



Benemérita Universidad Autónoma de Puebla

Facultad de Ciencias Físico Matemáticas

MODELACIÓN MATEMÁTICA DE LA DINÁMICA
DE LOS ESTADIOS INMADUROS DEL *AEDES*
AEGYPTI EN UN CRIADERO

TESIS

Que para obtener el grado de:
Doctora en Ciencias Matemáticas

presenta:

M.C. Tishbe Pilarh Herrera Ramírez

Asesores:

Dr. Andrés Fraguela Collar (FCFM - BUAP)

Dr. Jorge Velázquez Castro (FCFM - BUAP)

Puebla, Puebla Diciembre 2021



DR. SEVERINO MUÑOZ AGUIRRE
SECRETARIO DE INVESTIGACIÓN Y
ESTUDIOS DE POSGRADO, FCFM-BUAP
P R E S E N T E:

Por este medio le informo que la C:


TISHBE PILARH HERRERA RAMÍREZ

estudiante del Doctorado en Ciencias (Matemáticas), ha cumplido con las indicaciones que el Jurado le señaló en el Coloquio que se realizó el día 16 de noviembre de 2021, con la tesis titulada:

***“MODELACIÓN MATEMÁTICA DE LA DINÁMICA DE LOS
ESTADIOS INMADUROS DE AEDES AEGYPTI EN UN
CRIADERO”***

Por lo que se le autoriza a proceder con los trámites y realizar el examen de grado en la fecha que se le asigne.

A T E N T A M E N T E.
H. Puebla de Z, a 13 de diciembre de 2021


DRA. PATRICIA DOMÍNGUEZ SOTO
COORDINADORA DEL POSGRADO
EN MATEMÁTICAS.



D°PDS/mtrv

Facultad
de Ciencias
Físico Matemáticas

Av. San Claudio y 18 Sur, edif. FM1
Ciudad Universitaria, Col. San
Manuel, Puebla, Pue. C.P. 72570
01 (222) 229 55 00 Ext. 7550 y 7552

Dedicada con todo mi amor a:

Mi esposo y compañero de vida:

Dagoberto Rodríguez Romero,

mis papás:

María del Pilar Ramírez Juárez,

José Alberto Herrera Escutia,

y mis hermanos:

José Guillermo Herrera Ramírez,

Angel Alberto Herrera Ramírez

Agradecimientos

A mi esposo, por tomar mi mano en cada paso durante el desarrollo y la culminación de este proyecto. Dago, tu eres mi fuerza y mi motor. Gracias por ser y estar.

A mi mamá, a mi papá y a mis hermanos por estar presentes siempre. Por motivarme a culminar cada meta. Por cuidar mi camino con amor incondicional. Ustedes son mi ejemplo.

A mis asesores el Dr. Andrés Fraguela y el Dr. Jorge Velázquez, por permitirme trabajar bajo su tutela. Por compartir conmigo sus conocimientos académicos, profesionales y sobre todo personales.

A mi comité tutorial el Dr. Escamilla, el Dr. Anzo, el Dr. Soto, y a mis sinodales la Dra. Vasilieva, el Dr. Ibañez. Sus observaciones y comentarios ayudaron no sólo a mejorar este documento si no ver desde otra perspectiva los resultados obtenidos. Con un cariño especial a la Dra. Emilene Pliego, gracias por tomarte el tiempo para ser mi sinodal y por todo lo compartido durante estos años.

Al Dr. Antonio Abella quien acompañó durante todo el proceso para la obtención de los resultados aquí presentados.

A todos los que se tomaron un tiempo para ayudarme a resolver dudas, revisar o corregir este trabajo. Y a esos amigos incondicionales que brindaron aliento, alegrías, consejos y porras. Gracias por estar en mi vida.

Finalmente agradezco al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por el apoyo económico brindado durante el periodo en que realicé mis estudios de Doctorado.

INTRODUCCIÓN

El Dengue es la enfermedad transmitida por mosquitos de más rápida propagación en el mundo. En los últimos 50 años su incidencia ha aumentado 30 veces debido a la creciente expansión demográfica. En 2005 en la Asamblea Mundial de la Salud, se mencionó al Dengue como una enfermedad de emergencia en la salud pública internacional debido a su rápida propagación más allá de las fronteras nacionales [1].

Los diferentes serotipos del virus del Dengue, así como el virus que causa el Chikungunya y el virus del Zika, se transmiten a los humanos mediante picaduras de mosquitos *Aedes aegypti* y *Aedes albopictus* infectados, principalmente el *Aedes aegypti*. Hasta ahora, no existen agentes antivirales para combatir las enfermedades causadas por dichos arbovirus. Dado que los proyectos de vacunación contra estas enfermedades apenas están iniciando [2, 3], las opciones disponibles para prevenirlas son el control del vector y la interrupción del contacto humano-vector [1, 2, 4].

Los programas de vigilancia entomológica han definido diferentes índices de medición de la cantidad de mosquitos presentes en una región. Dichas mediciones buscan conocer si la cantidad de mosquitos se mantiene por debajo de algún umbral que permita evitar las reinfecciones [5, 6]. Históricamente estos programas se han enfocado en medir las poblaciones de mosquitos inmaduros, pues a pesar de que sería útil estudiar las poblaciones de mosquitos adultos, esto resulta poco viable si consideramos que es complejo capturarlos y contarlos. En cambio, para estudiar los mosquitos inmaduros, por su naturaleza acuática, basta con dirigirse a estudiar los recipientes que contengan o puedan contener agua [7].

II

Los índices históricos tradicionales son los índices de *Stegomyia* (índice de casa, de contenedor y Breteau) que miden la cantidad de casas o contenedores en los que hay presencia de larvas o pupas del mosquito *Aedes aegypti*. Estos índices se han utilizado como indicadores de la prevalencia vectorial en el tiempo [8] y también para verificar el efecto de los cambios climáticos en las poblaciones de mosquitos [9]. Sin embargo, en 1999 la Organización Mundial de la Salud (OMS) reconoció que pese a tener cierto valor operativo para medir el impacto entomológico en las intervenciones de control, no son sustitutos de la abundancia de vectores adultos ni del riesgo en la transmisión del Dengue (OMS 2000 citado en [10]).

Dado que los adultos (hembra) representan el eslabón clave en la transmisión de enfermedades, se recomendó usar los índices de pupas o de adultos como indicadores de riesgo. Sin embargo, por muchos años no se tenía una metodología clara para el conteo de pupas y fue en 2012 que la OMS planteó una forma estándar para contabilizarlas [10]. El método planteado se centra primero en estratificar zonas de riesgo de propagación de enfermedades transmitidas por el mosquito, y en dichas zonas distinguir los criaderos clave [10].

Para determinar cuáles son los criaderos clave se realiza una estimación de la cantidad de pupas presentes en cada criadero. Dichas estimaciones toman en cuenta la capacidad del recipiente y la densidad pupal. En otras palabras, lo que busca es medir la productividad pupal de los criaderos clave [10]. Identificar criaderos clave es importante para focalizar en ellos las estrategias de control.

Para que las intervenciones de control en la transmisión de estas enfermedades puedan ser específicas y sostenibles es importante que las estimaciones del número de pupas para los criaderos clave sean valores cercanos a la realidad. Por ello en [11], Focks *et al.* recomendaron dirigir investigaciones a calibrar la forma en que se realizan las encuestas de pupas. Esta es la línea de investigación que desea abordar este trabajo. Los resultados que obtendremos buscan contribuir en mejorar metodologías de estimación de pupas en un recipiente además de sentar las bases para determinar la

productividad de mosquitos de un recipiente.

Medir la productividad de un recipiente es calcular cuántos mosquitos pueden emerger de él. La cantidad de mosquitos que pueden emerger de un recipiente depende de los huevos que ingresan a él y de la dinámica del desarrollo de los huevos que logran eclosionar. Este trabajo dará conclusiones sobre el comportamiento de dicha dinámica usando modelación matemática.

Estudiar el comportamiento de una población inmadura se ha realizado antes como una línea de investigación desde la perspectiva entomológica. Dichas investigaciones han determinado experimentalmente características de la especie tales como: duración de los estadios, mortalidad y supervivencia [12, 13, 14, 15, 16]. Estas investigaciones estudian experimentos controlados en los cuales ingresan en una sola ocasión huevos al sistema y estudian el desarrollo de los individuos desde huevos hasta la etapa adulta.

Cabe destacar que en la naturaleza se podría dar el caso de que más de un mosquito oviposite en un mismo recipiente o que el mismo mosquito oviposite en más de una ocasión durante su etapa reproductiva [14, 17]. Así que en realidad, en cada recipiente hay una “acumulación” en el tiempo de individuos de diferentes estados y “edades.” Al estar en el mismo sistema todos comparten espacio y recursos. Esto hace importante investigar si existe un comportamiento característico del desarrollo cuando el ingreso de huevos al recipiente no solo se da en una ocasión.

Es por ello que, en esta tesis se estudiará la dinámica del desarrollo de una población inmadura de mosquitos, en la que el ingreso de huevos a un recipiente no sucede en una única ocasión. Para determinar qué características intrínsecas son importantes para describir dicha dinámica poblacional.

Este trabajo se lleva a cabo en el marco de la modelación matemática al plantear y estudiar algunos modelos deterministas. Todos los modelos describen cualitativamente la evolución en el tiempo, de una población de mosquitos inmaduros en un recipiente. Cada modelo representa una o va-

IV

rias hipótesis entomológicas. El objetivo es determinar cuál o cuáles son las características que mejor describen el comportamiento de dicha dinámica temporal.

Para calibrar y elegir el modelo que mejor describe la dinámica temporal, los modelos estudiados serán comparados numéricamente con datos de campo. Los datos corresponden a un experimento controlado de una población de mosquitos inmaduros en un recipiente. El experimento se realiza en condiciones ambientales fijas, para describir el comportamiento cualitativo general de la dinámica en las condiciones más favorables para su desarrollo.

Los modelos que se estudiarán en este trabajo consideran todos los estados de su desarrollo (huevos, 4 instares larvarios y pupas). Y como el principal aporte, se agregan y estudian dos suposiciones entomológicas. La primera es la saturación del sistema y su efecto tanto en la eclosión como en la transición larvaria. La segunda corresponde a describir comportamiento de las transiciones y mortalidad de cada estadio.

Estas suposiciones son sustentadas en investigaciones entomológicas y se agregan a los modelos una por una, lo que permite obtener resultados en cada paso del trabajo para finalmente tener un modelo que recabe el efecto de todas las suposiciones que mejor describen la dinámica. El orden de estudio y resultados se presentan a continuación.

El primer paso de este trabajo fue estudiar el comportamiento de la transición larvaria y mortalidad de los estadios. Este primer estudio se realiza con datos obtenidos de la literatura y una simulación computacional de ellos. De este estudio se concluyó que la transición larvaria y la mortalidad de todos los estadios no varía en el tiempo. Con esta conclusión se plantea el primer modelo matemático a analizar y comparar con los datos de campo. El segundo enfoque de estudio fue el entender el efecto que tenía la saturación del sistema sobre la eclosión. Con este planteamiento se desarrolló el segundo modelo que permitió obtener resultados teóricos de la capacidad de carga del sistema.

A diferencia del caso larvario es posible encontrar trabajos que describen a la eclosión como un proceso variable en el tiempo [18]. Así que el tercer planteamiento a estudiar fue el comportamiento de la dinámica poblacional cuando la eclosión de los huevos en el sistema no sucede en simultáneo. Por ello se plantea y estudia un modelo de edad que considera la tasa de eclosión variable. Para el caso que se estudia en este trabajo, se muestra que este modelo es equivalente a un modelo que considera una tasa efectiva de eclosión. A este modelo se agrega como una condición adicional el efecto que la saturación del sistema tiene sobre la eclosión.

Hasta este punto del trabajo se concluye que la dinámica del desarrollo se caracteriza por una eclosión efectiva que depende de la forma de la eclosión variable. Además, se muestra que el efecto de la saturación del sistema sobre la eclosión de los huevos depende principalmente de los estadios larvarios más pequeños (larva 1).

La última suposición entomológica que se considera es la competencia entre los estadios larvarios. Por ello se presenta un modelo que considera que las larvas de tercer y cuarto instar tienen efecto directo en la transición de todos los estadios larvarios. Esta hipótesis es nuestra con base en las consideraciones entomológicas aprendidas y se muestra que describe el comportamiento cualitativo que en promedio reflejan los datos de campo.

Este modelo que denominamos **Modelo de productividad para un ingreso constante de huevos** describe la dinámica del desarrollo de una población de mosquitos inmaduros en un recipiente. Es importante destacar que en todos los modelos se asumió que al recipiente se ingresaban diariamente una cantidad constante de huevos, por ello el nombre del modelo.

Este modelo describe las características clave para la dinámica del desarrollo de una población inmadura de mosquitos. Las consideraciones que dicho modelo toma en cuenta son: las transiciones larvarias son fijas, la mortalidad de todos los estadios es fija, la eclosión es variable en el tiempo. Además se agrega el efecto de la saturación del sistema sobre la eclosión y sobre la transición larvaria.

Dado que el Modelo de productividad para un ingreso constante de huevos es el que mejor aproxima los datos de campo podemos afirmar que para describir la dinámica del desarrollo es necesario que las suposiciones antes mencionadas se consideren en simultáneo. Este modelo es más “cercano” a los datos de campo que los modelos con solo alguna(s) de las suposición(es). Esta afirmación se justificará a detalle más adelante. El mejor modelo se eligió considerando el modelo con menor índice de Akaike y menor error cuadrático medio del modelo a los datos de campo, ambas son herramientas conocidas y comúnmente usadas para este propósito.

Un paso importante que se realizó antes de comparar los modelos entre sí, es que en cada uno de ellos se realizó estimación de algunos parámetros involucrados. Dicha estimación permite obtener el mejor valor de los parámetros de cada modelo. Es decir, el valor de los parámetros, para los que la dinámica que los modelos representan, es la más cercana a los datos.

La importancia de los resultados obtenidos en este trabajo, esta relacionada directamente a las implicaciones que pueden tener en para diferentes líneas de investigación relacionadas con la problemática de las enfermedades que se transmiten por mosquito.

El modelo que se propone permite sentar las bases para medir la productividad de un criadero. Esto permitirá, como trabajo a futuro, generalizar este resultado para obtener una aproximación de la capacidad de carga de mosquitos en una región y mejorar las estimaciones del riesgo de propagación de enfermedades transmitidas por mosquito. Para dicha extensión será importante tener las consideraciones sobre el uso de los recipientes y una estimación de la cantidad de recipientes en una región.

Desde la perspectiva entomológica también es posible, como trabajo a futuro, extender los resultados aquí obtenidos. Si se consideran las variaciones de los parámetros con respecto a diferentes condiciones extrínsecas del sistema, sería posible robustecer hipótesis experimentales. Por ejemplo, al variar los parámetros que dependen de la temperatura, la cantidad de

oxígeno del agua, o la cantidad de alimento permitiría mostrar teóricamente qué condiciones aceleran o retrasan el desarrollo del mosquito.

Estos dos últimos párrafos ya no son tema de este trabajo, pero si resaltan la importancia que tiene esta investigación. Estas líneas de investigación a desarrollar a futuro se desprenden directamente de los resultados aquí obtenidos y hablaremos un poco de ellas más adelante.

El trabajo desarrollado y los resultados de este proyecto de investigación se presentan en el siguiente orden.

El capítulo 1, corresponde a la investigación bibliográfica que permite enmarcar la importancia de este trabajo. Además se describen las características entomológicas que justifican las hipótesis que serán consideradas al plantear los modelos matemáticos a estudiar.

En el capítulo 2, se desarrolla un estudio de datos de campo y datos bibliográficos. Esta fase del trabajo se desarrolla previamente a la modelación matemática y permite obtener la información que los datos (bibliográficos y de campo) presentan. Las conclusiones obtenidas en este capítulo serán de utilidad al plantear los modelos.

En el capítulo 3, se presenta el planteamiento y estudio de modelos matemáticos deterministas. Cada modelo corresponde a una o varias suposiciones entomológicas como son la competencia por recursos o variabilidad de las tasas de transición o mortalidad.

El capítulo 4, corresponde al estudio numérico de todos los modelos que se plantearon. Cada modelo fue comparado primero con los datos experimentales de campo. En cada modelo se realizaron estimaciones de algún(nos) del(los) parámetro(s) involucrado(s). Las simulaciones permiten comparar los modelos y dar conclusiones sobre qué hipótesis son las que mejor describen la dinámica de la población.

Para concluir este escrito se resaltan los resultados obtenidos, así como

VIII

su importancia y posibles implicaciones entomológicas y epidemiológicas.

Índice general

Índice de tablas	XI
Índice de figuras	XIII
1. MARCOS HISTÓRICOS Y CONTEXTUALES	1
1.1. El problema de salud pública causado por los arbovirus . .	3
1.2. Índices de riesgo epidemiológico	7
1.3. El mosquito <i>Aedes aegypti</i>	15
1.4. La modelación matemática y el mosquito <i>Aedes aegypti</i> . .	19
2. ANÁLISIS DE LOS DATOS	25
2.1. Datos del experimento de campo	26
2.2. Análisis de datos dados en la bibliografía	43
3. MODELACIÓN MATEMÁTICA DE MOSQUITOS INMADUROS	57
3.1. Metodología para plantear los modelos	58
3.2. Modelo de tasas constantes	65
3.2.1. Planteamiento del modelo	65
3.2.2. Valor estacionario y estabilidad	67
3.3. Modelo con tasas constantes y saturación logística	70
3.3.1. Planteamiento y análisis de la solución	70
3.3.2. Estados estacionarios y estabilidad del sistema . . .	77
3.4. Modelo con tasa de eclosión variable	87
3.4.1. Planteamiento del modelo	88
3.4.2. Solución de la ecuación de huevos	89
3.4.3. Modelos de tasa efectiva	92
3.5. Modelo de Productividad para el Ingreso Constante de Huevos	97

4. ESTUDIO NUMÉRICO DE LOS MODELOS	101
4.1. Los parámetros a utilizar en las simulaciones	102
4.2. Análisis numérico de los modelos	107
4.2.1. Modelo de coeficientes constantes (Eq. 3.1)	109
4.2.2. Modelo de saturación logística en la eclosión (Eq. 3.1)	112
4.2.3. Modelos de tasa efectiva y saturación logística (Eq. 3.2)	116
4.2.4. Modelo de productividad para el ingreso constante de huevos (Eq. 3.37)	123
4.3. Comparación de los modelos estudiados	125
Bibliografía	133

Índice de tablas

2.1.	Porcentajes de transición dados en [63].	46
2.2.	Porcentajes de transición del primer estadio larvario al segundo estadio larvario calculados de la Tabla 2.1.	48
2.3.	Porcentajes de transición del segundo estadio larvario al tercer estadio larvario calculados de la Tabla 2.1.	48
2.4.	Porcentajes de transición del tercer estadio larvario al cuarto estadio larvario calculados de la Tabla 2.1.	49
2.5.	Porcentajes de transición del cuarto estadio larvario al estadio de pupas calculados de la Tabla 2.1.	49
4.1.	Duración de cada estadio (en días).	104
4.2.	Porcentajes de mortalidad por cada estadio.	105
4.3.	Valores de las tasas de transición y el intervalo de estimación.	106
4.4.	Valores de las tasas de mortalidad y del intervalo de estimación.	106
4.5.	Parámetros que se estimaron en cada modelo.	109
4.6.	Valores numéricos de las estimaciones de los parámetros.	125
4.7.	Comparación de los modelos.	125

Índice de figuras

1.1.	Porcentaje de huevos que eclosionan cada día. Gráfica tomada de [18].	17
2.1.	Comparación, por cada estadio, de las seis realizaciones del experimento con la serie promedio mediante gráficas Q-Qplot.	30
2.2.	Comparación Q-Qplot para los datos de larva 1 a la serie promedio.	32
2.3.	Comparación Q-Qplot para los datos de larva 2 a la serie promedio.	33
2.4.	Comparación Q-Qplot para los datos de larva 3 a la serie promedio.	34
2.5.	Comparación Q-Qplot para los datos de larva 4 a la serie promedio.	35
2.6.	Comparación Q-Qplot para los datos de pupas a la serie promedio.	36
2.7.	Comparación de las 6 realizaciones del experimento para los datos de Larva 1	38
2.8.	Comparación de las 6 realizaciones del experimento para los datos de Larva 2	39
2.9.	Comparación de las 6 realizaciones del experimento para los datos de Larva 3	40
2.10.	Comparación de las 6 realizaciones del experimento para los datos de Larva 4	41
2.11.	Comparación de las 6 realizaciones del experimento para los datos de Pupa	42
2.12.	Dinámica de 100 huevos considerando los datos de 2.2, 2.4, 2.5	51
2.13.	Simulación de un experimento de superposición.	52
2.14.	Experimento de superposición, el cual considera la eclosión variable y los porcentajes de transición larvaria calculados de la Tabla 2.1.	54
4.1.	Estimaciones MCMC de los parámetros del modelo de coeficientes constantes (Eq. 3.1).	110
4.2.	Dinámica por estadio del modelo de coeficientes constantes (Eq. 3.1) para las estimaciones de los parámetros en comparación con los datos experimentales.	111
4.3.	Estimación MCMC para la capacidad de carga del modelo (Eq. 3.2)	112
4.4.	Determinante de la matriz jacobiana del sistema en los dos valores de p^*	114
4.5.	Valores de p^* cómo función de H	115

4.6.	Dinámica por estadio del modelo de coeficientes constantes y saturación logística (Eq. 3.2), para las estimaciones del parámetro en comparación con los datos experimentales.	115
4.7.	Dinámica por estadio de los modelos de tasa efectiva . . .	116
4.8.	Dinámica de cada estadio del modelo (Eq. 3.29) para los valores estimados comparando los datos experimentales.	117
4.9.	Cadena Monte Carlo generada al estimar el valor de los parámetros para el modelo (Eq. 3.29).	119
4.10.	Cadena Monte Carlo generada al estimar el valor de los parámetros para el modelo (Eq. 3.30).	120
4.11.	Cadena Monte Carlo generada al estimar el valor de los parámetros para el modelo (Eq. 3.31).	121
4.12.	Cadena Monte Carlo generada al estimar el valor de los parámetros para el modelo (Eq. 3.32).	122
4.13.	Dinámica por estadio del Modelo de productividad para el ingreso constante de huevos (Eq. 3.37).	124
4.14.	Rango de valores de los parámetros para el modelo (Eq. 3.37). Dichos intervalos representan el resultado del 90% de las estimaciones.	126
4.15.	Gráficas Q-Qplot normal, por cada estadio, de la diferencia del modelo (Eq. 3.37) a los datos.	127

Capítulo 1

MARCOS HISTÓRICOS Y CONTEXTUALES

Las pandemias producidas por el virus causante del Ébola (EVE) en 2014-2016 o el virus SARS-CoV-2 en el 2019 afectaron a una gran cantidad de personas en el mundo. Dichas enfermedades generaron un gran número de infecciones, algunas con síntomas leves, otras con síntomas graves y algunas de ellas con resultados fatales. Además, con la imposición de cuarentenas, restricciones de viajes, programas de vacunación, entre otras, estas pandemias generaron cambios en la dinámica de las poblaciones afectadas. Todo esto sin mencionar los efectos negativos a la economía de los países involucrados. Las pandemias producida por el EVE y el SARS-CoV-2 son ejemplo de las repercusiones que las enfermedades zoonóticas pueden tener en la vida de los seres humanos. Se denominan zoonóticas pues se transmiten hacia los humanos desde los animales.

Estas enfermedades no son los únicos ejemplos de este tipo pues, en los últimos 45 años se han desarrollado en los humanos más enfermedades transmitidas desde los animales. Algunos de los factores clave de su expansión son el crecimiento poblacional desmedido, el calentamiento global, e incluso la situación económica y política mundial [19]. Es preciso señalar que no todas las enfermedades zoonóticas son iguales. Una vez que alguno de estos virus es transmitido a los humanos, hay dos vías de transmisión entre las personas, el contacto directo persona-persona como el caso de COVID-19 y por contacto indirecto a través de un portador como es el

caso del Dengue.

Las enfermedades de transmisión indirecta requieren un intermediario (vector) que lleve el virus de una persona a otra [20]. Distinguir el tipo de transmisión de las enfermedades que causan pandemias es la primera característica para destacar en un estudio que busca dar resultados epidemiológicos. Este proyecto se enfocará solo en dar resultados para enfermedades que se transmiten a los humanos por medio de mosquitos, principalmente por el mosquito *Aedes aegypti*, algunos ejemplos de ellas son el Dengue, el Zika y Mayaro [21].

El objetivo de este proyecto es describir, usando modelación matemática, las características de la dinámica del desarrollo del mosquito *Aedes aegypti*. En este capítulo se presentan los marcos históricos y conceptuales que contextualizan nuestra investigación. Esto para destacar en qué parte de la problemática de las enfermedades transmitidas por el mosquito *Aedes aegypti*, es que tiene cabida esta investigación y por qué es conveniente desarrollarla.

En la primera sección, la sección 1.1, se presenta una perspectiva histórica de las enfermedades transmitidas por el mosquito *Aedes aegypti* y qué se ha hecho históricamente para controlarlas. La sección 1.2, corresponde a un resumen histórico de los índices que se han utilizado para medir el riesgo de transmisión de estas enfermedades. Esta sección muestra por qué es importante estudiar el comportamiento de la dinámica temporal de una población de mosquitos.

Hay que señalar que este trabajo se desarrolla en el marco de la modelación matemática. Por ello en la sección 1.3 se describen las características biológicas y entomológicas que caracterizan al mosquito, que se utilizarán para plantear los modelos matemáticos. Y por último en la sección 1.4, se da una breve perspectiva histórica de lo que se ha desarrollado desde la modelación matemática para estudiar la problemática de las enfermedades transmitidas por el mosquito. Este última sección muestra por qué abordar un problema biológico/entomológico en con contexto matemático es una

línea importante de investigación.

1.1. Resumen histórico de las enfermedades transmitidas por el mosquito *Aedes aegypti* y el problema de salud pública

Las enfermedades urbanas se distinguen por concentrar su mayor carga de infecciones en las zonas urbanas. Las enfermedades transmitidas por mosquito son un ejemplo de enfermedad urbana. La causa principal de su expansión es la alta densidad demográfica, la dinámica poblacional y los problemas inherentes a la infraestructura de servicios sanitarios como el suministro de agua o la recolección de basura. Es por ello que las enfermedades transmitidas por mosquito representan un gran desafío de salud. [2, 4, 9, 22].

El Dengue o “fiebre rompe huesos” es una enfermedad urbana con un ciclo único, hombre-mosquito-hombre, sin indicación de un ciclo silvestre [23]. En 2009 la OMS mencionó que la incidencia de Dengue había aumentado 30 veces con respecto a los 50 años anteriores [1]. En 2012 se estimó que había entre 50 y 100 millones de infecciones nuevas cada año en más de 100 países endémicos [24]. El Dengue rara vez es fatal pero con altas tasas de morbilidad. Sin embargo, en 1954 se detectó en las Filipinas una forma seria de Dengue conocida como fiebre hemorrágica del Dengue o síndrome de shock del Dengue, que resultó fatal en niños de 2 a 13 años [23]. En 1981 se presentó un primer brote de Dengue hemorrágico en Cuba y desde entonces ha estado presente en el continente americano [25].

El Dengue es una enfermedad febril aguda causada por el virus DENV. Este virus pertenece al género *Flavivirus* y está conformado por cuatro serotipos (DENV-1 al DENV-4) que circulan periódicamente en áreas tropicales endémicas e hiperendémicas [26]. El Dengue es transmitido principalmente por el mosquito *Ae. aegypti* y actualmente constituye la enfermedad transmitida por vector más importante a escala mundial en términos de

morbilidad e importancia económica [27].

El Dengue es la enfermedad viral transmitida por mosquitos de más rápida propagación en el mundo. Sin embargo, no es la única enfermedad que transmite el mosquito *Ae. aegypti*. Este mosquito también es el principal vector del virus CHIKV causante de la enfermedad de Chikungunya. El Chikungunya se aisló por primera vez en 1952 en Tanzania. En la década de 1960, con la apertura del Canal de Suez, el *Ae. aegypti* entro en Asia causando que el CHIKV se extendiera ampliamente en dicho continente. En 2013 se detecto el CHIKV por primera vez en América siendo el escenario perfecto para su rápida propagación, pues al ser un virus nuevo toda la población era susceptible a enfermarse [28].

Otra de las enfermedades que transmite el mosquito *Ae. aegypti* es la causada por el virus del Zika [29]. Las primeras infecciones de Zika se identificaron en la década de 1970 pero, fue hasta 2007 que se registró el primer brote en la Isla de Yap (Estados Federados de Micronesia). En 2013 que se registró otro gran brote en la Polinesia Francesa junto con otros países del Pacífico. En marzo de 2015 Brasil notificó el primer brote de esta enfermedad, mostrando la gravedad de la misma al describir su asociación con la microcefalia. Desde aquel brote la enfermedad del Zika ha estado presente en América [29].

Si bien el Dengue es la enfermedad viral transmitida por mosquitos de mayor presencia en América, con brotes epidémicos cada 3 o 5 años [2]. Es también la enfermedad más sospechada en pacientes febriles y como consecuencia uno de los principales motivos de consulta médica en las unidades de salud [25]. La aparición en América del virus de Chikungunya y del virus del Zika aumentó el gran desafío para la salud pública que ya causaba el Dengue, no solo por que estas enfermedades se transmiten por el mismo vector si no por que comparten síntomas primarios [28] complicando su detección (diferenciación) y con ello su atención clínica.

El Dengue no es la primera enfermedad en América que se transmite por el mosquito *Ae. aegypti*. En la década de 1920 en América del Sur estaba

presente la Fiebre Amarilla urbana. En los esfuerzos iniciales para controlarla se observó que la reducción sustancial en el número de criaderos de *Ae. aegypti* eliminaba la transmisión. Así que por primera vez, se consideró la importancia de usar métodos para mantener bajos los umbrales de las poblacionales de mosquitos. Esto con el objetivo de minimizar la transmisión de enfermedades (OPS, 2017 en [30]).

La interrupción de la transmisión del Dengue en las Américas fue resultado de campañas de erradicación que se realizaron en las décadas de 1960 y 1970 [1]. Cabe destacar que las condiciones sociales en aquella época eran propicias para ello pues, la demografía social era en su mayoría rural y focalizar el control evitaba la transmisión. Sin embargo, las campañas comenzaron a ser inviables ya que la migración descontrolada a las zonas urbanas fue mucho más veloz que la distribución de servicios básicos como drenaje, tuberías y recolección de basura [7]. Esto causó que años después se presentaran reinfestaciones de mosquito y en consecuencia brotes epidémicos [1].

La Organización Mundial de la Salud y la Organización Panamericana de la Salud (OPS) al registrar brotes epidémicos en América, desarrollaron en 2002 el primer plan continental de prevención de Dengue [31]. En él se menciona tres posibles estrategias para combatir su expansión. La primera estrategia buscaba la erradicación total de poblaciones de mosquitos la cual implicaba un costo inicial muy elevado pero evita totalmente la transmisión. Sin embargo, esta estrategia requería estrictas medidas de control difíciles de mantener en el tiempo. En la segunda estrategia se identifican las áreas con mayor riesgo de transmisión de enfermedades y en cada zona se concentran los esfuerzos para reducir, no erradicar, las poblaciones de vectores. La tercera corresponde a un estrategia intermedia, comenzando con erradicar en las zonas de alto riesgo y mantener una vigilancia contra la infestación. Dicha estrategia es la que desde entonces se ha implementado por los gobiernos [10, 24].

Estos planes continentales son los de mayor impacto como una estrategia continua, conjunta y simultánea entre los países América. Con el paso de

los años se han planteado modificaciones a dicha estrategia. El plan vigente es el planteado de 2012 a 2020 en [24] llamado la **estrategia global de prevención y control** que aborda las diferentes perspectivas desde donde se puede ver el tema, las cuales son:

- **El diagnóstico y manejo de casos.** Dónde se describe los procedimientos oficiales para el diagnóstico y atención de los casos detectados.
- **La vigilancia integrada y prevención de brotes.** Se describen los procedimientos que sugieren para la vigilancia de casos clínicos y estrategias de prevención.
- **El control de vectores sostenible.** Se plantean las diferentes estrategias vigentes para la control de vectores.
- **La futura implementación de la vacuna.** Se explican todos los detalles relacionados a las vacunas, su implementación y recomendaciones.
- **Investigación: básica, operativa y de implementación.** Dónde se dan sugerencias sobre las investigaciones a desarrollar, así como en las diferentes áreas en donde es de utilidad hacerlas. Algunos ejemplos son: entender mejor las enfermedades desde una perspectiva clínica que permita mejorar la atención, desarrollar mejores pruebas para diagnosticar casos, investigación operativa del costo-beneficio de las estrategias de control o identificar indicadores sensibles de mayor riesgo de Dengue.

Como podemos notar las organizaciones de la salud sugieren diferentes perspectivas para abordar esta problemática de salud. Esto implica la cooperación de los gobiernos locales, nacionales e internacionales. También es importante que exista la coordinación de las diferentes instancias involucradas como son el personal de salud, los grupos de investigación y la población en general [24].

El problema de salud que generan el Dengue, Zika y Chikungunya depende directamente del mosquito *Ae. aegypti* . Controlar las poblaciones

de mosquitos tiene impacto en minimizar la incidencia de todas las enfermedades que por él se transmiten [32]. Las primeras licencias de vacunas que existen son para contrarrestar el Dengue [3] y dado que no existe otro tratamiento antiviral específico para dichas enfermedades, el único enfoque que se ha utilizado para prevenir la transmisión es a través de intervenciones dirigidas a controlar la cantidad de mosquitos presentes.

Los programas de vigilancia entomológica tienen como propósito general determinar cambios en la distribución geográfica de *Ae. aegypti*. Obtener mediciones relativas de las poblaciones a lo largo del tiempo permite evaluar la cobertura e impacto de las intervenciones antivectoriales. Así como monitorear la susceptibilidad y la resistencia a los insecticidas usados en el control [30]. La estimación de la cantidad de mosquitos que existen en alguna región, es una línea de investigación importante para contribuir mejorar o avalar los programas para prevenir la transmisión. Esta es la línea en la que se desenvuelve esta investigación.

1.2. Perspectiva histórica de los índices de medición de riesgo epidemiológico

Las estrategias de prevención de enfermedades como el Dengue, Zika, Chikungunya se centran en reducir las poblaciones de mosquitos. La estimación directa de la densidad de mosquitos adultos sería lo más útil para tener parámetros sobre el control de brotes. Diferentes métodos se han utilizado para estimar la cantidad de mosquitos adultos con el fin de vigilar y evaluar la efectividad de las medidas de control [4].

Hay métodos que utilizan trampas electromecánicas, las cuales atraen a los mosquitos con su color oscuro o alguna sustancia química (CO_2 , ácido láctico o amoníaco) y con unas aspas los succionan para almacenarlos y contarlos. Sin embargo, este procedimiento no asegura que todos los mosquitos sean atraídos al recipiente para su conteo. También se han utilizado cebos humanos, los cuales se dejan sin movimiento para contar la cantidad

de mosquitos que se acercan a ellos. Aun que esto sin duda presenta un riesgo en la salud de los voluntarios [33].

Por ello, la dificultad propia para recolectar y contar los mosquitos adultos hace que las estrategias centradas en ellos resulten poco rentables para determinar el riesgo epidemiológico [4]. En cambio, la vida acuática de las etapas inmaduras permite que sean ubicados más fácilmente en los cuerpos de agua de la zona a estudiar [7]. Esta es la razón de que, históricamente, las acciones de monitoreo de mosquitos se han centrado en las fases inmaduras de su desarrollo [4].

Los primeros reportes de observación de los criaderos de *Ae. aegypti* fueron en los esfuerzos organizados en 1923 por la Fundación Rockefeller para erradicar la Fiebre Amarilla en las ciudades costeras al norte de Brasil, donde se identificó que la reducción de criaderos eliminaba la transmisión. Posteriormente, en 1933 Fred Soper desarrolló métodos mejorados de observación de las poblaciones de mosquitos dando como resultado, de manera bastante inesperada, la erradicación del *Ae. aegypti* en varias ciudades [5].

El objetivo de la erradicación del vector surgió no como un requisito para eliminar la Fiebre Amarilla, sino por un deseo de proteger zonas libres de *Ae. aegypti* de reinfestación. Por ello se desarrollaron índices de riesgo que permitían monitorear el progreso del control de vectores para determinar si se mantenían los niveles deseados de cantidad de mosquitos [34, 35, 36].

Los índices descritos en 1923 fueron: el **índice de casa** que es el porcentaje de casas infestadas con larvas, pupas o ambas de la cantidad total de casas inspeccionadas; el **índice de contenedor** o recipiente, que es el porcentaje de recipientes examinados que contienen larvas o pupas de todos los recipientes inspeccionados. Treinta años después, se planteó el **índice de Breteau** que corresponde al número total de recipientes con larvas o pupas por cada 100 casas, el cuál se convirtió en la medida más común [5].

A fines de la década de 1960 la Organización Mundial de la Salud comen-

zó a promover la vigilancia mundial de *Ae. aegypti* planteando los índices de *Stegomyia*, que buscan utilizar la misma idea de unidad básica de casas o contenedores pero con relación a las personas que habitan en alguna región. Estos índices son el índice de contenedores de *Stegomyia* que es el número de contenedores positivos por 1000 personas y, el índice Larval de *Stegomyia*, que es el número de larvas por cada mil personas en el área. Esto se realizó para estimar el efecto de crecimiento de las poblaciones de mosquitos en la incidencia de las enfermedades [5].

Históricamente los índices de *Stegomyia* se han usado para determinar el riesgo de transmisión de enfermedades. Estos índices entomológicos son los más utilizados debido a la facilidad con que pueden ser tomados en campo. Sin embargo, hay que destacar que el hecho de que un recipiente sea positivo no representa su importancia como lugar de cría, ya que no proporciona información sobre cuántos individuos se desarrollan en él [5, 10, 15, 37, 38, 39]. Así que, aunque estos índices permiten ofrecer información sobre los niveles de infestación en una localidad y ayudan a la construcción de probables escenarios de transmisión, no son equivalentes a determinar la abundancia de *Ae. aegypti* adultos [7, 5, 40, 41, 42, 43, 44] y son de uso limitado en la evaluación del riesgo de transmisión [45].

En un estudio realizado por Barrera et al. en Puerto Rico, mostraron que el 61,3% de las pupas se encontraban en el 6% de los recipientes muestreados [46], siendo este un ejemplo de que pueden existir pocos criaderos muy productivos. En general esto daría un índice de contenedor bajo pero una alta tasa de picadura y como consecuencia un aumento del riesgo de transmisión de enfermedades [7]. Además, se podría dar el caso de que los recipientes más frecuentemente positivos para los estados inmaduros no son necesariamente los de mayor importancia para la producción pupal [47]. Es por estas razones, que recientemente se han dirigido las operaciones de control al estudio de la productividad de las pupas o adultos.

Enfocados en medir no sólo positividad si no productividad los autores de [41] desarrollaron y evaluaron una nueva medida que nombraron índice de productividad de adultos (API). El cual se basa en la suma de la

frecuencia del tipo de contenedor multiplicada por una cifra de densidad representativa de cada tipo. La motivación para desarrollar esta nueva medida fue tener en cuenta las diferencias en abundancia de contenedores. Sin embargo, en una evaluación extensa de la API, los autores encontraron que no era mejor que el índice de Breteau.

Por otra parte, retomando la relación de los mosquitos con las poblaciones humanas, se plantearon otras propuestas de índices que consideran el uso de indicadores de higiene y hacinamiento en combinación con el índice de casa. Uno de ellos es el **índice Maya**. El cuál plantea herramientas operativas útiles para describir la productividad de un criadero, su el principal propósito determinar los hábitats más probables de reproducción [41]. Otro índice similar es el **índice de condición de casa** (PCI) que estima el riesgo mediante la medición de características de la vivienda y presencia/ausencia de criaderos del vector [48, 49].

En [50] se menciona que el índice Maya que fue propuesto por Gómez Dantés y Méndez en Puerto Rico y México, como una variante de los índices larvales clásicos. Este índice Maya es un indicador construido a partir de una matriz que, mediante la categorización por tipos de recipiente (controlables y desechables), estima el riesgo de las viviendas. Los contenedores se categorizan en tres niveles de riesgo: alto, mediano y bajo, el cuál se predice con base en los niveles de higiene doméstica [50, 51]. El potencial de este indicador es elevado para medir el riesgo entomológico y el tamaño de población vectorial [50].

