



Efecto de la modificación antropogénica del hábitat en la composición e infección de roedores y su implicancia en el riesgo de contagio por Hantavirus

Luciana Piudo

Depto. Fauna Terrestre. Centro de Ecología Aplicada del Neuquén.



Director: Dr. Richard J. Douglass

Co directora: Dra. R. Susan Walker

Tesis presentada para optar al grado de Doctor en Biología

Centro Regional Universitario Bariloche
Universidad Nacional del Comahue

Año: 2011

A mi Nonina,
que siempre me quiso ver “Doctora”

ÍNDICE

Agradecimientos	1
Resumen	2
Abstract	3

Capítulo 1. INTRODUCCIÓN GENERAL: hantavirus, síndrome pulmonar por hantavirus, los roedores y el reservorio, el efecto de las modificaciones antropogénicas, objetivos y área de estudio.

1.1 Introducción	5
1.1.2 Los hantavirus y el síndrome pulmonar por hantavirus	5
1.1.3 Los roedores y el reservorio	9
1.1.4 El efecto de las modificaciones antropogénicas	11
1.2 Objetivos	12
1.3 Área de estudio	13
1.4 Estructura de la tesis	18

Capítulo 2. Estructura de la comunidad de roedores e infección por virus Andes en ambientes silvestres y peridomésticos del sudoeste del Neuquén, Argentina.

2.1 Introducción	19
2.2 Objetivo	22
2.3 Área de estudio	22
2.4 Metodología	
2.4.1 Trampeo de roedores	22
2.4.2 Análisis de anticuerpos contra AND	24
2.4.3 Análisis de datos	24
2.5 Resultados	
2.5.1 Composición de la comunidad de roedores silvestre y peridoméstica	25
2.5.2 Variaciones temporales en el número de <i>O. longicaudatus</i> y la presencia de anticuerpos contra AND	28
2.5.3 Seroprevalencia de infección por AND en ambientes silvestres y peridomésticos	31
2.5.4 Fluctuaciones temporales en la diversidad y equitatividad y en la prevalencia de infección o el número de infectados por AND en <i>O. longicaudatus</i>	31
2.6 Discusión	32

Capítulo 3. Factores demográficos asociados a la presencia del virus Andes en roedores de la especie *O. longicaudatus*.

3.1 Introducción	35
3.2 Objetivo	36
3.3 Metodología	37
3.4 Resultados	39
3.5 Discusión	41

Capítulo 4. Dinámica y estructura poblacional del ensamble de roedores sigmodontinos en ambientes peridomésticos y silvestres de bosque subantártico y estepa patagónica del sudoeste del Neuquén, Argentina.

4.1 Introducción	43
4.1.A) Ambientes silvestres	44
4.1.B) Ambientes peridomésticos	47
4.2 Metodología	
4.2.1 Área de estudio	48
4.2.2 Índices de abundancia	48
4.2.3 Determinación de clases etarias, masa corporal y condición reproductiva	48
4.2.4 Estructura etaria, proporción de sexos y proporción de individuos reproductivos	49
4.2.5 Masa corporal	50
4.2.6 Tiempo de residencia, áreas de acción mínima y distancia media recorrida	50
4.3 Resultados	
A) Ambientes silvestres	
A.a.1 Ensamble de roedores del bosque subantártico	50
A.a.2 Variaciones temporales en el número poblacional de roedores	51
A.a.3 Estructura etaria, proporción de sexos y proporción de individuos reproductivos	55
A.a.4 Masa corporal media	56
A.a.5 Tiempo de residencia, áreas de acción y distancia media recorrida	59
A.b.1 Ensamble de roedores de la estepa patagónica	61
A.b.2 Variaciones temporales en el número poblacional de roedores	62
A.b.3 Estructura etaria, proporción de sexos y proporción de individuos reproductivos	62
A.b.4 Masa corporal media	65
A.b.5 Tiempo de residencia, áreas de acción y distancia media recorrida	67
B) Ambientes peridomésticos	
B.1 Ensamble de roedores de los ambientes peridomésticos	67
B.2 Variaciones temporales en el índice de captura (ECP) poblacional	

de roedores	68
B.3 Estructura etaria, proporción de sexos y proporción de individuos reproductivos	71
B.4 Masa corporal media	74
C.1 Comparaciones entre la población peridoméstica y silvestre de <i>O. longicaudatus</i>	75
4.4 Discusión	77
Capítulo 5. Discusión general e implicancias en el riesgo de contagio por Hantavirus	81
Bibliografía	85
Anexo	96

Agradecimientos

Agradezco el apoyo financiero del Centro de Ecología Aplicada del Neuquén, la Universidad Montana Tech, The National Institute of Health (N° P20RR16455-05 del programa INBRE-BRIN), del Center for Disease Control and Prevention a través del acuerdo cooperativo N° US3/CCU813599 y de VIGIA (N° 282). Quiero agradecer a Paula Padula y por su intermedio al personal del Depto. de Hantavirus, INEI-ANLIS “Dr. Carlos Malbrán” por el análisis serológico de las muestras de sangre. Agradezco a la Subsecretaría de Salud del Neuquén por prestarme los trajes de presión positiva y el termo de nitrógeno líquido. A la Delegación Regional Patagonia, APN por la autorización para realizar el estudio en el Parque Nacional Lanín. Agradezco enormemente al Centro Integral San Ignacio, la Estancia San Pedro y los dueños del loteo Pascotto por permitirme el ingreso a sus propiedades. Un agradecimiento muy especial y lleno de cariño para la Nena y el pelado Neira, a Franklin y Aurelia Briceño del pje. El Contra, que no solo nos brindarnos libre acceso a sus propiedades sino también nos abrieron las puertas de sus hogares. Por los inolvidables mates, torta fritas y “biñuelos” con los que nos esperaban al terminar los muestreos. Por asistirnos en innumerables ocasiones en que las condiciones climáticas o simplemente la montaña dificultaron o impidieron el paso. Por esperarnos ansiosos cada mes, por el entusiasmo con el que seguían y apoyaban mi trabajo y por su amistad. A Bibi y Hugo Monteverde por su hospitalidad y apoyo logístico durante los muestreos en Villa la Angostura sin el cual no hubiese podido realizar las campañas en ese sitio. Al director del CEAN, Pablo Hualde, por permitirme y alentarme a realizar el doctorado y a mis compañeros del CEAN, Mariela Demicheli, Pablo Moreno, Leonardo Molinari, Walter Torres, Oscar Pailacura y Daniel Ziaurris por su apoyo y entusiasmo con que acompañaron mi trabajo. El mayor de mis agradecimientos y reconocimiento para MARTIN MONTEVERDE por acompañar cada una de las campañas de trampeo; por las tantas jornadas heladas y lluviosas y por tantos momentos increíbles; por acompañarme kilómetros con el equipo a cuestras cuando el camino estuvo cerrado, pero sobre todo por su apoyo, ingenio, ideas, análisis crítico, discusiones e innumerables y variados aportes a esta tesis. Quiero agradecer a quienes me ayudaron con el análisis estadístico: Lorena Laffitte por las tardes de tostadas, brownies y estadística y Fernando Milesi por su asesoramiento vía Skype. A Pablo Carmanchahi y Martín Fúnes por su colaboración en el inicio de este proyecto. A Ignacio Canevari por mantenerme informada sobre los casos de SPH en la provincia. A Regino Cavia por su predisposición y variada ayuda en todo momento. A Martin Monteverde y Ernesto Juan por prestarme algunas fotos y a Sebastián Di Martino por confeccionar el mapa de las ecoregiones. A Álvaro Wursten por Lou Jost. A J. Mills y A. Kuenzi por sus revisiones críticas del manuscrito enviado a publicar. A Carlos Luquet y Javier Sanguinetti por la lectura crítica del manuscrito de tesis, por sus valiosos comentarios y sugerencias. A mis amigos por ser “contenedores” o “distendedores” según lo ameritaba la ocasión y momento de la tesis: Nati Radovani, Andrés Rey, Mariana Aubone, Ernesto Juan, Sebas Di Martino, Lore Laffitte, Lore Rivas, Lara Heidel, Carlitos Luquet, Laura Álvarez, Coqui Bonaccorso, Fer Milesi, Lali Guichón, Diana Pardo, Nora Marchese y tantos otros. A mi familia chiquita y a la extendida, Piudos-Monteverdes, por su apoyo incondicional aún sin entender mucho de que se trata todo esto; especialmente a Emma que con sus pocos años tuvo que adaptarse a que su mamá viajase cada tanto a estudiar y a Martín por ser tan buen padre y hacer que estos momentos fueran mucho más llevaderos para ambas. Quiero agradecer especialmente a Richard Douglass por dirigir mi trabajo, por su constante apoyo e infinita confianza. A Susan Walker por su ayuda y dirección, por su lectura crítica en cada instancia de esta tesis y por enseñarme tanto.

Resumen

Los ambientes peridomésticos rurales representan claros ejemplos de ambientes naturales modificados. Estas modificaciones pueden afectar la composición de la comunidad de roedores original, la diversidad y equitatividad, así como los parámetros poblacionales de sus especies. En zoonosis, como el síndrome pulmonar por hantavirus (SPH), la presencia de una comunidad diversa puede “diluir” el impacto del principal reservorio reduciendo el riesgo de contagio a humanos. Los objetivos de esta tesis fueron examinar la composición de la comunidad de roedores, la abundancia de *Oligoryzomys longicaudatus* (principal reservorio de virus Andes, AND), la prevalencia de infección por AND y la variación temporal asociados con los peridomicilios rurales en la provincia de Neuquén y compararla con los sitios silvestres. Así mismo, esta tesis contribuye con datos epidemiológicos sobre la población de *O. longicaudatus* y la posible vía de transmisión de AND. Además, se analizan las fluctuaciones temporales del ensamble de roedores (bosque subantártico y estepa patagónica) y las variaciones en los parámetros poblacionales de las principales especies, por sitios y ambientes (silvestre y peridoméstico).

El trampeo mensual de roedores fue realizado en ambientes peridomésticos y silvestres de tres sitios de la provincia del Neuquén, por dos años. La comunidad de roedores de cada ambiente presentó diferencias significativas en el número de individuos capturados de las especies dominantes. *O. longicaudatus* resultó ser la especie más abundante de los peridomicilios, comprendiendo más del 50% del total de individuos. La población de *O. longicaudatus* peridomésticos estuvo compuesta mayormente por machos, de la clase etaria adulta y con un alto porcentaje de individuos reproductivos, contrariamente a lo observado en el ambiente silvestre. El promedio total de la diversidad resultó ser significativamente menor en los peridomicilios que en los ambientes silvestres ($t_{(42)}=5,21$; $p<0,001$). La diversidad y equitatividad de especies en ambientes peridomésticos fluctuaron temporalmente presentando declinaciones abruptas en los valores de equitatividad que coinciden con la presencia de AND en la población de *O. longicaudatus*. La probabilidad de encontrar un ratón infectado en estos ambientes peridomésticos fue 2,44 veces mayor con respecto a los ambientes silvestres. Dentro de la población de *O. longicaudatus* el segmento de machos adultos fue el único que presentó anticuerpos contra AND. Dentro de esta subpoblación la probabilidad de que un individuo con heridas presente anticuerpos contra AND aumentó con el incremento de la masa corporal, siendo esta probabilidad mayor al 80% en individuos con masas corporales mayores a los 44g. Sin embargo, el posible mecanismo de transmisión de AND dentro de la población de *O. longicaudatus* queda aún incierto. Los ensambles de roedores de los ambientes silvestres y peridomésticos del bosque subantártico y de la estepa patagónica presentaron fluctuaciones poblacionales y características demográficas particulares según el sitio y ambiente.

La composición de la comunidad de roedores asociada a los ambientes peridomésticos rurales del sur del Neuquén incrementa la probabilidad de exposición al AND en humanos, dado que estos ambientes favorecen la presencia de *O. longicaudatus*. *O. longicaudatus* parece ser la especie más beneficiada con las modificaciones del hábitat, aumentando su abundancia en relación a las otras especies. Este aumento favorece el contacto intraespecífico resultando en una mayor probabilidad de transmisión de AND. En estos ambientes, las poblaciones de *O. longicaudatus* están sesgadas hacia la presencia de individuos machos adultos, segmento que presenta las mayores probabilidades de portar anticuerpos contra AND.

Palabras claves: síndrome pulmonar por hantavirus, *O. longicaudatus*, peridomicilios, diversidad, equitatividad, fluctuaciones temporales, dinámica poblacional, transmisión AND.

Abstract

Effect of anthropogenic habitat modification on the rodent community and on the rodent infection and implications for the risk of SPH infection.

Modifications of natural habitat in peridomestic rural areas could affect original rodent community composition, diversity and evenness and demographic parameters of its species. In zoonoses such as Hantavirus Pulmonary Syndrome (HPS), the presence of a diverse community can dilute the impact of the principal reservoir, reducing risk to humans. The goals of this thesis were to examine rodent community composition, abundance of Andes virus (AND) host (*Oligoryzomy longicaudatus*), AND prevalence, and temporal variability associated with rural peridomestic settings in Patagonia, Argentina. This thesis also contributes epidemic information on *O. longicaudatus* populations and the possible transmission mechanism of AND. Temporal fluctuations in rodent assemblages from Subantarctic forest and Patagonian steppe, and variations in the population parameters of the main species, were analyzed for each site and setting (sylvan and peridomestic).

We trapped rodents in peridomestic settings and nearby sylvan areas in three sites of Neuquén province during two years. Numerically dominant species differed between peridomestic and sylvan settings. *O. longicaudatus* was the most abundant species in peridomestic settings (>50% of individuals). In this setting its population was composed mostly of adult males with a high percentage of reproductive individuals, contrary to what was observed in sylvan settings. Diversity and evenness in peridomestic settings fluctuated temporally, with an abrupt decline in evenness coinciding with peaks in AND prevalence. The probability of finding an AND positive mouse in peridomestic settings was 2.44 times greater than in sylvan settings. Within the *O. longicaudatus* populations adult males were the only demographic segment that presented antibodies against AND. Within this segment the probability that an individual with wounds presented antibodies against AND increased with the increase of body mass, to greater than 80% in individuals with body masses over 44g. However, the possible mechanism of transmission of AND within the *O. longicaudatus* population remains unclear. Sylvan and peridomestic rodent assemblages from the Subantarctic forest and the Patagonian steppe presented fluctuations and particularities in their demographic parameters depending on the site and setting.

Changes in rodent communities in peridomestic settings may increase the probability of human exposure to AND because those settings promote the presence of *O. longicaudatus* with high AND antibody prevalence. High relative abundance of *O. longicaudatus* in unstable communities associated with peridomestic settings may favor intraspecific contact resulting in a higher probability of virus transmission. In these settings *O. longicaudatus* populations are biased toward adult males, the population segment with the highest probability of being infected with AND.

Key words: Hantavirus Pulmonary Syndrome, *O. longicaudatus*, peridomestic settings, diversity, evenness, temporal fluctuations, population dynamics, AND transmission.

Capítulo 1

INTRODUCCIÓN GENERAL: hantavirus, síndrome pulmonar por hantavirus, los roedores y el reservorio, el efecto de las modificaciones antropogénicas, objetivos y área de estudio.

1.1 Introducción.

Las zoonosis (del griego zoon=animal, nosos=enfermedad) son infecciones o enfermedades infecciosas que pueden ser transmitidas, bajo condiciones naturales por animales vertebrados al hombre (OMS-Organización Mundial de la Salud, 1967). Sólo un número muy limitado de agentes zoonóticos pueden causar brotes extensos. Sin embargo, son muchas las zoonosis que atraen la atención de la opinión pública principalmente por la alta tasa de mortalidad asociadas con sus infecciones.

Estudios recientes estiman que el 60% de las enfermedades infecciosas que afectan a los humanos son de origen zoonótico (Taylor et al., 2001). La transmisión a humanos puede producirse por tragar o inhalar desecho de los animales reservorios, a través de mordidas o por ectoparásitos como mosquitos, moscas, o pulgas que transportan el patógeno hacia el hombre.

Un gran número de las especies reservorios de zoonosis son mamíferos y de estos la mayoría son roedores (Mills y Child, 1998). La fiebre hemorrágica, la leptospirosis, la peste bubónica y el síndrome pulmonar por hantavirus, entre otras tantas, son ejemplos de enfermedades humanas donde el patógeno circula dentro de las poblaciones de ciertas especies de roedores.

En el año 2000, la Oficina Internacional de Epizootias (OIE), advirtió que las zoonosis más graves son a menudo de origen viral. La transferencia de los agentes patógenos entre animales y humanos surge a menudo a través de las actividades humanas, como la desforestación o conversión del hábitat que ocasionan cambios en el ambiente y que pueden favorecer el contacto del hombre con animales o artrópodos infectados. Son las actividades humanas y no los cambios en los agentes patógenos (ya sean víricos, bacterianos, parasitarios o fúngicos) las que juegan el papel más significativo en la exposición de los seres humanos a los agentes causantes de enfermedades zoonóticas (Mura y Padula, 2004). Muchas de las zoonosis, como es el caso de los hantavirus, han surgido por una combinación de factores que incluyen a la compleja interacción entre agentes zoonóticos, a sus hospedadores animales y humanos y al ambiente.

1.1.2 Los hantavirus y el síndrome pulmonar por hantavirus.

Los hantavirus son virus envueltos, con genoma a ARN de polaridad negativa y trisegmentado. Constituyen el único género de la familia Bunyaviridae que se asocia a

roedores como reservorios específicos en la naturaleza (Martínez et al., 2001). Esta asociación logra establecerse porque el virus provoca una infección generalizada, crónica y aparentemente no deletérea para el animal (Mills y Childs, 2001). El género Hantavirus se subdivide en tres grupos principales de virus genéticamente diferentes, cada uno asociado a un reservorio roedor perteneciente a las subfamilias Murinae, Arvicolinae o Sigmodontinae (Tabla 1.1).

En Asia y Europa los virus asociados a las subfamilias Murinae y Arvicolinae producen un amplio espectro de enfermedades caracterizadas por manifestaciones hemorrágicas y falla renal, llamada fiebre hemorrágica con síndrome renal (FHSR) (Lee et al., 1978; Lee, 1999). En Asia y la región Balcánica la forma más severa, con un 5-15% de mortalidad, es provocada por un virus asociado a la subfamilia de roedores Murinae, mientras que en varios países del norte de Europa la forma más moderada (Nefropatía epidémica), de mortalidad menor que 1% (Lähdervirta et al., 1984; Kanerva et al., 1989), se asocia el virus a la subfamilia de roedores Arvicolinae.

En 1993, en la región de las Cuatro Esquinas (Nuevo México, Arizona, Colorado y Utah) en EE.UU, se produjo un brote de afecciones respiratorias graves entre la población indígena. Este brote permitió la identificación de una nueva especie de hantavirus asociada a roedores sigmodontinos, causantes del síndrome pulmonar por hantavirus (SPH) (Nichol et al., 1993; Duchin et al., 1994). Este virus se denominó Virus Sin Nombre (SNV).

En Sudamérica se han confirmado casos de SPH en Argentina, Chile, Brasil, Paraguay, Uruguay y Bolivia (PAHO, 2002). En Argentina los primeros casos se caracterizaron en 1995 (López et al., 1996) y a partir de entonces es el país con la mayor incidencia de SPH de Sudamérica. Existen cuatro zonas afectadas del país aisladas geográficamente entre ellas: la región noroeste que comprende principalmente las provincias de Salta y Jujuy, con un caso de SPH en Formosa, la región noreste que comprende la provincia de Misiones, la región central que comprende las provincias de Buenos Aires, Santa Fe y Entre Ríos y la región sur o Patagónica que comprende las provincias de Neuquén, Río Negro y Chubut (Martínez et al., 2010). En la Argentina, así como en Chile y Uruguay, el virus circulante es el virus Andes (AND). Hasta el momento se han podido distinguir al menos 6 variantes genéticas, cada una característica de una región: AND-Sur (presente en la región patagónica), AND-Oran, AND-Bermejo (presentes de la región norte), AND-Bs. As., AND-Lechiguanas y AND-Plata (en la región central) (Levis et al., 1998; Padula et al., 2000a). En las regiones noreste y noroeste se han encontrado también virus similares a Juitiba (originaria del Sur de Brasil) y Laguna negra (Paraguay), respectivamente (Levis et al., 2004; Padula et al., 2007) (Figura 1.1).

Durante el período 1995-2008, fueron diagnosticados en el Instituto Nacional de Enfermedades Infecciosas, 710 casos de SPH. La letalidad total de los casos diagnosticados fue del 25,8%, observándose grandes variaciones según la región afectada (Figura 1.1) (Martínez et al., 2010). Todos los casos diagnosticados han estado asociados a alguno de los 6 linajes de AND.

Tabla 1.1 Hantavirus asociados con las principales especies de roedores reservorios, su distribución y las respectivas enfermedades asociadas al hombre.
(Adaptado de Mills y Child, 2001.)

Geno/serotipo	Reservorio	Distribución	Enfermedad ^a
A. Orden Rodentia, familia Muridae, subfamilia Murinae			
Hantaan	<i>Apodemus agrarius</i>	Este asiático, Rusia, Balcanes	FHSR severa
Seoul	<i>Rattus norvegicus</i>	Mundial	FHSR
Dobrava	<i>Apodemus flavicillis</i>	Balcanes	FHSR severa
Thai	<i>Bandicota indica</i>	India	No descripto
B. Orden Rodentia, familia Muridae, subfamilia Arvicolinae			
Puumala	<i>Clethrionomys glareolus</i>	Escandinavia, Rusia, Balcanes	FHSR (NE) ^b
Prospect Hill	<i>Microtus pennsylvanicus</i>	Norte América	No descripto
Bloodland Lake	<i>Microtus ochrogaster</i>	Norte América	No descripto
Isla Vista	<i>Microtus californicus</i>	Oeste de EE.UU., México	No descripto
Tula	<i>Microtus</i> <i>Microtus arvalis</i> / <i>M. rossiaemeridionalis</i>	Rusia, Eslovaquia	No descripto
Khabarovsk	<i>Microtus fortis</i>	Este de Rusia	No descripto
Topografov	<i>Lemmus sibericus</i>	Siberia	No descripto
C. Orden Rodentia, familia Cricetidae, subfamilia Sigmodontinae			
Sin Nombre	<i>Peromyscus maniculatus</i>	EE.UU., Canadá	SPH
New York	<i>Peromyscus leucopus</i>	Este y Centro de EE.UU.	SPH
Black Creek Canal	<i>Sigmodon hispidus</i>	Sudeste de EE.UU.	SPH
Bayou	<i>Oryzomys palustris</i>	Sudeste de EE.UU.	SPH
El Moro Canyon	<i>Reithrodontomys megalotis</i>	Oeste de EE.UU., México	No descripto
Rio Segundo	<i>Reithrodontomys mexicanus</i>	Costa Rica	No descripto
Cano Delgadito	<i>Sigmodon alstoni</i>	Venezuela	No descripto
Juquitiba	<i>Desconocido</i>	Brasil, Noreste Arg.	SPH
Rio Mamore	<i>Oligoryzomys microtis</i>	Bolivia	SPH
Laguna Negra	<i>Calomys laucha</i>	Oeste Paraguay, Noroeste Arg.	SPH
Andes	<i>Oligoryzomys longicaudatus</i>	Sudoeste de Argentina y Chile	SPH
Lechiguanas	<i>Oligoryzomys flavescens</i>	Centro de Argentina	SPH
Bermejo	<i>Oligoryzomys chacoensis</i>	Noroeste de Argentina	No descripto
Oran	<i>Oligoryzomys longicaudatus</i>	Noroeste de Argentina	SPH
Maciel	<i>Bolomys obscurus</i>	Centro de Argentina	No descripto
Pergamino	<i>Akodon azarae</i>	Centro de Argentina	No descripto

^aFHSR: fiebre hemorrágica con síndrome renal, SPH: síndrome pulmonar por hantavirus.

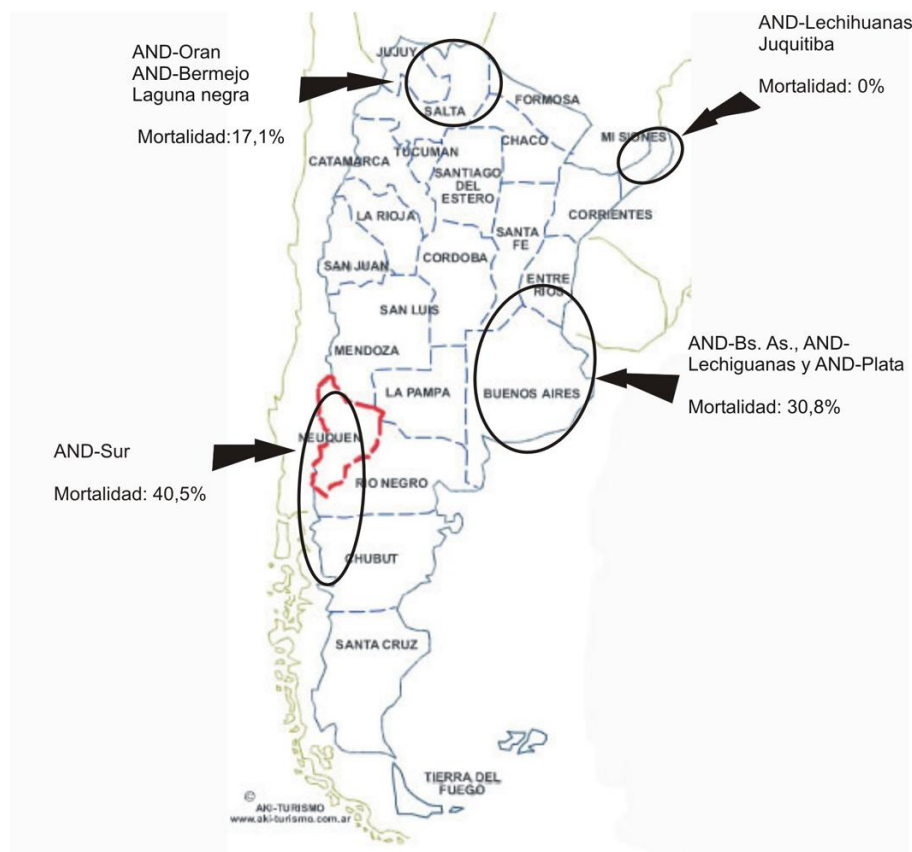
^bNE: Nefropatía epidémica.

A partir de un brote de SPH ocurrido en el Bolsón, Rio Negro en 1996 (Enría et al., 1996; Wells et al., 1997; Padula et al., 2000a) se produjo un replanteamiento de los mecanismos de adquisición de la enfermedad, ya que se comprobó la transmisión persona a persona del virus AND-Sur (AND). Este episodio originó un cambio en el manejo de

los casos de SPH y especialmente en la vigilancia epidemiológica de los contactos de esos pacientes. Posteriormente, en Chile, ocurrieron eventos similares de transmisión de la enfermedad (Toro et al., 1998). En la Provincia del Neuquén, desde 1997 hasta diciembre de 2010 inclusive, se notificaron y confirmaron los diagnósticos de SPH de 43 personas, 2 de las cuales con posible exposición extra provincial. La tasa de mortalidad de este período fue del 40% (Canevari, Subsecretaría de Salud de Neuquén com. pers.).

La enfermedad en los roedores al parecer es asintomática. La transmisión al hombre ocurre por la inhalación o ingestión de aerosoles contaminados. Es posible que dichas partículas se generen durante actividades humanas que producen que el virus en excretas contaminadas de los roedores se aerosolice. Otras vías de transmisión pueden ser a través de las mucosas de los ojos o de lesiones en la piel (Tsai et al., 1987; Glass et al., 1997) o, más raramente, por mordedura de un animal infectado (Lee et al., 1981). Las posibilidades de exposición a los hantavirus son mayores cuando las personas trabajan, juegan, viven o frecuentan espacios cerrados en los que existe una presencia activa de roedores (OPS, 1999).

Figura 1.1 Distribución geográfica de las variantes genéticas del hantavirus y tasa de mortalidad de los casos diagnosticados de SPH desde el 1995 al 2008.



1.1.3 Los roedores y el reservorio.

Los roedores son reservorios naturales del hantavirus. De manera general, cada hantavirus está asociado fuertemente con una sola especie de roedor hospedador (Tabla 1.1). La alta asociación entre el hospedador y la filogenia del hantavirus refuerza la relación y probablemente la evolución compartida entre el virus y su hospedador (McCaughey y Hart, 2000). Sin embargo, muchos estudios han detectado en otras especies altas tasas de infección por hantavirus, los cuales son considerados “fenómenos de dispersión”, en donde el virus es transmitido a un hospedador secundario (Child et al., 1994; Mills et al., 1997).

En Sudamérica, los hantavirus que causan SPH están asociados a la subfamilia Sigmodontinae. Los sigmodontinos son los roedores más abundantes y característicos de Sudamérica, aunque algunos alcanzan América central y del norte. Las tres tribus sudamericanas más diversas son: los orizominos (Tribu Orizomyni con 13 géneros y 110 especies), los akodontinos (Tribu Akodontini con 10 géneros y 62 especies) y los filotinos (Tribu Phyllotini con 14 géneros y 45 especies). Los roedores que hasta el momento han resultado seropositivos a hantavirus pertenecen precisamente a estos tres grupos mayores (Spotorno et. al., 2000).

Oligoryzomys longicaudatus (Bennet, 1832) o ratón colilargo, es el principal reservorio de AND (López et al., 1996; Levis et al., 1998; Murúa 1998, Cantoni et al., 2001). En Chile, cuatro especies de sigmodontinos, además del *O. longicaudatus*, han sido notificadas con serología positiva para hantavirus. Estas son dos especies de Akodontinos: *Abrothrix longipilis* y *Abrothrix olivaceus* y dos filotinos: *Loxodontomys micropus* y *Phyllotis darwini* (Pavletic, 2000 y Spotorno et al., 2000). En la región sur de la Argentina se han encontrado anticuerpos contra AND en individuos de las especies *O. longicaudatus*, *A. longipilis*, *A. olivaceus* (Cantoni et al., 2001; Piudo et al., 2005; Polop et al., 2010) y *L. micropus* (Larrieu et al., 2008; Cantoni et al., 2001). Hasta el momento, no hay reportes en los que estas especies estén involucradas en la transmisión del virus a humanos, por lo que podría indicar un fenómeno de dispersión del virus de su reservorio natural a otras especies.

Fotos 1 y 2 *O. longicaudatus* o ratón colilargo



Oligoryzomys longicaudatus pertenece a un género de ratones de tamaño chico, tribu Oryzomyini (Cricetidae: Sigmodontinae) (Tabla 1.2). Posee una coloración dorsal marrón claro con tonos levemente más oscuros hacia la lineal central del dorso, ventralmente posee una coloración clara en tonos de grises (Fotos 1 y 2). La cola es notoriamente más larga (12-13 cm) que el largo cuerpo-cabeza (9,5-10 cm). Su dieta es principalmente granívora-frugívora y presenta algunas variaciones estacionales o latitudinales (Pearson, 1983, 1995; Palma et al., 2007). Es de hábitos principalmente nocturnos y muy buen escalador (Pearson 1983). *O. longicaudatus* puede producir hasta 3 camadas de 3-5 crías por año. Las hembras alcanzan la madurez sexual a los pocos meses (Greer, 1966; Mann, 1978; Pearson, 1983). Los individuos de esta especie rara vez viven más de 12 meses (Guthmann et al., 1997).

Tabla 1.2 Clasificación taxonómica de *O. longicaudatus*.

Orden:	Rodentia
Familia:	Cricetidae
Subfamilia:	Sigmodontinae
Tribu:	Oryzomyini
Género:	<i>Oligoryzomys</i>
Especie:	<i>O. longicaudatus</i>
Nombre binomial: <i>Oligoryzomys longicaudatus</i>	
Bennett, 1832	

Oligoryzomys longicaudatus es la especie más abundante de los ambientes más mésicos de los bosques patagónicos del sur de Chile y Argentina. En Chile esta especie alcanza también la región Mediterránea donde prevalecen áreas más abiertas y casi xéricas (Osgood, 1943; Mann, 1978; Palma et al., 2007). En la región Mediterránea, esta especie se la encuentra asociada a tipos de vegetación tales como los matorrales, pero siempre cercanos a zonas húmedas. En el sur de Chile, la especie es muy común en los bosques templados (Meserve et al., 1991) y una de las especies más abundantes en los remanentes de bosques (Kelt, 2000). En los bosques templados, *O. longicaudatus* utiliza los sitios con sotobosques densos (Pearson, 1995; Palma et al., 2005) y con cobertura arbórea. Durante el verano la población de *O. longicaudatus* prácticamente desaparece de estos ambientes. Dentro de su extendida área de distribución geográfica, *O. longicaudatus* se ha adaptado a distintos tipos de vegetación y a diversas condiciones climáticas. Algunos estudios han reportado su presencia en ambientes con algún grado de antropización e inclusive en las inmediaciones de las viviendas (Calderón et al., 1999; Torres-Pérez et al., 2004; Piudo et al., 2005). Estudios previos han confirmado la presencia de anticuerpos contra hantavirus en esta especie a lo largo de todo su rango de

distribución, desde una latitud de 38°S hasta 51°S (Padula et al., 2000a; Torres-Pérez et al., 2004).

1.1.4 El efecto de las modificaciones antropogénicas.

En las últimas décadas, la expansión geográfica y demográfica de la especie humana ha originado nuevos y crecientes contactos con animales silvestres y sus ambientes naturales. Los disturbios en el ecosistema ocasionados por la actividad antrópica han tenido un impacto considerable sobre la abundancia y distribución tanto de vegetales como de animales. Dicho impacto resulta particularmente importante en la dinámica de las poblaciones de roedores. Dentro de la comunidad de roedores existen determinadas especies oportunistas más generalistas, en cuanto a requerimientos alimenticios y de hábitat, que pueden prosperar en condiciones perturbadas mientras que especies más especializadas no pueden sobrevivir. Así, la composición del ensamble de roedores varía transformándose por lo general, en una comunidad de baja riqueza específica conformada por unas pocas especies oportunistas, cuya abundancia poblacional suele incrementarse. Muchos estudios han descrito esto con relación a ambientes disturbados por la agricultura, ganadería o por deforestación (Dahlberg, 1992; Lancher et al., 1999; Ruedas et al., 2004; Saavedra y Simonetti, 2005; Shepherd y Ditgen, 2005).

Cuando las abundancias de roedores son altas y la competencia por recursos aumenta, muchos animales son forzados a dispersarse pudiendo fácilmente ingresar y utilizar construcciones humanas. Esto puede ser particularmente peligroso en lo que al SPH se refiere, ya que cuanto mayor es el número de individuos por unidad de superficie, mayor es la probabilidad de contacto humano-roedor infectado (Hjelle y Yates, 2001). Estudios realizados en EE.UU. sobre el sistema *Peromyscus maniculatus*-SNV indican que cuando las poblaciones de roedores aumentan su densidad puede producirse un pico en el número de individuos infectados con SNV (Douglass et al., 2007). Los individuos recientemente infectados presentan una mayor probabilidad de liberar virus infeccioso al medio (Lee et al., 1981; Hutchinson et al., 1998). A su vez cuando estos roedores recientemente infectados se dispersan, podrían estar transportando y liberando virus en áreas con alto riesgo de exposición humana como son los ambientes peridomésticos rurales (Waltee et al., 2009). Estudios epidemiológicos han señalado que los ambientes peridomésticos, especialmente los ambientes cerrados (galpones, corrales, obradores, etc.) con una infestación constante de roedores, representarían los sitios con mayor riesgo de infección para humanos (Armstrong et al., 1995; Douglass et al., 2003). Desde 1996 Kuenzi et al., (2001) han estudiado la dinámica poblacional de *P. maniculatus* en ambientes silvestres y peridomésticos de Montana, EE.UU. En estos estudios se han encontrado diferencias entre las poblaciones de roedores que habitan aquellos ambientes más alterados, como los peridomicilios y aquellas que habitan ambientes naturales. Las épocas reproductivas de las poblaciones peridomiciliarias de *P. maniculatus* resultaron más largas que las silvestres siendo también la prevalencia de infección por SNV mayor en las poblaciones de roedores peridomésticas que en las poblaciones silvestres.

