

# Simulación de Poblaciones de Insectos en Computadoras Digitales:

## Programa e implementación de la información biológica

J. E., RABINOVICH & R. J., DORTA

Departamento de Ecología  
Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas  
Apartado 1827, Caracas, Venezuela

RABINOVICH, J. E. & R. J., DORTA, 1973. Simulación de poblaciones de insectos en computadoras digitales: Programa e implementación de la información biológica. *An. Esc. nac. Cienc. biol., Méx.*, 20: 53-87.

Fecha de publicación: Junio de 1973.

**RESUMEN:** En este trabajo se presentan los resultados de la simulación del crecimiento y regulación poblacional de *Triatoma infestans* en una computadora digital. Si bien el programa de simulación fue escrito en FORTRAN, su diseño es tal que funciona de manera análoga a un lenguaje orientado a procesos ecológicos (ECOL) que están desarrollando los autores.

La población es sometida a una partición en clases: primero considerando como diferentes categorías cada una de las etapas de desarrollo del insecto (huevos, ninfas I a V, y adultos); cada categoría fue a su vez subdividida en clases de edades en unidades semanales; finalmente, la categoría adulto fue dividida en machos y hembras.

Se estableció la matriz de transición, es decir, las funciones que permiten evaluar la probabilidad de transferencia de una clase a otra, en base a la información biológica. Se utilizaron dos tipos fundamentales de funciones de transición: de supervivencia y reproducción. Estas funciones expresan la probabilidad de un individuo de pasar vivo de una edad a otra, y la capacidad de reproducción por hembra por semana, respectivamente, y se dan en función de las principales variables que las afectan: la temperatura y la densidad.

Se describe en forma detallada la cuantificación de la información biológica para poder expresar las probabilidades de transición en función de la temperatura y la densidad; también se demuestra la forma en que se implementan dichas funciones en el programa de simulación, y se da una breve descripción de las características generales de dicho programa.

Los resultados indican que: a) la equivalencia entre individuos es de fundamental importancia, ya que su inclusión produce resultados cuantitativos muy distintos a suponer que todos los individuos tienen el mismo "valor", b) tanto el número de colonizadores como su composición en clases de edades tienen poca importancia, ya que cualquier diferencia inicial desaparece en aproximadamente 40—50 semanas de simulación; c) el efecto de la temperatura es de suma importancia, en especial el de la temperatura fluctuante, que mantiene las poblaciones en permanente oscilación.

## 1. INTRODUCCIÓN

Las computadoras han pasado a ser una parte importante de muchas de las actividades del hombre. Su enorme capacidad de memoria y su gran rapidez de cálculo hacen que la gama de aplicaciones que tienen en casi cualquier campo sea enorme. No se discute su utilidad cuando se trata de manejar grandes volúmenes de datos, llevar a cabo gigantescas cantidades de cálculos y organizar cualquier clase de información. Sin embargo cuando se toca el aspecto de la simulación de procesos biológicos, particularmente los de tipo ecológico, surgen muchas dudas acerca de la adecuación de este instrumento para tratar de llevar a cabo esa función. Concretamente en el caso de la entomología, existe una gran desconfianza que una máquina y su programador puedan simular ese maravilloso paquete de vida que es el mundo del insecto.

Personalmente creemos que esa desconfianza está justificada. ¿Qué computadora, por más poderosa que sea, y qué programador, por más habilidad que tenga, podrían simular las mil y una pequeñas pero importantes facetas de la vida de un insecto? ¿Cómo es posible transformar en fríos números y abstractas funciones (que es la materia prima sobre la cual trabaja la computadora) el colorido mundo de las flores, el fascinante mundo de los olores, o el terrible mundo de los depredadores, que rodea a cada insecto?

Sin embargo, a pesar de una serie de limitaciones que impiden que una computadora refleje fielmente el dinamismo del mundo real, su uso en programas de simulación puede ser de gran utilidad para comprender mejor muchos procesos de la vida de los insectos.

¿Por qué y para qué se recurre a las investigaciones de simulación en computadoras digitales? Es muy común que sea difícil o imposible experimentar con el mundo real; a veces porque se requieren enormes recursos, ya sean éstos humanos, de tiempo o de dinero; otras veces porque existe el riesgo de desequilibrar e incluso destruir el sistema real. En casos como estos, cuando se dispone de un mínimo de información crítica sobre los procesos biológicos y los factores que los afectan, dicha información puede organizarse y programarse en la computadora y así estudiar el efecto de cambios que sería imposible estudiar de otra manera.

Los resultados de los experimentos de simulación proveen al investigador de una gran cantidad de valiosa información en numerosos aspectos. Pero en nuestra opinión son tres los más importantes: 1) nos demuestra cuáles son aún las principales lagunas en nuestros conocimientos acerca de los procesos que se estudian, 2) se puede evaluar la importancia relativa de las diferentes variables del problema que se está investigando, y 3) se pueden hacer predicciones sobre lo que sucedería si se dan una serie de condiciones que interesa evaluar.

A pesar que en los últimos años ha habido un avance notable en el diseño de nuevos lenguajes de programación en computadoras, ya que se han construido lenguajes cada vez más poderosos, más flexibles y más simples (FORTRAN IV; ALGOL, PL1), la necesidad de estar atendiendo detalles de programación ha sido siempre una dificultad para los investigadores. Por ello recientemente han aparecido una serie de *lenguajes orientados* a problemas concretos que simplifi-

can la labor de programación, permitiendo que el investigador se concentre en el problema que le interesa. Lenguajes de simulación como el GPSS, SYMSRIPT, SYMULA, SIMPAC, CMSP y otros, tienen justamente esa función.

Desgraciadamente no existe un lenguaje orientado para uso del ecólogo. Nosotros hemos estado trabajando en tal sentido pues creemos que es una necesidad impostergable. Siguiendo el esquema de Leslie (1945, 1948) de expresar el crecimiento de una población animal por métodos de operación de matrices, estamos desarrollando un nuevo lenguaje, que hemos denominado ECOL; este sistema de programación incluye un programa traductor (compilador) cuyo trabajo consiste en convertir la descripción hecha en lenguaje familiar al ecólogo, en otra, orientada a la computadora. Se elimina así la necesidad de atender una multitud de detalles de programación y optimización de algoritmos, y el usuario se concentra en los aspectos conceptuales y relacionales de su modelo.

Un modelo construido en el lenguaje de simulación de sistemas ecológicos (ECOL) debe especificar:

1. Una partición de cada población en estadios (por ejemplo, huevos, ninfas y adultos, si se tratase de insectos paurometábolos), y éstos a su vez en clases (según un número arbitrario de parámetros o características que se desee considerar: edad, sexo, talla, etc.);
2. La forma de transición entre clases: por ejemplo, el paso de una clase de edad a la siguiente a través del factor supervivencia;
3. Los datos de que se dispone y los resultados que se desean. Datos típicos de entrada serían: tablas de vida, tasas de mortalidad, de natalidad y de migración, longevidades, etc. Resultados típicos serían: curvas de crecimiento poblacional, pirámides de edades, curvas de reproducción, índices como tasa intrínseca de crecimiento, tendencias poblacionales, etc.

Como un ejemplo del funcionamiento del lenguaje ECOL hemos preparado una versión equivalente en lenguaje FORTRAN que permitirá visualizar la forma en que se puede implementar la información biológica para simular el crecimiento de poblaciones de insectos. Para ello hemos seleccionado como caso de trabajo a *Triatoma infestans* (Hemiptera: Reduviidae), especie para la cual se dispone de mucha información biológica, en función de una serie de variables que permite un adecuado estudio de experimentación numérica. Dichas variables (densidad, temperatura, y equivalencia entre individuos) y su efecto sobre diversos aspectos de la biología de *T. infestans* fueron primero ajustadas mediante el método de cuadrados mínimos a diversas funciones, para tener así una expresión matemática que permitiera a la computadora llevar a cabo los cálculos; luego se utilizaron para hacer experimentaciones numéricas. Además de estas tres variables, también se experimentó con el número inicial de individuos (colonizadores).

Para la exposición de este estudio demostraremos primero el tipo de partición a que fue sometida la población de *T. infestans*, luego la forma en que se manejó la información biológica para transformarla en las funciones con las cuales opera el programa, y finalmente la forma en la cual dichas funciones son implementadas en el programa.

## 2. PARTICIÓN DE LA POBLACIÓN

En la Fig. 1 se ha diagramado la forma en la cual se llevó a cabo la partición de la población de *T. infestans*. Por ser un insecto paurometábolo, la primera partición realizada fue: huevos, 5 estadios ninfales y el estado adulto. Luego el estado adulto fue dividido en dos clases según su sexo, y finalmente cada clase fue a su vez dividida en categoría de edades. En este caso particular, para la división en categorías de edades se seleccionó la semana como la unidad temporal, ya que la mayor parte de la información biológica disponible estaba expresada en estas unidades; así, el caso especial diagramado en la Fig. 1 representa la situación de *T. infestans* a una temperatura de 30°C, en donde las casillas de cada una de las categorías reconocidas representa una semana de edad. Debe imaginarse que en cada casilla existe un cierto número de individuos con las características que definen a esa casilla (estadio, edad, y además sexo en el caso de adultos).

Para los efectos de simulación lo esencial es determinar las reglas del juego, es decir, cómo se entra y cómo se sale de cada casilla, lo cual está indicado por las flechas que van de una casilla a otra. Dichas flechas, que representan las *funciones de transición*, son de dos tipos: las de supervivencias (SH, SN y SA, para huevos, ninfas y adultos respectivamente) y la de reproducción (M). Nótese que las funciones de supervivencia conectan no sólo las casillas de una edad a la siguiente dentro de un mismo estadio, sino también las casillas de la última edad de un estadio a la primera edad del estadio siguiente. El número de casillas en cada estadio es una variable dentro del programa de simulación; concretamente, depende de la temperatura. Por eso el comienzo de un estadio y el final de ese estadio se han designado con las letras K y N respectivamente (así, K2 es la primera semana de vida de la ninfa 2 y N2 es la última semana de vida de la ninfa). En el caso de adultos hembras, se ha distinguido también como variable que dependen de la temperatura, la primera ( $\alpha$ ) y última ( $\beta$ ) de las edades reproductoras. M, la función de reproducción será, entre otras cosas, función de la edad de la hembra reproductora.

El diagrama de la Fig. 1 es una representación estática del posible flujo de individuos en una población. Dicho diagrama se complementa con el de la Fig. 2, en el cual se muestra, ya en forma dinámica con los resultados obtenidos de la computadora, el flujo de individuos de una cohorte (conjunto de individuos que tienen la misma edad). Aquí se puede observar, a lo largo de las sucesivas semanas de simulación, el destino de 1000 huevos, todos de la misma edad. El número que aparece entre paréntesis a la derecha del número de individuos representa el porcentaje con que individuos de dicha edad se encuentran en la población; habiendo comenzado la simulación con una cohorte de 1000 huevos ese porcentaje permanece con un valor de 100% hasta que aparecen los adultos que son diferenciados por sexos.

Puede observarse que hay una disminución progresiva en el número de individuos debido al efecto de la función S (SH, SN, o SA según el caso), hasta que se alcanza la primera edad reproductora y comienza a actuar la función M (línea de puntos).