El índice de condición de casa es construido a través de la conjunción de tres variables: condición de la casa, limpieza y sombra proyectada en el patio (PCI3). El cuál permite analizar las características idóneas para la reproducción y refugio de los mosquitos. Este índice tiene una modificación que solo toma en cuenta la limpieza y la sombra proyectada por la vegetación en el patio (PCI2) [41]. Se ha demostrado que estos índices tienen un alto valor de correlación con la presencia de mosquitos *Ae. aegypti* en las viviendas [52]. Es importante resaltar que el índice Maya y el índice de condición de casa son los primeros índices que consideran la característica

de los recipientes y las condiciones poblacionales que propician el desarrollo del mosquito.

En otro orden de ideas, si se considera la baja mortalidad de las pupas y su cercanía al estado adulto, es posible afirmar que si se obtiene información sobre la abundancia de pupas, es posible tener información sobre la densidad vectorial en una región [10, 33]. Con ello, es posible establecer umbrales de riesgo al distinguir los recipientes más productivos.

En el 2000 la OMS y el programa especial de investigación y capacitación en enfermedades tropicales conocido por TDR (Special Programme for Research and Training in Tropical Diseases), plantearon la necesidad de medir la productividad pupal de un criadero. En [10] se plantea una metodología para identificar los contenedores clave o criaderos más productivos. Determinar los tipos de contenedores clave permite señalar donde dirigir de manera útil las intervenciones de control [5, 11, 53]. Esta metodología fue validada en nueve países de Asia, África y América Latina. Algunos ejemplos son los trabajos realizados en [11, 47].

En [10] se define la producción de un recipiente como la abundancia de organismos existentes en un lugar determinado para algún momento dado. Esta puede expresarse en términos de densidad (número de individuos por unidad de área o volumen). La importancia de un criadero estará definida por la proporción del total de pupas que produce dicho recipiente.

Esta metodología consiste primero en identificar sitios clave de cría de *Ae. aegypti*. Con el objetivo de distinguir los recipientes que están produciendo la mayoría de los mosquitos adultos, se realiza la estimación de pupas. Esto se puede realizar sobre todas las casas de cada área o solo sobre una muestra aleatoria representativa. Para estimar el número de pupas en los criaderos se consideran categorías de contenedores según su tamaño. Esta metodología busca determinar los contenedores clave, que corresponden a los producen más del 70% de todas las pupas *Ae. aegypti* [10].

En este contexto de investigación se han mostrado variantes en la abun-

dancia de pupas según el tipo de recipiente pero no con respecto a la ubicación o la muestra, y a pesar de que la cantidad de pupas varió entre los estudios los mismos tipos de contenedores fueron responsables de la mayor parte de la producción de pupas en cada sitio [53]; por lo que, caracterizar los recipientes clave que producen mayor cantidad de pupas es determinante para generar estrategias de control focalizadas [54].

Debido a que la erradicación de vectores parece imposible, dirigir el control únicamente a los tipos de envases en los que se producen grandes cantidades de *Ae. aegypti* debería reducir la incidencia del Dengue de manera significativa y rentable [55, 56].

Durante muchos años no hubo un protocolo claramente definido o estandarizado para el muestreo de pupas *Ae. aegypti*. Sin embargo, esta metodología de encuestas pupas/persona (pupal-demographic-survey) permite estimar el riesgo de brotes de Dengue en un entorno determinado [53], siendo considerada un método prometedor para identificar los hábitats de contenedores más productivos para adultos en diversos entornos ecológicos donde el Dengue es un problema importante de salud pública [45].

Esta técnica se ha utilizado en diferentes países obteniendo resultados similares. En Cuba los tanques de almacenamiento de agua a nivel del suelo son el tipo de contenedor más abundante y productivo produciendo el 74.1 % de las pupas [57] muestreadas. De manera análoga en Argentina los grandes tanques utilizados para el almacenamiento de agua potable fueron responsables de la mayor productividad de pupas [58]. En Venezuela los tambos (bidones) de agua grandes (de 150 a 200 litros) fueron los de mayor productividad [47]. En Kenia los tambos (bidones) metálicos y los jerricanes contribuyeron con 70 % de las pupas y los bidones de plástico contribuyeron con el 83,7 % [59]. En Colombia los grandes contenedores de almacenamiento de agua domestica representaron entre el 72 % y 95 % de productividad [54], mientras que en México el 84 % de las pupas se encontró grandes lavabos de cemento [53].

Identificar los recipientes más productivos puede indicar a la población

qué recipientes deberían eliminar para evitar la generación de mosquitos. Sin embargo, en muchos de los casos, los recipientes más productivos corresponden a recipientes de almacenamiento de agua potable. Este tipo de recipientes son comunes en las poblaciones ya sea por que las condiciones de las viviendas lo requieren o porque almacenan agua solo por miedo al desabasto [53, 54]. Además de lo anterior, existe la tendencia poblacional a acumular recipientes desechables que favorecen la reproducción del mosquito y en muchos casos estas características no solo tienen que ver con las condiciones económicas si no de niveles bajos de educación [8, 60].

Para realizar el conteo de pupas se distinguen los recipientes en categorías y en cada categoría el conteo y eliminación de pupas se hace con base en la siguiente regla [10, 37]:

- Si el recipiente tiene menos de 20 litros de agua, cuentan todas las pupas y se vacía dicho recipiente.
- Si el recipiente tiene más de 20 litros de agua y vaciarlo no es factible (debido al tamaño o la naturaleza del recipiente) pero hay buena visibilidad / baja densidad de pupas (menos de 100 individuos), se recogen todas las pupas mediante la red.
- Si el recipiente es grande y tiene alta densidad pupal (más de 100 individuos), se recoge una muestra barriendo la superficie con una red.
- El número total de pupas se puede estimar a partir de esta muestra mediante el uso de un factor de calibración (CF) de acuerdo con la cantidad de agua en el recipiente.

Nathan *et al.*, [45] mencionan que las características de esta técnica planteada por el TDR son las siguientes:

1. El método de encuestas pupa-persona identifica los hábitats de los contenedores epidemiológicamente importantes y no importantes, por lo tanto, proporciona la base para desarrollar estrategias de control de vectores específicos en una variedad de entornos eco-epidemiológicos.

2. La clasificación de los hábitats de los contenedores debe ser específica del sitio y útil para guiar el desarrollo de intervenciones específicas.
3. Los contenedores grandes son un problema significativo en las encuestas pupa-persona debido a la dificultad de determinar el recuento absoluto de pupas.

Si bien las encuestas pupa-persona proporcionan los datos necesarios para desarrollar estrategias específicas, el método ciertamente requiere mayor mano de obra que los índices tradicionales de *Stegomyia*. Pues se requiere más trabajo que cuando sólo se contabiliza los recipientes o casas positivas. Sin embargo, en un análisis de costo/beneficio, éstas pueden resultar útiles ya que las medidas tradicionales fallan porque no pueden informar una estrategia ni pueden utilizarse para la evaluación del riesgo de transmisión [45].

Calibrar la forma en que se realizan las encuestas de pupas, permite mejorar las estimaciones de valores reales del número de pupas para algunos tipos de contenedores importantes. Así conducir a intervenciones específicas sostenibles para estrategias de control [4, 11].

En este contexto es donde nuestro trabajo tiene cabida, pues el interés al identificar la dinámica en un recipiente del desarrollo de una población de mosquitos inmaduros en combinación con la oviposición (forma en la que los mosquitos hembras depositan huevos en un recipiente), podría determinar la cantidad de mosquitos que se pueden producir en dicho recipiente.

Finalmente, si determinamos la productividad de un contenedor específico y considerando indicadores no entomológicos como: índices de hacinamiento, limpieza, higiene, condiciones socio económicas, de vivienda y servicios públicos sería posible estimar la cantidad de mosquitos adultos en una zona, la posibilidad de brotes y medir la vulnerabilidad de alguna área geográfica [1].

1.3. Características del desarrollo del mosquito *Aedes aegypti*

En la presente sección se mencionan algunos de los resultados conocidos sobre el mosquito y que se tomarán como base para plantear los modelos matemáticos.

El mosquito *Aedes aegypti* tradicionalmente se ha conocido como el mosquito de la Fiebre Amarilla. Es además miembro del subgénero *Stegomyia* dentro del género *Aedes*, de orden Diptera y familia Culicidae. Las fases biológicas del desarrollo del mosquito son huevo, larva con cuatro instares, pupa y adulto [23].

Para hablar sobre el desarrollo del mosquito debemos comenzar con el proceso de eclosión de los huevos. Este es proceso por el cual emergen las larvas de mosquitos. Se sabe que el desarrollo embrionario generalmente se completa en 48 horas si el ambiente es húmedo y cálido, pero éste puede prolongarse hasta por 5 días en temperaturas bajas [23].

Uno de los primeros detalles interesantes que tiene el desarrollo del mosquito es que, aún cuando se ha completado el desarrollo embrionario, los huevos son capaces de reposar largos periodos de desecación. Los cuales pueden prolongarse hasta por seis meses y en algunas ocasiones un año [23]. Este proceso de reposo se conoce como diapausa [61] y es una de las razones que complican el control del mosquito como vector de enfermedades. Ya que los huevos pueden mantenerse viables durante este tiempo de desecación, situaciones como el reinicio de la temporada de lluvias (incluso en lluvias atemporales) es la causa de que emerjan larvas en lugares donde pareciera no haber mosquitos. Aunque en este proyecto de investigación no abordamos directamente el proceso de diapausa, sí se considera que la eclosión de los huevos es clave para su desarrollo acuático, siendo la diapausa una muestra de ello.

Ahora bien la eclosión sucede después de que se concluye el desarrollo embrionario. En promedio esto sucede dos días después de que los huevos

entran en contacto con el agua. Sin embargo, se ha notado dos situaciones a destacar. La primera, es que no todos los huevos eclosionan al mismo tiempo aún cuando se ha completado su desarrollo embrionario, y la segunda, es que se han visto experimentos en donde la eclosión de *Ae. aegypti* puede presentar una prediapausa; es decir, huevos que aún teniendo condiciones para eclosionar no lo hacen [61]. Esta razón hace suponer que la eclosión en realidad puede variar en el tiempo [62] por alguna razón que no necesariamente es intrínseca de su desarrollo embrionario.

En este sentido queremos destacar dos resultados que fueron clave para considerar esta condición tan importante en los modelos:

- Gillet *et al.*, en [62] mencionan que los primeros huevos en incubarse influyen en la perspectiva de los otros huevos, así los mosquitos se aseguran que una proporción de ellos permanezca sin eclosionar. Esto sirve como reserva para el futuro. Además de que, en condiciones naturales los huevos de diferentes “edades” así como las primeras larvas de los huevos que ya eclosionaron, navegan sobre la superficie simultáneamente causando eclosiones erráticas o variables.
- Soares Pinhereo *et al.*, en [18] mostraron el porcentaje de huevos que eclosionaron cada día para un grupo de huevos puestos en un sistema acuático al mismo instante. Se describe el proceso de eclosión hasta que todos los huevos habían eclosionado. La Figura 1.1 representa los resultados experimentales sobre ese comportamiento de la eclosión a través del tiempo.

El siguiente paso en el desarrollo son las larvas del primer estadio que es la forma en la que emerge del huevo. Luego de uno o dos días de alimentarse y crecer, ocurre la muda y surge el segundo estadio [23, 62], así sucesivamente hasta convertirse en pupas. Aunque se distinguen las larvas en cuatro instares, en realidad se distinguen por su tamaño y morfología, pero esencialmente representan crecimiento; en cambio la pupación sí implica un proceso de metamorfosis, que usualmente hace distinciones importantes para el desarrollo [23].

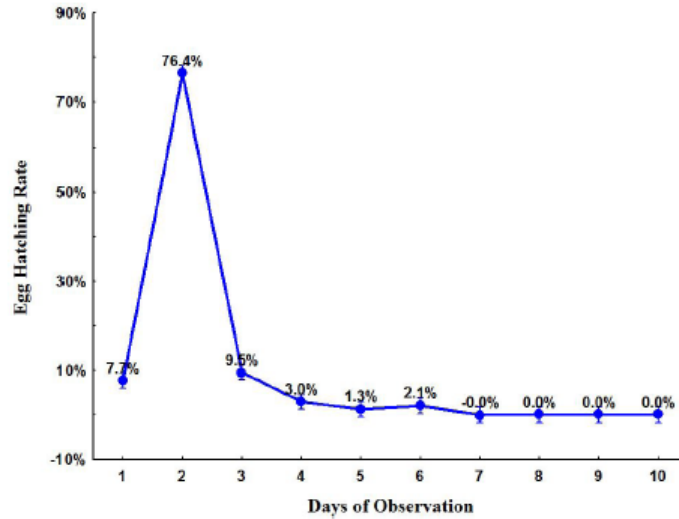


Figura 1.1: Porcentaje de huevos que eclosionan cada día. Gráfica tomada de [18].

El periodo larval desde la eclosión hasta la pupación puede ser de tan solo 5 días, pero comúnmente dura de 7 a 14 días [63]. Los tres primeros estadios se desarrollan rápidamente, mientras que el cuarto demora más tiempo, pues la larva aumenta más de tamaño y peso. Este proceso puede prolongarse varias semanas si las condiciones son de baja temperatura o escasez de alimentos [23]. Las larvas y las pupas de los machos se desarrollan más rápido que las hembras [62].

La pupa es la última etapa de desarrollo acuático. Esta etapa suele durar entre 2 y 3.6 días en condiciones óptimas. A pesar de que las pupas no se alimentan, sí nadan activamente dentro del contenedor en respuesta a estímulos externos como vibraciones y cambios en la intensidad de la luz [64].

La mortalidad más alta de las formas inmaduras ocurre generalmente durante los dos primeros estadios larvales. Sin embargo, como la mayoría de los hábitats no son estables y son vulnerables a la desecación por el sol, la inundación y el rebosamiento debido a la lluvia es más probable que estas perturbaciones sean la mayor causa de mortandad de larvas y pupas [23].

La mortalidad larvaria por sí misma, es responsable del 89% del total de la mortalidad de los estados inmaduros. Además se ha visto que la mortalidad es mayor en el último instar larvario. Esto puede deberse a que en insectos las mayores mortalidades se dan en las etapas cercanas a la metamorfosis [12].

Se ha mostrado que el desarrollo de las poblaciones inmaduras puede variar en atención a las características de los recipientes [12, 13, 14], el clima [15], las lluvias [16], la temperatura [13, 65, 66], o la disponibilidad del alimento [13, 67].

En otro orden de ideas, una característica importante que se ha mostrado que, el desarrollo larval se retrasó a medida que se aumentó la densidad por la competencia. Esto debido a la limitación del alimento en los contenedores, situación que causó el aumento del tiempo de pupación [64]. Esto destaca que la coexistencia de larvas, huevos y pupas influye en las tasas de crecimiento larval. En [68] se menciona que la competencia incluso puede afectar su tamaño.

El tema principal en este trabajo son las etapas inmaduras del desarrollo pero dedicamos unas líneas a hablar sobre el mosquito adulto, que si bien es posible decir muchas más cosas solo mencionaremos algunos detalles enfocados en su relación con las etapas inmaduras.

El adulto en general corresponde a la fase reproductora, y como la mayoría de los insectos voladores, representa también la fase de dispersión. Sin embargo, en este caso es probable que haya más transporte pasivo de huevos y larvas en recipientes que dispersión activa por el insecto adulto [23].

La mayoría de los mosquitos adultos permanecen a menos de 50 metros del lugar donde emergieron [23]. En dicha zona es donde realizan el proceso de oviposición. Se sabe también que este proceso depende de la densidad de individuos en el recipiente, pues las hembras “deciden” dónde ovipositar según la presencia de huevos [69]. Se ha reportado que en promedio

cada mosquito puede ovipositar 75.01 huevos por día durante cinco días del periodo de oviposición a 25°C y con un 80% de humedad relativa [70].

Los mosquitos hembra se alimentan casi enteramente de los humanos, lo que es clave en su proceso gonotrófico [1] y es también lo que propicia la dispersión de enfermedades en los humanos.

1.4. Enfoque histórico de las líneas de investigación que la modelación Matemática ha desarrollado sobre la dinámica del mosquito *Aedes aegypti*

Esta sección no pretende mencionar todos los resultados que se han obtenido con modelos matemáticos relacionados con el tema ni tampoco hacer una evaluación de dichos resultados. Simplemente buscamos contextualizar lo que históricamente se ha realizado pues justifica que trabajar este tema desde la modelación matemática es una línea de investigación importante para resolver problemas con este nivel de impacto.

En general, para el estudio de la problemática epidemiológica de las enfermedades que se transmiten por mosquito la modelación matemática ha jugado un papel importante, desarrollando desde varias perspectivas. Algunos trabajos se desarrollaron para estudiar la influencia de la transmisión vertical del Dengue [71]. Otros trabajos se han desarrollado para entender el efecto de la enfermedad en dependencia de la edad en los humanos [72, 73]. Estudiar el impacto de las vacunas para evitar los brotes lo abordaron en [74]. Para prevenir el Dengue grave, es importante entender la circulación simultánea de los serotipos y las re-infecciones, esto fue desarrollado en [75] y [76] respectivamente. Además, hay trabajos que utilizan modelos matemáticos para estudiar el efecto que las actividades humanas en la dinámica del Dengue. Por ejemplo en [77] desarrollaron la relación entre reutilizar llantas y el control del Dengue. Si bien, estos enfoques pueden resultar muy interesantes para resolver ciertas dudas entorno a estas enfermedades, para este trabajo es importante destacar trabajos que se centran

en modelar la dinámica del mosquito pues justamente es el enfoque de se desarrollará esta investigación.

Los primeros modelos matemáticos más detallados sobre la dinámica del mosquito son de Gilpin, McClelland y Pearson en 1976, Gilpin y McClelland en 1979 y Holling 1959 citados en [78]. Los autores analizaron los componentes experimentales entre la relación de la temperatura y el alimento con las tasas de desarrollo, el peso y la pupación (duración del desarrollo hasta llegar a pupa).

Estos modelos reprodujeron cualitativamente la dinámica de una población de laboratorio que se multiplica en generaciones discretas, pero estos resultados no pueden extenderse fácilmente para describir una población que se reproduce continuamente con generaciones superpuestas [78]. Dichos modelos no consideraban que al sistema (recipiente) se agregaban larvas y alimento diariamente como sucede en la realidad, lo que tiene un efecto en la tasa de desarrollo pues estas dependen de la densidad.

En los años siguientes se buscó un enfoque alternativo en los modelos considerando solamente modelos discretos de edad única, representando la población total con el fin de estudiar la estabilidad del sistema [79]. En [79] muestran un análisis de estos modelos a tiempo discreto. Con base en ellos construyen un modelos continuos que consideran el efecto de la densidad en la dinámica. Los autores concluyen que la dinámica presenta oscilaciones amortiguadas o ciclos límite que dependen de la tasa de reproducción.

En [80] se presenta uno de los trabajos más completos hasta ese momento. En él se retoman los primeros modelos de Gilpin, McClelland y Pearson para presentar una simulación numérica. El objetivo de ese trabajo era describir las tablas de vida del mosquito en dependencia de las variaciones de la temperatura y el tipo de recipiente. Este proyecto se desarrolló como un intento de proporcionar un mecanismo, integral y dinámico que consideraba las relaciones que se sabe que juegan un papel en la vida de estos mosquitos. En ese trabajo se muestra cómo la temperatura del ambiente modifica los periodos de duración de los estadios y, además, se afirma que

la importancia de la evaporación en el desarrollo.

La influencia de la temperatura en la mortalidad y en las tasas de transición en el ciclo de vida del mosquito ha dado lugar a una línea de investigación independiente. Por ejemplo en [81] se estudia los parámetros entomológicos utilizando datos a diferentes temperaturas. Al considerar la variación de la temperatura es posible estudiar el comportamiento de las poblaciones de mosquitos con respecto a las estaciones del año.

Desde esta perspectiva estacional, también existen modelos que describen el comportamiento en el tiempo de las poblaciones de mosquitos, y cómo cambian con respecto condiciones anuales de la temperatura. En [82] por ejemplo se presenta un modelo estocástico que considera los parámetros con respecto a las variaciones de temperatura y su efecto en los brotes de Dengue.

Con otra perspectiva el trabajo desarrollado en [83] plantea modelos entomológicos dependientes de la variación de la temperatura durante el año. El modelo considera además el efecto de la densidad poblacional y se ajustan a las series de tiempo de datos de ovitrampas en Brasil. Al estudiar los cambios de estación durante el año, la diapausa de los huevos se vuelve un proceso biológicamente importante a considerar. Por ello en el trabajo desarrollado en [84] se contempla. En él se muestra un mejor ajuste a la incidencia de Dengue cuando se considera la diapausa en las poblaciones de mosquitos.

Otro enfoque para estudiar la variabilidad de la temperatura es el desarrollado en [85], dónde se plantea una versión estocástica del modelo determinista. Ese modelo considera a los parámetros entomológicos como variables aleatorias. Con esta misma idea de modelos estocásticos, en [86] incorporan la información meteorológica, como temperaturas diarias y lluvia. Los autores concluyen que lluvias suficientemente grandes desencadenan la eclosión del huevo, y mencionan que esto conduce a picos en las densidades larvarias.

En otro orden de ideas, hay trabajos que estudian el efecto de la densidad poblacional sobre la dinámica, esto se ha estudiado considerado en diferentes etapas del desarrollo. Cómo es el caso de [87] y [88] dónde consideran el efecto de la densidad sobre la tasa de oviposición. En cambio, en [79] se considera el efecto de la densidad sobre la tasa de supervivencia de los estadios larvarios. Otro enfoque es el desarrollado en [89] que considera el efecto de la densidad sobre la tasa de eclosión. Todos estos casos se presentan en los modelos cómo una función logística.

Los modelos matemáticos más recientes incorporan a la dinámica del mosquito las medidas de control químico sobre los mosquitos, para entender sus efectos y generar estrategias que permitan optimizar recursos. Por ejemplo en [70], presentan un modelo de Ecuaciones Diferenciales Parciales para considerar la dinámica espacial de las poblaciones de mosquitos. Dicho trabajo utiliza algoritmos genéticos para simular la dinámica en el espacio de la población de los mosquitos y así determinar el número máximo de mosquitos, huevos y larvas. En ese trabajo además, se busca dar implicaciones sobre la aplicación de insecticida. Los autores llegan a la conclusión de que la frecuencia óptima de aplicación es cercana a una semana.

Al hablar de estrategias de control químico de vectores, un enfoque diferente es el que se aborda en [90] dónde se estudia por medio de teoría de control cuál sería la mejor estrategia para utilizar larvicidas y adulticidas. Los autores buscan determinar una estrategia que permita mantener los umbrales poblacionales de mosquitos bajos y evitar la propagación de los arbovirus. En ese trabajo se mostró que las estrategias óptimas de control deben ser continuas y deben considerar las épocas favorables y no favorables de desarrollo para minimizar costos.

Dado a que el control químico no es el único que se utiliza para el controlar a las poblaciones de mosquitos, es posible encontrar otros trabajos que incorporan otros métodos de control de vectores. Por ejemplo, en [91] se busca sentar bases para optimizar las medidas de control biológicas. En ese trabajo se evalúa el impacto de la depredación y el parasitismo en una población de mosquitos. Con un sistema de EDOs en [91] modelan la in-

teracción entre las etapas larvarias, los adultos y los ácaros presentes en el agua. Por otro lado el control mecánico se aborda en [92]. En dónde se compara con un control químico para medir su efectividad. Los autores concluyen que la estrategia óptima de control sería la combinación de dichas estrategias.

En la actualidad una de los programas internacionales más importantes para el control de mosquito es el **world mosquito program**. Este programa busca la implementación de una estrategia de control biológico al introducir poblaciones de mosquitos con la bacteria *Wolbachia*. Se ha mostrado que dicha bacteria evita la que los mosquitos puedan transmitir enfermedades como el Dengue y el Zika, entre otras. Debido a que esta bacteria se transmite de generación en generación se busca que eventualmente las generaciones de mosquitos futuras al tener dicha bacteria permita evitar brotes de enfermedades. Esta estrategia de control podría ser la más segura, sustentable y eficaz para prevenir las enfermedades transmitidas por mosquito. La modelación matemática también ha contribuido en dicha línea de investigación, en [93] plantean modelos matemáticos aplicados a estudiar dicho control biológico/genético.

Si bien estos trabajos se centran en entender la dinámica de las poblaciones de mosquitos con diferentes fines. Un enfoque de investigación interesante es en el que utilizan los modelos matemáticos de dinámica poblacional de mosquitos y los acoplan con modelos de dinámica poblacional de humanos. Esto con el fin de obtener información sobre los brotes de Dengue. Como es el caso de [84] que ya mencionamos antes y considera la diapausa de los huevos. Otro ejemplo es el que se presenta en [94] que relaciona un modelo depredador presa para los estados acuáticos con un modelo SIR de humanos, para estudiar la relación entre el mosquito y personas infectadas.

Todos estos trabajos mencionados son de utilidad para dirigir los recursos hacia estrategias de prevención y control que den mejores resultados y/o a menores costos. Es por ello que, las diferentes líneas de investigación aquí presentadas tienen un impacto directo en la prevención de enferme-

dades transmitidas por vectores, y no solo como proyectos de investigación científica.

Para finalizar esta sección es importante mencionar que en el capítulo 3 se hablará con todo detalle de cómo algunas de las investigaciones antes mencionadas se relacionan con el proyecto de investigación que sustenta esta tesis. También se mencionará las similitudes, las diferencias o novedades de este proyecto de investigación con respecto a los trabajos antes citados. Sin embargo, todos los ejemplos antes mencionados permite mostrar las diferentes líneas de investigación que se pueden desarrollar desde la modelación matemática.

Capítulo 2

ANÁLISIS A LOS DATOS DE CAMPO Y A LOS DATOS DE LA BIBLIOGRAFÍA ENTOMOLÓGICA

En este capítulo se desarrolla el estudio de datos previo a la modelación matemática. En él se analizan dos tipos de datos. Los datos que se encuentran en la bibliografía entomológica que describen la dinámica del desarrollo de los mosquitos y los datos del experimento de campo que corresponden a una población inmadura de mosquitos en un recipiente. El objetivo de estos análisis es obtener los resultados que los datos (bibliográficos y de campo) reflejan y que se deben considerar tanto para el planteamiento de los modelos como para calibrarlos.

En la primera sección de este capítulo se describe el experimento de campo. Los datos de este experimento se utilizarán para: calibrar los modelos, realizar la estimación de parámetros involucrados en cada modelo y sobre todo describir el comportamiento que tiene la dinámica del desarrollo. Éstos datos nos permitirán determinar cuál es el comportamiento que el(los) modelo(s) debe(n) tener.

En esta primera sección, además de entender de donde vienen los datos del experimento de campo, se realiza una comparación estadística de las diferentes realizaciones del mismo experimento. Mostramos que el com-

portamiento de los datos de cada realización es similar. Esto nos permite afirmar que los datos que utilizamos son “buenos” datos para estudiar la dinámica y calibrar nuestros modelos.

En la segunda sección se presentan datos que se obtienen de bibliografía sobre los estados inmaduros del mosquito. Principalmente se consideran los porcentajes de transición de los estadios larvarios que se dan en [63] y el porcentaje de eclosión de huevos dados por [18]. Con dichos datos se realizan dos simulaciones computacionales. En la primera se estudia el comportamiento de la transición larvaria y en la segunda se realiza una simulación del experimento de campo. En cada simulación se muestra la dinámica en el tiempo de los individuos si cumplieran los porcentajes de transición que se indican en [18] y en [63].

Los resultados que se destacan del análisis de datos son: la transición larvaria para la escala de días se puede considerar en promedio simultánea. La dinámica de una población de mosquitos inmaduros para un ingreso constante de huevos, converge en ciclos de 24 horas.

Más adelante hablaremos con más detalle cómo cada una de estas implicaciones fueron utilizadas al plantear los modelos matemáticos. Estas conclusiones son importantes pues nos permiten justificar por qué bastará con caracterizar el comportamiento cualitativo promedio de los datos de campo, para describir la dinámica de una población inmadura de mosquitos en un recipiente.

2.1. Datos del experimento de campo

El experimento sobre el cual se habla en esta sección se diseñó, planteó y realizó dentro de la línea de investigación del Dengue en el CEMMAC-BUAP. Los datos fueron obtenidos en un estudio realizado en Julio 2017 por el Dr. Carlos Antonio Abella Medrano, en su estancia pos doctoral en la FCFM-BUAP. Dichos datos corresponden a una población experimental

de mosquitos *Aedes aegypti* en estado acuático en un recipiente.

La primera hipótesis clave en el diseño del experimento a presentar es que se considera un recipiente en el que hay una acumulación en el tiempo de mosquitos inmaduros. Esta acumulación se debe a que los individuos provienen de huevos que ingresan al sistema en momentos diferentes. Siendo esta la primera característica del sistema a estudiar, pues como ya se dijo en la introducción algunos experimentos entomológicos, que miden la dinámica poblacional de los mosquitos, no consideran que en un criadero (no experimental) el ingreso de huevos al sistema se da en más de una ocasión [63].

Esta consideración tiene sentido ya que, se puede dar el caso de que más de un mosquito elija un mismo criadero para ovipositar, incluso podría suceder que un mismo mosquito oviposite en más de una vez en un mismo criadero [14, 17]. Esto sin mencionar el hecho de que hay recipientes que pueden contener huevos en diapausa [61].

El experimento se realizó en la localidad de Rinconada, la cual está situada en el Municipio de Emiliano Zapata (en el Estado de Veracruz de Ignacio de la Llave). En esta localidad se encuentra la Unidad de Bioensayos de la Secretaría de Salud del Estado de Veracruz (SESVER), quienes cuentan con la infraestructura básica y condiciones adecuadas para la cría masiva de *Aedes aegypti*. Se encuentra a 260 msnm. El clima es templado-húmedo-regular con una temperatura promedio diaria de 25.2°C, y una precipitación pluvial media anual es de 2,779.1 milímetros.

El experimento

Cabe destacar que aprovechar las condiciones ambientales y los recursos disponibles, se realizaron simultáneamente 6 repeticiones del mismo experimento. Por ello, en adelante es necesario distinguir el experimento de una realización. Para referiremos a la metodología para recolectar los datos diremos experimento y a cada una de estas 6 repeticiones del experimento la llamaremos realización.

El experimento se realizó con una temperatura promedio de 25-30°C, una humedad relativa del 70-80 % y con un fotoperiodo de 12 horas de luz y 12 horas de oscuridad. El experimento se llevo a cabo para tres tipos de recipientes de policarbonato. Cada recipiente contenía 2 litros de agua y 0.8 gramos de alimento. Los tres tipos de recipiente corresponden a charolas rectangulares de $30 \times 25 \text{ cm}^2$ con una profundidad de 5 cm, recipientes de $28 \times 20 \text{ cm}^2$ con 15 cm de alto y recipientes circulares de 28cm de diámetro y 15cm de alto. De forma simultánea el experimento se realizó dos veces por cada tipo de recipiente, lo que nos da las 6 realizaciones del experimento. A cada recipiente se le depositaron 100 huevos diarios durante 25 días. Las mediciones empezaron al onceavo día del experimento y después de ello cada dos días. Cada día de conteo y registró la cantidad de larvas, pupas y de adultos.

Es importante mencionar que para que el conteo de los individuos no afectara la dinámica, por cada realización del experimento se tenían 25 recipientes a los cuales se les agregaban 100 huevos diarios. Para contar los individuos se eliminaba uno de los recipientes, pero la dinámica de los demás recipientes seguía intacta. Es decir, se asumió que el comportamiento de la dinámica es el mismo en todos los recipientes, entonces para la recolección de los datos no hubo interrupción de la dinámica y en principio corresponden a los datos que se hubieran obtenido si se realizará todo en un mismo recipiente.

Análisis estadístico de los resultados del experimento

El siguiente análisis estadístico de los datos del experimento en Rinconada se desarrolla como un primer aporte de este trabajo de tesis. Esta sección busca entender la información que el experimento presenta sobre la dinámica.

Los datos obtenidos en el experimento de Rinconada antes planteado, corresponden a la cantidad de individuos presentes en el sistema. Los cuales se toman cada dos días a partir del día once del experimento. Por lo

tanto, dichos datos permiten representar la dinámica en el tiempo de cada estadio. Las seis repeticiones se realizaron en simultáneo así que estas seis realizaciones se obtienen bajo las mismas condiciones ambientales. Dado que lo que sucedía en cada recipiente no afectaba a los otros recipientes, se tienen seis muestras independientes del experimento que son idénticamente distribuidas. Esto, si se considera que la forma del contenedor no tiene efecto en la dinámica. Lo cuál es significativo porque con ello se afirma que los datos se pueden utilizar para calibrar los modelos.

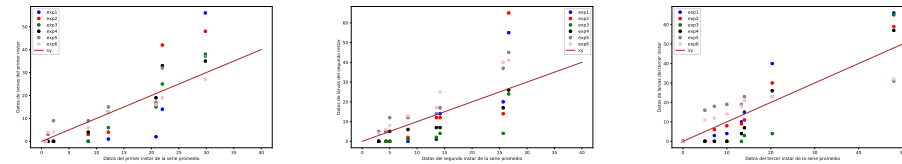
En esta sección se muestra gráficamente que efectivamente las seis realizaciones describen la misma información sobre dinámica poblacional; es decir, representan la misma distribución empírica y por ello son de utilidad para relacionarlos con los modelos de dinámica poblacional.

Las gráficas Q-Qplot son una representación gráfica para comparar la distribución empírica de un conjunto de datos con una distribución de probabilidad. Usualmente se consideran los errores de los datos con respecto a algún modelo matemático. Mediante gráficas Q-Qplot se comparan con los errores con la distribución normal, para verificar la normalidad de los errores. Este tipo de gráficas también es utilizado para comparar si dos muestras de datos que corresponden a alguna distribución inferida o implícita [95]. Justamente es lo que se realizará en este caso para mostrar que las realizaciones de el experimento en Rinconada representan la misma distribución implícita.

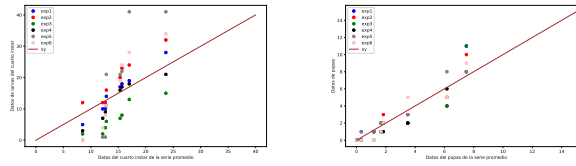
Definimos a la serie de tiempo generada con el promedio de las seis realizaciones del experimento como **la serie promedio**, y denominaremos **errores al promedio** a la diferencia entre cada realización a la serie promedio. Primero se verifica la relación entre las realizaciones y la serie promedio.

En la Figura 2.1 se presenta para cada estadio, la gráfica Q-Qplot que compara los errores al promedio de las 6 realizaciones contra la serie promedio. Con ella es posible afirmar que aunque los errores al promedio no tienen una distribución normal si parecen tener una distribución similar

con respecto a ella. Esto se corrobora relacionando uno a uno los errores al promedio las realizaciones entre sí.



(a) Gráfica Q-Qplot para los datos de larvas del primer instar (b) Gráfica Q-Qplot para los datos de larvas del segundo instar (c) Gráfica Q-Qplot para los datos de larvas del tercer instar



(d) Gráfica Q-Qplot para los datos de larvas del cuarto instar (e) Gráfica Q-Qplot para los datos de pupas

Figura 2.1: Comparación, por cada estadio, de las seis realizaciones del experimento con la serie promedio mediante gráficas Q-Qplot.

En la Figura 2.2, se presenta la comparación de los errores de las seis realizaciones a la serie promedio para la dinámica de las larvas de primer instar. De manera similar en la figuras 2.3, 2.4, 2.5 y 2.6 se presenta esta comparación para la dinámica de larvas del segundo, tercer, cuarto instar y para las pupas respectivamente. En cada subgráfica de la fila i -ésima y el renglón j corresponde a la comparación de los errores al promedio de la i -ésima realización del experimento contra los errores al promedio de la j -ésima realización. Estas gráficas representan una comparación Q-Qplot de la distribución de los errores al promedio de una realización contra el error al promedio de las demás realizaciones.

Las gráficas dadas la Figura 2.2, en la Figura 2.3, en la Figura 2.4, en la Figura 2.5 y en la Figura 2.6 permiten mostrar que la distribución de los errores de cada realización al promedio es similar para todas las realizaciones. Con ello afirmamos que la serie promedio de las realizaciones es un buen representante del experimento. Esta primera conclusión importante pues implícitamente parece que la forma del recipiente no parece estar afectando para la dinámica.

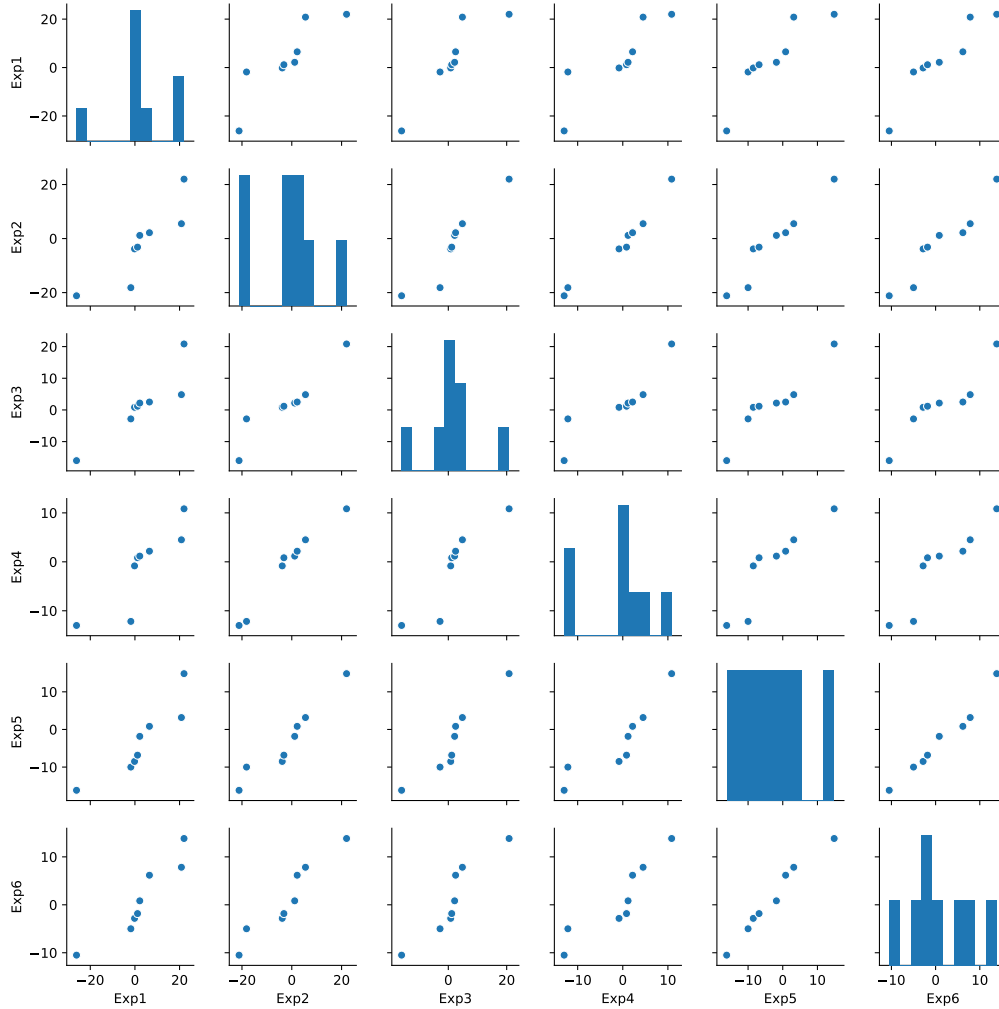


Figura 2.2: Comparación dos a dos de los errores al promedio de las seis realizaciones del experimento para los datos del **primer estadio larvario (Larva 1)**. La comparación mediante Q-Qplot entre los errores al promedio del experimento i y el experimento j se presenta en la gráfica de la fila i , columna j .