Con respecto al sistema *O. longicaudatus*-AND se han realizado estudios sobre la biología del reservorio (Pearson, 1983; Spotorno et al., 2000), su distribución (Calderón et al., 1999, Piudo et al., 2005, Carbajo y Pardiñas 2007) y la dinámica estacional del

sistema roedor-hantavirus (Cantoni et al., 2001). La presencia del reservorio en ambientes peridomésticos y la seroprevalencia de infección de éste ha sido estudiada en sitios donde han ocurrido casos confirmados de SPH (Calderón et al., 1999, Torres-Pérez et al., 2004) y en ambientes peridomésticos no asociados a casos confirmados de SPH (Piudo et al., 2005 y Polop et al., 2010). Estos estudios han permitido verificar la presencia de *O. longicaudatus* en ambientes peridomésticos y un porcentaje de seroprevalencia en estos ambientes que oscila entre el 4,5% y el 10%. Sin embargo, sólo Polop et al., (2010) han estudiado la dinámica estacional del reservorio o su prevalencia de infección por hantavirus en estos ambientes por períodos de tiempo más prolongados, pero en ningún caso se ha analizado las diferencias en la estructura de la comunidad de roedores asociada a estos ambientes o las características demográficas de las poblaciones que las conforman.

Hasta el momento no existen vacunas ni tratamientos específicos contra el SPH, por lo que el elemento básico para evitar la enfermedad es la prevención. El desarrollo de medidas preventivas efectivas requiere de un conocimiento detallado de la ecología y epizootiología de la infección por hantavirus dentro de la población reservorio y de las situaciones y mecanismos que favorecen la transferencia del virus del hospedador a los humanos (Mills et al., 1999). Estudiar los cambios en la estructura de la comunidad de roedores en un hábitat modificado, como lo son los ambientes peridomésticos, al igual que conocer que implicancias tiene sobre la población del principal reservorio de AND y de la transmisión del virus, es esencial en la epidemiología de SPH y crucial para entender la exposición humana al hantavirus.

1.2 Objetivos.

Los objetivos principales de esta tesis son 1) examinar la estructura de la comunidad de roedores; la abundancia relativa de *O. longicaudatus* y las variaciones temporales asociados a éstos, en ambientes peridomésticos rurales; 2) compararla con la de sitios silvestres; 3) estudiar el efecto de la modificación antropogénica del hábitat en la composición e infección de la comunidad de roedores; y 4) discutir las implicancias que tienen estos disturbios en el riesgo de contagio por hantavirus.

Por otro lado, este estudio contribuye con datos epidemiológicos sobre la población de *O. longicaudatus* (especie reservorio de AND) y la posible vía de transmisión del virus.

Además se aporta información sobre la dinámica del ensamble de roedores (del bosque subantártico y estepa patagónica) y la estructura poblacional de las principales especies de roedores de ambientes silvestres y peridomésticos.

1.3 Área de estudio.

La provincia del Neuquén se divide en cuatro macroambientes o ecoregiones: bosque subantártico, estepa patagónica, estepa altoandina y monte. El área de estudio se ubicó en la región sud oeste de la provincia del Neuquén, comprendiendo las ecoregiones de bosque subantártico y estepa patagónica distrito occidental (Figura 1.2), las cuales presentan las siguientes características más salientes:

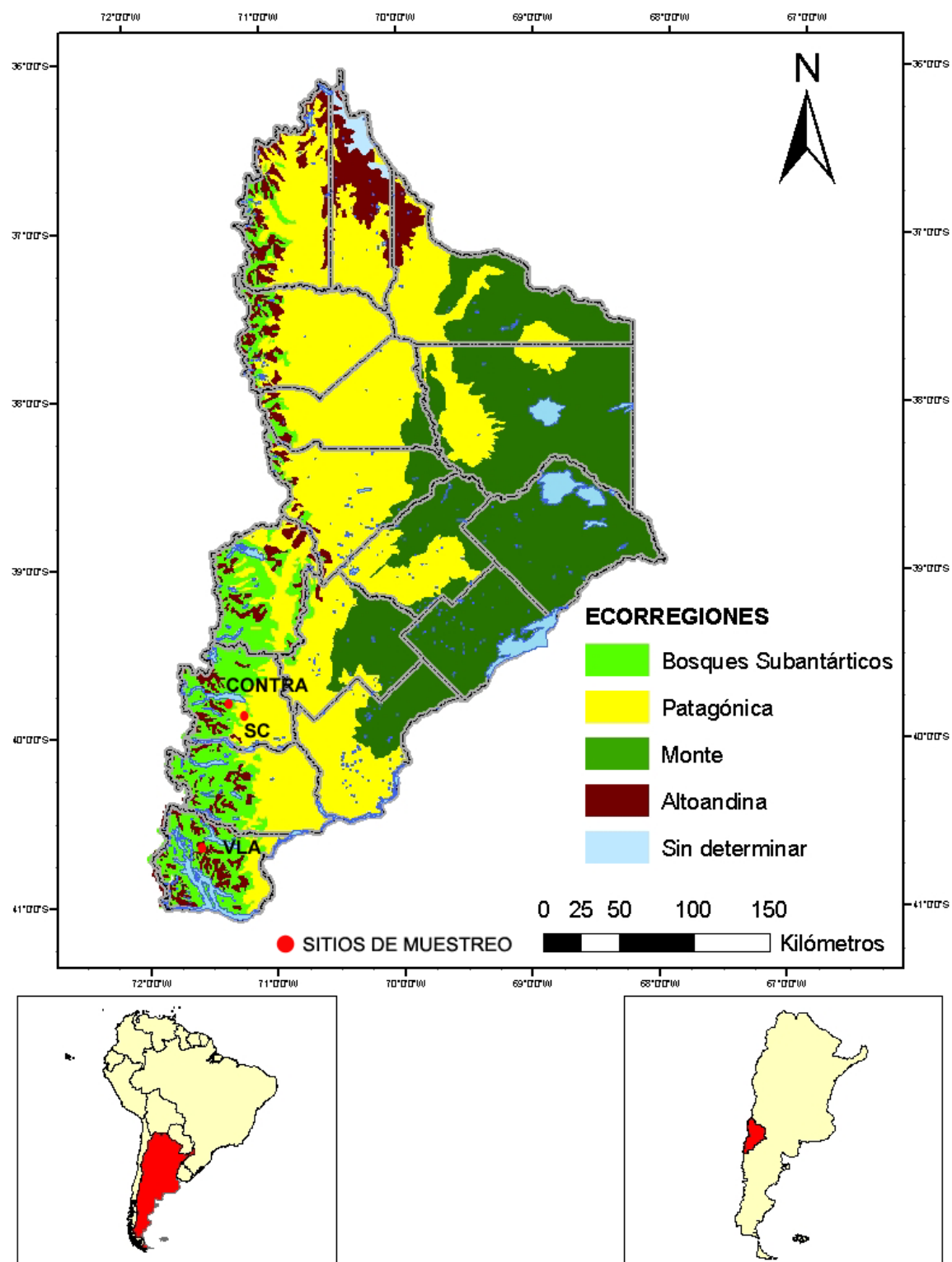
- Bosque subantártico: El clima es templado y húmedo con una temperatura anual media de 9,5 °C y lluvias todo el año, llegando a exceder en algunos sitios los 4000 mm. El tipo de vegetación dominante es el bosque caducifolio o perennifolio, pero también pueden existir praderas (Cabrera y Willink, 1980).
- Estepa patagónica: El paisaje está formado por mesetas, serranías y valles, con suelos en general petroarenosos y pobres en materia orgánica. El clima es seco y templado-frío con vientos muy fuertes del oeste. La temperatura media puede variar entre 5 °C hasta 13,4 °C y las precipitaciones oscilan entre 100 y 270 mm anuales. La vegetación dominante es la estepa arbustiva con predominio de matas en cojín (Cabrera y Willink, 1980).

El estudio se realizó en ambientes silvestres y peridomésticos en tres sitios. Los sitios muestreados (Figura 1.2) fueron: el paraje El Contra, margen sur del lago Huechulafquen (39° 46' 47,1" S; 71° 22' 8,8" O) departamento Huiliches, ecoregión de bosque subantártico), Villa la Angostura (40° 44' 47,7' S; 71° 35' 20,1" O) departamento Los Lagos, ecoregión de bosque subantártico y paraje San Cabao (39° 54' 20,7 "S, 71° 07' 51,2" O) departamento Huiliches, ecoregión de estepa patagónica.

Paraje El Contra (CONTRA): El ambiente silvestre se encuentra sobre la ladera del Cerro Contra en un bosque abierto de radial (*Lomatia hirsuta*) y ciprés (*Austrocedrus chilensis*) con abundante caña colihue seca (florecida durante el año 2000), michay (*Berberis darwini*), algunos claros sin vegetación y parches de coirón (*Festuca sp.* y *Stipa sp.*). También presenta zonas con afloramientos rocosos. El tipo de suelo para esta zona es Inceptisol/Histosol (Fotos 1.3a).

El ambiente peridoméstico es del tipo rural y consta de galpones, corrales cubiertos, gallineros, almacenes de alimentos y cuadros de pastoreo ovino. Los recintos están contruidos con madera, cantonera, cañas y adobe (Fotos 1.3.b). La superficie total muestreada fue de aproximadamente 294 m². La historia de este peridomicilio cuenta con al menos 100 años de uso continuo.

Figura 1.2 Ubicación de los sitios de muestreo en el mapa de las ecoregiones de la provincia del Neuquén, Argentina.



Fotos 1.3 Sitio de muestreo pje. El Contra (CONTRA)

a) Ambiente silvestre



b) Ambiente peridoméstico



Villa la Angostura (VLA): El ambiente silvestre se caracteriza por ser un bosque cerrado de coihues (*Nothofagus dombeyi*) con sotobosque de caña colihue, abundantes ejemplares de ñire (*Nothofagus antarctica*), radial (*Lomatia hirsuta*), ciprés (*Austrocedrus chilensis*), *Berberis* sp., Rosa mosqueta (*Rosa rubiginosa*), zarza parrilla (*Ribes magellanicum*) y retama (*Cytisus scoparius*). El tipo de suelo de esta zona es Inceptisol/Histosol. (Fotos 1.4a).

El muestreo peridoméstico se realizó en las instalaciones de un aserradero actualmente en desuso, a 300 m del sitio silvestre cuyos cuidadores poseen galpones, huerta, un gallinero y áreas de pastoreo de vacunos. Las construcciones están realizadas en su totalidad con tabloncillos de madera, que no presentan mantenimiento (Fotos 1.4b). La superficie total muestreada fue de aproximadamente 216 m².

Fotos 1.4 Sitio de muestreo Villa la Angostura (VLA)

a) Ambiente silvestre



b) Ambiente peridoméstico



Paraje San Cabao (SC): El sitio de estudio silvestre se ubicó sobre una matriz homogénea de vegetación de tipo herbácea arbustiva compuesta principalmente por neneos (*Mulinum spinosum*), coirón dulce y amargo (*Festuca* sp. y *Stipa* sp.) y senecio (*Senecio* sp.) (Fotos 1.5a).

El peridomicilio en el que se realizaron los muestreos de roedores es un colegio albergue agro-rural a aproximadamente 400m del sitio silvestre. Esta escuela fue fundada a principio de la década del 70 y tiene un uso continuo desde entonces. Este ambiente está compuesto por sectores de huertas, galpones de almacenamiento de alimentos, corrales cubiertos, cuadros de pastoreo de ovinos y camélidos, 5 galpones de gallinas e invernaderos. Si bien los galpones están contruidos con materiales de obra (ladrillo y cemento) todos carecen de mantenimiento y presentan agujeros y fisuras en la

construcción que permiten la libre circulación de roedores (Fotos 1.5b). La superficie total que abarcó el área peridoméstica muestreada fue de aproximadamente 650 m².

Fotos 1.5 Sitio de muestreo del pje. San Cabao (SC)

a) Ambiente silvestre



b) Ambiente peridoméstico



1.4 Estructura de la tesis.

Esta tesis se encuentra organizada en cinco capítulos. El capítulo 1 contiene información introductoria sobre el Hantavirus, la enfermedad que produce, los roedores y el reservorio, el marco conceptual y el área estudiada. En el capítulo 2 se presenta el estudio realizado sobre la estructura de la comunidad de roedores e infección por AND en ambientes silvestres y peridomésticos rurales ubicados en la zona sudoeste de la provincia de Neuquén. En el capítulo 3 se desarrolla un análisis para determinar que características dentro de la población de *O. longicaudatus* influyen la probabilidad de un individuo de presentar anticuerpos contra AND para relacionarlos con posibles mecanismos de transmisión del virus dentro de la población de *O. longicaudatus*. El capítulo 4 se divide en dos secciones donde se describe la dinámica y estructura poblacional del ensamble de roedores en ambientes silvestres (sección A) y peridomésticos (sección B) del bosque subantártico y la estepa patagónica del sudoeste del Neuquén. Finalmente se comparan los principales parámetros poblacionales de las poblaciones de *O. longicaudatus* peridomésticas y silvestres. En el capítulo 5 se presenta la discusión e integración general de los principales resultados y las implicancias que tienen éstos sobre el riesgo de contagio por hantavirus.

Capítulo 2

Estructura de la comunidad de roedores e infección por virus Andes en ambientes silvestres y peridomésticos del sudoeste del Neuquén, Argentina.

2.1 Introducción.

La modificación y/o fragmentación de hábitats previamente continuos, constituye uno de los impactos más evidentes que el hombre está produciendo sobre los ecosistemas. El impacto de estos cambios sobre el comportamiento (Redpath, 1995; Mahan y Yahner, 1996; Nour et al., 1997), demografía (Dickman et al., 1989; Harper et al., 1993; Diffendorfer et al., 1995), ecología poblacional (Muñoz-Pedreros, 1992; Robinson et al., 1992; Soule et al., 1992; Yahner, 1992; Laurence, 1994) y de comunidades de las especies que habitan estos hábitats se ha vuelto central en temas de conservación (Sounder et al., 1991; Laurence, 1997; Shepherd y Ditgen, 2005). Sin embargo, el efecto que producen estos cambios ambientales sobre las zoonosis continúa aún impredecible.

En las últimas dos décadas, la expansión geográfica y demográfica humana ha originado nuevos y crecientes contactos con animales silvestres y sus ambientes naturales. Los disturbios antropogénicos sobre el ecosistema han favorecido el incremento de algunos componentes como los roedores múridos y cricétidos (Spotorno et al., 2000). Las variaciones en el ambiente que causan la remoción de porciones de una población (ej. por la alteración o destrucción de un hábitat), alteran sus patrones de migración (ej. fragmentación del hábitat) o incrementan la densidad de la población reservorio posiblemente sean causantes de la aparición de enfermedades (Daszak et al., 2001). Un ejemplo reciente de estas enfermedades emergentes son los hantavirus, cuyos brotes estarían relacionados con cambios ambientales y ecológicos que favorecen el contacto del hospedador con el hombre (Morse, 1995).

El síndrome pulmonar por hantavirus (SPH) es una enfermedad zoonótica que causa a menudo un cuadro respiratorio severo, provocando la muerte de aproximadamente el 40% de los casos confirmados en Patagonia (Martínez et al., 2010). En esta región, la enfermedad es causada por el virus Andes (AND), el cual es transmitido por el roedor sigmodontino *Oligoryzomys longicaudatus* (López et al., 1996; Levis et al., 1998; Murúa 1998). Otras 3 especies han sido reportadas como portadoras de AND en Argentina: *Abrothrix longipilis*, *Abrothrix olivaceus* y *Loxodontomys micropus* (Cantoni et al., 2001; Padula et al., 2004; Piudo et al., 2005; Polop et al., 2010). Sin embargo, no existen evidencias hasta el momento que sugieran que estas especies puedan estar involucradas en la transmisión del virus a humanos.

Desde 1997 y hasta diciembre de 2010, en la provincia de Neuquén se han identificado 43 casos de SPH (Canevari, Subsecretaria de Salud de Neuquén, com. pers.). Muchos de estos casos son sospechosos de haberse producido el contagio en ambientes peridomésticos, como obradores, leñeras, graneros, corrales y galpones donde la prevalencia de infección por hantavirus en roedores pareciera ser superior a la que se registra en los ambientes silvestres. Estudios epidemiológicos han demostrado que los peridomicilios, especialmente aquellos que presentan una importante infestación de roedores intradomiciliarios, representan uno de los mayores riesgos de infección para humanos (Armstrong et al., 1995 y Douglass et al., 2003).

Los últimos avances en epidemiología ecológica sugieren que la diversidad de especies puede jugar un papel importante en la ecología de las enfermedades infecciosas, particularmente en enfermedades zoonóticas transmitidas por vectores (Ostfeld y Keesing, 2000 a, b; Schmidt y Ostfeld, 2001). La presencia de un ensamble de vertebrados diverso puede “diluir” el impacto del principal reservorio y por consiguiente, reducir el riesgo de infección en humanos. Específicamente el “efecto de dilución” se refiere a las consecuencias de tener exceso de especies reservorios de competencia relativamente baja para un determinado patógeno. En sistemas como la enfermedad de Lyme, cuyo agente infeccioso puede encontrarse en un gran número de especies hospedadoras pero de las cuales muchas son reservorios pobres incapaces de transmitir las espiroquetas de Lyme, la presencia de estas especies hospedadoras reduce la tasa de encuentro entre los vectores infectados y el hospedador, reduciendo la competencia efectiva del reservorio (Schmidt y Ostfeld, 2001).

Un mecanismo similar puede estar operando en el caso de zoonosis de transmisión directa como el SPH. Teóricamente, hay un solo hospedador competente por cada hantavirus. La transmisión horizontal de este patógeno dentro de la población de roedores está asociada con el contacto intraespecífico (Mills y Childs, 1998). La alta diversidad de la comunidad de roedores puede disminuir la tasa de encuentro intraespecífica ya sea por la reducción de la densidad de la población del reservorio o por facilitar el contacto interespecífico. Por lo tanto con cada especie adicional la eficiencia de transmisión del virus disminuiría (Ruedas, 2004).

Los ambientes peridomésticos rurales son claros ejemplos de modificaciones producidas sobre un hábitat natural previamente homogéneo. La vegetación original es removida para permitir la construcción de casas, obradores, leñeras, graneros, galpones, depósitos y la instalación de áreas circundantes como potreros, corrales, invernaderos, huertas y zonas de desperdicios. Las condiciones ambientales, como la temperatura y la humedad, usualmente son más moderadas comparadas con los ambientes silvestres y no muestran cambios estacionales tan marcados. Igualmente, la disponibilidad de alimento es menos estacional y continuamente abundante. Por otra parte, estos ambientes peridomésticos pueden albergar una alta densidad de predadores domésticos.

Una práctica muy común en los peridomicilios rurales es el uso de métodos de control de roedores (trampas, cebos tóxicos), sobre todo en áreas de almacenamiento de alimentos y ambientes de uso doméstico como casas, habitaciones y quinchos. Estos métodos sólo son eficaces en situaciones en las cuales estas construcciones están debidamente selladas, evitando el ingreso de nuevos roedores (Glass et al., 1997; Calisher

et al., 1999a). De manera contraria, los roedores removidos serían rápidamente remplazados por individuos dispersantes de áreas silvestres cercanas (Douglass et al., 2003). Los métodos de remoción utilizados sin previa hermetización de los ambientes asemejan un sistema fuente-sumidero, por el cual individuos de la población fuente (ambiente silvestre cercano) se dispersan hacia los sumideros (peridomicilios), con el consiguiente aumento de la probabilidad de que el individuo dispersante este infectado por hantavirus. Las características distintivas de estos tipos de ambientes pueden afectar, positiva o negativamente, la composición de la comunidad de roedores de estos lugares (Langton et al., 2001).

La composición de roedores del bosque subantártico está formada por al menos 9 roedores sigmodontinos de 8 géneros distintos (Pearson, 1983; Meserve et al., 1988; Iriarte et al., 1989; Kelt, 1996, 2000; Monjeau et al., 1997). Entre los más abundantes, se destacan 3 especies co-dominantes, *O. longicaudatus* (Ratón colilargo), *A. olivaceus* (el ratón oliváceo) y *A. longipilis* (el ratón pelilargo). En la estepa patagónica occidental neuquina el ensamble de roedores está principalmente compuesto por *Eligmodontia morgani* (laucha sedosa), *A. olivaceus* y esporádicamente, y en densidades bajas, *Phyllotis darwini* (ratón orejudo) y *O. longicaudatus*, entre otros (Corley et al., 1995; Piudo et al., 2005). *O. longicaudatus* es considerado un roedor muy versátil en su elección del hábitat. Se lo encuentra en zonas boscosas, ecotonos entre bosques y zonas arbustivas (Guthmann et al., 1997; Polop et al., 2010), estepas (Corley et al., 1995; Monjeau et al., 1997; Piudo et al., 2005). En particular, en la provincia del Neuquén, este ratón ha sido hallado en todas las ecoregiones presentes (con excepción de la altoandina) asociado a ambientes peridomésticos (Piudo et al., 2005). Uno de los rasgos demográficos más eminentes de *O. longicaudatus* es su alta movilidad (Kelt et al., 1994; Murúa et al., 1996). Las áreas de acción de esta especie en muchas ocasiones duplican la de otras especies simpátricas como la de *A. olivaceus* (González et al., 2000).

La escala temporal en la cual son evaluados los procesos ecológicos puede influir sobre la interpretación de los patrones ecológicos (Mengue y Olson, 1990). Estudios anteriores se han enfocado en la variabilidad espacial de la diversidad, sobre la cual asocian luego la prevalencia de infección por hantavirus (Ruedas et al., 2004; Mills, 2005; Suzan et al., 2009). Sin embargo, es posible que los cambios en la prevalencia del patógeno estén asociados a variaciones temporales de los índices de diversidad y equitatividad de la comunidad del hospedador.

A pesar del creciente conocimiento acerca del impacto global de los cambios antropogénicos sobre los ambientes terrestres, la magnitud de su influencia en la ecología de enfermedades del tipo zoonóticas sigue todavía incierta (Daszak et al., 2001). Hasta el momento no existen vacunas ni tratamientos específicos contra el hantavirus, por lo que el elemento básico para evitar la enfermedad es la prevención. El desarrollo de medidas preventivas efectivas requiere de un conocimiento detallado de la ecología del reservorio y epizootiología de la infección (Mills et al., 1999). La instalación de domicilios y peridomicilios en áreas silvestres produce cambios en la estructura de la comunidad de roedores cuyo conocimiento resulta crucial para entender la exposición humana al hantavirus.

2.2 Objetivo.

El objetivo de este capítulo es examinar la composición de la comunidad de roedores, la abundancia relativa de *O. longicaudatus* y las variaciones temporales asociadas a éstos, en ambientes peridomésticos rurales del sudoeste de la provincia del Neuquén y compararlo con ambientes silvestres cercanos para poner a prueba las siguientes hipótesis:

Hipótesis.

1. Los ambientes peridomésticos rurales favorecen la presencia de *O. longicaudatus*.
2. La diversidad y la equitatividad de especies en los ambientes peridomésticos rurales están alteradas con respecto a los ambientes silvestres.
3. Los ambientes peridomésticos rurales favorecen la presencia de roedores infectados con AND.

Mecanismo. Los disturbios humanos producidos sobre los ambientes naturales así como la remoción continua de roedores en los peridomicilios favorecen a aquellas especies con alta capacidad de dispersión, como *O. longicaudatus*. Estos disturbios incrementan la abundancia de aquellas especies con mayor capacidad de dispersión y decrece la abundancia de aquellas más sensibles a estos disturbios, por lo tanto, también se espera que la diversidad de especies y equitatividad estén alteradas en estos ambientes, favoreciendo la transmisión de hantavirus entre roedores.

2.3 Área de estudio.

El estudio se realizó en ambientes silvestres y peridomésticos situados en la región suroeste de la provincia del Neuquén descriptos en el capítulo 1.

2.4 Metodología.

2.4.1 Trampeo de roedores.

Para examinar la estructura de la comunidad de roedores en ambientes peridomésticos rurales y compararlos con sitios silvestres se realizaron trampeos de roedores mensuales, durante 3 noches consecutivas, durante el período comprendido entre febrero 2003 y diciembre 2004 con excepción del mes de julio 2004 en CONTRA donde no se pudo acceder por cuestiones climáticas. La comunidad de roedores se estudió mediante la técnica de captura-marcado y recaptura en las grillas silvestres, de manera de minimizar el impacto sobre la dinámica y composición de la comunidad silvestre y mediante la técnica de remoción en los ambientes peridomésticos.

Los peridomicilios muestreados presentan remoción continua de roedores mediante la utilización de cebos tóxicos o trampas de captura muerta realizada por los habitantes de los mismos, además de la producida por los animales domésticos. Esta actividad se viene realizando desde años anteriores y consideramos que actualmente forma parte del sistema “peridomicilio”. A su vez, debido que los roedores son causantes

de zoonosis como el SPH nos vemos obligados por razones éticas y legales a utilizar el método de remoción en estos ambientes. Sin embargo, se considera que el esfuerzo de remoción de roedores producida en este trabajo (3 noches/ mes) no altera la composición y/o dinámica de la comunidad de roedores de este sistema ya instalado.

En cada sitio silvestre se dispuso una grilla de diez por diez trampas Sherman de captura viva, espaciadas cada 10 m, cubriendo un área de 0,81 ha. Simultáneamente, en los ambientes peridomésticos se dispusieron trampas al azar dentro de las distintas instalaciones (viviendas, galpones, gallineros, obradores, corrales cerrados) y en el perímetro externo. El número de trampas dependió del tamaño y cantidad de instalaciones en cada sitio y se mantuvo constante durante todo el estudio: en CONTRA 30 trampas por noche, en SC 32 trampas por noche y en VLA 16 trampas por noche. Durante todo el estudio el aparato de trampeo nunca se vio saturado quedando siempre trampas libres disponibles. Todas las trampas dispuestas en las distintas instalaciones de un mismo sitio fueron tratadas como un grupo para su análisis. Las trampas se cebaron con avena, grasa bovina y esencia de vainilla y se dispuso en su interior, durante las estaciones frías, un trozo de algodón para evitar la mortalidad por hipotermia. Las trampas se revisaron diariamente durante la mañana, reemplazando el cebo o el algodón en caso de ser necesario (Fotos 1 y 2).

Fotos 1, 2, 3, 4, 5, 6 Procesamiento y manipulación de roedores



Los roedores capturados fueron individualizados y marcados (Fotos 3 y 4) con caravanas colocadas en las orejas (National Band and Tag Co., Newport, Kentucky, U.S.A.), se les extrajo una muestra de sangre del seno retro-orbital para determinación serológica (Foto 5). A los roedores vueltos a capturar durante el mismo evento de captura no se les extrajo nuevamente sangre. A cada roedor se le registró la masa corporal, se lo clasificó por edad (adulto, subadulto o juvenil) y sexo (Foto 6) y se registró el estado reproductivo (ver sección 4.2.4 y 4.2.5 del capítulo 4).

Los animales capturados en los sitios silvestres luego del procesamiento fueron liberados en el lugar de captura (método de captura marcado y recaptura sucesivo). Por otro lado, los roedores capturados dentro de los peridomicilios fueron sometidos al mismo procesamiento, pero luego fueron sacrificados por dislocación cervical. El mencionado procesamiento se efectuó utilizando todas las medidas de bioseguridad descriptas por Mills et al., (1995) para el trapeo y muestreo de pequeños roedores.

2.4.2 Análisis de anticuerpos contra AND.

Para la detección de anticuerpos IgG específicos para AND se realizaron pruebas de ELISA de los sueros obtenidos de las muestras de sangre de los roedores como se describe en Padula et al., (2000b). Este análisis se realizó en el Departamento de Virología, Instituto Nacional de Enfermedades Infecciosas, A.N.L.I.S. “Dr. Carlos G. Malbrán”, Buenos Aires.

2.4.3 Análisis de datos.

La composición de roedores de los ambientes silvestres y peridomésticos fue comparada mediante un prueba Chi-cuadrado (Zar, 1996) teniendo en cuenta la frecuencia de capturas de las especies más abundantes en cada sitio. Para evitar violar el supuesto de la prueba Chi-cuadrado concerniente al número mínimo esperado, las especies menos comunes no fueron incluidas en el análisis. Las especies *A. olivaceus*, *A. longipilis* y *O. longicaudatus* fueron las utilizadas para las comparaciones entre ambientes peridomésticos y silvestre, en CONTRA y VLA y las especies *E. morgani*, *Akodon iniscatus*, *Reithrodon auritus* y *O. longicaudatus* fueron las utilizadas para comparar entre ambientes en SC.

Para la estimación de la diversidad (H) se usó el número "efectivo" de especies: $e^{H'}$ (Jost, 2006), siendo $H' = (-\sum p_i \ln p_i)$ el índice de Shannon-Wiener (Hill, 1973; Magurran, 1988). p_i es la proporción de la especie “i” sobre el total. La equitatividad de cada ambiente fue estimada con la ecuación: $J = [H/\ln(\text{riqueza})]$ (Pielou, 1969); siendo la riqueza definida como el número de especies presentes.

La diversidad promedio entre ambientes, peridoméstico o silvestre, se comparó mediante una prueba de *t* (Zar, 1996). Las fluctuaciones temporales en la diversidad y equitatividad promedio se compararon entre ambientes mediante una prueba de signos para muestras pareadas (Daniel, 1978). Los coeficientes de variación (CV) de los índices de diversidad y equitatividad para cada ambiente, peridoméstico o silvestre, fueron estimados para todos los períodos de muestreos y para todos los sitios combinados según Zar (1996).

El número de individuos de cada especie en ambientes silvestres fue estimado mediante el método de enumeración directa y expresada como mínimo número vivo (MNA) (Krebs, 1966). En los ambientes peridomésticos se utilizó una adaptación al índice de éxito de captura para que contemple la superficie muestreada (ECP). Ambos índices se describen detalladamente en la sección 4.2.2 del capítulo 4.

La proporción de individuos infectados en cada ambiente fue expresada como porcentaje de seroprevalencia. Siendo la seroprevalencia el número de roedores que presentó serología positiva contra AND mediante una prueba de ELISA, dividido por el número total de individuos analizados. La presencia de anticuerpos es considerada una medida de la proporción de individuos que han estado expuestos al virus y/o persisten infectados. La proporción de individuos infectados en cada ambiente fue comparada mediante una prueba binomial para proporciones (Daniel, 1978).

Para determinar la relación temporal entre los índices de diversidad o equitatividad y la prevalencia de AND o el número de individuos con serología positiva para AND se realizó una prueba de series temporales de correlación cruzada a distintos tiempos (Arnau Gras, 2001). Para este análisis se utilizó solo los datos de aquellos sitios donde la presencia de anticuerpos contra AND en la población de *O. longicaudatus* estuviese presente en más de 3 ocasiones de muestreo. Para estimar los OR (odds ratios o razón de cocientes) se utilizó un modelo logístico binomial siendo el estado serológico (positivo o negativo) la variable respuesta dicotómica.

El procesamiento de los datos fue realizado utilizando el programa Microsoft Access. Para el análisis estadístico se utilizó los programas estadísticos Infostat (Infostat, versión 2009) y BioEstat (Ayres et al., 2004).

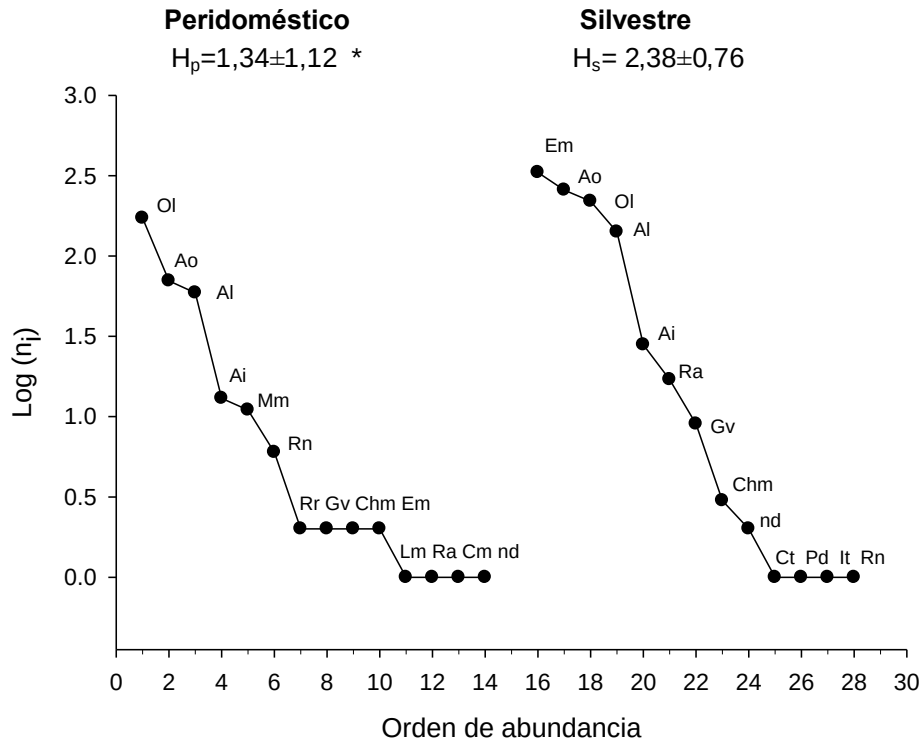
2.5 Resultados.

2.5.1 Composición de la comunidad de roedores silvestre y peridoméstica.

Durante el período comprendido entre febrero 2003 y diciembre 2004 en los ambientes peridomésticos rurales, se capturaron 334 individuos de 14 especies en 5292 trampas noches (6,31 ind/100TN). Durante el mismo período, en los ambientes silvestres se capturaron 1022 individuos de 13 especies en 20100 trampas noche (5,1ind/100TN). Si bien algunas especies estuvieron presentes en todos los sitios estudiados, otras resultaron menos frecuentes y estuvieron presentes solo en algunos sitios.

Las tres especies conocidas como portadoras de AND en esta región, *O. longicaudatus*, *A. olivaceus* y *A. longipilis*, fueron las únicas especies capturadas en los tres sitios peridomésticos. Estas tres especies comprendieron el 87% de los individuos capturados en este ambiente (Figura 2.1).

Figura 2.1 Especies de roedores capturadas en ambientes peridomésticos y silvestres de la provincia de Neuquén entre febrero de 2003 y diciembre de 2004. Las especies están ordenadas de manera decreciente según el logaritmo de su abundancia (ni).



Em: *Eligmodontia morgani*, Ao: *Abrothrix olivaceus*, Ol: *Oligoryzomys longicaudatus*, Al: *Abrothrix longipilis*, Ai: *Akodon iniscatus*, Ra: *Reithrodon auritus*, Gv: *Geoxus valdivianus*, Chm: *Chelemys macronix*, nd: especie no determinada, Ct: *Ctenomys* sp, Pd: *Phyllotis darwini*, It: *Irenomys tarsalis*, Rn: *Rattus norvegicus*, Mm: *Mus musculus*, Rr: *Rattus rattus*, Lm: *Loxodontomys micropus*, Ax: *Abrothrix xanthorhinus*, Cm: *Calomys musculus*.

