

PATRONES DE CO-OCURRENCIA Y CONDUCTA ALIMENTARIA DE FLEBOTOMINOS (DIPTERA: PSYCHODIDAE) COLECTADOS EN EL ESTADO FALCÓN, VENEZUELA

Co-occurrence Patterns and Feeding Behaviour of Phlebotomine Sandflies (Diptera: Psychodidae) Collected in the Falcon State, Venezuela

Dalmiro José Cazorla-Perfetti^{1}, Elsa Nieves-Blanco² y Pedro Morales-Moreno¹*

¹Laboratorio de Entomología, Parasitología y Medicina Tropical (L.E.P.A.M.E.T.), Centro de Investigaciones Biomédicas (C.I.B.), Universidad Nacional Experimental "Francisco de Miranda" (UNEFM), Estado Falcón, Venezuela. ²Laboratorio de Parasitología Experimental (L.A.P.E.X), Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes (ULA), Estado Mérida, Venezuela. *L.E.P.A.M.E.T., C.I.B., UNEFM, Apdo. 7403, Coro 4101, Estado Falcón, Venezuela. lutzomyia@hotmail.com

RESUMEN

Los flebotominos (Díptera: Psychodidae, Phlebotominae) son los transmisores de los protozoarios parásitos del género *Leishmania* spp., agentes causales de las leishmaniasis en el humano y varios órdenes de mamíferos. Mediante modelos nulos se indagó la estructura de las comunidades flebotominas (escala regional: altitudes y zonas de vida) en focos endémicos de leishmaniasis del estado Falcón, al nor-occidente de Venezuela. La aplicación de los modelos nulos reveló que a escala regional, las comunidades flebotominas se encuentran agregadas, por lo que el patrón de co-ocurrencia no puede explicarse por la hipótesis de exclusión competitiva entre las especies. El análisis de estructura gremial y la prueba de la hipótesis de los estados favorecidos mostró que, los gremios poseen patrones de co-ocurrencia estructurados al azar, sugiriendo que las especies flebotominas pertenecen a un mismo gremio en sus preferencias alimentarias, por lo que la hematofagia se presenta como un evento heterogéneo, circunstancial y oportunista. Se discute la importancia de la perturbación y homogenización de los hábitats por la acción humana en los cambios de los patrones de co-ocurrencia de las comunidades flebotominas en la región falcónica.

Palabras clave: Flebotominos, modelos nulos, conducta alimentaria, leishmaniasis, Venezuela.

ABSTRACT

The phlebotomine sandfly (Diptera: Psychodidae, Phlebotominae) are vectors of protozoan parasites of the genus *Leishmania* spp., the causative agents of leishmaniasis in humans and several mammalian hosts. The structure of the phlebotomine sandfly community was assessed using null models (regional scale: altitudes and living zones) in endemic foci of leishmaniasis from Falcon State, in North-Western region of Venezuela. Implementation of null model tests revealed that to a regional scale the phlebotomine sandfly communities are aggregated; thus, the co-occurrence patterns cannot be explained by the competitive exclusion principle among species. The guild structure analysis and favored states hypothesis showed random co-occurrence patterns for guilds, suggesting that sandfly species belong to a same guild in relation to their feeding preferences, as hematophagy could be considered as a heterogeneous, circumstantial and opportunist event. The significance of human activities on environmental perturbation and its homogenization for changing the co-occurrence patterns of the phlebotomine sandfly community in the Falcon State region is discussed.

Key words: Sandflies, null models, feeding behavior, leishmaniasis, Venezuela.

INTRODUCCIÓN

La región falcónica posee una fauna flebotomina muy variada, en cuyos focos endémicos de leishmaniasis cutánea americana (LCA) y leishmaniasis visceral americana (LVA) se

ha registrado una co-ocurrencia de 24 especies del género *Lutzomyia* spp. y una de *Brumptomyia* spp., muchas de las cuales poseen conductas de alimentación sanguínea consideradas como antropofílicas y otras como zoofílicas [6, 9, 45]. El balance entre ambas conductas de alimentación sanguínea es considerada de jugar un rol relevante en la dinámica de transmisión de las leishmaniasis, al ser las especies flebotominas zoofílicas las que introducen a *Leishmania* spp. en los ambientes perturbados, y luego las especies antropofílicas distribuyen la infección a los humanos [11].

La búsqueda o investigación acerca de los mecanismos generales que gobiernan la estructura de las comunidades naturales (“reglas de ensamble”), aún continúa representando un foco de atención importante para los ecólogos de comunidades [10,20]. Tradicionalmente, los patrones temporales o espaciales que se han observado se han asociado automáticamente a la competencia intra o interespecífica [41]. Otros modelos que intentan explicar las “reglas de ensamble” mediante competición, incluyen: estructura de talla, proporcionalidad o estructura de gremios, estados favorecidos y la nidalidad (nestedness) [24, 25]. No obstante lo discutido, la coexistencia entre las especies puede estar gobernada por fuerzas competitivas y no competitivas [25].