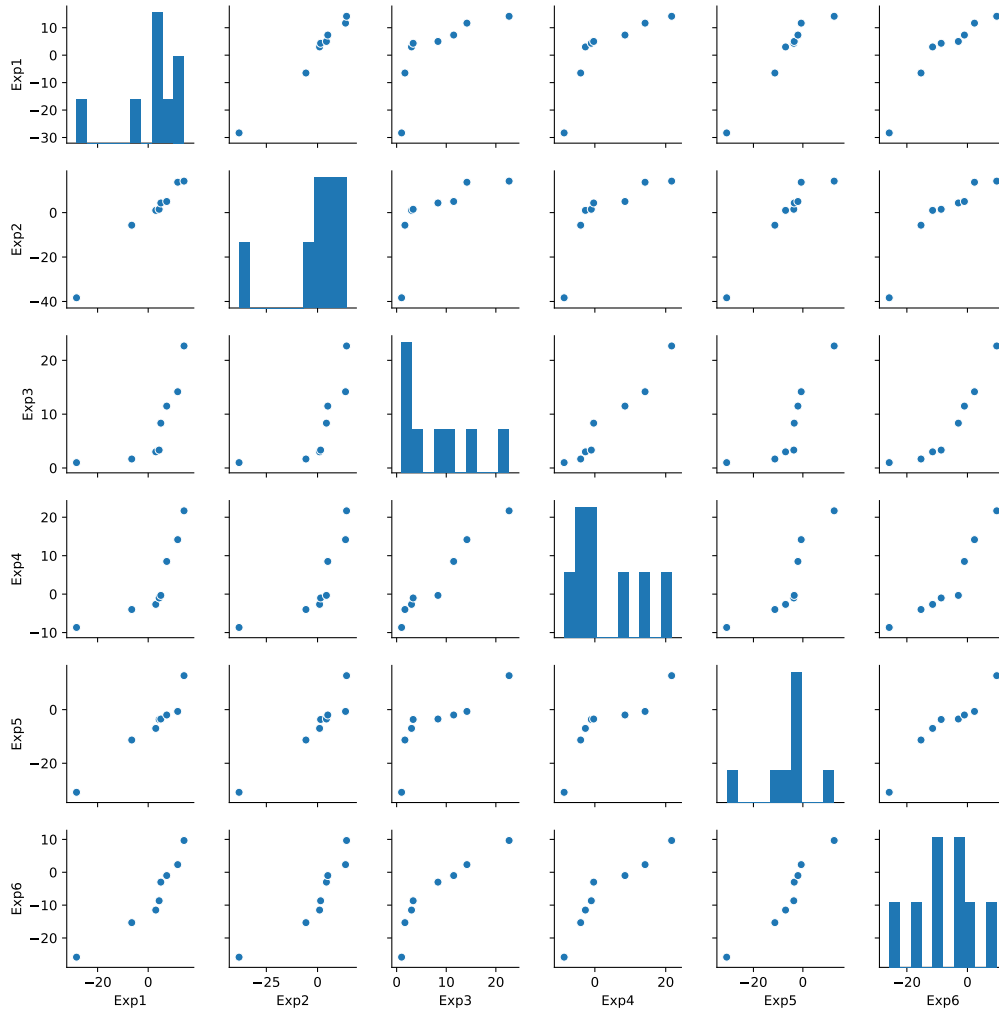


Figura 2.3: Comparación dos a dos de los errores al promedio de las seis realizaciones del experimento para los datos del segundo **estadio larvario (Larva 2)**. La comparación mediante Q-Qplot entre los errores al promedio del experimento i y el experimento j se presenta en la gráfica de la fila i , columna j .

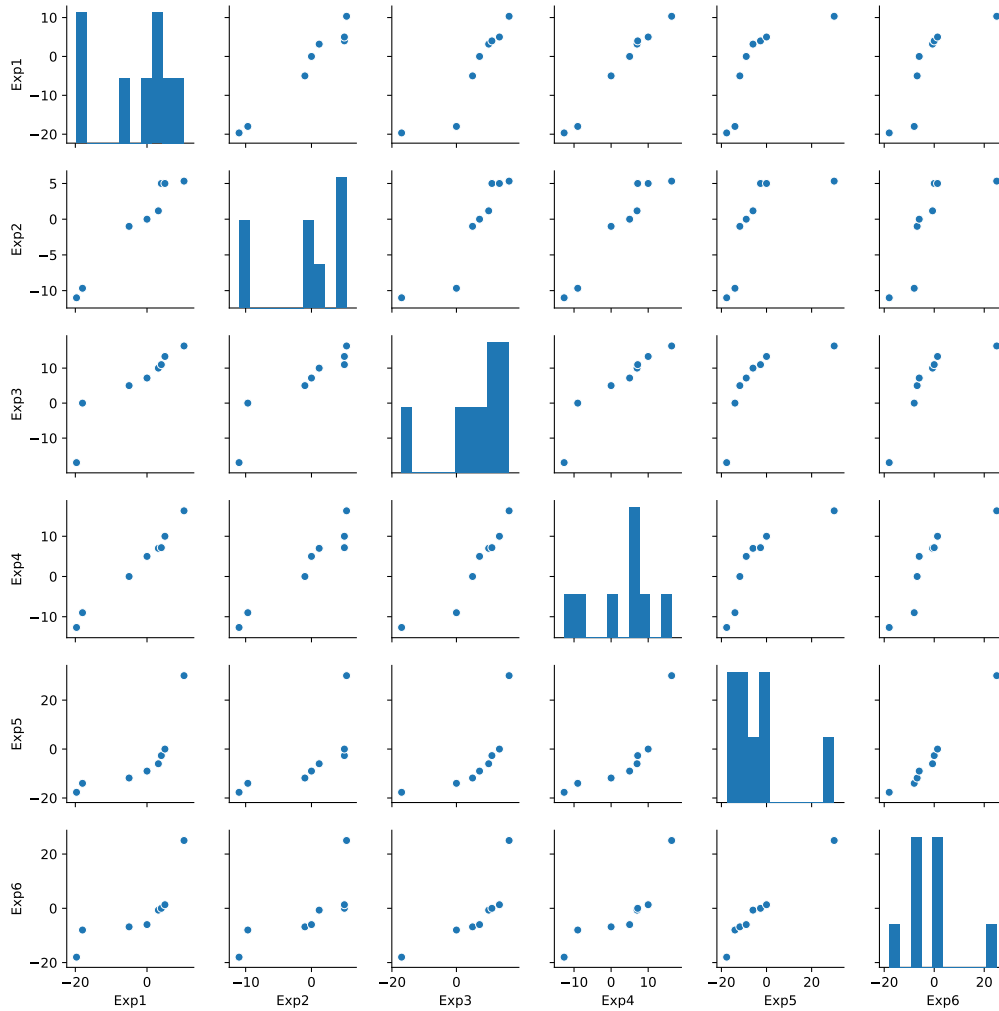


Figura 2.4: Comparación dos a dos de los errores al promedio de las seis realizaciones del experimento para los datos del **tercer estadio larvario (Larva 3)**. La comparación mediante Q-Qplot entre los errores al promedio del experimento i y el experimento j se presenta en la gráfica de la fila i , columna j .

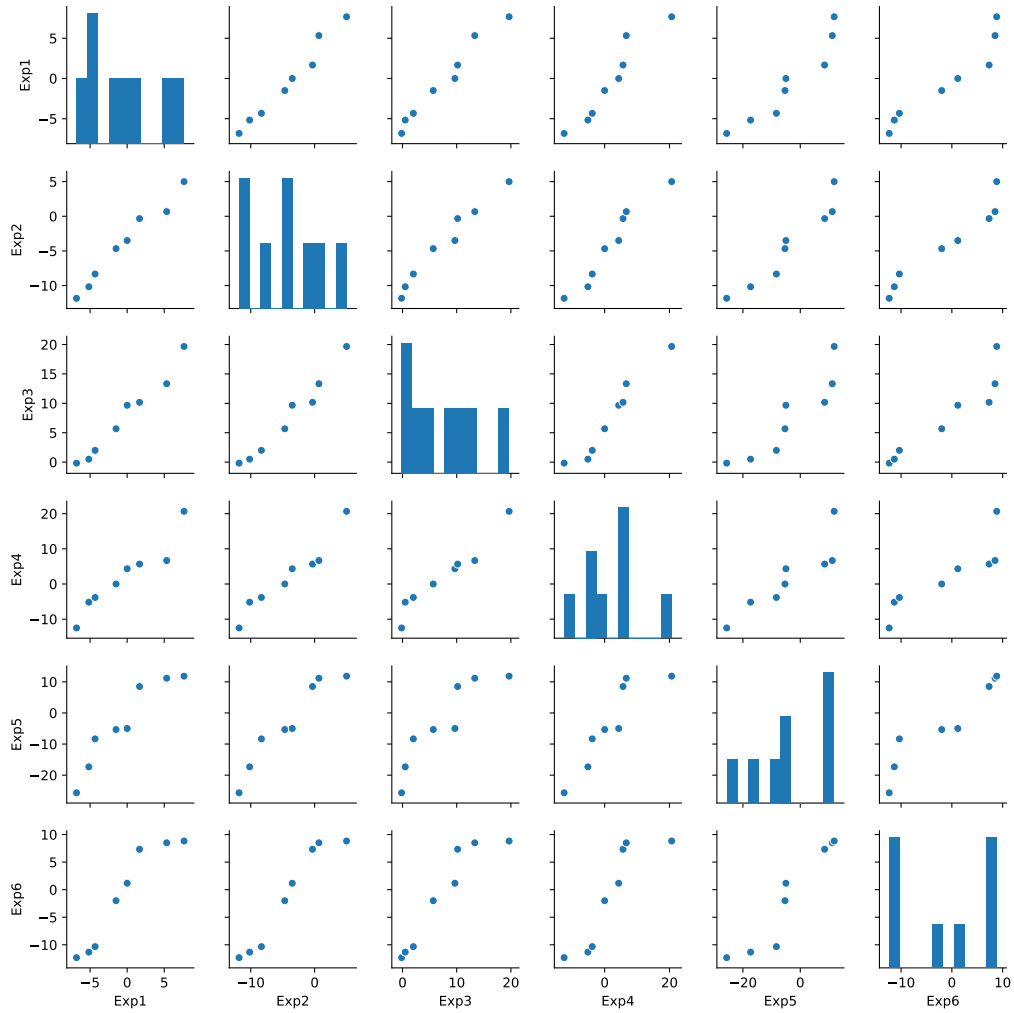


Figura 2.5: Comparación dos a dos de los errores al promedio de las seis realizaciones del experimento para los datos del **cuarto estadio larvario (Larva 4)**. La comparación mediante Q-Qplot entre los errores al promedio del experimento i y el experimento j se presenta en la gráfica de la fila i , columna j .

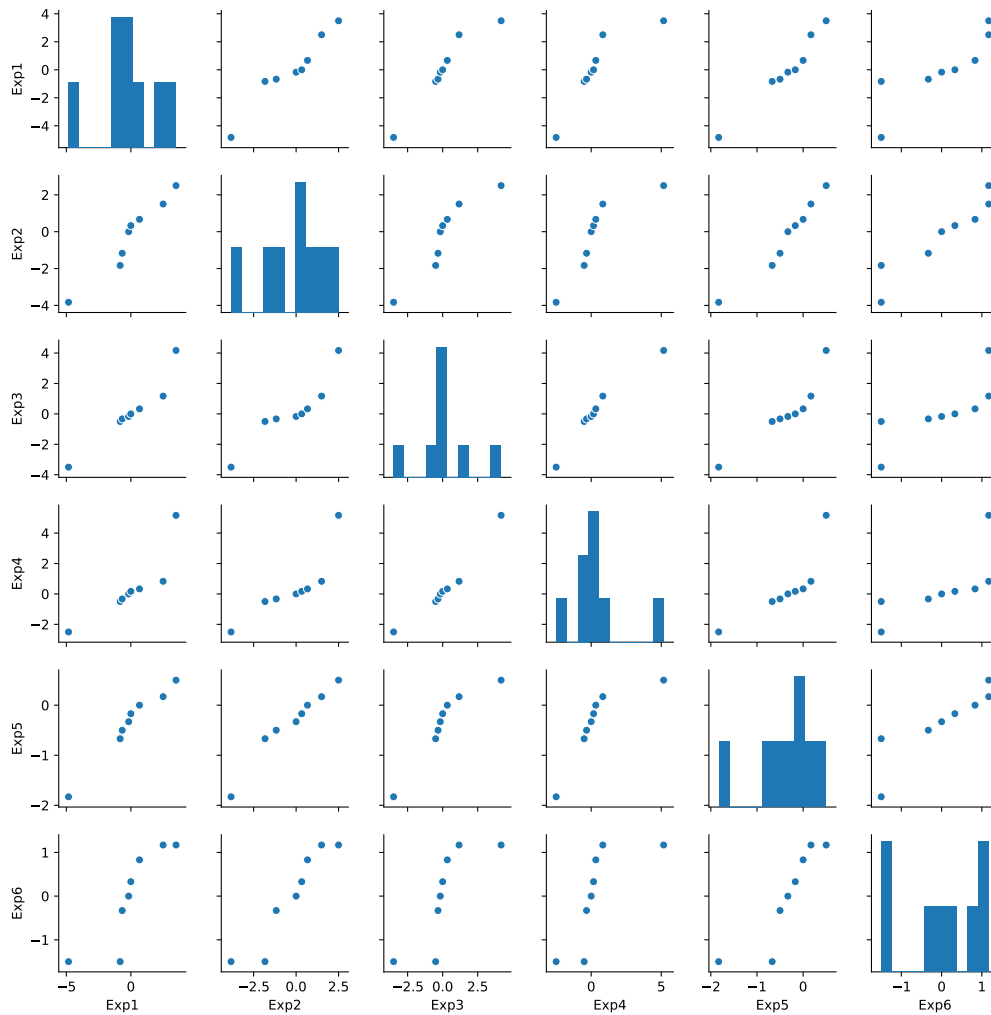


Figura 2.6: Comparación dos a dos de los errores al promedio de las seis realizaciones del experimento para los datos de las pupas (**Pupas**). La comparación mediante Q-Qplot entre los errores al promedio del experimento i y el experimento j se presenta en la gráfica de la fila i , columna j .

Conclusiones de los datos experimentales de campo

1. La serie de tiempo descrita como la serie promedio de las seis realizaciones de experimento es un buen representante para extraer la información que las seis realizaciones del experimento.
2. Las gráficas presentadas en las figuras 2.2, 2.3, 2.4, 2.5 y 2.6 permiten mostrar que las realizaciones del experimento difieren de la serie

promedio de la misma manera. Esto es, la error al promedio del experimento 1 y el error al promedio de experimento 2 tiene la misma relación. Por lo que, podemos asumir que, aunque los experimentos no son iguales se “parecen” de la misma manera a la serie promedio.

Antes de concluir esta sección y cómo una conclusión adicional se presentan las gráficas Q-Qplot que relacionan los datos seis realizaciones del experimento. En las figuras 2.7, 2.8, 2.9, 2.10, 2.11 se realiza una comparación mediante Q-Qplot de los datos para cada estadio. En ellas se comparan dos a dos las seis realizaciones del experimento. Con dichas gráficas se puede mostrar que idea de que las realizaciones se “parecen” a la serie promedio es aún más fuerte. Ya que lo que en realidad sucede es que las distribuciones empíricas de las muestras del experimento representan en realidad es la misma distribución empírica. Como un trabajo a futuro, se plantea desarrollar a detalle esta conclusión pues podría implicar que la dinámica poblacional no depende de la forma del recipiente.

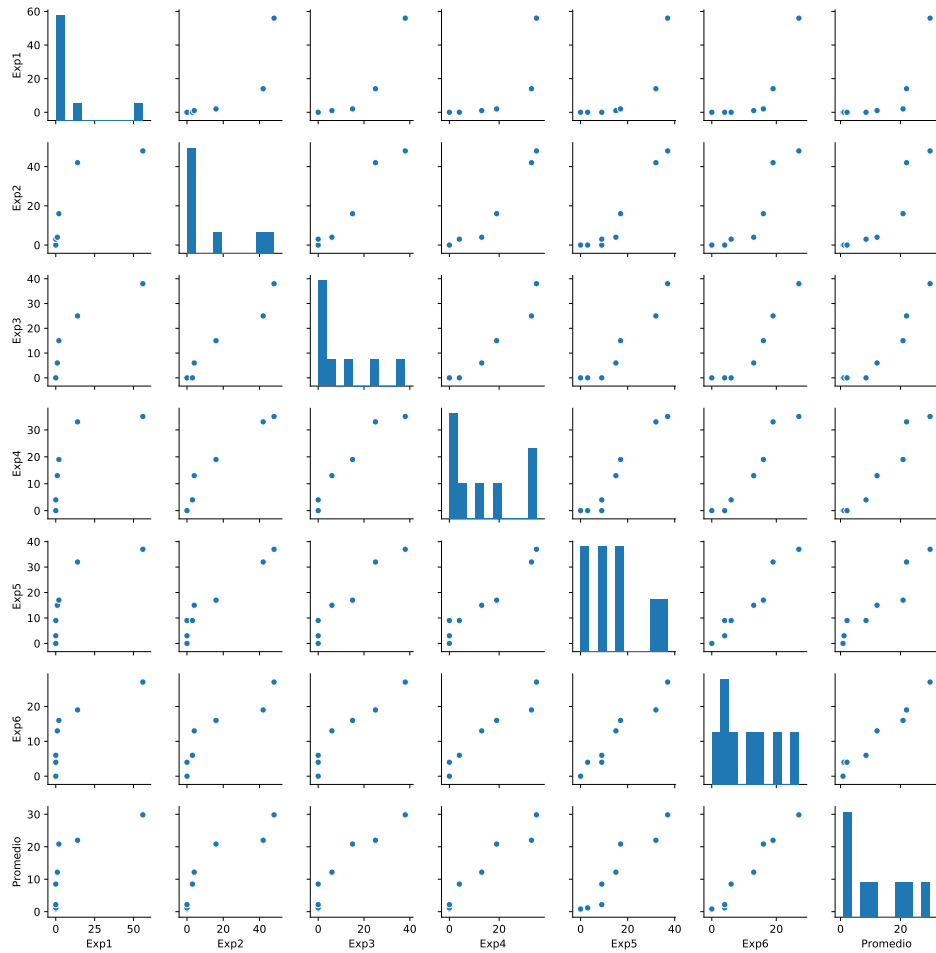


Figura 2.7: Comparación de la distribución empírica las seis realizaciones del experimento de campo para los datos del estadio **Larva 1**. El gráfico de la fila i y columna j es un Q-Qplot de experimento i contra el experimento j .

][p]

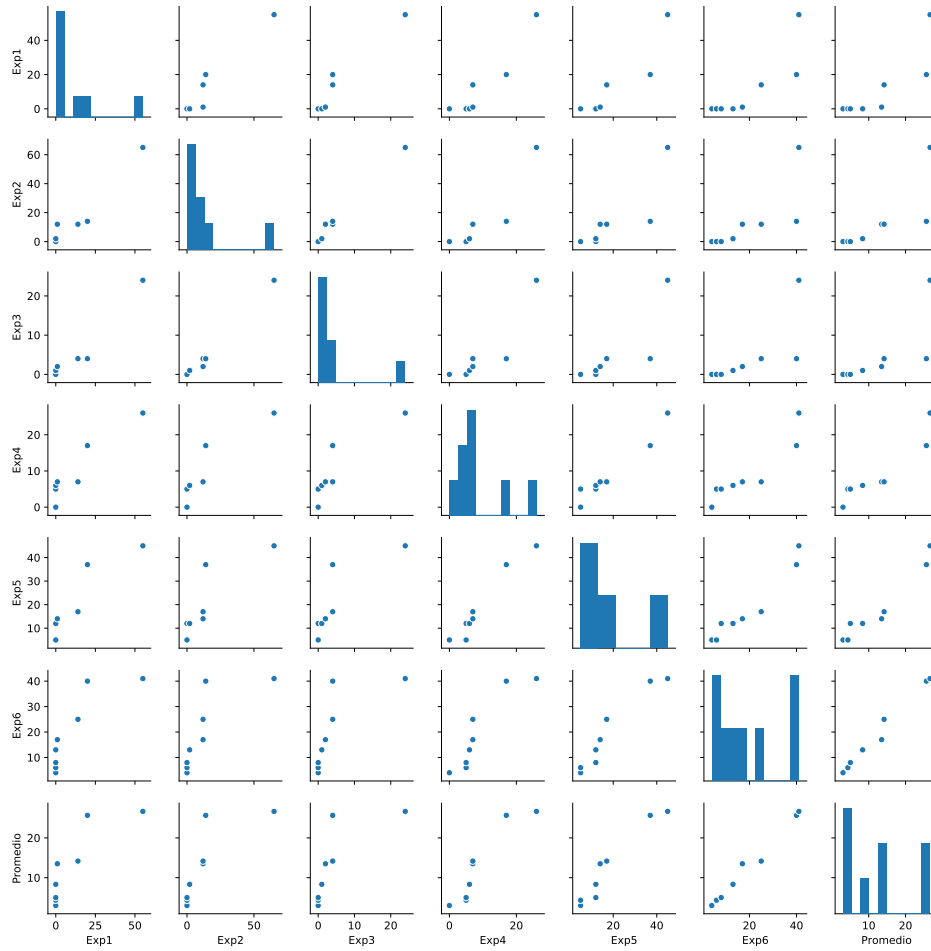


Figura 2.8: Comparación de la distribución empírica las seis realizaciones del experimento de campo para los datos del estadio **Larva 2**. El gráfico de la fila i y columna j es un Q-Qplot de experimento i contra el experimento j .

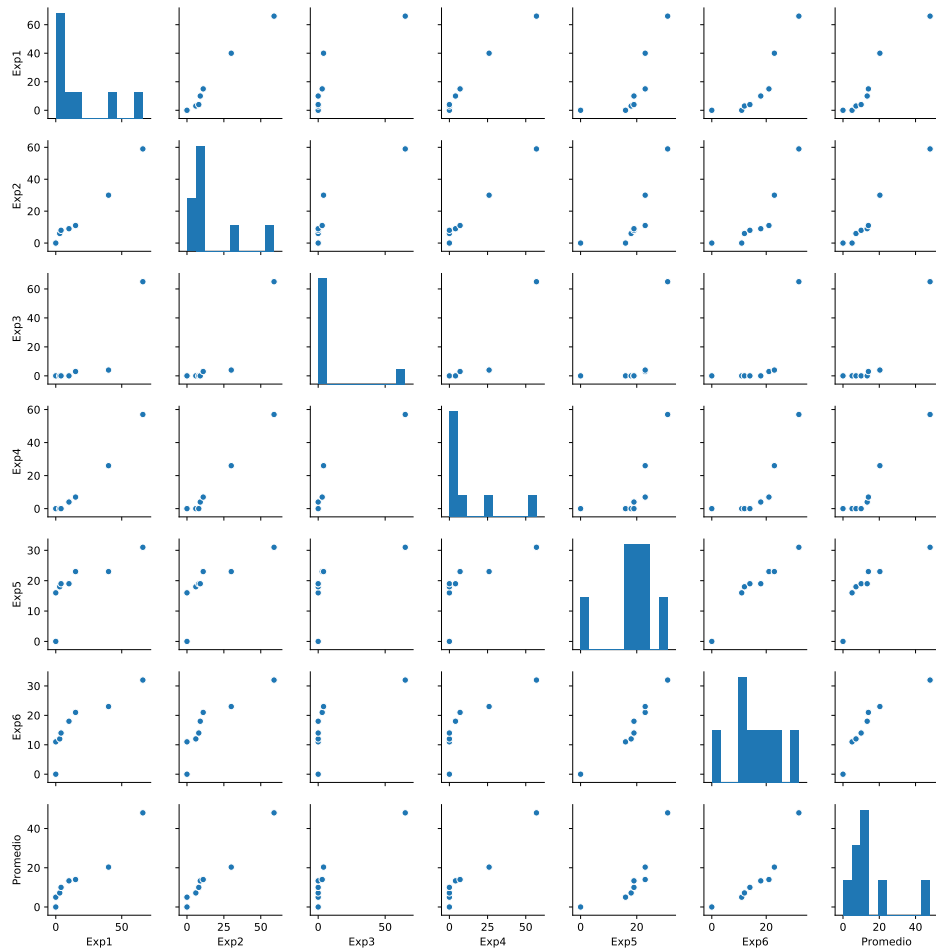


Figura 2.9: Comparación de la distribución empírica las seis realizaciones del experimento de campo para los datos del estadio **Larva 3**. El gráfico de la fila i y columna j es un Q-Qplot de experimento i contra el experimento j .

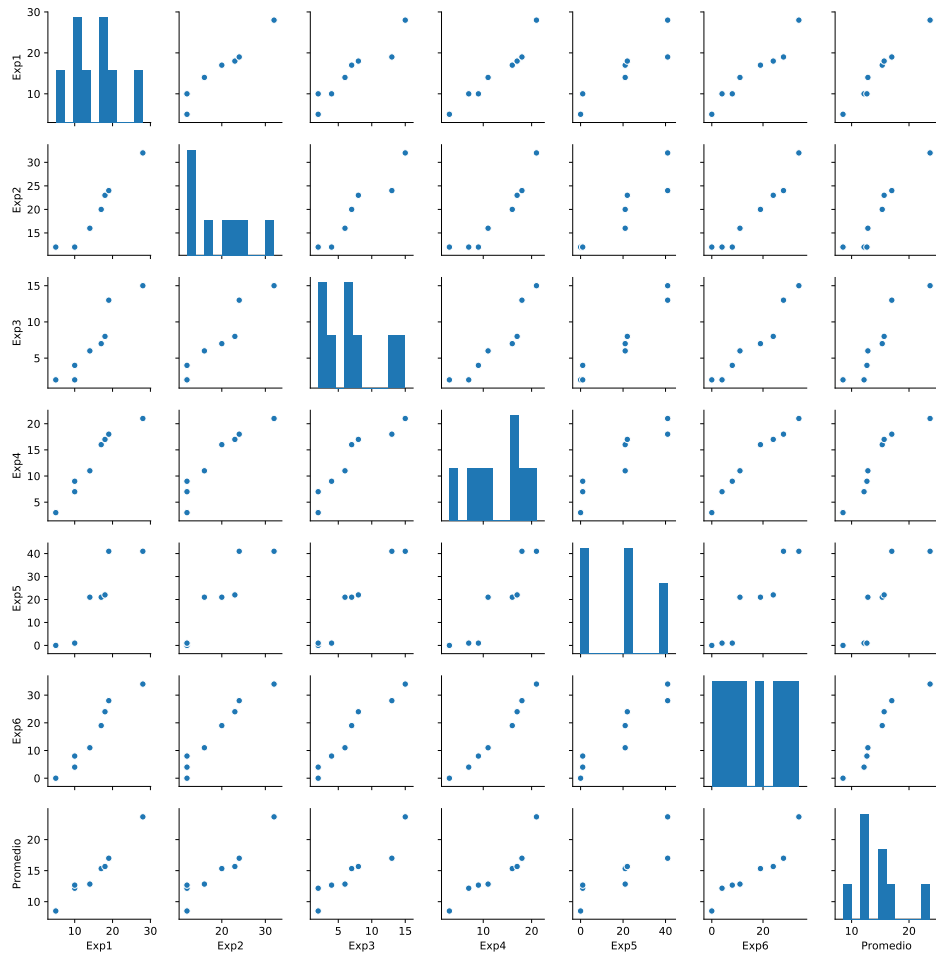


Figura 2.10: Comparación de la distribución empírica las seis realizaciones del experimento de campo para los datos del estadio **Larva 4**. El gráfico de la fila i y columna j es un Q-Qplot de experimento i contra el experimento j .

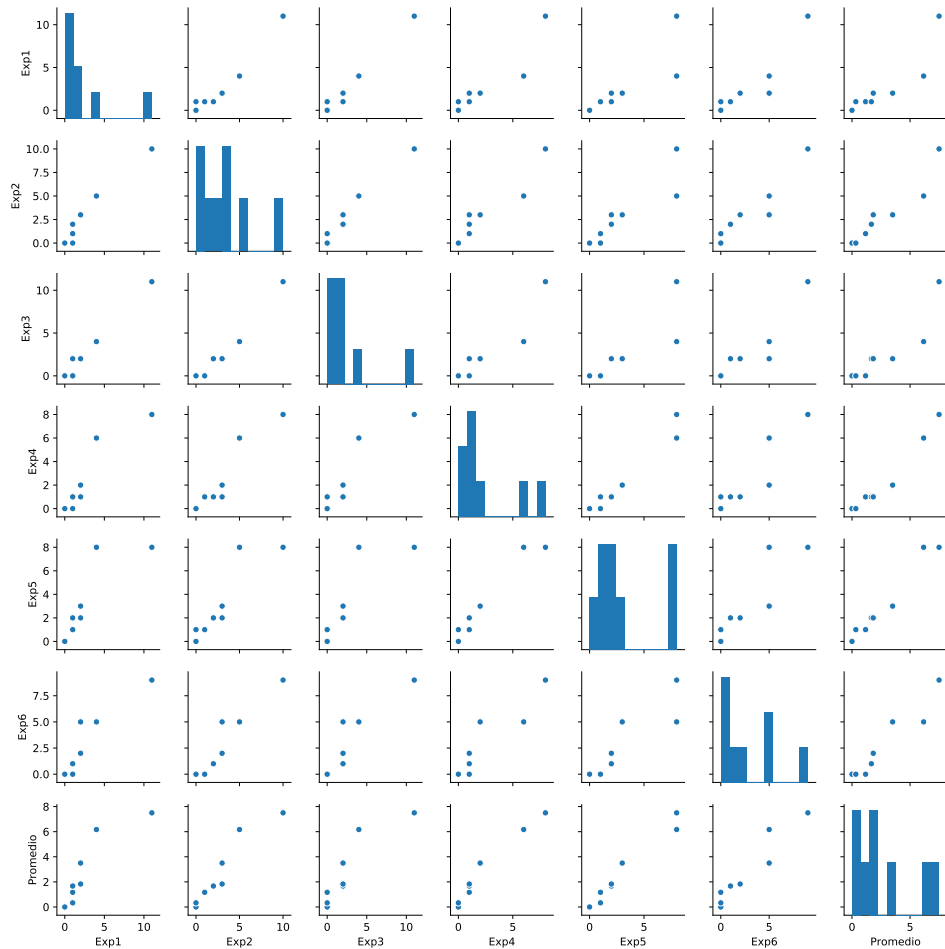


Figura 2.11: Comparación de la distribución empírica las seis realizaciones del experimento de campo para los datos del estadio **Pupal**. El gráfico de la fila i y columna j es un Q-Qplot de experimento i contra el experimento j .

2.2. Análisis de datos dados en la literatura entomológica sobre las transiciones entre los estadios

Los modelos matemáticos que se estudiarán para este proyecto de investigación considerarán características intrínsecas de la especie, para describir con la mayor certeza el comportamiento del mosquito inmaduro. Este primer análisis de datos que se encuentran en las referencias entomológicas dio pauta para determinar qué información se toma en cuenta al plantear y estudiar los modelos.

El libro *Aedes aegypti*, The Yellow Fever mosquito de S. Rickard Christophers [63], es un referente importante para estudiar el mosquito pues tiene una recopilación de la información que hasta el año de 1960 se tenía sobre el *Ae. aegypti*. En él se presenta información detallada sobre diferentes características de la especie y a pesar de que existe información más actualizada todavía se sigue considerando un texto clave en las investigaciones relacionadas con la materia.

Para este análisis nos centraremos únicamente en la sección que describe comportamiento de la duración de los estadios larvarios. En este texto muestra una tabla de los porcentajes de transición de un experimento de dinámica larvaria. Esta tabla será la que tomaremos como base para este primer estudio.

Los dos objetivos de esta sección son: entender el comportamiento de los porcentajes transición larvaria y describir el efecto de la saturación del sistema. Para ello se realizaron dos análisis diferentes.

En el primer estudio se utilizaron los porcentajes que describen la transición de las larvas dado en [63]. Se considerarán los porcentajes desde el momento que se convierten en larvas hasta que se convierten en pupas. Esta simulación computacional de los que dichos porcentajes representan nos permitirá describir la forma en que los individuos inmaduros de *Ae. aegypti* transitan entre los instares. Esto permitirá describir el comportamiento de las transiciones larvarias.

El segundo estudio que se realizó es un experimento de superposición que representa un sistema similar al experimento de campo. Es decir, un recipiente al cual ingresan diariamente 100 huevos. El objetivo no solo de mostrar sistema que se genera gráficamente, sino el de entender la el comportamiento de la saturación cuando hay presencia de poblaciones de diferentes “edades” superpuestas.

Para este segundo caso, además de considerar los porcentajes de transición dados en [63], se considerarán los resultados sobre el comportamiento de la eclosión dados en [18]. Este segunda consideración permitirá, de alguna manera, tomar en cuenta que la eclosión es variable en el tiempo. Los porcentajes de eclosión en dependencia del tiempo se muestran en la Figura 1.1. Esta hipótesis también se agregará a los modelos por estudiar.

Cabe destacar que, ni los datos de la tabla dada en [63], ni los datos en [18] consideran la mortalidad de los individuos. Por lo que, éste estudio no puede ser usado para compararlo con los datos experimentales de campo, pues al no incluir la mortalidad no son comparables ya que el experimento sí existe mortalidad de individuos. No obstante son de utilidad para dar detalles sobre el efecto que tiene ingresar huevos al sistema con cierta frecuencia.

Antes de mostrar cada experimento comenzaremos describiendo qué información nos proporciona la tabla. Mencionaremos además las consideraciones que tuvimos que hacer para realizar nuestros estudios.

Sobre los datos de la tabla

Es más común encontrar en la literatura trabajos que muestren la duración de toda la etapa larvaria completa, que por estadios. Aunque se sabe que la duración de la etapa larvaria total corresponde a la suma de los tiempos de cada instar [63]. En [63] se menciona que es importante estudiar de forma separada el periodo de cada estadio larvario. Dado que los valores de la duración se obtienen de forma estadística y debido a que el

comportamiento puede variar según las condiciones del sistema, es posible encontrar valores diferentes según el experimento desarrollado.

En [63] se afirma que la duración total del periodo larvario, en condiciones óptimas, es entre 6 y 14 días. Los primeros tres estadios larvarios se desarrollan más rápidamente que el cuarto estadio. Esto se justifica pues el aumento de peso y tamaño de la larva es considerable. Además de que en condiciones de baja temperatura o escasez de alimento el cuarto estadio puede prolongarse varias semanas.

Debido a que todos los resultados se obtienen de forma estadística, el autor en [63] explica que existen dos formas de determinar la duración de las etapas con dos tipos de experimentos:

Una metodología de medición corresponde a seguir el desarrollo de larvas aisladas. Este tipo de experimentos tiene la desventaja de que es difícil asegurar que las condiciones de la larva aislada son las que se producen en un recipiente real. Aunado al hecho de que para tener un resultado estadístico válido se requiere gran cantidad de ensayos individuales. Esto complica su validación. Un ejemplo de este tipo de experimentos es el realizado con 12 larvas aisladas por Macfie. Él estimó que el tiempo que tomo en cada estadio larvario es de 24, 24, 24 y 24-50 horas respectivamente.

Un segundo método experimental es hacer recuentos del porcentaje de estadios presentes a diferentes horas del sistema. Este método no interfiere con desarrollo larval y es más realista. Un experimento de este tipo es el que describe la Tabla 2.1. Dicho experimento se realizó a 28°C y muestra el desarrollo de las larvas hasta la etapa de pupas. Para ese experimento se consideró que los huevos eclosionaron casi simultáneamente dentro de los primeros 15 minutos o menos de ser puestos en el sistema. Así que, se puede suponer que todas las larvas deberían tener la misma “edad” y por lo tanto tener el mismo comportamiento.

La Tabla 2.1 fue tomada del libro [63] y muestra el porcentaje de individuos de cada estadio que se encuentran en el sistema, cada cierto el tiempo.

Hours	Instars					Timing of stage
	I	II	III	IV	P	
20	100	—	—	—	—	All first instar up to 20 hours
22	100	+	—	—	—	—
23	89	11	—	—	—	—
24	67	33	—	—	—	—
25	56	44	—	—	—	50 per cent ecdysis I-II 25-26 hours
26	44	56	—	—	—	
27	31	69	—	—	—	—
28	3	97	—	—	—	—
30	—	100	—	—	—	All second instar 30-42 hours
42	—	100	—	—	—	
45	—	74	26	—	—	—
46	—	37	63	—	—	50 per cent ecdysis II-III 46 hours
47	—	17	83	—	—	—
48	—	27	73	—	—	—
49	—	+	100	—	—	—
50	—	15	85	—	—	—
52	—	+	100	—	—	—
54	—	2	98	—	—	All third instar 54-68 hours
68	—	—	100	—	—	
69	—	—	73	27	—	—
70	—	—	60	40	—	—
71	—	—	58	42	—	50 per cent ecdysis III-IV 71-72 hours
72	—	—	32	68	—	
73	—	—	24	76	—	—
76	—	—	17	83	—	—
78	—	—	—	100	—	—
92	—	—	9	91	—	—
94	—	—	—	100	—	—
96	—	—	6	94	—	—
98	—	—	—	100	—	—
102	—	—	—	100	+	First male pupa 102 hours
117	—	—	9	91	—	—
122	—	—	—	50	50	Bulk of males pupated 122 hours
139	—	—	—	+	100	—
141	—	—	—	12	88	—
144	—	—	—	+	100	Bulk of females pupated 144 hours

A plus sign indicates that a few of this stage were present in the sample taken but too few to show as a percentage. The cultures were from eggs hatched within 15 minutes.

Tabla 2.1: A diferentes horas se muestra el porcentaje de larvas de cada instar. Tabla tomada de [63].

La hora cero corresponde a cuando eclosionan los huevos y muestra las mediciones a diferentes horas hasta que todos los individuos se convirtieron en pupas.

En el texto se sugiere para medir la duración de cada estadio que se considere el momento cuando el 50% de la población total está en una etapa y el otro 50% en la etapa siguiente. Así la duración de los estadios será tiempo que transcurre desde que al menos el 50% de la población llegó al estadio r y hasta que el 50% pase al siguiente estadio $r + 1$.

Con esta idea los tiempos de duración en cada estadio larvario que se determinan con la tabla son: casi 24 horas para los primeros 3 instares, aunque el primer instar es un poco más largo, y el segundo especialmente

es más corto. El cuarto instar que dura aproximadamente de la hora 68 hasta la hora 144, que es donde, el 50 % de los individuos llegaron del tercer al cuarto estadio, hasta que el 50 % de la población se convierte en pupa, es decir, dura 70 horas.

La Tabla 2.1 muestra algunas inconsistencias, pues en ciertas horas indicaba que el 100 % de los individuos habían pasado al siguiente estadio y por alguna razón, que no explicaba el texto, un momento después volvía a haber porcentaje no cero de individuos en el instar anterior. Así que procedimos a eliminar dichos datos “erráticos”. Por lo que a la tabla se omitieron los datos de las siguientes horas: 48,49,52,78,94,117,139.

Estudio 1. Estudio de los porcentajes de transición de las larvas

La Tabla 2.1 muestra cómo se encuentra la población dividida en diferentes instantes de tiempo. Dado que se necesita saber qué parte de la población pasó a la siguiente etapa a cada hora. El primer trabajo realizado fue calcular la diferencia del porcentaje que pasó en determinada hora menos el porcentaje que ya había pasado en las horas anteriores. Esta diferencia corresponde al porcentaje que realmente cambió de estadio en ese lapso de tiempo. Para que esto tuviera sentido es importante que la suma de estas diferencias (porcentajes de transición), correspondieran a que el 100 %; es decir, nos aseguramos que todas las larvas de un estadio habían pasado al estadio siguiente.

En las tablas 2.2, 2.3, 2.4, 2.5 se muestran los porcentajes de transición correspondientes para cada estadio. Estos porcentajes son los calculados como se explicó en el párrafo anterior.

Hora del experimento	Porcentaje de transición de larva 1 a larva 2
22	0
23	11
24	22
25	11
26	12
27	13
28	28
29	3

Tabla 2.2: Porcentajes de transición del primer estadio larvario al segundo estadio larvario calculados de la Tabla 2.1.

Hora del experimento	Porcentaje de transición de larva 2 a larva 3
44	0
45	26
46	37
47	20
50	2
54	13
55	2

Tabla 2.3: Porcentajes de transición del segundo estadio larvario al tercer estadio larvario calculados de la Tabla 2.1.

Hora del experimento	Porcentaje de transición de larva 3 a larva 4
68	0
69	27
70	13
71	2
72	26
73	8
76	7
92	8
96	3
102	6

Tabla 2.4: Porcentajes de transición del tercer estadio larvario al cuarto estadio larvario calculados de la Tabla 2.1.

Hora del experimento	Porcentaje de transición de larva 4 a pupa
121	0
122	50
141	38
144	12

Tabla 2.5: Porcentajes de transición del cuarto estadio larvario al estadio de pupas calculados de la Tabla 2.1.

Las conclusiones que se pueden extraer de las tablas 2.2, 2.3, 2.4 y 2.5 son:

- El porcentaje de transición entre la larva 1 y la larva 2 cada hora corresponde entre el 12-25 %. Todas las larvas mudan en a lo más 5 horas desde que la primera larva que mudó.
- La transición entre la larva 2 y la larva 3 sucede en poco más de 10 horas desde que la primera larva pasó.
- La transición total entre la larva 3 y la larva 4, dura poco más de 30 horas pero casi el 100 % de las larvas han mudado entre la hora 69 y la hora 78; es decir, casi todas las larvas realizan su transición en 11 horas.

