

Basic modeling water sanitation and hygiene (wash) impacts over the transmission of soil-transmitted helminths

Gonzalo Maximiliano LOPEZ^{1,3,4}, Juan Pablo APARICIO^{1,2}

¹ Instituto de Investigaciones en Energía no Convencional (INENCO),
Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET),
Universidad Nacional de Salta, Av. Bolivia 5150, 4400 Salta, Argentina.

² Simon A. Levin Mathematical, Computational and Modeling Sciences Center,
Arizona State University, PO Box 871904 Tempe, AZ 85287-1904, USA

³ Departamento de Matemática,
Universidad Nacional de Salta, Av. Bolivia 5150, 4400 Salta, Argentina.

⁴ Corresponding author: gonzalo.maximiliano.lopez@gmail.com

Abstract

Completar

Keywords: mathematical modeling; soil-transmitted helminths;
water sanitation and hygiene

Contents

Abstract	1
1 Introduction	2
2 Basic deterministic model with wash interventions	3
2.1 A homogeneous model	3
2.2 The wash interventions in the model	5
2.3 A homogeneous model with wash intervention	6
3 Simulations	7

4	General model with WASH interventions	9
5	Discussion and Conclusions	9
	Bibliography	11
A	Appendix	13
A.1	Equilibria and Basic Reproduction Number	13

1 Introduction

Las helmintiasis transmitidas por el contacto con el suelo, conocidas como geohelmintiasis, son las infecciones más comunes a nivel mundial y afectan a las poblaciones más pobres y vulnerables. Estas se transmiten por huevos de los parásitos presentes en las heces humanas que contaminan el suelo en las zonas con deficientes sistemas de saneamiento.

Los agentes causales de esta infección son los nematodos (*Ascaris lumbricoides*, *Trichuris trichiura*) y las uncinarias (*Necator americanus* y *Ancylostoma duodenale*), los cuales infectan a los humanos a través de la ingesta de alimentos contaminados con sus huevos, o por la penetración de larvas desde el suelo a través de la piel (larvas de *Ancylostoma*) principalmente al andar descalzos en el suelo contaminado.

En las Américas, las helmintiasis transmitidas por el contacto con el suelo están presentes en toda la Región. Se estima que una de cada tres personas está infectada por geohelminfos y cerca de 46 millones de niños entre 2 y 14 años están en riesgo de infectarse por estos parásitos, aproximadamente 13 millones de niños en edad pre-escolar (2 a 4 años) y 33,3 millones en edad escolar (de 5 a 14 años) [11, 17, 18].

Los principales factores de riesgo para la ocurrencia de infecciones por geohelminfos están relacionados con la falta de acceso al agua potable segura, saneamiento básico y pobres condiciones higiénicas y de vivienda. La eliminación apropiada de los desechos humanos es especialmente crítica, ya que un gramo de heces puede contener hasta 100 huevos de parásitos. Por consiguiente, los suministros de agua contaminados pueden infectar y reinfectar a las personas de todo un pueblo o toda una aldea [11, 17, 18].

Las infecciones por geohelminfos se tratan con fármacos de administración oral siendo los más comunes Albendazol y Mebendazol, que se distribuyen a las poblaciones afectadas en campañas o programas de desparasitación masiva (PDM). Comúnmente estas campañas están dirigidas a las poblaciones más afectadas, niños de 2 a 14 años de edad [12].

Además del tratamiento con antihelmínticos, estudios recientes también demuestran que la combinación de acceso al agua potable segura, instalaciones de saneamiento adecuadas y buenas prácticas de higiene que denotaremos por *WASH* (por sus siglas en inglés) junto con los PDM reducen la reinfección por geohelminthos [14]. Las intervenciones WASH son diversas y pueden incluir mejoras en el acceso al agua (p. ej. calidad del agua, cantidad de agua y distancia al agua), acceso al saneamiento (p. ej. acceso a letrinas mejoradas, mantenimiento de letrinas y gestión de lodos fecales) y prácticas de higiene (p. ej. lavado de manos antes de comer y después de defecar, tratamiento del agua, uso de jabón, uso de calzado y prácticas de almacenamiento de agua).