Los modelos nulos son métodos estadísticos y simulaciones computarizadas ampliamente empleados desde la década de los 70 del siglo XX para analizar patrones en la naturaleza [26]. En este sentido, estos modelos han servido para estudiar los patrones de co-ocurrencia [27]. Mediante los modelos nulos se comparan los datos o características de las comunidades con datos aleatorizados de un modelo conocido o imaginario, en un intento por indagar si las comunidades se encuentran estructuradas solamente mediante factores o fenómenos estocásticos [26, 27].

Cuando se analiza los estudios ecológicos hechos sobre la dinámica de transmisión de las leishmaniasis en Venezuela y particularmente en el estado Falcón, se observa que son escasos los trabajos que involucran la estructura o patrones de las comunidades flebotominas [11], información que puede aportar información útil para diseñar eficientemente un plan para el control vectorial de estas protozoosis [11]. Por ello, el objetivo del presente trabajo se basó en determinar la estructura de las comunidades de especies flebotominas mediante modelos nulos en focos endémicos de LCA y/o LVA del estado Falcón, Venezuela.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio y datos

Los datos para estimar la estructura de comunidades flebotominas se tomaron de un trabajo previo [9], el cual fue realizado en 41 localidades ubicadas a diferentes pisos altitudinales y zonas bioclimáticas del estado Falcón (10°18'08"y 12°11'46" LN; 68°14'28" y 71°18'21"LO), en la región norocci-

dental de Venezuela [9, 19]. En la TABLA I se da el listado de las especie flebotominas estudiadas, así como datos acerca de su distribución por altitud, zona bioclimática, preferencias alimentarias y métodos de captura [9, 45]. Tomándose como base la información de la TABLA I, para cada especie flebotomina se organizaron los datos empleando matrices presencia (1)-ausencia (0), las cuales son las unidades básicas fundamentales en los estudios biogeográficos y de ecología de comunidades [26].

Modelos nulos

Como índice de co-ocurrencia para determinar y cuantificar la estructura de las comunidades flebotominas, se utilizó el *C-score* o índice tablero de damas (checkerboard) de la matriz [26, 38].

Se hicieron simulaciones computacionales tomándose los datos para todos los pisos altitudinales y las zonas de vida, con la totalidad de los métodos de captura [9]. En un intento para detectar si hubo sesgo debido a los métodos de captura empleados, similarmente se hicieron cálculos computacionales pero con datos particulares de las zonas de vida, para cada una de las técnicas de captura [11]. Adicionalmente, se indagaron los patrones de co-ocurrencia en las comunidades flebotominas para todas las zonas de vida y pisos altitudinales con la totalidad de las técnicas, y para las zonas vida y las técnicas de muestreo por separado, pero determinándose si existe sesgo con las preferencias alimentarias de las hembras flebotominas [11]. Para ello se realizó un análisis de estructura gremial (guild structure analysis), empleándose como índice para cuantificar los patrones de co-ocurrencia la varianza del *C-score* (si la varianza es baja, entonces los gremios poseen patrones de co-ocurrencia muy similares), siendo los gremios (guilds) las preferencias “antropofílicas” y las “zoofílicas” de las hembras flebotominas. Como bien lo señalan Gotelli [26] y Gotelli y Entsminger [27], los gremios ecológicos son grupos de especies dentro de una comunidad que comparten recursos que les son comunes: es más probable que especies dentro de un mismo gremio interactúen o compitan por recursos que las de diferentes gremios. En este mismo orden de ideas se realizó la prueba de la hipótesis de los estados favorecidos [24], y que no es más que una variante más estricta del modelo de gremios [20]. Un estado favorecido corresponde a si la distribución de las especies entre los gremios es uniforme dentro de las comunidades [20, 27]. Es importante indicar que, para la realización de estas dos últimas pruebas se excluyeron los datos obtenidos con la aplicación de las técnicas de captura de cebo humano y trampa luminica de Shannon de elaboración propia [45], ya que al utilizar atrayentes se genera un sesgo hacia las especies flebotominas “antropofílicas” y/o fotofílicas [11].