## FLUJO DE INDIVIDUOS

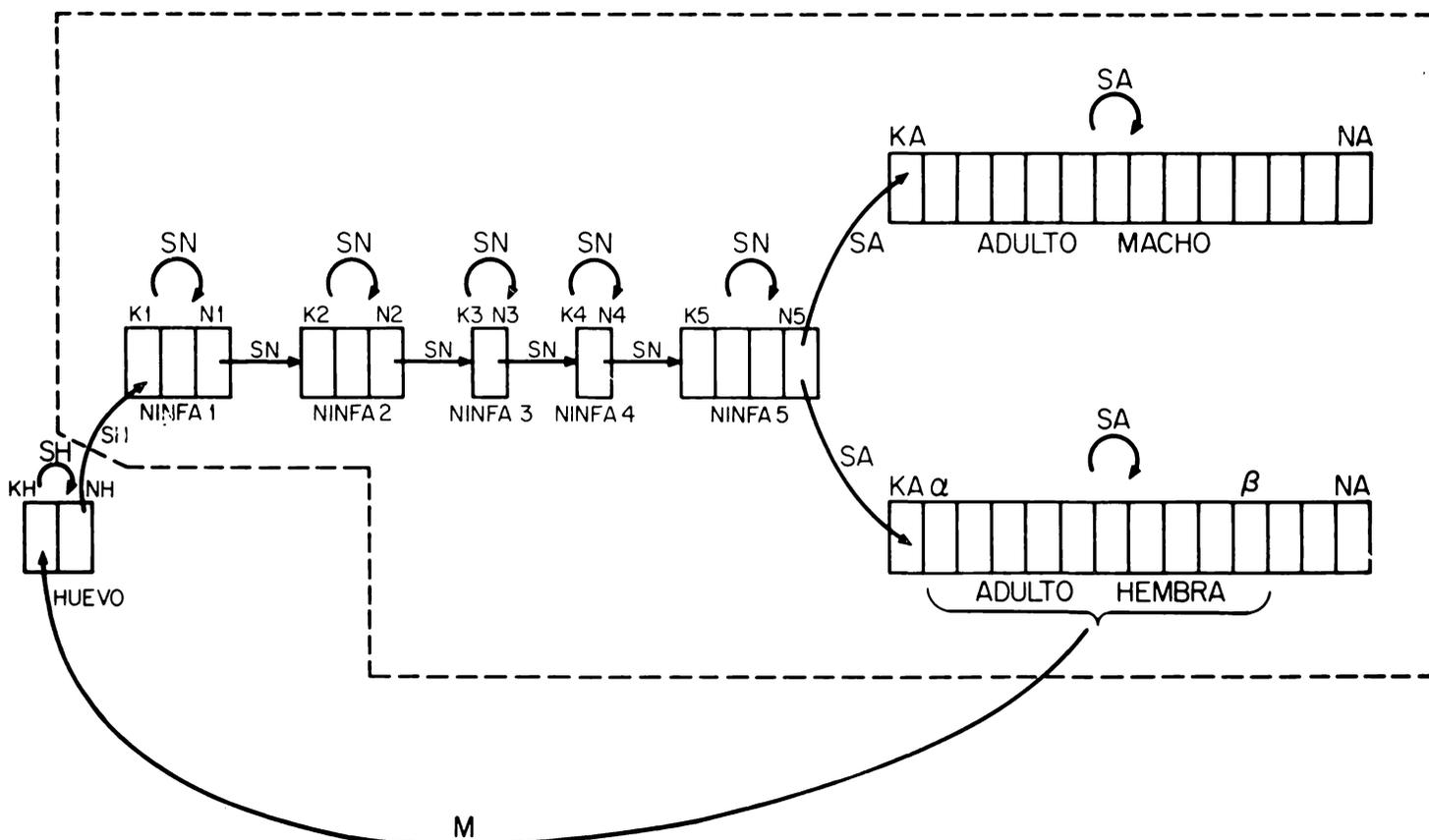


Fig. 1. Diagrama del flujo de individuos que ejemplifica la partición de la población de *Triatoma infestans*. Cada casilla representa una semana de edad de cada una de las clases de la partición. La duración de vida de cada estadio de desarrollo corresponde a los datos de laboratorio ajustados estadísticamente para una temperatura de 30°C. Este diagrama representa el esquema básico de operación del lenguaje ECOL. Para la interpretación de los símbolos véase el texto.

Se desprende claramente tanto de la Fig. 1 como de la 2 que es de suma importancia una adecuada evaluación de S y M. Dicha evaluación, desde luego, debe incluir el efecto de aquellas variables que se consideran importantes, es decir, deben hacerse S y M funciones de aquellos factores que tienen un efecto biológico importante. Dado que es éste un paso fundamental y crítico en el desarrollo del modelo de simulación, presentaremos a continuación, con cierto detalle, el proceso seguido para establecer, a partir de la información biológica conocida, las funciones S y M.

### 3. CUANTIFICACIÓN DE LA INFORMACIÓN BIOLÓGICA

Se desea establecer una serie de expresiones matemáticas que permitan calcular los valores de SH, SN, SA y M en función de dos variables importantes: la densidad y la temperatura. La densidad será una variable dependiente del tiempo pero *interna*, es decir, sus valores son propiamente los resultados de aplicar el proceso de simulación; la temperatura es también una variable dependiente del tiempo, pero *externa*, es decir se le pueden asignar valores independientemente del proceso mismo de simulación.

Antes de pasar a describir el método según el cual se obtuvieron las expresiones para SH, SN, SA y M, se hace necesario una aclaración sobre las variables densidad y temperatura. La variable densidad podría incorporarse directamente, es decir, tomar como valor de la densidad en cada instante la suma de individuos de las distintas clases en ese instante. Sin embargo, aunque este sería el proceder más sencillo, al mismo tiempo sería el menos realista, ya que implica aceptar que todos los individuos de la población tienen igual "valor". Obviamente no podemos aceptar que tanto una nifa de primer estadio como un adulto sean totalmente equivalentes: en términos de utilización de recursos, por ejemplo, 100 ninfas de primer estadio no interfieren ni compiten entre sí por el alimento de la misma manera en que lo harían 100 adultos. Es difícil encontrar un buen criterio para *hacer equivalentes* individuos de diferentes características. Afortunadamente, para el caso concreto de *T. infestans*, existe un criterio aceptable: la cantidad de sangre ingerida por cada estadio de desarrollo y por los adultos de ambos sexos (Perlowagora-Szumlewicz, 1969). A partir de esta información se ha podido calcular un valor de equivalencia entre individuos, tomando como unidad la cantidad de sangre ingerida por un adulto hembra (Tabla 1). Así, según esta tabla, desde el punto de vista del efecto de la densidad sobre el crecimiento poblacional, aproximadamente 71 ninfas de primer estadio producen la misma acción que una hembra. Nótese que el macho tiene un valor de equivalencia menor que el de la hembra: aproximadamente 3 individuos machos producen el mismo efecto que 2 individuos hembra. Es también interesante hacer notar que las ninfas de quinto estadio son las únicas que tienen un valor de equivalencia superior al de las hembras: tres individuos hembras "valen" aproximadamente tanto como dos individuos del quinto estadio ninfal. Más adelante, al analizar los resultados de la simulación del crecimiento poblacional, veremos el efecto que produce suponer que existe esta diferencia entre individuos.

El efecto de la variable temperatura ha sido incorporada a la simulación como una variable externa que se hace depender del tiempo. Para hacer esta simulación más realista se ha preferido hacer oscilar la temperatura de una forma que, por simplicidad, se ha elegido sinusoidal. Se seleccionó un período de 48 semanas, lo cual reproduce una fluctuación de temperatura de tipo estacional, ya que cada 24 semanas se pasaría de un máximo a un mínimo (verano a in-

TABLA 1. CANTIDAD DE SANGRE INGERIDA POR CADA ESTADIO DEL CICLO EVOLUTIVO DE *T. INFESTANS* Y VALOR DE EQUIVALENCIA ENTRE ESTADIOS

ESTADIO	Peso medio de sangre ingerida (en mg) *	Valor de equivalencia en relación a la ♀
I	3,6	0,014
II	13,3	0,053
III	45,4	0,182
IV	175,4	0,700
V	360,5	1,445
♂	161,3	0,647
♀	249,4	1,000

\* Datos de Perlowagora-Szumlewicz (1969).

vierno). Cuando se quiere evaluar el crecimiento poblacional a temperaturas constantes basta con establecer la amplitud en cero para que a lo largo de la simulación la temperatura mantenga el valor de la media. Por otra parte, este sistema de hacer variar la temperatura según una función sinusoidal nos permitirá experimentar numéricamente con los valores de la media anual y con los valores de la amplitud, obteniendo así una evaluación por separado del efecto de cada uno de estos componentes.

Incorporar el efecto de la temperatura sobre el crecimiento poblacional de *T. infestans* nos enfrenta con varias dificultades. Como veremos más adelante existen datos en la bibliografía que nos permiten conocer el efecto directo de una dada temperatura constante sobre la mortalidad de los diferentes estadios de desarrollo de *T. infestans*. Sin embargo, la mortalidad también está indirectamente afectada cuando la duración de vida en cada estadio cambia con la temperatura. Aunque también se conocen datos de este tipo a temperaturas constantes, su efecto es muy distinto cuando se trata de temperaturas fluctuantes; así supongamos que a 15°C las ninfas I completan su desarrollo en siete semanas, a 20°C y 25°C en cinco semanas, y a 30°C en tres semanas; debido a los cambios de tipo sinusoidal de la temperatura una ninfa de primer estadio que comienza su desarrollo cuando la temperatura es de 30°C, ¿cuánto tiempo después pasará a ninfa II si a medida que se va desarrollando la temperatura baja hasta un mínimo de 20°C en 24 semanas? A menos que se dispongan de datos de laboratorio exactamente a las mismas temperaturas fluctuantes no se podrá conocer la respuesta. Hemos optado por la siguiente solución a esta dificultad:



FIG. 2. Diagrama del flujo de individuos de una cohorte según fue impreso por la computadora. Para su interpretación véase el texto.

el tiempo de desarrollo se hace en función de la temperatura media anual (una constante a lo largo de la simulación), mientras que el efecto directo de la temperatura sobre la mortalidad individual se hace en función de la temperatura semanal, es decir, de la temperatura efectiva en cada unidad de tiempo de simulación. Hechas estas aclaraciones, veamos entonces cómo se llega a las expresiones matemáticas que permiten calcular los coeficientes de supervivencia y de reproducción.

#### a) Supervivencia de adultos

En la Fig. 3 se ha resumido el proceso según el cual se establece la expresión que da la supervivencia semanal de los adultos. Se parte de la información provista por Perlowagora-Szumlewicz (1969) sobre la cantidad de adultos hembras que mueren a diferentes edades y a diferentes densidades; dicha información, expresada en forma de tabla, es ajustada a una familia de curvas mediante el método de los cuadrados mínimos. Como nos interesa expresar la información en términos de supervivencia y no de mortalidad, se lleva a cabo una transformación por la cual los mismos resultados quedan dados en forma de una familia de curvas de supervivencia a diferentes densidades, es decir, curvas de  $l_x$  (= probabilidad de llegar vivo a cierta edad  $x$ ) en función de  $x$ . Inmediatamente se realiza una segunda transformación que nos da la supervivencia en unidades semanales, es decir, de una cierta semana de edad a la siguiente. Para ello se calcula la razón entre la probabilidad de llegar vivo a una cierta edad y la probabilidad de llegar vivo a la edad anterior en la curva de supervivencia. En este caso particular el intervalo de edades de las curvas de supervivencia fue de 50 días, ya que a esos intervalos correspondían los valores con los cuales se hicieron los ajustes. Para llevar esa razón a unidades de semanas hay que tomar la raíz de un orden, el cual se calcula dividiendo 50 entre 7 (obteniéndose 7.14).

Cuando se dibuja el gráfico de la supervivencia semanal en función de la edad para las diferentes densidades se observa algo notable: la familia de curvas se transforma en una familia de rectas horizontales, indicando que desaparece la dependencia con la edad. Es ésta una situación particular para los datos de *T. infestans* y que puede no resultar así en otras situaciones; la razón es que cuando las curvas de supervivencia en función de la edad tienen una forma de tipo exponencial, la supervivencia de una edad a la siguiente es independiente de la edad. En el caso particular de *T. infestans* el ajuste de los datos a una curva exponencial dio resultados estadísticamente significativos.

Disponiendo ahora de la información de la supervivencia semanal expresada exclusivamente en función de la densidad, era posible ensayar un ajuste por cuadrados mínimos que permitiera expresarla mediante una sola curva. Tanto el ajuste lineal como el exponencial dieron resultados estadísticamente significativos; como el coeficiente de correlación del ajuste exponencial ( $r = 0.9997$ ) fue algo más alto que el del ajuste lineal ( $r = 0.99615$ ), se optó por el primero de ellos. Dado que tal decisión dependió solamente de nuestro juicio, se ha representado esta función recuadrada como Hipótesis 1. La evaluación de