- Para la transición entre la larva 4 y pupa, es posible ver que hay dos momentos en los que las larvas se convirtieron en pupa la primera mitad es la hora 120 y la otra en la hora 140. En este caso si pasaron 20 horas.

Hasta aquí, los resultados que podemos afirmar son: las primeras tres transiciones larvarias son muy similares. Todas ellas tienen una duración promedio de 24 horas y casi todas las larvas transitan al siguiente instar en menos de 12 horas. En cambio, la muda de las larvas de cuarto instar más lenta, pero en promedio todas transitan al mismo instante, de hecho la mitad lo hace a la hora 120 y la otra mitad de la población 20 horas después.

Ahora bien si se considera que una población de huevos que eclosionan casi en simultáneo cumple con estos porcentajes de transición. En la Figura 2.12 se muestra el comportamiento de la dinámica de esos 100 individuos, desde su eclosión hasta su pupación.

Para este primer estudio, se asume que los huevos son de la misma edad^a y eclosionan de forma simultánea. Sin embargo, en la realidad, así como en los datos que se estudiarán en este proyecto de investigación (experimento en Rinconada) no sucede así. Es por esta razón que se desarrolló el siguiente estudio, donde se considera que la eclosión de los huevos no es simultánea.

^aEs claro que el concepto de edad usual desde el nacimiento de los individuos dado en años no es útil para hablar de mosquitos. Sin embargo, dado que nos interesa nombrar de alguna manera al tiempo que tienen los individuos tienen en el sistema llamaremos edad a este tiempo. De alguna manera es lo que la palabra edad representa. Para que tenga sentido en los mosquitos consideraremos a la edad de los individuos como el tiempo en **días** que llevan inmersos en el sistema.

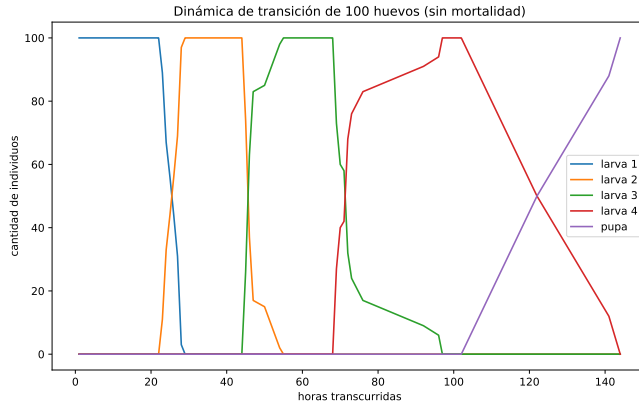


Figura 2.12: Dinámica del desarrollo de cien huevos un recipiente. Desde su eclosión hasta la etapa de pupas, considerando los porcentajes de transición dados por las tablas 2.2, 2.4, 2.5.

Estudio 2. Experimento de superposición

Con la intención de describir el comportamiento de la superposición de los huevos y larvas en el mismo sistema se realiza el siguiente experimento. El cual considera las Tablas 2.2, 2.3, 2.4, 2.5 del estudio anterior y los datos de eclosión dados en la Figura 1.1. Además se supone se agregan cada 24 horas 100 huevos nuevos, de edad “cero”.

Para el segundo estudio numérico se considera que los huevos eclosionan en bloques según los porcentajes dados en la Figura 1.1. Es decir, para el día 1 el 7.7%, para el día 2 el 76.4%, para el día 3 eclosiona el 9.5%, para el día 4 el 3%, para el día 5 el 1.3% y para el día 6 eclosiona el 2.1%.

Para explicar un poco lo que se realizó, consideramos que de los primeros cien huevos en el sistema a las primeras 24 horas de iniciar el experimento solo el 7.7% eclosionan. Así a la hora 24 hay 7.7 individuos de larva 1 y el resto de la población continua siendo huevo de “edad 1”. Y como cada día se agregan otros 100 huevos de “edad cero”, a la hora 24 hay 100 huevos de “edad cero”, 100-7.7 huevos de “edad 1” y 7.7 larvas 1. Las primeras larvas 2 aparecerán en la hora 47 del inicio del experimento pues se tomaron 24 horas para eclosionar y 23 horas para convertirse en larva 2. Note que en

cada instar sucede algo similar pues de larva 2 a larva 3 la primera transición sucede a la hora 45 de haber eclosionado; es decir, el primer bloque de larvas que proviene de los primeros 7.7 huevos que eclosionaron a la hora 45 son larvas 3. El proceso se continúa considerando ambas dinámicas (los porcentajes de eclosión dados por 1.1 y los porcentajes de transición dadas en 2.2, 2.3 2.4, 2.5.

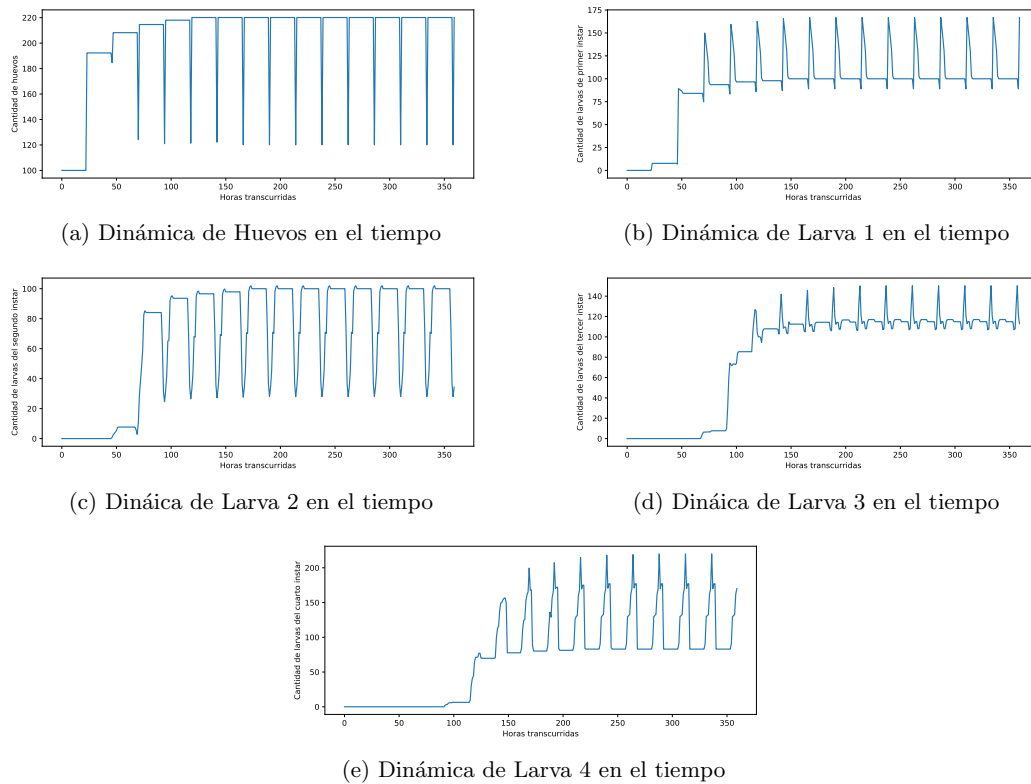


Figura 2.13: Simulación del experimento que considera la superposición diaria de los huevos e individuos. Esta simulación considera las porcentaje de transición de larvas dadas por las tablas 2.2, 2.3, 2.4, 2.5 y los porcentajes de eclosión dados en la Figura 1.1.

En la Figura 2.13 se muestran las dinámicas de los primeros 15 días para cada estadio. En ella es posible ver que todas convergen a un estado estacionario en forma de ciclos periódicos de 24 horas.

En seguida se presentan los resultados obtenidos:

1. Los primeros huevos aparecen a la hora 0 de haber iniciado el experimento y acaban de mudar a larva 1 a la hora 143. La dinámica de los huevos con la superposición y la eclosión variable tiene un comportamiento periódico de periodo 23 horas que inicia a la hora 144.
2. Las primeras larvas 1 aparecen a la hora 24 de haber iniciado el experimento y acaban de mudar todas a larva 2 a la hora 172. La dinámica de las larvas 1 con la superposición y eclosión variable tiene un comportamiento periódico de periodo 23 horas que inicia a la hora 167.
3. Las primeras larvas 2 aparecen a la hora 47 de haber iniciado el experimento y acaban de mudar a larva 3 a la hora 198. La dinámica de larvas 2 con la a superposición y eclosión variable tiene un comportamiento periódico de periodo 23 horas que inicia a la hora 189.
4. Las primeras larva 3 aparecen a la hora 69 de haber iniciado el experimento y acaban de mudar todas a larva 4 a la hora 245. La dinámica de larvas 3 con la superposición y eclosión variable tiene un comportamiento periódico de periodo 23 horas que inicia a la hora 270.
5. Las primeras larvas 4 aparecen a la hora 93 de haber iniciado el experimento y acaban de mudar todas a pupa a la hora 288. La dinámica de larvas 4 con la superposición y eclosión variable tiene un comportamiento periódico de periodo 23 horas que inicia a la hora 294.

En las gráficas de la Figura 2.14 se muestran los ciclos que genera esta dinámica y es importante mencionar que a partir de la hora 93 ya hay siempre presencia de los 4 estadios larvarios y pupas en el sistema y a partir de la hora 293 exactamente todos los estadios larvarios tienen dinámica cíclica, es decir, al día 11 o 12 del experimento el comportamiento de todos los estadios es estable en ciclos de 24 horas.

De los dos estudios presentados anteriormente, se obtienen las siguientes conclusiones. Dichas conclusiones serán de utilidad para los modelos matemáticos a plantear.

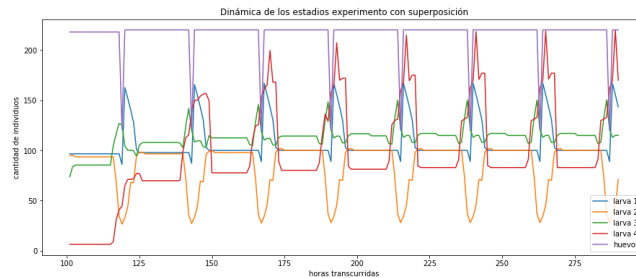


Figura 2.14: Experimento de superposición, el cual considera la eclosión variable y los porcentajes de transición larvaria calculados de la Tabla 2.1.

- Las transiciones de los estadios larvarios se pueden considerar constantes en el tiempo para la dinámica en escala de días.
- La dinámica de los primeros tres estadios es similar, no así la dinámica del estadio larvario 4 lo cual tiene sentido pues requiere mayor cantidad de recursos.
- Si en un sistema solo se ingresan huevos una sola ocasión no existe competencia de recursos. En cambio, en la dinámica que considera el ingreso de huevos al sistema con cierta frecuencia si existe competencia. Esto pues hay en el mismo instante de tiempo diferentes estadios larvarios en el sistema.
- En un sistema en el cuál ingresan 100 huevos diarios, se tendrá una dinámica en ciclos límite de 24 horas. La misma frecuencia con la que ingresan al sistema los huevos, lo cual tiene sentido en un problema matemático con una fuente periódica cómo este.
- El comportamiento de la eclosión variable es importante y determina la forma de los ciclos de cada estadio.
- Cada estadio tiende un ciclo de 24 horas. Estudiar el sistema en escala de días se perdería el detalle de los ciclos, pero no la dinámica general.
- La estabilidad del sistema con una fuente de 100 huevos diarios se puede visualizar desde el día 12 de iniciado el experimento. Los datos de Rinconada fueron tomados a partir de día 11. Así que los modelos

a estudiar deben mostrar la dinámica promedio al momento de la estabilidad del sistema.

Capítulo 3

MODELACIÓN MATEMÁTICA DE UNA POBLACIÓN INMADURA DE MOSQUITOS *AEDES AEGYPTI*

Como se ha mencionado con anterioridad el objetivo de este trabajo es, mediante modelación matemática determinar las características del desarrollo de una población inmadura de mosquitos en un recipiente. En este capítulo, se presentan y estudian modelos matemáticos que toman en cuenta una o más suposiciones entomológicas y describen dicha dinámica poblacional. La finalidad es elegir el modelo que mejor describa la dinámica de los datos del experimento en campo.

En el capítulo 4 se habla con mayor detalle cómo es que se realizan las comparaciones y la justificación de la elección del mejor modelo. Por ahora nos centraremos en mostrar resultados teóricos de los modelos estudiados.

Una parte fundamental del resultado de este proyecto de investigación es la metodología utilizada para la elección de las hipótesis que los modelos consideran. Dicha metodología justifica que la elección del modelo, que mejor describe los datos experimentales no es aleatoria, ya que representa consideraciones entomológicas importantes. Siendo esa la contribución central de esta tesis. Elegir un modelo que considere características entomológicas importantes de las poblaciones de mosquitos y que además, sea

el modelo más cercano al comportamiento de los datos del experimento en Rinconada.

Debido a la importancia de la metodología es que en la primera sección de este capítulo se explican las ideas que se utilizaron al plantear los modelos.

3.1. Metodología para plantear los modelos

El por qué estudiar la dinámica de los mosquitos desde la modelación matemática es una línea de investigación amplia, de la cuál platicamos un poco en la sección 1.4. En dicha sección se mencionaron diferentes enfoques de estudio que se han desarrollado desde la modelación matemática para comprender las enfermedades que transmite el mosquito. Ahora se retoman algunos de los trabajos mencionados para mostrar el contraste o similitud con este proyecto de tesis.

En trabajos como los desarrollados en [70, 90, 91] el objetivo principal de estudiar la dinámica de una población de mosquitos es acoplarlos con modelos clásicos SIR de humanos. Dichos trabajos estudian la incidencia de Dengue o miden el efecto de las medidas de control. Así que no es su objetivo principal entender los detalles de la población de mosquito si no, la influencia de la cantidad de mosquitos en la incidencia de las enfermedades. Es por ello que, solo consideran a las fases inmaduras del mosquito como una misma población, aun cuando los estadios son biológicamente diferentes.

En cambio, el objetivo de este estudio sí es describir, al menos cualitativamente, lo que sucede en la dinámica del desarrollo de una población inmadura de mosquitos. Para caracterizar los aspectos importantes de la dinámica es útil agregar los detalles importantes de la misma. Es por esto que, nosotros sí consideraremos todos los estadios involucrados en el desarrollo inmaduro (huevo, larvas con sus 4 instares y pupas).

Plantear modelos matemáticos más extendidos permite representar más información de lo que se desea modelar y por lo tanto son una representación más “cercana” a la realidad. Si bien está la razón principal para considerar todos los estadios, realizarlo no solo será útil para determinar los detalles que caracterizan la dinámica. Los autores de [81] concluyeron que modelos más detallados permiten medir con mayor precisión el efecto de larvicidas como medida de control. Así que, este enfoque detallado también permitiría, en un futuro, evaluar la efectividad de algunas medidas de control. Estas razones son por las que desarrollar modelos con todos los estadios merece la pena, aun cuando se tenga mayor cantidad de variables y parámetros pues permite entender mejor el desarrollo poblacional.

En otro orden de ideas, en diferentes referencias entomológicas se muestra que los mosquitos inmaduros presentan variación en la duración de sus estadios según diferentes condiciones del sistema. Por ejemplo, el clima [15], las lluvias [16], el material de recipientes [12, 13, 14], la temperatura [13, 65, 66] o el alimento disponible [13, 67]. A pesar de ello, para este trabajo dichas condiciones se consideraran fijas y de hecho, se estudiará la dinámica para las condiciones en las que se realizó el experimento de campo (temperatura promedio de 25° C y humedad relativa del 80%) lo que de alguna manera simplifica las cosas.

Claro que esta simplificación caracteriza este trabajo y es contrastante con otros modelos que se han estudiado antes como los realizados en [65, 80, 81, 82]. Esto debido a que el objeto de estudio es diferente. Ellos plantean sus modelos para estudiar el efecto de las variaciones de la temperatura o bajo diferentes condiciones ambientales. Sin embargo, el efecto de dichas variaciones se refleja en la variación de la duración de los estadios y como consecuencia el valor de las tasas y no en la dinámica en sí misma. Así que, los modelos que aquí se estudiarán pueden, después, ser empleados bajo otros valores de los parámetros que sí consideren la diferencia temperaturas, humedad o alimento. Es por ello, que fijar las condiciones del contexto será suficiente el objetivo de describir el comportamiento cualitativo de la dinámica.

La siguiente suposición entomológica clave para este proyecto es que, el sistema (recipiente) tiene un ingreso de huevos de forma frecuente mediante un agente externo. En la naturaleza el agente externo al recipiente son los mosquitos adultos, pero para la situación experimental que se estudiará, el ingreso de huevos al sistema se realiza de forma controlada por humanos. Si bien, en el experimento de Rinconada la frecuencia y cantidad de huevos es conocida (100 huevos por día), en un recipiente no experimental esto lo define la oviposición de los mosquitos de la zona. Esta suposición permite estudiar el efecto de densidad que se genera cuando se van acumulando individuos de diferentes edades ^b. Esta hipótesis es importante para una aproximación realista de la dinámica en un criadero pues se sabe que desarrollo de los estadios inmaduros depende de la saturación del sistema [64, 68].

Los modelos que se plantearán consideran otras dos suposiciones: si las tasas involucradas son constantes o variables en el tiempo y el efecto que la saturación del sistema tiene en el desarrollo de los estadios inmaduros. En seguida se muestra cómo se estudió cada una de esas hipótesis en los modelos.

Las primera hipótesis a es estudiar fue si las tasas de transición larvaria eran constantes o variables en el tiempo. Para ello en el capítulo 2, se presentó la simulación computacional del experimento de campo que considera los datos la duración de los estadios dados en [63]. En ese estudio se concluyó que si bien las tasas de transición larvaria para la dinámica considerada en horas presentan una variación, al ver lo que sucede en bloques de 24hrs éstas tienen un comportamiento constante.

Si consideramos que realizar el conteo de los individuos cada día y no cada hora permite ahorrar costos y evita perturbaciones a los experimentos. Además de que se ha mostrado que la estimación de los parámetros entomológicos a partir de observaciones registradas cada 24 horas no pro-

^bRecordemos que hablamos de la edad de los individuos como el tiempo los días que llevan inmersos en el sistema, y no desde la eclosión de los huevos.

duce errores más altos que si se estiman con muestras de mayor frecuencia [81]. Bastará con estudiar el sistema desde la unidad en días, así que la transiciones larvarias serán constantes.

En otro orden de ideas en [79] concluyen que una función exponencial de un parámetro es adecuada para describir la mortalidad dependiente de la densidad. Así que de manera análoga a ellos en este trabajo se considerará las tasas de mortalidad constantes. Con estas dos ideas en mente se plantea el primer modelo a estudiar. El **Modelo de tasas constantes** que se asume que las transiciones suceden, en promedio, de manera simultánea cada determinado tiempo. Este modelo considera la dinámica más clásica de una población en compartimentos.

La siguiente suposición entomológica se ha planteado en trabajos como los desarrollados por los autores de [96, 69, 97] quienes afirman que la saturación del sistema tiene efecto sobre el comportamiento de los huevos. El segundo modelo a estudiar permite considerar ese efecto. Para ello, modificamos el modelo anterior de tasas constantes y consideramos la competencia por saturación del recipiente sobre la eclosión como un comportamiento logístico sobre ella. Éste modelo será denominado el **Modelo de coeficientes constantes y saturación logística de la eclosión**.

Este modelo no es el primero que se plantea en este sentido. De hecho, es posible encontrar modelos que consideran la competencia que existe entre los individuos por recursos o por espacio. Dichos modelos agregan términos logísticos con una capacidad de carga sobre la dinámica de los huevos [79, 83, 87, 88, 89, 91, 99]. Algunos de ellos lo hacen en la tasa de oviposición, otros en la de eclosión y otros lo consideran en ambas tasas simultáneamente. Debido a que este trabajo no considera la oviposición pues, representa una situación experimental controlada por humanos, solo lo se estudia el efecto de la saturación en la eclosión.

La siguiente suposición es que, a diferencia de la suposición de tasas constantes para las larvas, la eclosión parece tener un comportamiento variable en el tiempo [18, 62]. Esto es por que la cantidad de huevos que

eclosionan cada día depende del tiempo que estos huevos tengan en el sistema. Para estudiar esta suposición se plantea un **Modelo de edad**, que considera que los huevos varían su eclosión según el tiempo que tienen en el sistema, su edad.

Para este modelo se considera la forma de eclosión presentada en el experimento que se realizó en [18]. Para este caso de estudio, ingreso constante de huevos, se muestra que la suposición de eclosión variable se convierte a partir del día 10 en una tasa efectiva constante de eclosión. La cuál depende de la cantidad de huevos que ingresan al sistema. Este resultado nos permitió definir el **Modelo de tasa de eclosión efectiva** a partir del día 10 de la dinámica.

Estos primeros modelos se estudiaron de forma analítica mostrando la estabilidad de su dinámica, además se obtienen resultados sobre los parámetros involucrados, lo que puede ser de utilidad si se consideran generalizaciones de este trabajo.

La siguiente suposición corresponde por agregar a la tasa de eclosión efectiva la condición de la densidad. Para ello, se plantean 4 variantes del modelo de tasa efectiva. Se considera primero, que la competencia logística solo depende del primer instar larval. Luego se agrega la competencia en dependencia de la suma de dos primeros y después la dependencia con la suma de los tres primeros y finalmente la competencia con la suma de los cuatro instares larvarios. Estudiar cada modelo por separado permite determinar cuál es la mejor aproximación a los datos.

El último planteamiento que se consideró es que la competencia intra-específica afecta al desarrollo larval. Esto se tomo en cuenta pues se sabe que la competencia entre los estadios afecta su desarrollo [23, 68, 97]. Dado que no es claro cuál es la suposición correcta pues no mencionan específicamente de que es lo que sucede, es decir, quién compite con quien. Se estudiaron diferentes hipótesis que consideraban lo que tiene sentido biológico, agregando diferentes términos logísticos a las dinámicas de los estadios larvarios. Finalmente la idea clave que se considera es que las larvas tercer

y cuarto instar, por tamaño, pueden “ganar” los recursos a las larvas del primer y segundo instar tanto en alimento como en espacio. Con esta idea se plantea el modelo que denominado **Modelo de productividad para el ingreso constante**.

Después de plantear cada modelo con respecto a las diferentes suposiciones estos se comparan con los datos del experimento en campo. Dicha comparación se realizó numéricamente, con el fin de verificar cuál de ellos era el que mejor reflejaba el comportamiento cualitativo de los datos de campo.

En este sentido hay algo más que mencionar y es que de manera análoga a lo que muestra en [79], y la simulación del experimento que se presenta en el capítulo 2 muestra que el sistema presentará ciclos límite cada 24 horas alrededor de un promedio. Así que al comparar los modelos estudiados con los datos experimentales lo que en realidad se espera describir es el promedio estable de dichos ciclos límite.

Resta mencionar que para realizar el análisis numérico antes mencionado, primero se realizó una revisión sobre los valores de los parámetros en la bibliografía. Los valores que se toman en cuenta corresponden a los datos se obtienen bajo las mismas condiciones en las que se realizó el experimento de Rinconada. Con ello se obtiene un rango donde los valores de los parámetros tendría sentido.

Hay que destacar que antes de comparar los modelos entre sí se realizaron simulaciones Monte Carlo para estimar el valor de algunos de los parámetros involucrados. Los rangos mencionados en el párrafo anterior fueron considerados para realizar dichas estimaciones. Así las estimaciones no solo dan el valor que mejor aproxima los datos, si no que los valores están en dentro del rango dado por otros experimentos de campo bajo condiciones similares. La estimación de los parámetros permite obtener el mejor valor de ellos; es decir, el valor de los parámetros para los que la dinámica dada por los modelos se acerca más al comportamiento de los datos. Está “mejor” dinámica nos permitió dar una medida de compara-

ción entre los modelos.

El planteamiento de los modelos y su estudio teórico se presenta en las siguientes secciones de este capítulo 3. Las simulaciones numéricas así como las estimaciones de parámetros y las comparación de los modelos se desarrolla en el capítulo 4.

La siguiente observación corresponde a una notación general que se utilizará para plantear todos los modelos a estudiar.

Observación 3.1. *Se denota por H a la cantidad de huevos que ingresan al sistema cada día, para este estudio tiene un valor de 100 huevos; s in embargo, para el análisis de los modelos se deja indicado como H pues así los resultados se podrán replicar variando dicho valor. Debido a que se considerarán todos los estadios inmaduros, para denotar a los cuatro instares larvarios en el instante t se utiliza $l_r(t)$ para $r = 1, 2, 3, 4$, para las pupas $p(t)$ y los huevos $h(t)$.*

Para las tasas se utiliza la siguiente notación: definimos por $\tau_{0\ 1}$ a la tasa de transición de huevos a larvas de primer instar, $\tau_{r\ r+1}$ a la tasa de transición de un estadio larvario r al estadio larvario $r + 1$, y $\tau_{5\ 6}$ será la tasa de transición de pupas a mosquitos. Aunque no se estudia específicamente el comportamiento del estadio adulto si es importante representar dicha transición, ya que está relacionada con la cantidad de mosquitos que logran emerger del recipiente. Además, definimos a μ_0 como tasa de mortalidad de los huevos, μ_r tasa de mortalidad de larvas del estadio r -ésimo y μ_5 tasa de mortalidad de pupas.

La tasa de $\tau_{0\ 1}$ también se puede llamar tasa de eclosión pues justamente representa la eclosión de los huevos. Así como $\tau_{4\ 5}$ se llamará también tasa de pupación pues corresponde a la transición de larva a pupa.

Las siguiente notación nos permitirá una forma más reducida que será útil para algunos cálculos $\alpha_{i\ j} = \mu_i + \tau_{i\ j}$, $\tau = \tau_{1\ 2}\tau_{2\ 3}\tau_{3\ 4}\tau_{4\ 5}$, $\beta_{i\ j} =$

$$\alpha_{i \rightarrow i+1} \alpha_{i+1 \rightarrow i+2} \dots \alpha_{j-1 \rightarrow j}, \dots$$

3.2. Modelo de tasas constantes

3.2.1. Planteamiento del modelo

El primer modelo a estudiar es el que representa la idea clásica de modelación de poblaciones que se pueden ver como compartimientos. En este modelo se supone que en promedio, un porcentaje de individuos de cada estadio, transita a la siguiente en determinado tiempo fijo y el resto fallecen.

Este modelo es de interés debido a las conclusiones obtenidas en el capítulo 2, donde se muestra que para un sistema considerado en días las tasas de transición larvaria son constantes. Además de que en [79] se afirma que las tasas de mortalidad son constantes para un sistema con competencia de individuos. Así que la cantidad de individuos que mueren o transitan al siguiente estadio es posible representarla por el producto de la tasa (mortalidad o transición) por la cantidad de individuos de cada estadio en el instante t . Para representar el ingreso al sistema de forma constante se agrega a la dinámica de los huevos una fuente constante.

Con esta idea, se plantea el primero modelo a estudiar el Modelo de tasas constantes, el cuál corresponde a las siguientes ecuaciones:

$$\begin{aligned} \frac{dh}{dt} &= H - \mu_0 h - \tau_{0 \rightarrow 1} h, \\ \frac{dl_1}{dt} &= \tau_{0 \rightarrow 1} h - \mu_1 l_1 - \tau_{1 \rightarrow 2} l_1, \\ \frac{dl_2}{dt} &= \tau_{1 \rightarrow 2} l_1 - \mu_2 l_2 - \tau_{2 \rightarrow 3} l_2, \\ \frac{dl_3}{dt} &= \tau_{2 \rightarrow 3} l_2 - \mu_3 l_3 - \tau_{3 \rightarrow 4} l_3, \\ \frac{dl_4}{dt} &= \tau_{3 \rightarrow 4} l_3 - \mu_4 l_4 - \tau_{4 \rightarrow 5} l_4, \\ \frac{dp}{dt} &= \tau_{4 \rightarrow 5} l_4 - \mu_5 p - \tau_{5 \rightarrow 6} p. \end{aligned} \tag{Eq. 3.1}$$

Dado que el modelo representa una población real de mosquitos es de interés que la solución del sistema de ecuaciones (Eq. 3.1) tenga sentido biológico. Es decir, es importante que cada variable sea positiva en cada instante. Así que se definimos al conjunto de interés o sentido biológico cómo:

$$\Omega_1 = \{(h, l_1, l_2, l_3, l_4, p) \in \mathbb{R}_+^6 : l_1 + l_2 + l_3 + l_4 + p > 0 \text{ para todo } t > 0\}$$

A continuación demostraremos un lema que será fundamental en lo sigue para la demostración de los teoremas donde se prueba que los modelos que consideramos son congruentes con la realidad biológica, es decir, si las condiciones iniciales “tienen sentido biológico”, entonces sus soluciones conservan esa propiedad para todo $t > 0$, o sea, durante toda su evolución temporal.

Lema 3.1. *Sea $\mathcal{A}(t)$ y $\mathcal{B}(t)$ funciones reales continuas con $\mathcal{A}(t) \geq 0$, definida en el intervalo $[0, \infty)$ con $\mathcal{A}(t)$ no idénticamente nula. Entonces, cualquier solución $x(t)$ de la ecuación diferencial lineal de primer orden dada por*

$$\frac{dx(t)}{dt} = \mathcal{A}(t) + \mathcal{B}(t)x(t),$$

cuya condición inicial sea no negativa ($x(0) \geq 0$), se mantiene positiva para todo $t > 0$ ($x(t) > 0$).

Más aún, para cualquier intervalo abierto (t_0, t_1) con $t_0 \geq 0$, donde $\mathcal{A}(t)$ se anule solamente en un número finito de puntos, se tendrá que la solución $x(t)$ se mantiene estrictamente positiva en el intervalo $(t_0, t_1]$.

DEMOSTRACIÓN. En efecto, para cualquier $t_0 \geq 0$ se cumple que si $B(t)$ es una primitiva de \mathcal{B} , tal que $B(0) = 0$ y $t \geq t_0$, entonces:

$$x(t) = x(t_0)e^{B(t)} + e^{B(t)} \int_{t_0}^t \mathcal{A}(u)e^{-B(u)} du.$$

La primera afirmación del lema se deduce de la expresión anterior tomando $t_0 = 0$ y la segunda afirmación se obtiene directamente de dicha expresión teniendo en cuenta que ambos sumandos en la parte derecha son

no negativos, pero en el segundo caso el término integral es estrictamente positivo para todo $t \in (t_0, t_1]$.

Ahora enunciaremos el teorema que anunciamos, antes del enunciado del Lema 3.1.

Teorema 3.1. *Para el modelo (Eq. 3.1), si las condiciones iniciales son tales que $h(0) \geq 0$, $l_1(0) \geq 0$, $l_2(0) \geq 0$, $l_3(0) \geq 0$, $l_4(0) \geq 0$, $p(0) \geq 0$, entonces las respectivas soluciones serán estrictamente positivas para todo $t > 0$.*

DEMOSTRACIÓN. Nótese que la ecuación para la función $h(t)$ se desacopla del resto del modelo y su solución se expresa de forma explícita mediante la ecuación:

$$h(t) = h(0)e^{-(\mu_0 + \tau_{0,1})t} + \frac{H}{\mu_0 + \tau_{0,1}} \left(1 - e^{-(\mu_0 + \tau_{0,1})t}\right),$$

la cual es estrictamente positiva para todo $t > 0$, siempre que $h(0) \geq 0$.

Si sustituimos esta expresión en la ecuación para $l_1(t)$ y aplicamos la segunda parte del Lema 3.1 para $\mathcal{A}(t) = \tau_{0,1}h(t)$ y $\mathcal{B}(t) = -(\mu_1 + \tau_{1,2})$, concluimos que $l_1(t) > 0$ para todo $t > 0$. Repitiendo el mismo razonamiento consecutivamente para $l_2(t)$, $l_3(t)$, $l_4(t)$ y $p(t)$, se obtiene el resultado deseado.

3.2.2. Valor estacionario y estabilidad

Por otro lado, para estudiar la estabilidad del sistema (Eq. 3.1) el valor estacionario se desprende de la siguiente ecuación: $0 = H - \mu_0 h - \mu_1 l_1 - \mu_2 l_2 - \mu_3 l_3 - \mu_4 l_4 - p \mu_5 - \tau_{5,6}$, que se obtiene al igual a cero cada ecuación y sumarlas, así que para 5 variables libres tenemos que el estado estacionario queda determinado por $p^* = \frac{H - \mu_0 h - \mu_1 l_1 - \mu_2 l_2 - \mu_3 l_3 - \mu_4 l_4}{\mu_5 \tau_{5,6}}$, el cual es estable, pues la asociada a la matriz jacobiana del sistema que debemos estudiar es de la forma:

$$\begin{bmatrix} -\alpha_{0\ 1} & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & -\alpha_{1\ 2} & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \tau_{1\ 2} & -\alpha_{2\ 3} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \tau_{2\ 3} & -\alpha_{3\ 4} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \tau_{3\ 4} & -\alpha_{4\ 5} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \tau_{4\ 5} & -\alpha_{5\ 6} \end{bmatrix}$$

por lo que el polinomio que resulta de calcular el determinante es:

$$DET = (-(\alpha_{0\ 1} + \lambda)) * (-(\alpha_{1\ 2} + \lambda)) * (-(\alpha_{2\ 3} + \lambda)) * (-(\alpha_{3\ 4} + \lambda)) * (-(\alpha_{4\ 5} + \lambda)) * (-(\alpha_{5\ 6} + \lambda))$$

cuyas raíces corresponden a

$$\lambda_i = -\alpha_{0\ 1} = -(\mu_i + \tau_{i\ i+1}) < 0$$

pues cada parámetro debe ser positivo. Esto demuestra que el sistema (Eq. 3.1) tiene un estado estacionario estable.

Para este modelo es posible obtener la solución explícita del sistema despejando e integrando cada una las ecuaciones, en seguida se muestra la solución:

$$\begin{aligned} h(t) &= H(1 - e^{-\alpha_{0\ 1}t}) + h(0)e^{-\alpha_{0\ 1}t} \\ l_1(t) &= \tau_{0\ 1}h(t)(1 - e^{-\alpha_{1\ 2}t}) + l_1(0)e^{-\alpha_{1\ 2}t} \\ l_2(t) &= \tau_{1\ 2}l_1(t)(1 - e^{-\alpha_{2\ 3}t}) + l_2(0)e^{-\alpha_{2\ 3}t} \\ l_3(t) &= \tau_{2\ 3}l_2(t)(1 - e^{-\alpha_{3\ 4}t}) + l_3(0)e^{-\alpha_{3\ 4}t} \\ l_4(t) &= \tau_{3\ 4}l_3(t)(1 - e^{-\alpha_{4\ 5}t}) + l_4(0)e^{-\alpha_{4\ 5}t} \\ p(t) &= \tau_{4\ 5}l_4(t)(1 - e^{-\alpha_{5\ 6}t}) + p(0)e^{-\alpha_{5\ 6}t} \end{aligned}$$

donde podemos ver que la solución dependerá recursivamente de los estados anteriores y como consecuencia del valor de h y este a su vez de H .

Con este resultado se concluye la presentación y análisis del modelo de coeficientes constantes (Eq. 3.1). Este modelo corresponde al modelo más sencillo que representa una población como la de los mosquitos, en la que la transición entre los estadios depende de tasas constantes. Se mostró que dicho sistema tiene solución con sentido biológico si las condiciones en las que inicia tienen sentido biológico. Además se verifica que converge a un estado estacionario estable y que la solución depende directamente de cuántos huevos ingresan al mismo (H).

En este modelo se denota como $\tau_{0,1}$ a la tasa de eclosión intrínseca de la especie así que $\tau_{0,1}h(t)$ es el promedio de larvas del primer instar que se generan por día como resultado de la eclosión de huevos. En el modelo Eq. 3.1 se considera que la tasa de eclosión es constante. Sin embargo, diferentes investigaciones han planteado que existe un efecto en la eclosión debido a la saturación del sistema, es decir, los huevos tienen la capacidad intrínseca de detener su proceso de eclosión según la densidad de individuos presentes en el recipiente [62, 97]. Esta suposición es justamente la condición que se considerará para el desarrollo del siguiente modelo a estudiar.

3.3. Modelo con tasas constantes y saturación logística

3.3.1. Planteamiento y análisis de la solución

En este modelo se estudia el efecto que la saturación del sistema tiene sobre la eclosión de huevos. Para agregarlo definimos un término logístico de la forma $(1 - \frac{a(t)}{C})$ donde $a(t)$ es el total de individuos presentes en el sistema, es decir, $a(t) = l_1(t) + l_2(t) + l_3(t) + l_4(t) + p(t)$ y donde C corresponde a la capacidad de carga de sistema. En adelante llamaremos a esta expresión como el *término de saturación logística*. Este termino nos permite definir la tasa de eclosión sistémica (que depende del sistema) como $\tau_{01}(1 - \frac{a(t)}{C})$, ya que al multiplicar esta expresión por $h(t)$ se representa que la cantidad de huevos que se convierten en larvas depende de cuántos individuos hay en el sistema. Esta condición se agrega al modelo en lugar de la tasa de eclosión constante. Las demás tasas se mantienen constantes.

Con esta idea el modelo que considera el efecto que la densidad de individuos en el sistema afecta al proceso de eclosión, es el que llamaremos **Modelo de coeficientes constantes y saturación logística de la eclosión** y se representa mediante las siguientes ecuaciones:

$$\begin{aligned}
 \frac{dh}{dt} &= H - \mu_0 h - \tau_{01} h \left(1 - \frac{a}{C}\right), \\
 \frac{dl_1}{dt} &= \tau_{01} h \left(1 - \frac{a}{C}\right) - \mu_1 l_1 - \tau_{12} l_1, \\
 \frac{dl_2}{dt} &= \tau_{12} l_1 - \mu_2 l_2 - \tau_{23} l_2, \\
 \frac{dl_3}{dt} &= \tau_{23} l_2 - \mu_3 l_3 - \tau_{34} l_3, \\
 \frac{dl_4}{dt} &= \tau_{34} l_3 - \mu_4 l_4 - \tau_{45} l_4, \\
 \frac{dp}{dt} &= \tau_{45} l_4 - \mu_5 p - \tau_{56} p,
 \end{aligned}
 \tag{Eq. 3.2}$$

De manera análoga al modelo anterior es de interés que las soluciones

del sistema (Eq. 3.2) tengan sentido biológico. Por ello, es importante que cada variable sea positiva en cada instante de tiempo, y que, el total de especímenes de cada estadio en cualquier instante de tiempo, no sobrepase la capacidad de carga del criadero, es decir, $a(t) \leq C$ para cualquier t . Así que definimos al conjunto de interés biológico para este modelo como:

$$\Omega_2 = \{(h, l_1, l_2, l_3, l_4, p) \in \mathbb{R}_+^6 : C \geq a > 0\},$$

donde \mathbb{R}_+^6 denota el conjunto de vectores de \mathbb{R}^6 con coordenadas no negativas.

De manera análoga al modelo anterior el siguiente resultado permite garantizar que las soluciones del sistema (Eq. 3.2) permanecen en la región de sentido biológico cuando las condiciones iniciales se toman en esta región.

Teorema 3.2. *Si las condiciones iniciales en $t = 0$ para el modelo (Eq. 3.2) pertenecen a $\Omega_2 \subset \mathbb{R}^6$, entonces las correspondientes soluciones del sistema, están contenidas en el interior de Ω_2 para todo $t > 0$.*

DEMOSTRACIÓN. Dividiremos la demostración en varias partes.

Primera parte. En primer lugar notemos que si aplicamos el Lema 3.1 a la primera ecuación del sistema (Eq. 3.2), tomando $\mathcal{A}(t) = H$ y $\mathcal{B}(t) = -\tau_{01} \left(1 - \frac{a}{C}\right)$ independientemente de los valores que tome $a(t)$, se concluye que $h(t) > 0$ para todo $t > 0$. También es fácil concluir del Lema 3.1 y de las ecuaciones para $l_2(t)$, $l_3(t)$, $l_4(t)$ y $p(t)$, que para cualquier intervalo abierto (t_0, t_1) contenido en $[0, \infty)$, donde $l_1(t)$ sea no negativo y se anule en sólo un número finito de puntos, se tendrá que $l_2(t)$, $l_3(t)$, $l_4(t)$ y $p(t)$, serán estrictamente positivas para todo $t \in (t_0, t_1]$.