Como algoritmo de aleatorización para la simulación, se escogió el “filas fijas- columnas fijas” (SIM9: fixed-fixed) (modelos nulos), en el cual las sumas de las filas y las de las columnas se mantienen fijas para la simulación [26, 28]. En la

TABLA I
REGISTRO DE PREFERENCIAS ALIMENTARIAS DE ESPECIES FLEBOTOMINAS Y SU DISTRIBUCIÓN POR ZONAS DE VIDA Y PISOS ALTITUDINALES EN ÁREAS ENDÉMICAS DE LCA Y/O LVA EN EL ESTADO FALCÓN, VENEZUELA

Especie de <i>Lutzomyia</i> spp.	Preferencia Alimentaria*	Zonas de Vida y distribución altitudinal**	Técnica de captura+
<i>L. evansi</i>	A	BST; BMST; MET. PBa; PMe	TL; CH; AD
<i>L. gomezi</i>	A	BST; BHP; BMST. PBa; PMe; PAL	TL; CH; AD
<i>L. lichi</i>	A	BST; BHP; BMST. BHPM. PBa; PMe; PAL	TL; CH; AD
<i>L. longipalpis s.l.</i>	A	BMST; BST. PBa	TL; PA
<i>L. panamensis</i>	A	BST; BMST. PBa; PMe, PAL	TL; CH; AD
<i>L. shannoni</i>	A	BST; BHP; BMHP. PBa; PMe	TL; AD
<i>L. ovallesi</i>	A	BST; BHP. PBa; PMe	TL; AD; CH
<i>L. rangeliana</i>	A	BST; BHP. PBa; PMe	AD; TL
<i>L. atroclavata</i>	Z	BST; BMST; BHP. PBa; PMe	AD; PA
<i>L. c. cayennensis</i>	Z	MET; BST; BMST; BHP. PBa; PMe, PAL	TL; AD; PA
<i>L. venezuelensis</i>	Z	BHP; BMST; BMHP. PBa; PMe, PAL	PA; AD; TL
<i>L. dubitans</i>	Z	BST; BHP. PBa; PMe	TL
<i>L. trinidadensis</i>	Z	MET; BST; BMST; BHP; BMHP. PBa; PMe; PAL	TL; AD; PA
<i>L. yencanensis</i>	Z	BMHP; BHP. PAL	AD
<i>L. nuñeztovaris</i>	A	BMHP. PAL	TL; CH
<i>L. erwindonaldi</i>	A	BMHP. PAL	TL; CH
<i>Sp. de Lutzomyia</i>	Z	BMHP. PAL	TL

*Preferencias alimentarias: antropofílico (A); Zoofílico (Z) datos basados en Young y Duncan [44] y Cazorla y Morales [8]. +Técnicas de captura: papel aceitado (PA); Aspiración Directa (AD); Trampa Lumínica (TL); Cebo Humano (CH). **Distribución por Zonas de Vida y piso altitudinal: Monte Espinoso Tropical (MET); Bosque Seco Tropical (BST); Bosque Muy Seco Tropical (BMST); Bosque Húmedo Premontano (BHP); Bosque Muy Húmedo Premontano (BMHP). Piso bajo: 0-400 m.s.n.m. (PBa); Piso Medio: 462-990 m.s.n.m. (PMe); Piso Alto: 1.056-1.584 m.s.n.m. (PAL); datos basados en Cazorla y Morales [8].

escogencia de los algoritmos de simulación se debe tener presente de que éstos tengan buenas propiedades estadísticas, y de que sean menos proclives a cometer errores cuando sean probados en la evaluación con matrices aleatorizadas (Error Tipo I) y estructuradas no aleatorizadas (Error Tipo II). Por estas razones expuestas, se escogió el presente algoritmo de simulación fixed-fixed (SIM9) [28].

Se generaron 5000 matrices aleatorizadas usando un algoritmo tipo permuta (*swap*), el cual comienza con las matrices originales observadas y permuta sucesivamente sus subelementos, creando de esta manera nuevas matrices aleatorizadas y barajeadas [27, 38]. Las pruebas de los modelos nulos de los *C-score* se llevaron a cabo utilizando el programa (*software*) de simulación ECOSIM versión 7.0 [28].

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

La distribución de los modelos nulos en el análisis de los patrones de distribución (co-ocurrencia) de las comunidades flebotominas a diferentes zonas de vida y pisos altitudinales reveló que, las diferencias entre el *C-score* observado y la media del índice *C-score* simulado no fueron estadísticamente significativas ($P > 0,05$). Similares resultados a éstos, se encon-

traron cuando se hizo el análisis de simulación con los datos para las diferentes zonas de vida, incluyendo todos los métodos de captura. En la TABLA II se muestran los resultados para todos los análisis de simulación señalados. Tal como se indica en la TABLA III, los estudios de co-ocurrencia con el análisis de estructura gremial (“guilds”) y la prueba de la hipótesis de los estados favorecidos, mostró que los resultados obtenidos no fueron estadísticamente significativos ($P > 0,05$).