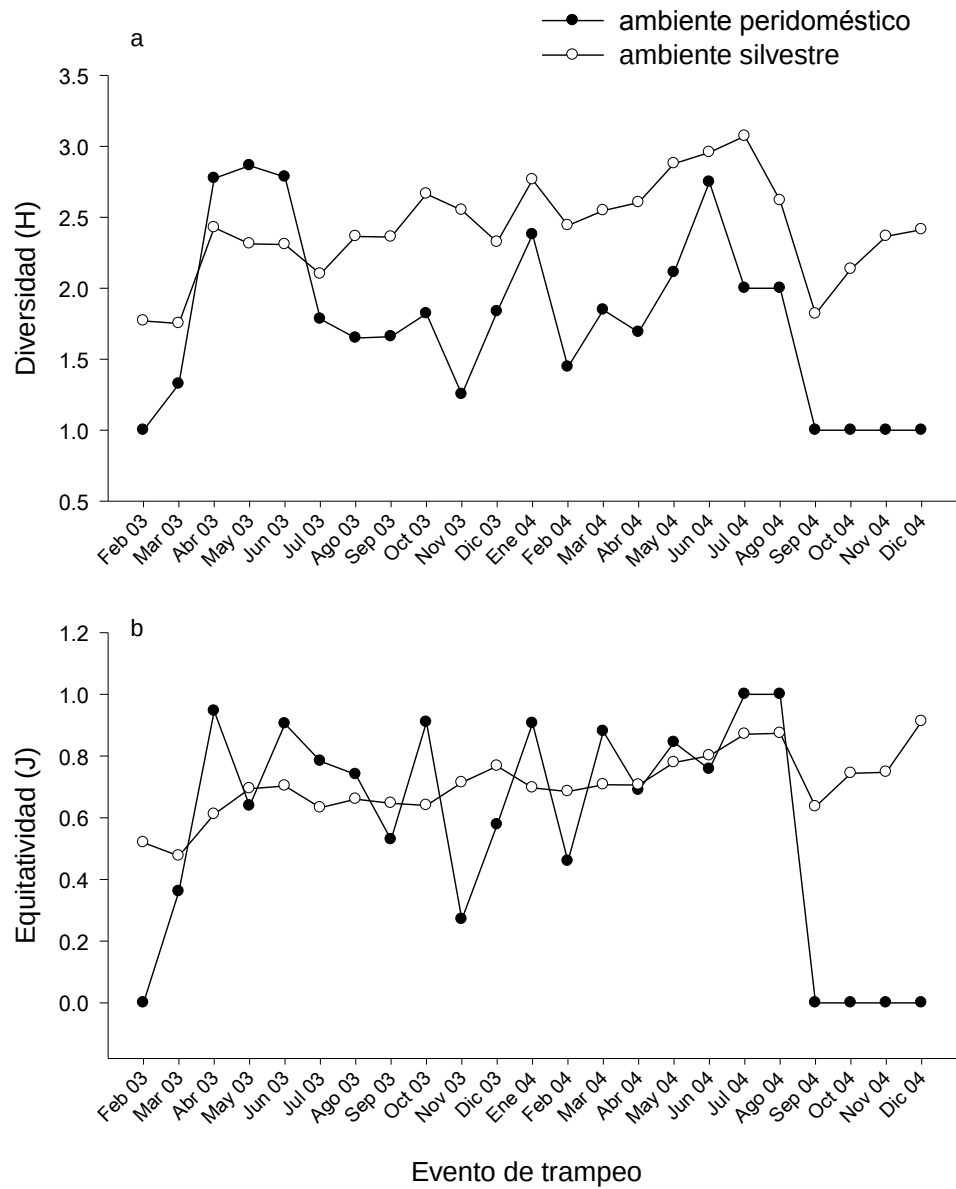
*Diferencias significativas entre la diversidad de especies en ambientes peridomésticos (H_p) y silvestres (H_s), $p < 0,001$.

Oligoryzomys longicaudatus fue la especie más frecuentemente capturada de los ambientes peridomésticos, comprendiendo el 50% del total de individuos, mientras que en los ambientes silvestres alcanzó menos del 22% del total de roedores. La composición de la comunidad de roedores varió dentro y entre los 3 sitios estudiados. Los ambientes silvestres y peridomésticos mostraron diferencias significativas en las frecuencias de las especies numéricamente dominantes ($X^2=187,77$; $p < 0,001$).

Del mismo modo, cada sitio en particular presentó diferencias en cuanto a la frecuencia de las especies dominantes en la comunidad de roedores silvestre y peridoméstica (CONTRA: $X^2=62,70$; $p < 0,001$, SC: $X^2=239,40$; $p < 0,001$, VLA: $X^2=10,61$; $p=0,014$). La diversidad (Figura 2.2a) y equitatividad (Figura 2.2b) en los ambientes peridomésticos mostraron fluctuaciones temporales ($CV_{(H)}=0,83$; $CV_{(J)}=0,69$) mientras que en los ambientes silvestres estos índices permanecieron más estables en el tiempo ($CV_{(H)}=0,31$; $CV_{(J)}=0,37$). La diversidad presentó una mayor probabilidad de ser superior a lo largo del tiempo en los ambientes silvestres que en los peridomésticos ($Z=3,75$; $p < 0,001$) (Figura 2.2a), mientras que la equitatividad no presentó diferencias entre ambos

ambientes ($Z=0,21$; $p=0,831$) (Figura 2.2b). La diversidad promedio general del estudio fue significativamente mayor en los ambientes silvestres que en los peridomésticos ($t_{(42)}=5,21$; $p<0,001$) (Figura 2.1)

Figura 2.2 Fluctuaciones temporales en la diversidad promedio mensual de los 3 sitios (H) (a) y en la equitatividad promedio mensual de los 3 sitios (J) (b) para los ambientes silvestres y peridomésticos.



2.5.2 Variaciones temporales en el número de *O. longicaudatus* y la presencia de anticuerpos contra AND.

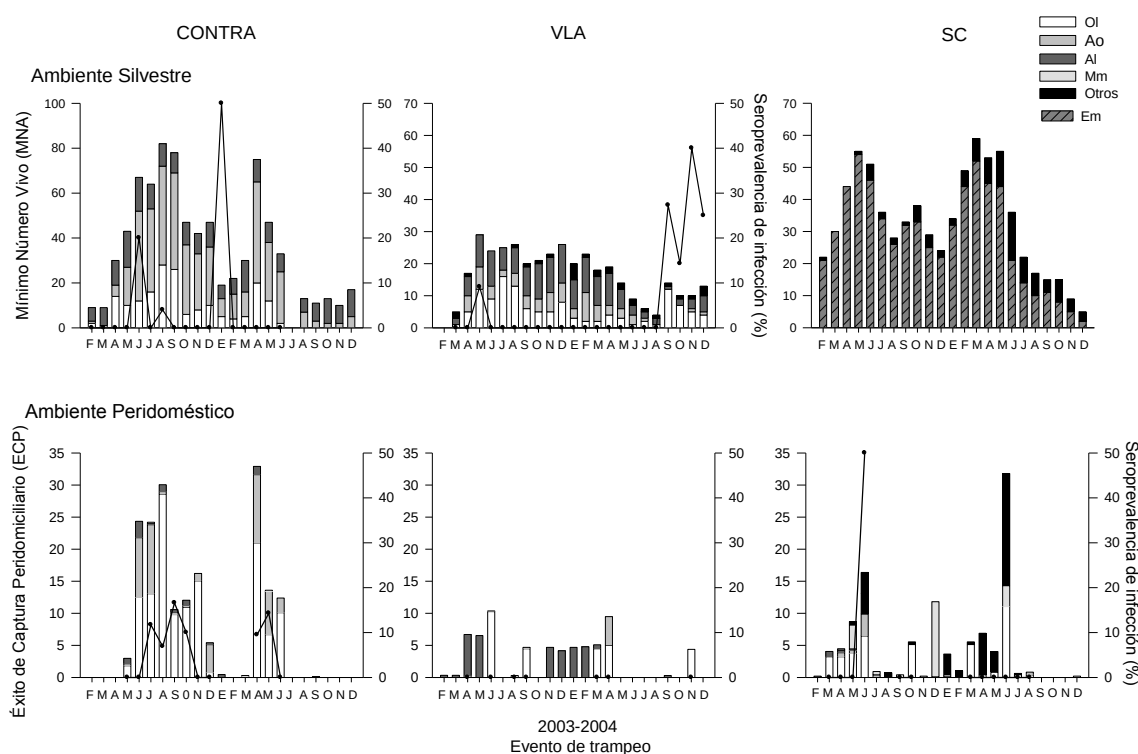
La población de *O. longicaudatus* presentó fluctuaciones en su número de individuos entre meses y sitios. En CONTRA, *O. longicaudatus* estuvo presente en ambos ambientes (peridomésticos y silvestre) durante todo el período muestreado con excepción de los últimos cinco meses, de agosto a diciembre 2004 (Figura 2.3). En el peridomicilio *O. longicaudatus* también estuvo ausente durante los 3 primeros meses de 2003 y de enero a marzo de 2004. En relación con otras especies simpátricas, *O. longicaudatus* fue la especie más capturada en estos peridomicilios (49% a 95% de las capturas totales registradas mensualmente, media=53±34%), mientras que en el ambiente silvestre esta especie nunca fue la más capturada (<45% de las capturas totales, media=18±13%) (Figura 2.3). Los picos de mayor MNA de *O. longicaudatus* en el ambiente silvestre se produjeron en invierno-primavera 2003 (julio a septiembre) y en abril 2004 y los de menor MNA durante los meses de verano (Figura 2.3). En el peridomicilio los picos en el índice de captura peridoméstico (ECP) de *O. longicaudatus* fueron observados en agosto de 2003 y abril de 2004 y no se registraron prácticamente capturas durante los meses de verano (Figura 2.3).

La presencia de anticuerpos contra AND en el ambiente silvestre estuvo distribuida entre las tres especies que suelen presentar serología positiva, *O. longicaudatus*, *A. longipilis* y *A. olivaceus* (Tabla 2.1), mientras que en el peridomicilio los roedores con serología positiva para AND fueron todos *O. longicaudatus* con excepción de un individuo de *A. olivaceus* (Tabla 2.1). La presencia de anticuerpos contra AND en la población de *O. longicaudatus* silvestre apareció de manera intermitente en tres picos discretos (junio 2003, agosto 2003 y enero 2004), mientras que en la población peridoméstica la presencia de anticuerpos contra AND se observó de manera continua de julio a octubre 2003 y abril a mayo 2004 (Figura 2.3).

En VLA, a pesar de que la composición de especies resultó similar a CONTRA, el MNA total en el ambiente silvestre fue solo la mitad de la observada en ese sitio (Figura 2.3). Los valores máximos de MNA de la población de *O. longicaudatus*, en el ambiente silvestre se registraron desde fines de otoño a invierno 2003 (mayo a agosto 2003) y en la primavera de 2004 (septiembre a diciembre 2004) y coincide con la presencia de anticuerpos contra AND en esta especie (Figura 2.3). El índice de captura (ECP) de *O. longicaudatus* en el ambiente peridoméstico resultó bajo en relación con los otros dos sitios peridomésticos (CONTRA y SC) y presentó fluctuaciones temporales muy abruptas, evidenciado por la captura intermitente de individuos de esta especie durante el período de muestreo. Los mayores valores de ECP se registraron en junio, agosto y septiembre de 2003 y en marzo, abril y noviembre de 2004 (Figura 2.3). Comparativamente, *O. longicaudatus* fue la especie que registró el máximo valor de ECP del ensamble de roedores de este peridomicilio y fue la especie con mayor ECP en los meses en que se registraron capturas de esta especie (Figura 2.3). Un individuo de la especie *A. longipilis*, capturado en marzo 2003, fue el único roedor que presentó anticuerpos contra AND en el peridomicilio de VLA (Tabla 2.1).

En el ambiente silvestre de SC no se registraron capturas *O. longicaudatus*, sin embargo en el ambiente peridoméstico no solo estuvo presente sino que fue la especie con el mayor índice de captura total ($ECP_{O.longicaudatus}=40,47$ vs $ECP_{M.musculus}=22,94$ siguiente especie más abundante) y la especie capturada durante la mayor cantidad de eventos de trampeo en relación con las otras especies presentes en ese ambiente (Figura b.2.3). *O. longicaudatus* fue capturado en 12 de los 23 meses muestreados, valores que superan en un 66% a las capturas registradas para otras especies presentes como *Mus musculus* y *A. olivaceus* que solo fueron capturadas en 8 ocasiones (Figura b.2.3). Por otra parte, *O. longicaudatus* fue la especie más capturada en este ambiente durante marzo, abril, septiembre y octubre de 2003 y, marzo y julio de 2004 (> 66% de las capturas totales registradas mensualmente, media= $84\pm13\%$). *O. longicaudatus* con serología positiva contra AND fue capturado en el peridomicilio en junio de 2003 (Tabla 2.1).

Figura 2.3 Variaciones mensuales en la abundancia de roedores expresado como mínimo número vivo (MNA) en ambientes silvestres o como éxito de captura peridomiciliario (ECP) en ambientes peridomésticos (barras) y variaciones mensuales en la prevalencia de infección por AND en *O. longicaudatus*, expresado como porcentaje (líneas), en ambientes silvestres y peridomésticos de pje. El Contra (CONTRA), Villa la Angostura (VLA) y pje. San Cabao (SC).



Ol: *O. longicaudatus*, Ao: *A. olivaceus*, Al: *A. longipilis*, Mm: *M. musculus*, OTROS: todas aquellas otras especies capturadas durante ese mes, Em: *E. morgani*.

Tabla 2.1 Seroprevalencia de infección por AND expresado como porcentaje y, entre paréntesis, número de individuos infectados para *O. longicaudatus* (Ol), *A. olivaceus* (Ao) y *A. longipilis* (Al) y para todas las especies combinadas (TOTAL) en cada uno de los tres sitios estudiados, pje. El Contra (CONTRA), pje. San Cabao (SC) y Villa la Angostura (VLA) y en ambos ambientes silvestre y peridomésticos.

Sitios		CONTRA							SC			VLA					
ambientes		Peridoméstico			Silvestre				Peridoméstico		Silvestre	Peridoméstico			Silvestre		
Mes		Ol	Ao	TOTAL	Ol	Al	Ao	TOTAL	Ol	TOTAL	TOTAL	Ol	Al	TOTAL	Ol	Ao	TOTAL
2003	Febrero	-	-	-	0	0	0	0	-	0	0	-	0	0	nd	nd	nd
	Marzo	-	-	-	0	0	-	0	0	0	0	-	50,0 (1)	33,3(1)	0	-	0
	Abril	-	-	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Mayo	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	9,1 (1)	0	3,6 (1)
	Junio	0	0	0	20,0 (1)	0	0	2,0 (1)	50,0 (1)	16,7(1)	0	0	-	0	0	0	0
	Julio	11,7 (2)	0	8,3(2)	0	0	0	0	-	0	0	-	-	-	0	0	0
	Agosto	6,9 (2)	0	5,4(2)	4,0 (1)	0	2,0 (1)	2,8 (2)	-	0	0	-	-	-	0	0	0
	Septiembre	16,6 (2)	0	11,8(2)	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0
	Octubre	10,0 (1)	16,6 (1)	12,5(2)	0	11,0 (1)	0	2,4 (1)	0	0	0	-	-	-	0	0	0
	Noviembre	0	0	0	0	0	5,0 (1)	2,7(1)	-	-	0	-	0	0	0	0	0
	Diciembre	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	-	0	0	0	0	0
2004	Enero	-	-	0	50,0(1)	0	0	9,0(1)	-	0	0	0	0	0	0	0	0
	Febrero	-	-	-	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0
	Marzo	-	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Abril	9,5 (2)	0	5,8(2)	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0
	Mayo	14,3 (1)	0	6,3(1)	0	0	0	0	0	0	0	-	-	-	0	0	0
	Junio	0	0	0	0	17,0(1)	0	3,2(1)	0	0	0	-	-	-	-	0	0
	Julio	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	0	0	0	-	-	-	0	0	0
	Agosto	-	-	-	-	0	0	0	0	0	0	-	-	-	0	-	0
	Septiembre	-	-	0	-	0	0	0	-	-	0	-	0	0	27,3(3)	0	15 (3)
	Octubre	-	-	-	-	0	0	0	-	-	0	-	-	-	14,3(1)	0	5,9 (1)
	Noviembre	-	-	-	-	0	0	0	-	-	0	0	-	0	40,0 (2)	0	22,0 (2)
	Diciembre	-	-	-	-	8,0 (1)	0	6,3 (1)	0	0	0	-	-	-	25,0 (1)	100 (1)	12,5 (2)
Seroprev (%)		7,6	1,9	5,0	2,0	1,6	0,5	1,1	7,7	2,0	0	0	4,5	2,6	7,9	1,6	3,1
Positivos		10	1	11	3	3	2	8	1	1	0	0	1	1	8	1	9
Analizados		131	52	219	150	184	362	684	13	51	300	10	22	38	101	64	292

nd: (sin datos) No se dispusieron trampas en ese período, - : No se registraron capturas durante ese período.

2.5.3 Seroprevalencia de infección por AND en ambientes silvestres y peridomésticos.

Se analizaron 1584 muestras de sangre de todas las especies capturadas en busca de anticuerpos contra AND, con excepción de las especies de muridos. De estas muestras resultaron positivos para AND 22 *O. longicaudatus*, 4 *A. olivaceus* y 4 *A. longipilis* (Tabla 2.1). Ninguno de los *O. longicaudatus* positivos fue recapturado nuevamente en algún otro período de trapeo. Todos los individuos seropositivos fueron adultos. En el caso de *O. longicaudatus* fueron todos machos, mientras que *A. olivaceus* fueron todas hembras y *A. longipilis* fueron 3 machos y una hembra. La seroprevalencia total en los ambientes peridomésticos fue significativamente mayor que en ambientes silvestres (peridomésticos: 4,1% vs silvestres: 1,3%; $Z=-3,27$; $p<0,001$).

La presencia de anticuerpos contra AND en los roedores no fue independiente del ambiente. Los roedores capturados en los ambientes peridomésticos presentaron dos veces más probabilidades de ser positivos que aquellos capturados en los ambientes silvestres (Wald stat=17,12; $p<0,001$; OR=2,16; OR_{mín}=1,50; OR_{máx}=3,12). Sin embargo, no ocurre lo mismo considerando solamente a los *O. longicaudatus* de los 3 sitios juntos, donde no se encontró una asociación entre su seroestatus y el ambiente en que fue capturado (Wald stat=1,71; $p=0,189$). Considerando solamente el sitio CONTRA, el único sitio con un número suficiente de *O. longicaudatus* en ambos ambientes para permitir una comparación estadística, los *O. longicaudatus* capturados en el ambiente peridoméstico presentaron una mayor seroprevalencia que los *O. longicaudatus* capturados en el ambiente silvestre ($Z=3,45$; $p<0,001$; Tabla 2.1). La probabilidad de encontrar un roedor positivo, de cualquier especie, en el peridomicilio de CONTRA es 2,44 veces más alta que en el ambiente silvestre (Wald stat=14,40; $p<0,001$; OR_{mín}=1,54; OR_{máx}=3,88) y 2,07 veces más alta considerando solamente a los *O. longicaudatus* (Wald stat=4,76; $p<0,001$; OR_{mín}=1,07; OR_{máx}=4,00).

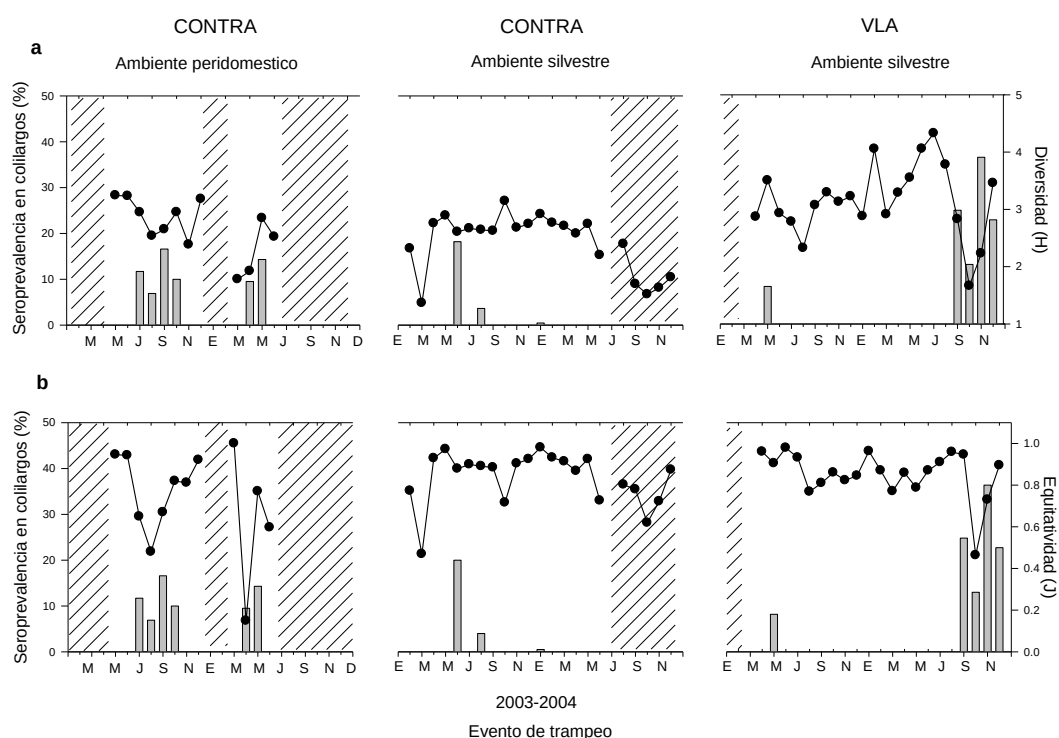
2.5.4 Fluctuaciones temporales en la diversidad y equitatividad y en la prevalencia de infección o el número de infectados por AND en *O. longicaudatus*.

Dado que las poblaciones de roedores fluctúan marcadamente a lo largo del tiempo, especialmente en los ambientes peridomésticos (Figura 2.2 a y b), para estudiar la posible relación entre los índices de diversidad o equitatividad y la seroprevalencia de infección o el número de individuos infectados se realizó un análisis de serie temporal.

A una escala temporal, la presencia de anticuerpos contra AND en *O. longicaudatus* pareciera estar más relacionada con fluctuaciones abruptas en los índices de diversidad que a valores bajos de este índice *per se*. Complementariamente, muchos de los picos observados en la seroprevalencia de infección por AND en la población de *O. longicaudatus* coinciden con declinaciones abruptas en los valores de equitatividad (Figura 2.4 a y b). Sin embargo, no se encontró una correlación significativa entre la diversidad o la equitatividad y la prevalencia de infección por AND en *O. longicaudatus* a ningún tiempo (Tabla 2.2). No obstante, el número de *O. longicaudatus* infectados estuvo asociado negativamente con los valores de diversidad presentes en el mismo período (tiempo 0), un período antes (tiempo -1) y dos períodos previos (tiempo -2) (Tabla 2.2). El número de *O. longicaudatus* infectados

estuvo también correlacionado negativamente con los valores de equitatividad del mismo período (tiempo 0) y del período anterior (Tabla 2.2).

Figura 2.4 Fluctuaciones temporales en la prevalencia de infección por AND en *O. longicaudatus* (barras) y en la a) diversidad (H) o b) en la equitatividad (líneas), en ambientes peridomésticos y silvestres del pje. El Contra (CONTRA) y en Villa la Angostura (VLA).  Representa los meses en los cuales no se registraron capturas de *O. longicaudatus*.



2.6 Discusión.

Los peridomicilios rurales son claros ejemplos de modificaciones de un hábitat natural previamente continuo. Estas modificaciones así como la remoción continua de roedores favorecen la presencia de *O. longicaudatus*. Estas perturbaciones del ambiente aumentan su abundancia relativa y decrecen la de aquéllas especies presumiblemente más sensible, como se evidenció por la menor diversidad de especies presente en los peridomicilios con respecto a las áreas no modificadas (ambientes silvestres). Los peridomicilios resultaron ser altamente inestables, presentando fluctuaciones en los índices de diversidad y equitatividad a lo largo del tiempo. La baja diversidad presente en los ambientes peridomésticos así como la alta abundancia de *O. longicaudatus* estaría favoreciendo la transmisión de AND entre roedores, presentando un mayor porcentaje de seroprevalencia en estos ambientes. La comunidad de roedores de los ambientes peridomésticos presentó dos veces más probabilidad de contener un individuo seropositivo que las comunidades de roedores de los ambientes silvestres. Asimismo, se encontró una relación inversa entre el número de *O. longicaudatus* infectados y los índices de diversidad o equitatividad.

Tabla 2.2 Análisis de correlación cruzada entre la diversidad (H) o la equitatividad (J) y la seroprevalencia de infección por AND en *O. longicaudatus* o entre el número de *O. longicaudatus* con serología positiva contra AND a diferentes lapsos de tiempo.

	Lapso de tiempo	Coef.	T	p
H vs. seroprev. (%)	-3	-0,15	-0,96	0,342
	-2	-0,14	-0,97	0,337
	-1	-0,16	-1,10	0,276
	0	-0,15	-1,06	0,294
J vs. seroprev. (%)	-3	-0,06	-0,40	0,691
	-2	0,03	0,21	0,831
	-1	-0,09	-0,60	0,549
	0	-0,09	-0,61	0,542
H vs. N° de infectados	-3	-0,22	-1,43	0,157
	-2	-0,33	-2,28	0,026
	-1	-0,4	-2,83	0,006
	0	-0,35	-2,49	0,015
J vs. N° de infectados	-3	-0,05	-0,34	0,731
	-2	-0,17	-1,13	0,261
	-1	-0,36	-2,50	0,015
	0	-0,41	-2,96	0,004

Cuando una población aumenta su abundancia puede reducir la abundancia relativa de otras especies de la comunidad, sin necesariamente reducir la abundancia de la comunidad total, produciendo de esta manera una disminución en la equitatividad (Brady y Slade, 2001). Las fluctuaciones temporales en el número de capturas de *O. longicaudatus*, la especie más capturada de los peridomicilios, son probablemente las causantes de las fluctuaciones temporales observadas en la diversidad y equitatividad de estos ambientes.

La diversidad y equitatividad de una comunidad parecen ser parámetros importantes que afectan la dinámica hospedador-patógeno. Las comunidades con equitatividad baja y abundancia del hospedador alta presentarían condiciones favorables para el contacto intraespecífico. Este aumento en el contacto entre individuos de la especie hospedadora puede aumentar la probabilidad de transmisión del virus. En este estudio, encontramos que el número de *O. longicaudatus* con anticuerpos contra AND se correlacionó negativamente con la diversidad y la equitatividad al mismo tiempo, así como con estos índices en meses anteriores. Sin embargo, no hemos encontrado evidencia estadística que relacione la prevalencia de infección por AND y la diversidad y/o equitatividad. Esto podría estar indicando que la transmisión del virus depende de su frecuencia más que de su densidad (Begon et al., 1999). Frecuentemente, cuando las poblaciones alcanzan picos de densidad sus estructuras presentan gran abundancia de individuos de las clases etarias más jóvenes, producto de la fase de reclutamiento rápida. Estos individuos son los que usualmente presentan la prevalencia de infección más baja o nula (Mills et al., 1999; Douglass et al., 2001; Cantoni et al., 2001; Capítulo 3) provocando un efecto de dilución sobre los valores de prevalencia registrados durante esos períodos de alta densidad.

De las tres especies que presentaron anticuerpos contra AND, *O. longicaudatus* resultó ser la especie más capturada. Sin embargo, tanto su abundancia como la seroprevalencia de infección resultaron ser altamente fluctuantes no sólo temporalmente sino también espacialmente. El énfasis temporal o espacial en las comparaciones pueden afectar las conclusiones de un estudio (Steen et al., 1996; Farnsworth et al., 1998; Brady y Slade, 2001; Altizer et al., 2006). En este estudio investigamos la variabilidad temporal a costo de investigar profundamente la variabilidad espacial. Sin embargo, incluso con un tamaño de muestra relativamente pequeño en lo que respecta al número de sitios, la hipótesis que sugiere que los ambientes peridomésticos rurales favorecen la presencia de *O. longicaudatus* se sustentó sobre todo durante determinados meses. De manera general, la abundancia de *O. longicaudatus* resultó ser mayor en relación a otras especies simpátricas de estos ambientes y mayor que su abundancia en ambientes silvestres. Una situación similar se presenta en Panamá (Suzan et al., 2008) donde los cambios producidos sobre los ambientes naturales por deforestación incrementaron la abundancia del principal reservorio de hantavirus en esa zona.

En cuanto a la variabilidad espacial, el riesgo de exposición humana al virus varió en cuanto al nivel y el momento según el sitio. Dado la alta abundancia de *O. longicaudatus* y la alta seroprevalencia total, el ambiente peridoméstico de CONTRA presentó un alto riesgo para humanos, sobre todo durante los meses más fríos del año. Por el contrario, en VLA las personas estarían sujetas a un mayor riesgo de exposición a AND en las áreas silvestres, dado que la abundancia de *O. longicaudatus* y la seroprevalencia de infección AND son más altos en estas áreas, sobre todo en primavera (de septiembre a diciembre). De manera general, en los ambientes silvestres, contrariamente a lo que ocurre en los ambientes peridomésticos, los roedores infectados fueron capturados durante los meses más cálidos (primavera-verano). Esto presenta cierta relevancia en lo concerniente a la exposición humana ya que CONTRA y VLA son lugares frecuentados por turistas, especialmente durante el verano, con un número significativo de personas acampando y/o realizando actividades recreativas al aire libre.

Por otro lado, aunque el número de individuos que presentaron anticuerpos contra AND fue bajo y apareció en un solo período de muestreo, el ambiente peridoméstico de SC claramente presenta algún riesgo de exposición humana a AND, sobre todo teniendo en cuenta que en el área silvestre adyacente no se detectó la presencia de individuos infectados. Una situación similar se encontró en un estudio previo en áreas similares (Piudo et al., 2005), donde ningún animal seropositivo se capturó en los sitios silvestres de estepa patagónica (Las Coloradas y Chos Malal, Provincia de Neuquén) pero un *O. longicaudatus* infectado se capturó en un ambiente peridoméstico en invierno.

El elevado número de *O. longicaudatus* y la presencia de anticuerpos AND presentes en la comunidad de roedores asociados a ambientes peridomésticos pueden aumentar la probabilidad de exposición humana a AND. *O. longicaudatus* es la especie más favorecida con las modificaciones del hábitat, mostrando una alta abundancia en estos ambientes. La gran abundancia en un ambiente inestable, donde la diversidad y equitatividad fluctúan marcadamente a lo largo del tiempo, estaría favoreciendo el contacto entre individuos resultando en una mayor probabilidad de transmisión de AND. La prevalencia elevada de anticuerpos contra AND en la comunidad de roedores asociada a los ambientes peridomésticos incrementaría la exposición humana a este virus.

Capítulo 3

Factores demográficos asociados a la presencia del virus Andes en roedores de la especie *O. longicaudatus*

3.1 Introducción.

Los hantavirus pertenecen a la familia Bunyaviridae y son los agentes causales de enfermedades serias y muchas veces fatales en humanos, como la fiebre hemorrágica con síndrome renal (FHSR) y el síndrome pulmonar por hantavirus (SPH) (Schmaljohn y Hjelle, 1997). El SPH es una enfermedad zoonótica que causa usualmente, un cuadro respiratorio severo provocando la muerte de aproximadamente el 40% de los casos confirmados en la Patagonia. En esta región, la enfermedad es causada por el virus Andes-Sur (AND), el cual es transmitido por el roedor sigmodontino, *Oligoryzomys longicaudatus* (ratón colilargo).

Una de las vías principales de transmisión de hantavirus a humanos es a través de la inhalación de aerosoles que contienen el virus excretado por los roedores infectados (Langlois et al., 2001). Tanto estudios de laboratorio como a campo han demostrado que los roedores infectados con hantavirus son reservorios estables que dispersan el virus a través de la saliva (Padula et al., 2004), orina y heces sin mostrar signos aparentes de enfermedad (Dohmaek et al., 1994).

Contrariamente a otros virus de la familia Bunyaviridae, que se transmiten dentro de la población de roedores a través de artrópodos, se ha hipotetizado que la transmisión entre roedores ocurre por encuentros agresivos u ocasionalmente por contaminación ambiental, a través de excretas de roedores infectados (Bennett et al., 1999; Douglass et al., 2001; Padula et al., 2004). De esta manera, las heridas y cicatrices pueden ser señales de estos encuentros intraespecíficos (Mills et al., 2004).

Son muchos los factores que han sido asociados a la presencia de anticuerpos contra hantavirus en su reservorio roedor. Estudios previos sobre distintos reservorios de hantavirus en EE.UU (Child et al., 1994; Abbott et al., 1999; Mills et al., 1999; Calisher et al., 1999; Douglass et al., 2001; 2007), Suecia (Olsson et al., 2002), Paraguay (Yahnke et al., 2001) y Argentina (Cantoni et al., 2001; Suarez et al., 2003; Mills et al., 2007; Polop et al., 2010) muestran que la prevalencia de infección es mayor en machos que en hembras y en individuos adultos que en juveniles o subadultos. Estas diferencias entre los distintos grupos demográficos sugiere que la transmisión horizontal es el principal mecanismo de mantenimiento del virus en las poblaciones silvestres, ya sea por el contacto agresivo entre individuos, el efecto de la edad que lo expone durante más tiempo al virus o el tamaño del área de acción de sus individuos (Abbot et al., 1999 y Mills et al., 1999). Sin embargo, en

especies como *Oligoryzomys flavescens* no se registró una diferencia entre sexos en cuanto a la presencia de anticuerpos contra hantavirus (Suarez et al., 2003; Mills et al., 2007).

En *Rattus norvegicus*, se encontró una asociación significativa entre la presencia de heridas y la seroprevalencia del hantavirus “Seoul” pero no entre ésta y la distribución de sexos (Hinson et al., 2004). Contrariamente, en machos de *Calomys musculinus* se encontró mayor número de heridas que en hembras y los machos con heridas estuvieron más asociados a estar infectados con el virus “Junín” (Mills et al., 2004) al igual que lo que se registra para *Peromyscus maniculatus* y el hantavirus “Sin nombre” (Mills et al., 1997; 1999; Mills y Child, 1998; Calisher et al., 1999; 2007; Douglass et al., 2001). Experimentos de clausuras realizados en *O. longicaudatus* no demostraron una relación entre la presencia de heridas y la transmisión de AND (Padula et al., 2004). Tampoco se encontró asociación entre la presencia de heridas en machos de *Akodon azarae* y la presencia de anticuerpos contra hantavirus “Pergamino” (Suarez et al., 2003). Si bien, se ha hipotetizado que la condición reproductiva en *P. maniculatus* estaría relacionada con una mayor transmisión del virus dado que esta condición puede influir sobre el contacto intraespecífico (Douglass et al., 2007), Clay et al., (2009) encontraron evidencia de que el potencial de transmisión no estaba influido por la condición reproductiva.

A pesar de que los estudios realizados sobre la transmisión del virus en otros reservorios son numerosos, no se ha estudiado aún en profundidad cuáles son las características individuales intrínsecas de importancia que pueden estar asociadas a una mayor presencia de anticuerpos contra AND dentro de la población de *O. longicaudatus*. Entre las características de interés, la edad (adulta) y el sexo (macho) se sabe que distinguen las cohortes con mayor probabilidad de portar el virus (Cantoni et al., 2001; Polop et al., 2010), sin embargo la masa corporal, la presencia de heridas y la condición reproductiva no han sido evaluados.

Conocer los factores demográficos y las características corporales asociados con la infección de AND en la población de *O. longicaudatus* es importante ya que permite una mayor comprensión de los mecanismos de transmisión del virus en la población reservorio. Esto, a su vez, contribuye a mejorar el conocimiento sobre el riesgo relativo de contraer SPH en humanos.