En este capítulo analizamos el impacto de las intervenciones WASH en las geohelmintiasis en diferentes contextos epidemiológicos con y sin PDM. Tanto los modelos deterministas como los estocásticos se han aplicado ampliamente para estudiar la dinámica de transmisión de los geohelminthos en varios escenarios [2, 1, 3, 15, 16]. Por lo tanto, utilizamos la idea general del modelado proporcionado en estos estudios anteriores e incorporamos aspectos importantes adicionales al modelado, como la estructura demográfica por edades y la comparación del impacto de dos intervenciones (WASH y PDM). Para el caso del modelo determinista este está basado en ecuaciones diferenciales ordinarias con estructura de edades, mientras que el estocástico es un modelo basado en individuos (MBI), ambos desarrollados para analizar tanto la transmisión y control de geohelminthos. Nuestro objetivo en este capítulo es determinar el impacto de las intervenciones WASH y PDM sobre la carga media de parásitos y el tiempo de eliminación (es decir, el tiempo necesario para interrumpir la infección por geohelminthos) específicas de la dinámica de transmisión en la población de hospedadores.

2 Basic deterministic model with wash interventions

2.1 A homogeneous model

A basic model for soil-transmitted helminth transmission was developed by Anderson and May in 1985 [1]. This model considers two variables, the mean burden of parasites in a host population (M) and the infectious environment formed by eggs or larvae of these parasites (L). The model is defined by a

set of nonlinear ordinary differential equations as follows:

$$\begin{aligned}\frac{dM}{dt} &= \beta L - (\mu_H + \mu_P)M \\ \frac{dL}{dt} &= \alpha \lambda_0 \rho M F(M) - \mu_L L\end{aligned}\tag{1}$$

where the associated parameters are defined below:

- ρ and ρ are the rate of contact (or exposure) and the rate contribution of a host to the reservoir L , respectively
- μ_H , μ_P and μ_L are the mortality rates associated with the host, the parasite and the reservoir, respectively
- α the proportion of females in the parasite population
- λ_0 the rate of egg production per female independent of host parasite density
- F is the product of the functions: ψ which quantifies the effects of the distribution of parasites in the host population and their fecundity dependent on the density of the parasites in the host; and ϕ which quantifies the effects of reproduction between parasites (mating probability) assuming a polygamous mating system. When the absence of density-dependence fecundity effects and mating probability is assumed, we assume that $F = 1$ (unit). As an example, if a negative binomial model is assumed for the distribution of parasites, the expressions for ψ and ρ are given by the expressions obtained in chapter 3,

es el producto de las funciones: ψ que cuantifica los efectos de la distribución de parásitos en la población de hospedadores y su fecundidad dependiente de la densidad de los parásitos en el hospedador; y ϕ que cuantifica los efectos de la reproducción entre parásitos (probabilidad de apareamiento) suponiendo un sistema de apareamiento poligámico. Cuando se supone la ausencia de los efectos de la fecundidad denso-dependencia y la probabilidad de apareamiento asumimos que $F = 1$ (unidad). A modo de ejemplo si se supone un modelo binomial negativo para la distribución de parásitos, las expresiones para ψ y ϕ vienen dadas por las expresiones obtenidas en el capítulo 3,

$$\begin{aligned}\psi(M; z, k) &= \left[1 + (1 - z)\frac{M}{k}\right]^{-(k+1)} \\ \phi(M; z, k) &= 1 - \left[\frac{1 + (1 - z)\frac{M}{k}}{1 + (1 - \alpha z)\frac{M}{k}}\right]^{-(k+1)}\end{aligned}\tag{2}$$

donde M es la carga media y k es la inversa del parámetro de dispersión de los parásitos, ambos parámetros del modelo binomial negativo, y $z = e^{-\eta}$ modela la disminución de la tasa de la fecundidad denso-dependiente, donde η representa la intensidad de esta disminución. La fecundidad denso-dependiente esta descripta por λz^{n-1} con n la cantidad de parásitos en el hospedador [8].

2.2 The wash interventions in the model

The World Health Organization recommends as a complementary action to mass drug administration (mda) programs, to implement wash interventions as a strategy for control of parasitic infections [18]. Good hygiene practices, such as hand washing and personal hygiene, are measures that prevent infection. In addition, in endemic areas, it is important using footwear so that people do not become infected with contaminated soil. On the other hand, increased access to basic sanitation facilities, such as ventilated pit latrines and septic tanks in order to ensure proper disposal of human feces [11, 18]. Therefore, for modeling purposes, we divide WASH interventions into three modalities:

- **“hygiene interventions”**: theses interventions reduces the exposure of host to infections (for example, hand washing, personal hygiene and using footwear).
- **“sanitation interventions”**: these interventions reduces the contribution of hosts to the reservoir (for example, proper management of wastewater).
- **“WASH interventions”**: these interventions are obtained from the sum of the two previous interventions.