Los resultados obtenidos en el presente estudio indican que, independientemente de las técnicas de captura, no existen diferencias estadísticamente significativas entre los valores de los *C-score* simulados y los observados, sugiriendo que las comunidades flebotominas en la región falconiana se encuentran agregadas [*Id est* (*i.e.*), presentan mayor co-ocurrencia] a escala altitudinal y de zonas de vida, por lo que se encuentran estructuradas al azar, y no se explica por reglas de ensamble de competencia, por lo que esto deja abierta la posibilidad de que otras variables, especialmente abióticas, pudieran estar operando en esta estructura comunitaria de co-ocurrencia no negativa. Contrastando con estos hallazgos, Chaves y Añez [11] detectaron patrones de co-ocurrencia no agregados en comunidades flebotominas del estado Mérida, en la región andina-venezolana, al aplicar de igual modo modelos nulos; patrones éstos que pueden deberse, como bien

TABLA II
VALORES DEL ÍNDICE C-SCORE PARA LAS COMUNIDADES FLEBOTOMINAS A DIFERENTES ZONAS DE VIDA Y PISOS ALTITUDINALES EN EL ESTADO FALCÓN, VENEZUELA

Datos	C-Score	Media ± Varianza del Índice C-Score simulado	P
Zonas de vida, incluyendo todas las técnicas de captura	0,85000	0,79984 ± 0,00106	0,10700
Zonas de vida, aspiración directa	0,71795	0,76040 ± 0,00131	0,14680
Zonas de vida, papel aceitado	0,80000	0,90220 ± 0,02237	0,64360
Zonas de vida, trampa de luz	0,93333	0,91520 ± 0,00182	0,32080
Zonas de vida, cebo humano	0,60000	0,57358 ± 0,00640	0,51300
Pisos altitudinales	0,42500	0,29542 ± 0,00044	0,1022

TABLA III
VARIANZA DEL ÍNDICE C-SCORE Y LOS VALORES DEL ESTADO FAVORECIDO PARA LAS COMUNIDADES FLEBOTOMINAS CON UNA ESTRUCTURA DE GREMIO EN ESPECIES ANTROPOFÍLICAS (A) Y ZOOFÍLICAS (Z), A DIFERENTES ZONAS DE VIDA Y ALTITUDES EN EL ESTADO FALCÓN, VENEZUELA

Datos	Varianza del C-Score	Media ± Varianza simulada del C-Score simulado	P	Estados Favorecidos	Media ± Varianza de los estados favorecidos simulados	P
Zonas de vida, incluyendo todas las técnicas de captura	0,18000	0,17677 ± 0,05145	0,68500	4,00000	2,26500 ± 1,24202	0,97500
Zonas de vida, aspiración directa	0,11112	0,15461 ± 0,04167	0,59300	3,00000	2,28000 ± 1,27688	0,86100
Pisos altitudinales	0,01210	0,08095 ± 0,00950	0,74900	1,00000	0,74700 ± 0,40339	0,92500

lo señalan estos autores, a varios factores: competencia inter-específica; diversidad de requerimientos ambientales o por los procesos históricos de especiación particulares [13, 38].

Un hecho resaltante de las leishmaniasis en la región Neotropical, es la rapidez con que se encuentran actualmente expandiendo siendo, por lo tanto, una de las principales enfermedades infecciosas emergentes [8]. Los cambios abruptos ocasionados por la destrucción de los ecosistemas naturales [*Exempli gratia* (e.g.), deforestación] ha conllevado a que los ciclos de transmisión de las leishmaniasis, como la ecología del paisaje, sufran igualmente cambios: mientras unas especies flebotominas desaparecen, otras se tornan más abundantes, o se ajustan en los ambientes perturbados, cambiándose su conducta [3, 7, 8, 15, 35]. Como bien lo señalan Agudelo y col. [3] y Petterson y Shaw [35], el calentamiento global como fenómeno físico y la pérdida de biodiversidad como fenómeno biótico [17], fenómenos que influyen en la dinámica de transmisión de otras enfermedades metaxénicas [18, 34] pudieran estar afectando igualmente los patrones eco-epidemiológicos de transmisión de las leishmaniasis, especialmente en los centros urbanos, ya que los artrópodos son muy sensitivos a los cambios del clima [17]. En este sentido, varios investigadores han realizado predicciones mediante modelajes estadísticos, que determinan que un aumento en la temperatura puede resultar en una expansión de la distribución geográfica, con el subsiguiente incremento en la prevalencia e incidencia de las leishmaniasis, de especies flebotominas del género *Phlebotomus* spp. en Asia, África y Europa [14, 31, 39]. En relación con el género Neotropical *Lutzomyia*

spp., Petterson y Shaw [35], utilizando el modelaje de nichos ecológicos, predijeron que especies vectoras de leishmaniasis propias del Amazonas brasileño (e.g., *L. whitmani*) pudieran estar potencialmente expandiéndose hacia áreas andinas aleañas, que se encuentran libres de la protozoosis, todo esto producto de los posibles cambios climáticos que ocurren por el calentamiento global [33].