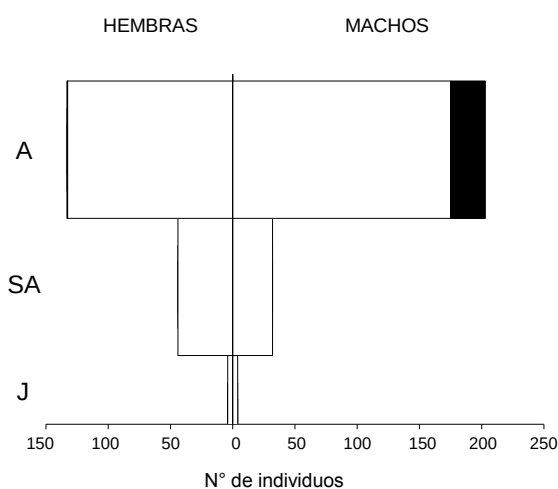
3.2 Objetivo.

Determinar que características individuales: sexo, edad, masa corporal, estado reproductivo y heridas, dentro de la población de *O. longicaudatus* influyen sobre la probabilidad de un individuo de presentar anticuerpos contra AND para relacionarlas con posibles mecanismos de transmisión del virus dentro de la población de *O. longicaudatus*.

3.3. Metodología.

Para el análisis se realizó un estudio retrospectivo donde se consideraron todos los *O. longicaudatus* capturados en los muestreos realizados durante septiembre 2001- agosto 2002 (Piudo et al., 2005) y febrero 2004- diciembre 2005 (Capítulo 2) en ambientes peridomésticos y silvestres de la provincia del Neuquén. Se descartaron del análisis los individuos capturados durante la floración de la caña coligue de 2001 en CONTRA por poseer características excepcionales y presentar masas corporales significativamente mayores a los individuos de sitios donde no se produjo este fenómeno natural (Gráfico 1 en anexo). Cada roedor fue pesado y clasificado como adulto, subadulto o juvenil según su masa corporal y su estado reproductivo (Machos: testículos escrotales o abdominales; Hembras: vagina perforada o no, preñada y/o lactogénica) (Meserve y Le Boulenge, 1987; Guthmann et al., 1997). Además, para cada individuo se registró la presencia de heridas y se extrajo una muestra de sangre del seno retro-orbital del ojo para la determinación serológica (ver procedimiento en Capítulo 2). Los individuos recapturados solo fueron sometidos a este procedimiento una vez por evento de captura. Durante ambos estudios fueron capturados 483 *O. longicaudatus* distintos. De todos los individuos capturados solo fue posible obtener la información completa (serología y condiciones exomorfométricas) de 409 individuos. A cada uno de los individuos *O. longicaudatus* capturados (unidad experimental) se lo clasificó como positivo (presencia de anticuerpos contra AND) o negativo (ausencia de anticuerpos contra AND) según el resultado de la serología. Todos los individuos de *O. longicaudatus* que presentaron serología positiva para AND fueron adultos y, a excepción de uno, todos resultaron ser machos (Figura 3.1). Por lo tanto, el sexo y la edad se descartaron del análisis estadístico por estar ya definida esta asociación.

Figura 3.1. Distribución de clases etarias y de la seroprevalencia de infección por AND (barras negras) en la población de *O. longicaudatus*. A= adulto; SA= subadulto; J=juvenil



El análisis estadístico se efectuó finalmente con 189 individuos machos adultos (28 de estos con serología positiva para AND) a los cuales se les incorporó la información sobre el

estado reproductivo, presencia de heridas y masa corporal como factores (Tabla 3.1). Para identificar los factores significativos y evaluar las relaciones existentes entre las características presentadas por los individuos y la presencia de anticuerpos contra AND se utilizó un modelo de regresión logístico binomial siendo el estatus serológico (positivo o negativo) la variable respuesta dicotómica.

El modelo final se ha implementado utilizando el método secuencial de pasos hacia adelante (Forward Stepwise) utilizando la prueba de razón de máxima verosimilitud (Likelihood ratio) para contrastar las variables a incluir o excluir del modelo. Como la verosimilitud es un valor pequeño se utiliza como medida de ajuste del modelo a los datos -2 veces el logaritmo de este valor (-2LL). Se utilizó la prueba de Chi-cuadrado para comparar la desviación del modelo al incluir o no una o más variables independientes. Para evaluar la bondad de ajuste del modelo se utilizó la prueba de Hosmer y Leeshow (1989); el ajuste global fue evaluado mediante los coeficientes de Cox y Snell y de Nagelkerke (Visauta, 1998).

Se expresó la razón de cocientes u Odd ratios (OR) en función del valor de referencia (Tabla 3.1). El OR es el cociente entre la probabilidad de que un evento suceda y la probabilidad de que no suceda bajo ciertas condiciones. Es una medida de tamaño de efecto.

El análisis estadístico se realizó utilizando el programa SPSS (SPSS, 17.0). La sensibilidad (razón entre la frecuencia de aciertos positivos y la frecuencia total de positivos observados), especificidad (proporción entre la frecuencia de aciertos negativos y la frecuencia total de negativos observados) fueron calculados según Alderete (2006) para el modelo que presentó el mejor ajuste. Debido a que si bien la masa corporal está asociada con la edad (mayor masa, mayor edad), una mejor condición física (representada por un mayor tamaño tanto en masa como en longitud) podría estar identificando individuos dominantes, se estimó, en los casos que fue posible contar con los datos de largo del cuerpo, un índice de masa corporal $[IMC = \text{masa} / (\text{largo cabeza cuerpo})^2]$. Para analizar si existen diferencias significativas en las masas corporales medias o entre el IMC de los *O. longicaudatus* machos adultos con o sin serología positiva contra AND se utilizó una prueba de *t* (Zar, 1996).

Tabla 3.1 Variables de la regresión logística binomial incluidas en el modelo que predice la probabilidad de que un individuo macho adulto de *O. longicaudatus* presente anticuerpos contra AND.

Variable	Descripción	Nivel de referencia
Seroestatus	Variable respuesta binomial: presencia de anticuerpos contra AND =1; Ausencia de anticuerpos contra AND=0	
Condición Reproductiva	Variable independiente dicotómica. Rep=individuo en condición reproductiva. No rep= individuo no reproductivo	NO reproductivo
Heridas	Variable independiente dicotómica. Heridas=individuo que presenta heridas. No heridas= individuo sin heridas	NO heridas
Masa Corporal	Variable independiente continua.	

3.4 Resultados.

Se analizaron 409 individuos *O. longicaudatus* de los cuales el 6,9% presentó serología positiva para AND. Dentro de la población total de *O. longicaudatus*, con excepción de una hembra, solo el segmento de machos adultos presentó anticuerpos contra AND, resultando en una seroprevalencia de infección para este subgrupo del 13,8%.

Mediante el método de paso hacia adelante (forward stepwise) se obtuvo un modelo que incluyó a la variable masa corporal y a la variable categórica, presencia de heridas (Tabla 3.2). Si bien se incluyó en el análisis la variable condición reproductiva y las interacciones entre las variables masa corporal y heridas éstas no resultaron significativas y se las excluyeron en los modelos finales. El modelo final obtuvo un mejor ajuste ($M_2:-2LL=95,94$ vs $M_1:-2LL=104,93$) prediciendo el 89,9% de la respuesta en relación al 88,8% que predice el modelo anterior, que solo contempló la variable masa corporal. De manera general, este modelo presentó una alta especificidad (96,3%), es decir posee una alta capacidad para detectar los individuos seronegativos, pero una baja sensibilidad (53,6%) para detectar adecuadamente los individuos seropositivos. Las dos variables del modelo, masa corporal y heridas, tuvieron un efecto aditivo sobre la probabilidad de que un individuo *O. longicaudatus* macho adulto presente anticuerpos contra AND (Tabla 3.2).

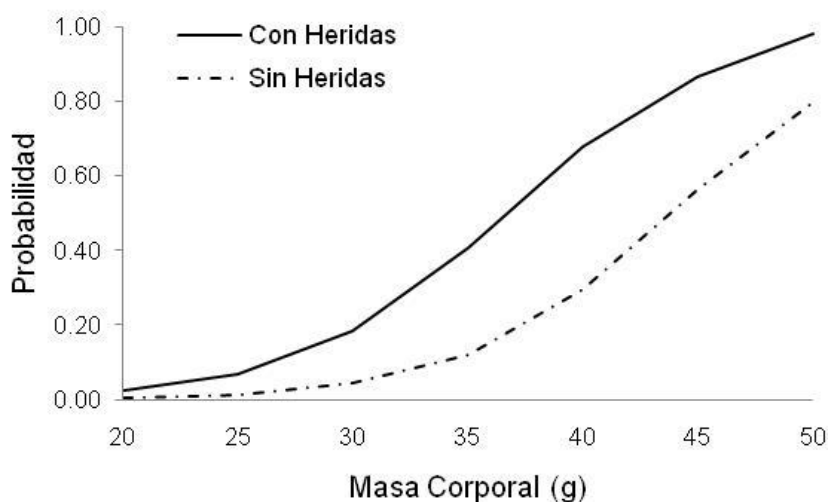
Tabla 3.2 Resultados de los modelos estimados por medio de regresión logística binomial, que predicen la probabilidad de que un *O. longicaudatus* macho adulto que presenta condiciones específicas con respecto a su categoría de referencia, sea seropositivo contra AND.

		B	S.E.	Wald	df	Sig.	OR	95% I.C para EXP(B)	
								inferior	superior
Modelo 1	Masa	0,263	0,045	32,860	1	<0,001	1,301	1,189	1,424
	Constante	-10,462	1,634	40,961	1	<0,001	0,00002		
Modelo 2	Heridas	1,609	0,540	8,863	1	0,002	4,998	1,732	14,418
	Masa	0,222	0,047	21,672	1	<0,001	1,249	1,137	1,372
	Constante	-9,787	1,670	34,313	1	<0,001	0,00005		

La importancia de las heridas y la masa corporal como factores que afectan la presencia de anticuerpos contra AND se observa en los OR (Tabla 3.2). La probabilidad de que un *O. longicaudatus* macho adulto presente serología positiva contra AND es 5 veces mayor en individuos heridos que en los que no presentan heridas. De la misma manera, cada incremento en la unidad de masa corporal aumenta 1,2 veces la probabilidad de que un *O. longicaudatus* macho adulto presente anticuerpos contra AND (Tabla 3.2). De esta forma, un individuo macho adulto que presente heridas y una masa corporal de 44 g (valor modal registrado para este segmento y superior a la media de los machos adultos de esta especie) tiene una probabilidad de 0,84 de ser “positivo”, mientras que los individuos con heridas pero masas corporales menores a 30 g presentan una probabilidad de ser “positivos” menor a 0,20 (Figura 3.2).

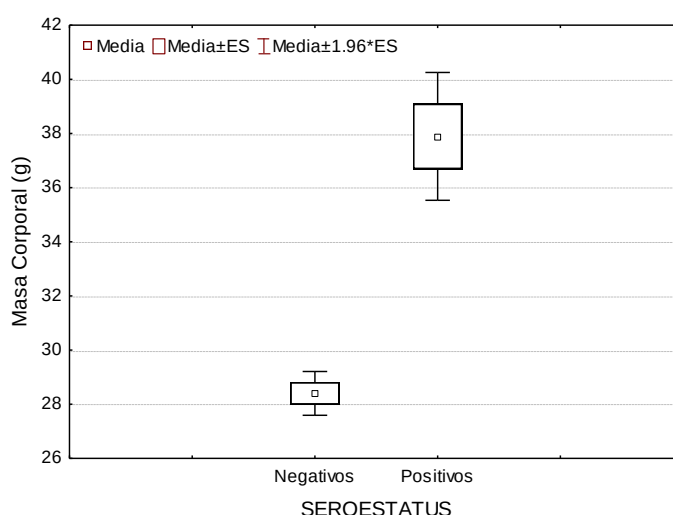
Figura 3.2 Gráfico derivado de la ecuación de la regresión logística que permite predecir la probabilidad de tener un resultado (seroestatus) “positivo” en un individuo de *O. longicaudatus* macho, adulto con o sin presencia de heridas en función de la masa corporal.

$$\text{logit}(p) = -9,788 + 1,609 \text{ heridas} + 0,223 \text{ masa}$$



Considerando la relevancia que tuvo la variable masa corporal en la presencia de anticuerpos contra AND se realizó una comparación entre las masas corporales de los individuos machos adultos, con o sin presencia de anticuerpos contra AND. Los individuos con presencia de anticuerpos contra AND (positivos) resultaron significativamente más pesados ($t_{(198)}=8,39$; $p<0,001$) que los que no presentaron anticuerpos contra este virus (negativos), siendo los positivos cerca de 10 g más pesados que los negativos (Figura 3.3). De la misma manera, el índice de masa corporal (IMC) resultó significativamente mayor ($t_{(102)}=2,56$; $p=0,01$) en individuos con serología positiva que en aquellos sin anticuerpos contra AND ($\text{IMC}_{\text{positivos}}: 0,33\pm 0,05$; $n=19$; intervalo=0,24-0,43 y $\text{IMC}_{\text{negativos}}: 0,30\pm 0,05$; $n=83$; intervalo=0,20-0,42).

Figura 3.3 Masa corporal media en gramos ($\pm$ error estándar e intervalo de confianza) para machos adultos de *O. longicaudatus* con serología positiva o negativa para AND.



3.5 Discusión.

Este estudio identifica a los individuos machos y adultos como el segmento prácticamente exclusivo dentro de la población de *O. longicaudatus* que presenta anticuerpos contra AND. La asociación entre la seroprevalencia, la edad y el sexo ha sido asociada con la transmisión horizontal del virus dentro de la población reservorio (Abbot et al., 1999; Mills et al., 1999). La mayor seroprevalencia encontrada en individuos machos adultos en relación con otros segmentos de la población, coincide con las observaciones reportadas para *O. longicaudatus* por otros autores (Cantoni et al., 2001; Torres-Pérez et al., 2004; Polop et al., 2010) y para otras especies: *A. azarae* (Suarez et al., 2003), *C. laucha* (Yahnke et al., 2001), *C. glareolus* (Olsson et al., 2002), *Peromyscus* spp (Child et al., 1994, Abbott et al., 1999, Mills et al., 1999, Calisher et al., 1999; Douglass et al., 2001, 2007) y para *C. musculus* y virus “Junín” (Mills et al., 1994).

Como muestra el modelo de regresión logística, la población estudiada no está homogéneamente distribuida entre las distintas características puestas a prueba (masa corporal, heridas, condición reproductiva) por lo que un individuo de *O. longicaudatus* no muestra una probabilidad al azar de presentar anticuerpos contra AND. Particularmente dentro de la sub-población de *O. longicaudatus* machos adultos, las características individuales que más satisfactoriamente modelan la probabilidad de ser seropositivo contra AND o no, fueron la masa corporal y la presencia de heridas, siendo esta probabilidad mayor que 50% en los individuos con masas corporales superiores a los 37 g. Más aún, cuando comparamos las masas corporales medias de los machos adultos seropositivos estas resultaron ser superiores, en un 34% de diferencia a la media de los individuos seronegativos, similarmente a lo reportado para esta misma especie por Polop et al., (2010). La masa corporal alta en individuos con presencia de anticuerpos ya se había planteado anteriormente como un factor de importancia en la transmisión potencial del virus en otros sistemas roedor-hantavirus (Mills et al., 1997; Hindon et al., 2004; Douglass et al., 2001, Calisher et al., 2007). Estos autores encuentran, también, una mayor proporción de individuos con heridas entre los roedores con anticuerpos contra hantavirus que entre los individuos sin anticuerpos. Sin embargo, Douglass et al. (2001) no encuentran evidencia para afirmar que la presencia de heridas sea producto de su acumulación en individuos más viejos. En este capítulo, si bien ambos factores resultaron importantes en la predicción de su seroestatus, tampoco se encontró una interacción significativa entre la masa corporal y la presencia de heridas, lo que descartaría en principio alguna relación entre estos dos factores. Si bien la presencia de heridas sugiere que los encuentros agresivos entre individuos serían un mecanismo probable de transmisión del virus, algunos estudios sugieren que la relación entre la presencia de anticuerpos y de heridas sería una consecuencia posterior a la infección no causante de esta (Hinson et al., 2004; Douglass et al., 2007). Específicamente, en *R. norvegicus* Hinson et al. (2004) encontraron que los individuos infectados con virus Seoul eran más agresivos e invertían más tiempo peleando con intrusos que los no infectados, proponiendo que la infección por hantavirus sería la causante de este comportamiento. Alternativamente, Douglass et al., (2006) proponen que la densidad podría estar causando un incremento en la agresividad y un incremento en la transmisión del virus pero a través de algún otro mecanismo independiente de la agresión, como podría ser la contaminación viral del

ambiente. En todos los casos estas hipótesis necesitan ser puestas a prueba, sobretodo en este sistema *O. longicaudatus*-AND donde todavía hay muy poca información.

Los individuos de mayor masa corporal dentro de los adultos podrían estar identificando al segmento de mayor edad dentro de este grupo. La diferencia en seroprevalencia entre masas corporales dentro de los adultos, y por ende entre edad, sería consistente con la transmisión horizontal del virus, otorgando mayor probabilidad a los individuos más viejos de estar infectados dado que estuvieron expuestos al virus durante un período mayor (Gieseke, 1994). De la misma manera, el modelo descarta a la condición reproductiva como un factor importante que influye sobre la probabilidad de un individuo de presentar anticuerpos. Esto estaría remarcando la necesidad de un período prolongado de exposición más que una condición puntual o estacional en la que se encuentra el individuo al momento de la captura y que podría modificar la conducta favoreciendo la transmisión. La longevidad dentro de los individuos machos adultos parece ser un factor crítico en la circulación y persistencia de AND. Sin embargo, dado que los individuos con serología positiva solo fueron capturados una vez es muy difícil estimar su longevidad de manera que nos permita correlacionar el incremento en su masa corporal con la edad. Por otro lado, si bien una mayor masa corporal estaría asociada con una mayor edad, una mejor condición física estaría identificando individuos dominantes dentro de esta subpoblación de machos adultos. En este estudio se observa que los individuos con serología positiva contra AND presentaban también un mayor índice de masa corporal sugiriendo que el hecho de ser dominantes los estaría exponiendo más al virus al estar más expuestos a enfrentamientos en defensa de sus recursos que otros individuos subordinados y/o por poseer áreas de acción más grandes. Sin embargo, la falta de recapturas en este segmento hace reconsiderar esta situación en la que se espera que los individuos dominantes sean residentes estables dentro de esta población. Por lo tanto, es necesario un estudio más intensivo donde sea posible monitorear a los individuos en su proceso de seroconversión de manera de obtener información más concluyente sobre estos aspectos.

En resumen: El sexo, la edad y posiblemente las agresiones intraespecíficas, son factores críticos para la circulación y persistencia del virus dentro de la población de *O. longicaudatus*. La probabilidad de que un *O. longicaudatus*, macho, adulto con heridas presente anticuerpos contra AND aumenta con el incremento de la masa corporal, siendo esta probabilidad mayor que el 80% en individuos con masas corporales mayores que 44 g. Sin embargo, el posible mecanismo de transmisión de AND dentro de la población de *O. longicaudatus* queda aún incierto, por lo que son necesarios estudios futuros que involucren un mayor número de individuos y un tiempo prolongado de seguimiento en su proceso de seroconversión.

Capítulo 4

Dinámica y estructura poblacional del ensamble de roedores sigmodontinos en ambientes peridomésticos y silvestres de bosque subantártico y estepa patagónica del sudoeste del Neuquén, Argentina.

4.1 Introducción.

Las comunidades son entidades dinámicas que modifican sus parámetros de acuerdo a variaciones ambientales, interacciones inter o intraespecíficas, disponibilidad de hábitat, enfermedades y actividad humana (Brown y Heske, 1990; Lima y Jaksic, 1998; 1999; Ernest et al., 2000; Bjornstad y Grenfell, 2001; Lima et al., 2002). Dentro de los pequeños mamíferos estas modificaciones pueden presentar fluctuaciones pequeñas o muy marcadas tanto a intervalos regulares como irregulares. Las causas proximales de estas variaciones en el tamaño poblacional resultan del balance entre tasas de mortalidad, natalidad, emigración e inmigración. Sin embargo, las causas principales de estas variaciones son los factores extrínsecos. Consecuentemente, el estudio de la estructura y la dinámica de poblaciones es posible solo dentro de un marco apropiado que contemple tanto las variaciones temporales como las espaciales (Wiens, 1989). La abundancia poblacional y los cambios en este parámetro son puntos centrales de la ecología aplicada y básica y cobran especial interés para la salud pública cuando las comunidades albergan poblaciones reservorios de enfermedades zoonóticas como es el caso del síndrome pulmonar por hantavirus (SPH).

Un componente esencial de cualquier respuesta integral de salud pública es el estudio de reservorios (Mills y Child, 1998). Los estudios poblacionales sobre los reservorios son necesarios para identificar las variaciones estacionales y/o anuales en la incidencia y prevalencia de la infección en el hospedador y las variaciones ambientales asociados a los cambios en las densidades del hospedador y en la tasa de transmisión (Mills y Child, 1998), así como a identificar variaciones o particularidades en su estructura demográfica. Sin embargo, las especies reservorios no son entidades independientes sino que forman parte de ensambles que involucran varias especies con las que interactúan. *Oligoryzomys longicaudatus* es el principal reservorio del hantavirus Andes-Sur (AND) en Patagonia aunque también se ha descrito que al menos otras 3 especies simpátricas de *O. longicaudatus* (*Abrothrix longipilis*, *Abrothrix olivaceus* y *Loxodontomys micropus*) pueden presentar anticuerpos contra AND (Cantoni et al., 2001; Padula et al., 2004; Piudo et al., 2005). Se postula que la presencia de infección en dichas especies puede deberse a un proceso de dispersión del virus desde su hospedador primario (*O. longicaudatus*) a otras especies. Esta dispersión del virus entre especies puede ocurrir cuando hay una superposición temporal y espacial (Childs et al., 1994; Pavletic, 2000), por lo que el incremento en las densidades y /o el aumento en las interacciones interespecíficas podrían favorecer estos procesos (Childs et al., 1994; Mills et al., 1997; Abott et al., 1999). Es por ello que obtener

información descriptiva concerniente a la dinámica y estructura poblacional de los roedores silvestres y peridomésticos resulta esencial para entender también la dinámica del hantavirus y para desarrollar y elaborar medidas preventivas.

En este capítulo se examina la dinámica poblacional del ensamble de roedores silvestres del bosque subantártico y de la estepa patagónica, utilizando el método de captura, marcado y recaptura. Se enfatizó en *O. longicaudatus*, principal reservorio de AND y en la estepa patagónica en *Eligmodontia morgani* por ser la especie más abundante de esta ecoregión y por la escasa información disponible sobre la misma. En una segunda etapa de este capítulo se describe la dinámica poblacional y la estructura poblacional de las especies del ensamble de roedores que compone los ambientes peridomésticos cercanos a estos ambientes silvestres.

4.1.A) Ambientes silvestres.

Bosque subantártico.

La composición específica de roedores del bosque subantártico está compuesta, al menos, por 9 especies de roedores sigmodontinos de 8 géneros distintos (Pearson, 1983; Iriarte et al., 1989; Kelt 1996; 2000; Monjeau et al., 1997; Meserve et al., 1999). Muchas de estos géneros y especies son endémicos de estos bosques (Pearson y Pearson, 1982). Especies como *Auliscomys micropus*, *Irenomys tarsalis* y *Geoxus valdivianus* presentan muy baja frecuencia de captura (Murúa et al., 1987). Entre los más abundantes, se destacan 3 especies co-dominantes (Fotos 1-3): *O. longicaudatus* (ratón colilargo), *A. olivaceus* (ratón oliváceo) y *A. longipilis* (ratón pelilargo). *O. longicaudatus* y *A. olivaceus* presentan fluctuaciones poblacionales anuales pronunciadas con variaciones de 5 a 10 veces entre los picos máximos de abundancia (otoño e invierno) y mínimos (verano), mientras que *A. longipilis* presenta una dinámica poblacional mucho más estable a lo largo del año (Meserve et al., 1982; Murúa y González, 1986; Murúa et al., 1986; Guthmann et al., 1997).

Foto 1 *O. longicaudatus* (Ratón colilargo)



Foto 2 *A. longipilis* (Ratón pelilargo)



Foto 3 *A. olivaceus* (Ratón oliváceo)



Estepa patagónica.

La composición del ensamble de roedores de la Patagonia extra andina (estepa y monte) no está completamente estudiada y nuevas especies están siendo confirmadas en esta región (Pardiñas et al., 2003). Sin embargo, Corley et al. (1995) y Piudo et al. (2005) sugieren que el ensamble de roedores de la estepa patagónica de la provincia de Neuquén está compuesto principalmente por *Eligmodontia sp.* y *Akodon sp.* Sin embargo, *Phyllotis darwini* y *O. longicaudatus* están presentes de forma esporádica y en bajas densidades. Guthmann et al. (1997) reportan la presencia de *E. morgani*, *O. longicaudatus*, *A. olivaceus*, *A. longipilis* y

Reithrodon auritus en un ambiente ecotononal entre bosque subantártico y estepa subandina. Además, estudios realizados por Pearson et al. (1987) en el distrito subandino de la estepa patagónica, han verificado la presencia de *E. morgani*, *A. olivaceus*, *P. darwini*, *R. auritus*, *Ctenomys haigi*, *Chelemys macronyx*, *Euneomys chinchilloides*, *Microcavia australis*, *A. longipilis*, y *L. micropus*. Finalmente, Pardiñas et al., (2003) corroboraron la presencia de *A. olivaceus*, *Akodon iniscatus*, *Nothiomys edwardsii*, *E. morgani*, *I. tarsalis*, *Ctenomys sp* y *O. longicaudatus* en el noroeste de la Patagonia occidental a través del análisis de egagrópilas de aves rapaces (Fotos 4-6).

Foto 4 *E. morgani* (Laucha sedosa)

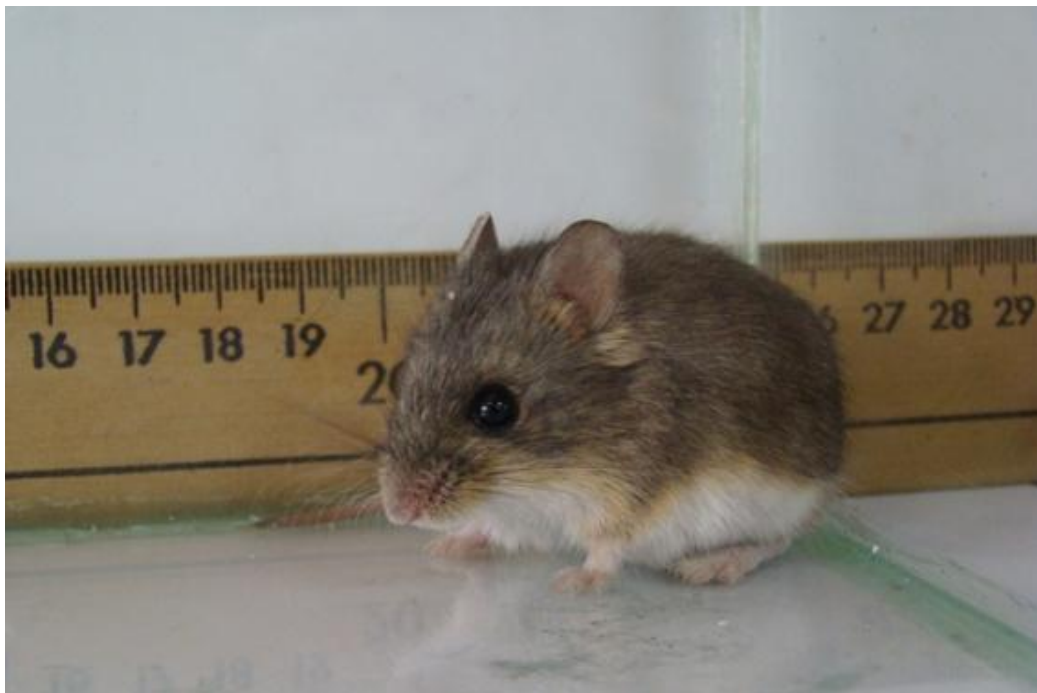


Foto 5 *R. auritus* (Rata conejo)



Foto 6 *A. iniscatus* (Ratoncito patagónico)



El género *Eligmodontia* (Cuvier, 1837) pertenece a la tribu de los roedores Phyllotini y se distribuye desde el sur del Perú hasta el sur de la Patagonia, ocupando diversos ecosistemas del desierto, así como otras regiones biogeográficas. La evolución y sistemática de este género se encuentra constantemente en revisión e incluiría especies como *E. hirtipes*, *E. marica*, *E. moreni*, *E. morgani*, *E. puerulus*, *E. typus* y *E. bolsonensis* (Spotorno et al., 1994; Pardiñas et al., 2003; Lanzone y Ojeda, 2005; Lanzone et al., 2007; Mares et al., 2008; Lanzone, 2009).

Eligmodontia morgani (Allen, 1901) es un roedor pequeño, de aproximadamente 8,2 cm de largo (Foto 4), que habita en el sur de Argentina y Chile. En Argentina, se lo encuentra a lo largo de una estrecha franja occidental desde la provincia de Mendoza hasta la provincia de Santa Cruz (Lanzone y Ojeda, 2005; Mares et al., 2008). Dentro de la estepa patagónica, ésta especie está asociada a ambientes húmedos (Hillyard et al., 1997; Mares et al., 2008) y a ecotonos o áreas de transición con el bosque subantártico (Lozada et al., 2000).

4.1.B) Ambientes peridomésticos.

Los ambientes peridomésticos, especialmente los ambientes cerrados (galpones, corrales, obradores, etc.) con una infestación constante de roedores, representarían los sitios con mayor riesgo de infección para humanos (Armstrong et al., 1995; Douglass et al., 2003). En ambientes silvestres y peridomésticos de Montana, EE.UU. se han observado diferencias y similitudes entre las poblaciones de *Peromyscus maniculatus* (principal reservorio del virus sin nombre en EE.UU.) que habitan ambientes peridomésticos y silvestres (Kuenzi et al., 2001). Las épocas reproductivas de las poblaciones de *P. maniculatus* peridomésticos son más extensas que las silvestres, sin embargo no se observaron diferencias en la proporción de sexos o estructura etaria entre las poblaciones peridomésticas y silvestres. Con respecto al sistema *O. longicaudatus* -virus Andes-Sur (AND), si bien estudios previos (Calderón et al., 1999, Torres-Pérez et al., 2004; Piudo et al., 2005 y Polop et al., 2010) han permitido

verificar la presencia de *O. longicaudatus* y de otras especies simpátricas del bosque subantártico en ambientes peridomésticos, no se ha analizado la estructura demográfica poblacional y temporal de los roedores asociados a estos ambientes.

En la segunda sección de este capítulo se describen las variaciones poblacionales de los roedores peridomésticos y se describen la estructura y la demografía poblacional de las especies más abundantes de estos ambientes para compararlo, en aquellos casos donde fue posible, con los ambientes silvestres cercanos.

4.2 Metodología.

4.2.1 Área de estudio.

Este estudio se realizó en ambientes silvestres de bosque subantártico, Pje. El Contra (CONTRA) y Villa la Angostura (VLA), y de estepa patagónica, Pje. San cabao (SC), descritos en el Capítulo 1. El trapeo de roedores se realizó según lo descrito en la sección 5.1 del Capítulo 2.

4.2.2 Índices de Abundancia.

En ambientes silvestres, para cada especie se calculó un índice de abundancia mensual mediante el método de enumeración directa usando el registro de capturas de cada individuo. Este índice fue expresado como el mínimo número vivo (MNA) (Krebs, 1966). El número total de roedores y de cada especie se expresó por medio del índice de éxito de captura (EC) (Mills et al., 1991):

$$EC = (\text{número de capturas/número de trampa noche}) \times 100 \quad (1)$$

Dado que en cada ambiente peridoméstico se dispusieron trampas en estructuras (galpones, gallineros, corrales cerrados, líneas de alambrados, casas, etc.) de dimensiones variables, el cálculo del EC se realizó relativizando el índice EC (1) de cada estructura muestreada de acuerdo a su superficie (Poole, 1974 en Miño et al., 2007) y sumando todos estos valores para obtener un índice de abundancia final para cada uno de los 3 sitios peridomésticos en cada mes:

$$ECP = \sum (EC_{\text{estructura } i} \times Sup_{\text{estructura } i})$$

donde $EC_{\text{estructura } i}$ es el índice del éxito de captura (1) de cada una de las estructuras (i) muestreadas en el ambiente peridoméstico (corrales, galpones, leñeras, gallineros, etc.) y $Sup_{\text{estructura } i}$ es la superficie proporcional de cada una de las estructuras.

4.2.3 Determinación de clases etarias, masa corporal y condición reproductiva.

Se registró la masa corporal de cada individuo utilizando una pesola de escala 0-100 g y se lo clasificó en reproductivo o no reproductivo según sus características (Fotos 7 y 8): En machos testículos escrotales (reproductivo) o abdominales (no reproductivos) y en hembras

vagina perforada, preñada y/o lactogénica (reproductiva) o vagina no perforada (no reproductiva) (Meserve y Le Boulenger, 1987; Guthmann et al., 1997). Los individuos de cada especie fueron clasificados en tres grupos etarios (juveniles, subadultos y adultos) basados en una combinación entre la condición reproductiva, el tamaño corporal (grande, mediano y pequeño) y la masa corporal, de manera similar a la descrita por Corbalán et al. (2006). Los individuos reproductivos de gran tamaño o no reproductivos pero de igual o de mayor tamaño que estos primeros, se consideraron adultos. Los roedores con tamaño corporal pequeño y que presentan características de juveniles (por ejemplo, nariz corta en relación con el tamaño de su cabeza y patas traseras grandes en relación con el tamaño del cuerpo; Figura 9) y no reproductivos se consideraron juveniles. Aquellos individuos de tamaño corporal intermedio que presentaban o no condiciones reproductivas se consideraron roedores subadultos.

Fotos 7, 8 y 9.



4.2.4 Estructura etaria, proporción de sexos y proporción de individuos reproductivos.

La estructura etaria entre machos y hembras fue evaluada para las 3 especies más abundantes de bosque (*O. longicaudatus*, *A. olivaceus*, *A. longipilis*) y estepa (*E. morgani*, *A. iniscatus*, *R. auritus*) mediante una tabla de contingencia Chi-cuadrado de 2x3 (Zar, 1996). La proporción de sexos fue expresada como número de hembras sobre total de individuos. La desviación de 0,5 se probó mediante una prueba Chi-cuadrado para el total de las capturas para cada una de las tres especies más abundantes y, en *O. longicaudatus*, también por medio de una prueba de signos (Daniel, 1978) para su análisis temporal. La proporción de individuos reproductivos para cada sexo fue calculada como la proporción de individuos reproductivos sobre número total de individuos adultos (reproductivos y no reproductivos).

4.2.5 Masa corporal.

Para cada categoría de edad y sexo se estimó la masa corporal media y su respectivo error estándar. Se evaluó el efecto del sexo y la clase etaria sobre la masa media, mediante un modelo de ANOVA de dos factores. En el caso de detectarse una interacción significativa (clase sexo-edad) se realizaron comparaciones post-hoc pareadas (pruebas de Tukey HSD) entre las masas corporales medias. En el caso contrario el modelo reducido fue ajustado con efectos principales. Previo a la realización de los análisis se probaron los supuestos de normalidad por la prueba de Shapiro-Wilks y de homogeneidad de varianza mediante el test de Levene (Doncaster y Davey, 2007). Para los roedores de bosque las masas corporales medias de ambos sitios (CONTRA y VLA) fueron agrupadas ya que no se encontraron diferencias significativas en éstas entre sitios para cada clase etaria o sexo (Tabla 1 en anexo).