## SUPERVIVENCIA DE ADULTOS

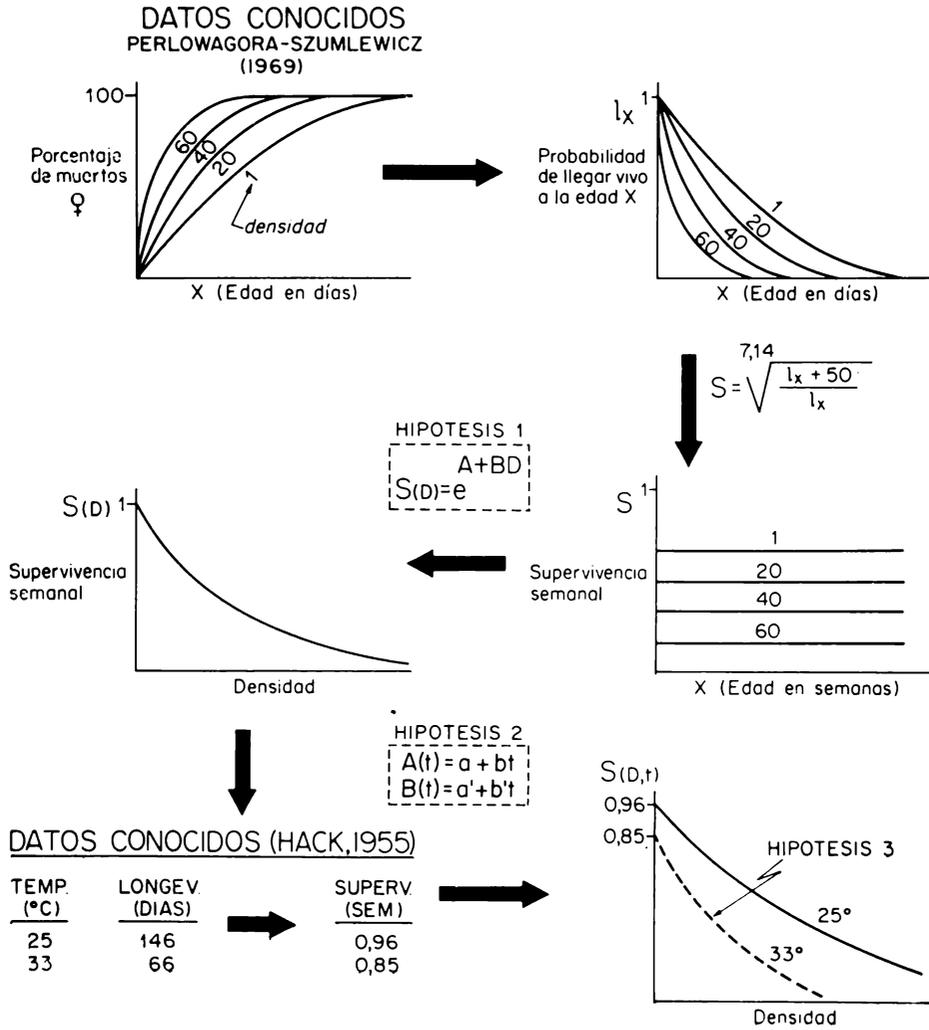


FIG. 3. Adaptación de la información biológica para obtener la expresión matemática que permita calcular la supervivencia de los adultos en función de la temperatura semanal y la densidad.

los coeficientes de la función exponencial dio como resultado  $A = -0,04317$  y  $B = -0,006533$ .

Falta incorporar a esta expresión el efecto de la temperatura. Para ello se recurrió a los datos de Hack (1955) quien llevó a cabo una serie de experimentos a dos temperaturas distintas (25 y 33°C), a cada una de las cuales, entre otras cosas, evaluó la longevidad en días. Dicha información sobre la longevidad de los adultos fue transformada, de una manera similar a la anterior, en supervivencia semanal. Para incorporar estos datos del efecto de la temperatura sobre la supervivencia semanal es necesario conocer su efecto sobre los coeficientes A y B de la dependencia de la supervivencia semanal respecto a la densidad. No existen datos biológicos de la *interacción* entre el efecto de la densidad y temperatura, de manera que se tomó la decisión arbitraria de suponer que los coeficientes A y B dependen de la temperatura en forma lineal; por ello también se expresan  $A(t) = a + bt$  y  $B(t) = a' + b't$  recuadrados como Hipótesis 2. Pero aún suponiendo aceptables estas hipótesis, faltaba evaluar el *grado* de interacción entre densidad y temperatura; es decir ¿la curva a 33°C es paralela, se aleja o se acerca a la curva a 25°C? Hemos optado por suponer una tercera Hipótesis: que la curva a 33°C se aleja progresivamente de la curva a 25°C a medida que aumenta la densidad. La razón para haber hecho esta suposición es que interpretamos el efecto de la densidad sobre la supervivencia semanal como un indicador de un proceso de competencia; a su vez un aumento en la temperatura en general produce un aumento en el metabolismo de los insectos, por lo cual es razonable suponer que hay un aumento en la competencia; por esta razón creemos que tiene sentido ecológico el ir apartando progresivamente las dos curvas con el aumento de la densidad.

Conocidas las supervivencias semanales a todas las densidades para la temperatura de 25°C y la supervivencia semanal a densidad 1 para la temperatura de 33°C, y aceptadas las Hipótesis 2 y 3, el ajuste por cuadrados mínimos a los datos disponibles permite obtener, en una sola expresión matemática, la dependencia de la supervivencia semanal con la temperatura y la densidad *simultáneamente*. Al pie de la Fig. 3 se encuentra dicha expresión con los valores numéricos de todos los coeficientes. En otras palabras, conocidas la densidad y la temperatura de una semana cualquiera, se puede evaluar el factor de supervivencia de los adultos para pasar a la edad siguiente (flechas SA de la Fig. 1).

#### b) *Supervivencia de huevos*

En la Fig. 4 se puede ver, también una forma diagramática, el método empleado para obtener una expresión que calcule la supervivencia semanal de los huevos. Se utilizaron nuevamente los datos de Hack (1955) para la información del efecto de la temperatura entre 25°C y 33°C, y los de Perlowagora-Szumlewicz (1969) para temperaturas inferiores a 25°C. Primeramente se ajustaron los datos de Hack (1955) a una recta que permitió conocer el porcentaje de emergencia (= eclosión) para temperaturas iguales o mayores que 24°C; para temperaturas menores que 24°C, los datos de Perlowagora-Szumlewicz (1969) indican que la gama de cambios de temperatura que imperaba en su laboratorio

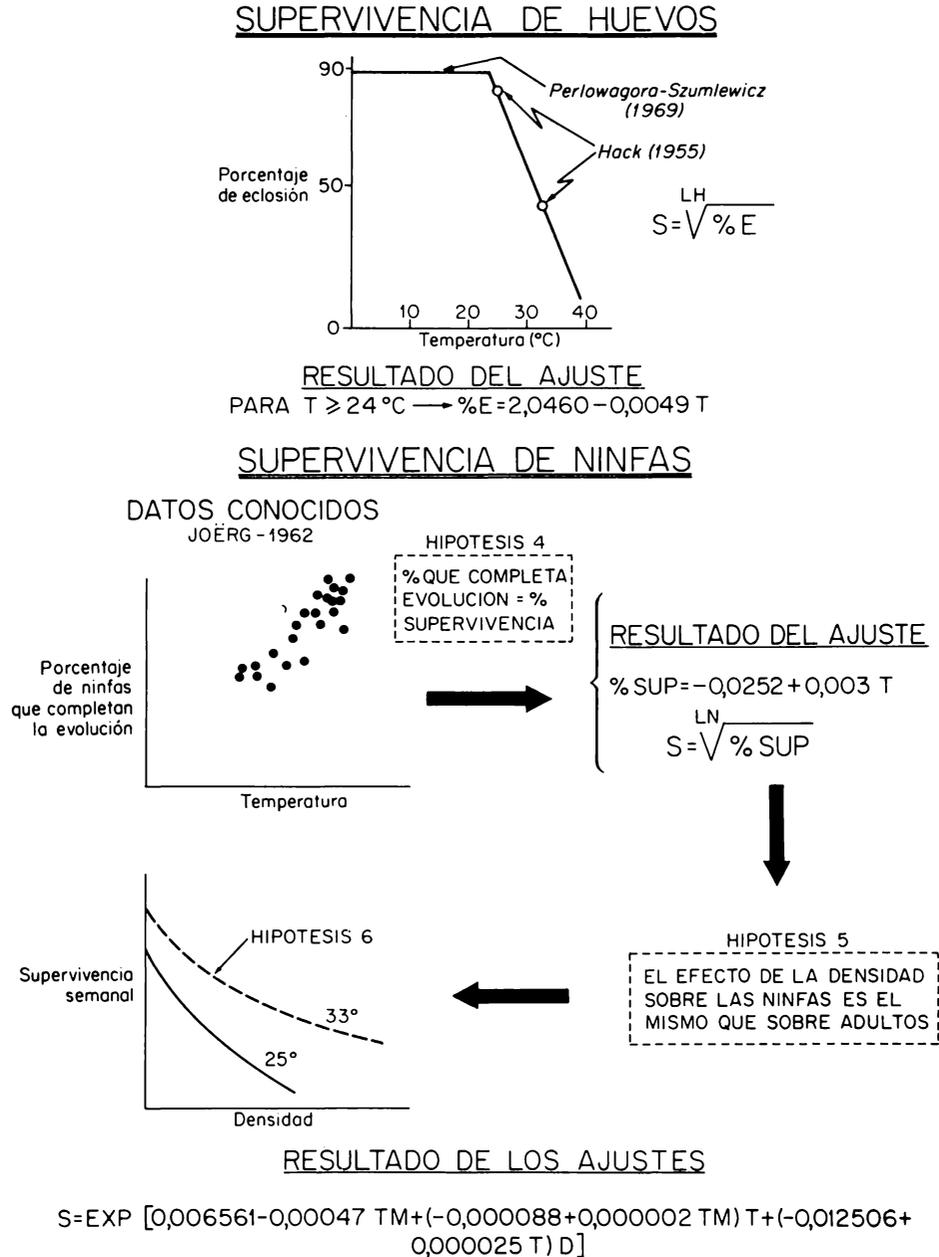


FIG. 4. Adaptación de la información biológica para obtener las expresiones matemáticas que permitan calcular la supervivencia de los huevos y las ninfas en función de las temperaturas semanales y medias anuales, y de la densidad.

no afectaba mayormente el porcentaje de eclosión de los huevos; por ello se ha mantenido el porcentaje de eclosión constante a temperaturas menores que 24°C (%E = 88%). Conocida la duración del estadio huevo (LH) es posible calcular la supervivencia semanal de los huevos simplemente tomando la raíz LH del porcentaje de eclosión. Como hemos discutido, y como veremos en detalle más adelante, el valor de LH será una función de la temperatura media anual. Es evidente que la supervivencia de los huevos dependerá solamente de la temperatura, ya que los cambios de densidad de la población no afectarán para nada la probabilidad de un huevo de completar un ciclo de desarrollo. Por eso en la expresión que da la supervivencia semanal de los huevos SH es función de la temperatura solamente.

c) *Supervivencia de las ninfas*

También en la Fig. 4 aparece diagramado el método utilizado para obtener la expresión de la supervivencia semanal. En este caso los únicos datos disponibles son los de Joërg (1962) quien llevó a cabo una serie de experimentos a temperaturas constantes y evaluó el porcentaje de ninfas que completaban su evolución. Los datos presentados por Joërg (1962) estaban dados exclusivamente en forma gráfica, pero lo suficientemente claros como para utilizarlos para construir una tabla que permitió llevar a cabo un análisis de correlación y regresión; dicho análisis dio por resultado un índice de correlación  $r = 0.8424$  (significativo al 5%), y los valores  $a = -0.0252$  y  $b = 0.005$  para los coeficientes de regresión. Al igual que con los huevos y los adultos, una vez conocida la supervivencia, ésta se transforma en supervivencia semanal aplicando la raíz de orden LN (donde LN es la duración del estadio ninfal, y que depende de la temperatura media anual).

Es importante hacer notar que la información provista por Joërg (1962) no es exactamente la supervivencia ninfal, que es el dato que debería haberse usado. Sin embargo, ya que en el experimento de Joërg el tiempo de observación fue de 400 días, es decir, muy superior a los tiempos más cortos de desarrollo a las temperaturas más altas, hemos supuesto que el porcentaje que completa la evolución puede tomarse como equivalente a porcentaje de supervivencia; es decir, que en el experimento de Joërg aquellas ninfas que no hubieran completado su desarrollo en el lapso de 400 días podían considerarse como ninfas muertas.

No existe en la literatura ninguna información acerca del efecto de la densidad sobre la supervivencia de las ninfas. Por ello nos hemos visto obligados a hacer la Hipótesis 5: suponer que el mismo tipo de efecto de densidad conocido para los adultos también es aplicable a las ninfas. No existe ninguna base biológica o ecológica para suponer que esto es cierto, pero dado que no había manera de proceder con la simulación mientras no se dispusiera de esta información, se optó por hacer dicha suposición en la creencia que ella era menos lesiva de la realidad que cualquier otro tipo de suposición arbitraria.

Cabe hacer notar que el efecto de la temperatura sobre la supervivencia de las ninfas es de *sentido contrario* al correspondiente sobre los adultos; es decir,

a un aumento de temperatura un mayor número de ninfas completan evolución, mientras que la supervivencia de adultos era menor. Esto explica por qué la Hipótesis seis, que responde a un razonamiento similar al expuesto para los adultos, supone una interacción inversa entre densidad y temperatura, además que la curva de 33°C está por encima de la de 24°C.

Como resultado de este proceso de ajuste de los datos se obtiene una expresión matemática que relaciona la supervivencia de las ninfas con la densidad y la temperatura, tanto media (TM) como semanal (T).

#### d) Duración del desarrollo

Aunque es probable que la duración del desarrollo se vea afectada por la densidad, ya que a densidades más altas menores son las posibilidades de alimentación y, por lo tanto, más larga la duración del desarrollo, al no haber ningún tipo de información biológica al respecto se prefirió restringir la dependencia de la duración del desarrollo exclusivamente a la temperatura.