Las diferencias entre los patrones de co-ocurrencia en la región andina y la falconiana pueden explicarse mediante dos hipótesis. En primer término, por la teoría del refugio del pleistoceno [32], en la que se considera que el proceso de especiación de la fauna del Neotrópico estuvo influenciado por cambios climáticos de sequía y humedad ocurridos antes y después de este periodo geológico, lo que creó parches de bosques. Esta teoría ha sido plausible para explicar el proceso de especiación del complejo *L. longipalpis* y su distribución geográfica discontinua [1]. Por otra, también se pudieran estar presentando estas diferencias por las alteraciones que introduce el humano en el ambiente y el globo terráqueo, un efecto que es evidente particularmente en la región falconiana, lo que tiende a la homogenización espacial y por ende, a un mayor contacto entre un mayor número de hospedadores vertebrados (i.e., mayor abundancia de recursos) y sus vectores flebotominos con un arreglo al azar o agregado [12]. Por lo comentado anteriormente y al revisar los trabajos de otros investigadores, esta hipótesis pudiera encontrar asidero. En efecto, Travi y col. [40] estudiando dos focos de LCA y LVA en Colombia, uno natural y otro intervenido, encontraron ma-

yor abundancia y diversidad de especies flebotominas en el ambiente natural no intervenido; por lo que concluyeron que la intervención humana afecta negativamente las comunidades flebotominas, pero que sin embargo los vectores comprobados de LCA (*L. panamensis*, *L. gomezi*) y LVA (*L. longipalpis s.l.*, *L. evansi*) se ajustaron a los ambientes modificados, lo que contribuye a mantener la endemicidad de estas protozoosis [40]. En este mismo orden de ideas, resulta llamativo el caso de la sobrevivencia de *L. longipalpis s.l.* en áreas primariamente húmedas de Bahía, en la costa atlántica de Brasil, donde generalmente no se desenvolvía, debido a su conocida distribución en regiones más secas y semixerófitas [23, 36]. Con la devastación de extensas áreas de bosques húmedo primario se ha propiciado un cambio en los patrones ecológicos de vegetación, los cuales sí permiten el desarrollo y supervivencia de *L. longipalpis s.l.*, con el subsiguiente advenimiento de la transmisión de la LVA. Por contraste, en aquellas áreas de Bahía donde aún se conserva el bosque húmedo, la LVA no se ha detectado [16, 37].

Como bien lo señalan Chaves y Añez [11], la aplicación de los modelos nulos es apenas un comienzo para comprender la dinámica de transmisión de las LTA y LVA en toda su extensión. Esto es debido a que los modelos nulos no toman en cuenta la abundancia para interpretar las interrelaciones entre las comunidades. Por lo tanto, es de vital importancia en futuros trabajos regularizar los métodos de captura, en tiempo y espacio, como un primer paso para homogenizar la información en cada foco y región, para poder de esta manera proyectar los resultados para realizar modelos e interpretaciones más generalizados. Probablemente, la no homogenización en la ejecución de los muestreos entre los estudios señalados hechos en la región andina [11] y los del presente trabajo, también contribuyó en la obtención de diversos patrones de co-ocurrencia en las comunidades de *Lutzomyia* spp. para ambas regiones. Por otra parte, para determinar los efectos de los cambios climáticos y/o procesos históricos sobre la real distribución de la fauna flebotomina es necesario aplicar nuevas metodologías y puntos de vistas, tal como los que proponen Petterson y Shaw [35], *i.e.*, los modelos de nichos ecológicos.

El análisis de las pruebas de la varianza de los *C-score* reveló que, los gremios poseen patrones de co-ocurrencia estructurados estocásticamente, siendo por lo tanto muy similares. Este resultado sugiere que las especies que se alimentan sobre humanos y las denominadas “zoofílicas”, integran una sola unidad gremial. Similares hallazgos a los del presente trabajo encontraron Chaves y Añez [11] en la región andino-venezolana, destacando que este hecho puede invalidar el criterio principal que considera a las especies como miembros de gremios diferentes, *i.e.*, especies usando diferentes recursos. Sin embargo, estos autores señalan que las especies flebotominas pueden competir cuando la fuente alimentaria sea escasa por lo que el acto de hematofagia sigue un patrón heterogéneo: la mayoría de los hospedadores son picados infrecuentemente, mientras que una porción más reducida de éstos lo son