4.2.6 Tiempo de residencia, áreas de acción mínima y distancia media recorrida.

Se consideró como individuos residentes a aquellos roedores capturados durante al menos dos meses. El tiempo de residencia de cada especie fue comparado entre sexos mediante la prueba no paramétrica de Mann-Whitney. El tiempo de residencia medio se comparó entre especies mediante la prueba de Kruskal-Wallis (Daniel, 1978). Las áreas de acción mínimas de *O. longicaudatus*, *A. longipilis* y *A. olivaceus* de CONTRA y *E. morgani* fueron estimadas utilizando el método del mínimo polígono convexo del Calhome (Kie et al., 1996). Para esta estimación, en el caso de *O. longicaudatus*, *A. longipilis* y *A. olivaceus*, se tuvieron en cuenta aquellos individuos adultos capturados al menos 3 veces a lo largo del estudio y para *E. morgani* se consideraron los individuos adultos capturados al menos en cinco ocasiones a lo largo del estudio (Mohr, 1947; Southwood, 1966; Corbalán y Ojeda, 2005). Como en muchos casos el número de capturas fue bajo (3 ocasiones) estas áreas de acción mínimas no deben considerarse estimadores reales de las áreas de acción sino como el área mínima que estaría utilizando cada individuo. Finalmente, la distancia media recorrida se estimó para todos los individuos de *O. longicaudatus*, *A. longipilis* y *A. olivaceus* de CONTRA y *E. morgani* que presentaban más de 2 capturas en trampas diferentes. Esta distancia fue promediada mensualmente y para todo el estudio.

4.3 Resultados.

A) Ambiente silvestre.

A.a.1 Ensamble de roedores del bosque subantártico.

En CONTRA, con un esfuerzo de captura de 6600 trampas noche dispuestas entre febrero 2003 y diciembre 2004 (con excepción de julio 2004), se capturaron 448 roedores de 8 especies, un total de 913 veces. *A. olivaceus* fue la especie con mayor porcentaje de capturas totales (50,1%) seguido por *A. longipilis* (31,6 %) y *O. longicaudatus* (17,7%) (Tabla 4.A.1). El éxito total de captura (incluyendo las recapturas) para este sitio fue del 20,6%.

Tabla 4.A.1 Registro de captura y recaptura para las especies que conforman el ensamble de roedores del pje. El Contra (CONTRA), en el bosque subantártico, de febrero 2003 a diciembre 2004.

CONTRA	Nuevos		Total Capturados	Recapturados	Total General
	Marcados	Muertos			
<i>A. olivaceus</i>	207	9	216	466	682
<i>A. longipilis</i>	87	2	89	341	430
<i>O. longicaudatus</i>	127	9	136	106	242
<i>C. macronyx</i>	0	3	3	0	3
<i>G. valdivianus</i>	0	1	1	0	1
<i>P. darwini</i>	1	0	1	0	1
<i>I. tarsalis</i>	1	0	1	0	1
<i>R. novergicus</i>	0	1	1	0	1
Total General	423	25	448	913	1361

En VLA entre febrero de 2003 y diciembre de 2004, con un esfuerzo de captura igual al aplicado en CONTRA, se capturaron 187 roedores de 6 especies, con un total de 420 recapturas. En este sitio, *A. longipilis* fue la especie con mayor porcentaje total de capturas (45,6%) seguido por *O. longicaudatus* (29,1%) y *A. olivaceus* (19,6%) (Tabla 4.A.2). El éxito total de capturas para este sitio fue la mitad de la observada en CONTRA (9,19 %).

Tabla 4.A.2 Registro de capturas y recapturas para las especies que conforman el ensamble de roedores de Villa la Angostura (VLA), en el bosque subantártico, de febrero 2003 a diciembre 2004.

VLA	Nuevos		Total Capturados	Recapturadas	Total General
	Marcados	Muertos			
<i>A. longipilis</i>	49	3	52	225	277
<i>O. longicaudatus</i>	74	6	80	97	177
<i>A. olivaceus</i>	37	1	38	81	119
<i>C. macronyx</i>	4	4	8	15	23
<i>G. valdivianus</i>	4	4	8	1	9
<i>P. darwini</i>	1	0	1	1	2
Total General	169	18	187	420	607

A.a.2 Variaciones temporales en el número poblacional de roedores.

El ensamble de roedores del bosque subantártico en CONTRA mostró un aumento en su MNA a comienzos del otoño, llegando a valores máximos durante el invierno (junio a septiembre de 2003). Estos valores máximos fluctuaron entre 67 y 82 MNA (Figura 4.A.1). Luego de este período el MNA comenzó a disminuir hasta alcanzar sus valores más bajos en el verano (enero-febrero de 2004). Nuevamente, a comienzos del otoño el número de individuos del ensamble de roedores aumentó hasta alcanzar un valor máximo de 75 MNA en abril 2004, momento en el cual decayó y se mantuvo en valores por debajo de los 30 MNA durante el resto de 2004 (Figura 4.A.1).

Cada especie, por su parte, mostró variaciones en su dinámica temporal. *O. longicaudatus* estuvo presente durante todo el período muestreado con excepción de los últimos cinco meses, de agosto a diciembre 2004 (Figura 4.A.1). El pico máximo de *O. longicaudatus* fue observado durante los meses de agosto-septiembre de 2003 con valores de 28 y 26 MNA respectivamente (Figura 4.A.1) y dos picos menores en abril 2003 (14 MNA) y 2004 (20 MNA). *A. olivaceus* mostró un patrón temporal similar a la del ensamble total con picos de junio a septiembre 2003, presentando valores entre 40 y 44 MNA y luego un valor máximo de individuos en abril 2004 de 45 MNA. Por otro lado, *A. longipilis* se mantuvo más constante a lo largo del tiempo con fluctuaciones en su MNA menos abruptas que fueron de 16 (valores máximos) a 6 MNA (valores mínimos) (Figura 4.A.1).

En VLA, a pesar de que la composición de especies resultó similar a la de CONTRA, el MNA total fue solo la mitad de la observada en ese sitio. El mayor número de capturas del ensamble de roedores se presentaron a partir de mayo 2003 y permanecieron constantes hasta abril del 2004 (con valores entre 24 y 29 MNA), momento en el cual el número de individuos total comenzó a decrecer hasta agosto de 2004, alcanzando un valor mínimo de 4 MNA (Figura 4.A.2).

Particularmente, cada especie presentó variaciones en los momentos del año en que desarrollaron sus valores de MNA máximos y mínimos. En el caso de *O. longicaudatus*, el pico máximo de MNA fue observado en julio 2003 (16 MNA) y se registraron dos picos menores en mayo 2003 y septiembre 2004 ambos con valores de 12 MNA. *A. olivaceus* y *A. longipilis* mostraron un patrón temporal de MNA con variaciones menos abruptas. Los picos poblacionales para *A. olivaceus* se presentaron en mayo 2003 (7 MNA) y en febrero 2004 (9 MNA) (Figura 4.A.2) mientras que *A. longipilis* se mantuvo en valores por encima de 7 MNA desde mayo 2003 hasta abril de 2004 con un máximo de 12 MNA en diciembre 2003 (Figura 4.A.2). El número de individuos de *C. macronyx* y *G. valdivianus* fue muy bajo durante todo el estudio. En el caso de *C. macronyx* estos valores no superaron los 2 MNA. Para *G. valdivianus* no se registraron capturas durante el primer año de muestreo. En enero 2004 se registró el valor máximo de capturas (4 MNA) de esta especie y se mantuvieron valores cercanos a 1 MNA de abril a julio de 2004 (Figura 4.A.2).

Figura 4.A.1 Fluctuaciones en la abundancia expresada como mínimo número vivo (MNA) para el total del ensamble de roedores del pje. El Contra (CONTRA) bosque subantártico y para cada especie que lo compone. La línea punteada separa entre años de muestreo (2003-2004).

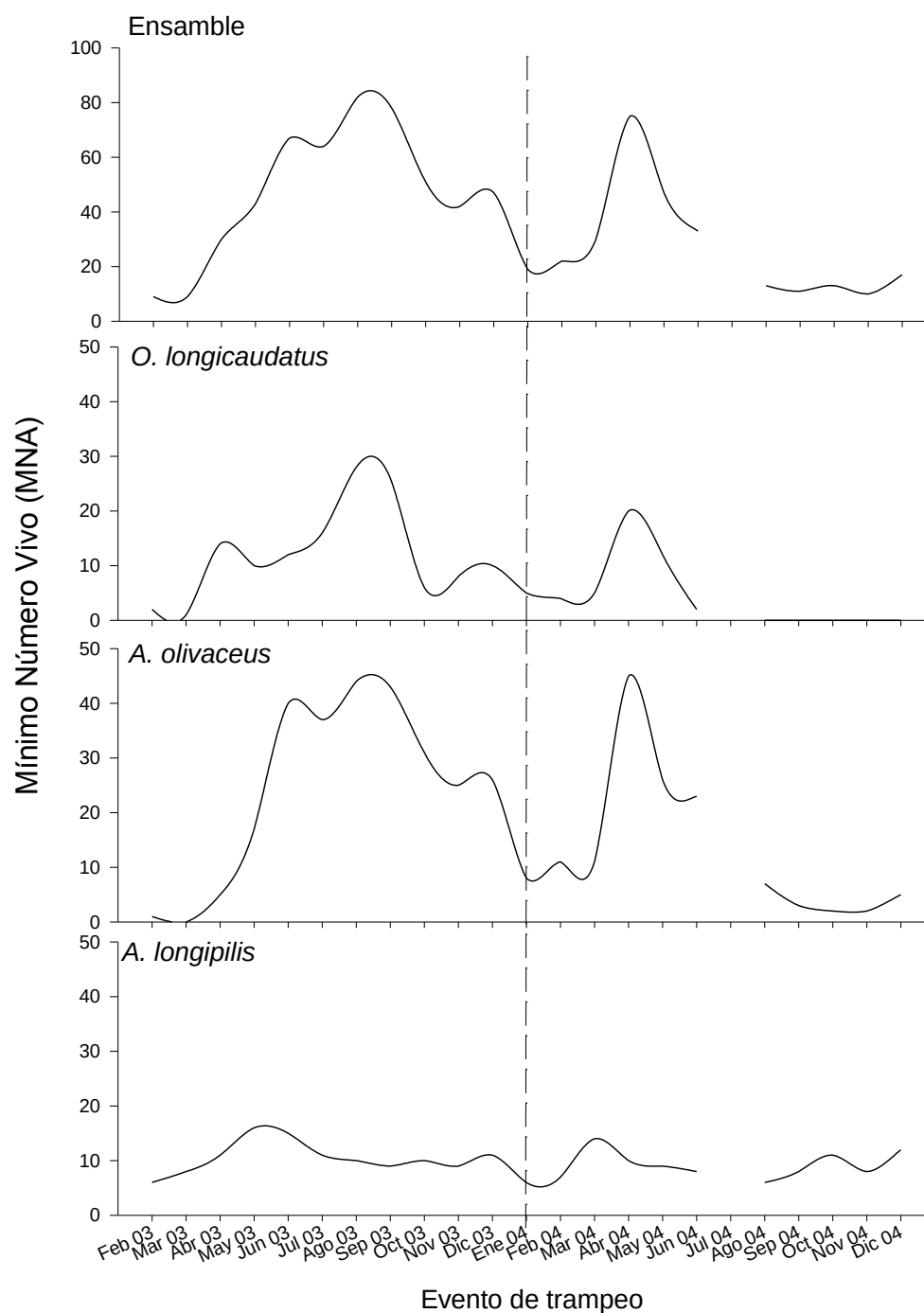
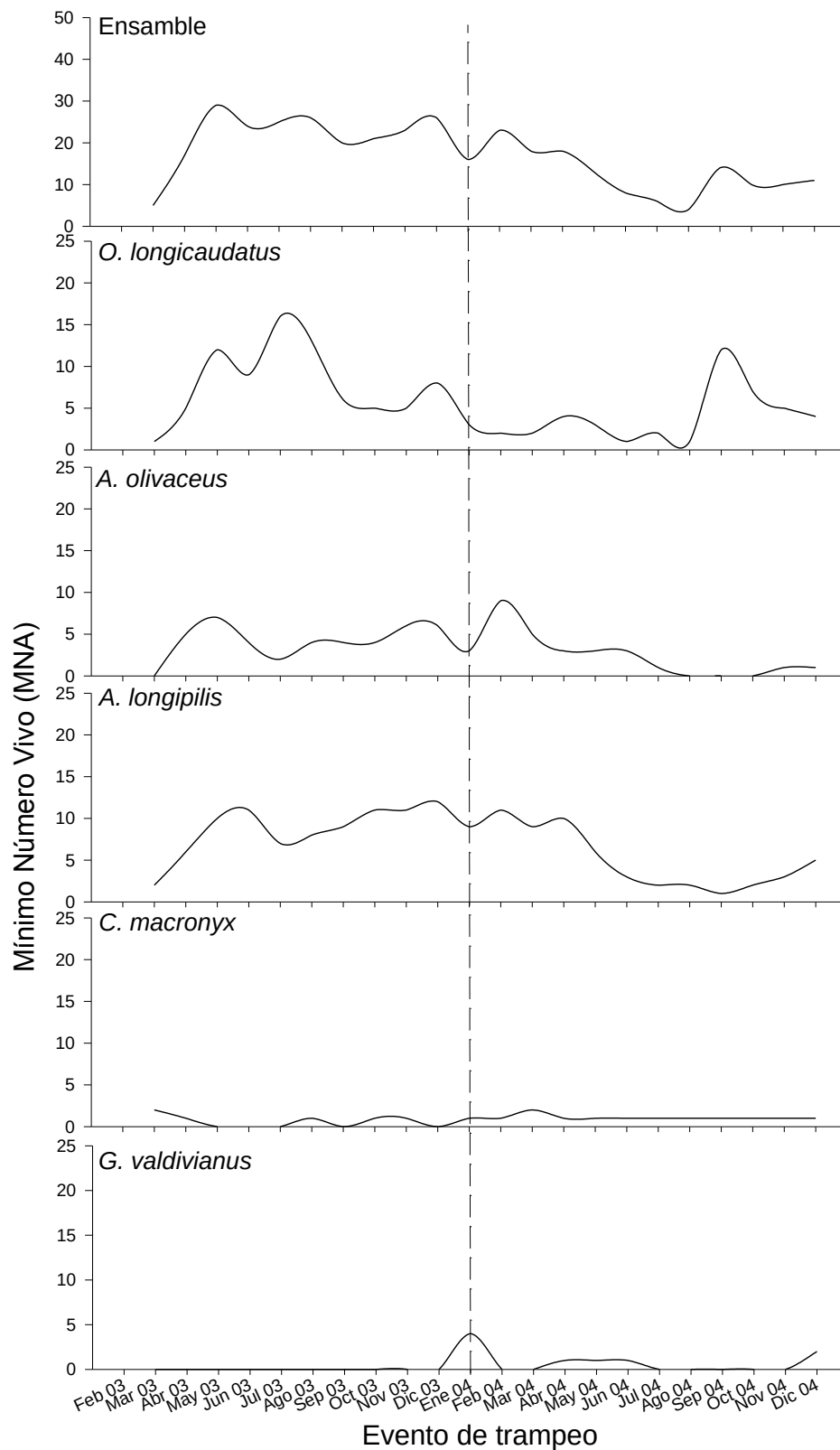


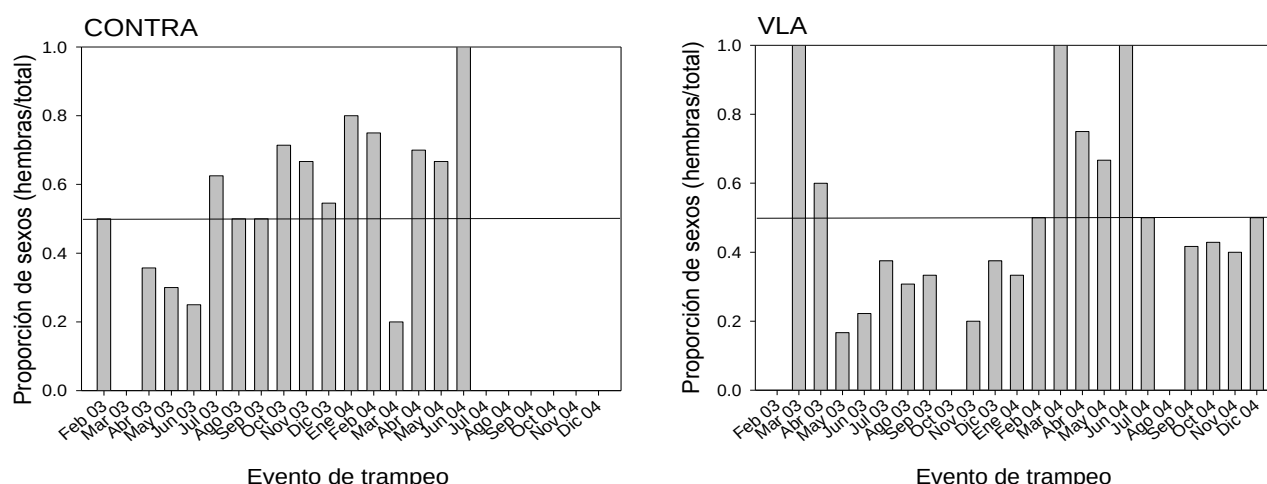
Figura 4.A.2 Fluctuaciones en la abundancia expresada como mínimo número vivo (MNA) para el total del ensamble de roedores de Villa la Angostura (VLA) bosque subantártico y para cada especie que lo compone. La línea punteada separa entre años de muestreo (2003-2004).



A.a.3 Estructura etaria, proporción de sexos y proporción de individuos reproductivos.

La estructura etaria de *O. longicaudatus* en el sitio CONTRA no presentó diferencias significativas entre machos y hembras para ninguna clase etaria ($X^2_{(2)}=1,66$; $p=0,435$) (Tabla 4.A.3), tampoco hubo diferencias significativas en la proporción de sexos de la población de *O. longicaudatus* (proporción de hembras: 0,56; $X^2=2,55$; $p=0,110$). Mensualmente tampoco se observaron diferencias en la proporción de sexos a pesar de que las hembras fueron más abundantes en 9 de los 16 meses donde se registraron capturas de esta especie ($Z=1,33$; $p=0,181$) (Figura 4.A.3). En VLA se observa que la proporción de individuos por clase etaria difirió entre sexos ($X^2_{(2)}=9,85$; $p=0,007$) siendo mayor la proporción de machos en la clase etaria “Adultos” ($X^2_{(1)}=7,89$; $p<0,001$) (Tabla 4.A.3). La proporción de sexos estuvo sesgada hacia los machos (proporción de hembras: 0,37; $X^2=7,88$; $p=0,005$). Sin embargo este sesgo no resulta significativo en su evaluación mensual ($Z=1,18$; $p=0,238$) (Figura 4.A.3).

Figura 4.A.3 Proporción de sexos mensual (hembras sobre el total de capturas) de *O. longicaudatus* en ambientes silvestres del bosque subantártico: pje. El Contra (CONTRA) y Villa la Angostura (VLA). La línea indica igual proporción de individuos de ambos sexos.



La temporada reproductiva en CONTRA para ambos sexos de *O. longicaudatus* fue desde junio a septiembre en 2003 y de abril a junio en el año 2004. Las hembras preñadas estuvieron presentes en abril 2003 y de diciembre a febrero de 2004. Aproximadamente el 60% de los individuos adultos, tanto en machos como en hembras, presentaron condiciones reproductivas (Tabla 4.A.3). Por su parte, en VLA más del 80% de la población adulta presentó condiciones reproductivas (Tabla 4.A.3). La temporada reproductiva en VLA, comenzó antes y duro más: mayo a diciembre 2003 y de septiembre a diciembre 2004. Las hembras preñadas fueron capturadas en diciembre y enero del primer año de muestreo y de septiembre a noviembre en el segundo.

La estructura etaria de *A. longipilis* no presentó diferencias significativas entre sexos ($X^2_{(2)}=0,076$; $P=0,960$) en el sitio CONTRA pero si en VLA, donde la proporción de machos en la clase etaria “Adultos” resultó significativamente mayor que la de hembras ($X^2_{(1)}=7,75$;

$p=0,005$) (Tabla 4.A.3). *A. longipilis* presentó igual proporción de sexos en CONTRA (proporción de hembras: 0,53; $X^2=0,63$; $p=0,426$), mientras que en VLA la proporción de sexos estuvo sesgada hacia los machos (proporción de hembras: 0,41; $X^2=4,16$; $p=0,041$) (Tabla 4.A.3). Se registraron hembras reproductivas de *A. longipilis* en CONTRA durante prácticamente todo el período de muestreo. En cambio los machos reproductivos se registraron entre marzo y agosto y desde octubre a diciembre de 2003 y luego de septiembre a diciembre de 2004. Las hembras preñadas fueron capturadas durante el verano (febrero 2003, enero, febrero y diciembre de 2004). En VLA se registró una época reproductiva extendida que abarcó el período comprendido de abril 2003 a abril 2004. Las hembras preñadas fueron capturadas, al igual que en CONTRA, durante los meses del verano (noviembre 2003 a febrero 2004). En ambos sitios, el número total de *A. longipilis* adultos reproductivos fue similar entre sexos (Tabla 4.A.3) y fue significativamente mayor que el número de adultos no reproductivos (CONTRA: $X^2_{(machos)}=42,88$; $p<0,001$; $X^2_{(hembras)}=49,28$; $p<0,001$; VLA: $X^2_{(machos)}=37,55$; $p<0,001$; $X^2_{(hembras)}=22,34$; $p<0,001$) (Tabla 4.A.3).

Abrothrix olivaceus mostró diferencias significativas en su estructura etaria en ambos sitios siendo la proporción de machos en la categoría “adultos” significativamente mayor que la de hembras (CONTRA: $X^2_{(1)}=29,78$; $p<0,001$; VLA: $X^2_{(1)}=8,64$; $p<0,001$) (Tabla 4.A.3). La proporción de sexos de *A. olivaceus* presentó un sesgo hacia los machos en ambos sitios (CONTRA proporción de hembras: 0,39; $X^2=20,64$; $p<0,001$; VLA proporción de hembras: 0,29; $X^2=11,84$; $p<0,001$) (Tabla 4.A.3). El período reproductivo de *A. olivaceus* en CONTRA se extendió de junio 2003 a mayo de 2004, hallándose hembras preñadas desde fines de la primavera hasta principios del otoño (noviembre a marzo). En VLA para esta misma especie, el período reproductivo fue más corto (de mayo a 2003 a febrero 2004) y las hembras preñadas estuvieron presentes solo durante el verano (diciembre a febrero). El número total de *A. olivaceus* adultos reproductivos superó el 75% en el caso de CONTRA y fue significativamente mayor que el de no reproductivos ($X^2_{(machos)}=46,28$; $p<0,001$; $X^2_{(hembras)}=31,44$; $p<0,001$). Sin embargo en VLA, si bien el número de individuos reproductivos en ambos sexos superó significativamente al de no reproductivos: $X^2_{(machos)}=4,00$; $p=0,046$; $X^2_{(hembras)}=10,28$; $p=0,001$), las hembras presentaron un número de individuos reproductivos mucho mayor que los machos (Tabla 4.A.3).

A.a.4 masa corporal media.

Para el análisis de la masa corporal se agruparon los datos de CONTRA y VLA dado que no se detectaron diferencias significativas entre sitios (CONTRA y VLA) para ningún sexo o clase etaria (Tabla 1 en anexo). La masa corporal media de *O. longicaudatus* no presentó diferencias significativas entre los grupos de edad entre sexos ($F_{int(2)}=1,28$; $p=0,279$). Tampoco presentaron diferencias significativas en la masa corporal entre sexos ($F_{(1)}=0,53$; $p=0,4678$). Sin embargo, se encontraron diferencias significativas en las masas corporales entre clase etarias (A: $26,8\pm4,73$ g; $n=134$ vs SA: $19,18\pm2,48$ g; $n=61$ vs J: $13,68\pm2,08$ g; $n=22$; $F_{(2)}=146,72$; $p<0,001$) (Figura 4.A.4).

Tabla 4.A.3 Número (n°) y porcentaje (%) de individuos capturados de febrero 2003 a diciembre 2004 categorizados por sexos, estructura etaria y condición reproductiva, para *O. longicaudatus*, *A. longipilis* y *A. olivaceus* de los ambientes silvestres del bosque subantártico del pje. El Contra (CONTRA) y Villa la Angostura (VLA).

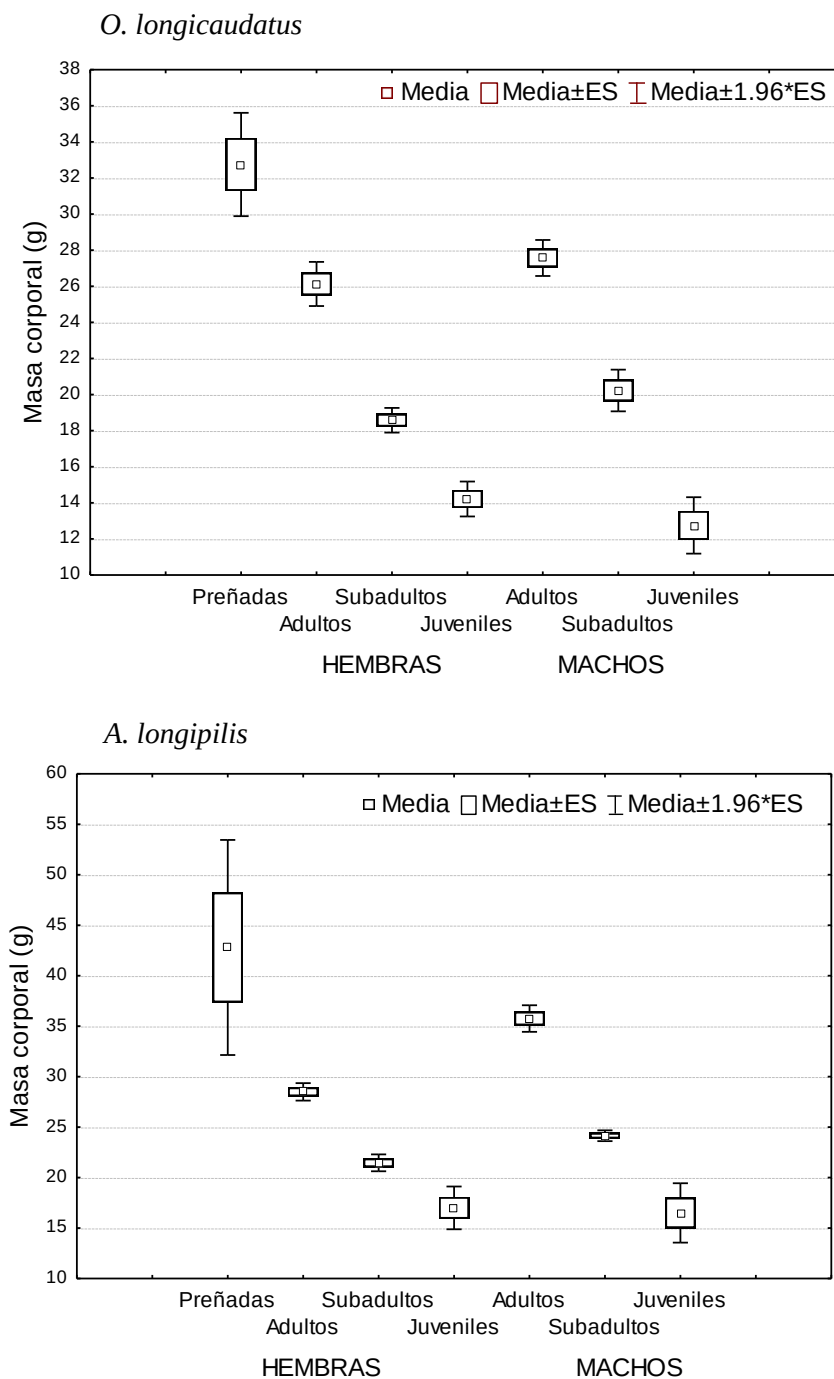
		<i>O. longicaudatus</i>						<i>A. longipilis</i>						<i>A. olivaceus</i>					
		CONTRA			VLA			CONTRA			VLA			CONTRA			VLA		
		%	n°	p	%	n°	p	%	n°	p	%	n°	p	%	n°	p	%	n°	p
Sexo	M	43,9	76	0,110	37,6	68	0,009	47,1	90	0,426	59,1	75	0,041	60,7	255	<0,001	70,7	46	<0,001
	H	56,1	97		62,4	41		52,8	101		40,9	52		39,2	165		29,2	19	
Estructura etaria	J	7,9	6		2,9	2		2,2	2		0	0		6,27	16		6,5	3	
	M SA	21,1	16		10,3	7		22,2	20		2,7	2		25,5	65		15,2	7	
	A	71,1	54		86,8	59	*0,001	75,6	68		97,37	73	*0,005	68,2	174	*<0,001	78,3	36	*0,003
				0,435			0,007			0,960			0,001			<0,001			0,981
	J	9,3	9		12,2	5		2,0	2		3,8	2		16,9	28		5,2	1	
	H SA	28,9	28		2,68	11		20,8	21		13,5	7		30,9	51		15,8	3	
Cond reproductiva	A	61,9	60		61,0	25		77,2	78		82,7	43		52,1	86		78,9	15	
	M	59,26	32	0,173	84,75	50	<0,001	89,71	61	<0,001	84,93	62	<0,001	75,86	132	<0,001	66,67	24	0,045
	H	58,33	35	0,196	84,00	21	<0,001	89,74	70	<0,001	86,05	37	<0,001	80,23	69	<0,001	92,86	13	0,001

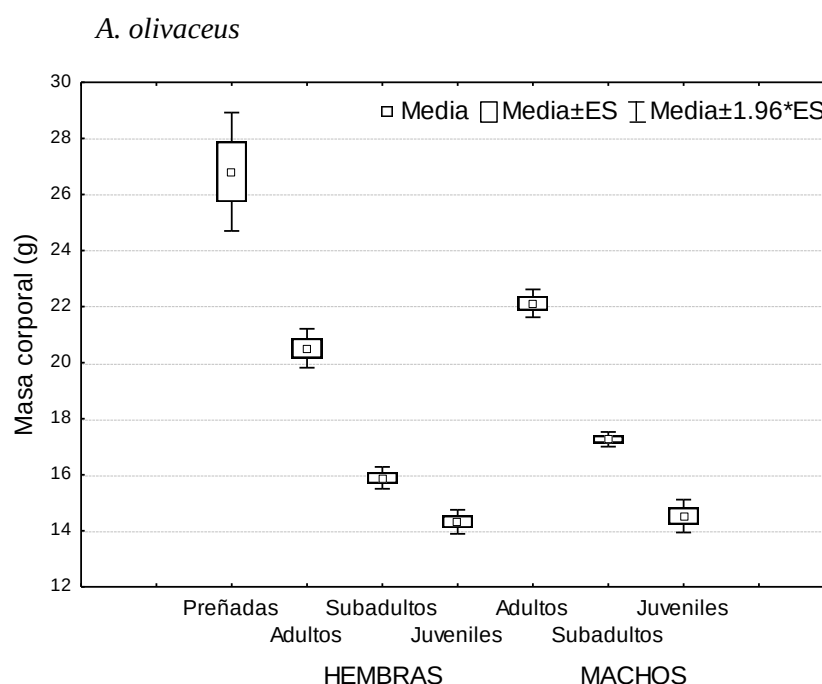
M: machos; H: hembras; J: juveniles; SA: Subadultos; A: Adultos

p valores asociados a la prueba de Chi-cuadrado para proporciones iguales con grado de libertad igual a 1 en las comparaciones de proporción de sexos y estado reproductivo. Para la estructura etaria el p está asociado a la prueba de Chi-cuadrado tabla de 2x3, con grados de libertad igual a 2.

* representa los p valores asociados a la prueba de Chi-cuadrado para proporciones esperadas iguales con grado de libertad igual a 1, utilizado para la comparación de la clase etaria adulto entre sexo

Figura 4.A.4 Masa corporal media ($\pm$ error estándar e intervalo de confianza) de *O. longicaudatus*, *A. longipilis* y *A. olivaceus* capturados entre febrero de 2003 y diciembre de 2004, en ambientes silvestres del bosque subantártico (CONTRA y VLA), categorizadas por sexo y edad. Las hembras preñadas se presentan en una categoría separadas.





La masa corporal media de *A. longipilis* presentó diferencias significativas entre los grupos de edad entre sexos ($F_{\text{int}(2)}=3,88$; $p=0,021$). Los machos adultos y subadultos resultaron significativamente mayores que las hembras de esas categorías ($F_{A(1)}=76,46$; $p<0,001$; $F_{SA(1)}=23,38$; $p<0,001$) y los adultos más que cualquier otra categoría etaria dentro de los machos ($F_{M(2)}=29,25$; $p<0,001$; prueba de Tukey HSD, $p<0,001$). Las hembras adultas fueron significativamente mayores que las hembras subadultas y juveniles ($F_{H(2)}=40,70$; $p<0,001$; prueba de Tukey HSD, $p<0,001$) (Figura 4.A.4).

En cuanto a *A. olivaceus*, no se encontró una interacción significativa entre el sexo y la edad para la masa corporal media. Sin embargo, la masa corporal media de los machos resultó significativamente mayor que en hembras (M: $20,46 \pm 4,00$ g; $n=286$ vs H: $17,87 \pm 3,56$ g; $n=160$, prueba de Tukey HSD, $p<0,001$) y las masas corporales medias de los individuos de la clase etaria “adultos” fueron mayores que las de los “subadultos” y la de éstos últimos fueron mayores que las de los “juveniles” (A: $21,66 \pm 3,53$ g; $n=277$ vs SA: $16,66 \pm 1,44$ g; $n=122$ vs J: $14,4 \pm 1,21$ g; prueba de Tukey HSD, $p<0,001$) (Figura 4.A.4).

A.a.5. Tiempo de residencia, áreas de acción y distancia media recorrida.

Definiendo como residentes aquellos roedores capturados durante al menos dos meses durante el período de muestreo, el porcentaje de *O. longicaudatus* residentes fue el menor de las tres especies simpátricas de bosque (*O. longicaudatus*: 19,8% vs *A. olivaceus*: 50,5% vs *A. longipilis*: 54,5%). El tiempo de residencia media de *O. longicaudatus* fue de aproximadamente un mes y medio (Tabla 4.A.4) y resultó significativamente menor que los de las otras dos especies ($H=24,3$; $p<0,001$). Ninguna de las tres especies presentó diferencias significativas en el tiempo de residencia promedio entre machos y hembras (Mann-Whitney: *O. longicaudatus*: $U=1157$; $p=0,423$; *A. olivaceus*: $U=4100$; $p=0,473$; *A. longipilis*: $U=745$;

$p=0,120$). El tiempo de residencia máximo para *O. longicaudatus* fue de 3 meses para los machos y 8 meses para las hembras. En el caso de *A. longipilis* el tiempo máximo de residencia fue de 22 meses para machos y de 10 meses para las hembras. Para *A. olivaceus* el tiempo máximo de residencia fue de 10 y 7 meses para machos y hembras, respectivamente.

Con respecto a las áreas de acción mínimas, *A. longipilis* presentó las mayores áreas, seguido por *A. olivaceus*, siendo las áreas de acción de *A. longipilis* significativamente mayores a las de *A. olivaceus* ($F_{(2)}=5,29$; $p=0,006$; prueba post hoc LSD: $p=0,003$). Para el *O. longicaudatus*, a pesar de presentar áreas de acción más pequeñas que *A. longipilis* no se detectaron diferencias significativas probablemente debido al bajo número de muestras. De la misma manera, no se detectaron diferencias significativas ($H=0,05$; $p=0,09$) entre machos y hembras de *O. longicaudatus*, a pesar de ser las áreas de acción de las hembras aproximadamente 3 veces más grandes que la de machos (Tabla 4.A.4).