En efecto, el resultado se concluye para $l_2(t)$ aplicando el Lema 3.1, si se toma $\mathcal{A} = \tau_{01}l_1(t)$ y $\mathcal{B}(t) = -(\mu_2 + \tau_{23})$. A continuación, mediante el mismo procedimiento el resultado se extiende a $l_3(t)$ y sucesivamente a $l_4(t)$ y $p(t)$.

Segunda parte. Consideremos ahora la ecuación para $l_1(t)$ en un entorno de $t = 0$ y demostremos que existe una vecindad a la derecha de $t = 0$ donde $l_1(t)$ es estrictamente positivo. Esto es trivial si $l_1(0) > 0$.

Supongamos entonces que se tenga que $l_1(0) = 0$.

De la ecuación para $l_1(t)$ se tendrá que

$$\frac{dl_1(0)}{dt} = \tau_{01}h(0) \left(1 - \frac{a(0)}{C}\right). \quad (\text{Eq. 3.3})$$

De (Eq. 3.3) se tendrá que si $h(0) > 0$ y $a(0) < C$, entonces $\frac{dl_1(0)}{dt} > 0$ y, por lo tanto, en una vecindad a la derecha de $t = 0$, se cumpliría que $l_1(t) > 0$.

Por otro lado si se tuviera que $h(0) = 0$ o que $a(0) = C$, entonces $\frac{dl_1(0)}{dt} = 0$. En este caso podemos tener tres combinaciones posibles: $h(0) = 0$ con $a(0) < C$, $h(0) > 0$ con $a(0) = C$, y $h(0) = 0$ con $a(0) = C$.

Asumamos que se tiene el primer caso; es decir, se cumple que $h(0) = 0$ con $a(0) < C$, si derivamos la ecuación para $l_1(t)$ y evaluamos el resultado en $t = 0$. En este caso tendríamos que

$$\frac{d^2l_1}{dt^2}(0) = \tau_{01} \frac{dh}{dt}(0) \left(1 - \frac{a(0)}{C}\right) - \frac{\tau_{01}}{C} h(0) \frac{da}{dt}(0) - (\mu_1 + \tau_{12}) \frac{dl_1}{dt}(0). \quad (\text{Eq. 3.4})$$

Pero, de la ecuación para $h(t)$ evaluada en $t = 0$ tendríamos que $\frac{dh}{dt}(0) = H$ y, por lo tanto, de (Eq. 3.4) obtendríamos que:

$$\frac{d^2l_1}{dt^2}(0) = \tau_{01}H \left(1 - \frac{a(0)}{C}\right)$$

Entonces del hecho que $l_1(0) = 0$, $\frac{dl_1}{dt}(0) = 0$ y $\frac{d^2l_1}{dt^2}(0) > 0$ y de la fórmula de Taylor aplicada hasta el segundo orden a $l_1(t)$ en un intervalo $[0, t]$ con t suficientemente cerca de $t = 0$, se tiene que $l_1(t) > 0$ para todo t en una vecindad a la derecha de $t = 0$.

En el segundo caso, cuando $h(0) > 0$ y $a(0) = C$, de (Eq. 3.4) se obtiene que:

$$\frac{d^2l_1}{dt^2}(0) = -\frac{\tau_{01}}{C} h(0) \frac{da}{dt}(0) \quad (\text{Eq. 3.5})$$

Sí ahora sumamos las ecuaciones del sistema (Eq. 3.2) para $l_1(t), l_2(t), l_3(t), l_4(t)$ y $p(t)$, obtendremos:

$$\frac{da}{dt} = \tau_{01}h \left(1 - \frac{a}{C}\right) - (\mu_1 l_1 + \mu_2 l_2 + \mu_3 l_3 + \mu_4 l_4 + \mu_5 p + \tau_{56} p) \quad (\text{Eq. 3.6})$$

Sí evaluamos esta ecuación en $t = 0$, entonces del hecho que $a(0) = C$ se tendrá que

$$\frac{da(0)}{dt} = -(\mu_1 l_1(0) + \mu_2 l_2(0) + \mu_3 l_3(0) + \mu_4 l_4(0) + \mu_5 p(0) + \tau_{56} p(0)) \quad (\text{Eq. 3.7})$$

Pero hemos supuesto que las condiciones iniciales pertenecen a Ω_2 y, por lo tanto, todos los números $l_1(0), l_2(0), l_3(0), l_4(0)$ y $p(0)$, son no negativos y su suma es estrictamente positiva, de donde se concluye que al menos uno de ellos es estrictamente positivo. Pero cómo $\mu_1, \mu_2, \mu_3, \mu_4, \mu_5, \tau_{56}$ son estrictamente positivos, entonces la parte derecha de la igualdad (Eq. 3.7) es estrictamente negativa y, por lo tanto $\frac{da(0)}{dt} < 0$.

Luego de (Eq. 3.5) se concluye que, en este caso $\frac{d^2 l_1}{dt^2}(0) > 0$, y aplicando el mismo razonamiento de la fórmula de Taylor, que aplicamos en el caso anterior, de nuevo se obtiene que $l_1(t) > 0$ en una vecindad a la derecha de $t = 0$.

Finalmente, consideraremos el tercer caso, en el que $h(0) = 0$ con $a(0) = C$. En este caso, de (Eq. 3.4) se tendrá que $\frac{d^2 l_1}{dt^2}(0) = 0$, pero, entonces si derivamos dos veces la ecuación para $l_1(t)$ y evaluamos el resultado en $t = 0$, se obtiene:

$$\frac{d^3 l_1}{dt^3}(0) = \tau_{01} \left(\frac{d^2 h(0)}{dt^2} \left(1 - \frac{a(0)}{C}\right) - \frac{2}{C} \frac{dh(0)}{dt} \frac{da(0)}{dt} - \frac{h(0)}{C} \frac{d^2 a(0)}{dt^2} \right) - (\mu_1 + \tau_{12}) \frac{d^2 l_1(0)}{dt^2}$$

de donde, usando la igualdad (Eq. 3.6) y el hecho de que $\frac{dh(0)}{dt} = H$, se llega a :

$$\frac{d^3 l_1}{dt^3}(0) = -\frac{2}{C} \frac{dh(0)}{dt} \frac{da(0)}{dt}$$

$$\frac{d^3 l_1}{dt^3}(0) = \frac{2}{C} H(\mu_1 l_1(0) + \mu_2 l_2(0) + \mu_3 l_3(0) + \mu_4 l_4(0) + \mu_5 p(0) + \tau_5 p(0))$$

y, por lo tanto $\frac{d^3 l_1}{dt^3}(0) > 0$.

Entonces utilizando el desarrollo de Taylor de orden 4 para $l_1(t)$ en una pequeña vecindad a la derecha de $t = 0$, llegamos a que $l_1(t) > 0$ para todo t en esa vecindad.

Finalmente, como conclusión de esta segunda parte de la demostración, se tiene que si las condiciones iniciales pertenecen a Ω_2 , entonces $l_1(t) > 0$, para todo t en una cierta vecindad a la derecha de $t = 0$.

Tercera parte. Si ahora consideramos la preimagen por $l_1(t)$ del conjunto unitario $\{0\}$ el cual es cerrado, tendremos que $l_1^{-1}\{0\}$ es un subconjunto cerrado en $t \geq 0$ que, a lo sumo contiene al 0 como un punto aislado, lo cual ocurriría si $l_1(0) = 0$, debido a la conclusión final de la segunda parte. Entonces el conjunto cerrado $l_1^{-1}\{0\} \setminus \{0\}$ podría ser el conjunto vacío, en cuyo caso $l_1(t)$ será estrictamente positivo para todo $t > 0$. Sin embargo, el conjunto $l_1^{-1}\{0\} \setminus \{0\}$ también podría ser un compacto cerrado no vacío que tendría un mínimo $t_0 > 0$. En este caso, el punto t_0 sería el primer número real estrictamente positivo con la propiedad de que $l_1(t_0) = 0$ y $l_1(t) > 0$ para todo $t \in (0, t_0)$.

A continuación mostraremos que este segundo caso no puede realizarse y, por lo tanto, si $l_1(0) \geq 0$, entonces $l_1(t) > 0$ para todo $t > 0$.

Cuarta parte. En efecto, comencemos demostrando que en este segundo caso, las funciones $l_2(t)$, $l_3(t)$, $l_4(t)$ y $p(t)$, tendrían que ser estrictamente positivas en el intervalo semiabierto $(0, t_0]$.

Este resultado se obtiene para $l_2(t)$ como consecuencia del Lema 3.1, tomando $\mathcal{A}(t) = \tau_{12} l_1(t)$ y $\mathcal{B} = -(\mu_2 + \tau_{23})$. Después se obtiene el resultado para $l_3(t)$ tomando $\mathcal{A}(t) = \tau_{23} l_2(t)$ y $\mathcal{B} = -(\mu_3 + \tau_{34})$; para $l_4(t)$ tomando

$\mathcal{A}(t) = \tau_{3\ 4}l_3(t)$ y $\mathcal{B} = -(\mu_4 + \tau_{4\ 5})$; para $p(t)$ tomando $\mathcal{A}(t) = \tau_{4\ 5}l_4(t)$ y $\mathcal{B} = -(\mu_5 + \tau_{5\ 6})$.

Por otra parte, es fácil ver que, la ecuación (Eq. 3.6) es equivalente a:

$$\frac{d}{dt} \left(1 - \frac{a(0)}{C} \right) = \frac{1}{C} (\mu_1 l_1 + \mu_2 l_2 + \mu_3 l_3 + \mu_4 l_4 + \mu_5 p + \tau_{5\ 6} p) - \frac{\tau_{0\ 1}}{C} h \left(1 - \frac{a(0)}{C} \right) \quad (\text{Eq. 3.8})$$

Aplicando el Lema 3.1 a esta ecuación, definiendo $\mathcal{A} = \frac{1}{C} (\mu_1 l_1 + \mu_2 l_2 + \mu_3 l_3 + \mu_4 l_4 + \mu_5 p + \tau_{5\ 6} p)$ y a $\mathcal{B} = \frac{\tau_{0\ 1}}{C} h$. Pero del resultado de la tercera parte y del inicio de esta cuarta parte, se concluye que $l_1(t), l_2(t), l_3(t), l_4(t)$ y $p(t)$, son estrictamente positivos en el intervalo $(0, t_0]$ y como los coeficientes $\mu_1, \mu_2, \mu_3, \mu_4, \mu_5, \tau_{5\ 6}$ también son estrictamente positivos, entonces $\mathcal{A} > 0$ para todo $t \in (0, t_0]$ y del Lema 3.1 se concluye que $1 - \frac{a(t)}{C} > 0$ en $(0, t_0]$ y, por lo tanto $a(t) < C$ en $(0, t_0]$.

Si ahora consideramos la ecuación para $l_1(t)$ del sistema (Eq. 3.2) y la evaluamos en t_0 , entonces del hecho que $l_1(t_0) = 0$, tendríamos que:

$$\frac{dl_1(t_0)}{dt} = \tau_{0\ 1} h(t_0) \left(1 - \frac{a(t_0)}{C} \right) > 0$$

y esto es una contradicción con el hecho de que estamos suponiendo que $l_1(t) > 0$ en $(0, t_0)$. En efecto de esto último se debería concluir que $\frac{dl_1(t_0)}{dt} \leq 0$.

Luego, la suposición de que existe un primer $t_0 > 0$ donde $l_1(t_0)$ es errónea y concluimos que $l_1(t) > 0$ para todo $t > 0$. Pero entonces, repitiendo el mismo razonamiento del inicio de esta cuarta parte, llegaríamos a que $l_2(t), l_3(t), l_4(t)$ y $p(t)$, son estrictamente positivas para todo $t > 0$ y del razonamiento recién usado con la ecuación (Eq. 3.8) concluimos que $a(t) < C$ para todo $t > 0$.

Finalmente, de esta conclusión, podemos afirmar que si las condiciones iniciales del sistema (Eq. 3.2) pertenecen a Ω_2 , entonces el vector solución $(h(t), l_2(t), l_2(t), l_3(t), l_4(t), p(t))$ se mantiene para todo $t > 0$, en el interior

de Ω_2 , es decir, todas sus componentes son estrictamente mayor que cero y $a(t) < C$.

Observación 3.2. *Notemos que, de la ecuación para $h(t)$ en el sistema (Eq. 3.2) y del hecho que $h(t) \left(1 - \frac{a}{C}\right) > 0$ para todo $t > 0$ se tiene que $\frac{dh}{dt} + \mu_0 h < H$. Multiplicando a cada lado de esta desigualdad por $e^{\mu_0 t}$ e integrando en ambos lados de 0 a t se llega a que $h(t) < h(0)e^{-\mu_0 t} + \frac{H}{\mu_0}(1 - e^{-\mu_0 t}) < h(0) + \frac{H}{\mu_0}$ y, como en el experimento que se realizó para identificar a los parámetros en los modelos se tenía que $l_1(0) = l_2(0) = l_3(0) = l_4(0) = p(0) = 0$, entonces obtenemos que $h(t) < \frac{H}{\mu_0}$ para todo $t > 0$.*

Utilizando este resultado de nuevo en la ecuación para $h(t)$ llegaríamos a que:

$$\frac{dh}{dt} + \mu_0 h > H \left(1 - \frac{\tau_{01}}{\mu_0}\right)$$

de donde, repitiendo un procedimiento similar al anterior llegaríamos a que:

$h(t) > \frac{H}{\mu_0} \left(1 - \frac{\tau_{01}}{\mu_0}\right) (1 - e^{-\mu_0 t})$ y este resultado, junto con la cota anterior nos dice que en cualquier momento siempre van a haber huevos disponibles para eclosionar y una cantidad acotada por $\frac{H}{\mu_0}$.

Si consideramos la cota superior para $h(t)$ en la ecuación para $l_1(t)$ obtenemos que

$$\frac{d}{dt} l_1 + (\mu_1 + \tau_{12}) l_1 < \tau_{01} \frac{H}{\mu_0}.$$

Multiplicando esta ecuación a cada lado por $e^{(\mu_1 + \tau_{12})t}$ e integrando de 0 a t , teniendo en cuenta que $l_1(0) = 0$, se obtiene:

$$l_1(t) < \frac{\tau_{01} H}{\mu_0 (\mu_1 + \tau_{12})} = l_1^{\text{máx.}}$$

Si ahora sustituimos esta cota para l_1 en la ecuación $l_2(t)$ y sucesivamente para l_3 , l_4 , y p , se obtienen los estimados siguientes para todo $t > 0$:

$$l_2(t) < l_2^{máx.} = \frac{\tau_{1\ 2}}{(\mu_2 + \tau_{2\ 3})} l_1^{máx.}$$

$$l_3(t) < l_3^{máx.} = \frac{\tau_{2\ 3}}{(\mu_3 + \tau_{3\ 4})} l_2^{máx.}$$

$$l_4(t) < l_4^{máx.} = \frac{\tau_{3\ 4}}{(\mu_4 + \tau_{4\ 5})} l_3^{máx.}$$

$$p(t) < p^{máx.} = \frac{\tau_{4\ 5}}{(\mu_5 + \tau_{5\ 6})} l_4^{máx.}$$

3.3.2. Estados estacionarios y estabilidad del sistema

Sobre la estabilidad del sistema dado por las ecuaciones de (Eq. 3.2), es posible demostrar que tiene dos puntos estacionarios, sus componentes quedan determinadas en términos del valor estacionario de las pupas p^* , de la siguiente forma:

$$\begin{aligned} h^* &= \frac{H}{\mu_0} - \frac{\beta_{1\ 6}}{\tau \mu_0} p^*, \\ l_1^* &= \frac{\beta_{2\ 6}}{\tau} p^*, \\ l_2^* &= \frac{\beta_{3\ 6} \tau_{1\ 2}}{\tau} p^*, \\ l_3^* &= \frac{\beta_{4\ 6} \tau_{1\ 2} \tau_{2\ 3}}{\tau} p^*, \\ l_4^* &= \frac{\beta_{5\ 6} \tau_{1\ 2} \tau_{2\ 3} \tau_{3\ 4}}{\tau} p^*, \end{aligned} \tag{Eq. 3.9}$$

donde,

$$p^* = \frac{(\varphi C + \psi H) \pm \sqrt{(\varphi C + \psi H)^2 - 4\gamma HC}}{2}. \tag{Eq. 3.10}$$

Las expresiones explícitas de φ , ψ y γ se proporcionarán en seguida. Recordemos que antes hemos definido a $\tau = \tau_{1\ 2} \tau_{2\ 3} \tau_{3\ 4} \tau_{4\ 5}$, y a $\beta_{i\ j} = \alpha_{i\ i+1} \alpha_{i+1\ i+2} \dots \alpha_{j-1\ j}$. Para llegar a este resultado basta encontrar el valor de las variable en las que se anula la derivada, es decir, igualado el sistema (Eq. 3.2) a cero, esto es:

$$\begin{aligned}
0 &= H - \mu_0 h - \tau_{01} h \left(1 - \frac{a}{C}\right), \\
0 &= \tau_{01} h \left(1 - \frac{a}{C}\right) - \mu_1 l_1 - \tau_{12} l_1, \\
0 &= \tau_{12} l_1 - \mu_2 l_2 - \tau_{23} l_2, \\
0 &= \tau_{23} l_2 - \mu_3 l_3 - \tau_{34} l_3, \\
0 &= \tau_{34} l_3 - \mu_4 l_4 - \tau_{45} l_4, \\
0 &= \tau_{45} l_4 - \mu_5 p - \tau_{56} p,
\end{aligned} \tag{Eq. 3.11}$$

como $a = l_1 + l_2 + l_3 + l_4 + p$. Despejando $\tau_{01} h(1 - \frac{a}{C})$ de la primera ecuación y sustituyéndolo en la segunda obtenemos el siguiente sistema lineal de 5 ecuaciones:

$$\begin{aligned}
0 &= H - \mu_0 h - (\alpha_{12}) l_1, \\
0 &= \tau_{12} l_1 - (\alpha_{23}) l_2, \\
0 &= \tau_{23} l_2 - (\alpha_{34}) l_3, \\
0 &= \tau_{34} l_3 - (\alpha_{45}) l_4, \\
0 &= \tau_{45} l_4 - (\alpha_{56}) p.
\end{aligned} \tag{Eq. 3.12}$$

Ahora bien, si recordamos que $a = l_1 + l_2 + l_3 + l_4 + p$ entonces en el estado estacionario encontrado antes tenemos:

$$a^* = \left[\frac{\beta_{26} + \beta_{36} \tau_{12} + \beta_{46} \tau_{12} \tau_{23} + \beta_{56} \tau_{12} \tau_{23} \tau_{34} + \tau}{\tau} \right] p^*.$$

Si definimos

$$\begin{aligned}
K_a &:= \left[\frac{\beta_{26} + \beta_{36} \tau_{12} + \beta_{46} \tau_{12} \tau_{23} + \beta_{56} \tau_{12} \tau_{23} \tau_{34} + \tau}{\tau} \right] = \\
&\left[\frac{\beta_{26} + \beta_{36} \tau_{12} + \beta_{46} \tau_{12} \tau_{23} + \beta_{56} \tau_{12} \tau_{23} \tau_{34}}{\tau} + 1 \right],
\end{aligned}$$

entonces $a^* = K_a p^*$.

Observación 3.3. *Note que por definición $K_a > 1$ pues todos los parámetros deben ser no negativos.*

Para determinar los posibles valores de p^* , sustituimos el valor de a^* en la primera ecuación del sistema (Eq. 3.2). Nótese que eso nos da una ecuación cuadrática en p , ya que tanto a^* como h^* dependen de p^* . Por lo tanto, los valores de p^* que sean raíces de la siguiente ecuación:

$$0 = \frac{-H\tau_{01}}{\mu_0} + p \left[\frac{\beta_{16}}{\tau} + \frac{\tau_{01}HK_a}{\mu_0 C} + \frac{\tau_{01}\beta_{16}}{\mu_0\tau} \right] - \left[\frac{\tau_{01}\beta_{16}K_a}{\mu_0\tau C} \right] p^2$$

para $\gamma = \frac{\tau}{\beta_{16}K_a}$, $\varphi = \frac{\mu_0 + \tau_{01}}{K_a\tau_{01}}$, $\psi = \frac{\tau}{\beta_{16}}$, $\Lambda = -\frac{\tau_{01}\beta_{16}K_a}{\mu_0\tau C}$, tenemos que p^* será la solución de

$$-\Lambda[\gamma HC - (\varphi C + \psi H)p + p^2] = 0, \quad (\text{Eq. 3.13})$$

donde p^* estará dado por (Eq. 3.10),

$$p^* = \frac{(\varphi C + \psi H) \pm \sqrt{(\varphi C + \psi H)^2 - 4\gamma HC}}{2}.$$

Si reescribimos el discriminante $(\varphi C + \psi H)^2 - 4\gamma HC$, de (Eq. 3.10) como: $\left(\left(1 - \frac{\mu_0}{\tau_{01}} \right) \frac{C}{K_a} + \psi H \right)^2 - 4\psi H \frac{C}{K_a}$ y lo desarrollamos como una ecuación cuadrática de la variable $\frac{C}{K_a}$, tenemos:

$$\left(\frac{C}{K_a} - \psi H \right)^2 + \frac{\mu_0}{\tau_{01}} \frac{C}{K_a} \left(\left(2 + \frac{\mu_0}{\tau_{01}} \right) \frac{C}{K_a} + 2\psi H \right)$$

la cual es estrictamente positiva. De ello sigue que los dos valores p^{*+} y p^{*-} dados por (Eq. 3.10), son diferentes, reales y estrictamente positivos.

Por otro lado, para que el punto de equilibrio dado por las expresiones (Eq. 3.9) y (Eq. 3.10), tenga sentido biológico es necesario que $H - \frac{\beta_{16}}{\tau} p^* > 0$ y $1 - \frac{a^*}{C} > 0$, es decir, se debe cumplir

$$p^* < \psi H \quad (\text{Eq. 3.14})$$

y

$$p^* < \frac{C}{K_a}. \quad (\text{Eq. 3.15})$$

En adelante denotaremos a p^{*+} y p^{*-} los valores de p^* que corresponden respectivamente al signo $+$ y $-$ en la expresión (Eq. 3.10).

Los resultados anteriores nos permiten hablar sobre las condiciones para que el estado estacionario del modelo tenga sentido biológico.

Teorema 3.3. *Para todo $H > 0$ y $C > 0$ se cumple*

$$p^{*-} < \min \left\{ \psi H, \frac{C}{K_a} \right\} \leq \max \left\{ \psi H, \frac{C}{K_a} \right\} < p^{*+} \quad (\text{Eq. 3.16})$$

más aún, si $\varphi C - \psi H < 0$, tenemos

$$p^{*-} < \frac{C}{K_a} < \psi H < p^{*+} \quad (\text{Eq. 3.17})$$

Demostración. De la ecuación (Eq. 3.17) se obtiene (Eq. 3.16), cuando $\varphi C - \psi H < 0$. Comencemos demostrando (Eq. 3.17).

Nótese que, en ese caso, la desigualdad $\frac{C}{K_a} < \psi H$ es consecuencia de $\frac{C}{K_a} < \varphi C > \psi H$, por lo tanto, es suficiente mostrar que $p^{*-} < \frac{C}{K_a}$ y $p^{*+} > \psi H$. Para ver que $p^{*-} < \frac{C}{K_a}$, consideraremos la desigualdad

$$2 \left(p^{*-} - \frac{C}{K_a} \right) = \frac{\mu_0}{\tau_{01}} \frac{C}{K_a} + \psi H - \frac{C}{K_a} - \sqrt{(\varphi C + \psi H)^2 - 4\gamma HC}. \quad (\text{Eq. 3.18})$$

El lado derecho de (Eq. 3.18) será negativo, si y solo si,

$$\begin{aligned} & \left(\frac{\mu_0}{\tau_{01}} \frac{C}{K_a} + \psi H - \frac{C}{K_a} \right)^2 - (\varphi C + \psi H)^2 - 4\gamma HC \\ &= \left((\varphi C + \psi H) - 2\frac{C}{K_a} \right)^2 - (\varphi C + \psi H)^2 - 4\gamma HC = \\ &= -4 \frac{\mu_0}{\tau_{01}} \frac{C^2}{K_a^2}, \end{aligned}$$

lo cual se cumple, por lo que $p^{*-} < \frac{C}{K_a}$ queda mostrado. Para probar que $p^{*+} > \psi H$, consideramos primero la desigualdad

$$2(p^{*+} - \psi H) = \sqrt{(\varphi C + \psi H)^2 - 4\gamma HC} + \varphi C - \psi H. \quad (\text{Eq. 3.19})$$

De el hecho de que $\varphi C - \psi H < 0$, se sigue que (Eq. 3.19) es positivo, si y solo si $(\varphi C + \psi H)^2 - 4\gamma HC - (\varphi C - \psi H)^2 = 4\frac{\mu_0}{\tau_{01}}\frac{\psi}{K_a}HC$ lo que sucede siempre.

Ahora probaremos las desigualdades (Eq. 3.16) cuando $\varphi C - \psi H \geq 0$. Primero probaremos que en este caso se tiene que $p^{*-} < \psi H$. En efecto, de la igualdad

$$2(p^{*-} - \psi H) = (\varphi C - \psi H) - \sqrt{(\varphi C - \psi H)^2 - 4\gamma HC} \quad (\text{Eq. 3.20})$$

se cumple que la desigualdad anterior si la siguiente expresión es negativa:

$$(\varphi C - \psi H)^2 - (\varphi C - \psi H)^2 + 4\gamma HC = -4\frac{\mu_0}{\tau_{01}}\frac{\psi}{K_a}HC$$

lo que es evidente directamente de la expresión.

Para probar que $p^{*-} < \frac{C}{K_a}$ cuando $\varphi C - \psi H \leq 0$, dividiremos la prueba en dos sub casos:

$$\varphi C \geq \psi H \geq \frac{C}{K_a} \quad \text{y} \quad \varphi C \geq \frac{C}{K_a} \geq \psi H, \quad (\text{Eq. 3.21})$$

En el primer sub caso, se repite la prueba hecha para (Eq. 3.18), y para el segundo caso, de (Eq. 3.18) se desprende la desigualdad

$$2(p^{*+} - \frac{C}{K_a}) \leq \frac{\mu_0}{\tau_{01}}\frac{C}{K_a} - \sqrt{(\varphi C + \psi H)^2 - 4\gamma HC} \quad (\text{Eq. 3.22})$$

donde el lado izquierdo es menor que el lado derecho de la igualdad (Eq. 3.18) que es negativo, con lo que se concluye el resultado deseado. En este caso $\varphi C - \psi H \leq 0$, el lado derecho de (Eq. 3.19) es mayor que cero y entonces $p^{*+} > \psi H$. Así que resta probar que $p^{*+} > \frac{C}{K_a}$ cuando $\varphi C - \psi H \geq 0$, y para ello, vamos a dividir la prueba en los dos sub casos dados en (Eq. 3.21).

En el primer sub caso la prueba se obtiene directamente de la igualdad:

$$2(p^{*+} - \frac{C}{K_a}) = \frac{\mu_0}{\tau_{01}} \frac{C}{K_a} + (\psi H - \frac{C}{K_a}) + \sqrt{(\varphi C + \psi H)^2 - 4\gamma HC} \quad (\text{Eq. 3.23})$$

Para el segundo caso denotamos que de (Eq. 3.23), se obtiene la desigualdad

$$2(p^{*+} - \frac{C}{K_a}) \geq (\psi H - \frac{C}{K_a}) + \sqrt{(\varphi C + \psi H)^2 - 4\gamma HC} \quad (\text{Eq. 3.24})$$

y puesto que $(\psi H - \frac{C}{K_a}) \leq 0$, el lado derecho de (Eq. 3.24) es positivo si se cumple:

$$(\varphi C + \psi H)^2 - 4\gamma HC - \left(\psi H - \frac{C}{K_a}\right)^2 = \frac{\mu_0}{\tau_{01}} \left(2 + \frac{\mu_0}{\tau_{01}}\right) \frac{C^2}{K_a^2} + 2\psi H \frac{\mu_0}{\tau_{01}} \frac{C^2}{K_a^2}$$

lo cual se verifica directamente, con ello se demuestra el resultado de interés en este teorema. \square

Para estudiar la estabilidad de los puntos estacionarios del sistema (Eq. 3.2), obtenemos los valores propios de su matriz jacobiana:

$$A = \begin{bmatrix} -\mu_0 - \tau_{01} + \frac{\tau_{01}}{C} a^* & \frac{\tau_{01}}{C} h^* & \frac{\tau_{01}}{C} h^* & \frac{\tau_{01}}{C} h^* & \frac{\tau_{01}}{C} h^* & \frac{\tau_{01}}{C} h^* \\ \frac{\tau_{01}}{C} (C - a^*) & -(\frac{\tau_{01}}{C} h^* + \alpha_{12}) & \frac{\tau_{01}}{C} h^* & \frac{\tau_{01}}{C} h^* & \frac{\tau_{01}}{C} h^* & \frac{\tau_{01}}{C} h^* \\ 0 & \tau_{12} & -\alpha_{23} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \tau_{23} & -\alpha_{34} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \tau_{34} & -\alpha_{45} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \tau_{45} & -\alpha_{56} \end{bmatrix}$$

donde h^* y a^* están definidos en la sección anterior. Para ello estudiaremos el polinomio

$$\det(A - \lambda I) = P(\lambda) + Q(\lambda) \quad (\text{Eq. 3.25})$$

donde,

$$P(\lambda) = (\lambda + \alpha_{23})(\lambda + \alpha_{34})(\lambda + \alpha_{45})(\lambda + \alpha_{56})P_1(\lambda)$$

y

$$Q(\lambda) = \tau_{12} \frac{\tau_{01} h^*}{C} \left(\mu_0 + 2\tau_{01} \left(1 - \frac{a^*}{C} \right) + \lambda \right) Q_1(\lambda)$$

para

$$P_1(\lambda) = \left[\left(\mu_0 + \tau_{01} \left(1 - \frac{a^*}{C} \right) + \lambda \right) \left(\frac{\tau_{01} h}{C} + \alpha_{12} + \lambda \right) - \tau_{01}^2 \left(1 - \frac{a^*}{C} \right) \left(\frac{h^*}{C} \right) \right]$$

$$\text{y } Q_1(\lambda) = (\lambda + \alpha_{56})[(\lambda + \alpha_{45})(\lambda + \alpha_{34} + \tau_{23}) + \tau_{23}\tau_{34}] + \tau_{23}\tau_{34}\tau_{45}.$$

Dado que deseamos estudiar los valores de λ donde se anule dicho polinomio. Para ello, primero se estudian las raíces de los polinomios $P(\lambda)$ y $Q(\lambda)$ para determinar qué condiciones son necesarias para que la parte real de sus valores propios sean negativa. Como consecuencia se determinan las condiciones para que las raíces del $\det(A - \lambda I)$ en el estado estacionario del sistema tengan parte real negativa y con ello determinar las condiciones para la estabilidad del sistema.

Teorema 3.4. *Para cada valor positivo de H existe $C_0 > 0$ que depende de H y del resto de los parámetros del modelo (Eq. 3.2), tal que, para cada $C \geq C_0$, el punto de equilibrio correspondiente a p^{*-} es estable, mientras que el punto estacionario correspondiente a p^{*+} es siempre inestable.*

Demostración. Primero demostraremos la estabilidad del punto estacionario con sentido biológico. Para ello veamos que todas las raíces de $P(\lambda)$ son reales y estrictamente positivas. Para ello es suficiente con probar el resultado para $P_1(\lambda)$. En efecto si usamos la siguiente notación:

$$\begin{aligned} \alpha &= \mu_0 + \tau_{01} \left(1 - \frac{a^{*-}}{C} \right) \\ \beta &= \alpha_{12} + \tau_{01} \frac{h^{*-}}{C} \\ \gamma_1 &= \tau_{01}^2 \left(1 - \frac{a^{*-}}{C} \right) \frac{h^{*-}}{C}, \end{aligned}$$

entonces $P_1(\lambda)$ se expresa de la forma: $\lambda^2 + (\alpha + \beta)\lambda + \alpha\beta - \gamma_1$ así que sus raíces quedan dadas por

$$\lambda_{\pm} = \frac{-(\alpha + \beta) \pm \sqrt{(\alpha + \beta)^2 + 4\gamma_1}}{2}.$$

Pero del hecho de que el punto de equilibrio tiene sentido biológico, se sigue que α , β y γ_1 son estrictamente positivos, por lo que las raíces de $P_1(\lambda)$ son diferentes y estrictamente negativas.

Nótese que estas dos raíces dependen del valor de C y como $C \rightarrow +\infty$, se tiene, $\alpha \rightarrow \mu_0 + \tau_{01}$, $\beta \rightarrow +\tau_{12}$ y $\gamma_1 \rightarrow 0$. Por lo tanto $\lambda_- \rightarrow -\alpha_{01}$ y $\lambda_+ \rightarrow -\alpha_{12}$. De esto se concluye que, cuando $C \rightarrow +\infty$, el polinomio $P(\lambda)$ converge uniformemente al polinomio

$$P_0(\lambda) = \prod_{r=0}^5 (\lambda + \alpha_{r,r+1})$$

en cualquier subconjunto compacto del plano complejo. Por otro lado del hecho de que:

$$\begin{aligned} \frac{p^{*-}}{C} &= \left(\varphi + \psi \frac{H}{C} \right) - \sqrt{\left(\frac{1}{K_a} - \psi \frac{H}{C} \right)^2 + \frac{\mu_0}{\tau_{01} K_a} \left(\left(2 + \frac{\mu_0}{\tau_{01}} \right) \frac{1}{K_a} + 2\psi \frac{H}{C} \right)} \\ \tau_{01} \tau_{12} \frac{h^{*-}}{C} &= \frac{\tau_{01} \tau_{12}}{2\mu_0 \psi} \left(\psi \frac{H}{C} - \varphi + \sqrt{\left(\frac{1}{K_a} - \psi \frac{H}{C} \right)^2 + \frac{\mu_0}{\tau_{01} K_a} \left(\left(2 + \frac{\mu_0}{\tau_{01}} \right) \frac{1}{K_a} + 2\psi \frac{H}{C} \right)} \right) \end{aligned}$$

converge a cero, cuando $C \rightarrow \infty$, tenemos que el polinomio $Q(\lambda)$ converge uniformemente al polinomio idénticamente cero sobre cualquier compacto del plano complejo, cuando $C \rightarrow +\infty$. Usando este resultado es sencillo verificar que cualquier curva cerrada simple Γ , estrictamente contenida en la mitad izquierda del plano complejo que contenga a las raíces de $P_0(\lambda)$ en su interior, se deduce que, para cualquier valor suficientemente grande de los parámetros C , se cumple la desigualdad:

$$|Q(\lambda)| < |P(\lambda)|$$

para todo $\lambda \in \Gamma$.

Entonces, usando el Teorema de Rouché (Ver capítulo 5 de [98]), se sigue que $P(\lambda) + Q(\lambda)$ tiene todas sus raíces en el interior de Γ y por lo tanto, el estado de equilibrio correspondiente a p^{*-} , sera estable para un valor grande de C .

Ahora veamos que el estado de equilibrio correspondiente a p^{*+} es inestable. En efecto, consideremos la ecuación para h en el sistema (Eq. 3.2), y sustituyendo el término $\mu_0 h$ por $\mu_0 h^{*+}$ y el término $(1 - \frac{a}{C})$ por $(1 - \frac{a^{*+}}{C})$.

Es fácil ver que esta ecuación tiene h^{*+} como un estado de equilibrio y, para cada condición inicial h_0 diferente a h^{*+} , tiene por solución

$$h(t) = h_0 e^{-\tau_0 \left(1 - \frac{a^{*+}}{C}\right)t} + \frac{H - \mu_0 h^{*+}}{\tau_0 \left(1 - \frac{a^{*+}}{C}\right)} \left(1 - e^{-\tau_0 \left(1 - \frac{a^{*+}}{C}\right)t}\right)$$

que tiende a infinito cuando $t \rightarrow +\infty$, por que $h^{*+} > 0$ y $a^{*+} > C$

□

Con este resultado concluimos el estudio del modelo de tasas constantes y saturación logística. Para este modelo hemos demostramos que tiene solución con sentido biológico, siempre que las condiciones iniciales lo tengan. Este modelo tiene dos estados estacionarios. Determinamos cual de ellos tiene sentido biológico.

Notemos que el teorema anterior nos dice que, aunque el estado de equilibrio correspondiente a p^{*-} tiene siempre sentido biológico para cualquier valor del parámetro C , no siempre es estable, sino solamente para valores grandes de C . Estos resultados nos dicen que un criterio numérico para la elección de C debe tener en cuenta la relación entre el mejor ajuste posible a los datos experimentales donde que se tenga la estabilidad del estado de equilibrio con sentido biológico. Es decir, C debe ser elegido de manera que sea el menor valor positivo posible que permita ajustar los datos y que sea a la vez lo suficientemente grande para que la solución estacionaria correspondiente a p sea estable, lo cual es equivalente a que el polinomio $P + Q$ tenga todas sus raíces con parte real negativa.

Procurar la estabilidad del estado de equilibrio con sentido biológico es la forma de asegurar que la convergencia al equilibrio de cada uno de los estadios larvarios y las pupas, que nos muestran los experimentos numéricos, correspondan a lo que según el modelo debe ser lo observable experimentalmente.

Hasta este punto hemos estudiado dos modelos a detalle considerando las tasas constantes. Sin embargo, en trabajos como [18, 62] se menciona que la tasa de eclosión podría presentar un comportamiento errático o no

constante. Siendo esta la siguiente suposición a estudiar. En el siguiente modelo se toma en cuenta dicha variante en el comportamiento de la dinámica de la población.

3.4. Modelo con tasa de eclosión variable

Uno de los aspectos importantes en el comportamiento de los huevos de mosquito es el relacionado con la eclosión, pues como se mencionó antes se puede dar el caso de que los huevos no eclosionen de manera simultánea [62]. Dado que existe alguna razón por la cual aún cuando la maduración de los huevos se ha completado los huevos no eclosionan.

Soares-Pinheiro *et al.*, en [18] muestran resultados de un experimento sobre el comportamiento de la eclosión en el tiempo, en la Figura 1.1 se presenta el porcentaje de huevos que eclosiona por día en un sistema experimental de huevos que se depositan en el mismo instante, desde el primer día hasta que ya han eclosionado todos los huevos.

En la Figura 1.1, mostrada en el capítulo 1, es posible ver que aún cuando huevos de la misma “edad” son depositados en el recipiente al mismo tiempo, estos no eclosionan de forma simultánea. Sin importar que tienen las condiciones suficientes para hacerlo. Esta situación puede estar relacionada con el proceso de diapausa, pues por alguna razón los huevos que concluyen su proceso de maduración no eclosionan y se mantienen en reposo hasta encontrar las condiciones para hacerlo.

Esta es la siguiente hipótesis que agregaremos al siguiente modelo a desarrollar. Como hemos mencionado antes entendemos a la “edad” como el tiempo, en días, que los huevos llevan en el sistema. Recordemos que este trabajo busca determinar la dinámica en un recipiente, al cuál se le depositan diariamente una cantidad constante de huevos. Así que dicho recipiente contiene un acumulado de huevos de diferentes “edades”, pues al instante t , en el recipiente, están todos los huevos que se depositaron antes de ese momento y que no han eclosionado al día t . Esto implica que se han acumulado en el tiempo. Cabe mencionar que en dicho sistema también hay presencia de las larvas de diferentes instares, propias del desarrollo de huevos que ya eclosionaron.

Para agregar la suposición de la tasa de eclosión variable considerare-

mos que solo cierto porcentaje de los huevos eclosionan a cada “edad”. Así, el porcentaje de eclosión depende de cuánto tiempo lleven en el sistema (“edad”). Los valores de los porcentajes de eclosión que tomaremos como base son los que se dan en la Figura 1.1. Para modelar la dinámica de los huevos plantearemos un modelo de “edad”. Esta dinámica de edad de los huevos la acoplaremos con el modelo de tasas constantes para los otros estadios, sin el término que corresponde a los huevos que eclosionan ese día. Pues en este caso, al distinguir la “edad” de los huevos, cada día eclosionan huevos de diferentes “edades” por lo que las larvas de primer estadio generadas cada día corresponde a el acumulado de huevos de diferentes “edades” que eclosionaron ese día.

3.4.1. Planteamiento del modelo

Para describir el comportamiento de los huevos los caracterizaremos por dos variables, una que corresponde al tiempo real del sistema y la otra a su “edad”, es decir, el tiempo que ellos tienen en el sistema esto se escribirá como $\hat{h}(x, t)$ donde x es la “edad” y t el tiempo general del sistema. Notemos que no tiene sentido definir $\hat{h}(x, t)$ si $x > t$ porque los huevos de mayor “edad” que puede haber al tiempo t es t , pues es cuando ingresan al sistema los primeros huevos al tiempo $t = 0$. Dado que la tasa de eclosión ahora depende de la “edad” de los huevos en lugar de utilizar τ_{01} para describir la tasa de eclosión, denotaremos por $\tau(x)$ la tasa de eclosión variable, y donde x es el tiempo que llevan en el sistema y determina que cantidad de huevos de cada “edad” eclosionan.