más intensamente; es la denominada “regla 20/80”, según la cual el 20% de los hospedadores contribuye con el 80% de las transmisiones [29, 30, 44]. En *L. longipalpis s.l.*, como en otras especies de vectores se ha demostrado que, al incrementarse la densidad de los vectores, también se incrementa la conducta defensiva de los hospedadores, disminuyendo la frecuencia de las ingestas sanguíneas, siendo por lo tanto un evento denso-dependiente, influenciado por mecanismos de competición hembra-hembra mediado por el hospedador, en vez de una competición directa hembra-hembra flebotomina [42, 43]. En las áreas endémicas de leishmaniasis Neotropicales, comúnmente se observa que coexisten, en el tiempo y el espacio, tanto especies flebotominas que se alimentan de sangre humana como las que no pican al humano, así como también de numerosos hospedadores vertebrados [4, 5, 8, 21, 22, 40]. Así mismo, en dichas áreas de leishmaniasis se detecta que las hembras flebotominas pueden poseer una conducta alimentaria muy versátil y variable, dependiendo de la disponibilidad de vertebrados [2, 15, 45]. De todo lo discutido se deriva que, la “preferencia” de una hembra flebotomina hacia un determinado hospedador, por ejemplo hacia el humano (antropofilia), es un evento heterogéneo, circunstancial y oportunista determinado por un modelo con funciones lineales (distribución libre ideal), donde las densidades de las hembras flebotominas (*e.g.*, variaciones estacionales) y de los hospedadores vertebrados (movimientos) juegan un papel más fundamental [11, 30]; por lo tanto, se está en concordancia con lo que establecen Chaves y Añez [11], al considerar que no pareciera tener sentido utilizar la simple dicotomía discriminatória de “especies antropofílicas” y “especies zoofílicas”. En relación con la prueba de los “estados favorecidos”, tal como igualmente encontraron estos dos últimos autores en la región andina, las especies flebotominas en la región falconiana no tienen una distribución uniforme dentro de las comunidades, en otras palabras una especie “antropofílica” no sustituye a una “zoofílica”.

CONCLUSIONES

La aplicación de los modelos nulos reveló que a escala regional (zonas de vida, altitudes) las comunidades flebotominas en focos endémicos de LCA y LVA del estado Falcón, Venezuela, se encuentran agregadas, independientemente del método de captura, y que pertenecen a un mismo gremio en sus preferencias alimentarias. Las alteraciones medio ambientales por parte de la acción humana pudieran estar determinando los cambios de los patrones de co-ocurrencia de las poblaciones flebotominas.