Tabla 4.A.4 Tiempo de residencia, áreas de acción mínimas promedio para cada sexo de *O. longicaudatus*, *A. longipilis* y *A. olivaceus* capturados en pje. El Contra (CONTRA) entre febrero de 2003 y diciembre de 2004. Para cada parámetro se presentan los valores promedios $\pm$ error estándar y el número de individuos utilizados en el análisis (n).

ESPECIE	SEXO	Tiempo de residencia (meses)	Áreas de Acción mínimas (m ²)
<i>O. longicaudatus</i>	Machos	1,20 $\pm$ 0,07 n=50	115,6 $\pm$ 23,6 n=4
	Hembras	1,71 $\pm$ 0,23 n=51	410,0 $\pm$ 117,1 n=10
<i>A. longipilis</i>	Machos	2,75 $\pm$ 0,55 n=53	543,2 $\pm$ 112,0 n=21
	Hembras	2,91 $\pm$ 0,10 n=35	759,4 $\pm$ 227,0 n=22
<i>A. olivaceus</i>	Machos	2,09 $\pm$ 0,14 n=112	407,7 $\pm$ 72,9 n=47
	Hembras	1,90 $\pm$ 0,15 n=78	327,5 $\pm$ 77,0 n=27

La distancia media recorrida total para *O. longicaudatus* fue de 25,37 $\pm$ 2,18 m (intervalo= 10 a 100 m). En esta especie, no se detectaron diferencias significativas en las distancias recorridas entre sexos ($H=0,13$; $P=0,715$), ni tampoco entre estaciones para ninguno de los dos sexos (Tabla 4.A.5). En *A. longipilis* la distancia media recorrida total fue de 22,76 $\pm$ 1,12 m (intervalo= 10 a 78,1m). Se verificaron diferencias significativas en las distancias recorridas entre sexos de esta especie ($F_{(1)}=3,93$; $p=0,049$) y marginalmente entre estaciones ($F_{(3)}=2,61$; $p=0,053$). Las distancias medias recorridas registradas en primavera resultaron significativamente mayores que las registradas en otoño (prueba de Tukey HSD, $p=0,04$) (Tabla 4.A.5). *A. olivaceus* registró una distancia media recorrida total de 20,43 $\pm$

1,01 m (intervalo= 10 a 92 m). Se detectaron diferencias significativas en las distancias recorridas entre sexos ($F_{(1)}=9,77$; $p=0,002$) y entre estaciones ($F_{(3)}=4,60$; $p=0,003$). El verano fue la estación donde se registraron las mayores distancias recorridas, especialmente en machos (prueba de Tukey HSD, $p<0,001$) (Tabla 4.A.5).

Tabla 4.A.5 Distancia media recorrida (m) por estación del año para *O. longicaudatus*, *A. longipilis* y *A. olivaceus* capturados en pje. El Contra (CONTRA) entre febrero de 2003 y diciembre de 2004. En cada casilla se presentan los valores promedio $\pm$ error estándar y el número de individuos utilizados en el análisis (n).

ESPECIE	SEXO	primavera	verano	otoño	invierno
<i>O. longicaudatus</i>	Machos	65,81 $\pm$ 34,19 n=2	Sin datos	22,41 $\pm$ 4,57 n=10	20,54 $\pm$ 4,07 n=8
	Hembras	25,77 $\pm$ 5,64 n=10	Sin datos	24,68 $\pm$ 3,35 n=18	24,13 $\pm$ 4,10 n=12
<i>A. longipilis</i>	Machos	34,17 $\pm$ 3,80 n=31	23,74 $\pm$ 9,21 n=3	22,0 $\pm$ 2,85 n=22	24,12 $\pm$ 4,03 n=13
	Hembras	20,00 $\pm$ 1,89 n=27	21,53 $\pm$ 3,22 n=17	17,03 $\pm$ 1,77 n=43	22,36 $\pm$ 2,81 n=29
<i>A. olivaceus</i>	Machos	22,79 $\pm$ 1,94 n=45	45,35 $\pm$ 7,17 n=10	14,33 $\pm$ 0,86 n=55	23,37 $\pm$ 2,79 n=47
	Hembras	16,34 $\pm$ 1,75 n=20	12,07 $\pm$ 2,07 n=2	15,93 $\pm$ 1,90 n=27	22,22 $\pm$ 3,31 n=34

A.b.1 Ensamble de roedores de la estepa patagónica.

En SC en 23 meses se capturaron 387 roedores de 6 especies presentando un total de 742 recapturas en 6900 trampas noche. *E. morgani* fue la especie con mayor porcentaje de capturas (85,4%) seguido por *A. iniscatus* (8,6%) y *R. auritus* (5,2%). Las capturas de *C. macronyx* y *A. longipilis* comprendieron en conjunto menos que el 1% (Tabla 4.A.6). El éxito total de captura para este sitio fue del 16,3%. Asimismo, *E. morgani* fue la especie más frecuentemente capturada comprendiendo más del 53% de las capturas totales en cada mes.

Tabla 4.A.6 Registro de capturas y recaptura para las especies que conforman el ensamble de roedores del pje. San Cabao (SC), estepa patagónica, entre febrero de 2003 y diciembre de 2004.

SC	Nuevos		Total Capturados	Recapturadas	Total General
	Marcados	Muertos			
<i>E. morgani</i>	312	20	332	632	964
<i>A. iniscatus</i>	29	1	30	67	97
<i>R. auritus</i>	19	0	19	40	59
<i>C. macronyx</i>	2	1	3	1	4
<i>A. longipilis</i>	1	0	1	2	3
<i>no identificada</i>	1	0	1	0	1
<i>Ctenomys</i> sp.	0	1	1	0	1
Total General	364	23	387	742	1129

A.b.2 Variaciones temporales en el número poblacional de roedores.

El MNA total del ensamble de roedores de la estepa mostró un aumento a finales del verano-comienzo del otoño en ambos años con valores máximos de 55 MNA en mayo 2003 y de 59 MNA en marzo 2004 (Figura 4.A.5). El MNA total, en ambos años, comenzó a disminuir a principios del invierno hasta alcanzar valores mínimos en diciembre (24 y 5 MNA respectivamente para cada año). Este patrón temporal coincide con las fluctuaciones presentadas por *E. morgani*, especie numéricamente dominante de este sistema (Figura 4.A.5). Los valores de MNA de *A. iniscatus* y *R. auritus* resultaron estar muy por debajo de los registrados para *E. morgani* (en promedio se capturaron entre 12 y 15 veces menos individuos de estas especies que de *E. morgani*, respectivamente). En el caso de *A. iniscatus*, durante el primer año de muestreo, el MNA registrado no superó los 2 individuos mensuales, mientras que en el segundo año esta especie registró un pico de 13 MNA en junio (Figura 4.A.5). Por su parte, *R. auritus* mostró un patrón temporal más estable con oscilaciones en su MNA entre 1 y 5 (Figura 4.A.5).

A.b.3 Estructura etaria, proporción de sexos y proporción de individuos reproductivos.

La estructura etaria en *E. morgani* presentó diferencias significativas entre machos y hembras ($X^2_{(2)}=7,24$; $p=0,027$). Estas diferencias se observaron en las categorías “adultos” y “subadultos”. La proporción de hembras adultas fue mayor que la de machos adultos mientras que en la categoría “subadultos”, la proporción de machos fue mayor que la de hembras ($X^2_{(1)}=6,74$; $p=0,009$) (Figura 4.A.6). La proporción de sexos de *E. morgani* presentó un sesgo hacia las hembras (proporción de hembras: 0,56, $n=633$, $X^2=8,88$, $p=0,003$) patrón que se observó también mensualmente ($Z=2,98$; $p=0,003$) (Figura 4.A.7).

Figura 4.A.6 Estructura etaria de *E. morgani* capturados entre febrero de 2003 y diciembre de 2004 en el pje. San Cabao (SC). A= adulto; SA= subadulto; J=juvenil.

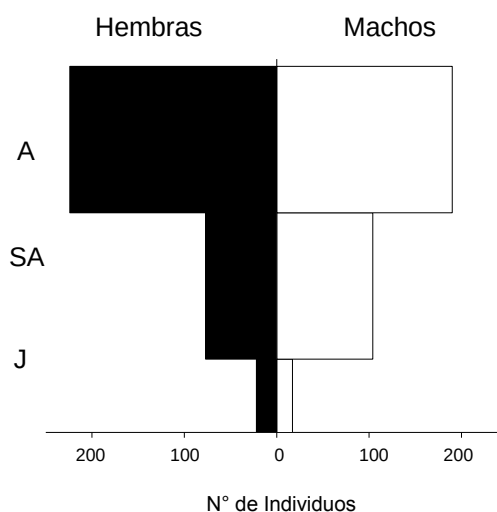
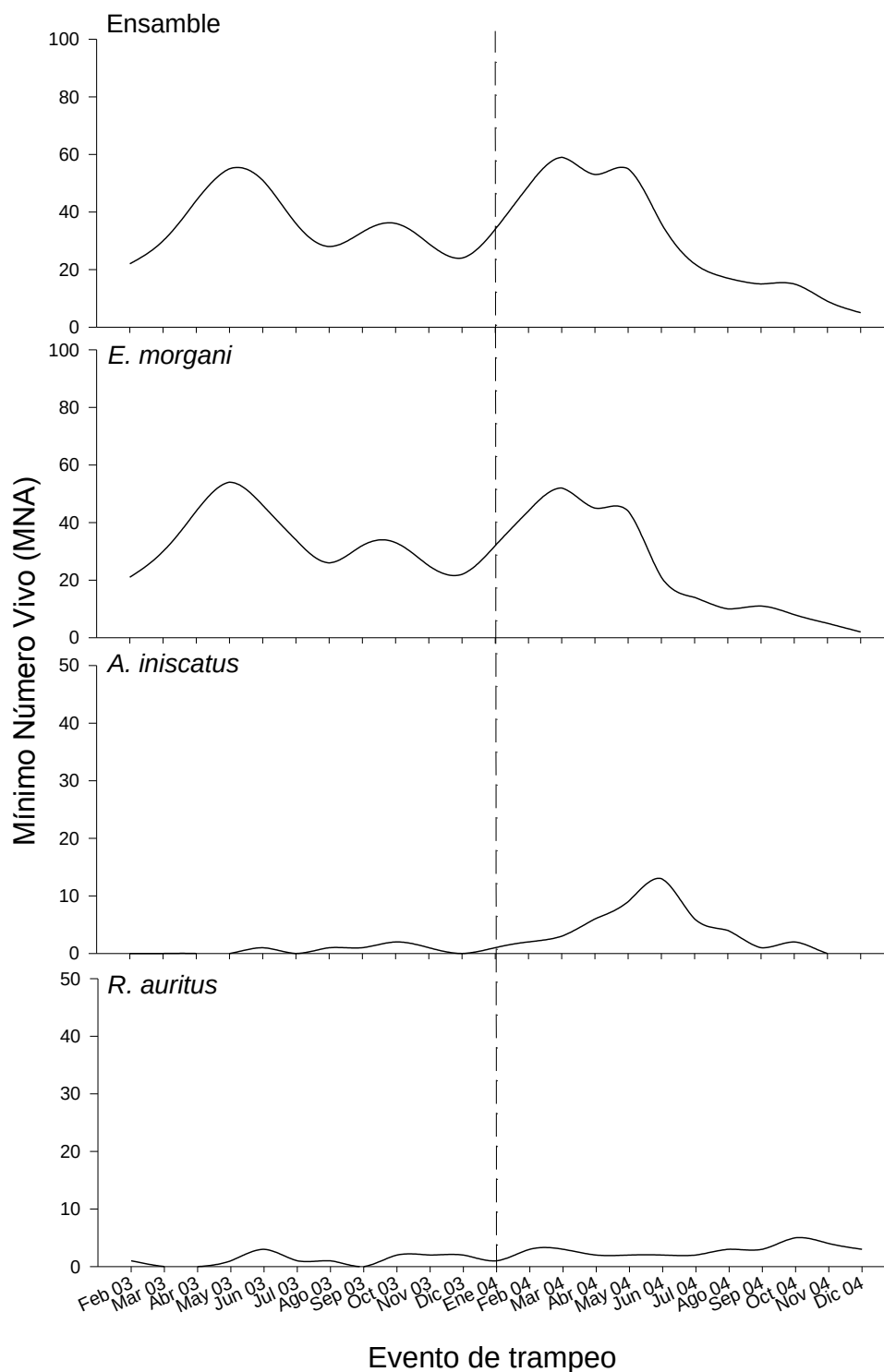
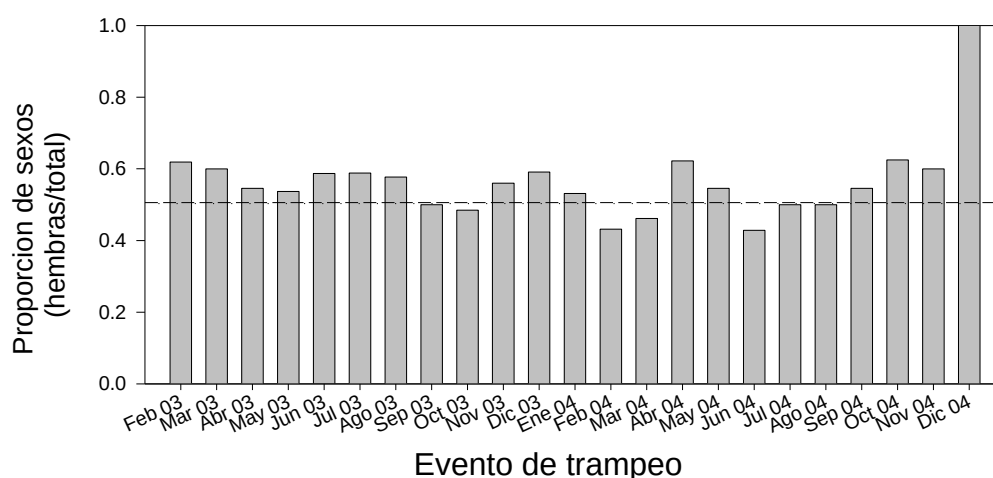


Figura 4.A.5 Fluctuaciones en la abundancia expresada como mínimo número vivo (MNA) para el total del ensamble de roedores del pje. San Cabao (SC) estepa patagónica y para cada especie que lo compone. La línea punteada separa entre años de muestreo (2003-2004).



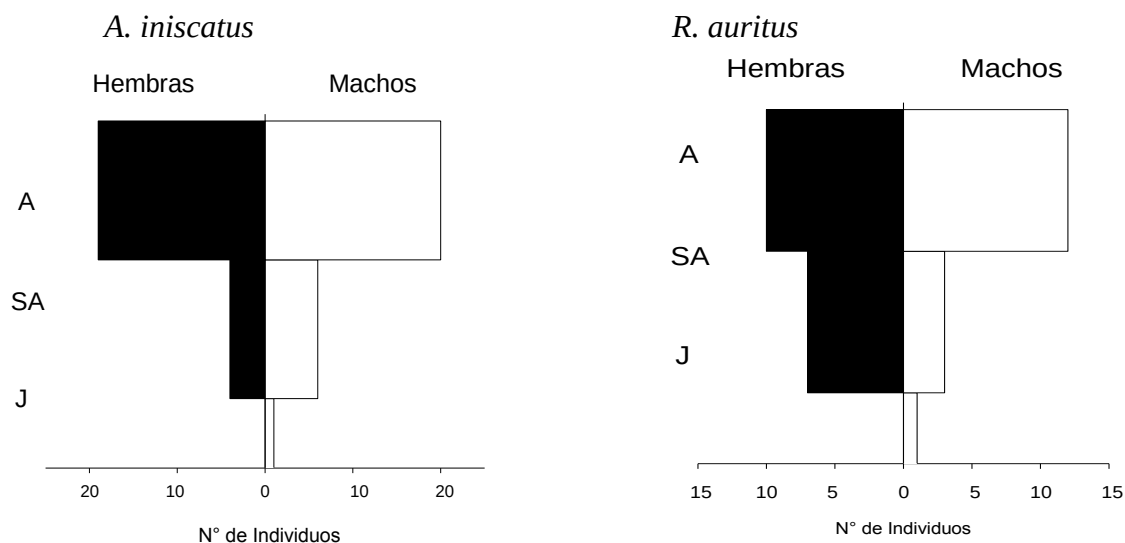
Los individuos reproductivos, para ambos sexos de *E. morgani*, estuvieron presentes mayormente en primavera y verano. El número total de individuos reproductivos fue mayor que el número de no reproductivos, en ambos sexos ($X^2_{(hembras)}=78,86$; $p<0,001$; $X^2_{(machos)}=47,74$; $p<0,001$). La temporada reproductiva para ambos sexos de *E. morgani* se extendió desde agosto hasta marzo. Las hembras preñadas estuvieron presentes desde finales de marzo a abril de 2003 y de enero a marzo de 2004.

Figura 4.A.7 Proporción de sexos mensual (hembras/total) de individuos de *E. morgani* en ambiente de estepa patagónica del pje. San Cabao (SC). La línea punteada indica igual proporción de individuos de ambos sexos.



La estructura etaria en *A. iniscatus* no presentó diferencias significativas entre machos y hembras ($X^2_{(2)}=1,11$; $p=0,573$) (Figura 4.A.8). La proporción de sexos de *A. iniscatus* presentó un sesgo hacia los machos, sin embargo no resultó significativa (proporción de hembras: 0,43; $n=53$; $X^2=0,92$; $p=0,336$). Se registraron hembras reproductivas de *A. iniscatus* de marzo a julio y machos reproductivos de marzo a agosto de 2004. El porcentaje de individuos reproductivos, para todo el período, fue similar entre las hembras y los machos (hembras: 0,41 y machos: 0,37; $Z=0,27$; $p=0,782$) y no hubo diferencias significativas en el número de individuos reproductivos y no reproductivos capturados ($X^2_{(hembras)}=0,727$; $p=0,393$; $X^2_{(machos)}=1,81$; $p=0,177$). Solo se capturó una hembra preñada de *A. iniscatus* en octubre de 2004.

Figura 4.A.8 Estructura etaria de *A. iniscatus* y *R. auritus* capturados entre febrero de 2003 y diciembre de 2004 en el pje. San Cabao (SC) estepa patagónica. A= adulto; SA= subadulto; J=juvenil.

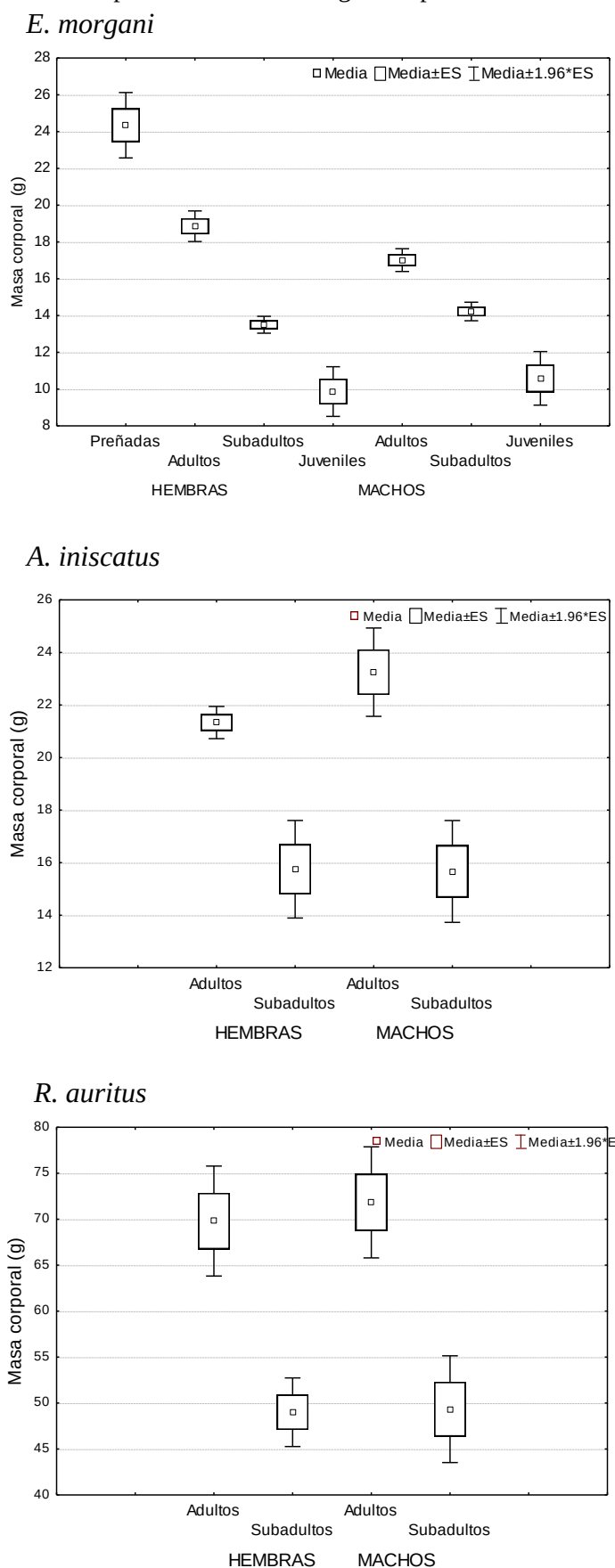


Reithrodon auritus no mostró diferencias significativas en su estructura etaria ($X^2_{(2)}=2,75$; $P=0,252$) (Figura 4.A.8). La proporción de sexos de *R. auritus* presentó un sesgo hacia los machos (proporción de hembras: 0,41; $n=46$) sin embargo ésta no resultó significativa ($X^2=1,39$; $p=0,238$). Las hembras de *R. auritus* presentaron condiciones reproductivas de junio a noviembre de 2003 y en octubre y noviembre de 2004, mientras que los machos reproductivos se encontraron en octubre y noviembre de 2003 y de julio a noviembre de 2004. La proporción de individuos reproductivos fue similar en las hembras que en los machos (hembras: 0,70 y machos: 0,77; $Z=0,28$; $p=0,770$). Las hembras preñadas estuvieron presentes en octubre 2003 y en octubre y noviembre de 2004.

A.b.4 masa corporal media.

La masa corporal media de *E. morgani* presentó diferencias significativas entre sexos. Las hembras adultas fueron significativamente más pesadas que los machos adultos ($18,8\pm4,18$ g; $n=97$ vs $17,0\pm2,66$ g; $n=71$; $Z=25,13$; $P=0,012$), mientras que las otras dos clases de edad (subadultos y juveniles) no presentaron diferencias significativas en las masas medias entre sexos (Figura 4.A.9). Por su parte, *A. iniscatus* y *R. auritus* solo mostraron diferencias significativas en las masas corporales medias de los adultos vs subadultos: *A. iniscatus* (A: $22,3\pm3,05$ g; $n=38$ vs SA: $15,7\pm2,11$ g; $n=10$; $F_{(1)}=34,64$; $p<0,001$); *R. auritus* (A: $70,9\pm10,01$ g; $n=22$ vs SA: $49,1\pm4,77$ g; $n=10$; $F_{(1)}=41,75$; $p<0,001$) (Figura 4.A.9).

Figura 4.A.9 Masa corporal media ($\pm$ error estándar e intervalo de confianza) de *E. morgani*, *A. iniscatus* y *R. auritus* capturados entre febrero de 2003 y diciembre de 2004 en el pje. San Cabao (SC) estepa patagónica, categorizadas por sexo y edad. Para *E. morgani* las hembras preñadas se presentan en una categoría separada.



A.b.5 Tiempo de residencia, áreas de acción y distancia media recorrida.

Si se define como residentes aquellos roedores capturados durante al menos dos meses, el porcentaje de residentes de la población de *E. morgani* fue del 38,8% y no se presentaron diferencias entre sexos (machos: 38,7% vs hembras: 38,9%). El tiempo de residencia media fue de aproximadamente tres meses (hembras: $3,0 \pm 0,2$ meses, machos: $2,6 \pm 0,2$ meses). El número máximo de meses entre la primera y la última captura fue de 12 meses para los machos y 9 meses para las hembras.

La media general del área de acción mínima fue de $659,72 \pm 90,55 \text{ m}^2$ en hembras y $439,58 \pm 114,54 \text{ m}^2$ en machos. Las hembras de *E. morgani* presentaron áreas de acción mínimas significativamente más grandes que la de los machos de esta especie ($F_{(1)}=4,25$; $p=0,040$). A pesar de que fue posible estimar el área de acción para cada temporada para ambos sexos (Tabla 4.A.7), no se encontraron interacciones significativas entre el sexo y la temporada ($F_{(2)}=1,82$; $p=0,188$). La distancia media recorrida por *E. morgani* fue de $26,5 \pm 2,0$ m (intervalo= 11,1 a 48,7 m). Aunque no hubo diferencias significativas en las distancias recorridas entre meses ($n=23$; $t=0,16$; $p=0,436$), las distancias recorridas máximas se registraron desde principios de primavera hasta comienzos del verano (agosto-diciembre), mientras que los desplazamientos más cortos se registraron durante el otoño y el invierno (marzo-mayo a julio).

Tabla 4.A.7 Valores medios de las áreas de acción mínimas, expresado en metros cuadrados (m^2) de *E. morgani* para cada sexo y estación. En cada casilla se presentan los valores medios $\pm$ error estándar y el número de individuos utilizados en el análisis (n).

	primavera	verano	otoño	invierno
Machos	$820,0 \pm 461,9$ n= 5	$783,3 \pm 400,3$ n= 3	$450,0 \pm -$ n=1	$260,0 \pm 96,7$ n=5
Hembras	$642,8 \pm 118,2$ n=7	$300,0 \pm 150,0$ n=2	$600,0 \pm 151,4$ n=4	$792,8 \pm 200,4$ n=7

B) Ambiente peridoméstico.

B.1 Ensamble de roedores de los ambientes peridomésticos.

En el ambiente peridoméstico de CONTRA, con un esfuerzo de captura de 1980 trampas noche dispuestas entre febrero 2003 y diciembre 2004 (con excepción de julio 2004), se capturaron 220 roedores de 5 especies. *O. longicaudatus* fue la especie con mayor porcentaje de capturas totales (61,4%), seguida por *A. olivaceus* (24,1%) y *A. longipilis* (12,7 %). *G. valdivanus* y *C. macronyx* comprendieron globalmente un porcentaje total de 1,8%. El éxito total de captura para CONTRA fue el mayor de los 3 sitios peridomésticos (Tabla 4.B.1).

En el ambiente peridoméstico de VLA, en 23 meses de trampeos, se capturaron 40 roedores de 3 especies. El esfuerzo de captura (1104 trampas noche) fue el menor de los 3 sitios, sin embargo en este sitio se obtuvo un éxito de captura similar al de SC (Tabla 4.B.1).

En VLA, *A. longipilis* fue la especie con mayor porcentaje total de capturas (46,9%), seguido por *O. longicaudatus* (26,5%) y *A. olivaceus* (8,1%).

El peridomicilio de SC fue el ambiente donde se capturó el mayor número de especies. En este sitio con un esfuerzo de captura de 2208 trampas noche se capturaron 76 roedores de 12 especies en 23 meses. Al igual que en CONTRA, *O. longicaudatus* fue la especie con mayor porcentaje de capturas (25,0%) seguido por *A. iniscatus* (17,1%), *A. olivaceus* (15,8%), *M. musculus* (14,5%), *A. longipilis* (10,5%), *R. norvegicus* (7,9%) y *E. morgani* (2,6%). Los porcentajes de captura de *L. microtus*, *R. auritus*, *R. rattus*, *C. musculus* y una especie no determinada fueron del 1,3% en cada caso. El éxito total de captura para este sitio fue del 3,44% (Tabla 4.B.1).

Tabla 4.B.1 Registro de capturas, esfuerzo de captura, superficie muestreada, densidad y éxito de captura para el total de individuos capturados entre febrero de 2003 y diciembre de 2004 en los ambientes peridomésticos del pje. El Contra (CONTRA), Villa la Angostura (VLA) y pje. San Cabao (SC) provincia del Neuquén, Argentina.

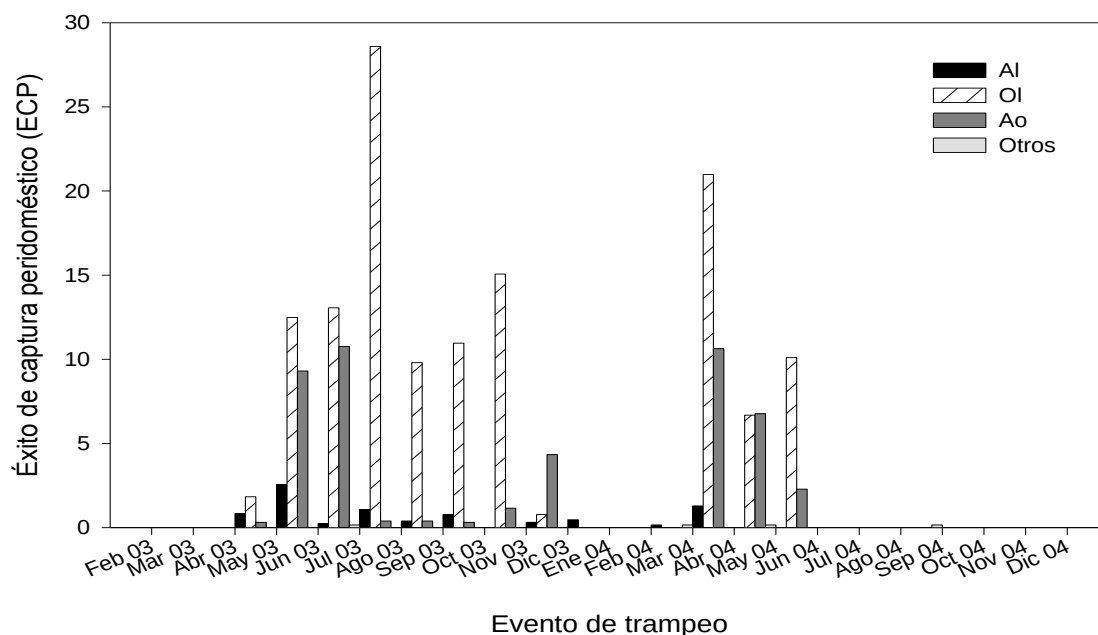
SITIO	N° trampas	N° Individuos capturados	Esfuerzo de captura (N° trampas x Noche)	Superficie (m ²)	Densidad (ind. /sup)	Éxito de captura (%)
CONTRA	30	220	1980	294	0,75	11,11
VLA	16	40	1104	216	0,19	3,62
SC	32	76	2208	650	0,12	3,44
Total	78	334	5292	1160	0,29	6,31

B.2 Variaciones temporales en el índice de captura (ECP) poblacional de roedores.

A pesar de no haberse registrado capturas durante los primeros tres meses de muestreo ni durante los últimos 5 meses, el ambiente peridoméstico de CONTRA fue el sitio que presentó el mayor índice de captura peridoméstico (ECP). El ECP de *O. longicaudatus* presentó fluctuaciones temporales tal cual lo observado en los ambientes silvestres. El ECP de esta especie incrementó a principios del invierno 2003, presentando su pico máximo en agosto 2003 (ECP=28,6). A partir de noviembre el ECP de *O. longicaudatus* decayó abruptamente, no registrándose capturas durante los meses de verano, para luego reaparecer en abril de 2004 con un pico de ECP=21(Figura 4.B.1). Comparativamente, los ECP de las otras especies presentes en este ambiente se mantuvieron muy por debajo de los valores obtenidos para *O. longicaudatus*. *A. olivaceus* presentó una variación trimodal bien marcada en su dinámica temporal. El primer pico, en invierno de 2003, representa el valor máximo de ECP alcanzada por esta especie en este sitio (ECP=10,8). El segundo (ECP=4,3) y tercer pico (ECP=10,6) tuvieron lugar durante los meses de diciembre y abril 2004 respectivamente (Figura 4.B.1). *A.*

longipilis presentó una dinámica marcadamente más estable en términos relativos, con valores máximos que no superaron los 2,6 de ECP (Figura 4.B.1).

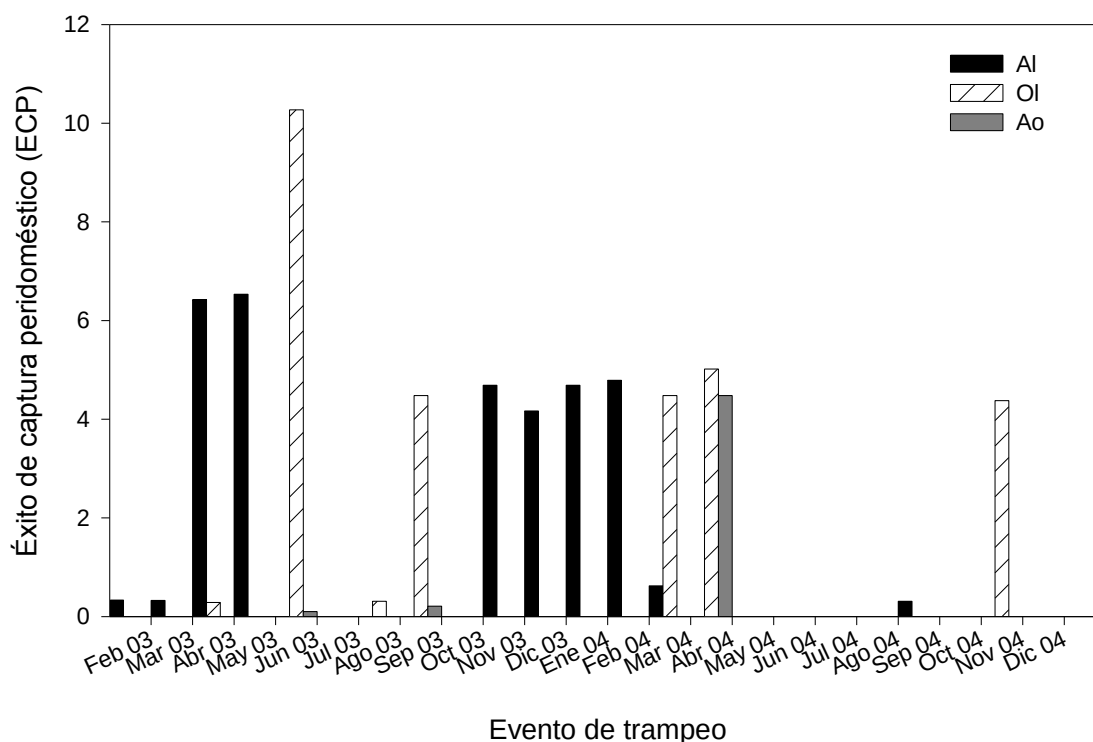
Figura 4.B.1 Variaciones temporales en el índice de éxito de captura peridoméstico (ECP) de las especies que componen el ensamble de roedores del ambiente peridoméstico del pje. El Contra (CONTRA).



Al: *Abrothrix longipilis*, Ol: *Oligoryzomys longicaudatus*, Ao: *Abrothrix olivaceus*, Otros: *Geoxus valdivanus* y *Chelemys macronyx*.

En el peridomicilio de VLA, a diferencia de CONTRA, se registró una presencia continua de roedores durante la mayoría de las estaciones del año con excepción del invierno de 2004. El ECP de *O. longicaudatus* en este sitio presentó fluctuaciones temporales muy abruptas, evidenciado por la captura intermitente de individuos de esta especie durante el período de muestreo. En junio de 2003 la población peridoméstica de *O. longicaudatus* registró un pico máximo (ECP=10,27) y otros picos menores en septiembre 2003, abril y noviembre de 2004 (todos ECP<5,1) (Figura 4.B.2). Al igual que en el ambiente peridoméstico de CONTRA, *O. longicaudatus* fue la especie que registró el valor máximo de ECP del ensamble de roedores. *A. longipilis* fue capturado desde febrero de 2003, con un éxito de captura peridomiciliario muy bajo (ECP=0,3), hasta abril y mayo donde alcanza su valor máximo (ECP=6,5). Durante el invierno de 2003, no se presentaron registros para esta especie. A fines de la primavera 2003 y hasta fines de verano se registran ECP entre 4,2 y 4,8 que luego decaen en marzo de 2004 hasta valores de cero. *A. olivaceus* estuvo presente en este sitio durante junio y septiembre 2003 con valores de ECP relativamente bajos (0,1 y 0,2 respectivamente). Luego, en abril de 2004, presentó un valor máximo de ECP=4,5 (Figura 4.B.2).