También asumimos que el acceso al “agua” en *WASH* esta incluida en cualquiera de las dos modalidades anteriores dependiendo de para qué se necesita, por ejemplo lavarse las manos (higiene) o descargar letrinas (saneamiento)[4].

El impacto de las intervenciones lo cuantificaremos en términos de dos parámetros la **provisión** y la **efectividad**. Aquí, la **provisión** representa la proporción de la población con intervenciones WASH, y la **efectividad** que se define a nivel individual, es decir, la reducción promedio en la exposición o contribución a la transmisión a lo largo del tiempo dado que un individuo asume las intervenciones en algún grado (pero no necesariamente beneficiarse de su máximo potencial debido, por ejemplo, a un uso irregular o inadecuado).

2.3 A homogeneous model with wash intervention

We now present a model based on the previous model 1 where we assume that the host population can be divided into two subpopulations: with intervention and no intervention, denoted N_{in} and N_{nin} , respectively. Therefore we assume that there are pN host with intervention and $(1-p)N$ host with no intervention, where p is the coverage of the intervention, and the total human population is $N = N_{in} + N_{nin}$. Then the dynamics of the previous model 1 with WASH interventions is given by,

$$\begin{aligned}\frac{dM_j}{dt} &= \beta_j L - (\mu_H + \mu_P) M_j \\ \frac{dL}{dt} &= \alpha \lambda_0 \left[\sum_j \rho_j p_j M_j F(M_j) \right] - \mu_L L\end{aligned}\tag{3}$$

where $j = in, nin$ and the impact of the WASH interventions for the case of the **coverage term** p is given by the parameters $p_{in} = p$, $p_{nin} = 1 - p$, while for the **effectiveness terms** e_H and e_S by the parameters $\beta_{in} = \beta(1 - e_H)$, $\beta_{nin} = \beta$, $\rho_{in} = \rho(1 - e_S)$, $\rho_{nin} = \rho$. The parameters e_H and e_S correspond to the effectiveness of the hygiene and sanitation intervention, respectively.

The basic reproductive numbers of each group M_j is given by

$$R_0^j = \frac{\alpha \lambda_0 \rho_j}{\mu_L(\mu_H + \mu_P)} \sum_i \beta_i p_i\tag{4}$$

On the other hand, the basic reproductive number of the new dynamical system (3) is given by

$$R_0 = \frac{\alpha \lambda_0}{\mu_L(\mu_H + \mu_P)} \sum_i \rho_i \beta_i p_i\tag{5}$$

which is the basic reproductive number of the original system (1) multiplied by the rate $\sum_i \rho_i \beta_i p_i / \rho \beta$. A relationship between R_0 and R_0^j is given by

$$R_0 = \frac{\sum_j \beta_j p_j R_0^j}{\sum_j \beta_j p_j} \quad R_0^j = \frac{\rho_j (\sum_i \beta_i p_i) R_0}{\sum_i \rho_i \beta_i p_i}\tag{6}$$

therefore we get that $\min R_0^j \leq R_0 \leq \max R_0^j$, then we can interpret to R_0 as an average value of the R_0^j .

To assess the impact of WASH interventions on the total population. We assume that in the subpopulation where the WASH intervention is applied, the initial contact rate β is reduced by a percentage e_H (hygiene effectiveness)

and the initial contribution rate ρ by a percentage e_S (sanitation effectiveness). From these observations we can rewrite the reproductive number of the system 3 as follows

$$R_0 = \bar{R}_0 [1 - p(e_H + e_S - e_H e_S)] \quad (7)$$

where $\bar{R}_0 = \frac{\alpha \lambda_0 \beta \rho}{\mu_L(\mu_H + \mu_P)}$ is the value of the basic reproductive number of the initial dynamical system 1.

3 Simulations

We now present some simulations to assess the impact of different modalities of WASH interventions on populations where parasite infection is endemic. These simulations correspond to the scenario of *Ascaris lumbricoides* infection (Ascariasis). We assume that the distribution of parasites in hosts is a negative binomial model. The values of the parameters used, together with the corresponding references, are detailed in Table 1.

