapire RE.** A Maximum Entropy Approach to Species Distribution Modeling. *Proceedings of the 21st International Conference on Machine Learning*, Banff, Canada.
 35. **Phillips SJ, Anderson RP, Schapire RE.** Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*. 2006; 190:231-259.
 36. **Phillips SJ, Dudík M.** Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography* 2008; 31:161-175
 37. **Hijmans OJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A.** Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Int J Climatol* 2005; 25:1965-1978.
 38. **USGS.** HYDRO 1k, elevation derivative database. United States Geological Survey, Sioux Falls, South Dakota. 2001; Disponible en: <http://www.edcdaac.usgs.gov/gtopo30/hydro>.
 39. **Dinerstein E, Olson DM, Graham DJ, Webster AL, Primm SA, Bookbinder MP, et al.** Ecoregions of Latin America and the Caribbean (inset map). En: *A Conservation Assessment of the Terrestrial Ecoregions of Latin America and the Caribbean*, The World Bank, Washington, DC; 1995.
 40. **Kumm HW, Cerqueira N.** The *Haemagogus* mosquitoes of Brazil. *Bull Ent Res* 1952; 42:169-181.
 41. **Alencar J, Dos Santos Silva J, Serra-Freire N, Guimarães A.** Dispersion and ecological plasticity patterns of *Haemagogus capricornii* and *H. janthinomys* (Diptera: Culicidae) populations in different regions of Brazil. *Entomol News* 2009; 120: 53-60.
 42. **Kumm HW, Osorno-Mesa E, Boshell-Manrique J.** Studies on mosquitoes of the Genus *Haemagogus* in Colombia (Diptera, Culicidae). *Am J Hyg* 1946; 43:13-28.
 43. **Bryant JE, Holmes EC, Barrett A.** Out of Africa: A Molecular Perspective on the Introduction of Yellow Fever Virus into the Americas. *PLoS Pathogens* 2007; 3:668-673.
 44. **Yábar CV, Campos YB, Quispe KT, Carrillo CP, Montoya YP.** Análisis genético del virus Peruano de la Fiebre Amarilla. *Rev Peru Med Exp y Salud Pública* 2002; 18:28-34.
 45. **Vasconcelos PFC, Bryant JE, Travassos Da Rosa APA, Tesh R, Rodríguez SG, Barrett ADT.** Genetic Divergence and Dispersal of Yellow Fever Virus, Brazil. *Emerg Inf Dis* 2004; 10:1578-1584.
 46. **Auguste AJ, Lemey P, Pybus OG, Suchard MA, Salas RA, Adesiyun AA, et al.** Yellow fever virus maintenance in Trinidad and its dispersal throughout the Americas. *J Virology*. (En prensa).
 47. **Brault AC, Powers AM, Ortiz D, Estrada-Franco JG, Navarro-Lopez R, Weaver SC.** Venezuelan equine encephalitis emergence: enhanced vector infection from a single amino acid substitution in the envelope glycoprotein. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2004; 101: 11344-11349.
 48. **Ortiz D I, Weaver S C.** Susceptibility of *Ochlerotatus taeniorhynchus* (Diptera: Culicidae) to infection with epizootic (subtype IC) and enzootic (Subtype ID) Venezuelan equine encephalitis viruses: evidence for epizootic strain adaptation. *J Med Entomol* 2004; 41: 987-993.
 49. **Weaver SC, Ferro C, Barrera R, Boshell J, Navarro JC.** Venezuelan equine encephalitis. *Annu Rev Entomol* 2004; 49:141-174.