Los datos de Perlowagora-Szumlewicz (1969) permiten hacer un ajuste lineal entre la temperatura y la duración completa del desarrollo desde que un huevo es depositado hasta que éste se transforma en adulto (Fig. 5). Como hemos expuesto anteriormente, aquí nos referimos a la temperatura media anual ya que no fue posible evaluar el efecto de una temperatura semanal fluctuante.

Como se deseaba conocer el efecto de la temperatura sobre cada uno de los estadios de desarrollo, particularmente el de huevo, el conjunto de todos los estadios ninfales, y el de adultos, se utilizaron los datos de Rabinovich (1972) para complementar el efecto global de la temperatura sobre el desarrollo completo. Se recurrió a hacer la Hipótesis siete, en la cual suponemos que la duración relativa del desarrollo obtenida por Rabinovich (1972) a 25°C se mantenía a las otras temperaturas medias a utilizar en la simulación (15, 20 y 30°C). De esta manera hemos obtenido una tabla que nos permite conocer, dada una de las cuatro temperaturas medias, cuál es el tiempo, en semanas, que durará el desarrollo de cada estadio de *T. infestans*.

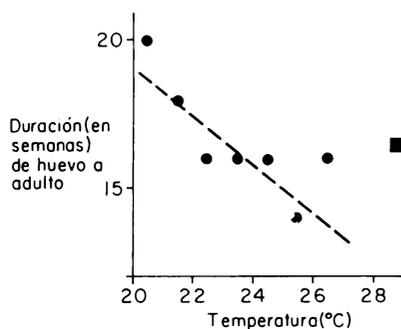
#### e) Reproducción

Para la dependencia de la reproducción de *T. infestans* de la densidad y la temperatura, también se disponía de datos de Perlowagora-Szumlewicz (1969) y de Hack (1955) (Fig. 6). El promedio de huevos producido por una hembra durante su vida en función de la densidad se ajusta perfectamente a una curva de tipo exponencial, de la forma  $e^{A \cdot D}$ , donde por ajuste mediante cuadros mínimos el valor de A es  $-0,0386$  ( $D =$  densidad).

Para acoplar el efecto de la densidad al de la temperatura se dispone de dos tipos de datos, ambos proporcionados por Hack (1955): la longevidad de los adultos y el total de huevos de una hembra por vida, ambos a 25 y 33°C. Se decide, por simplicidad, suponer una relación lineal entre la temperatura y la longevidad y el total de huevos/♀/vida, obteniéndose los valores de los coeficientes de regresión que se indican en la Fig. 5. Pero aunque ya podemos de-

## DURACION DEL DESARROLLO

DATOS CONOCIDOS  
(PERLOWAGORA - SZUMLEWICZ, 1969.)



RESULTADO DEL AJUSTE

$$DD = 32,87 - 0,069 T$$

$$(r = -0,8533)$$

HIPOTESIS 7  
SE MANTIENEN LOS  
MISMOS % A OTRAS  
TEMPERATURAS

DATOS CONOCIDOS  
(RABINOVICH, 1972 en prensa)  
DURACION DE CADA ESTADIO COMO %  
DEL TIEMPO TOTAL DE DESARROLLO  
(25°C).

ESTADIO	H	I	II	III	IV	V
%	12,3	19,4	20,1	10,8	6,9	30,4

EFEECTO DE LA TEMPERATURA  
MEDIA ANUAL SOBRE LA  
DURACION DEL DESARROLLO  
(EN SEMANAS)

TEMP.	H	I	II	III	IV	V
15	3	7	5	2	1	8
20	3	5	5	2	1	6
25	3	5	4	1	1	5
30	2	3	3	1	1	4

FIG. 5. Adaptación de la información biológica para obtener la expresión matemática que permita calcular la duración del desarrollo desde huevo a adulto, por estadios, en función de la temperatura media anual.

terminar el total de huevos depositados por una hembra durante toda su vida en función de la densidad y la temperatura, nos hace falta conocer la forma en que ese total de huevos se distribuye en las diferentes edades reproductoras de la hembra. Para ello se utilizan nuevamente los datos de Rabinovich (1972) y se recurre a la Hipótesis ocho, que consiste en suponer que los resultados de la distribución porcentual de la postura de huevos entre la primera ( $\alpha$ ) y la última ( $\beta$ ) edad reproductora de la hembra, obtenida a 25°C, son igualmente válidos para otras temperaturas. Esta suposición lleva implícito que la forma de las curvas a las diferentes temperaturas medias es la misma.

Así, conociendo la temperatura semanal, la temperatura media anual, la densidad y la edad de la hembra, queda especificado, cuál es el número de huevos depositados por hembra en una semana.

#### 4. IMPLEMENTACIÓN DE LAS FUNCIONES DE SUPERVIVENCIA Y REPRODUCCIÓN

En la Fig. 7 encontramos, en la parte superior, el resumen de las funciones evaluadas. La función  $f_1$ , que depende sólo de la temperatura media anual y la temperatura semanal, determina el factor de supervivencia de los huevos. La función  $f_2$ , que depende de la temperatura media anual, la temperatura semanal y la densidad, nos da la supervivencia de las ninfas. Finalmente, la tercera función de supervivencia ( $f_3$ ), que depende sólo de la temperatura semanal y la densidad, establece el factor de supervivencia de los adultos. La función  $f_4$ , que depende de las temperaturas media anual y semanal, de la edad de la hembra, evalúa el número de huevos depositados por cada hembra de edad  $X$  en cada semana de simulación. Debemos recordar que tanto la temperatura semanal ( $t$ ) y la densidad ( $D$ ) dependen del tiempo, la primera de una manera externa y la segunda en forma interna;  $x$ , la edad de la hembra, desde luego también depende, indirectamente, del tiempo, ya que todos los individuos van "envejeciendo" con el correr del proceso de simulación. Tan sólo la temperatura media anual es un parámetro constante para una experimentación numérica dada.

Antes de explicar el mecanismo de la implementación de estas funciones era de interés poner a prueba el comportamiento de las mismas para la gama de valores que podrían tomar las variables de independientes. Así en la Fig. 8 se ha graficado la supervivencia semanal de los huevos en función tanto de la temperatura media anual como de la temperatura semanal. No debe sorprender que resulten sólo dos curvas, una para las temperaturas medias anuales de 15, 20 y 25°C, y otra para la temperatura media anual de 30°C; recordemos que para un dado porcentaje de eclosión (que es función de la temperatura semanal) la supervivencia se obtenía tomando la raíz de orden LH, donde LH era la duración del desarrollo del huevo y dependía de la temperatura media anual; en la tabla final de la Fig. 5 puede observarse que la duración del desarrollo del huevo mantiene un valor de tres semanas para las temperaturas medias anuales de 15, 20 y 25°C, y sólo se reduce a dos semanas para una temperatura media anual de 30°C. La razón de este cambio discreto y aparentemente sin mucho sentido ecológico se debe a que por usarse como unidad temporal de simu-

EFFECTOS SOBRE LA REPRODUCCION

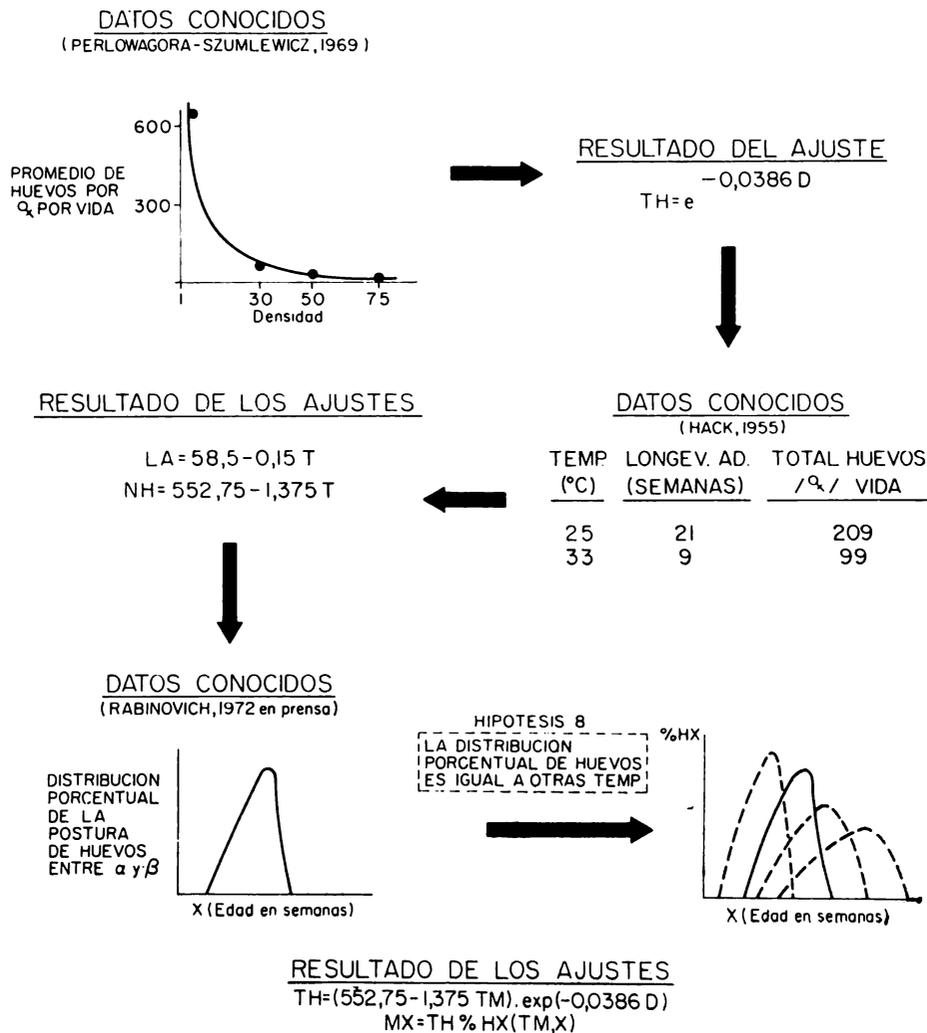


FIG. 6. Adaptación de la información biológica para obtener la expresión matemática que permita calcular el número de huevos puestos por hembra en función de la densidad, la temperatura y la edad de la hembra.

## FUNCIONES EVALUADAS

$$SH = f_1(TM, t)$$

$$SN = f_2(TM, t, D)$$

$$SA = f_3(t, D)$$

$$M = f_4(TM, t, D, x)$$

t y D DEPENDEN DEL TIEMPO.

## IMPLEMENTACION DE LAS FUNCIONES

SUPERVIVENCIA:

$$N(x+1) = f(TM, t, D) N(x)$$

NATALIDAD:

$$H(1) = \sum_{x=\alpha}^{\beta} f_4(TM, t, D, x) \cdot A(x) \cdot P$$

FIG. 7. Resumen de las funciones evaluadas y su dependencia de las variables independientes, e implementación de las funciones en el programa de simulación. Para su interpretación véase el texto.