Parámetros	Valor	Fuente
parámetro de dispersión, k	0.7	[6][7]
denso dependencia ($z = e^{-\eta}$), η	0.08	[9]
vida media del parásito, $1/\mu_W$	1 año	[5]
vida media del reservorio, $1/\mu_L$	2 meses	[10]
vida media del hospedador, $1/\mu_H$	70 años	-
tasa relativa de contacto, β	1	-
tasa relativa de contribución, ρ	1	-
proporción sexual, α	0.574	[13]
número reproductivo básico, R_0	4	[5]

Table 1: Tabla de parámetros

We assume as an initial condition for all simulations that parasite infection is endemic, with a value of $R_0 = 4$ like in the work [6]. We also assume that in the different WASH intervention modalities the coverage term is $p = (0.5, 0.7, 0.9)$, while that the effectiveness terms are $e_H = (0.5, 0.7, 0.9)$ and $e_S = (0.5, 0.7, 0.9)$.

In the figure (both) we observe in the rows the different modalities of wash interventions. While in the columns we observe the different effectiveness values.

De las simulaciones podemos observar (ver columna izquierda de la Figura ??) que suponiendo una efectividad del 50% ($e_H = 0.5$ y $e_S = 0.5$), la cual

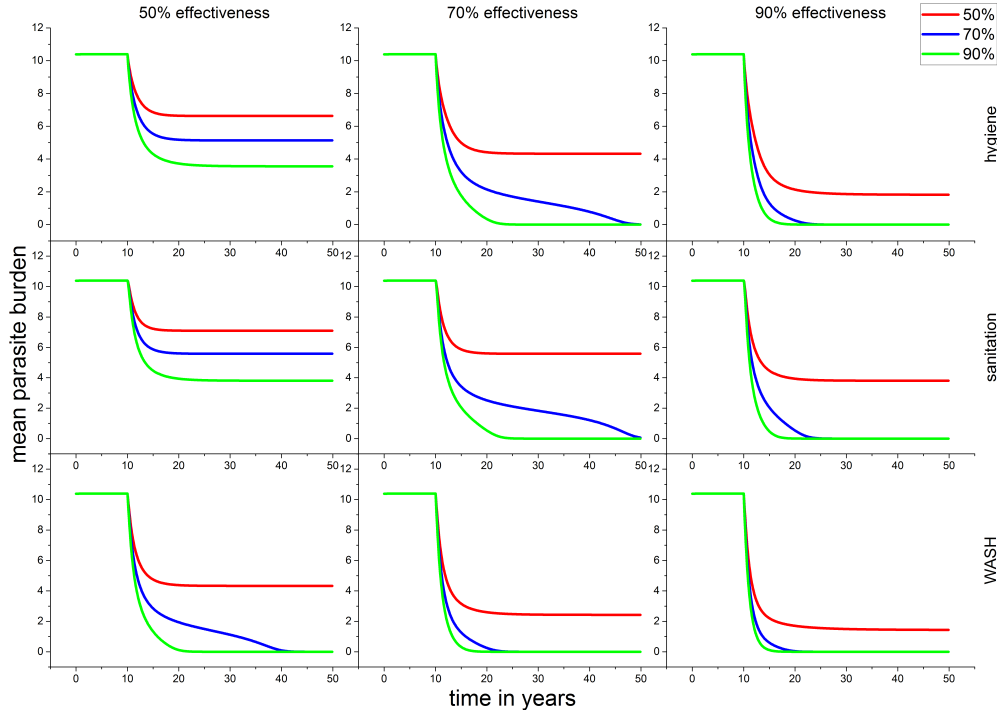


Figure 1: Time series of mean parasite burden for different modalities of WASH interventions (rows), different levels of effectiveness (columns) applied to different percentages of the population (coloured curves).

suponemos la más realista, realizar intervenciones de higiene o saneamiento incluso al 90% de la población (curva verde) no permite la erradicación de la infección. Sin embargo las intervenciones WASH (higiene + saneamiento) si permiten esta eliminación en unos 30 años cuando se aplica a un 70% de la población (curva azul) y en unos 10 años cuando se aplica a un 90% (curva verde).