En seguida mostramos el **Modelo de edad**, que corresponde a una dinámica con tasa de eclosión variable:

$$\begin{aligned} \frac{\partial \hat{h}}{\partial t} + \frac{\partial \hat{h}}{\partial x} &= -(\mu_0 + \tau(x))\hat{h} \\ \hat{h}(0, t) &= B(t) = H \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
\frac{dl_1}{dt} &= \int_0^{10} \tau(x)\hat{h}(x,t)dx - \mu_1 l_1 - \tau_{1\ 2} l_1 \\
\frac{dl_2}{dt} &= \tau_{1\ 2} l_1 - \mu_2 l_2 - \tau_{2\ 3} l_2 \\
\frac{dl_3}{dt} &= \tau_{2\ 3} l_2 - \mu_3 l_3 - \tau_{3\ 4} l_3 \\
\frac{dl_4}{dt} &= \tau_{3\ 4} l_3 - \mu_4 l_4 - \tau_{4\ 5} l_4 \\
\frac{dp}{dt} &= \tau_{4\ 5} l_4 - \mu_5 p - \tau_{5\ 6} p
\end{aligned} \tag{Eq. 3.26}$$

donde H es la cantidad de huevos que se depositan al recipiente cada día, $\tau_{i\ j}$ son las tasas de transición (ctes.), μ_i tasas de mortalidad (ctes.).

3.4.2. Solución de la ecuación de huevos

Notemos que la primera ecuación en realidad no esta acoplada con las demás ecuaciones así que es posible resolverla de manera independiente. Para ello, se utiliza el método de las características, tenemos:

$$\begin{aligned}
\frac{\partial \hat{h}}{\partial t} + \frac{\partial \hat{h}}{\partial x} &= -(\mu_0 + \tau(x))\hat{h} \\
\hat{h}(0, t) &= B(t) = H
\end{aligned} \tag{Eq. 3.27}$$

Si definimos las variables auxiliares

$$\xi = x - t, \eta = t$$

y definimos $\hat{H}(\xi, \eta) = \hat{h}(x - t, t)$, entonces la ecuación (Eq. 3.27) se convierte en la siguiente ecuación para \hat{H} ,

$$\hat{H}_\eta + (\mu_0 + \tau(\xi + \eta))\hat{H} = 0.$$

Integrando con respecto a η , obtenemos la solución de dicha ecuación diferencial ordinaria dada por:

$$\hat{H}(\xi, \eta) = c(\xi)e^{-\int_0^\eta [\mu_0 + \tau(\xi+u)] du}.$$

donde la función c es constante en η pero función ξ . Regresando a las variables originales tenemos que

$$\hat{h}(x, t) = c(x-t)e^{[-\mu_0 t - \int_0^t \tau(x-t+u) du]}$$

considerando la condición $\hat{h}(0, t) = B(t)$ es una función que depende del tiempo, tenemos que $\hat{h}(0, t) = c(-t)e^{[-\mu_0 t - \int_0^t \tau(-t+u) du]}$, ahora bien despejando c y evaluando en $x-t$, tenemos:

$$\hat{h}(x, t) = \left[B(-(x-t))e^{-(\mu_0(x-t))} e^{\int_0^{(x-t)} \tau(x-t+u) du} \right] e^{-\mu_0 t} e^{-\int_0^t \tau(x-t+u) du}.$$

Realizando el cambio de variable conveniente la solución es:

$$\hat{h}(x, t) = B(t-x)e^{-\mu_0 x} e^{\int_0^x \tau(z) dz}$$

Notemos que la solución para nuestro caso particular no depende del tiempo pues la condición $B(t) = H$ no depende del tiempo, es decir,

$$\hat{h}(x, t) = H e^{-\mu_0 x} e^{\int_0^x \tau(z) dz}.$$

Siempre que $x < t$ en caso contrario $\hat{h}(x, t) = 0$, no es difícil comprobar que si derivamos con respecto a las variables tenemos:

$\hat{h}_x = H e^{[-\mu_0 x - \int_0^x \tau(z) dz]} [-\mu_0 - \frac{\partial}{\partial x} \int_0^x \tau(z) dz] = \hat{h}[-\mu_0 - \tau(x)]$ y $\hat{h}_t = 0$ así, $\hat{h}_x + \hat{h}_t = \hat{h}[-\mu_0 - \tau(x)]$, es decir, cumple con la ecuación (Eq. 3.27).

Ahora bien hasta aquí hemos tomado a $\tau(x)$ como la tasa de eclosión variable. Sin embargo, los datos en [18] muestran el porcentaje del total que eclosiona cada día, luego entonces para determinar la tasa $\tau(x)$ en dependencia de dicho porcentaje tenemos:

$$\tau(x) = \sum_{r=0}^{r=x} \frac{\hat{\tau}(r)}{r} B(x)$$

donde $\hat{\tau}(r)$ representa el porcentaje del total de todos huevos que ingresaron hace r días que eclosionan el día r , y que además cumple la condición que $\sum_0^{10} \frac{\tau(r)}{r} = 1$ pues se supone que al día diez han eclosionado todos los huevos del sistema, justo como lo describe [18]. Si $B(R)$ es la cantidad de huevos que ingresan al sistema al día r , por el inverso del tiempo que pueden estar ahí. Esto para que tenga sentido hablar de tasa es necesario que este dado en unidades de uno sobre tiempo. Por ello, dividiremos entre el tiempo han podido eclosionar, en nuestro caso particular tenemos:

$$\tau(x) = \sum_{r=0}^{r=x} \frac{\hat{\tau}(r)}{r} H = H \sum_{r=0}^{r=x} \frac{\hat{\tau}(r)}{r}$$

Llamaremos a dicha tasa la *tasa efectiva* de la eclosión variable, pues aunque en nuestro caso no depende del tiempo. Si la condición de ingreso de huevos al sistema depende del tiempo, entonces dicha tasa efectiva también lo hará.

Algo importante a destacar es que después de 10 días ya han eclosionado todos los huevos que ingresan juntos al sistema así que $\tau(s) = \tau(10)$ para cualquier valor de $s > 10$. Así, la eclosión es variable antes del día 10. A partir de ese día la cantidad de huevos que se convierten en larva es una proporción de H , veamos entonces que para la ecuación de los huevos, para el caso de estudio de ingreso constante, es equivalente a:

$$\frac{dh}{dt} = H - \tau_e h(t) - \mu_0 h(t)$$

donde τ_e es la tasa efectiva de eclosión y μ_0 es como antes la tasa de mortalidad de los huevos. Es posible obtener la solución de dicha ecuación:

$$h(t) = \frac{\tau_e}{\tau_e + \mu_0} H (1 - e^{-(\mu_0 + \tau_e)t}),$$

pero para $t > 10$ que es el caso que nos interesa pues los resultados experimentales se consideran desde el día 11 del experimento. Así que tenemos:

$$h(t) = \frac{\tau_e}{\tau_e + \mu_0} H.$$

Ahora bien, si se conoce experimentalmente que el total de huevos presentes en cada instante de tiempo es una proporción de H , entonces tenemos:

$$\alpha H = \frac{\tau_e}{\tau_e + \mu_0} H,$$

entonces

$$\mu_0 = \frac{1 - \alpha}{\alpha} \tau_e,$$

es conocido que el porcentaje de supervivencia de los huevos es de 70% tenemos que, $\alpha = 0.70$ y así es posible obtener

$$\mu_0 = \frac{0.3}{0.7} \tau_e$$

Si consideramos a los porcentajes de eclosión que se dan en la Figura 1.1 dados en [18], dados por: $\tau(1) = 0.077$, $\tau(2) = 0.764$, $\tau(3) = 0.095$, $\tau(4) = 0.03$, $\tau(5) = 0.013$, $\tau(6) = 0.021$ entonces $\tau_e = 0.5046$ y $\mu_0 = 0.2162$.

3.4.3. Modelos de tasa efectiva

Ahora que conocemos el comportamiento de los huevos y de su eclosión es posible acoplar este resultado a los demás estadios, considerando la tasa de eclosión efectiva τ_e que obtuvimos antes:

$$\begin{aligned} \frac{dl_1}{dt} &= H\tau_e - \mu_1 l_1 - \tau_{12} l_1, \\ \frac{dl_2}{dt} &= \tau_{12} l_1 - \mu_2 l_2 - \tau_{23} l_2, \\ \frac{dl_3}{dt} &= \tau_{23} l_2 - \mu_3 l_3 - \tau_{34} l_3, \\ \frac{dl_4}{dt} &= \tau_{34} l_3 - \mu_4 l_4 - \tau_{45} l_4, \\ \frac{dp}{dt} &= \tau_{45} l_4 - \mu_5 p - \tau_{56} p. \end{aligned} \tag{Eq. 3.28}$$

Por construcción el modelo (Eq. 3.28) representa un sistema con tasa de eclosión variable, al cual se le deposita una cantidad constante de huevos cada día. Se puede demostrar que este sistema es estable a partir del día 10, pues corresponde a un sistema lineal similar al planteado en (Eq. 3.1). De manera análoga a el planteamiento del modelo anterior en el que se supone existe un efecto a la eclosión causado por la saturación del sistema, en seguida planteamos una modificación de este modelo (Eq. 3.28), que tome en cuenta dicha competencia. Esto permite combinan ambas suposiciones entomológicas la tasa variable y el efecto de la competencia sobre la eclosión.

En los siguientes modelos a presentar consideraremos que la competencia por los recursos del recipiente. Dado que las pupas son una etapa de metamorfosis y no consumen alimento [23], solo consideraremos la competencia entre las larvas. Para comparar cuáles de ellas son las pueden estar causando un retraso en la eclosión de los huevos.

En seguida se plantean cuatro modelos adicionales que se desprenden del modelo (Eq. 3.28). En cada modelo se agrega una condición de saturación logística. Donde la competencia se considera primero con respecto a l_1 , después con respecto a $l_1 + l_2$, luego se supone que depende de $l_1 + l_2 + l_3$, y para finalizar, este orden de ideas el último modelo supone que la competencia es con respecto a los cuatro estadios larvarios $l_1 + l_2 + l_3 + l_4$. La intención de esta sección es determinar de qué estadios depende la competencia que afecta la eclosión.

Modelo de tasa efectiva con saturación por competencia con

larva 1

$$\begin{aligned}
 \frac{dl_1}{dt} &= H\tau_e\left(1 - \frac{l_1}{C}\right) - \mu_1 l_1 - \tau_{12} l_1, \\
 \frac{dl_2}{dt} &= \tau_{12} l_1 - \mu_2 l_2 - \tau_{23} l_2, \\
 \frac{dl_3}{dt} &= \tau_{23} l_2 - \mu_3 l_3 - \tau_{34} l_3, \\
 \frac{dl_4}{dt} &= \tau_{34} l_3 - \mu_4 l_4 - \tau_{45} l_4, \\
 \frac{dp}{dt} &= \tau_{45} l_4 - \mu_5 p - \tau_{56} p.
 \end{aligned}
 \tag{Eq. 3.29}$$

Modelo de tasa efectiva con saturación por competencia con larva 1 + larva 2

$$\begin{aligned}
 \frac{dl_1}{dt} &= H\tau_e\left(1 - \frac{l_1 + l_2}{C}\right) - \mu_1 l_1 - \tau_{12} l_1, \\
 \frac{dl_2}{dt} &= \tau_{12} l_1 - \mu_2 l_2 - \tau_{23} l_2, \\
 \frac{dl_3}{dt} &= \tau_{23} l_2 - \mu_3 l_3 - \tau_{34} l_3, \\
 \frac{dl_4}{dt} &= \tau_{34} l_3 - \mu_4 l_4 - \tau_{45} l_4, \\
 \frac{dp}{dt} &= \tau_{45} l_4 - \mu_5 p - \tau_{56} p.
 \end{aligned}
 \tag{Eq. 3.30}$$

Modelo de tasa efectiva con saturación por competencia con larva 1 + larva 2 + larva 3

$$\begin{aligned}
 \frac{dl_1}{dt} &= H\tau_e\left(1 - \frac{l_1 + l_2 + l_3}{C}\right) - \mu_1 l_1 - \tau_{12} l_1, \\
 \frac{dl_2}{dt} &= \tau_{12} l_1 - \mu_2 l_2 - \tau_{23} l_2, \\
 \frac{dl_3}{dt} &= \tau_{23} l_2 - \mu_3 l_3 - \tau_{34} l_3, \\
 \frac{dl_4}{dt} &= \tau_{34} l_3 - \mu_4 l_4 - \tau_{45} l_4, \\
 \frac{dp}{dt} &= \tau_{45} l_4 - \mu_5 p - \tau_{56} p.
 \end{aligned}
 \tag{Eq. 3.31}$$

Modelo de tasa efectiva con saturación por competencia con larva 1 + larva 2 + larva 3 + larva 4

$$\begin{aligned}
\frac{dl_1}{dt} &= H\tau_e\left(1 - \frac{l_1 + l_2 + l_3 + l_4}{C}\right) - \mu_1 l_1 - \tau_{12} l_1, \\
\frac{dl_2}{dt} &= \tau_{12} l_1 - \mu_2 l_2 - \tau_{23} l_2, \\
\frac{dl_3}{dt} &= \tau_{23} l_2 - \mu_3 l_3 - \tau_{34} l_3, \\
\frac{dl_4}{dt} &= \tau_{34} l_3 - \mu_4 l_4 - \tau_{45} l_4, \\
\frac{dp}{dt} &= \tau_{45} l_4 - \mu_5 p - \tau_{56} p,
\end{aligned} \tag{Eq. 3.32}$$

Para los modelos (Eq. 3.29), (Eq. 3.30), (Eq. 3.31) y (Eq. 3.32) el comportamiento de los huevos corresponde a la acumulación de los huevos de cada “edad” al tiempo t . Si como en los modelos anteriores volvemos a utilizar $h(t)$ como todos los huevos al instante t tenemos que:

Si $t < 10$

$$\tau(x) = \sum_{r=0}^{r=x} \frac{\hat{\tau}(r)}{r} H = H \sum_{r=0}^{r=x} \frac{\hat{\tau}(r)}{r}.$$

Como en 1.1 se asume que los huevos tienen a lo más edad 10, entonces para el día 11 en adelante la suma de los huevos de todas las edades solo se mantiene hasta los de edad 10,

$$h(11) = \sum_{x=0}^{x=10} h(x, 11) = H(10)$$

Así, si $t > 10$, entonces $h(t) = h(10)$. donde

$$\hat{h}(i, i) = H \exp(\mu_0 i) + \exp\left(\int_0^i \tau(z) dz\right)$$

así, la población de huevos bajo esta condición se mantiene constante a partir del día 10. Recordemos que si $x > t$, entonces $\hat{h}(x, t) = 0$ pues para este caso de estudio no puede haber huevos que tengan más tiempo que el

tiempo del sistema.

Los modelos (Eq. 3.29), (Eq. 3.30), (Eq. 3.31) y (Eq. 3.32) tienen un punto de equilibrio estable, basta con igualar a cero cada sistema y despejar los valores en que las variables involucradas para verificar que valores cumplen dicha condición. En seguida se presenta por cada modelo su estado estacionario, dichos estados estacionarios serán utilizados más adelante en el análisis numérico que realizaremos en el siguiente capítulo.

Para el modelo (Eq. 3.29) el estado estacionario $(l_1^*, l_2^*, l_3^*, l_4^*, p^*)$ es :

$$\left(\frac{CH\tau_e}{H\tau_e + C\alpha_{12}}, \frac{\tau_{12}}{\alpha_{23}}l_1^*, \frac{\tau_{23}}{\alpha_{34}}l_2^*, \frac{\tau_{34}}{\alpha_{45}}l_3^*, \frac{\tau_{45}}{\alpha_{56}}l_4^* \right) \quad (\text{Eq. 3.33})$$

para el modelo (Eq. 3.30) el estado estacionario $(l_1^*, l_2^*, l_3^*, l_4^*, p^*)$ es :

$$\left(\frac{CH\tau_e\alpha_{23}}{H\tau_e(\alpha_{23} + \tau_{12}) + C\alpha_{12}\alpha_{23}}, \frac{\tau_{12}}{\alpha_{23}}l_1^*, \frac{\tau_{23}}{\alpha_{34}}l_2^*, \frac{\tau_{34}}{\alpha_{45}}l_3^*, \frac{\tau_{45}}{\alpha_{56}}l_4^* \right) \quad (\text{Eq. 3.34})$$

para el modelo (Eq. 3.31) el estado estacionario $(l_1^*, l_2^*, l_3^*, l_4^*, p^*)$ es :

$$\left(\frac{CH\tau_e\alpha_{23}\alpha_{34}}{H\tau_e(\alpha_{23}\alpha_{34} + \alpha_{34}\tau_{12} + \tau_{12}\tau_{23}) + C\alpha_{12}\alpha_{23}\alpha_{34}}, \frac{\tau_{12}}{\alpha_{23}}l_1^*, \frac{\tau_{23}}{\alpha_{34}}l_2^*, \frac{\tau_{34}}{\alpha_{45}}l_3^*, \frac{\tau_{45}}{\alpha_{56}}l_4^* \right) \quad (\text{Eq. 3.35})$$

para el modelo (Eq. 3.32) el estado estacionario $(l_1^*, l_2^*, l_3^*, l_4^*, p^*) =$ es:

$$\left(\frac{CH\tau_e\alpha_{23}\alpha_{34}\alpha_{45}}{H\tau_e\Gamma' + C\alpha_{12}\alpha_{23}\alpha_{34}\alpha_{45}}, \frac{\tau_{12}}{\alpha_{23}}l_1^*, \frac{\tau_{23}}{\alpha_{34}}l_2^*, \frac{\tau_{34}}{\alpha_{45}}l_3^*, \frac{\tau_{45}}{\alpha_{56}}l_4^* \right) \quad (\text{Eq. 3.36})$$

$$\text{donde } \Gamma' = (\alpha_{23}\alpha_{34}\alpha_{45} + \alpha_{45}\alpha_{34}\tau_{12} + \alpha_{45}\tau_{12}\tau_{23} + \tau_{12}\tau_{23}\tau_{34})$$

Hasta este punto del trabajo se han planteado diferentes modelos matemáticos que consideraron en cada paso diferentes suposiciones entomológicas. Primero para el modelo (Eq. 3.1) se supone que tasas son constantes. Después en el modelo (Eq. 3.2) agregamos como condición que la saturación por competencia que afectaba a la eclosión. Como tercera hipótesis se consideró que la tasa de eclosión es variable en el tiempo para plantear un

modelo de edad (3.4.1). Se mostró que cuando el ingreso de huevos al sistema es constante, la tasa variable se convierte en una tasa efectiva la cual presentamos en el modelo (Eq. 3.28). Y finalmente como una condición adicional se agrega el efecto de competencia sobre la eclosión, para ello, se presentaron cuatro modelos adicionales. Cada uno de ellos considera que la competencia por saturación depende de solo alguno de los estadios.

La única condición que resta por considerar es cómo la competencia por los recursos que afecta la dinámica de los estadios larvarios. Cabe destacar, que en el caso de los estadios larvarios no consideramos tasas constante, pues en el capítulo de 2 se mostró que está hipótesis tiene sentido para una escala de días.

Hemos desarrollado matemáticamente varias hipótesis entomológicas (tasas larvarias constantes, saturación y su efecto en la eclosión, tasa de eclosión variable). Los modelos que representan dichas suposiciones entomológicas se estudiaron analíticamente, y en cada paso consideramos una referencia entomológica a desarrollar. Sin embargo, para la última suposición a estudiar el procedimiento tuvo que ser distinto. Pues aunque si hay referencias de que la dinámica poblacional se ve afectada por la densidad del sistema [23, 68, 97]. Los resultados hablan de efectos generales, razón por la cuál no hay una consideración explícita a explorar y la posibilidad de agregar la competencia de larvas puede ser muy variada.

3.5. Modelo de Productividad para el Ingreso Constante de Huevos

Durante el proceso de investigación se desarrollaron diferentes suposiciones como:

Considerar que la competencia solo dependía de la larva 4, pues al ser la de mayor tamaño, nosotros afirmamos, podía representar un efecto directo en la dinámica. Para ello, agregamos a los modelos de tasa efectiva una

condición de saturación logística, el efecto de la competencia de las larvas de cuarto instar a las tasas de transición de las larvas de primer y segundo instar.

En otro orden de ideas, se considero que la competencia que afectaba a la eclosión en lugar de depender de la suma de los estadios larvarios en realidad se consideraba una competencia en producto. Para ello cambiamos en el modelo (Eq. 3.30) y el término de saturación $(1 - \frac{l_1+l_2}{C})$ por $(1 - \frac{l_1}{C_1})(1 - \frac{l_2}{C})$ suponiendo que la competencia que ejercen las larvas de diferentes estadios es independiente.

Como debe ser posible imaginar las posibles combinaciones de suposiciones pueden ser variadas. Sin embargo, la elección de las suposiciones siempre fueron enfocadas pensando de las tasas de transición solo pueden ser afectadas por competencia con términos logísticos, pues a mayor cantidad de individuos más se afectan las transiciones. Además de considerar las referencias entomológicas a nuestro alcance.

Estos otros modelos que se probaron no se presentan en este trabajo pues los resultados numéricos no mejoraban al agregar dichas condiciones. Solamente presentaremos un modelo que denominamos **Modelo de Productividad para el Ingreso Constante de Huevos** el cuál considera:

- que cada día se deposita una cantidad constante de huevos.
- las tasas de mortalidad constantes.
- la tasa de eclosión variable que se convierte, en nuestro caso, en una tasa efectiva de eclosión a partir del día 10, considerando los porcentajes de eclosión dados por [18] y que se muestran en la Figura 1.1.
- la eclosión se ve afectada por la presencia de larvas del primer instar.
- las larvas de tercer y cuarto instar afectan logísticamente la transición de las larvas de primer y segundo instar.

La última suposición es una hipótesis nuestra que fue considerada por los resultados que obtuvimos poco a poco al agregar diferentes condiciones que pudieran tener un sentido biológico. En este caso, suponemos que al ser las larvas 3 y 4 las de mayor tamaño su influencia es más determinante en la competencia por los recursos (alimento y espacio). Una de las referencias estudiadas es la [12] donde se menciona que las larvas del cuarto instar pueden tardar varias semanas en dicho estado debido a la escasez de alimento. Esto nos hizo pensar que existía un efecto sustancial en la dinámica poblacional causado por la competencia larvaria de cuarto estadio.

El Modelo de Productividad para un Ingreso Constante de huevos se describe mediante las siguientes ecuaciones:

$$\begin{aligned}
\frac{dl_1}{dt} &= H\tau_e\left(1 - \frac{l_1}{C_1}\right) - \mu_1 l_1 - \left(1 - \frac{l_3}{C_2}\right)\left(1 - \frac{l_4}{C_3}\right)\tau_{12}l_1, \\
\frac{dl_2}{dt} &= \left(1 - \frac{l_3}{C_2}\right)\left(1 - \frac{l_4}{C_3}\right)\tau_{12}l_1 - \mu_2 l_2 - \left(1 - \frac{l_3}{C_2}\right)\left(1 - \frac{l_4}{C_3}\right)\tau_{23}l_2, \\
\frac{dl_3}{dt} &= \left(1 - \frac{l_3}{C_2}\right)\left(1 - \frac{l_4}{C_3}\right)\tau_{23}l_2 - \mu_3 l_3 - \left(1 - \frac{l_3}{C_2}\right)\left(1 - \frac{l_4}{C_3}\right)\tau_{34}l_3, \quad (\text{Eq. 3.37}) \\
\frac{dl_4}{dt} &= \left(1 - \frac{l_3}{C_2}\right)\left(1 - \frac{l_4}{C_3}\right)\tau_{34}l_3 - \mu_4 l_4 - \tau_{45}\left(1 - \frac{l_4}{C_3}\right)l_4, \\
\frac{dp}{dt} &= \tau_{45}\left(1 - \frac{l_4}{C_3}\right)l_4 - \mu_5 p - \tau_{56}p.
\end{aligned}$$

Debido a la no linealidad del mismo este modelo se estudia solamente desde la perspectiva numérica pues solo encontrar los valores estacionarios representa resolver sistema de 6 ecuaciones de tercer grado y resulta inviable realizar dicho análisis teórico. Este modelo se estudió y analizó desde la perspectiva numérica, pues la intención central del trabajo es determinar el comportamiento cualitativo de los datos del experimento en campo.

En el siguiente capítulo presentaremos a detalle lo que se realizó para estudiar todos los modelos antes presentados. Mediante el análisis numérico comparamos los modelos con los datos experimentales para descartar qué modelos se eligió. Y veremos por qué se afirma que el modelo de productividad con ingreso constante (Eq. 3.37) es el modelo que mejor representa

a los datos del experimento de campo realizado en Rinconada.

Capítulo 4

ESTUDIO NUMÉRICO DE LOS MODELOS

En la primera sección del capítulo 2 se presentó un experimento de campo. Los datos que se obtienen en dicho experimento corresponden a la dinámica temporal de una población inmadura de mosquitos en un recipiente. En el capítulo 3 se presentaron y estudiaron diferentes modelos matemáticos que representaban una o varias suposiciones entomológicas. Este capítulo relaciona los datos del experimento de campo con los modelos matemáticos antes planteados.

En este capítulo se presentará un estudio numérico de dichos modelos. Este análisis permitirá calibrar los modelos matemáticos con respecto a los datos de campo. Además de, obtener una medida que permita realizar una comparación entre los modelos. Cada modelo se analizó desde dos perspectivas. La primera corresponde a la estimación del mejor valor de alguno o algunos de los parámetros involucrados. Dichas estimaciones se realizan para obtener los valores de los parámetros con los que, la dinámica dada por el modelo es la que mejor describe el comportamiento cualitativo de los datos de campo. El segundo objetivo es realizar simulaciones de los modelos para determinados valores de los parámetros. Esto permite construir una medida que determinará cuál es el modelo que mejor describe el comportamiento de datos de campo. Como consecuencia se obtendrá el modelo que mejor aproxima la dinámica del desarrollo de una población inmadura de mosquitos en un criadero.

Este capítulo consta de varias secciones. En la primera, se presenta un breve resumen de la investigación sobre los parámetros que se considerarán para realizar las simulaciones. La información que se toma de la literatura sobre la duración de los estadios, los porcentajes de supervivencia y mortalidad, para condiciones similares a las que se tuvieron cuando se realizó el experimento de campo (25°C y 80 % de humedad relativa).

La segunda sección presenta, por cada modelo planteado en el capítulo 3, una estimación de parámetros. Dicha estimación se realizó con el método Monte Carlo conocido como *metrópolis hasting* (MCMC) definido en [100]. El MCMC nos permitió estimar los mejores valores de los parámetros. Este método permite afirmar que estos valores estimados son los que deberían usarse en los modelos para que la dinámica que cada modelo representa, sea la más aproximada a los datos de campo.

Por último, mostraremos la comparación entre los modelos y la justificación de la elección del “mejor modelo.” Esta comparación se realizó mediante dos criterios. El primero considera el error cuadrático medio de cada modelo, evaluado en los mejores parámetros, a los datos del experimento de campo. El segundo criterio es mediante el índice de Akaike. Este índice permite comparar las estimaciones de los parámetros considerando la bondad de ajuste y la complejidad del modelo. El índice de Akaike toma en cuenta los grados de libertad que se dieron en cada modelo y esta definido en [101]. Ambas son herramientas conocidas para comparar modelos con datos.

4.1. Los parámetros a utilizar en las simulaciones

En general, los parámetros que se utilizan en los modelos matemáticos corresponden directamente a características del sistema o la especie que se desea estudiar. En muchos casos los valores de los parámetros se obtienen de datos o estudios del área de interés que se desea modelar. En el caso de

este estudio dependemos de los experimentos entomológicos que describen la duración de cada estadio, la proporción de mortalidad y supervivencia de los mosquitos.

En particular las tasas a utilizar en los modelos deben estar dadas en unidades del inverso del tiempo (en nuestro caso es necesario el inverso de tiempo promedio en algún estadio y el inverso promedio de vida en dicho estadio). En la literatura entomológica donde se muestran los datos experimentales de las poblaciones de mosquitos, solo determinan los porcentajes de supervivencia o porcentajes de mortalidad. Aunque dichos porcentajes son nombrados como tasas, evidentemente no son de utilidad para nuestros modelos, ya que no corresponden a las unidades requeridas para ser considerados como tales. Así que, nuestro primer trabajo es utilizar esa información para determinar las tasas que se utilizarán en los modelos.

La información que se proporciona en la bibliografía corresponde a duración promedio de vida por cada estadio y el porcentaje de supervivencia o mortalidad. Así que, de manera análoga lo que se hace en otros estudios como en [63] convenimos aproximar las tasas a utilizar de la siguiente manera:

$$\text{tasa de transición del estadio } r \text{ al estadio } r+1 = \frac{\text{porcentaje de supervivencia}}{\text{tiempo de duración de estadio } r\text{-símulo}} \quad y \quad (\text{Eq. 4.1})$$

$$\text{tasa de mortalidad del estadio} = \frac{\text{porcentaje de mortalidad}}{\text{tiempo de duración de estadio } r\text{-símulo}} \quad (\text{Eq. 4.2})$$

Recordemos que en general el desarrollo del mosquito depende de condiciones externas a él como la temperatura [13, 65, 66], alimento [67], condiciones ambientales [15, 16], incluso puede variar con respecto al material o tamaño de recipiente [12, 13]. Para que la comparación de los modelos estudiados con los datos del experimento de campo tenga sentido, se identificaron datos de la bibliografía que representaran una dinámica con condiciones similares a las del experimento; es decir, temperatura de 25°C y 80 % de humedad relativa.

En la Tabla 4.1 presentamos un resumen de la investigación realizada sobre la duración en días para cada estadio. En ella remarcamos con color amarillo los valores de la duración que se considerarán para el análisis numérico. Además, se distinguen los valores máximos en color naranja y los valores mínimo en color rosa. En la Tabla 4.2 presentamos un resumen también de varios trabajos sobre la proporción o porcentaje de mortalidad por estadio. Resaltamos los valores que serán considerados en color amarillo.

Duración promedio de vida en días de cada estadio							
Referencia	[12]	[13]	[16]	[65]	[66]	[63]	[102]
Condiciones ambientales	25°C	25°C	25.3°C 65 % HR	22°C	25°C	28°C 50 % HR	25 + 3°C 80 % HR
Huevos			5.8	4.43			
Larva 1	1.25	2.1	5.5		2.74	1.04	1.18
Larva 2	2.2	1.2	4.5		1.35	0.88	1.36
Larva 3	2.8	0.9	5.9		1.37	1.08	1.29
Larva 4	3.15	3	10.2		3.15	2.08	2.79
Pupa	3.55	2.5	3.1	2.9	3.03	2.00	2.89

Tabla 4.1: Duración de cada estadio (en días).

En principio es posible aproximar el valor de los parámetros utilizando las fórmulas dadas en (Eq. 4.1) y (Eq. 4.2) y los valores de las tablas 4.1 y 4.2. Sin embargo, hay que destacar que estos valores solo corresponden a una primera aproximación de los parámetros. En la segunda sección del capítulo 2 se habló de las diferentes formas en que es calculada la duración de los estadios. Se mencionó que algunos de los experimentos solo representan el desarrollo de una generación de huevos/larvas/pupas aislada. Así que dichos experimentos no consideran el efecto de la superposición de las poblaciones y, debido a que para el caso de estudio de este proyecto esta situación es importante. Es necesario determinar si estos valores son de utilidad para describir a los datos del experimento de campo en Rinconada.

Proporción de mortalidad					
Referencia	[12]	[16]	[65]	[102]	[103]
Huevos	32		7	0	
Larva 1	40	7.5	24	0	31
Larva 2	28	6.8	24	4	31
Larva 3	44	6.1	24	1	31
Larva 4	54	2.5	24	2	31
Pupa	18	2.5	3	2	2

Tabla 4.2: Porcentajes de mortalidad por cada estadio.

Recordemos que el experimento que se desea representar mediante modelación matemática corresponde una población que tiene un ingreso frecuente de individuos en el sistema (fuente). Es por ello que es necesario estimar el valor de los parámetros que mejor aproximen el comportamiento de dichos datos experimentales. Desde la perspectiva matemática esto es un problema de identificación de parámetros. Por lo que, es necesario considerar intervalos para realizar nuestra búsqueda dentro de un compacto. Esto permitirá asegurar la existencia de la solución de nuestro problema inverso de identificación.

Durante el desarrollo de los experimentos numéricos utilizaremos como base los datos de las tablas 4.1 y 4.2. Los valores que se denominan elegidos (marcados en amarillo) son los que se considerarán cuando no se realiza una estimación sobre ese parámetro. Los valores máximo y mínimo son para indicar un intervalo viable sobre el cual se realizarán las estimaciones.

Con las fórmulas dadas en (Eq. 4.2) y (Eq. 4.1) se calculan los valores de las tasas a utilizar en los modelos. En las tablas 4.3 y 4.4 mostramos los valores de las tasas que se definen de los datos obtenidos en las tablas 4.1 y 4.2.

Tasas de transición			
	Máximo	Elegido	Mínimo
Huevos	0.170	0.136	0.117
Larva 1	0.600	0.508	0.109
Larva 2	0.818	0.529	0.160
Larva 3	0.622	0.434	0.095
Larva 4	0.221	0.165	0.045
Pupa	0.410	0.284	0.231

Tabla 4.3: Valores de las tasas de transición y el intervalo de estimación.

Tasas de mortalidad			
	Máximo	Elegido	Mínimo
Huevos	0.080	0.064	0.055
Larva 1	0.400	0.339	0.073
Larva 2	0.318	0.206	0.062
Larva 3	0.489	0.341	0.075
Larva 4	0.260	0.194	0.053
Pupa	0.090	0.062	0.051

Tabla 4.4: Valores de las tasas de mortalidad y del intervalo de estimación.

Como resultado de esta sección tenemos:

- El rango para estimar el valor de las tasas de mortalidad y transición de huevos (oviposición) es pequeño (ambos intervalos miden menos de 0.05^c). Por ello no se considerarán como posibles valores a estimar en nuestro análisis numérico.
- Los parámetros aproximados para las larvas de primer instar, segundo, tercer y cuarto instar de mortalidad y transición tienen los rangos más notables (todos los intervalos miden más de 0.1). Es por ello que tanto

^cEl tamaño del intervalo se obtiene restando el valor máximo y mínimo de las tasas dadas por las tablas 4.3 y 4.4

las tasas de transición como las de mortalidad pueden ser consideradas para estimación.

- El intervalo de los posibles valores de la transición de las pupas esta al rededor de 0.1 y en comparación de los intervalos correspondientes a las larvas que son del orden de 0.5. Esto es importante destacar pues será conveniente hacer un paso muy pequeño en las estimaciones que consideren estimación sobre dicha transición. El tamaño del intervalo de la tasa de mortalidad es menor a 0.05 así que, tampoco se hará estimación sobre dicho parámetro.

4.2. Análisis numérico de los modelos

En esta sección mostraremos los resultados obtenidos de las simulaciones realizadas para la estimación de parámetros. Para ello en seguida mencionamos algunas de las consideraciones que se tomaron para realizarlas:

1. Un enfoque clásico para calibrar los modelos implica elegir algunos datos de la serie de tiempo y ver si el modelo se acerca también a los datos que no se utilizaron para la estimación. Dado que cada experimento solo corresponde a 8 días de dinámica, realizar este procedimiento nos pareció poco viable. Debido a que en la sección 2 se mostró que mostramos que los 6 experimentos parecen tener el mismo comportamiento y que el promedio es un buen representante de ellas. Con el fin de tener la mayor cantidad posible de información de la dinámica al realizar nuestras estimaciones.
2. Dado que es conocido que la cantidad de pupas que se convierten en mosquito adulto es alta y que al tomar las muestras la cantidad de pupas puede ser pequeña se consideró la cantidad de adultos y pupas que se obtuvieron en el experimento como el total de pupas.
3. Para las tasas de transición y mortalidad se consideran los valores dados en las tablas 4.4 y 4.3.

4. Notemos que los datos experimentales se tomaron durante 8 días, más la condición inicial de cero individuos por cada estadio tenemos un total de 54 datos. Los cuales matemáticamente suficientes datos para realizar las estimaciones los parámetros de interés, pues en los modelos a estudiar tenemos a lo más 15 parámetros.
5. Para la estimación se utilizará un método Monte Carlo conocido como metrópolis hasting (MCMC) dado en [100]. Este método elige un valor “bueno” del parámetro sí, para ese valor, la probabilidad de que el modelo matemático a estudiar coincida con los datos experimentales es menor a cierto umbral fijo.

Recordemos que en el capítulo anterior se presentaron y estudiaron diferentes modelos:

1. Modelo de coeficientes constantes (Eq. 3.1).
2. Modelo de coeficientes constantes y saturación logística (Eq. 3.2)
3. Modelo de edad (3.4.1) que se convirtió en el modelo tasa efectiva de eclosión (Eq. 3.28), del cual se desprenden cuatro modelos según la competencia
 - saturación por competencia con Larva 1 (Eq. 3.29).
 - saturación por competencia con Larva 1 + Larva 2 (Eq. 3.30).
 - saturación por competencia con Larva 1 + Larva 2 + Larva 3 (Eq. 3.31).
 - saturación por competencia con Larva 1 + Larva 2 + Larva 3 + Larva 4 (Eq. 3.32).
4. Modelo de Productividad con ingreso constante de huevos. (Eq. 3.37).

Estos modelos son sobre los que se realizó estimación de parámetros, debido a que cada modelo representa algo diferente la estimación de los parámetros depende de su importancia en lo que busca estudiar cada modelo. Por ejemplo, para el modelo de saturación logística dado por (Eq. 3.2)

el comportamiento principal a estudiar es el efecto de la competencia sobre la eclosión así que, el parámetro importante en ese modelo es C , que corresponde a la capacidad de carga del sistema. En la Tabla 4.5 se muestra para cada modelo, cuáles fueron los parámetros que se estimaron.

Modelos	(Eq. 3.1)	(Eq. 3.2)	(Eq. 3.29)	(Eq. 3.30)	(Eq. 3.31)	(Eq. 3.32)	(Eq. 3.37)
$\tau_{0\ 1}$							
$\tau_{1\ 2}$	X						X
$\tau_{2\ 3}$	X						X
$\tau_{3\ 4}$	X						X
$\tau_{4\ 5}$	X						X
$\tau_{5\ 6}$	X		X	X	X	X	X
μ_0							
μ_1			X	X	X	X	X
μ_2			X	X	X	X	X
μ_3			X	X	X	X	X
μ_4			X	X	X	X	X
μ_5							
τ_e			X	X	X	X	X
C o C_1		X	X	X	X	X	X
C_2							X
C_3							X

Tabla 4.5: Parámetros que se estimaron en cada modelo.

Es por ello que en seguida se presentan los resultados numéricos por cada modelo, como los modelos ya están escritos explícitamente en el capítulo anterior en esta sección ya no se reescribirá cada modelo simplemente se hará referencia a las ecuaciones con las que se definen.

4.2.1. Modelo de coeficientes constantes (Eq. 3.1)

Para el modelo de coeficientes constantes presentado en (Eq. 3.1) se estimaron todas las tasas de transición y mortalidad de las larvas, así como la tasa de transición de las pupas. La intención era determinar si existía algún valor de los parámetros para los que la dinámica de este modelo des-

cribiera el comportamiento de los datos.

En la Figura 4.1 se muestran los resultados obtenidos. Para cada parámetro se grafican los valores estimados por el MCMC contra su *loglike*. El *loglike* es una medida general del método y determina la probabilidad de la aproximación. En principio, si el modelo correspondiera a la dinámica real de los datos, el valor con mayor *loglike* determinará el valor de los mejores parámetros. En cada sub gráfica de 4.1 es posible ver que los valores estimados están en una nube de puntos al rededor de un valor determinado. En ese sentido lo que las estimaciones dicen es que todos los valores “buenos” que elige el método están cercanos a dicho valor. Así, es posible afirmar que el valor exacto del parámetro debe estar en rango de esa nube de puntos.