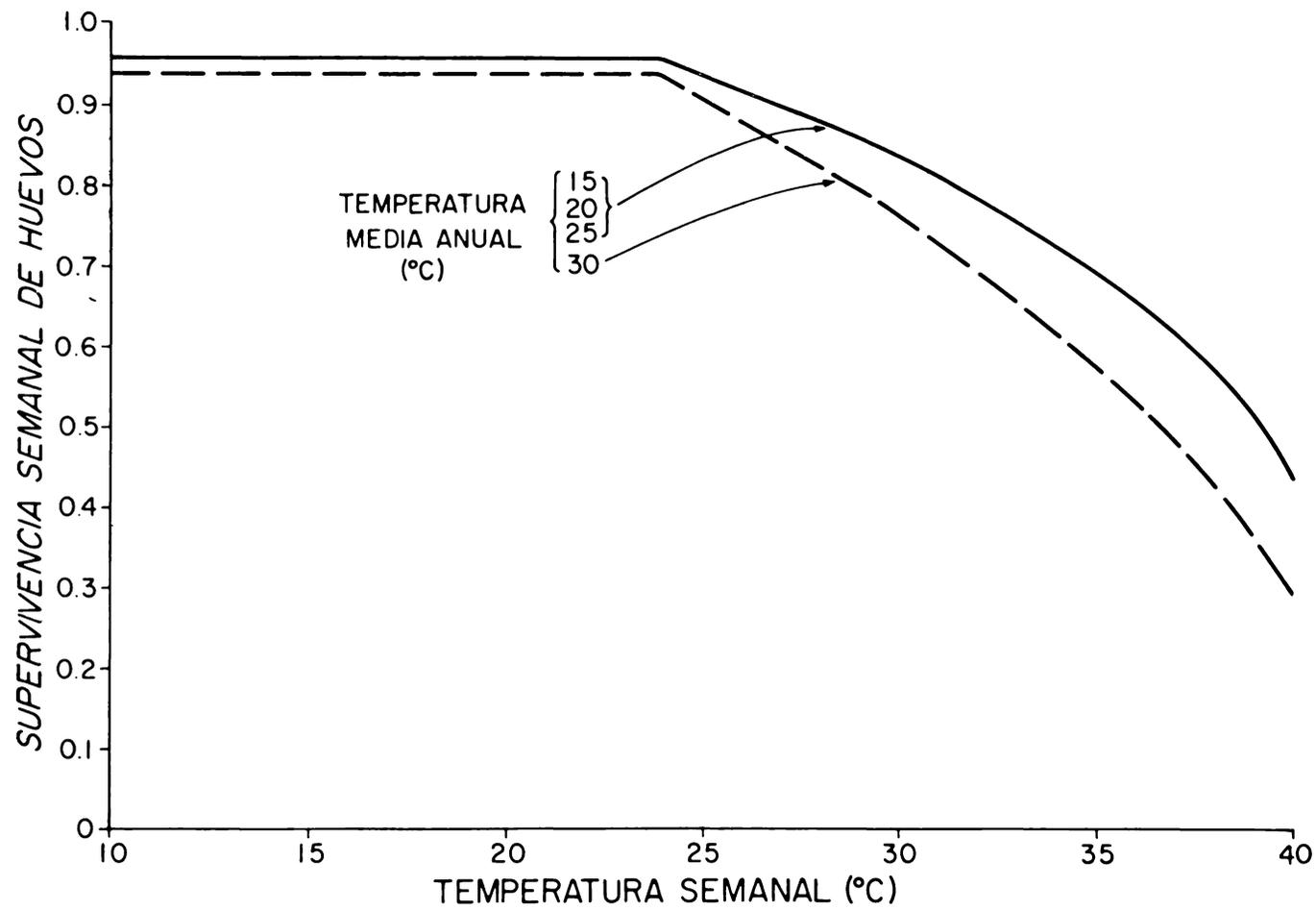


FIG. 8. Comportamiento de la función de supervivencia de los huevos de *T. infestans* para el rango de valores de la temperatura media anual y semanal utilizados en la simulación.

lación la semana, cambios menores de una semana no son discernibles; a pesar que sí hay una reducción en el tiempo de desarrollo del huevo cuando la temperatura media anual aumenta de 15 a 25°C, los cambios son demasiado pequeños y el efecto del redondeo hace que aparentemente el cambio sea nulo.

En la Fig. 9 se puede observar el comportamiento de la función de supervivencia ninfal para las tres variables de las cuales depende. Todas las curvas, como era de esperarse, tienen pendiente negativa, es decir, en todos los casos la supervivencia disminuye con un aumento de la densidad. Por otra parte, como una consecuencia del efecto positivo de la temperatura sobre el desarrollo de las ninfas detectado por Joërg (1962), al que hemos hecho referencia, el efecto de la temperatura semanal es tal que el factor supervivencia para una dada densidad es siempre superior cuanto más alta es la temperatura. Para simplificar el dibujo se han representado sólo dos de las cuatro temperaturas medias anuales. Es interesante destacar que hay una inversión al compararse el efecto de la temperatura media anual: la de 30°C da una supervivencia mayor cuando la temperatura semanal es mayor o igual a la media anual, pero es la de 15°C la que da una supervivencia mayor cuando la temperatura semanal es menor que la temperatura media anual.

La representación de la  $f_2$ , o sea la supervivencia semanal de los adultos en función de la densidad y la temperatura semanal se da en la Fig. 10. Observamos aquí que, de acuerdo a los resultados experimentales de Hack (1955), para una densidad dada, la supervivencia es siempre menor cuanto mayor es la temperatura. También encontramos, al igual que con las ninfas, que en todos los casos el efecto de la densidad es negativo, es decir, que a mayor densidad menor es la supervivencia; hay una sola excepción: a la temperatura de 10°C la supervivencia es insensible a cambios en la densidad; en términos de competencia por un recurso, esta excepción puede interpretarse como que a bajas temperaturas la reducción en el metabolismo es tal que prácticamente no se siente el efecto de la interferencia o competencia entre individuos a ninguno de los valores de densidad utilizados.

Ahora que tenemos una idea del comportamiento de estas funciones en el rango de valores que nos interesa de las variables independientes, regresemos a la Fig. 7, en cuya parte inferior se ha representado el mecanismo de implementación de las funciones. La supervivencia se aplica a través de un principio muy simple: el número de individuos que estarán vivos la semana entrante es el número de individuos que había vivos en la semana actual multiplicado por el factor de supervivencia. Este factor será  $f_1$ ,  $f_2$  o  $f_3$  según estemos calculando el número de supervivientes huevo, ninfa o adulto respectivamente. Recuérdese que en cada unidad de simulación el valor numérico de cada una de estas funciones  $f_1$ ,  $f_2$  y  $f_3$  es reevaluado para tomar en cuenta los cambios en la temperatura semanal y la densidad.

La función de reproducción o natalidad ( $f_4$ ) nos da el número de huevos (de una semana de edad) que es depositado por la población hembra en cada unidad de tiempo de simulación. Para ello se aplica la función  $f_4$  multiplicándola por  $A(x)$ , que es el número de adultos de edad  $x$  y por  $P$  que es la pro-

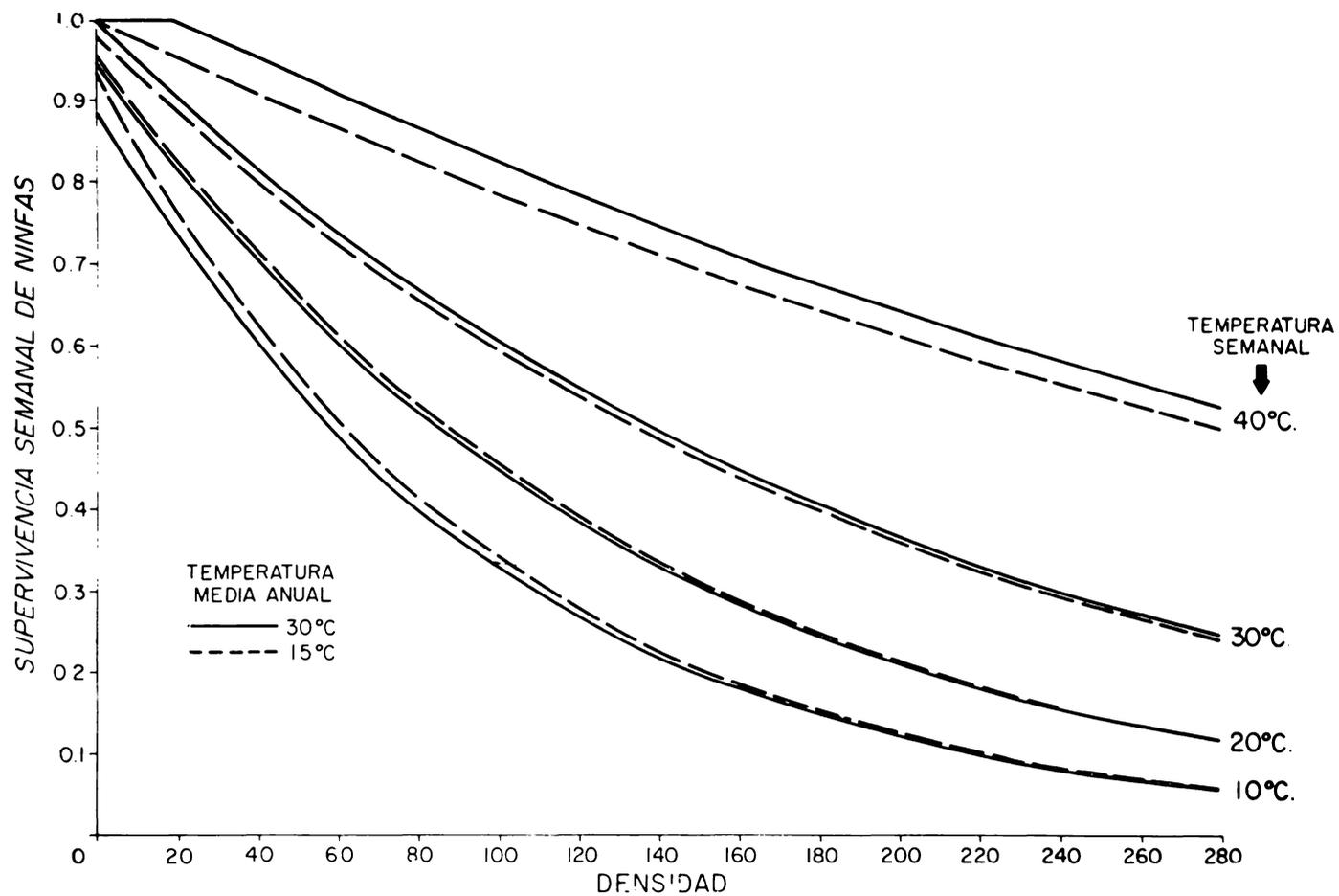


FIG. 9. Comportamiento de la función de supervivencia de las ninfas de *T. infestans* para el rango de valores de la densidad, la temperatura media anual y semanal utilizados en la simulación.

porción de sexos; se tiene así el número de huevos puestos por todas las hembras de edad  $x$  de la población; al sumar sobre  $x$  desde la edad de primera reproducción ( $\alpha$ ) hasta la edad de última reproducción ( $\beta$ ) obtenemos el total de huevos puesto por toda la población en cada semana de simulación.

La Fig. 11 representa un diagrama de bloques muy simplificado sobre la forma en que funciona el programa de simulación. Fuera del ciclo de simulación se procede a leer una serie de datos iniciales que no variarán a lo largo del proceso: el tiempo por el cual se desea llevar a cabo la simulación (variable JT), las características de la temperatura a simular (la media y la amplitud solamente, ya que el período —48 semanas— es fijo), y el número de individuos en cada uno de los estadios en que se ha reconocido la población y con el que se ha de iniciar la simulación del crecimiento poblacional. También se hace leer la tabla de duración de cada uno de los estadios en función de la temperatura media anual, aunque este dato pudo haberse mandado calcular.

Fijados estos valores iniciales, se comienza con el ciclo de la simulación, el cual ha de realizar JT veces. Primero se llama a una subrutina denominada "OA" que lleva a cabo una serie de operaciones auxiliares: totaliza el número de individuos por estadio (recuérdese que durante la simulación cada estadio está subdividido en clases de edades), calcula la densidad equivalente según la información de la Tabla 1, calcula la temperatura semanal utilizando una función sinusoidal que incorpora los valores de la temperatura media anual y la amplitud leídas al comienzo; también esta subrutina lleva a cabo la presentación de los resultados de la simulación según los deseos del programador, existiendo varias opciones: tablas, gráficos o dibujos a través de la impresora, o grabación de los resultados en discos.

Dos de las operaciones de la subrutina "OA" son particularmente importantes para la simulación: el cálculo de la densidad equivalente y el de la temperatura semanal; estos resultados son los valores que tomarán dichas variables en el lado derechos de las ecuaciones por las cuales se evalúan las funciones de supervivencia y fecundidad. Dicha evaluación se lleva a cabo en las subrutinas "RS" y "RM" respectivamente. Concluida la evaluación de dichas funciones se pasa a llamar a las subrutinas "SUP" y "NATAL" en las cuales se implementan las funciones que acaban de evaluarse, es decir, se aplican a la población los factores de supervivencia y natalidad como hemos descrito en la Fig. 7. Este proceso, por el cual se llevan a cabo las operaciones de las subrutinas "OA", "RS", "RM", "SUP" y "NATAL" se repite las JT veces por las cuales se deseaba simular el crecimiento poblacional, donde cada repetición del proceso representa el transcurrir de una "semana" de simulación.