Por otro lado si suponemos una efectividad del 70% (ver columna central de la Figura ??). Donde suponemos que para conseguir este nivel de efectividad la población a tratar deber ser capacitada, concientizada y controlada (por ejemplo por agentes sanitarios) en el uso de higiene y saneamiento durante todo el periodo hasta la eliminación. Si realizamos intervenciones de higiene o saneamiento, el tiempo requerido para lograr cortar la transmisión depende de los porcentajes de la población tratada. Cuando un 70% de la población (curva azul) tiene acceso a higiene o saneamiento, la erradicación de la infección se alcanza alrededor de los 40 años, mientras que cuando ese porcentaje sube a 90% (curva verde) la erradicación se alcanza cerca de los diez años.

Otro aspecto importante por mencionar es que en ningún escenario la erradicación se consigue tratando solamente al 50% de la población (curva roja), incluso suponiendo una efectividad poco realista cercana a uno (90%) permite esta erradicación (columna derecha).

4 General model with WASH interventions

In this section we consider the most general and realistic case of a heterogeneous host population H . This community is divided into different groups or subpopulations H_i with some characteristic (for example, according to age, occupation, risk factor, geographic location, etc. [1, 3, 15]) where the dynamics of parasite infection is described as follows

$$\begin{aligned}\frac{dM_i}{dt} &= \beta_i L - (\mu_H + \mu_P) M_i \\ \frac{dL}{dt} &= \alpha \lambda_0 \sum_i \rho_i \pi_i M_i F(M_i) - \mu_L L\end{aligned}\tag{8}$$

where π_i is the proportion of H_i to H such that $\sum_i \pi_i = 1$.

To analyze the impact of the different modalities of WASH interventions on each subpopulation H_i of hosts, each H_i is divided into two, individuals with and without WASH interventions. A compact way to write the new model is as follows

$$\begin{aligned}\frac{dM_{ij}}{dt} &= \beta_{ij} L - (\mu_H + \mu_P) M_{ij} \\ \frac{dL}{dt} &= \alpha \lambda_0 \sum_i \pi_i \sum_j \rho_{ij} p_{ij} M_{ij} F(M_{ij}) - \mu_L L\end{aligned}\tag{9}$$

where $j = in, nin$ represent the subpopulation with ($H_{i,in}$) and without ($H_{i,nin}$) WASH intervention respectively, and p_{ij} is the proportion of H_{ij} to H_i such that $\sum_j p_{ij} = 1$.

5 Discussion and Conclusions

En este trabajo, presentamos modelos matemáticos deterministas y estocásticos para la dinámica de transmisión de las geohelmintiasis en poblaciones heterogéneas. Estos modelos nos permiten evaluar el impactos de las intervenciones WASH y PDM sobre la carga media de parásitos y poder determinar el periodo de eliminación de la infección

Los modelos analizados muestran que la reducción de la carga media de parásitos y el periodo de eliminación de la infección dependen fuertemente de los parámetros: proporción de la población con WASH (p), efectividad de WASH (e) y el número de rondas de los tratamientos. Los parámetros p y e representan las características propias de las intervenciones WASH. Mientras que el número de rondas de los tratamientos es una característica de los PDM. Los parámetros: proporción de la población con tratamiento (g), eficacia del tratamiento (h) propios de los PDM también impactan en la reducción de la carga media de parásitos y el periodo de eliminación del infección como se muestra en los trabajo [3, 15], sin embargo aquí los valores de estos parámetros de encuentran fijos.

Para una población donde la tasa de contacto y aporte al reservorio de niños (entre 2 y 14 años) es el doble de los adultos (mayores de 15 años), este análisis determina que las intervenciones WASH permiten la erradicación de la infección para la modalidad higiene + saneamiento a los 13 años de la implementación, para los valores $(p, e) = (0.7, 0.7)$. Para las otra modalidades (higiene, saneamiento) no se consigue la eliminación. Para el caso de las intervenciones conjuntas WASH y PDM, con tratamientos anuales ($\tau = 1$). La erradicación de la infección se consigue a los 13 y 8 años de la implementación, para los valores $(p, e) = (0.5, 0.5)$ y $(p, e) = (0.5, 0.7)$ respectivamente. Para el modelo basado individuos con intervenciones conjuntas WASH y PDM, y tratamientos anuales ($\tau = 1$). La erradicación de la infección se consigue a los 20 años de la implementación con un probabilidad superior al 60%, para los valores $(p, e) = (0.5, 0.7)$. Mientras que para los 10 años de rondas de tratamientos la erradicación se consigue con una probabilidad menor al 10%.