AGRADECIMIENTO

Fundacite-Falcón (ProyectoS197-012), Rectorado de la UNEFM, Coro, estado Falcón, Venezuela, y Tecana American University, Miami, Florida.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- [1] ACOSTA, L.; MONDRAGÓN-SHEM, K.; VERGARA, D.; VÉLEZ-MIRA, A.; CADENA, H.; CARRILLO-BONILLA, L. Ampliación de la distribución de *Lutzomyia longipalpis* (Lutz & Neiva, 1912) (Diptera: Psychodidae) en el departamento de Caldas: potencial aumento del riesgo de leishmaniasis visceral. **Bioméd.** 33: 319- 325. 2013.
- [2] ADLER, G.; BECERRA, M.; TRAVI, B. Feeding success of *Lutzomyia evansi* (Diptera: Psychodidae) experimentally exposed to small mammal hosts in an endemic focus of *Leishmania chagasi* in northern Colombia. **Bioméd.** 23: 396-400. 2003.
- [3] AGUDELO, L.; URIBE, J.; SIERRA, D.; RUIZ, F.; VÉLEZ, I. Presence of American Cutaneous Leishmaniasis Vectors Surrounding the City of Medellín, Colombia. **Mem. Inst. Oswaldo Cruz.** 97: 641-642. 2002.
- [4] AÑEZ, N.; CAZORLA, D.; NIEVES, E.; CHATAING, B.; CASTRO, M.; DE YARBUH, A. Epidemiología de la leishmaniasis tegumentaria en Mérida, Venezuela. I.- Diversidad y dispersión de especies flebotominas en tres pisos altitudinales y su posible role en la transmisión de la enfermedad. **Mem. Inst. Oswaldo Cruz.** 83: 455 – 463. 1988.
- [5] AÑEZ, N.; NIEVES, E.; CAZORLA, D.; OVIEDO, M.; LUGO DE Y, A.; VALERA, M. Epidemiology of cutaneous leishmaniasis in Merida, Venezuela. III. Altitudinal distribution, age structure, natural infection and feeding behaviour of sandflies and their relation to the risk of transmission. **Ann. Trop. Med. Parasitol.** 88: 279-287. 1994.
- [6] AÑEZ, N.; ROJAS, A.; VARGAS, E.; MEDINA, V.; CRISANTE, G.; YÉPEZ, J. Estudio epidemiológico sobre leishmaniasis visceral en la región semiárida del occidente de Venezuela con especial referencia a la detección de infecciones inaparentes. **Bol. Malar. Salud Amb.** 52: 245-256. 2012.
- [7] BEJARANO, E.; URIBE, S.; ROJAS, W.; VÉLEZ, I. Presence of *Lutzomyia evansi*, a vector of American visceral leishmaniasis, in an urban area of the Colombian Caribbean coast. **Trans. R. Soc. Trop. Med. Hyg.** 95: 27-28. 2001.
- [8] BEJARANO, E.; URIBE, S.; ROJAS, W.; VELEZ, I. Phlebotomine sand flies (Diptera: Psychodidae) associated with the appearance of urban Leishmaniasis in the city of Sincelejo, Colombia. **Mem. Inst. Oswaldo Cruz.** 97:645-647. 2002.
- [9] CAZORLA, D.; MORALES, P. Fauna flebotomina del estado Falcón, Venezuela (Diptera: Psychodidae). **Rev. Per. Biol.** 19: 075-080. 2012.
- [10] CHASE, J. Community assembly: when should history matter? **Oecol.** 136: 489-498. 2003.
- [11] CHAVES, L.; AÑEZ, N. Species co-occurrence and feeding behavior in sand fly transmission of American cutaneous leishmaniasis in western Venezuela. **Act. Trop.** 92: 219-224. 2004.
- [12] CHAVES, L. Phlebotomine sand fly species co-occurrence at the local scale: differences between agricultural and forested areas. **Bol. Mal. Salud Amb.** 51: 35-39. 2011.
- [13] CHESSON, P.; WARNER, R. Environmental variability promotes coexistence in lottery competition systems. **Am. Nat.** 117: 923-943. 1981.
- [14] CROSS, E.; HYAMS, K. The potential effect of global warming on the geographic and seasonal distribution of *Phebotomus papatasi* in southwest Asia. **Environ. Health Persp.** 104: 724–727. 1996.
- [15] DIAS, F.; LOROSA, E.; REBELO, J. Fonte alimentar sangüínea e a peridomiciliação de *Lutzomyia longipalpis* (Lutz & Neiva, 1912) (Psychodidae, Phlebotominae). **Cad. Saúde Públ.** 19: 1373-1380. 2003.
- [16] DIAS-LIMA, A.; GUEDES, M.; SHERLOCK, I. Horizontal stratification of the sand fly fauna (Diptera: Psychodidae) in a transitional vegetation between caatinga and tropical rain forest, State of Bahia, Brazil. **Mem. Inst. Oswaldo Cruz.** 98: 733-737. 2003.
- [17] EPSTEIN, P.; DIAZ, H.; ELIAS, S.; GRABHERR, G.; GRAHAM, N.; MARTENS, W.; MOSLEY-THOMPSON, E.; SUSSKIND, J. Biological and Physical Signs of Climate Change: Focus on Mosquito-borne Diseases. **Bull. Amer. Met. Soc.** 79: 409–417. 1998.
- [18] EPSTEIN, P. Climate change and emerging infectious diseases. **Microbes and Infec.** 3: 747-754. 2001.
- [19] EWEL, J.; MADRIZ, A.; TOSI JR, J. Memoria explicativa sobre el mapa ecológico. **Zonas de vida de Venezuela.** 4ª Ed. Editorial Sucre, Caracas, Venezuela. 270 pp. 1976.
- [20] FEELEY, K. Analysis of avian communities in Lake Guri, Venezuela, using multiple assembly rule models. **Oecol.** 137: 104-113. 2003.
- [21] FELICIANGELI, M. Ecology of sandflies (Diptera: Psychodidae) in a restricted focus of cutaneous leishmaniasis in northern Venezuela. I. - Description of the study area, catching methods and species composition. **Mem. Inst. Oswaldo Cruz.** 82: 119-124. 1987a.
- [22] FELICIANGELI, M. Ecology of sandflies (Diptera: Psychodidae) in a restricted focus of cutaneous leishmaniasis in northern Venezuela. II. Species composition in relation to habitat, catching method and hour of catching. **Mem. Inst. Oswaldo Cruz.** 82: 125-131. 1987b.
- [23] FORATTINI, O. Psychodidae. Phlebotominae. Leishmanioses. Bartonelose. **Entomologia Médica.** Edgard Blücher Ltda., São Paulo, Brasil. 658 pp. 1973.