## 5. RESULTADOS

No se expondrán aquí todos los resultados obtenidos ya que por la gran cantidad de experimentaciones numéricas llevadas a cabo es muy elevado el número de situaciones que habría que discutir. Nos limitaremos tan sólo a los siguientes casos: a) el crecimiento poblacional a temperatura constante sin efec-

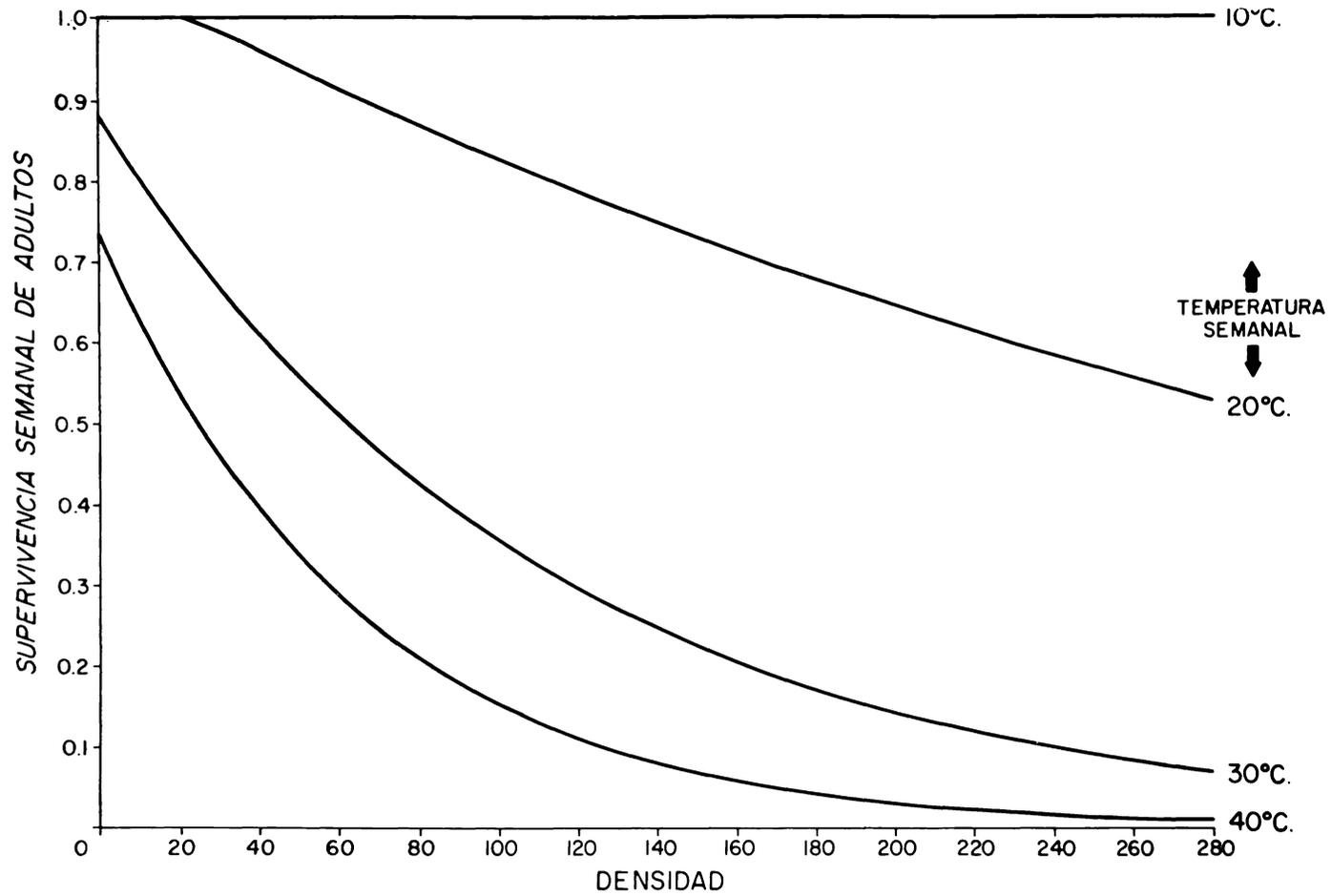


FIG. 10. Comportamiento de la función de supervivencia de los adultos de *T. infestans* para el rango de valores de la densidad y la temperatura semanal utilizados en la simulación.

tos de densidad, b) el crecimiento poblacional a temperatura constante, con efecto de densidad, comparando la diferencia de incorporar o no las densidades equivalentes, c) el crecimiento poblacional con diferentes poblaciones iniciales, d) el crecimiento poblacional a cuatro temperaturas constantes, y e) el crecimiento poblacional a temperaturas fluctuantes, comparando cuatro medias con la misma amplitud.

### DIAGRAMA DE BLOQUES SIMPLIFICADO DEL PROGRAMA DE SIMULACION

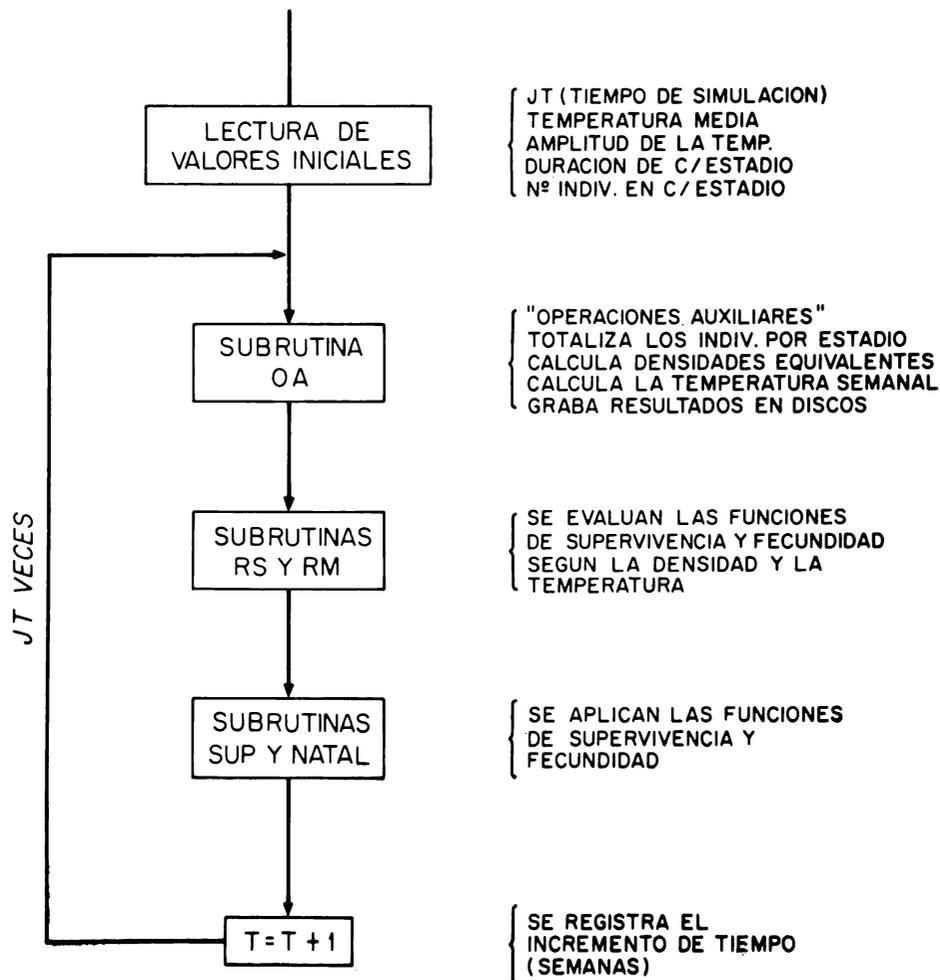


FIG. 11. Diagrama de bloques que expone en forma simplificada el mecanismo de operación del programa de simulación.

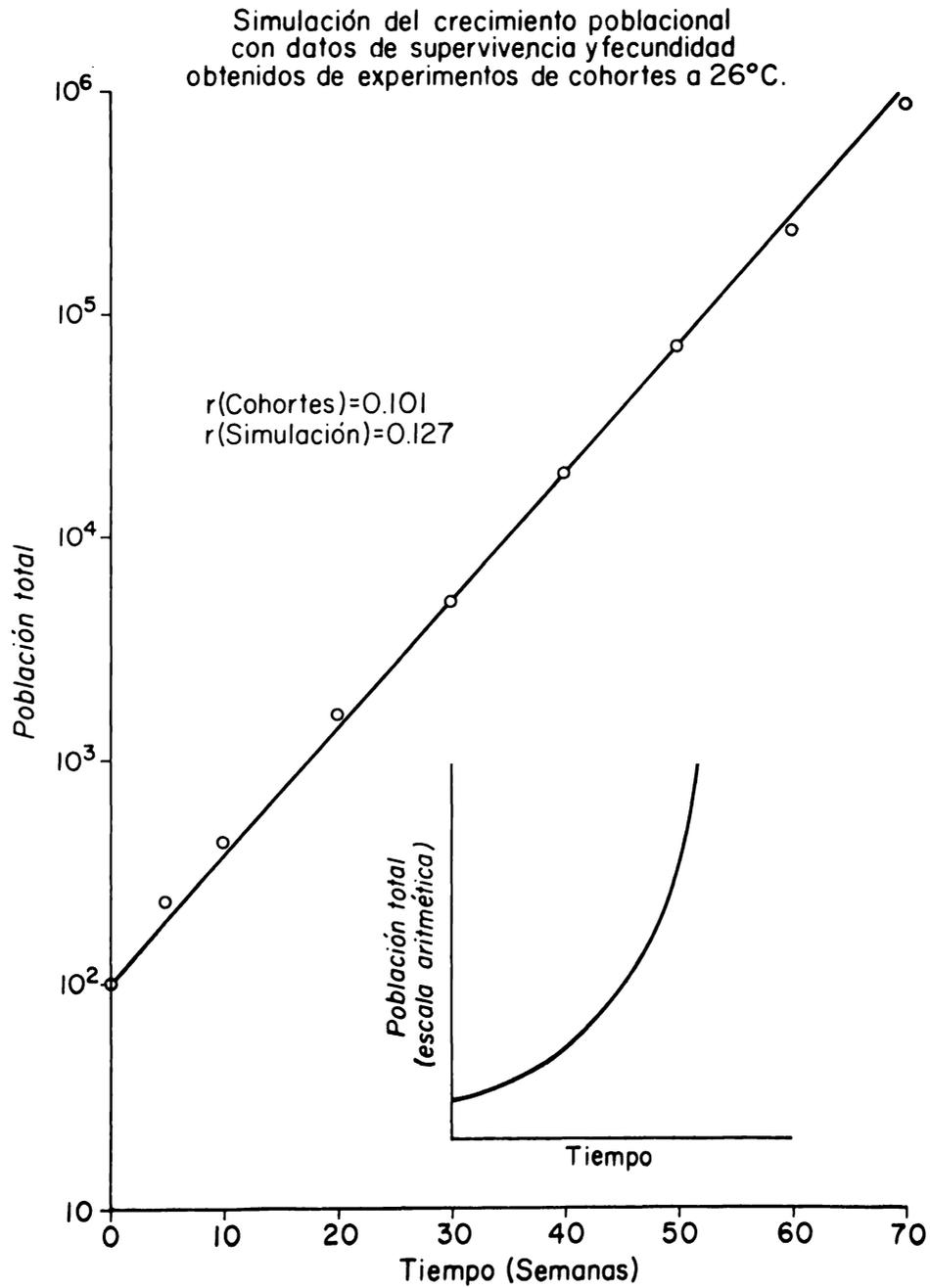


FIG. 12. Crecimiento exponencial de una población de *T. infestans* cuando se ignoran los efectos de la densidad sobre la supervivencia y la natalidad.

a) *Crecimiento poblacional a temperatura constante sin efecto de densidad*

Era de interés simular, como un primer paso, el crecimiento de la población de *T. infestans* suponiendo que el aumento en la densidad no afectaba la tasa de multiplicación de la población. Para ello bastó no utilizar las subrutinas "RS" y "RM" sino simplemente aplicar los datos de supervivencia y fecundidad obtenidos de estudios de cohortes (Rabinovich, 1972). Dichos datos proveen información acerca de la supervivencia y reproducción máximas bajo las condiciones de laboratorio en que se desarrollaban las cohortes. Los resultados se encuentran expuestos en la Fig. 12. Puede observarse que, como era de esperar, la población crece de una manera exponencial; en el gráfico pequeño insertado en la figura se aprecia claramente dicho patrón de crecimiento. En el gráfico se ha expresado la población a escala logarítmica para simplificar su dibujo; en tan sólo un año de crecimiento se alcanza una población de casi 100.00 individuos, y en solamente medio año más la cifra alcanza el millón de individuos.

El programa también calcula la tasa de multiplicación poblacional, la cual se ha comparado con la tasa intrínseca de crecimiento natural calculada a partir de los datos de cohortes utilizando la fórmula de Lotka. Ambas tasas tienen valores muy similares y la pequeña diferencia resultante posiblemente se deba a que el cálculo con los datos de las cohortes supone que se ha alcanzado una distribución estable de edades, mientras que en la simulación la distribución de edades aún no se había estabilizado.

b) *Crecimiento poblacional a temperatura constante con y sin equivalencia entre individuos*

En el gráfico superior de la Fig. 13 se exponen los resultados de la primera experimentación numérica con el programa completo, es decir, implementando la evaluación de las funciones de supervivencia y natalidad mediante las subrutinas "RS" y "RM". Los resultados representados por la curva entera corresponden a la situación en que se supone que todos los individuos tienen el mismo "valor", es decir, que en la subrutina "OA" no se ha calculado la equivalencia entre individuos. La curva de línea de puntos representa el caso en que la subrutina "OA" calcula la equivalencia entre individuos utilizando la información dada en la Tabla 1. En ambos casos se ha simulado el crecimiento poblacional utilizando como "colonizadores" sólo tres individuos: un huevo, una ninfa de quinto estadio, y una hembra, todos de una semana de edad en su respectiva clase; también se ha mantenido la temperatura constante a 15°C. De esta manera, manteniendo todas las condiciones iguales para los dos casos, estamos seguros que cualquier diferencia puede atribuirse al factor de "equivalencia" entre individuos.