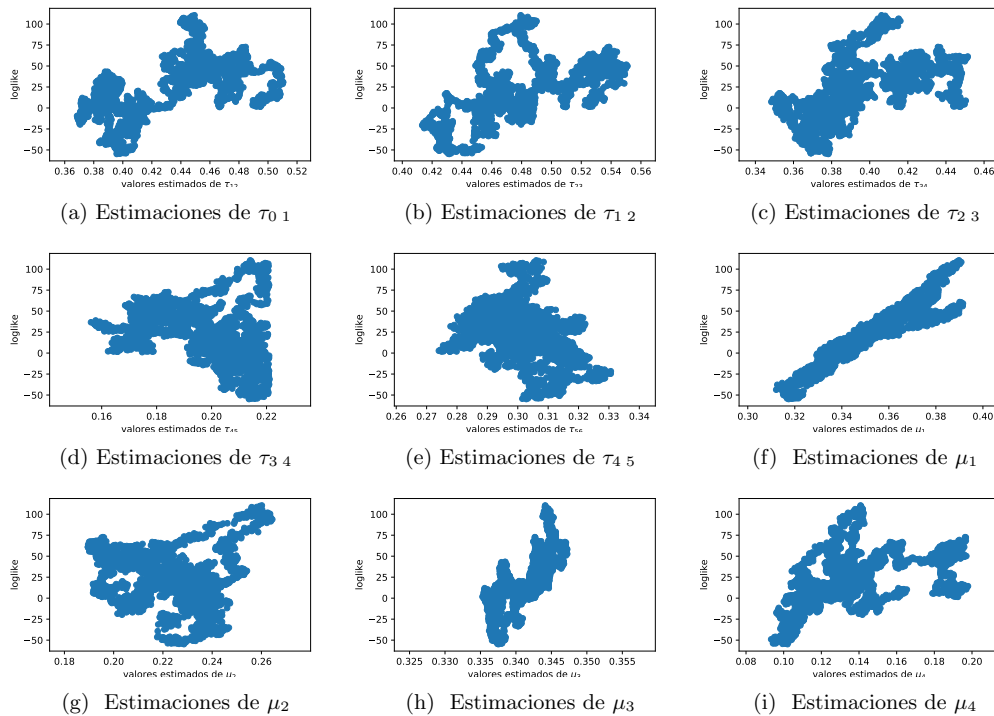


Figura 4.1: Estimaciones MCMC de los parámetros del modelo de coeficientes constantes (Eq. 3.1).

En la Figura 4.2 se presenta la dinámica en el tiempo del modelo de coeficientes constantes (Eq. 3.1) para los valores estimados que corresponden a buenas aproximaciones a los datos según el MCMC. En cada sub gráfica se presenta la dinámica de cada variable del modelo con los datos de cada estadio. Se muestra además a los datos experimentales para tener una visualización de cómo es que las estimaciones de parámetros aproximan la dinámica de los datos. Es posible ver que el comportamiento sigmoidal resultante de dicho modelo dinámico no representa, aún considerando valores óptimos de los parámetros, la dinámica de los datos del experimentos.

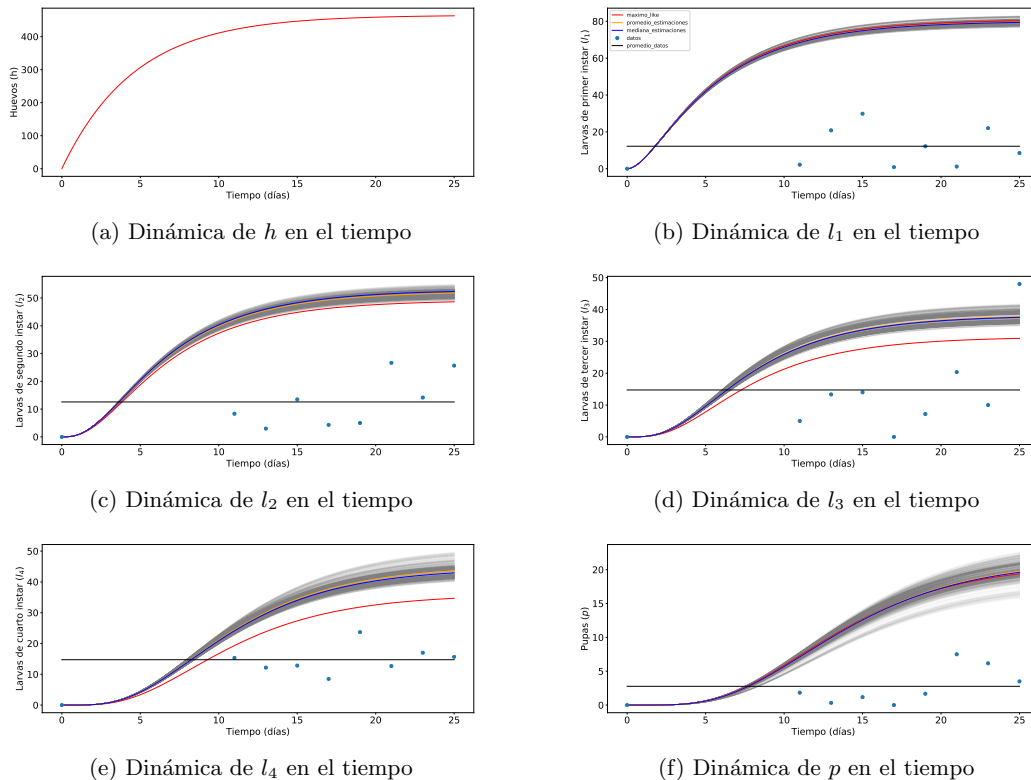


Figura 4.2: Dinámica por estadio del modelo de coeficientes constantes (Eq. 3.1) para las estimaciones de los parámetros en comparación con los datos experimentales.

4.2.2. Modelo de saturación logística en la eclosión (Eq. 3.1)

Para el modelo de coeficientes constantes y saturación logística dado en (Eq. 3.2). El cual considera todas las tasas constantes, pero agrega la consideración de que la tasa de eclosión se ve afectada por la saturación de todos los individuos del sistema acuático. Para este modelo solo se realizaron estimaciones de la C capacidad de carga del sistema, pues es justamente la hipótesis clave que desea representar el modelo.

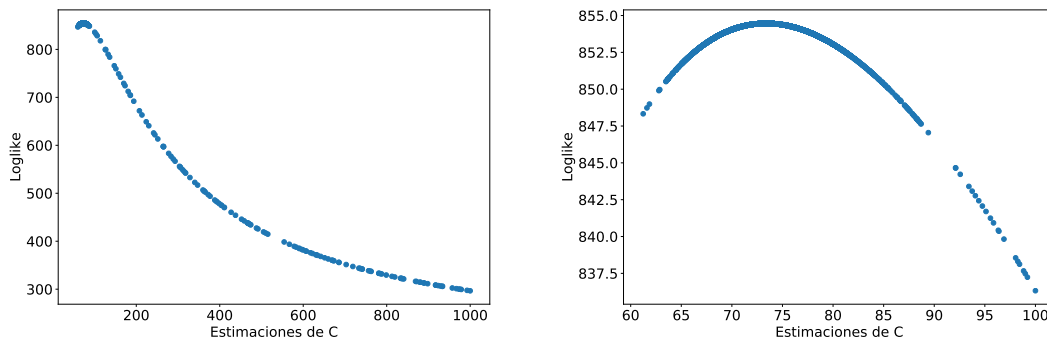


Figura 4.3: Simulaciones MCMC del parámetro C del modelo de coeficientes constantes (Eq. 3.2). La gráfica del lado izquierdo corresponde a una estimación comenzada en $C=1000$. La gráfica del lado derecho corresponde a otra estimación pero para un tamaño de paso más pequeño y que comienza en $C=100$.

En la Figura 4.3 se muestra el resultado del MCMC. Cada sub gráfica representa los valores estimados contra su loglike. En dicha figura se presentan dos estimaciones una que inicia el valor en $C = 1000$ (gráfica izquierda) y una que inicia en $C = 100$ para un tamaño de paso más pequeño (gráfica derecha). Lo que muestra que aún iniciando las estimaciones en diferentes valores, mientras el valor estimado se acercan más 70 mayor es su similitud a los datos (mayor loglike). El resultado en ambas simulaciones coincide. La estimación del parámetro muestra que su valor exacto debe ser al rededor de 70 (de hecho, sus aproximaciones son cercanas a 73).

En el capítulo 3 mostramos que este modelo dos estados estacionarios, además se dieron las condiciones para que un valor estacionario sea estable según el valor de los parámetros. Así que, para los parámetros elegidos

dados en la Tabla 4.4 y en la Tabla 4.3 y considerando además el valor de C que corresponde a la mejor aproximación obtenida en el MCMC verificaremos la estabilidad del sistema.

Recordemos que el valor de p^* corresponde a las raíces del polinomio (Eq. 3.13). Primero calculamos numéricamente el valor de los dos posibles valores de p^* (raíz grande y raíz chica). En la Figura 4.4 se muestra, la gráfica del determinante de la matriz jacobiana del sistema (Eq. 3.2) como función de λ (valores propios del polinomio). Este determinante se considera para los dos valores p^* . Las gráficas superiores corresponden al valor grande de p^* y las gráficas inferiores al valor pequeño. En ambos casos la gráfica derecha corresponde a una ampliación al rededor del cero, de cada gráfica de la izquierda.

Notemos que el valor pequeño resulta ser el estable. Pues es posible observar en la que la parte real de todas su raíces del determinante evaluado en el valor pequeño de es negativa y es justamente a la que convergen todas las simulaciones del sistema (Eq. 3.2). Lo cual se puede ver en la Figura 4.6.

Como un análisis adicional para este modelo, presentamos el siguiente resultado numérico. Dado que el valor del estado estacionario del sistema esta definido para los posibles valores de p^* . Como los dos posibles valores de p^* se obtienen como raíces de la ecuación (Eq. 3.13), la cuál depende del valor de los parámetros del sistema y de H , es decir, depende de cuántos huevos ingresan al sistema. Con ello un resultado interesante es el que se muestra en la Figura 4.5. En ella se muestra el comportamiento de los dos posibles valores de p^* como función de H . En la gráfica derecha se muestra cómo se comporta la raíz pequeña de (Eq. 3.13) con respecto a la cantidad de huevos que ingresan al sistema. En la gráfica izquierda se muestra el comportamiento de la raíz grande de (Eq. 3.13).

Esto muestra cómo cambian los dos valores de p^* para diferentes valores de H . En la gráfica correspondiente a la raíz chica se muestra que la estabilidad del modelo se dará aún para valores diferentes de H , pues se ve que ese valor se mantiene.

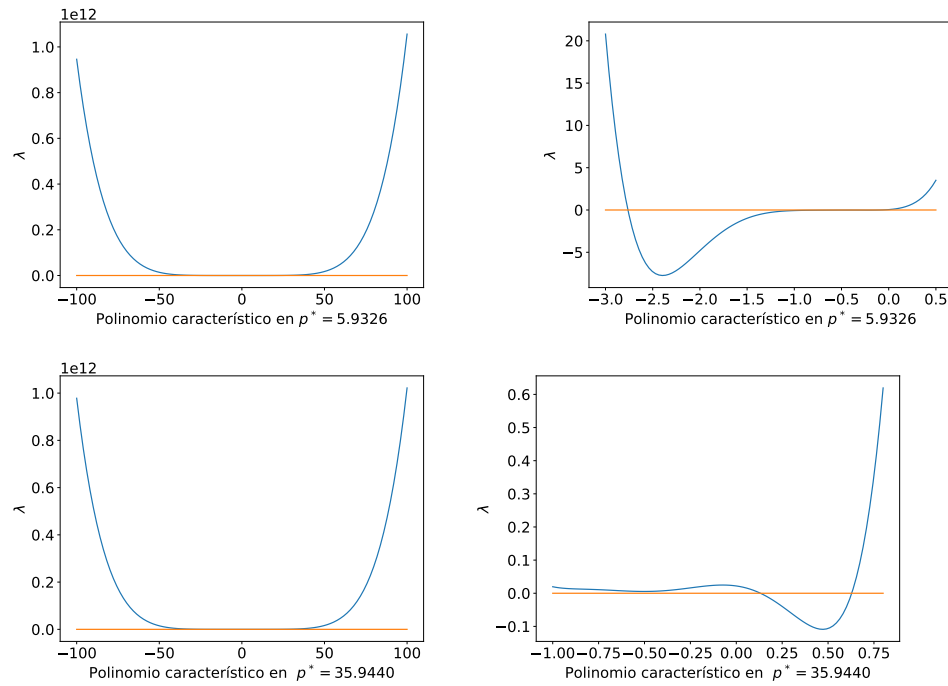


Figura 4.4: Polinomio característico de la matriz jacobiana del sistema (Eq. 3.2) como función de λ . Las gráficas superiores corresponden al valor $p^* = 5.93$ y las inferiores al valor $p^* = 35.94$ las gráficas del lado derecho son un acercamiento al rededor del cero. Las coordenadas de λ en las gráficas de lado izquierdo tienen una escala de 1×10^{12}

En la Figura 4.6 se presenta la dinámica en el tiempo del modelo de saturación logística (Eq. 3.2) para los valores estimados de C según el MCMC. Cabe destacar que para la estimación realizada en este modelo también se considero el estado estacionario analítico, que se obtuvo en el capítulo 3, como una condición adicional para medir la cercanía al modelo.

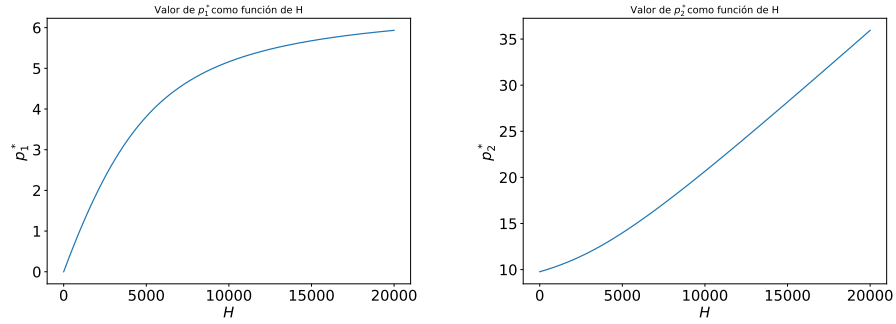


Figura 4.5: Valor de las dos raíces del polinomio (Eq. 3.13) para como función de H . Las raíces representan los dos valores de p^* que determinan los estados estacionarios de sistema (Eq. 3.2). La gráfica del lado izquierdo muestra que la “raíz chica ” que converge cuando H crece y del lado derecho que la “raíz grande” que crece al cuando H .

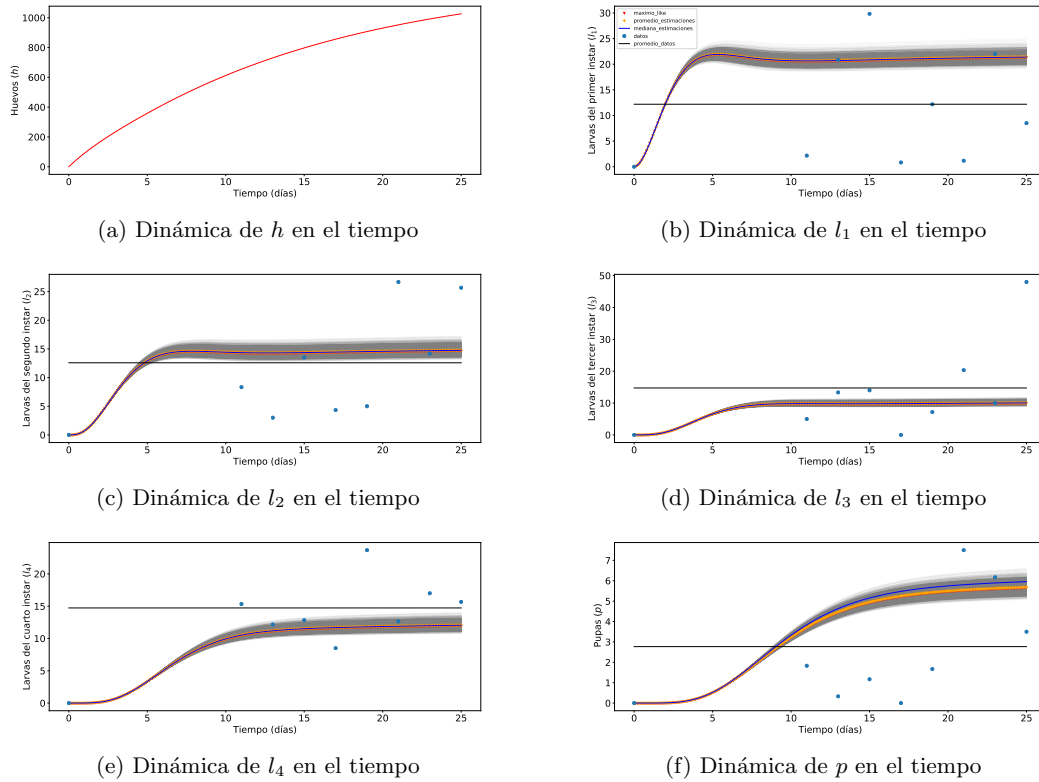


Figura 4.6: Dinámica por estadio del modelo de coeficientes constantes y saturación logística (Eq. 3.2), para las estimaciones del parámetro en comparación con los datos experimentales.

4.2.3. Modelos de tasa efectiva y saturación logística (Eq. 3.2)

El siguiente modelo que se estudió es el modelo de edad presentado en (3.4.1). El cuál se mostró que es equivalente a un modelo con tasa de eclosión efectiva. En este caso se consideraron cuatro modelos adicionales presentados en (Eq. 3.29), (Eq. 3.30), (Eq. 3.31), (Eq. 3.32), para agregar el efecto de la saturación logística a una eclosión variable. Para estos modelos las estimaciones MCMC se realizaron sobre la tasa efectiva de eclosión, la capacidad de carga y las tasas de transición pues los parámetros importantes a focalizar.

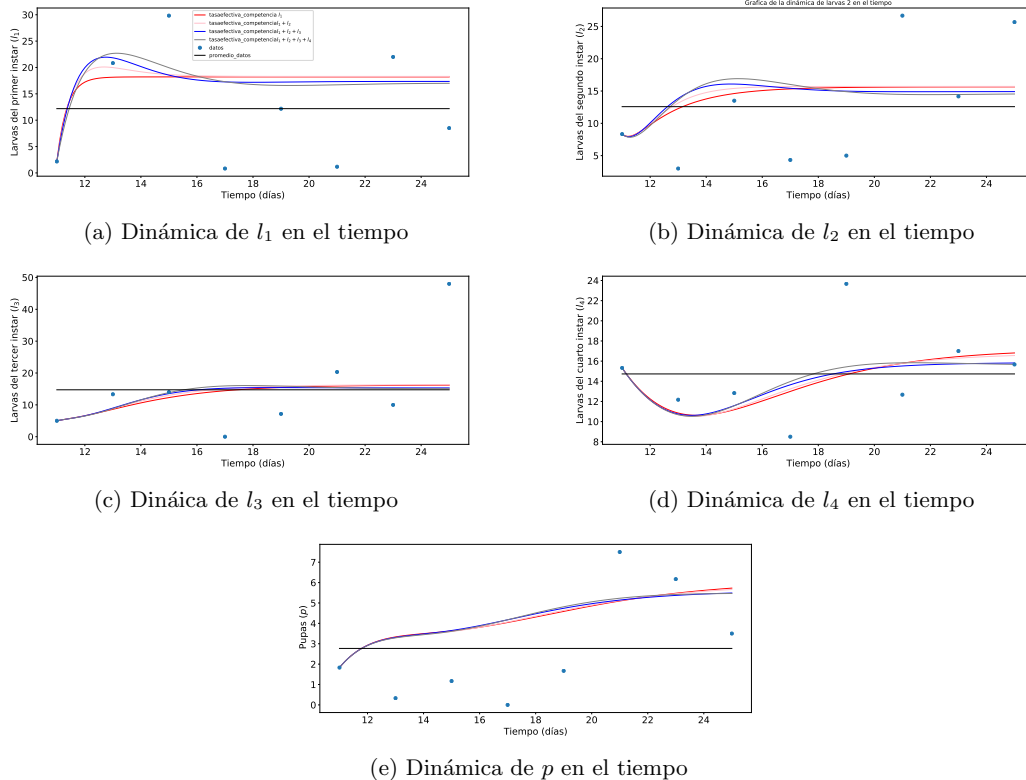


Figura 4.7: Dinámica por estadio de los cuatro modelos de tasa efectiva. Cada modelo se consideró en el mejor valor estimado de los parámetros.

En la Figura 4.7 se presenta la dinámica en el tiempo de los 4 modelos de tasa efectiva, cada simulación representa la dinámica de cada modelo

en los valores estimados que mejor aproximaron su cercanía de los datos experimentales al modelo según el MCMC. Al final de este capítulo se mencionará por qué el modelo que mejor se aproxima los datos es el modelo dado por (Eq. 3.29). Por ello, solo mostramos las simulaciones correspondientes a la dinámica del sistema para los valores estimados de los parámetros que generó el método MCMC para el modelo (Eq. 3.29) en la Figura 4.8. En dichas gráficas es posible ver que que la dinámica de los datos y las simulaciones del modelo se relacionan más que en los modelos anteriores.

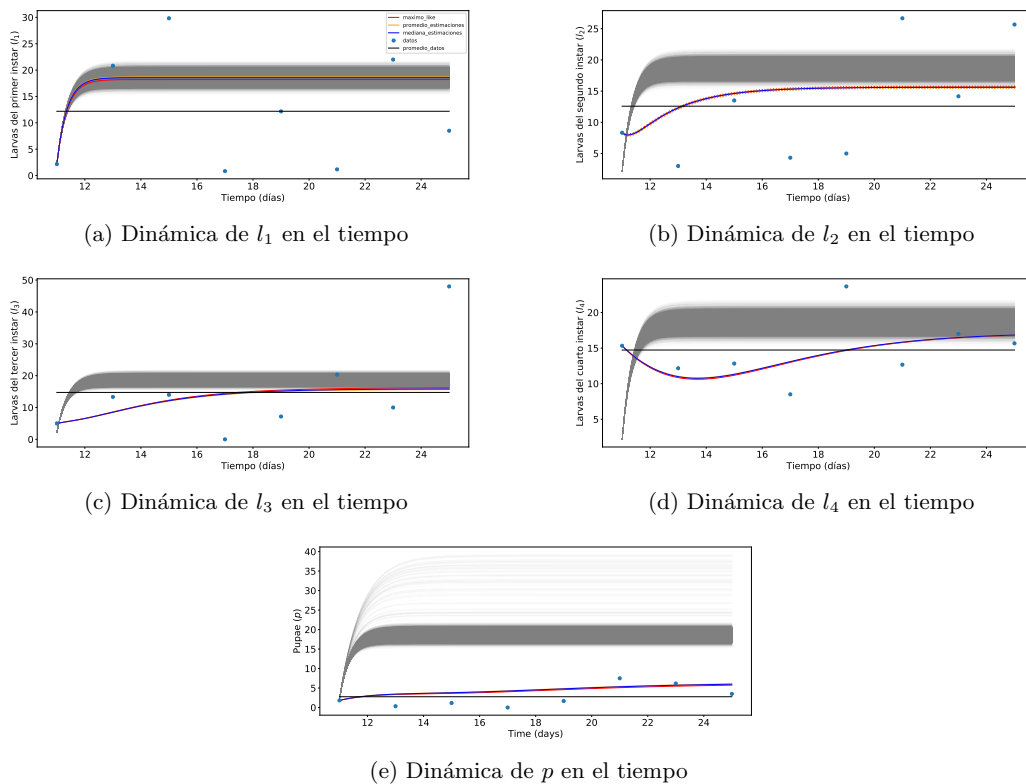


Figura 4.8: Dinámica de cada estadio del modelo (Eq. 3.29) para los valores estimados comparando los datos experimentales.

En la Figuras 4.9, 4.10, 4.11, 4.12 se muestran las cadenas Monte Carlo de las estimaciones MCMC de los modelos (Eq. 3.29), (Eq. 3.30), (Eq. 3.31),

(Eq. 3.32) respectivamente. Se puede ver que la estimación converge y los valores estimados que el método elige cómo cercanos los mantiene un rango de valores. Esto muestra que el valor de los parámetros debe estar en dichos intervalos con una probabilidad alta. Cabe destacar que al agregar más larvas a consideración de saturación del sistema se mejora el proceso de estimación de parámetros. Sin embargo, cuando realizamos la comparación tanto en ECM, cómo por el índice de Akaike es el modelo (Eq. 3.29) tiene un menor valor, por ello que al plantear el modelo que considera la última suposición, solamente consideramos la competencia con l_1 .

Esta consideración es importante pues implica que en realidad las larvas que más afectan el proceso de eclosión son las del primer instar y no las del resto. Sobre todo destaca que existe un efecto sobre la eclosión la cantidad de larvas .

Cabe destacar las estimaciones realizadas también consideran los estados estacionarios analíticos dados por (Eq. 3.33), (Eq. 3.34), (Eq. 3.35), (Eq. 3.36), como una condición adicional dentro de nuestro Monte Carlo para realizar la comparación de los modelos con los datos.

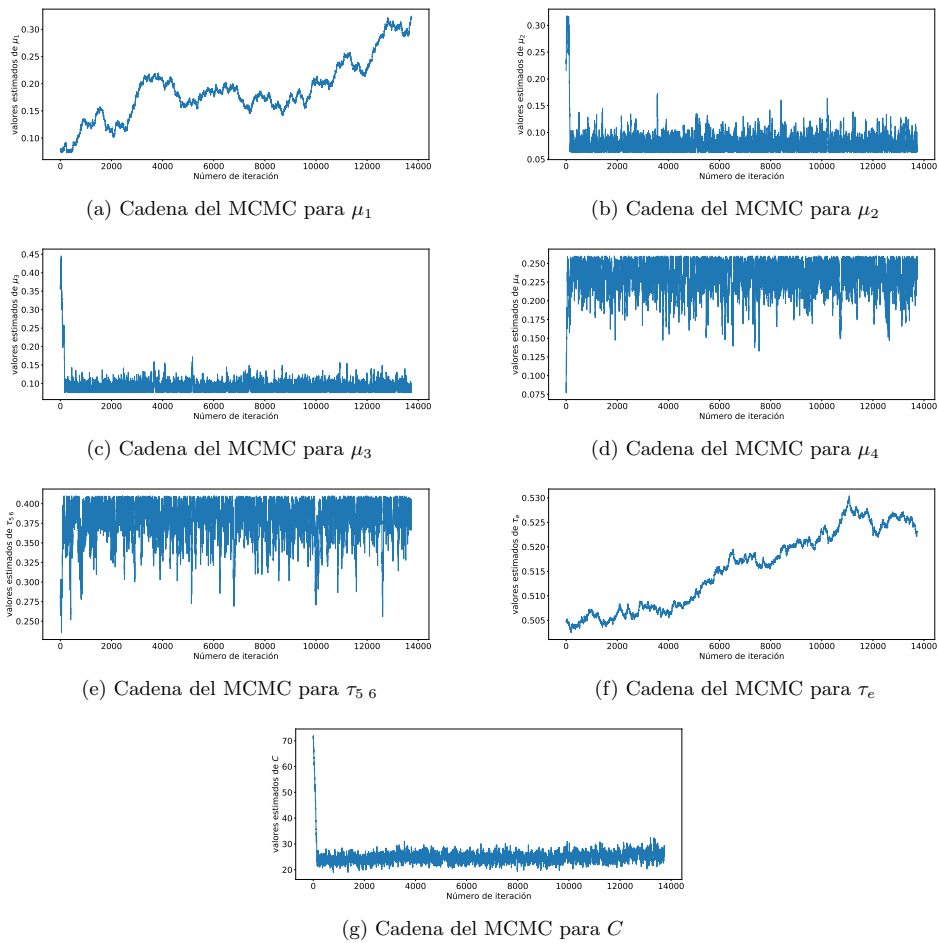


Figura 4.9: Cadena Monte Carlo generada al estimar el valor de los parámetros para el modelo (Eq. 3.29).

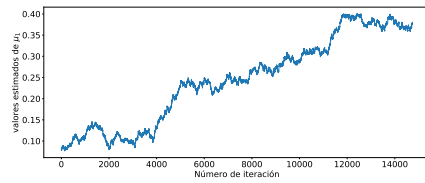
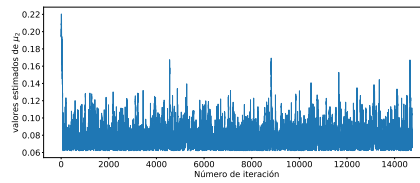
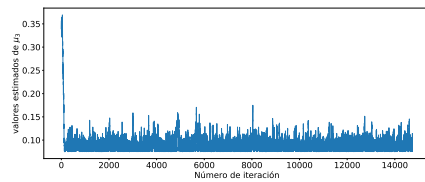
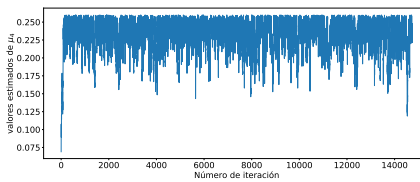
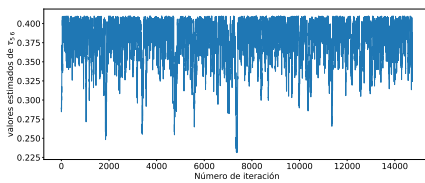
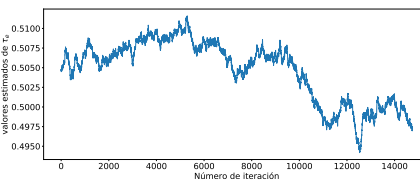
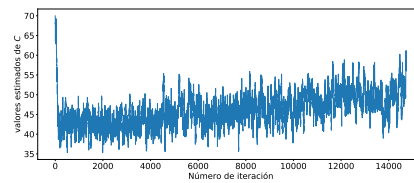
(a) Cadena del MCMC para μ_1 (b) Cadena del MCMC para μ_2 (c) Cadena del MCMC para μ_3 (d) Cadena del MCMC para μ_4 (e) Cadena del MCMC para τ_5 (f) Cadena del MCMC para τ_e (g) Cadena del MCMC para C

Figura 4.10: Cadena Monte Carlo generada al estimar el valor de los parámetros para el modelo (Eq. 3.30).

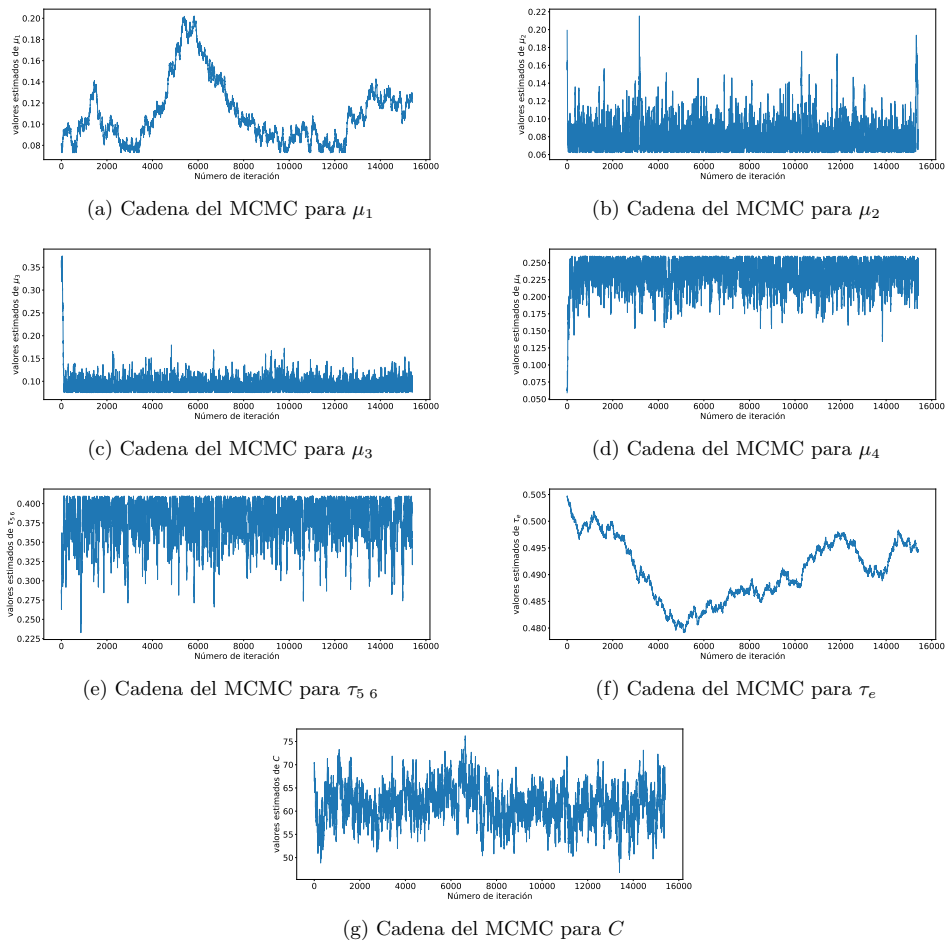


Figura 4.11: Cadena Monte Carlo generada al estimar el valor de los parámetros para el modelo (Eq. 3.31).

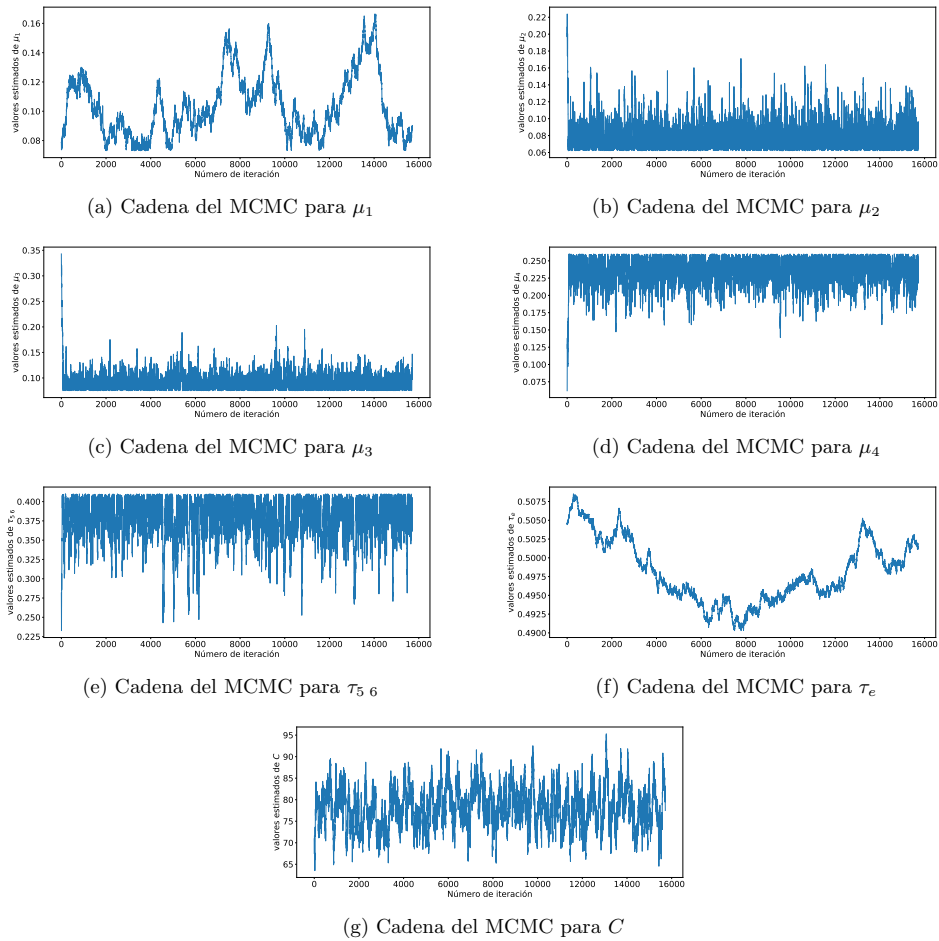


Figura 4.12: Cadena Monte Carlo generada al estimar el valor de los parámetros para el modelo (Eq. 3.32).

4.2.4. Modelo de productividad para el ingreso constante de huevos (Eq. 3.37)

El último modelo que se analizará es el modelo (Eq. 3.37). Este modelo considera la competencia por recursos de las larvas de tercer y cuarto instar, sobre las transiciones de las larvas más pequeñas. Con este modelo se busca determinar si dicha competencia afecta la dinámica general de tal manera que, la dinámica del modelo represente una mejor aproximación al comportamiento de los datos. Al final de este capítulo se muestra que en efecto así sucede, pues este modelo es el de menor ECM.

De manera análoga a los modelos anteriores en la Figura 4.13 se muestra las gráficas de la simulaciones del modelo (Eq. 3.37) para los valores estimados por el MCMC. En esta gráfica es posible notar cómo las simulaciones de los parámetros están al rededor del valor promedio de los datos. Así que, todas las condiciones de este modelo resultan importantes para describir la dinámica de los datos.

Las estimaciones generadas por el MCMC determinan valores “buenos” de los parámetros. En la Figura 4.14 se presentan los intervalos que corresponden al 90 % de las estimaciones. Así que, por la construcción de las estimaciones podemos afirmar que el valor de los parámetros que hace que la dinámica del modelo sea la más similar a los datos, esta en dicho intervalo con una alta probabilidad. En la Tabla 4.6 se presenta el valor de los cuartiles de las estimaciones de los parámetros para el modelo (Eq. 3.37). Q_1 es el primer cuartil con el 25 % de los datos, Q_2 es la mediana y Q_3 es el tercer cuartil con el 75 % de los datos.

Para este modelo se hizo un análisis adicional, para verificar el comportamiento de los errores del modelo (Eq. 3.37) a los datos. Recordemos en el experimento de simulación que se presenta en la segunda sección del capítulo 2 es que las variaciones a los datos serían las causadas por el efecto que se pierde por el cambio de escalas en días y horas en las tasas de transición de las larvas, lo cuál es una consideración importante que se realizó al medir la cercanía a los modelos.

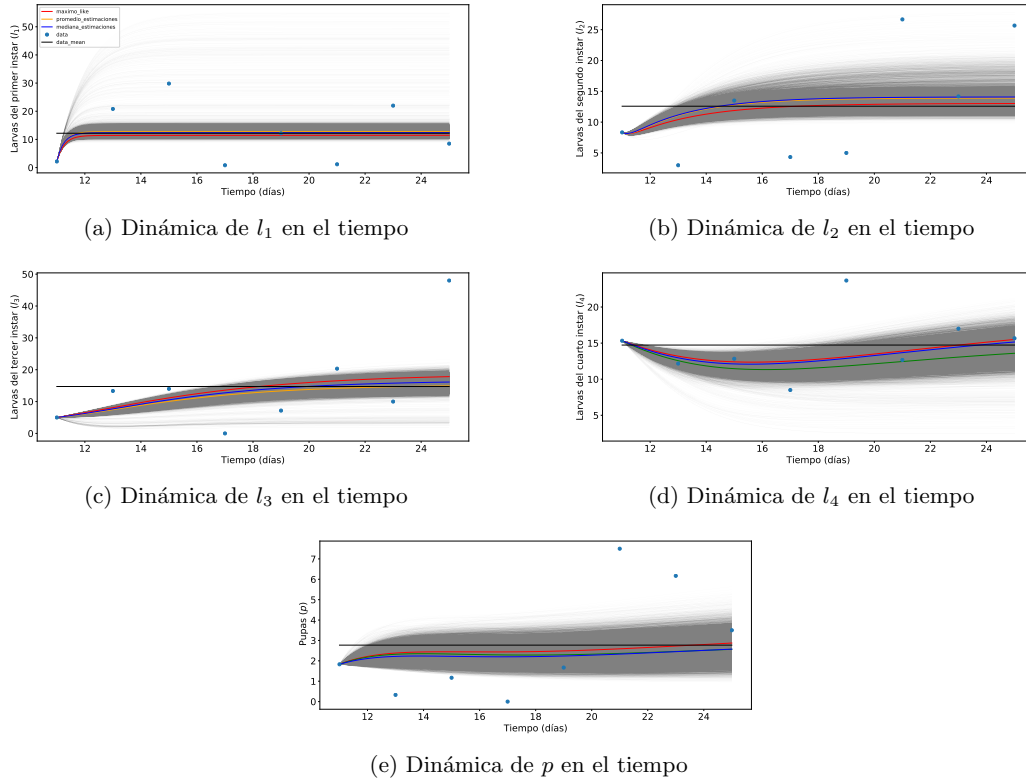


Figura 4.13: Dinámica por estadio del Modelo de productividad para el ingreso constante de huevos (Eq. 3.37).