La principal limitación de este trabajo es no contar con datos de campo que respalden los valores de los parámetros p y e asumidos en este trabajo. Esto se debe a la escasez de trabajos que puedan medir bien el impacto de las intervenciones WASH sobre poblaciones con geohelmintiasis.

En conclusión, mostramos que el impacto de las intervenciones WASH en la transmisión de las geohelmintiasis depende en gran medida de la modalidad de la intervención WASH, proporción de la población con intervención, efectividad de la intervención. Para el caso de los PDM, mostramos un claro beneficio adicional de las intervenciones WASH para mantener los avances logrados por los PDM a largo plazo, de modo que los PDM pueden reducirse o incluso detenerse por completo. Todo lo anterior respalda como medida de control de las geohelmintiasis la implementación conjunta de WASH y PDM.

Acknowledgements

This work was partially supported by grant CIUNSA 2018-2467. JPA is a member of the CONICET. GML is a doctoral fellow of CONICET.

Conflict of Interest

The authors have declared no conflict of interest.

Bibliography

- [1] Anderson, R. and May, R. (1992). *Infectious diseases of humans: dynamics and control*. Oxford university press. 3, 9
- [2] Anderson, R. and Medley, G. (1985). Community control of helminth infections of man by mass and selective chemotherapy. *Parasitology*, 90(4):629–660. 3
- [3] Anderson, R., Truscott, J., and Hollingsworth, T. (2014). The coverage and frequency of mass drug administration required to eliminate persistent transmission of soil-transmitted helminths. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 369(1645):20130435. 3, 9, 10
- [4] Coffeng, L., Vaz Nery, S., Gray, D., Bakker, R., de Vlas, S., and Clements, A. (2018). Predicted short and long-term impact of deworming and water, hygiene, and sanitation on transmission of soil-transmitted helminths. *PLoS neglected tropical diseases*, 12(12):e0006758. 5
- [5] Croll, N., Anderson, R., Gyorkos, T., and Ghadirian, E. (1982). The population biology and control of ascaris lumbricoides in a rural community in iran. *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene*, 76(2):187–197. 7
- [6] Elkins, D., Haswell-Elkins, M., and Anderson, R. (1986). The epidemiology and control of intestinal helminths in the pulicat lake region of southern india. i. study design and pre-and post-treatment observations on ascaris lumbricoides infection. *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene*, 80(5):774–792. 7
- [7] Hall, A., Anwar, K., Tomkins, A., and Rahman, L. (1999). The distribution of ascaris lumbricoides in human hosts: a study of 1765 people in

- bangladesh. *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene*, 93(5):503–510. 7
- [8] Hall, A. and Holland, C. (2000). Geographical variation in ascaris lumbricoides fecundity and its implications for helminth control. *Parasitology Today*, 16(12):540–544. 5
- [9] Holland, C., Asaolu, S., Crompton, D., Stoddart, R., Macdonald, R., and Torimiro, S. (1989). The epidemiology of ascaris lumbricoides and other soil-transmitted helminths in primary school children from ile-ife, nigeria. *Parasitology*, 99(2):275–285. 7
- [10] Larsen, M. and Roepstorff, A. (1999). Seasonal variation in development and survival of ascaris suum and trichuris suis eggs on pastures. *Parasitology*, 119(2):209–220. 7
- [11] PAHO (2003). Framework for a regional program for control of soil-transmitted helminth infections and schistosomiasis in the americas. Santo Domingo, Dominican Republic. Disponible en: <https://www.paho.org/es/node/40385>. Pan American Health Organization, Technical reports. 2, 5
- [12] Pizzi, H., Guarnera, E., Taranto, N., Altcheh, J., Fernández, G., and Gutiérrez, N. (2007). Geohelminthiosis en la república argentina. *Programa Nacional de desparasitación masiva. Ministerio de Salud de la Nación*, pages 39–41. 2
- [13] Seo, B. S., Cho, S. Y., and Chai, J. Y. (1979). Egg discharging patterns of ascaris lumbricoides in low worm burden cases. *The Korean Journal of Parasitology*, 17(2):98–104. 7
- [14] Strunz, E., Addiss, D., Stocks, M., Ogden, S., Utzinger, J., and Freeman, M. (2014). Water, sanitation, hygiene, and soil-transmitted helminth infection: a systematic review and meta-analysis. *PLoS medicine*, 11(3):e1001620. 3
- [15] Truscott, J., Hollingsworth, T., and Anderson, R. (2014). Modeling the interruption of the transmission of soil-transmitted helminths by repeated mass chemotherapy of school-age children. *PLoS neglected tropical diseases*, 8(12):e3323. 3, 9, 10
- [16] Truscott, J., Turner, H., Farrell, S., and Anderson, R. (2016). Soil-transmitted helminths: mathematical models of transmission, the impact

of mass drug administration and transmission elimination criteria. *Advances in parasitology*, 94:133–198. 3