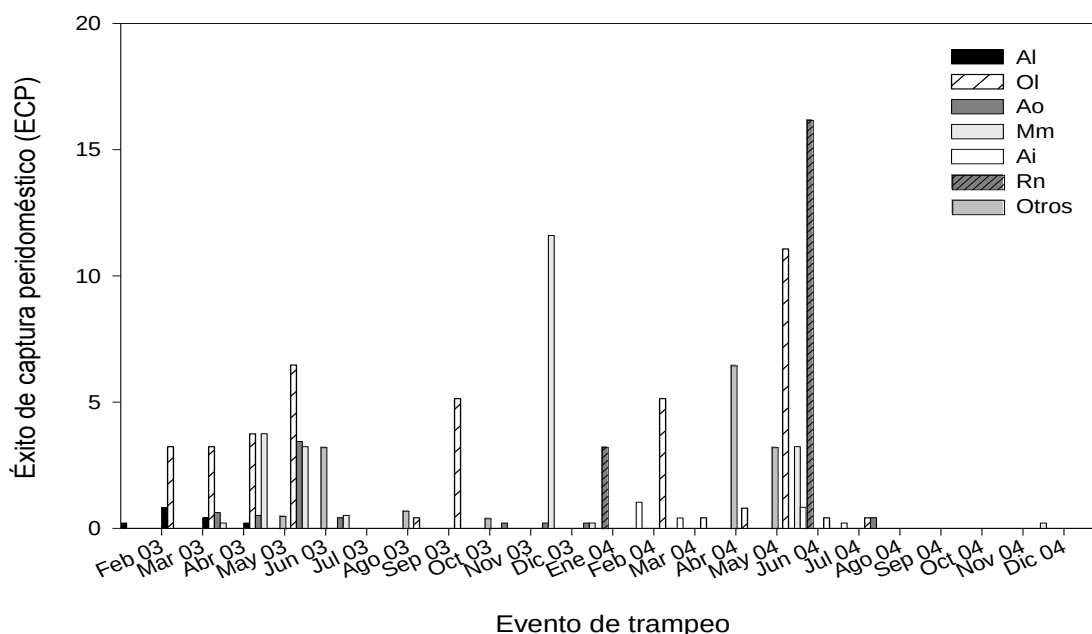
Figura 4.B.2 Variaciones temporales en el índice de éxito de captura peridoméstico (ECP) de las especies que componen el ensamble de roedores del ambiente peridoméstico de Villa la Angostura (VLA).



Al: *Abrothrix longipilis*, Ol: *Oligoryzomys longicaudatus*, Ao: *Abrothrix olivaceus*.

El peridomicilio de SC fue el ambiente con mayor riqueza de especies y a excepción de los meses de primavera de 2004, siempre se registró la presencia de algún roedor en este sitio. Al igual que en el ambiente peridoméstico de VLA, se observa una dinámica intermitente de *O. longicaudatus* con presencias (capturas) y ausencias (sin capturas) de esta especie a lo largo del período de muestreo. Sin embargo, es destacable que en los meses donde se verifica la presencia de *O. longicaudatus*, éstas de producen con ECP altas (ECP junio 2003: 6,47; octubre 2003 y marzo 2004: 5,13 y Junio 2004: 11,1), siendo el pico del mes de junio 2004 el valor más alto registrado para esta especie. Por otro lado, *A. longipilis* y *A. olivaceus* mantienen sus valores de ECP relativamente bajos y constantes (Figura 4.B.3).

Figura 4.B.3 Variaciones temporales en el índice de éxito de captura peridomiciliario (ECP) de las especies que componen el ensamble de roedores del ambiente peridoméstico del pje. San Cabao (SC).



Al: *Abrothrix longipilis*, Ol: *Oligoryzomys longicaudatus*, E: *Eligmodontia morgani*, Mm: *Mus musculus*, Ao: *Abrothrix olivaceus*, Otros: *Akodon iniscatus*, *Rattus norvegicus*, *Loxodontomys microtus*, *Raithrodon auritus*, *Abrothrix xanthorhynchus*, *Rattus rattus* y *Calomys musculus*

B.3 Estructura etaria, proporción de sexos y proporción de individuos reproductivos.

La estructura etaria de *O. longicaudatus* en los tres sitios estuvo sesgada hacia los machos de la clase etaria “Adulto” sin embargo, no se encontraron diferencias significativas en la distribución de edades entre machos y hembras para CONTRA ($X^2_{(1)}=0,08$; $p=0,770$) (Tabla 4.B.2). En VLA y SC no se capturaron individuos juveniles y en CONTRA los individuos juveniles capturados fueron hembras. El bajo número total de individuos capturados y la ausencia y/o escaso número de individuos en las categorías juvenil y subadulto en VLA y SC no permitió realizar inferencias estadísticas sobre su estructura etaria.

La proporción de sexos de la población de *O. longicaudatus* de los tres sitios peridomésticos estuvo sesgada hacia los machos (Tabla 4.B.2). En el caso de VLA éste sesgo resultó no significativo (CONTRA proporción de hembras: 0,38; $X^2=8,07$; $p=0,004$; VLA proporción de hembras: 0,38; $X^2=0,308$; $p=0,579$; SC proporción de hembras: 0,26; $X^2=4,26$; $p=0,038$).

El porcentaje de *O. longicaudatus* reproductivos varió según el sitio. Mientras que en los machos el porcentaje de individuos reproductivos estuvo comprendido entre un 33% (en SC) y un 100% (en VLA), en hembras el porcentaje fue siempre mayor que 93,2% (Tabla 4.B.2). En CONTRA, en ambos sexos, la proporción de individuos reproductivos fue

significativamente mayor (machos: $X^2=11,54$; $p<0,001$; hembras: $X^2=32,80$; $p<0,001$) que la proporción de individuos no reproductivos (Tabla 4.B.2). En este sitio el período reproductivo de *O. longicaudatus* fue similar en ambos sexos y abarcó desde mayo a diciembre de 2003 y de abril a junio en el año 2004. Solo se capturó una hembra preñada en diciembre 2003. Por su parte, en VLA el 76% de los machos capturados y el 100% de las hembras fueron individuos reproductivos sin registrarse individuos preñados. Por lo tanto, el período reproductivo coincidió con los meses de captura (Figura 4.B.2). En SC, la totalidad de *O. longicaudatus* hembras capturadas y solo el 33% de los machos capturados fueron reproductivos. El período reproductivo en este sitio comprendió parte del otoño en ambos años (mayo y Junio 2003 y de abril a junio 2004) y parte de la primavera 2003 (septiembre octubre).

En ninguno de los 3 sitios peridomésticos se capturaron individuos juveniles de *A. longipilis* y el número de subadultos en ninguno de los sitios superó los 2 individuos. El bajo número total de individuos capturados (Tabla b.2) y la ausencia y/o escaso número de individuos en las categorías juvenil y subadulto no permitió realizar inferencias estadísticas sobre su estructura etaria. La proporción de sexos no presentó diferencias entre machos y hembras de *A. longipilis* en ninguno de los sitios (CONTRA proporción de hembras: 0,50; VLA proporción de hembras: 0,60; $X^2=1,09$; $p=0,297$; SC proporción de hembras: 0,60; $X^2_{yates}=0,12$; $p=0,723$). Un alto porcentaje de los individuos de *A. longipilis* capturados en los ambientes peridomésticos fueron reproductivos. En CONTRA el 100% de los individuos adultos capturados presentaron condiciones reproductivas, por lo que el período reproductivo guarda relación con los meses de captura (Figura 4.B.1) en este sitio. En enero 2004 fue capturada la única hembra preñada de esta especie. Similarmente, el 100% de los *A. longipilis* machos adultos capturados en los peridomicilios de VLA presentó condiciones reproductivas mientras que el porcentaje de hembras reproductivas fue del 85,71% ($X^2_{yates}=5,78$; $p=0,016$). En SC solo se capturaron 3 individuos reproductivos. De éstos la única hembra reproductiva capturada (abril 2003) presentaba signos de preñes.

Abrothrix olivaceus no mostró diferencias significativas en su estructura etaria en CONTRA ($X^2=0,09$; $p=0,924$) (Tabla b.2). En VLA se capturaron solo individuos adultos. El bajo número total de individuos capturados en VLA y SC y la ausencia y/o escaso número de individuos en algunas de las categorías no permitió realizar inferencias estadísticas sobre su estructura etaria o proporción de sexos en estos sitios (Tabla 4.B.2). En CONTRA la proporción de sexos de *A. olivaceus* presentó un sesgo, aunque no significativo, hacia los machos (proporción de hembras: 0,40; $X^2=2,28$; $p=0,131$) (Tabla 4.B.2). En este sitio más del 90% de las hembras y casi el 60% de los machos de esta especie presentaron características reproductivas. Dos hembras preñadas fueron capturadas en diciembre de 2003. En VLA los 4 individuos capturados fueron reproductivos. SC fue el sitio con menor porcentaje de individuos reproductivos. La única hembra capturada (enero 2004) que presentaba condiciones reproductivas estaba preñada y solo el 50% de los machos presentó características reproductivas (Tabla 4.B.2).

Tabla 4.B.2 Número (n°) y porcentaje (%) de individuos capturados entre febrero de 2004 y diciembre de 2005 categorizados por sexos, estructura etaria y condición reproductiva, para *O. longicaudatus*, *A. longipilis* y *A. olivaceus* de los ambientes peridomésticos de pje. El Contra (CONTRA), Villa la Angostura (VLA) y pje. San Cabao (SC).

		<i>O. longicaudatus</i>									<i>A. longipilis</i>									<i>A. olivaceus</i>								
		CONTRA			VLA			SC			CONTRA			VLA			SC			CONTRA			VLA			SC		
		%	n°	p	%	n°	p	%	n°	p	%	n°	p	%	n°	p	%	n°	p	%	n°	p	%	n°	p	%	n°	p
Sexo	M	62,22	84	0,004	61.54	8	0,579	73,68	14	0,038	50,00	14	1	39,13	9	0,297	37,50	3	0,723	60,38	32	0,131	100,00	2		66,7	8	0,386
	H	37,78	51		38.46	5		26,30	5		50,00	14		60,87	14		62,50	5		39,26	21		100,00	2		44,3	4	
Estructura etaria	J	0,00	0		0,00	0		0,00	0		0,00	0		0,00	0		0,00	0		0,00	0		0,00	0		0,00	0	
	M SA	4,44	6		15.38	2		10,53	2		4,17	1		4,35	1		12,50	1		18,87	10		0,00	0		33,33	4	
	A	57,78	78		46.15	6		63,16	12		54,17	13		34,78	8		25,00	2		41,51	22		50,00	2		33,33	4	
				0,770																		0,924						
	J	1,48	2		0,00	0		0,00	0		0,00	0		0,00	0		0,00	0		1,89	1		0,00	0		8,33	1	
	H SA	3,70	5		15,38	2		5,26	1		8,33	2		0,00	0		12,50	1		11,32	6		0,00	0		16,67	2	
	A	32,72	44		23,08	3		21,05	4		50,00	12		60,78	14		50,00	4		26,42	14		50,00	2		8,33	1	
Cond reproductiva	M	69,23	54	<0,001	100,0	6		33,33	4	0,248	100,00	13		100,00	8		100,00	2		59,09	13	0,394	100,00	2		50,00	2	
	H	93,18	41	<0,001	100,0	3		100,0	4		100,00	12		85,71	12	0,016	25,00	1		92,89	13	0,003	100,00	2		100,00	1	

M: machos; H: hembras; J: juveniles; SA: Subadultos; A: Adultos

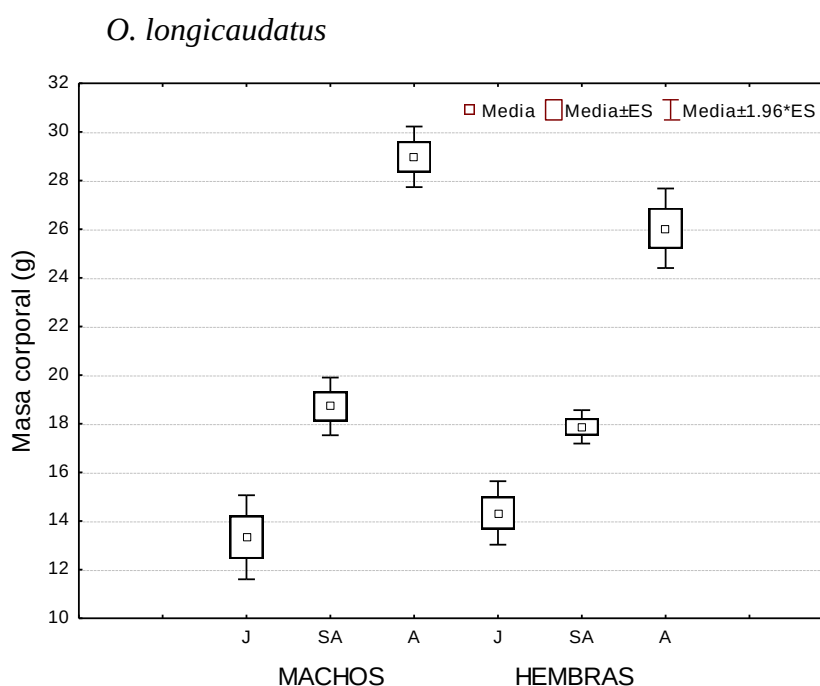
p valores asociados a la prueba de Chi-cuadrado para proporciones iguales con grado de libertad igual a 1 en las comparaciones de proporción de sexos y estado reproductivo. Para la estructura etaria el p asociado a la prueba de de Chi-cuadrado tabla de 2x2 (adultos y subadultos), con grados de libertad igual a 1, corrección de Yates.

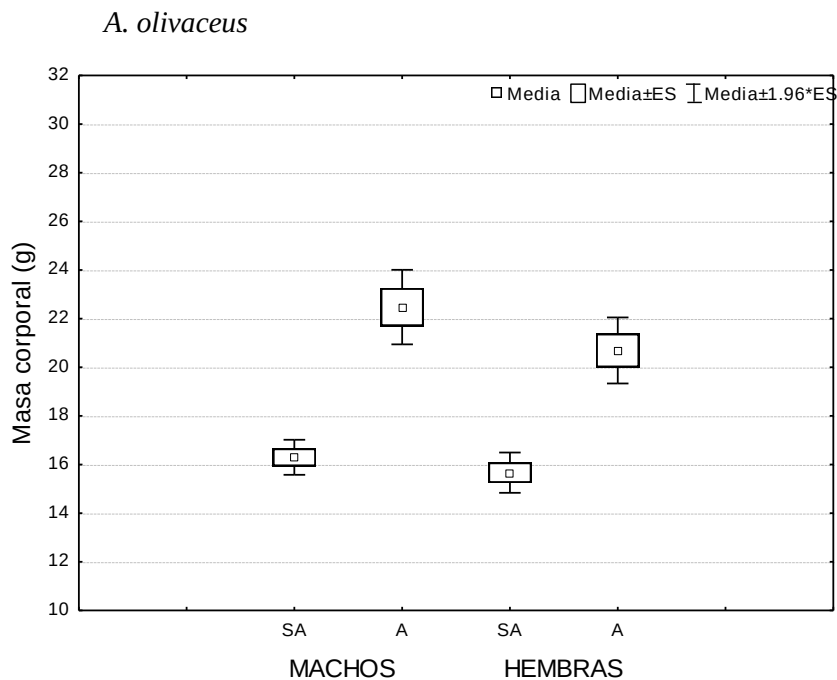
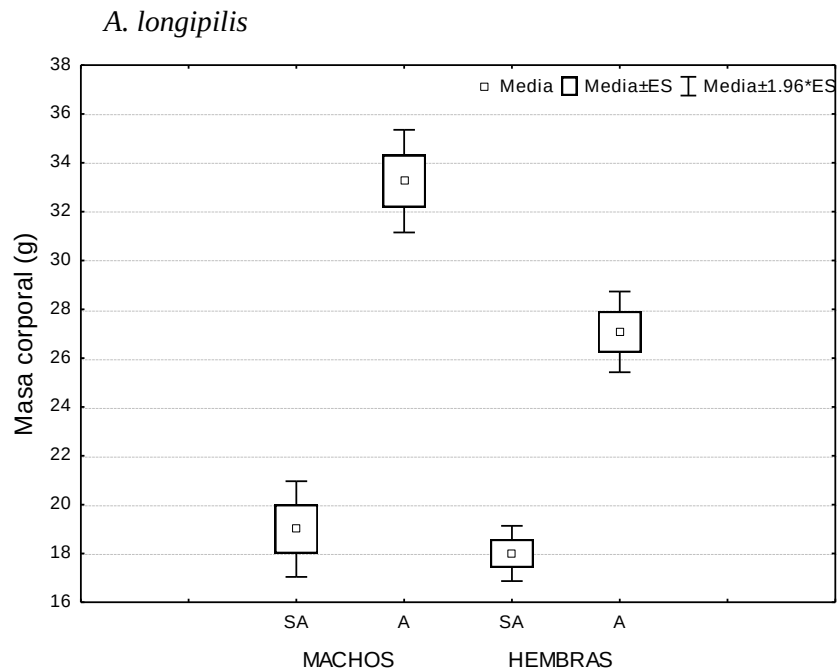
B.4 Masa corporal media.

Para el análisis de la masa corporal se agrupó los datos de los 3 sitios ya que no se detectaron diferencias significativas entre sitios para ninguna de las especies, sexo o clase etaria (Tabla 2 en anexo). En aquellos casos en el que el número de muestras no permitió el análisis estadístico, las masas se encontraron dentro del intervalo de valores para ese grupo y especie.

El análisis estadístico de las masas corporales medias de las tres especies (*O. longicaudatus*, *A. longipilis* y *A. olivaceus*) solo mostró diferencias entre clases etarias. Las masas corporales de las clases adultas resultaron significativamente mayores que las de otras clases: *O. longicaudatus*: A: $27,92 \pm 6,13$ g; n=140 vs SA: $18,26 \pm 1,34$ g; n=15 vs. J: $13,84 \pm 1,34$ g; n=6; $F_{(2)}=32,25$; $p < 0,001$ (Figura 4.B.4); *A. longipilis*: A: $30,22 \pm 5,90$ g; n=55 vs SA: $18,02 \pm 1,84$ g; n= 8; $F_{(2)}=38,06$; $p < 0,001$ (Figura 4.B.4); *A. olivaceus*: A: $21,79 \pm 3,29$ g; n=34 vs SA: $16,06 \pm 1,12$ g; n=16, $F_{(1)}=42,22$; $p < 0,001$ (Figura 4.B.4).

Figura 4.B.4 Masa corporal media ($\pm$ error estándar e intervalo de confianza) de *O. longicaudatus*, *A. longipilis* y *A. olivaceus* capturados entre febrero de 2003 y diciembre de 2004 en ambientes peridomésticos, categorizadas por sexo y edad.





C.1 Comparaciones entre la población peridoméstica y silvestre de *O. longicaudatus*.

Teniendo en cuenta el número de capturas en cada sitio, las comparaciones entre ambientes se realizaron solo para el pje. El Contra. Este sitio fue el único que permitió realizar inferencias estadísticas sobre ambas poblaciones.

La dinámica poblacional de *O. longicaudatus* en el ambiente peridoméstico de CONTRA muestra un patrón similar al silvestre con abundancias máximas durante invierno principios de primavera y en abril de 2004 y desapareciendo prácticamente durante el verano (Figura 4.A.1 y 4.B.1.). En ambos ambientes *O. longicaudatus* estuvo ausente durante los

últimos 5 meses de muestreo.

La población de *O. longicaudatus* peridoméstica presentó diferencias significativas con respecto a la población silvestre en su proporción de sexos ($Z=-2,73$; $p=0,006$), estructura etaria (machos: $X^2=7,59$; $p=0,022$; hembras: $X^2=7,97$; $p=0,012$) y proporción de hembras reproductiva ($Z=3,95$; $p<0,001$) (Tabla C.1). Mientras que la población silvestre mostró una proporción de sexos y una distribución en clases etaria más equitativa entre sexos la población de *O. longicaudatus* peridoméstica estuvo sesgada hacia los machos y conformada mayoritariamente por individuos adultos (Tabla C.1). En ambas poblaciones, peridoméstica y silvestre, el período reproductivo de los *O. longicaudatus* coincidió entre sexos. Sin embargo, el período reproductivo durante el primer año de muestreo en el peridomicilio empezó antes y terminó después que en el ambiente silvestre. Si bien, la proporción de hembras adultas reproductivas en los peridomicilios fue mayor que en el ambiente silvestre ($Z=3,95$; $p<0,001$), no hubo diferencias significativas entre la proporción de machos reproductivos entre ambientes ($Z=1,18$; $p=0,237$) (Tabla C.1).

Tabla C.1 Comparación de los parámetros poblacionales (sexos, estructura etaria y condición reproductiva) de *O. longicaudatus* capturados entre febrero de 2003 y diciembre de 2004 en el ambiente peridoméstico y silvestre del pje. El Contra (CONTRA).

		<i>O. longicaudatus</i>				
		CONTRA				
		Peridom		silvestre		
		%	n°	%	n°	p
Sexo	M	62,22	84	41,87	77	0,006
	H	37,78	51	53,26	98	
Estructura etaria	J	0,00	0	3,26	6	0,022
	M SA	4,44	6	8,70	16	
	A	57,78	78	29,35	54	
	J	1,48	2	4,89	9	0,019
	H SA	3,70	5	15,22	28	
	A	32,59	44	32,61	60	
Cond reproductiva	M	69,23	54	59,26	32	0,237
	H	93,18	41	58,33	35	<0,001

M: machos; H: hembras; J: juveniles; SA: Subadultos; A: Adultos
p valores asociados a la prueba binomial para dos proporciones en las comparaciones de proporción de sexos y estado reproductivo. Para la estructura etaria el p asociado a la tabla de contingencia de Chi-cuadrado de 2x3, grados de libertad igual a 2.

4.4 Discusión.

Las dinámicas poblacionales de los ensambles de roedores del bosque subantártico y de la estepa patagónica presentaron fluctuaciones temporales con patrones particulares según el sitio y la especie. En el bosque subantártico, *A. longipilis* fue la especie cuya dinámica poblacional se mantuvo más estable a lo largo del tiempo y la especie que presentó la mayor supervivencia y menor dispersión, evidenciada por el alto porcentaje de individuos residentes y tiempo de residencia máxima. Así mismo, el período reproductivo de esta especie fue el más extendido del ensamble de roedores, capturándose individuos reproductivos durante prácticamente todo el año, tanto en ambientes silvestres como peridomésticos. La relativa estabilidad poblacional de esta especie ha sido reportada por otros autores (Pearson, 1983; Iriarte et al., 1989; Guthmann et al., 1997; Meserve et al., 1999) y fue también evidente en los ambientes peridomésticos.

Contrariamente, *O. longicaudatus* y *A. olivaceus* presentaron fluctuaciones temporales mucho más abruptas, que en el caso del sitio CONTRA coincidieron temporalmente en sus picos máximos y mínimos (Figura 4.A.1). Mientras que la población de *A. olivaceus* presentó parámetros demográficos similares en ambos sitios del bosque subantártico (estructura etaria y proporción de sexos sesgado hacia machos y períodos reproductivos similares), dichos parámetros en *O. longicaudatus* difirieron entre sitios. La población de *O. longicaudatus* de CONTRA parece ser más estable con estructura poblacional más equilibrada (estructura etaria y proporción de sexos balanceados) mientras que en VLA la población estuvo conformada por un mayor número de machos adultos. Las características particulares que presentan estas especies sugieren que además de ser especies de amplia distribución, poseen características propias que les permiten responder a variaciones ambientales, tales como la oferta y disponibilidad alimentaria, entre sitios.

Se ha propuesto que la dinámica poblacional de los pequeños mamíferos responde tanto a factores densodependientes, como la competencia intra e interespecifica, como a factores densoindependientes, como el clima y las modificaciones del ambiente (Murúa, 1996; Lima et al., 1999; 2002). Son varios los trabajos que reportan variaciones en la abundancia poblacional de *O. longicaudatus* (Meserve y Le Boulenger, 1987; Lima y Jaksic, 1998; 1999; Guthmann et al., 1997; Meserve et al., 2003; Murúa y Briones, 2005; Polop et al., 2010). Los picos de abundancia de *O. longicaudatus* podrían significar un mayor contacto intraespecífico y por ende un aumento en la transmisión del hantavirus (Mills, 1999; Yates et al., 2002). A su vez, esto llevaría a un mayor riesgo para las personas de contraer el virus debido a una mayor probabilidad de contacto roedor-persona (Mills et al., 1998). Consecuentemente, el poder describir las fluctuaciones temporales en la abundancia poblacional de este roedor permitiría desarrollar modelos predictivos que puedan señalar momentos de mayor riesgo. Sin embargo, las importantes variaciones registradas en esta tesis entre sitios de un mismo ambiente (CONTRA y VLA), tanto en su dinámica como en los distintos parámetros poblacionales, sugiere que los modelos predictivos deberían realizarse a escalas más locales que generales, como sucede con *P. maniculatus* en EE.UU (Douglass et al., 2001).

En la estepa patagónica las fluctuaciones temporales del ensamble de roedores estuvo determinada por las variaciones en la abundancia de *E. morgani*, especie numéricamente dominante de este ambiente (87,2% del total de las capturas). Se ha postulado que las especies dominantes (numérica o competitivamente) pueden influir fuertemente sobre la estructura y diversidad de las comunidades (Anthony et al., 1981; Heske et al., 1994; Valone y Brown, 1995). La baja equitatividad de especies en ambientes dominados por *E. morgani* es consistente con lo encontrado en el desierto de monte (Corbalán y Debandi, 2006). El aumento de las capturas de otras especies cuando el número de *E. morgani* comienza a disminuir (Figura 4.A.5), estaría sugiriendo un impacto negativo de esta especie sobre las poblaciones del resto de las especies simpátricas, patrón también observado en el ensamble de roedores de ecotono (Guthmann et al., 1997).

Comparativamente con poblaciones de otros ambientes, la población de *E. morgani* de la estepa patagónica estuvo sesgada hacia las hembras y su período reproductivo parece empezar antes y terminar después que el de las poblaciones de ecotono (bosque subantártico-estepa patagónica) donde, se reporta una mayor proporción de machos (Guthmann et al., 1997). *E. morgani*, presentó dimorfismo entre sexos (hembras más pesadas que los machos), patrón también observado en poblaciones de *E. typus* (Pearson et al., 1987).

Si bien es bajo el porcentaje de *E. morgani* recapturados en meses siguientes ($34,6 \pm 3,8\%$) y el tiempo de residencia medio registrado fue de solo 3 meses [Guthmann et al., (1997) reportan tiempos medios de residencia mayores 4,11 meses] estos parámetros resultaron los más altos del estudio tanto en ambientes de bosque como de estepa. El tiempo de residencia máximo registrado para esta especie fue de 12 meses sugiriendo una longevidad de al menos 1 año; esto coincide con lo reportado para esta especie en un ambiente distinto (ecotono) (Guthmann et al., 1997) y para otra especie del mismo género, *E. typus*, en un ambiente similar de la estepa patagónica (Pearson et al., 1987).

Las áreas de acción de *E. morgani* resultaron similares a las reportadas para el distrito subandino de estepa patagónica (Lozada et al., 2001). Las hembras presentaron áreas de acción mayores que las de los machos pero menores que las registradas para *E. typus* en el bioma del monte (Corbalán y Ojeda, 2005). La distancia media recorrida resultó similar a la reportada para *E. typus* en un ambiente similar de estepa patagónica (31m, n=7 capturas de 5 animales) (Pearson et al., 1987) pero mucho menor que la reportada para *E. typus* ($76,8 \pm 41,2\text{m}$) en el bioma de Monte (Corbalán y Debandi, 2006).

Se ha postulado a las variaciones intraespecíficas en los parámetros poblacionales como la base sobre la cual la evolución optimiza la respuesta demográfica de una especie a las fluctuaciones ambientales (Stoddart, 1979). Las variaciones en los parámetros poblacionales observadas en *E. morgani* podrían explicarse por las diferencias ambientales y/o temporales entre áreas de estudio. La gran plasticidad de esta especie, podría estar resultando en un aprovechamiento diferencial de estas variaciones a pequeña escala, modificando ciertos parámetros que resultarían en una mayor abundancia con respecto a otras especies simpátricas.

Oligoryzomys longicaudatus presentó un bajo porcentaje de residencia (2,5 veces más baja que la de las especies simpátricas) y altas distancias recorridas al igual que en ambientes ecotonales (bosque subantártico-estepa patagónica) (Guthmann et al., 1997) y en la región sur

de Chile (Murúa et al., 1986). Esto sugiere que la dispersión es un importante factor en la dinámica de esta especie, sobre todo en machos donde el tiempo de residencia máximo no superó los 3 meses. Si bien el bajo número de recapturas de *O. longicaudatus* no permitió una estimación robusta de las áreas de acción mínimas que resultaron mucho más chicas que las reportadas por otros autores (Murúa et al., 1986 y Murúa y González, 1986), la habilidad de esta especie de recorrer distancias largas incrementaría la probabilidad de dispersarse y ocupar nuevos sitios. Estos sitios podrían ser ambientes peridomésticos cercanos especialmente aquellos donde los roedores residentes son removidos, como se ha observado en otras especies como *P. maniculatus* en Estados Unidos (Douglass et al., 2003).

La composición de la comunidad de roedores asociados a los asentamientos humanos así como la estructura demográfica de sus poblaciones son factores importantes desde el punto de vista epidemiológico (Mills, 2005). Un aumento en la abundancia del reservorio en ambientes cercanos al hombre y una población reservorio sesgada hacia individuos con mayor probabilidad de estar infectados con hantavirus, representa un mayor riesgo de contraer SPH. *O. longicaudatus* fue la especie más abundante de los ambientes peridomésticos de CONTRA y SC y fue capturado mayormente durante el otoño y el invierno, no registrándose capturas durante el verano en ninguno de los 3 sitios. Esto podría indicar que éstos roedores estarían utilizando los peridomicilios en aquellos momentos en que las condiciones ambientales son más desfavorables en el ambiente silvestre. Sin embargo, en los ambientes silvestres se observa un patrón similar en la dinámica temporal del ensamble de roedores, ya sea que *O. longicaudatus* esté o no presente como es el caso de SC. Esto sugiere que la presencia de *O. longicaudatus* dentro de los peridomicilios respondería, al igual que las poblaciones silvestres, no solo a factores ambientales sino también a factores densodependientes (intra o interespecíficos). Determinar en qué medida estos factores afectan la presencia de *O. longicaudatus* en los ambientes peridomésticos resultaría crucial para entender y prevenir posibles casos de SPH.

Asimismo, la población de *O. longicaudatus* peridoméstico estuvo compuesta mayormente por individuos machos, de la clase etaria adulta y con un alto porcentaje de individuos reproductivos sobretodo en las hembras, contrariamente a lo observado en el ambiente silvestre. La gran proporción de *O. longicaudatus* machos adultos capturados en los peridomicilios tiene importantes implicancias epidemiológicas para SPH dado que se ha observado que es justamente ese segmento de la población el que presenta el mayor porcentaje de seroprevalencia de infección por hantavirus (Cantoni et al., 2001; Torres-Pérez et al., 2004; Polop et al., 2010; Capítulo 3).

Si bien *E. morgani* fue la especie dominante en el ambiente silvestre, el número de individuos capturados de esta especie en los peridomicilio fue bajo. Esto sugiere una alta especificidad por ambientes semiáridos aún presentando diferentes niveles de aridez (Guthmann et al., 1997; Corbalán y Debandi, 2006) pero una baja tolerancia a ambientes modificados. De manera contraria, a pesar de no capturarse *O. longicaudatus* en el ambiente silvestre de estepa patagónica (SC), éstos sí estuvieron presente en el ambiente peridoméstico correspondiente a este sitio (situados a 500 metros del ambiente silvestre). La presencia de *O. longicaudatus* en ambientes peridomésticos situados en la estepa patagónica e inclusive en la región fitogeografía de monte se reportó previamente (Piudo et al., 2005). En todos los casos

estos ambientes peridomésticos se ubicaron en sitios más húmedos dentro de estos ecosistemas áridos. La presencia de *O. longicaudatus* en todos los ambientes peridomésticos aún sin haberse capturado individuos en un ambiente silvestre pone en evidencia la habilidad de esta especie de sobrevivir en ambientes disturbados.

La remoción continua de roedores en los ambientes peridomésticos dificulta determinar si los individuos capturados componen una población estable aunque modificada en sus parámetros en relación a las poblaciones silvestres o se trata de individuos dispersantes. Gran parte de los individuos de *O. longicaudatus* y de *A. olivaceus* capturados en los peridomicilios fueron adultos no encontrándose prácticamente individuos juveniles en estos ambientes. *A. longipilis* presentó una estructura más equilibrada entre sexos o ligeramente sesgada hacia las hembras. Mas del 90% de las hembras capturadas en los ambientes peridomésticos fueron reproductivas e inclusive fueron capturadas hembras preñadas de las tres especies. La proporción de machos reproductivos fue mucho más variable según la especie. *A. longipilis* fue la especie con mayor porcentaje de machos reproductivos, mientras que *O. longicaudatus* presentó la mayor variabilidad entre sitios (SC: 33%; VLA: 100%). Es difícil determinar una temporada reproductiva dentro de los ambientes peridomésticos. Las características reproductivas de los individuos en este ambiente estarían mostrando un período reproductivo extendido a lo largo del año. Sin embargo no está claro si estas características responden a las condiciones más favorables que presentan estos ambientes (disponibilidad de alimento, refugio, condiciones ambientales más estables) o a características intrínsecas de los individuos dispersantes. Para esclarecer estos aspectos sería necesario contar con estudios donde los individuos peridomésticos no sean removidos de manera de poder contrastar estos resultados.

En resumen, los ensambles de roedores de los ambientes silvestres y peridomésticos del bosque subantártico y de la estepa patagónica presentaron fluctuaciones poblacionales y características demográficas particulares según el sitio y ambiente. Las características particulares que presentó cada especie sugiere que además de poseer en muchos casos una amplia distribución (*O. longicaudatus*, *A. olivaceus* y *A. longipilis*), poseen características propias que les permitan responder a variaciones ambientales como podría ser la disponibilidad de alimento.

Dado que *O. longicaudatus* es el principal reservorio de AND en esta región, poder describir las fluctuaciones temporales en su abundancia poblacional y las variaciones en su estructura demográfica permitiría desarrollar modelos predictivos que puedan señalar momentos de mayor riesgo. Sin embargo, las importantes variaciones observadas entre sitios de un mismo ambiente y entre ambientes (silvestres y peridomésticos) de un mismo sitio, tanto en su dinámica como en los distintos parámetros poblacionales, sugieren que los modelos predictivos deberían realizarse a escalas más locales que generales.

Capítulo 5

Discusión general e implicancias en el riesgo de contagio por Hantavirus

Los ambientes peridomésticos rurales son ambientes modificados. Los disturbios humanos producidos sobre los hábitats naturales así como la remoción continúa de roedores resultaron en cambios significativos en la estructura y composición del ensamble de roedores en estos ambientes (Capítulo 2) y en los parámetros demográficos poblacionales de las especies que los componen (Capítulo 4). La estructura de la comunidad de roedores asociados a ambientes domésticos y peridomésticos resulta extremadamente importante desde el punto de vista epidemiológico ya que estos ambientes representan la interface entre las personas y los roedores y, por ende, el sitio de mayor exposición al síndrome pulmonar por hantavirus (SPH). Su relevancia se incrementa cuando la especie principal que conforma la comunidad de roedores de estos ambientes es el principal reservorio del hantavirus, como es el caso de *O. longicaudatus* y su población está conformada mayoritariamente por individuos machos adultos, segmento que presenta el mayor porcentaje de anticuerpos contra hantavirus (Capítulo 3, Capítulo 4).