En la Figura 4.15 se muestra las gráficas Q-Qplot Normal de la diferencia entre el modelo (Eq. 3.37) y los datos del experimento de campo. Se muestra que los errores al modelo no corresponden a una distribución normal al rededor del modelo. Este resultado muestra gráficamente que dichas variaciones del modelo a los datos (errores) no tienen una distribución normal y permite afirmar que una posible justificación es la diferencia de escalas antes mencionada y no errores de medición.

Parámetros	Q_1	Q_2	Q_3
C_1	14.30713	15.3253	16.4978
C_2	431.57560	492.1049	548.5292
C_3	405.53609	488.19666	594.52654
τ_e	0.436815	0.5071	0.538990
$\tau_{1\ 2}$	0.482352	0.5283	0.56764059
$\tau_{2\ 3}$	0.3139261	0.33338	0.3630052
$\tau_{3\ 4}$	0.159074	0.1848	0.2165869
$\tau_{4\ 5}$	0.0710750	0.084647	0.0999605
$\tau_{5\ 6}$	0.346915	0.3972	0.4060107
μ_1	0.1701	0.29287	0.3812513
μ_2	0.09568	0.12320	0.160774
μ_3	0.08206	0.08990	0.10207
μ_4	0.0656	0.08227	0.117325

Tabla 4.6: Valores correspondientes a los cuartiles Q_1 , Q_2 Q_3 de las estimaciones de los parámetros del modelo (Eq. 3.37). Estos cuartiles representan respectivamente el 25 %, 50 % y 75 % de los datos.

4.3. Comparación de los modelos estudiados

Modelos	(Eq. 3.1)	(Eq. 3.2)	(Eq. 3.29)	(Eq. 3.30)	(Eq. 3.31)	(Eq. 3.32)	(Eq. 3.37)
ECM	1099.080	91.3634	66.02	66.74	66.68	67.1126	61.106
Número de parámetros estimados	9	1	7	7	7	7	13
Índice de Akaike	8.5914	-11.509	0.351935	0.3580686	0.3632231	0.365980	12.8624
Corrección	13.7342	-11.407	3.3832	3.38509	3.39025	3.39300	24.604

Tabla 4.7: Comparación de los modelos mediante ECM y el índice de Akaike. Los valores resaltados en naranja remarcan el menor valor obtenido en cada caso.

Para finalizar este trabajo en la Tabla 4.7 se presentan los valores del error cuadrático medio (ECM) de cada modelo a los datos experimentales. Para calcularlo se consideró cada modelo en los valores de los parámetros que resultaron con la mejor aproximación a los datos. Estos parámetros se tomaron de los resultados de cada MCMC.

Se resalta el valor del ECM para el modelo de tasa efectiva, donde la

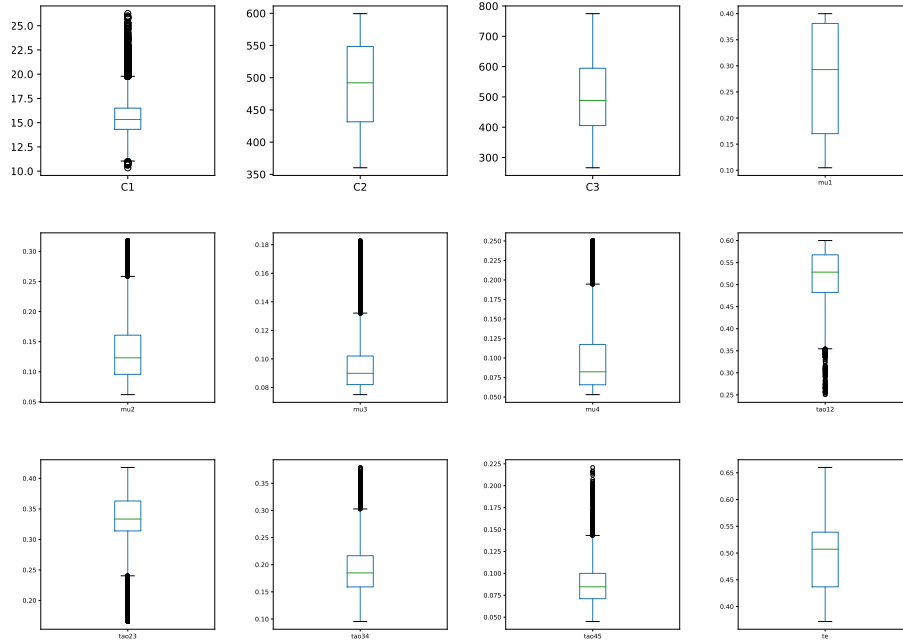


Figura 4.14: Rango de valores de los parámetros para el modelo (Eq. 3.37). Dichos intervalos representan el resultado del 90 % de las estimaciones.

saturación por competencia solo es con respecto a l_1 , (Eq. 3.29). Sin embargo, debido a que la cantidad de parámetros estimada fue diferente en cada modelo consideramos también como un referente el conocido índice de Akaike dado en [101] que considera también el número de parámetros estimados para medir la aproximación.

Como resultado se obtuvo que el modelo de tasa efectiva que mejor aproxima los datos es el de la competencia solo con las larvas 1 (Eq. 3.29) y que el modelo que mejor aproxima en ECM a los datos es el (Eq. 3.37).

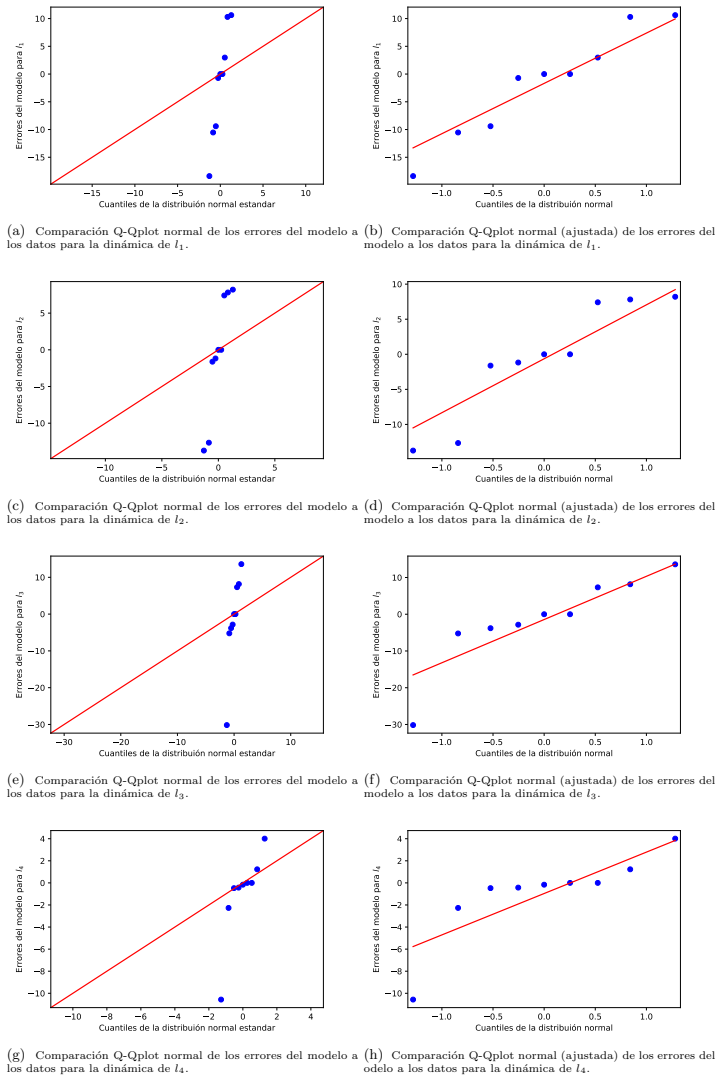


Figura 4.15: Gráficas Q-Qplot normal, por cada estadio, de la diferencia del modelo (Eq. 3.37) a los datos.

CONCLUSIONES

La prevención y control de enfermedades virales transmitidas por el mosquito *Aedes aegypti* es un problema complejo de salud pública que requiere la intervención de los gobiernos, de la sociedad civil y de los diferentes grupos de investigación. Dado que se ha mostrado que la reducción de criaderos y el control de sus poblaciones reducen la incidencia de enfermedades, es crucial dedicar recursos humanos y económicos a buscar estrategias sustentables y sostenidas de minimización de criaderos que controlen el crecimiento poblacional de los mosquitos.

Con el objetivo de dar información sobre las poblaciones de mosquitos en un criadero, en este trabajo se estudia el comportamiento cualitativo de una población de mosquitos inmaduros. Los modelos aquí presentados consideraron tres características entomológicas importantes. En primer lugar, se estudia la dinámica de una población en la que hay una acumulación de individuos, esto debido a que ingresan al sistema en diferentes instantes de tiempo. En segundo lugar, se estudió el comportamiento de la eclosión de huevos, considerando el efecto que tiene sobre ella la saturación del sistema y su variabilidad en el tiempo. Por último, se estudió la competencia intraespecífica y su efecto sobre la transición larvaria.

El resultado final de este trabajo es que el **Modelo de Productividad para el Ingreso Constante de Huevos** es el que mejor describe la dinámica de una población de mosquitos inmaduros en un recipiente. La metodología utilizada permite afirmar que no sólo este es el modelo que mejor aproxima a los datos del experimento de campo, si no que los demás modelos no presentan una mejor aproximación a ellos.

Algo que es importante destacar es que este modelo no es una elección aleatoria. Este modelo representa consideraciones entomológicas importantes que, además de elegirse con base en investigaciones biológicas, estas se agregaron una a una en los modelos estudiados, lo que permitió descartar o no según se iba mejorando la aproximación a los datos.

El modelo de productividad para el ingreso constante de huevos toma en cuenta las cinco suposiciones entomológicas siguientes.

Las larvas tienen una transición en promedio constante; es decir, a todas las larvas de cada estadio les toma el mismo tiempo pasar al estadio siguiente. La mortalidad de los estadios es fija para cada uno. La eclosión de los huevos es variable; es decir, la proporción de huevos que eclosionan varía en dependencia de cuántos días tienen en el sistema. Además de considerar que la saturación del sistema retrasa la eclosión y la transición larvaria.

El hecho de que este modelo se acerque más a los datos permite afirmar que para describir la dinámica es necesario que se consideren todas estas suposiciones en simultáneo. Esto ya que los modelos que solo consideran alguna de ellas no ofrece mejores resultados de aproximación a los datos.

Es importante enfatizar que la forma de trabajo en la que se desarrolló este proyecto permitió destacar la importancia del modelo final. No obstante algunos de los resultados que se obtienen en cada paso de la investigación pueden ser de utilidad para trabajos futuros que se desprenden directamente de este proyecto de investigación.

Un primer ejemplo de ello es el siguiente. En la sección 2 de este trabajo se mostró que la dinámica de una población inmadura en un contenedor al cual diariamente se le ingresa un número constante huevos, presenta un ciclo límite con período de 24 horas. Notemos que esta frecuencia coincide con la del ingreso de los huevos. Por otro lado, en la sección 3.4 se mostró que la condición de eclosión variable para el ingreso de huevos constante, es equivalente a una tasa de eclosión efectiva que depende de la cantidad

de huevos que ingresan. Con ello, es posible concluir que la dinámica de un recipiente depende de la cantidad y forma en la que se ingresan los huevos al sistema.

Esta conclusión permite afirmar que para determinar la productividad de un contenedor es necesario entender el comportamiento de la oviposición de mosquitos. Se sabe, que en promedio un mosquito ovipositan 100 huevos cada tres días; sin embargo, obtener información sobre la frecuencia y elección de recipientes sería de utilidad para generalizar los resultados aquí obtenidos. Con los resultados de este trabajo se sientan las bases para construir un modelo matemático que determine la productividad de los criaderos.

Sin duda esta es una primera línea de investigación futura a desarrollar como continuación de este proyecto. Esta primera extensión del trabajo permitirá obtener nuevas estrategias de estimación de la cantidad de pupas y como consecuencia, de la cantidad mosquitos que pueden emerger.

Cabe destacar que esto no es una tarea sencilla ya que, además de entender la oviposición de los mosquitos, es importante conocer y distinguir las condiciones de llenado y vaciado de cada recipiente. Estas condiciones pueden ser muy diversas. Un recipiente que contiene agua para ganado tiene una política de uso muy diferente a una cisterna de agua potable para uso domestico.

Caracterizar la dinámica de un criadero eventualmente tiene implicaciones interesantes a nivel epidemiológico. Pues tener mejores estimaciones de la cantidad de mosquitos que pueden emerger de un recipiente permitirá definir nuevos índices de medición de riesgo en la transmisión de enfermedades.

En otro orden de ideas los resultados aquí obtenidos pueden tener peso por sí mismos desde una perspectiva meramente entomológica.

Al plantear y estudiar los modelos se señaló que se estaba presentando

a una situación controlada en condiciones ideales para el desarrollo. Sin embargo, los resultados teóricos obtenidos se pueden utilizar para obtener algunos resultados análogos pero bajo otras condiciones ambientales. Por ejemplo, para agregar el efecto de la variación de la temperatura bastaría con hacer modificaciones en el valor de los parámetros que se relacionan con la duración de los estadios.

Así, tener un modelo matemático que describe las poblaciones de mosquitos inmaduros será de utilidad para estudiar el efecto de ciertas hipótesis que suelen hacerse por experiencia de los investigadores de campo. Por ejemplo, determinar cuál es el alimento que optimiza el desarrollo o si la cantidad de oxígeno del agua acelera o no el desarrollo. Ésta sin duda es otra línea de investigación viable para la continuación de este proyecto.

Bibliografía

- [1] World Health Organization, Special Programme for Research, Training in Tropical Diseases, World Health Organization. Department of Control of Neglected Tropical Diseases, World Health Organization. Epidemic, and Pandemic Alert. Dengue: guidelines for diagnosis, treatment, prevention and control. World Health Organization.2009.

- [2] Organización Panamericana de la Salud. Documento técnico para la implementación de intervenciones basado en escenarios operativos genéricos para el control del *Aedes aegypti*. Washington, D.C.: OPS; 2019.

- [3] World Health Organization. Dengue vaccine: WHO position paper, July 2016 - recommendations. *Vaccine*. Mar 1;35(9):1200-1201. doi: 10.1016/j.vaccine.2016.10.070. Epub 2017 Feb 6. PMID: 28185744.

- [4] Barrera, R. Control de los mosquitos vectores del dengue y del chikunguña: ¿es necesario reexaminar las estrategias actuales?. *Biomédica*,2015, 35(3), 297-299.

- [5] Focks, Dana A and UNDP/World Bank/WHO Special Programme for Research and Training in Tropical Diseases. A review of entomological sampling methods and indicators for dengue vectors. World Health Organization, 2004. Disponible en: <https://apps.who.int/iris/handle/10665/68575>

- [6] Udayanga, L., Gunathilaka, N., Iqbal, M.C.M. *et al.*. Empirical optimization of risk thresholds for dengue: an approach towards entomological management of *Aedes* mosquitoes based on larval indices in the Kandy District of Sri Lanka. *Parasites Vectors* 11, 368 2018. <https://doi.org/10.1186/s13071-018-2961-y>
- [7] Ibañez-Bernal S, Gómez Dantes H. Los vectores del dengue en México: una revisión crítica. *Salud Pública Mex.* 3 de enero de 1995;370. Disponible en: <https://www.saludpublica.mx/index.php/spm/article/view/4564>
- [8] Quesada Aguilera, J A, Quesada Aguilera, E, Rodríguez Socarras, N. Diferentes enfoques para la estratificación epidemiológica del dengue. *Revista Archivo Médico de Camagüey*, 2012 16(1), 109-123.
- [9] Ramos, A. C. Prado Castillo, R. A. Efecto que tienen las campañas de prevención y educación sobre el control de vector del dengue *Aedes aegypti* en la ciudad de León. [Tesis de Licenciatura] Universidad Nacional Autónoma de Nicaragua, León. 2012. <http://hdl.handle.net/123456789/5719>
- [10] Manrique-Saide, P.; Che-Mendoza, A.; Rizzo, N.; Arana, B.; Pilger, D.; Lenhart, A.; Kroeger, A. Operational guide for assessing the productivity of *Aedes aegypti* breeding sites. UNICEF/UNDP/World Bank/WHO Special Programme for Research and Training in Tropical Diseases, 2011 30 pp. ISBN 978 92 4 150268 9
- [11] Focks, D. A., Multicountry study of *Aedes aegypti* pupal productivity survey methodology: findings and recommendations. 2006, Documento TDR/IRM/Den/06.1. Geneva: World Health Organization. Disponible en: <https://apps.who.int/iris/handle/10665/69354>

- [12] Manrique-Saide, P., Delfín-González, H., Parra-Tabla, V., & Ibáñez-Bernal, S. Desarrollo, mortalidad y sobrevivencia de las etapas inmaduras de *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) en neumáticos. Rev Biomed, 1998, 9(2),84-91.
- [13] Tun-Lin, W., Burkot, T.R., Kay, B.H. Effects of temperature and larval diet on development rates and survival of the dengue vector *Aedes aegypti* in north Queensland, Australia. Med Vet Entomol. 2000 Mar;14(1):31-7. doi: 10.1046/j.1365-2915.2000.00207.x. PMID: 10759309.
- [14] Ulloa, A. Abundancia larvaria y fuentes alimenticias de *Aedes aegypti* (Díptera: culicidae) en algunos recipientes artificiales, en el sur de Chiapas, México [Tesis de maestría], UANL 1996.
- [15] Barrera, R. Simplified pupal surveys of *Aedes aegypti* (L.) for entomologic surveillance and dengue control. Am J Trop Med Hyg. 2009 Jul;81(1):100-7. PMID: 19556574.
- [16] Garcia da Silva, I., Camargo, M. de F., Elias, M., Elias, C. N. Ciclo evolutivo de *Aedes (Stegomyia) aegypti* (Linnaeus 1762,) (DIPTERA, CULICIDAE). Revista De Patologia Tropical / Journal of Tropical Pathology, 2007, 22(1).
- [17] Vezzani, D., Albicocco, A.P. The effect of shade on the container index and pupal productivity of the mosquitoes *Aedes aegypti* and *Culex pipiens* breeding in artificial containers. Med Vet Entomol. 2009 Mar;23(1):78-84. doi: 10.1111/j.1365-2915.2008.00783.x. PMID: 19239617.
- [18] Soares-Pinheiro, V. C., Dasso-Pinheiro, W., Trindade-Bezerra, J. M., Tadei, W. P. Eggs viability of *Aedes aegypti* Linnaeus (Diptera,

- Culicidae) under different environmental and storage conditions in Manaus, Amazonas, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 2017, 77(2), 396-401.
- [19] Wilcox, B.A., Gubler DJ. Disease ecology and the global emergence of zoonotic pathogens. *Environ Health Prev Med*. 2005;10(5):263-272. doi:10.1007/BF02897701
- [20] U.S. Department of health and human services Principles of Epidemiology in Public Health Practice [Internet]. 3.^a ed. Atlanta: 2006 [citado octubre 2020]. Disponible en: <https://www.cdc.gov/csels/dsepd/ss1978/SS1978.pdf>
- [21] Enfermedades transmitidas por mosquitos. (2021). World Mosquito Program website: <https://www.worldmosquitoprogram.org/es/enfermedades-transmitidas-por-mosquitos>. [31 de mayo de 2021],
- [22] Estrategias para el control del dengue y del *Aedes aegypti* en las Américas, Dr. Rodolfo Rodríguez Cruz, *Rev. Cubana Med, Trop*. 2002.
- [23] Nelson, M.J. *Aedes aegypti*: Biología y ecología. Organ Panam la Salud. 1986, Disponible en: <http://iris.paho.org/xmlui/handle/123456789/28513>.
- [24] World Health Organization. Global strategy for dengue prevention and control 2012-2020.
- [25] Organización Panamericana de la Salud. Dengue: guías para la atención de enfermos en la Región de Las Américas. 2 ed. Washington,

- DC, 2016. 123p. <https://iris.paho.org/handle/10665.2/28232>
- [26] Messina, J.P., Brady, O.J., Scott, T.W., Zou, C., et al. Global spread of dengue virus types: mapping the 70 year history. *Trends Microbiol.* 2014 Mar;22(3):138-46. doi: 10.1016/j.tim.2013.12.011. Epub 2014 Jan 24. PMID: 24468533; PMCID: PMC3946041.
- [27] Murray, N.E., Quam, M.B., Wilder-Smith, A. Epidemiology of dengue: past, present and future prospects. *Clin Epidemiol.* 2013, 5, 299 doi: 10.2147/CLEP.S34440. PMID: 23990732; PMCID: PMC3753061.
- [28] Leparc-Goffart, I. Nougairède, A., Cassadou, S., Prat, C. de Lamballerie, X. Chikungunya in the Americas. *Lancet.* 2014, 383(9916), 514. doi: 10.1016/S0140-6736(14)60185-9. PMID: 24506907.
- [29] Enfermedad por el virus de Zika [Internet]. Organización Mundial de la Salud. 2018 [citado marzo 2021]. Disponible en: <https://www.who.int/es/news-room/fact-sheets/detail/zika-virus>
- [30] Organización Panamericana de la Salud / Organización Mundial de la Salud. Actualización Epidemiológica: Dengue, Washington, D.C. OPS/OMS. 2020
- [31] Rodríguez Cruz, R. Estrategias para el control del dengue y del *Aedes aegypti* en las Américas. *Revista Cubana de Medicina Tropical*, 2002, 54(3), 189-201.
- [32] Powell, J. R. Mosquito-Borne Human Viral Diseases: Why *Aedes aegypti*?, *The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 2018, 98(6), 1563-1565. Retrieved May 20, 2021, from

<https://www.ajtmh.org/view/journals/tpmd/98/6/article-p1563.xml>

- [33] Barrera, R. Recomendaciones para la vigilancia de *Aedes aegypti*. Biomedica. 1 de septiembre de 2016;36(3):454-62. Disponible en: <https://revistabiomedica.org/index.php/biomedica/article/view/2892>
- [34] Soper, F. L., *Aedes aegypti* and yellow fever.. Bulletin of the World Health Organization, 1967, 36 (4), 521 - 527. World Health Organization.
- [35] Connor, M. E., Monroe, W.M. ,*Stegomyia* Indices and Their Value in Yellow Fever Control, The American Journal of Tropical Medicine,1923, s1-3(1), 9-19.
- [36] Breteau, H, La fièvre jaune en Afrique-Occidentale Française; un aspect de la médecine préventive massive [Yellow fever in French West Africa; an aspect of mass-preventive medicine]. Bulletin of the World Health Organization, 1954, 11(3), 453–481.
- [37] Ministerio de la Protección Social de Colombia. [Internet]. Gestión para Vigilancia Entomológica y la Transmisión del Dengue [citado 20 enero 2021]. Colombia: 2010.
- [38] Alcalá, L., Quintero, J., González-Uribe, C., Brochero, H., Productividad de *Aedes aegypti* (L.) (Diptera: Culicidae) en viviendas y espacios públicos en una ciudad endémica para dengue en Colombia. biomedica. 2015, 35(2), 258-268
- [39] Barrera-Pérez, M.A., Pavía-Ruz, N., Mendoza-Mezquita, J. E., Torres-Arcila, N., et al. Control de criaderos de *Aedes aegypti* con el programa Recicla por tu bienestar en Mérida, México. Salud Pública de

- México,2015, 57(3), 201-210.
- [40] Focks,D.A., Chadee, D.D., Pupal survey: an epidemiologically significant surveillance method for *Aedes aegypti*: an example using data from Trinidad. Am J Trop Med Hyg. 1997 Feb;56(2):159-67 doi: 10.4269/ajtmh.1997.56.159. PMID: 9080874.
- [41] Tun-Lin, W., Kay B.H., Barnes, A., Forsyth, S. Critical examination of *Aedes aegypti* indices: correlations with abundance. Am J Trop Med Hyg. 1996 May;54(5):543-7. doi: 10.4269/ajtmh.1996.54.543. PMID: 8644913.
- [42] Romero-Vivas, C.M., Falconar, A.K. Investigation of relationships between *Aedes aegypti* egg, larvae, pupae, and adult density indices where their main breeding sites were located indoors. J Am Mosq Control Assoc. 2005 Mar;21(1):15-21. doi: 10.2987/8756-971X(2005)21[15:IORBAA]2.0.CO;2. PMID: 15825756.
- [43] Bowman, L.R., Runge-Ranzinger, S. McCall, P.J. Assessing the relationship between vector indices and dengue transmission: a systematic review of the evidence. PLoS Negl Trop Dis. 2014 May 8;8(5):e2848. doi: 10.1371/journal.pntd.0002848. PMID: 24810901; PMCID: PMC4014441.
- [44] Bang, Y. H., Pant, C. P. A field trial of Abate larvicide for the control of *Aedes aegypti* in Bangkok, Thailand.. Bulletin of the World Health Organization,1972, 46 (3), 416 - 425. World Health Organization.
- [45] Nathan, M.B., Focks, D.A., Kroeger, A. Pupal/demographic surveys to inform dengue-vector control. Ann Trop Med Parasitol. 2006 Apr;100 Suppl 1:S1-S3. doi: 10.1179/136485906X105462. PMID: 16630386.

- [46] Barrera, R., Amador, M., Clark, G.G. Use of the pupal survey technique for measuring *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) productivity in Puerto Rico. *Am J Trop Med Hyg.* 2006 Feb;74(2):290-302. PMID: 16474086.
- [47] Lenhart, A. E., Castillo, C. E., Oviedo M., Villegas. Use of the pupal/demographic-survey technique to identify the epidemiologically important types of containers producing *Aedes aegypti* (L.) in a dengue endemic area of Venezuela, *Annals of Tropical Medicine & Parasitology*, 2006 100:sup1, 53-59, DOI: 10.1179/136485906X105516
- [48] Scott, T.W., Morrison, A.C. Vector dynamics and transmission of dengue virus: implications for dengue surveillance and prevention strategies: vector dynamics and dengue prevention. *Curr Top Microbiol Immunol.* 2010;338:115-28. doi: 10.1007/978-3-642-02215-99. PMID: 19802582.
- [49] Miller, J. E., Martínez-Balanzar, A., Gazga-Salinas, D. Where *Aedes aegypti* live in Guerrero; using the Maya index to measure breeding risk. *Dengue: A worldwide problem, a common strategy.* México, DF: Ministry of Health, Mexico, and Rockefeller Foundation, 2002 Jun; 44(3): 237-242.
- [50] Fernández-Salas, I. El papel del vector *Aedes aegypti* en la epidemiología del dengue en México. *Salud Pública De México*, 1995;370..
- [51] Rodríguez Pesqueira, F.E. Estudio de la distribución espacio temporal de los serotipos de Virus Dengue aislados de mosquitos *Aedes aegypti* en la Ciudad de Tapachula, Chiapas. [Tesis Maestría] Escuela de Salud Pública de México. INSP 2013.

- [52] Nogueira, L. A. *et al.*. Short report: Application of an alternative *Aedes* species (Diptera : Culicidae) surveillance method in Botucatu City, São Paulo, Brazil. American Journal of Tropical Medicine and Hygiene. Mclean: Amer Soc Trop Med & Hygiene.2005 Aug;73(2):309-11
- [53] Arredondo-Jiménez J. I., Valdez-Delgado K., M., *Aedes aegypti* pupal/demographic surveys in southern Mexico: consistency and practicality, Annals of Tropical Medicine & Parasitology, 2006, 100:sup1, 17-32, DOI: 10.1179/136485906X105480
- [54] Romero-Vivas, C. M. E., Arango-Padilla, P. Falconar, A. K. I. Pupal-productivity surveys to identify the key container habitats of *Aedes aegypti* (L.) in Barranquilla, the principal seaport of Colombia, Annals of Tropical Medicine & Parasitology, 2006, 100:sup1, 87-95, DOI: 10.1179/136485906X105543
- [55] Barbazan, P., Tuntaprasart, W., Souris, M., Demoraes, F., Nitatpatana N., Boonyuan, W., González, J.P. Assessment of a new strategy, based on *Aedes aegypti* (L.) pupal productivity, for the surveillance and control of dengue transmission in Thailand. Ann Trop Med Parasitol. 2008 Mar;102(2):161-71, doi: 10.1179/136485908X252296. PMID: 18318938
- [56] Quintero, J., Brochero, H., Manrique-Saide, P. *et al.*. Ecological, biological and social dimensions of dengue vector breeding in five urban settings of Latin America: a multicountry study. BMC Infect Dis. 2014, 14, 38. <https://doi.org/10.1186/1471-2334-14-38>
- [57] Bisset, J.A., Marquetti, M.C., Suárez, S., Rodríguez, M.M., Padmanabha, H. Application of the pupal/demographic-survey methodology in an area of Havana, Cuba, with low densities of *Aedes aegypti* (L.). Ann Trop Med Parasitol;2006 Apr;100 Suppl 1:S45-S51. doi:

10.1179/136485906X105507. PMID: 16630390.

- [58] Garelli, F. M., Espinosa, M. O., Weinberg, D., Coto, H. D., Gaspe, M. S., Gürtler, R. E., Patterns of *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) Infestation and Container Productivity Measured Using Pupal and *Stegomyia* Indices in Northern Argentina, *Journal of Medical Entomology*, 2009, 46(5), 1176–1186. <https://doi.org/10.1603/033.046.0528>.
- [59] Midega, J. T., Nzovu, J., Kahindi S., Sang R. C., Mbogo C. Application of the pupal/demographic-survey methodology to identify the key container habitats of *Aedes aegypti* (L.) in Malindi district, Kenya, *Annals of Tropical Medicine & Parasitology*, 2006, 100:sup1, 61-72, DOI: 10.1179/136485906X105525
- [60] Danis-Lozano, R., Rodríguez, M.H., Hernández-Avila, M. Educación del jefe de familia relacionada con el género y el riesgo de reproducción de larvas de *Aedes aegypti* en el sur de México. *Salud Publica Mex* 2002; 44: 237-242. DOI: 10.1590/s0036-36342002000300007
- [61] Conde, A. M. Estudio de la longevidad y el ciclo gonotrófico del *Aedes (Stegomyia) aegypti* (Linnaeus, 1762), cepa Girardot (Cundinamarca) en condiciones de laboratorio. [Tesis de Pregrado]. Pontificia Universidad Javeriana, 2003.
- [62] Gillet, J.D., Roman, E.A., Phillips, V. Erratic hatching in *Aedes* eggs: a new interpretation. *Proceedings of the Royal Society of London, B*, 1977, 196, 223-232.
- [63] Christophers, S. *Aedes aegypti* (L.) the yellow fever mosquito: its life history, bionomics and structure. *Aedes aegypti* (L.) the Yellow Fever Mosquito: its Life History, Bionomics and Structure. 1960.

- [64] OECD, Safety Assessment of Transgenic Organisms in the Environment OECD Consensus Document of the Biology of Mosquito *Aedes aegypti*, Harmonisation of Regulatory Oversight in Biotechnology, OECD Publishing, Paris, 2018,8 <https://doi.org/10.1787/9789264302235-en>.
- [65] Dominguez, M C, Ludueña A, Francisco, F. Almiron W R., Dinámica poblacional de *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) en Córdoba Capital; Sociedad Entomológica Argentina; Revista de la Sociedad Entomológica Argentina, 2000, 59; 1-4; 12-2000; 41-50
- [66] Rueda, L.M., Patel, K.J., Axtell, R.C., Stinner, R.E. Temperature-dependent development and survival rates of *Culex quinquefasciatus* and *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae). J Med Entomol. 1990 Sep;27(5):892-8. doi: 10.1093/jmedent/27.5.892. PMID: 2231624.
- [67] Keirans, J. E., Fay, R. W. Effect of food and temperature on *Aedes aegypti* (L.) and *Aedes triseriatus* (Say) larval development. Mosq News, 1968,28, 338-341.
- [68] Barbosa, P., Michael Peters, T., Greenough, N. C., Overcrowding of Mosquito Populations: Responses of Larval *Aedes aegypti* to Stress , Environmental Entomology, 1972, 1(1),89–93, <https://doi.org/10.1093/ee/1.1.89>
- [69] Chadee, D.D. Oviposition strategies adopted by gravid *Aedes aegypti* (L.) (Diptera: Culicidae) as detected by ovitraps in Trinidad, West Indies (2002–2006), Acta Tropica, 2009, III(3),279-283, <https://doi.org/10.1016/j.actatropica.2009.05.012>.
- [70] Silva, M.R., Lugão, P.H.G., Chapiro, G. Modeling and simulation of the spatial population dynamics of the *Aedes aegypti* mosquito

- with an insecticide application. *Parasites Vectors* 2020,13, 550 .
<https://doi.org/10.1186/s13071-020-04426-2>.
- [71] Esteva, L., Vargas, C., Influence of vertical and mechanical transmission on the dynamics of dengue disease. *Math Biosci* 2000,167: 51–64.
- [72] Sukri, N.C., Laras, K., Wandra, T., Didi, S., Larasati RP, Rachdyatmaka JR, *et al.*. Transmission of epidemic dengue hemorrhagic fever in easternmost Indonesia. *Am J Trop Med Hyg.* May, 2003;68(5):529-35. doi: 10.4269/ajtmh.2003.68.529. PMID: 12812338.
- [73] Supriatna, A.K., Soewono, E., van Gils, S.A., A two-age-classes dengue transmission model. 2008, *Math Biosci* 216: 114–121.
- [74] Garba,S.M., Gumel, A.B., Abu Bakar, M.R., Backward bifurcations in dengue transmission dynamics. *Math Biosci* 2008, 215: 11–25.
- [75] Ferguson,N., Anderson, R., Gupta, S., The effect of antibody-dependent enhancement on the transmission dynamics and persistence of multiple-strain pathogens. *Proc Natl Acad Sci U S A* 1999, 96: 790–794.
- [76] Tirado, S.M.C., Yoon, K.J. Antibody-Dependent Enhancement of Virus Infection and Disease. *Viral Immunol*, 2003,16: 69–86.
- [77] Pliego, E, Velázquez, J. Markus, P. E., Fraguela, A, Increased efficiency in the second-hand tire trade provides opportunity for dengue control, *Journal of Theoretical Biology*, 2018 Jan 21;437:126-136. ISSN 0022-5193, <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2017.10.025>.
- [78] Dye, C. Competition and the population dynamics of the yellow fever mosquito, *Aedes aegypti*. [Tesis Doctoral], University of Oxford.1982.

- [79] Dye, C. Modelos para la dinámica poblacional del mosquito de la fiebre amarilla, *Aedes aegypti* Journal of Animal Ecology, 1984,53, 247-268.
- [80] Focks, D.A., Haile, D.G., Daniels, E., Mount, G.A. Dynamic life table model for *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae): analysis of the literature and model development. J Med Entomol. 1993 Nov;30(6):1003-17. doi: 10.1093/jmedent/30.6.1003. PMID: 8271242
- [81] Yang, H., da Graca, M.L., Galvani, K.C., Macoris Andrighetti, M.T., Follow up estimation of *Aedes aegypti* entomological parameters and mathematical modellings, Biosystems. 2011,103(3),360-371,ISSN 0303-2647, <https://doi.org/10.1016/j.biosystems.2010.11.002>.
- [82] Aznar, V. R., De Majo, M. S., Fischer, S., Francisco, D., Natiello, M. A., Solari, H. G. A model for the development of *Aedes (Stegomyia) aegypti* as a function of the available food. Journal of Theoretical Biology, 2015,365, 311-324.
- [83] Lana, R. M., Carneiro, T. G., Honório, N. A., Codeço, C. T.. Seasonal and nonseasonal dynamics of *Aedes aegypti* in Rio de Janeiro, Brazil: Fitting mathematical models to trap data. Acta tropica,2014, 129, 25-32.
- [84] Pliego, E., Velázquez, J. Fraguera, A. Seasonality on the life cycle of *Aedes aegypti* mosquito and its effects on dengue outbreaks, Applied Mathematical Modelling, 2017, 50 484-496, <https://doi.org/10.1016/j.apm.2017.06.003>
- [85] Yang, H.M., Amathematical model for malaria transmission considering global warming and local socio-economic conditions—the sensitivity analysis. Rev. Saude Publica 2001,35 (3), 224–231.

- [86] Romeo, V.T. Otero, M.Jr. de Majo, M. S. Fischer, S.C. Solari, H.G. Modeling the complex hatching and development of *Aedes aegypti* in temperate climates; Elsevier; Ecological Modelling. 2013, 253, 44-55.
- [87] Esteva, L., Mo Yang, H. Mathematical model to assess the control of *Aedes aegypti* mosquitoes by the sterile insect technique. Math Biosci. 2005 Dec;198(2):132-47. doi: 10.1016/j.mbs.2005.06.004. Epub 2005 Aug 25. PMID: 16125739.7
- [88] Ferreira, C. P., Yang, H. M. Estudio dinámico da populacao de mosquitos *Aedes aegypti*. TEMA (São Carlos), 2003, 4(2), 187-196.
- [89] Otero,M. Solari,H.G., Schweigmann N. A stochastic population dynamics model for *Aedes aegypti*: formulation and application to a city with temperate climate. Bull Math Biol. 2006, Nov;68(8):1945-74. doi: 10.1007/s11538-006-9067-y. Epub 2006 Jul 11. PMID: 16832731.
- [90] Pliego, E., Vasilieva, O., Velázquez, J. Fraguera, A. Control strategies for a population dynamics model of *Aedes aegypti* with seasonal variability and their effects on dengue incidence, Applied Mathematical Modelling, 2020, 81, 296319,ISSN0307-904X, <https://doi.org/10.1016/j.apm.2019.12.025>
- [91] Esteva, L., Rivas, G., Yang, H.M. Modelling parasitism and predation of mosquitoes by water mites. J Math Biol. 2006 Oct;53(4):540-55. doi: 10.1007/s00285-006-0020-3. Epub 2006 Aug 8. PMID: 16897016. México
- [92] Toro-Zapata, H. Restrepo, L. D., Vergaño-Salazar, J. G., and Muñoz-Loaiza, A. Dinámica de transmisión del Dengue clásico con control mecánico y profilaxis. Revista de Salud Pública, 2010, 12(6), 1020-1032.

- [93] Campo Duarte, D. Modelamiento matemático de la transfección con Wolbachia para las poblaciones silvestres de mosquitos *Aedes aegypti*. [Tesis Doctorado] Universidad del Valle,2018.
- [94] Arias, J., Martínez, H., Sepúlveda, L., Vasilieva, O. Parameter Estimation of Two Mathematical Models for the Dynamics of Dengue and its Vector in Cali, Colombia.Ingeniería Y Ciencia,2018, 14(28), 69–92. <https://doi.org/10.17230/ingciencia.14.28.3>
- [95] Castillo, S., Lozano, E.D. Q-Q Plot Normal. Los puntos de posición gráfica. Ini. Inv. [Internet]. 23 de marzo de 2010 [citado 25 de mayo de 2021];(2). Disponible en: <https://revistaselectronicas.ujaen.es/index.php/ininv/article/view/259>
- [96] Southwood, T.R., Murdie, G., Yasuno, M., Tonn, R.J., Reader, P.M. Studies on the life budget of *Aedes aegypti* in Wat Samphaya, Bangkok, Thailand. Bull World Health Organ. 1972;46(2):211-26. PMID: 4537483; PMCID: PMC2480713.
- [97] Livdahl,T.P., Koenekoop, R.K., Futterweit, S.G. La compleja respuesta de eclosión de los huevos de *Aedes* a la densidad larvaria. Ecol Entomol. 1984; 9: 437–42.
- [98] Ahlfors, L. V. Complex Analysis, Second edition, McGraw-Hill, New York, 1966.doi:10.1017/S0013091500012396
- [99] Lana, R.M., Morais, M.M., Lima, T.F.M., Carneiro, T.G., Stolerma, L.M., dos Santos J.P.C., *et al.*. Assessment of a trap based *Aedes aegypti* surveillance program using mathematical modeling. PLoS ONE 2018,13(1): e0190673. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0190673>

- [100] Robert, C. P, Casella, G., Monte Carlo statistical methods, (2nd ed.). New York. Estados Unidos de Norteamérica: Springer International Publishing AG.2004.
- [101] Hastie, T., Tibshirani, R., Friedman, J. The Elements of Statistical Learning, Data Mining, Inference, and Prediction, (2nd ed.). New York. Estados Unidos de Norteamérica: Springer series in statistics. 2009
- [102] Quispe, E., Carbajal, A., Gozzer, J., Moreno, B. Ciclo biológico y Tabla de Vida de *Aedes aegypti*, en laboratorio: Trujillo (Perú), Revista Rebiolest, 2014, 3(1), 91-101.
- [103] Tsuda, Y., Takagi, M. Survival and development of *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) larvae under a seasonally changing environment in Nagasaki, Japan. Environmental Entomology, 2001, 30(5), 855-860.