[17] WHO (2006). Preventive chemotherapy in human helminthiasis. Coordinated use of anthelmintic drugs in control interventions: a manual for health professionals and programme managers. *World Health Organization*. 2

[18] WHO (2012). Soil-transmitted helminthiasis: Eliminating as public health problem soil-transmitted helminthiasis in children: progress report 2001-2010 and strategic plan 2011-2020. *World Health Organization*. 2, 5

A Appendix

A.1 Equilibria and Basic Reproduction Number

Considerando el análisis de estabilidad para el siguiente sistema

$$\begin{aligned}\frac{dM_1}{dt} &= \beta_1 L - (\mu_H + \mu_M) M_1 \\ \frac{dM_2}{dt} &= \beta_2 L - (\mu_H + \mu_M) M_2 \\ \frac{dL}{dt} &= \sigma \alpha \lambda [\rho_1 \pi_1 M_1 F(M_1) + \rho_2 \pi_2 M_2 F(M_2)] - \mu_L L\end{aligned}\tag{10}$$

Suponiendo una situación de equilibrio para el reservorio L , obtenemos que

$$L^* = \frac{\sigma \alpha \lambda}{\mu_L} \sum_i \rho_i \pi_i M_i F(M_i)\tag{11}$$

y reemplazado esto en el resto de las ecuaciones del sistema inicial obtenemos la siguiente ecuación para la dinámica de la carga media M de la población total de hospedadores

$$\frac{dM}{dt} = \frac{\sigma \alpha \lambda}{\mu_L} \sum_i \beta_i \pi_i \sum_j \rho_j \pi_j M_j F(M_j) - (\mu_H + \mu_M) M\tag{12}$$

Suponiendo el diferencial en cero, la carga media de parásitos en equilibrio, M^* , para la población total viene dada por

$$\sum_j \frac{\sigma \alpha \lambda \rho_j}{\mu_L (\mu_H + \mu_W)} \left(\sum_i \beta_i \pi_i \right) F(M_j^*) \pi_j M_j^* - \sum_i \pi_i M_i^* = 0\tag{13}$$

Esta no es una expresión explícita de los equilibrios M_i^* . Por lo tanto, el valor de los equilibrios solo se pueden resolver numéricamente. Una condición de equilibrio para las cargas medias de cada grupo j viene dada por

$$F(M_j^*) = 1/R_{0j} \quad (14)$$

donde definimos por $R_{0j} = \frac{\sigma\alpha\lambda\rho_j}{\mu_L(\mu_H+\mu_M)} \sum_i \beta_i\pi_i$ al número reproductivo básico propio de cada grupo j que es el número de hembras adultas que surgen de una hembra adulta de un hospedador del grupo j en ausencia de los efectos de la denso-dependencia y la probabilidad de apareamiento. Para esta situación de equilibrio obtenemos que la carga media de parásitos de cada grupo j viene dada por $M_j^* = \frac{\beta_j}{\sum_i \beta_i\pi_i} M^*$. El número reproductivo básico general R_0 para la población total de parásitos esta dado por

$$R_0 = \frac{\sigma\alpha\lambda}{\mu_L(\mu_H + \mu_W)} \sum_i \rho_i\beta_i\pi_i \quad (15)$$

donde suponemos la ausencia de los efectos de la denso-dependencia y la probabilidad de apareamiento.

Para los casos trabajados en la sección 2 recordemos que

$$\beta_1 = \beta, \quad \beta_2 = \beta(1 - e_H), \quad \rho_1 = \rho, \quad \rho_2 = \rho(1 - e_S), \quad \pi_1 = 1 - \pi, \quad \pi_2 = \pi$$

donde para el caso 1 suponemos $e_S = 0$ mientras que para el caso 2 suponemos $e_H = 0$.