- [24] FOX, B. Species assembly and evolution of community structure. **Evol. Ecol.** 1: 201-213. 1987.
- [25] GORDON, C. The coexistence of species. **Rev. Chil. Hist. Nat.** 73: 175-198. 2000.
- [26] GOTELLI, N. Research frontiers in null model analysis. **Global Ecol. Biogeogr. Lett.** 10: 337-343. 2001.
- [27] GOTELLI, N.; ENTSMINGER, G. Swap algorithms in null model analysis. **Ecol.** 84: 532-535. 2003.
- [28] GOTELLI, N.; ENTSMINGER, G. ECOSIM: Null models software for ecology. Version 7.0. Acquired Intelligence Inc. and Kesity-Bear, Jericho, VT 05465. 2004. On line: <http://garyentsminger.com/ecosim.htm>. 11-01-2008.
- [29] KELLY, D.; MUSTAFA, Z.; DYE, C. Density-dependent feeding success in a field population of the sandfly *Lutzomyia longipalpis*. **J. Anim. Ecol.** 65: 517-527. 1996.
- [30] KELLY, D.; THOMPSON, C. Epidemiology and optimal foraging: modelling the ideal free distribution of insect vectors. **Parasitol.** 120: 319-327. 2000.
- [31] KUHN, K. Global warming and leishmaniasis in Italy. **Bull. Trop. Med. Int. Health.** 7: 1-2. 1999.
- [32] HAFFER, J. Speciation in Amazonian forest birds. **Science.** 165:131-137. 1969.
- [33] MAGNUSON, J. 150-year global ice record reveals major warming trend. **Inter-Am. Inst. Glob. Change Res.** 24: 22-25. 2001.
- [34] PATZ, J.; EPSTEIN, P.; BURKE, T.; BALBUS, J. Global climate change and emerging infectious diseases. **J.A.M.A.** 75: 217- 223. 1996.
- [35] PETERSON, A.; SHAW, J. *Lutzomyia* vectors for cutaneous leishmaniasis in Southern Brazil: ecological niche models, predicted geographic distributions, and climate change effects. **Inter. J. Parasitol.** 33: 919-931. 2003.
- [36] SCORZA, J. Información ecológica sobre Phlebotominae de Venezuela. **Bol. Dir. Malar. San. Amb.** 29: 1-10. 1989.
- [37] SHERLOCK, I. Ecological interactions of visceral leishmaniasis in the state of Bahia, Brazil. **Mem. Inst. Oswaldo Cruz.** 91: 671-683. 1996.
- [38] STONE, L.; ROBERTS, A. The checkerboard score and species distributions. **Oecol.** 85: 74-79. 1990.
- [39] THOMPSON, M.; ELNAIEM, D.; ASHFORD, R.; CONNOR, S. Towards a kala azar risk map for Sudan: mapping the potential distribution of *Phlebotomus orientalis* using digital data of environmental variables. **Trop. Med. Int. Health.** 4: 105-113. 1999.
- [40] TRAVI, B.; ADLER, G.; LOZANO, M.; CADENA, H.; MONTOYA-LERMA, J. Impact of habitat degradation on phlebotominae (Diptera: Psychodidae) of tropical dry forests in Northern Colombia. **J. Med. Entomol.** 39: 451-456. 2002.
- [41] VILCHIS, O. Modelos nulos en interacciones biológicas, una propuesta: depredación en *Criostoma riojae* zooplancton. **Cien. Ergo Sum.** 7: 153-156. 2000.
- [42] WAAGE, J.; NONDO, J. Host behaviour and mosquito feeding success – an experimental study. **Trans. R. Soc. Trop. Med. Hyg.** 76: 119 – 122. 1982.
- [43] WAAGE, J.; DAVIES, C. Host-mediated competition in a bloodsucking insect community. **J. Anim. Ecol.** 55: 171-180. 1986.
- [44] WOOLHOUSE, M.; DYE, C.; ETARD, J.; SMITH, T.; CHARLWOOD, J.; GARNETT, G.; HAGAN, P.; HILL, J.; NDHLOVU, P.; QUINNELL, R.; WATTS, C.; CHANDIWANA, S.; ANDERSON, R. Heterogeneities in the transmission of infectious agents: implications for the design of control programs. **Proc. Natl. Acad. Sci. U S A.** 94: 338-342. 1997.
- [45] YOUNG, D.G.; DUNCAN, M.A. Guide to the identification and geographic distribution of *Lutzomyia* sand flies in Mexico, the West Indies, Central and South America (Diptera: Psychodidae). **Memories of the American Entomological Institute**, Associated Publishers, Gainesville, Florida, USA. Number 54. 881 pp. 1994.