La diferencia entre los resultados de ambas situaciones es notable. Cuando todos los individuos tienen igual "valor" la población se estabiliza en valores muy bajos de aproximadamente unos 30 individuos. Al hacer la equivalencia

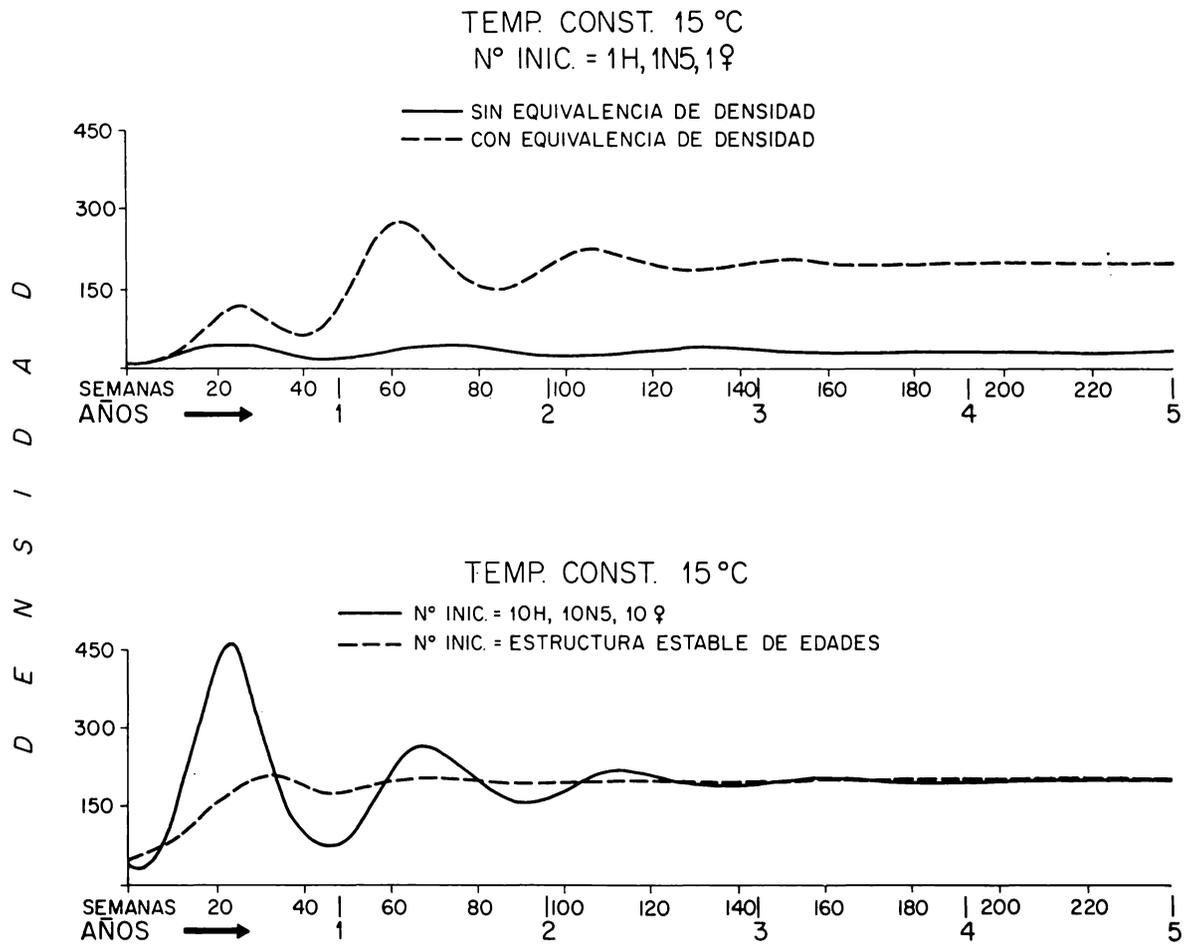


FIG. 13. Resultados de la simulación del crecimiento y regulación de una población de *T. infestans* a 15°C de temperatura constante para evaluar el efecto de la equivalencia entre individuos y la importancia de la población colonizadora.

de densidad la población se estabiliza en aproximadamente 160 individuos. En ambos casos la oscilación de la población se amortigua rápidamente en aproximadamente tres años. Los resultados expuestos son fácilmente interpretables en términos de las funciones matemáticas utilizadas y de su comportamiento en función de la densidad (Fig. 8, 9 y 10): dado que el aumento de densidad actúa como un factor depresor del crecimiento poblacional (a través de una disminución de la supervivencia y de una reducción de la fecundidad), al aplicar la equivalencia de densidad estamos relajando la presión de densidad, ya que en general la densidad equivalente tiene valores numéricos menores que la densidad "real". Esto se debe a que, con raras excepciones, la pirámide de edades de la población es de base muy ancha, es decir, existe una mayor abundancia relativa de individuos jóvenes que viejos; con excepción de la ninfa de quinto estadio, todos los estadios ninfales tienen un "valor" menor que el de la hembra, resulta casi siempre que la densidad equivalente es numéricamente menor que la densidad real.

Debido a la importancia de estas diferencias, y dado que al aplicar las densidades equivalentes nos conduce a una simulación más realista, en todas las experimentaciones numéricas que se realizaron posteriormente se utilizó siempre la equivalencia entre individuos.

### *c) Efecto de la composición de la población colonizadora*

También interesaba conocer, manteniendo todas las demás condiciones constantes, cuál era el efecto que tenía sobre el crecimiento poblacional el número y la composición de la población colonizadora. En el gráfico inferior de la Fig. 13 se han dibujado los resultados de dos experimentos numéricos: uno relacionado con el número de colonizadores, y otro relacionado con la composición de la población colonizadora.

Para evaluar el efecto de una diferencia numérica en la población colonizadora se decidió utilizar un número de colonizadoras 10 veces mayor (30 en vez de 3) pero con la misma composición de edades, es decir, igual número relativo de las únicas tres clases colonizadoras (huevo, ninfa V, y hembra). El resultado obtenido, representado por la línea entera, debe compararse con el de la línea punteada del gráfico superior de la misma figura. La diferencia es clara: se observa que la población que ha comenzado su crecimiento con 30 individuos alcanza un máximo mucho mayor en el primer ciclo (aproximadamente 450 individuos) para luego declinar y reproducir el crecimiento de la población que se inició con sólo tres individuos. En otras palabras, en sólo un año desaparecen las diferencias resultantes del tamaño de la población colonizadora.

Para evaluar el efecto de la composición de edades de la población colonizadora, se simuló el crecimiento poblacional con 30 individuos cuyas edades se correspondían con una distribución estable de edades, dato obtenido del estudio de cohortes. Los resultados están representados por la línea de puntos del gráfico inferior, indicando que la población alcanza la estabilización casi sin

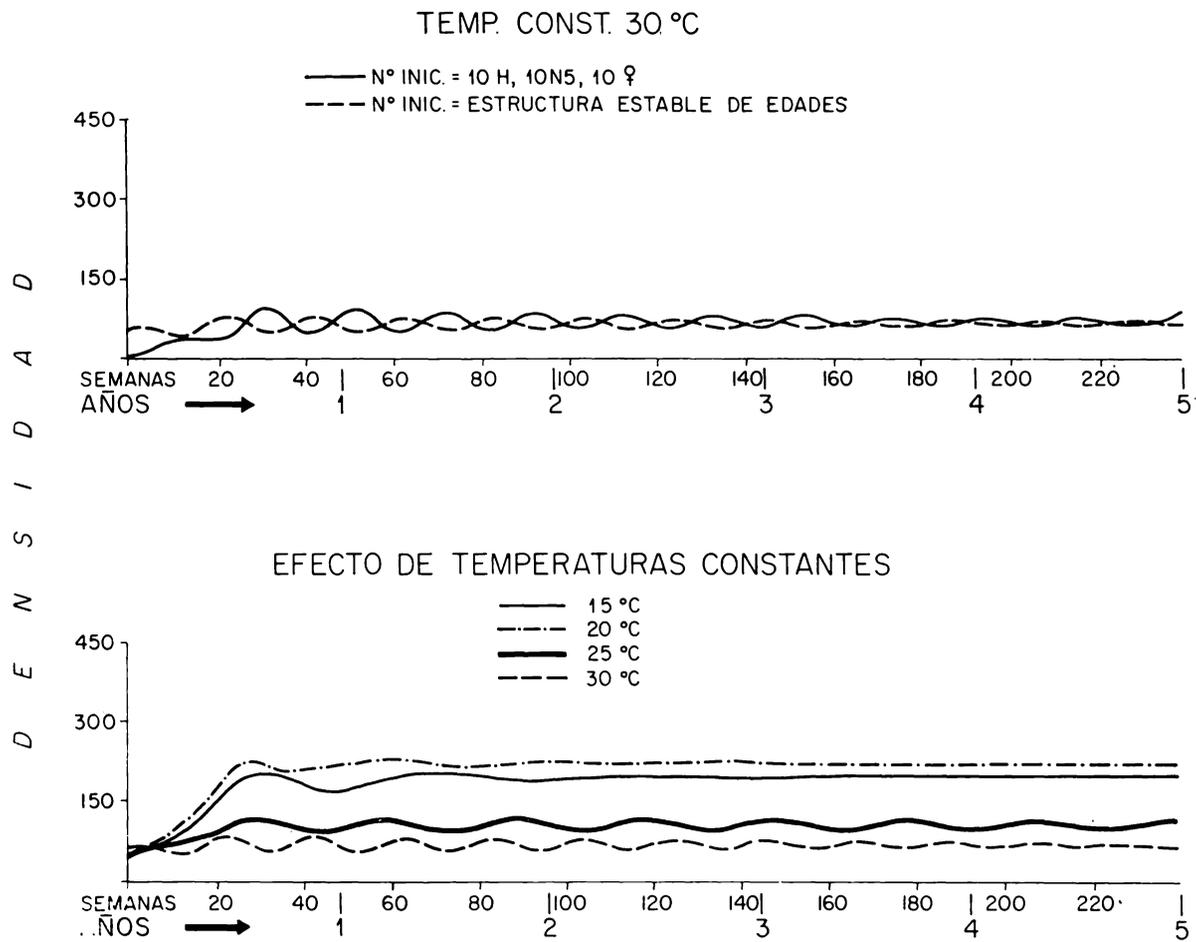


FIG. 14. Resultados de la simulación del crecimiento y regulación de una población de *T. infestans* a temperatura constante de 30°C para evaluar el efecto de la población colonizadora (gráfico superior) y a varias temperaturas constantes (gráfico inferior).

fluctuaciones en un tiempo muy breve de poco más de un año.

En las experimentaciones numéricas que se realizaron posteriormente en todos los casos se utilizaron poblaciones colonizadoras con una estructura estable de edades, ya que de esta manera se reducía el tiempo de simulación para alcanzar la estabilización.

d) *Efecto comparativo de diferentes temperaturas constantes*

En el gráfico superior de la Fig. 14 se ha representado un par de situaciones idénticas a las del gráfico inferior de la Fig. 13, sólo que la temperatura de simulación fue de 30°C; era de interés conocer si el efecto de la composición de edades de la población colonizadora se mantenía aún cuando la temperatura fuera mayor. La comparación es difícil de llevar a cabo pues, como discutiremos más adelante, con el cambio de la temperatura se dan varios cambios, entre ellos el nivel de estabilización de la población y el grado de amortiguación de las fluctuaciones. De todas maneras, aparentemente, las diferencias notadas a 15°C son mucho menores a 30°C.

En el gráfico inferior de la Fig. 14 podemos visualizar, de manera comparativa, el efecto producido sobre el crecimiento poblacional por diferentes temperaturas mantenidas constantes durante la simulación. Parece desprenderse un patrón general: cuanto mayor es la temperatura se observa que (a) la densidad final a la que se mantiene la población es cada vez menor, y (b) la tendencia a la amortiguación es menos notoria. Hay, en este patrón, sólo una excepción: la población a 20°C mantiene niveles de densidad superiores a los de la población a 15°C. La interpretación de esta excepción puede tener aspectos interesantes; así, por ejemplo, si hacemos la suposición que una población está mejor adaptada a su ambiente cuanto más alto es el nivel de densidades que puede mantener con un mínimo de oscilación, entonces, respecto de la temperatura, podemos decir que *T. infestans* es una especie mejor adaptada a ambientes (estables) de 20°C de temperatura que a ambientes (estables) con temperaturas mayores o menores que 20°C. Esta conclusión de los resultados de este estudio de simulación parece coincidir con la ecología natural de *T. infestans*; en efecto, es ésta una especie de triatomino que, a diferencia de muchas otras, tiene un rango de distribución que cubre las regiones más templadas de América del Sur, encontrándose en la Patagonia, y también en Bolivia hasta los 3200 m sobre el nivel del mar (Borda, 1972).

e) *Efecto de diferentes temperaturas fluctuantes*

La descripción de los resultados del crecimiento poblacional a temperaturas fluctuantes es posiblemente una de las más interesantes de este trabajo, ya que es ésta una de las primeras investigaciones donde se ha evaluado este tipo de efectos, a través de la simulación, sobre el crecimiento de una población de insectos. En el gráfico superior de la Fig. 15 se muestra el tipo general de resultados que se han obtenido con nuestro programa de simulación. Como ejem-

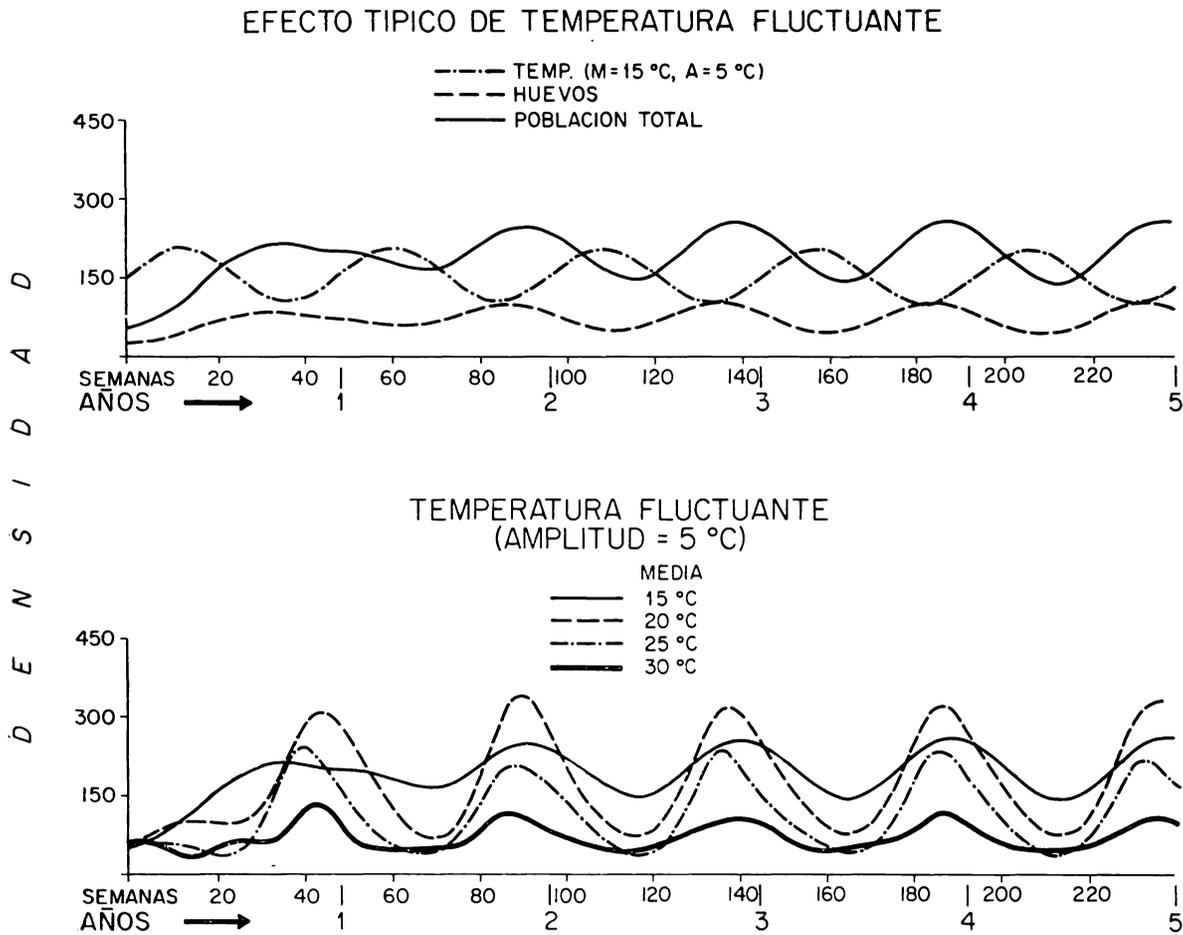


FIG. 15. Resultados de la simulación del crecimiento y regulación de una población de *T. infestans* a temperaturas fluctuantes. Para la interpretación véase el texto.

plo hemos utilizado el caso en que la temperatura fluctuaba con una media de 15°C y una amplitud de 5°C (curva raya-punto de la figura); se observará que se trata de una senoide perfecta con un período de 48 semanas. El efecto de la temperatura fluctuante sobre la población total (línea entera de la figura) es interesante: el número de individuos aumenta de una manera muy similar al crecimiento bajo las condiciones de 15°C constantes de temperatura hasta aproximadamente poco antes de las 40 semanas; en este momento, cuando a 15°C constantes de temperatura la población comienza a declinar, se observa que en vez de hacerlo se mantiene casi constante hasta aproximadamente la semana 60, como si la disminución de la temperatura tuviera un efecto positivo sobre el crecimiento poblacional. Luego se mantiene oscilando con un desfase constante con el período de oscilación de la temperatura. Es como si el ciclo de la oscilación de la temperatura hubiera "enganchado" el ciclo de oscilación de *T. infestans*. Nótese que, con un pequeño retraso la población siempre comienza a aumentar cuando la temperatura comienza a descender.

Existe también una oscilación en el número de huevos que se produce en la población (línea de puntos). Es interesante, tal como se observa del gráfico, el efecto de la densidad: se nota que hay un pequeño desfase entre la caída en la producción de huevos y la declinación de la población; la cantidad de huevos disminuye un poco antes que la población alcance su máximo, indicando que ya se nota el efecto de la densidad sobre la fecundidad.

En el gráfico inferior de la Fig. 15 se ha expuesto, con fines de comparación, el crecimiento poblacional de *T. infestans* a cuatro temperaturas fluctuantes (15, 20, 25 y 30°C), todas con 5°C de amplitud. Los resultados, a grandes rasgos, son similares a los obtenidos a temperaturas constantes, ya que parece mantenerse el patrón que a mayor temperatura media, menor es el nivel de densidad que mantiene la población. Pero a diferencia de lo que sucede a temperaturas constantes, con el aumento de la temperatura media parece que la amplitud de las oscilaciones disminuye, aunque esta disminución va acompañada de la aparición de asimetría en la fluctuación poblacional. Con temperaturas fluctuantes parece que nuevamente se da la excepción con la temperatura de 20°C; en efecto, la curva poblacional a dicha temperatura alcanza valores mayores que la de la población a 15°C. Aquí la interpretación posiblemente sea similar a la expuesta para temperaturas constantes; Borda (1972) refiere que en el hábitat de *T. infestans* en el Valle de Cochabamba, Bolivia, la temperatura media del ambiente es de 19,4 °C, con una temperatura máxima de 25°C y una mínima de 7,9°C; pero en el interior de las casas donde se encuentran las poblaciones del *T. infestans* doméstico, la temperatura oscila entre una máxima de 26°C y una mínima de 16,5°C, lo cual, alrededor de una media de 20°C, representa aproximadamente la amplitud de 5°C utilizada en esta simulación. Así pues, respecto del factor temperatura, no es de extrañar que el *T. infestans* parezca mejor adaptado a la condición  $20 \pm 5^\circ\text{C}$ .

## 6. CONCLUSIONES

Hemos mencionado en la introducción cuáles creemos que son las contribuciones más importantes de un estudio de simulación como el que acabamos de exponer. ¿Hemos realmente obtenido aquello que se esperaba de esta investigación? Discutamos uno a uno los tres aspectos que hemos considerado importantes en las simulaciones.

Ha quedado claramente establecido cuáles son las principales lagunas en nuestra información sobre los mecanismos del crecimiento poblacional en *T. infestans*; en efecto, hemos tenido que recurrir a 8 hipótesis explícitas, sin contar con otras que han permanecido implícitas. Esto significa que sin estas 8 hipótesis no hubiéramos podido simular el crecimiento poblacional de *T. infestans* en función de las variables que se seleccionaron (densidad y temperatura); dicho de otro modo, si la simulación no se hubiera podido llevar a cabo sin estas hipótesis entonces las suposiciones que se hicieron representan una información esencial sobre la ecología poblacional de *T. infestans* que desconocemos.

También hemos sostenido que este tipo de investigación permite conocer la importancia relativa de las diferentes variables que participan en el proceso que se estudia. En el caso de *T. infestans* las conclusiones que tienen este carácter son: a) la equivalencia entre individuos es de fundamental importancia, ya que su inclusión produce resultados cuantitativos muy distintos al suponer que todos los individuos tienen el mismo valor; b) tanto el número de los "colonizadores" como su composición en clases de edades tienen poca importancia, ya que cualquier diferencia inicial desaparece en aproximadamente 40-50 semanas de simulación; c) el efecto de la temperatura es muy importante, en particular las fluctuaciones que mantienen las poblaciones en permanente oscilación; d) aunque no hemos expuesto ni discutido los gráficos de los resultados de simulaciones con diferentes temperaturas fluctuantes los resultados permiten concluir que, cuando la temperatura es fluctuante, las componentes media anual y amplitud tienen un efecto propio sobre el crecimiento poblacional.

Finalmente también hemos podido corroborar que este tipo de estudios permite, aunque más no sea a grandes rasgos y evaluadas por orden de magnitud, hacer predicciones. En efecto, podemos predecir el período de fluctuación de la población y, en condiciones como las que se han simulado, permite optimizar los métodos de muestreo para estimar poblaciones naturales.

Desde luego somos los primeros en reconocer que aunque en este estudio se han incorporado variables hasta ahora ignoradas en estudios similares (por ejemplo, la equivalencia entre individuos y el efecto de temperatura fluctuantes), la simulación es todavía muy simplificada y tan sólo un pálido reflejo de la complejidad real. Nuestra intención es considerar ésta como una primera etapa de un estudio más completo; el diseño del programa permite hacer muchas extensiones que cubren aspectos más realistas de la ecología de *T. infestans*: incorporación de la variabilidad de la información biológica, consideración de retrasos, simulación de temperaturas fluctuantes con irregularidades similares a las del campo, efectos de enemigos naturales, etc. También se ha contemplado

simular la posible acción del hombre en intentar controlar el crecimiento de esta especie, vectora de una de sus enfermedades aún incurable. La simulación de la interferencia del hombre en el crecimiento poblacional de *T. infestans* mediante métodos químicos y/o biológicos permitirá analizar cuáles son las posibles estrategias óptimas de control.

En resumen, creemos que este tipo de investigación es de gran ayuda en el análisis de éste y otro tipo de problemas ecológicos, y por ello se justifica elaborar y ofrecer a los ecólogos un lenguaje orientado a la ecología: el ECOL.

#### SUMMARY

This paper presents the results of a computer simulation of the population growth and regulation in *Triatoma infestans*. The simulation program was written in FORTRAN, but designed as an analogy of ECOL, an oriented language for ecological problems being developed by the authors.

The population is partitioned in classes considering first the developmental stages of the insect (eggs, nymphal stages I to V, and adults); next, each class was subdivided into age classes of weekly units; finally, the adult stage was differentiated by sex.

The transition matrix, allowing for the evaluation of the probability of transference from one class to another, was established using the biological information available. Two basic transition functions were used: survival and reproduction. These functions express the probability of an individual to survive from one age to the next, and the reproductive capacity per female per week, respectively, and are given as a function of two variables: temperature and density.

The qualification of the biological information to express the transition probabilities as a function of temperature and density is described in detail. The way in which these functions are implemented in the simulation program is shown, and a brief description of the general characteristics of the simulation program is also given.

The results indicate that: a) the equivalence between individuals is very important, b) the number and age composition of the initial population accounts for small differences that disappear after 40—50 weeks of simulation, and c) the effect of temperature shows to be of prime importance, particularly fluctuating temperatures that keep the population oscillating permanently.

#### LITERATURA CITADA

- BORDA, M. R., 1972. Algunos nuevos aspectos sobre biología y ecología de *Triatoma infestans* Klug, 1834, y su enemigo natural *Telenomus fariai* Lima, 1927. Breves notas referentes a *Tripanosoma cruzi* Chagas, 1909. *Primer Congreso Latinoamericano de Entomología*, Cuzco, Perú, 12-18 de abril de 1971 (en prensa).
- HACK, W. H., 1955. Estudios sobre biología de *Triatoma infestans* (Klug 1834) (Hemiptera: Reduviidae). *An. Inst. Med. Regional* 4: 125-147.
- JOERG, M. E., 1962. Influencia de temperaturas fijas en periodos anuales sobre metamorfosis y fertilidad de *Triatoma infestans*. *Bol. Chil. Parasitol.* 17: 17-19.