De manera general, *O. longicaudatus* fue la especie más favorecida por las modificaciones del hábitat, aumentando su abundancia con respecto a las otras especies, como se evidenció por la menor diversidad de especies presente en los peridomicilios en relación a las áreas no modificadas (ambientes silvestres) (Capítulo 2). Los peridomicilios resultaron ser ambientes altamente inestables con fluctuaciones en los índices de diversidad y equitatividad a lo largo del tiempo (Capítulo 2). La mayor abundancia de *O. longicaudatus* en un ambiente inestable y donde la población de *O. longicaudatus* esta sesgada hacia una mayor presencia de individuos machos, adultos (Capítulo 4) estaría favoreciendo la transmisión de AND entre roedores, resultando en un mayor porcentaje de seroprevalencia en estos ambientes (Capítulo 2).

Sin embargo, la dinámica poblacional, la prevalencia de infección y las características demográficas de *O. longicaudatus* presentaron variaciones temporales con patrones particulares según el sitio (Capítulo 2 y 4). Estas particularidades conllevan a vislumbrar distintos escenarios con distintos grados de riesgo y sugieren que los modelos predictivos deberían realizarse a escalas más locales que generales, como sucede con otros sistemas roedor-hantavirus (Douglass et al., 2001).

En cuanto a la variabilidad espacial y temporal, el ambiente peridoméstico de CONTRA presentó un alto riesgo para humanos, dado la alta abundancia de *O. longicaudatus* y el alto número de roedores con serología positiva contra AND en este ambiente, sobre todo durante los meses de otoño e invierno. Si bien esto podría indicar que los roedores estarían utilizando los peridomicilios en aquellos momentos en los que las condiciones ambientales son más desfavorables, en los ambientes silvestres se observa un patrón similar en la

dinámica temporal del ensamble de roedores. Esto sugiere que la presencia de *O. longicaudatus* dentro de los peridomicilios respondería, al igual que en las poblaciones silvestres, no solo a factores ambientales sino también a factores densodependientes (intra o interespecíficos). Las poblaciones de roedores silvestres podrían estar actuando de fuente de las poblaciones peridomésticas, similarmente a lo que ocurre con *P. maniculatus* en Montana, EE.UU. (Douglass et al., 2003), donde la continua remoción de roedores de los peridomicilios, lejos de reducir su número, genera un intercambio constante en la población de estos roedores produciendo en consecuencia, importantes cambios en la composición de la comunidad. En el ambiente peridoméstico de CONTRA, además de los importantes cambios en la composición de la comunidad, la remoción continua de roedores estaría afectando la estructura de la población de *O. longicaudatus*. En este ambiente la población de *O. longicaudatus* estuvo compuesta mayormente por individuos machos, de la clase etaria adulta (Capítulo 4). La gran proporción de *O. longicaudatus* machos adultos capturados en los peridomicilios tiene importantes implicancias epidemiológicas para SPH dado que se ha observado que es justamente ese segmento de la población el que presenta el mayor porcentaje de anticuerpos contra hantavirus (Cantoni et al., 2001; Torres-Pérez et al., 2004; Polop et al., 2010; Capítulo 3). Desde el punto de vista ecológico y epidemiológico, establecer cuales factores y a través de qué mecanismos se afecta la presencia y la estructura de la población de *O. longicaudatus* en los ambientes peridomésticos resultaría crucial para modelar y prevenir posibles casos de SPH. Desde el punto de vista de la salud pública, una hermetización eficiente de las construcciones que componen estos ambientes reduciría el ingreso de roedores y permitiría un control más eficaz de las poblaciones intradomiciliarias de roedores.

Por su parte, VLA presentó un escenario distinto. En este sitio, las personas presentan un mayor riesgo de exposición a AND en las áreas silvestres dado que la abundancia de *O. longicaudatus* y la seroprevalencia de infección por AND son más altos en estas áreas, sobre todo en primavera (de septiembre a diciembre). De manera general, en los ambientes silvestres de CONTRA y VLA, contrariamente con lo que ocurre en los ambientes peridomésticos, los roedores infectados fueron capturados durante los meses más cálidos (primavera-verano) (Capítulo 2). Esto presenta cierta relevancia en lo concerniente a la exposición humana dado que ambos sitios son frecuentados por vacacionistas (turistas y residentes) especialmente durante el verano, con un número significativo de personas acampando y/o realizando actividades recreativas al aire libre. En este contexto, las campañas de información y prevención serían las herramientas apropiadas para minimizar el riesgo de SPH en este segmento de la población. Sin embargo, un estudio de encuestas llevado a cabo por la Subsecretaría de Salud de la provincia del Neuquén, muestra que los visitantes y habitantes de Junín y San Martín de los Andes, conocen pero no necesariamente ponen en práctica acciones preventivas para protegerse a sí mismo y a sus semejantes (informe final VIGIA 2004). En este sentido, se recomienda profundizar sobre los aspectos socioculturales para desarrollar y reorientar los procesos educativos y comunicacionales sobre el riesgo de exposición y las medidas de prevención, en función de la manera de pensar y de actuar de estos habitantes.

En sitios como la estepa patagónica, donde el reservorio competente de hantavirus tiende a ser un miembro raro en la comunidad de roedores, una comunidad rica en especies aumentaría su probabilidad de ocurrencia (Davies et al., 2000). En estos casos el riesgo de SPH sería mayor en ambientes con mayor diversidad de especies. Esta situación fue evidente en SC, donde no se registraron capturas de *O. longicaudatus* en su ambiente silvestre pero si en el peridomicilio donde la riqueza de especies fue mayor (Capítulos 2 y 4) y donde se registró la presencia de un individuo con serología positiva contra AND (Capítulo 2). Estudios previos reportan una situación similar (Piudo et al., 2005) donde se registra la presencia de un *O. longicaudatus* con serología positiva para AND (durante el invierno) en un ambiente peridoméstico de la estepa patagónica, sin registrarse roedores seropositivos en los ambientes silvestres (Las Coloradas y Chos Malal, Provincia de Neuquén). Los ambientes peridomésticos de la estepa patagónica claramente presentan algún riesgo de exposición humana a AND, sobretodo en relación con los ambientes silvestres de esta ecoregión, y como tal deben ser incorporados entre los sitios donde implementar estrategias de prevención.

Como se discutió anteriormente, los peridomicilios rurales son ambientes complejos donde la presencia de roedores y el grado de infección de los mismos son consecuencias de un conjunto de factores relacionados con la dinámica y composición de la comunidad y de las poblaciones de roedores que la componen. Sin embargo, algunos otros factores propios de estos ambientes podrían estar contribuyendo a una mayor prevalencia de infección por AND en roedores y a un mayor riesgo para las personas. En los ambientes peridomésticos, que presentan una infestación continua de roedores, es probable encontrar aerosoles potencialmente contaminados que pueden infectar a los humanos. Las construcciones que conforman estos peridomicilios (galpones, corrales cerrados, gallineros) bloquean los rayos ultravioleta, los cuales inactivan la mayoría de los virus, favoreciendo de esta manera su persistencia en estos ambientes. Además, se ha observado que las áreas de acción de los roedores en ambientes peridomésticos de Montana, EE.UU., son más reducidas y los movimientos de los individuos son mucho más cortos, esto favorecería una mayor concentración de excretas infecciosas (Douglass et. al., 2006). Se ha postulado que los roedores también podrían contraer el virus a través de inhalaciones de aerosoles contaminados (Padula et al., 2004), por lo que las estructuras que conforman los ambientes peridomésticos pueden contribuir como un factor más que estaría favoreciendo la transmisión del virus entre roedores, resultando en una mayor seroprevalencia en dichos ambientes.

Bibliografía

- Abbott KD, Ksiazek TG y Mills JN. 1999. Long-term Hantavirus persistence in rodent population in central Arizona. *Emerging Infectious Disease*. 5:102–112.
- Alderete AM. 2006. Artículo metodológico: fundamentos del análisis de regresión logística en la investigación psicológica. *Evaluar*. 6:52–67.
- Allen JA. 1901. New South American Muridae and a new *Metachirus*. *Bull of the Amer Muse of Nat Hist*. 14:405–412
- Altizer S, Dobson A, Hosseini P, Hudson P, Pascual M y Rohani P. 2006. Seasonality and the dynamics of infectious diseases. *Ecology Letters*. 9:467–484.
- Anthony RG, Niles LJ y Spring JD. 1981. Small mammal associations in forested and old field habitats, a Quantitative comparison. *Ecology*. 62:955–963.
- Armstrong LR, Bryan RT, Sarisky J, Khan AS, Rowe T, Ettestad PJ, et al. 1995. Mild hantaviral disease caused by Sin Nombre virus in a four-year-old child. *Pediatr Infect Diseases J*. 14:1108–1110.
- Arnau Gras J. 2001. *Diseño de series temporales: Técnicas de Análisis*. Barcelona: Ediciones Universidad de Barcelona.
- Ayres M, Ayres M Jr., Murcia C, Lima Ayres D y Dos Santos A. 2004. *Bioestat: aplicaciones estadísticas para las ciencias biológicas y medicas*. Sociedade civil Manirauá. Wildlife Conservation Society, 274 pp.
- Begon M, Hazel S, Baxby D, Brown K, Cavanagh R, Chantrey J, et al. 1999. Transmission dynamics of zoonótica pathogen within and between wildlife host species. *Proceedings: Biological Sciences (The Royal Society)*. 266:1939–1945.
- Bennett SG. Jr, Webb JP, Madon MB, Childs JE, Ksiazek TG, Torrez-Martinez, M. et al. 1999. Hantavirus (Bunyaviridae) infections in rodents from Orange and San Diego counties, California. *Am. J. Trop. Med. Hyg*. 60:75–80.
- Bjornstad ON y Grenfell BT. 2001. Noisy Clockwork: Time Series Analysis of Population Fluctuations in Animals. *Science*. 293(5530): 638–643.
- Brady MJ y Slade, NA. 2001. Diversity of grassland rodent community at varying temporal scale: The role of ecologically dominant species. *Journal of Mammalogy*. 82(4):974–983.
- Brown JH y Heske EJ. 1990. Temporal changes in a Chihuahuan Desert rodent community. *Oikos*. 59:290–302.
- Cabrera y Willink. 1980. *Biogeografía de América Latina*. 2 ° ed. O.E.A., Washington D.C, 122 pp.
- Calderón G, Pini N, Bolpe J, Levis S, Mills J, Segura E, et al. 1999. Hantavirus reservoir host associated with peridomestic habitats in Argentina. *Emerging Infectious Disease*. 5:792–797.
- Calisher CH, Sweeney WP, Mills JN y Beaty BJ. 1999b. Natural history of Sin Nombre Virus in Western Colorado. *Emerging Infectious Disease*. 5:126–134.
- Calisher CH, Sweeney WP, Root JJ y Beaty BJ. 1999a. Navigational Instinct: A reason not to live trap deer mice in residences. *Emerging Infectious Diseases*. 5(1):175–176.

- Calisher CH, Wagoner KD, Amman BR, Root JJ, Douglass RJ, Kuenzi AJ, et al. 2007. Demographic factors associated with prevalence of antibody to Sin Nombre virus in deer mice in the western United States. *Journal of Wildlife Diseases*. 43:1–11.
- Cantoni G, Padula P, Calderón G, Mills J, Herrero E, Sandoval P, et al. 2001. Seasonal variation in prevalence of antibody to hantaviruses in rodents from southern Argentina. *Tropical Medicine and International Health*. 6:811–846.
- Carbajo AE y Pardiñas UFJ. 2007. Spatial distribution model of Hantavirus reservoir, the long-tailed colilargo (*Oligoryzomys longicaudatus*), in Argentina. *Journal of Mammalogy*. 88(6):1555–1568.
- Childs JE, Ksiazek TG, Spiropoulou CF, Krebs JW, Morzunov S y Maupin GO. 1994. Serologic and genetic identification of *Peromyscus maniculatus* as the primary rodent reservoir for the new hantavirus in southern United States. *Journal Infectious Disease*. 169:1271–1280.
- Clay CA, Lehmer EM, Previtali A, St. Jeor S y Dearing MD. 2009. Contact heterogeneity in deer mice: implications for Sin Nombre virus transmission. *Proc. Royal Society B*. 276:1305–1312.
- Corbalán VE y Debandi G. 2006. Microhabitat use by *Eligmodontia typus* (Rodentia: Muridae) in the Monte Desert (Argentina). *Mammalian Biology*. 71(2):124–127.
- Corbalán VE y Ojeda RA. 2005. Áreas de acción en un ensamble de roedores del desierto del monte (Mendoza, Argentina). *Mastozoología Neotropical*. 12(2):145–152.
- Corley JC, Fernandez GJ, Capurro AF, Novaro AJ, Funes MC y Travaini A. 1995. Selection of cricetine prey by the culpeo fox in Patagonia: a differential prey vulnerability hypothesis. *Mammalia*. 59(3):315–325.
- Cuvier F. 1837. *Ann. Sci. Nat*, Paris. 2(7):168.
- Dahlberg KA. 1992. The conservation of biological diversity and U.S. agriculture: goals, institutions, and policies. *Agriculture Ecosystems and Environment*. 42:177–193.
- Daniel WW. 1978. *Applied Nonparametric Statistics*. Boston: Houghton Mifflin. Co., Boston, 503 pp.
- Daszak P, Cunningham AA y Hyatt AD. 2001. Antropogenic environmental change and the emergence of infectious diseases in wildlife. *Acta Tropica*. 78:103–116.
- Davies KF, Margules CR y Lawrence JF. 2000. Which traits of species predict population declines in experimental forest fragments? *Ecology*. 81:1450–1461.
- Dickman CR, y Doncaster CP. 1989. The ecology of small mammals in urban habitats. II Demography and dispersal. *Journal of animal ecology*. 58:119–127.
- Diffendorfer JE, Gaines MS y Holt RD. 1995. Habitat fragmentation and movements of three small mammals (*Sigmodon*, *Microtus* and *Peromyscus*). *Ecology*. 76:827–839.
- Dohmae K, Okabe M y Nishimune Y. 1994. Experimental transmission of hantavirus in laboratory rats. *Journal Infectious Disease*. 170:1589–1592.
- Doncaster CP y Davey AJH. 2007. *Analysis of variance and covariance. How to choose and construct models for the life sciences*. Cambridge University Press, New York. Cambridge, 302 pp.

- Douglass RJ, Calisher CH, Wagoner KD y Mills JN. 2007. Sin Nombre virus infection of deer mice in Montana: characteristics of newly infected mice, incidence, and temporal pattern of infection. *Journal of Wildlife Disease*. 43:12–22.
- Douglass RJ, Kuenzi AJ, Williams CY, Douglass SJ y Mills JN. 2003. Removing Deer Mice from Buildings and the Risk for Human Exposure to Sin Nombre Virus. *Emerging Infectious Diseases*. 9(3):390–392.
- Douglass RJ, Semmens WJ, Matlock-Cooley SJ y Kuenzi, AJ. 2006. Deer mouse movements in peridomestic and sylvan settings in relation to Sin Nombre virus antibody prevalence. *Journal of Wildlife Disease*. 42(4):813–818.
- Douglass RJ, Wilson T, Semmens WJ, Zanto SN, Bond CW, Van Horn RC et al., 2001. Longitudinal studies of Sin Nombre virus in deer mouse-dominated ecosystems of Montana. *Am. J. Trop. Med. Hyg.* 56(1):33–41.
- Duchin JS, Koster FT, Peters CJ, Simpon GL, Tempest B, Zaki SR, et al. 1994. Hantavirus pulmonary syndrome: A clinical description of 17 patients with a newly recognized disease. *N Engl J Med*. 330:949–55.
- Enria DP, Padula P, Segura EL, Pini N, Edelstein A, Riva Posse C, et al. 1996. Hantavirus pulmonary syndrome in Argentina. Possibly of person to person transmission. *Medicina (Bs As)*. 56:709–711.
- Ernest SKM, Brown JH y Parmenter RR. 2000. Rodents, plants, and precipitations: spatial and temporal dynamics of consumers and resources. *Oikos*. 88(3):470–482.
- Farnsworth EJ. 1998. Issues of spatial, taxonomic and temporal scale in delineating links between mangrove diversity and ecosystem function. *Global ecology and biogeography letters*. 7:15–25.
- Gieseke, J. 1994. *Modern infectious disease epidemiology*. Edward Arnold, London, 256 pp.
- Glass GE, Johnson JS, Hodenbach GA, Disalvo C, Peters CJ, Childs JE, et al. 1997. Experimental evaluation of rodent exclusion methods to reduce hantavirus transmission to humans in rural housing. *Am. J. Trop Med Hyg.* 56:359–364.
- Gonzalez LA, Murúa R y Cofre C. 2000. Habitat utilization of two species in relation to population outbreaks in southern temperate forests of Chile. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 73(3):489–495.
- Greer JK. 1966. *Mammals of Malleco Province, Chile*. Publications of the Museum, Michigan State University, Biological Series 3:49–152. En *The Quintessential Naturalist Honoring the Life and Legacy of Oliver P. Pearson*. 2007. Edited by Douglas A. Kelt, Enrique P. Lessa, Jorge Salazar-Bravo, y James L. Patton Vol 134.
- Guthmann N, Lozada M, Monjeau JA y Heinemann KM. 1997. Population dynamics of five sigmodontine rodents of northwestern Patagonia. *Acta Theriologica*. 42(2):143–152.
- Harper SJ, Bollinger EK y Barrett GW. 1993. Effects of habitat patch shape on population dynamics of meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*). *Journal of Mammalogy*. 74:1045–1055.
- Heske EJ, Brown JH y Mistry S. 1994. Long term experimental study of a Chihuahuan desert rodent community: 13 years of competition. *Ecology*. 75:438–445.
- Hill MO. 1973. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology* 54:427–432.

- Hillyard JR, Phillips CJ, Birney EC, JA Monjeau JA y Sikes R. 1997. Mitochondrial DNA analysis and zoogeography of two species of silky desert mice, *Eligmodontia*, in Patagonia. *Mammalian Biology*. 62:281–292.
- Hinson ER, Shon SM, Zink MC, Glass GE y Klein SL. 2004. Wounding: the primary mode of Seoul virus transmission among male Norway rats. *Am. J. Trop. Hyg.* 70(3):310–317.
- Hjelle B y Yates T. 2001. Models of enzootic and epizootic transmission of hantaviruses in rodent communities: Effects of Ecological Factor on rodent populations. 256:77–90.
- Hosmer DW y Lemeshow S. 1989. *Applied Logistic Regression*. New York: Wiley & Sons Inc.
- Hutchinson K L, Rollin PE y Peters CJ. 1998. Pathogenesis of a North American hantavirus, Black Creek Canal virus, in experimentally infected *Sigmodon hispidus*. *Am J Trop Med Hyg.* 59:58–65.
- Informe final VIGIA. Subsecretaría de Salud del Neuquén, Centro de Ecología Aplicada del Neuquén, Instituto Dr. C. Malbran INEI–ANLIS. 2004. “Síndrome Pulmonar por hantavirus: Estudio poblacional y de prevalencia de infección en roedores en zonas de uso antrópico para determinar un perfil de riesgo en la Provincia del Neuquén”, Informe final VIGIA.
- InfoStat versión. 2009. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina
- Iriarte JA, Contreras LC y Jaksic FM. 1989. Along term study of small-mammal assemblage in the central Chilean matorral. *Journal of Mammalogy*. 70(1):79–87.
- Jost L. 2006. Entropy and diversity. *OIKOS*. 113(2):363:375
- Kanerva M, Mustonen J y Vaheri A. 1989. Pathogenesis of Puumala and other hantavirus infections. *Rev Med Virol.* 8:67–86.
- Kelt DA, 1996. Ecology of small mammals a strong environmental gradient in southern south America *Journal of Mammalogy*. 77(1):205–219.
- Kelt DA, 2000. Small mammal communities in rainforest fragments in Central Southern Chile. *Biological conservation*. 92:345–358
- Kelt DA, Meserve L y Lang B K. 1994. Quantitative habitat associations of small mammals in a temperate rainforest in southern Chile: Empirical patterns and the importance of ecological scale. *Journal of Mammalogy*. 75(4):890–904.
- Kie JG, Baldwin JA y Evans CJ. 1996. CALHOME: a program for estimating animal home ranges. *Wildlife Society Bulletin*. 24:342–344.
- Krebs CJ. 1966. Demographic changes in fluctuating populations of *Microtus californicus*. *Ecological Monographs*. 36:239–273.
- Kuenzi AJ, Douglass RJ, White DJ, Bond CW y Mills JN. 2001. Antibody to Sin Nombre virus in rodents associated with peridomestic habitats in west central Montana. *Am. J. Trop. Med. Hyg.* 64(3,4):137–146.
- Lähdevirta J, Savola J, Brummer-Korvenkontio, Vaheri A, Tsai TF, Regnery HL, et al. 1984. Clinical and serological diagnosis of Nephropathia Epidemica, the mild type of haemorrhagic fever with renal syndrome. *Journal Infectious Disease*. 9:230–238.

- Lancher TE, Slack RD, Coburn LM y Goldstein MI. 1999. The role of agroecosystems in wildlife biodiversity. En: Collins WW, Qualset CO (ed) Biodiversity in agroecosystems. CRC press, Boca Raton, 147–165.
- Langlois JP, Fahrig L, Merriam G y Artsob H. 2001. Landscape structure influences continental distribution of Hantavirus in deer mice. *Landscape Ecology*. 16:255–266.
- Langton SD, Cowan DP y Meyer AN. 2001. The occurrence of commensal rodents in dwellings as revealed by the 1996 English House Condition Survey. *Journal of Applied Ecology*. 38(4):699–701
- Lanzone C y RA Ojeda. 2005. Citotaxonomía y distribución del género *Eligmodontia* (rodentia, cricetidae, sigmodontinae). *Mastozoología Neotropical*. 12(1):73–77.
- Lanzone C, RA Ojeda y Gallardo MH. 2007. Integrative taxonomy, systematics and distribution of the genus *Eligmodontia* (Rodentia, Cricetidae, Sigmodontinae) in the temperate Monte Desert of Argentina. *Zeitschrift für Säugetierkunde*. 72(5): 299–312.
- Lanzone, C. 2009. Sistemática y evolución del género *Eligmodontia* (Rodentia, Cricetidae, Sigmodontinae). Tesis de doctorado en Ciencias Biológicas, pp. 253.
- Larrieu E, Cantoni G, Herrero E, Pérez A, Talmon G, Vázquez G, et al. 2008. Hantavirus antibodies in rodents and human cases with pulmonary syndrome, Río Negro, Argentina. *Medicina*. 68(5):373–379.
- Laurence WF, 1994. Rainforest fragmentation and structure of small mammal communities in tropical Queensland. *Biological conservation*. 69:23–32.
- Laurence WF y Bierregaard Jr RO (Eds.) 1997. Tropical forest remnants: ecology, management and conservation of fragmented communities. University of Chicago Press, Chicago IL.
- Lee HW, Lee PW, Beak LJ, Song CK y Seong IW. 1981. Intraespecific transmission of Hantaan virus, etiologic agent of Korean hemorrhagic fever, in the rodent *Apodemus agrarius*. *Am. J of Trop Med and Hyg*. 30:1106–1112.
- Lee HW, Lee PW y Johnson KM. 1978. Isolation of the etiologic agent of Korean hemorrhagic fever. *Journal Infectious Disease*. 137:298–307.
- Lee JS. Clinical manifestations and treatment of HFRS and HPS. En: Lee WH, Calisher C, Schmaljohn C. (Eds). 1999. Manual of hemorrhagic with renal syndrome and hantavirus pulmonary syndrome. Seoul: WHO Collaborating Center for virus reference and research (Hantaviruses). Asian Institute for Life Sciences. 18–27.
- Levis S, Garcia J, Pini N, Calderón G, Ramirez J, Bravo D, et al. 2004. Hantavirus pulmonary syndrome in northwestern Argentina: circulation of Laguna Negra virus associated with *Calomys callosus*. *Am. J. Trop. Med. Hyg*. 71:658–663.
- Levis S, Morzunov SP, Rowe JE, Enria D, Pini N, Calderón G, et al. 1998. Genetic diversity and epidemiology of hantaviruses in Argentina. *Journal Infectious Disease*. 177(3):529–538.
- Lima M y Jaksic FM. 1998 Population variability among three small mammal species in the semiarid Neotropics: the role of density-dependent and density-independent factors. *Ecography*. 21:175–180.

- Lima M y Jaksic FM. 1999 Population dynamics of three Neotropical small mammals: time series models and the role of delayed density-dependence in population irruptions. *Australian Journal of Ecology*. 24:25–34.
- Lima M, Keymer JE y Jaksic FM. 1999. El Niño–Southern Oscillation–driven rainfall variability and delayed density dependence cause rodent outbreaks in western South America: Linking demography and population dynamics. *American Naturalist*. 153:476–491
- Lima M, Stenseth NC y Jaksic FM. 2002. Population dynamics of a South American rodent: seasonal structure interacting with climate, density dependence and predator effects. *Proceedings of the Royal Society of London*. 269:2579–2586.
- López N, Padula PJ, Rossi C, Lázaro ME y Franze-Fernández MT. 1996. Genetic identification of a new hantavirus causing severe pulmonary syndrome in Argentina. *Virology*. 220:223–226.
- Lozada M, Guthmann N y Baccalá N. 2000. Microhabitat selection of five sigmodontine rodents in a forest-steppe transition zone in northwestern Patagonia. *Studies in Neotropical Fauna and Environments*. 35:85–90.
- Lozada M, Torres Curth M, Heinemann K y Guthmann N. 2001. Space use in two rodent species (*Abrothrix xanthorhinus* and *Eligmodontia morgani*) in North-western Patagonia. *Int J ecol and env sci*. 27:39–43.
- Magurran AE. 1988. Ecological diversity and its measurement. Croom Helm, London.
- Mahan CG y Yahner RH, 1996. Effects of forest fragmentation of burrow-site selection of eastern chipmunk (*Tamias striatus*). *American Mid Naturalist* 136:352–357.
- Mann G. 1978. Los pequeños mamíferos de Chile. *Gayana Zoología (Chile)*. 40:1–342.
- Mares MA, Braun JK, Coyner BS, y Van Den Bussche RA. 2008. Phylogenetic and biogeographic relationships of gerbil mice *Eligmodontia* (Rodentia, Cricetidae) in South America, with a description of a new species. *Zootaxa*. 1753:1–33.
- Martinez V, Colavecchia S, Garcia Alay M, Suzuki B, Trinchero A, Bustos S. et al. 2001. Síndrome Pulmonar por hantavirus en la provincia de Buenos Aires. *Medicina*. 61:147–156
- Martinez VP, Bellomo CM, Cacace ML, Suarez P, Bogni L y Padula PJ. 2010. Hantavirus pulmonary síndrome in Argentina, 1995-2008. *Emerging Infectious Diseases*. 16(12):1853–1860.
- McCaughey y Hart. 2000. Hantaviruses. *J. Med. Microbiol* .49:587–599.
- Mengue B y Olson AM. 1990. Role of scale and environmental factors in regulation of community structure. *Trends in Ecology and Evolution*. 5:52–57.
- Meserve PL y Le Boulengé E.1987. Population dynamics and ecology of small mammals in the northern Chilean semi-arid region. *Fieldiana Zoology New Series*. 39:413–431.
- Meserve PL, Kelt DA, Milstead B y Gutiérrez JR. 2003. Thirteen years of shifting top-down and bottom-up control. *BioScience*. 53:633–646.
- Meserve PL, Lang BK, Murúa R, Muñoz-Pedrerros A y Gonzalez LA.1991. Characteristic of a terrestrial small mammals assemblage in a temperate rainforest in Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*. 64:157–169

- Meserve PL, Lang BK y Patterson BD. 1988. Trophic relationships of small mammals in Chilean temperate rainforest. 69(4):721–730.
- Meserve PL, Martinez DR, Jaime RR, Murúa R, Lang BK y Muñoz-Pedreros A. 1999. Comparative demography and diversity of small mammals in precordilleran temperate rainforest of southern Chile. *Journal of Mammalogy*. 80(3):880–890.
- Meserve PL, Murúa R, Lopetegui ON y Rau JR. 1982. Observations on the small mammal fauna of a primary temperate rain forest in southern Chile. *Journal of Mammalogy*. 63:315–317.
- Mills JN y Child JE. 1998. Ecologic studies of rodent reservoirs: Their relevance for human health. *Emerging Infectious diseases*. 4(4):529–537.
- Mills JN y Childs JE. 2001. Rodent-Borne Hemorrhagic Fever Viruses. Pages 254–270 en E. S. Williams, & I. K. Barker (Eds.). *Infectious Diseases of Wild Mammals*. Iowa State University, Ames.
- Mills JN, Child JE, Ksiazek TG y Peters CJ. 1995. Guidelines for working with rodents potentially infected with hantavirus. *Journal of Mammalogy*. 76(3):716–722.
- Mills JN, Ellis BA, Childs JE, Ksiazek TG y Jahrling PB 1994. Prevalence of infection with Junín virus in rodent populations in the epidemic area of Argentine hemorrhagic fever. *Am J Trop Med Hyg*. 5:554–562.
- Mills JN, Ellis BA, McKee KT, Maiztegui JI y Childs JE. 1991. Habitat associations and relative densities of rodent populations in cultivated areas of central Argentina. *Journal of Mammalogy*. 72:470–479
- Mills JN, Ksiazek TG, Ellis BA, Rollin PE, Nichol ST, Yates TL, et al. 1997. Pattern of association with host and habitat: antibody reactive with sin Nombre virus in small mammals in the major biotic communities of the southern United States. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*. 56:273–284.
- Mills JN, Schmidt K, Ellis B, Calderón G, Enria D y Ksiazek T. 2007. A longitudinal study of hantavirus infection in three sympatric reservoir species in agroecosistemas on the Argentine Pampa. *Vector borne and zoonotic diseases*. 7(2):229–240.
- Mills JN, Yates TL, Ksiazek TG, Peters CJ y Child JE. 1999. Long-term studies of Hantavirus Reservoir Populations in the southern United states: relational, Potential and methods. *Emerging Infectious Diseases*. 5:95–101.
- Mills JN. 2005. Regulation of rodent-borne viruses in the natural host: implications for human disease. *Arch Virol Suppl*. 19:45–57
- Mohr CO. 1947. Table of equivalent populations of North American small mammals. *Amer Midl. Natur*. 37:223–449.
- Monjeau JA, Sikes RS, Birney EC, Guthmann N y Phillips CJ. 1997. Small mammal community composition within the mayor landscape divisions of Patagonia, southern Argentina. *Mastozoología neotropical*. 4(2):113–127.
- Morse SS. 1995. Factors in the emergence of Infectious Diseases. *Emerging Infectious diseases*. 1(1):7–15.
- Muñoz-Pedreros A. 1992. Ecología del ensamble de micromamíferos en un agroecosistema forestal de Chile central: una comparación latitudinal. *Rev. Chilena His. Nat*. 65:417–428.

- Mura R y Padula P. 2004. Ecología y evolución de hantavirus en el cono sur de América. Arch Med Vet 2004. 36:1–20.
- Murúa R y Briones M. 2005. Abundance of the sigmodont mouse *Oligorizomys longicaudatus* and patterns of tree seeding in Chilean temperate forest. Mammalian Biology. 70(5):321–325.
- Murúa R y Gonzalez LA. 1986. Regulation of numbers in two rodent species. Rev. Chilena Hist. Nat (Santiago de Chile). 59:193–200.
- Murúa R, Gonzalez LA y Meserve PL. 1986. Population ecology of *Oryzomys longicaudatus philippii* (Rodentia: Cricetidae) in Southern Chile. Journal of Animal Ecology. 55:281–293.
- Murúa R, Gonzalez LA, Gonzalez M y Jofre C. 1996. Efectos del florecimiento del arbusto *Chusquea quila* (bambucea) sobre la demografía de poblaciones de roedores de los bosques templados fríos del sur chileno. Boletín Sociedad de biología de Concepción 67:37–42.
- Murúa R, Meserve PL, Gonzalez LA y Jofre C. 1987. The small mammals community of a Chilean temperate rain forest: lack of evidence of competition between dominant species. Journal of Mammology. 68:729–738.
- Murúa R. 1998. Ecología de los reservorios silvestres de Hantavirus en Chile. Rev Chil Infect. 15:79–83.
- Nichol St, Spiropoulou Cf, Morzunov S, Rollin P, Ksiazek T y Feldmann H. 1993. Genetic identification of a Hantavirus associated with an outbreak of acute respiratory illness. Science. 5:914–917.
- Nour N, Matthysen E y Dhondt A. 1997. Effects of habitat fragmentation on foraging behaviour of tits and related species: does niche space vary in relation to size and degree of isolation of forest fragment? Ecology. 78:281–286.
- Olsson G, White N, Ahim C, Elgh F, Verlemyr A, Juto P, et al. 2002. Demographic Factors associated with hantavirus infection in Bank voles (*Clethrionomys glareolus*). Emerging Infectious Disease. 8(9):924–929.
- OPS. Vigilancia y definición de casos de síndrome pulmonar por hantavirus. En: Hantavirus en las Américas: guía para el diagnóstico, el tratamiento, la prevención y el control. Washington DC: OPS, 1999; Cuadernillo Técnico N°. 47, p13.
- Organización Mundial de la salud (WHO). 1967. Joint WHO/FAO expert committee on zoonoses. 2nd report. WHO technical report series no. 169, Geneva.
- Osgood WH. 1943. The mammals of Chile. Field Museum of Natural History, Zoology Series. 30:1–268
- Ostfeld RS y Feasing F. 2000 a. Biodiversity and disease risk: the case of Lyme disease. Conservation Biology. 14:722–728.
- Ostfeld RS y Feasing F. 2000 b. the function of biodiversity in the ecology of vector-born zoonotic diseases. Can J. Zool. 78:2061–2078.
- Padula P, Colavecchia S, Martinez P, Gonzalez Della Valle M, Edelstein A, Miguel S, et al. 2000 a. Genetic diversity, distribution and serological features of Hantavirus infection in five Countries in South America. Journal of clinical Microbiology. 38:3029–3035.

- Padula P, Figueroa R, Navarrete M, Pizarro E, Cadiz R, Bellomo C, et al. 2004. Transmission study of Andes hantavirus Infection in the wild sigmodontine Rodents. *Journal of Virology*. 78(21):11972–11979.
- Padula PJ, Martinez VP, Bellomo C, Maidana S, San Juan J, Tagliaferri P, et al. 2007. Pathogenic hantaviruses, northeastern Argentina and Eastern Paraguay. *Emerging Infectious Disease*. 13:1211–1214.
- Padula PJ, Rossi CM, Della Valle MO, Martínez PV, Colavecchia SB, Edelstein A, et al. 2000 b. Development and evaluation of a solid phase enzyme immunoassay based on Andes hantavirus recombinant nucleoprotein. *J Med Microb*. 38:3029–3035.
- PAHO. 2002. En <http://www.paho.org/Spanish/ad/dpc/cd/Redes-eer-Atlanta2002-7.pdf>
- Palma RE, Rivera-Milla R, Salazar-Bravo J, Torres-Pérez, Pardiñas UFJ, Marquet PA, et al. 2005. Phylogeography of *Oligoryzomys longicaudatus* (Rodentia: Sigmodontinae) in temperate South America. *Journal of Mammalogy*. 86:191–200.
- Palma RE, Torres-Pérez F y Boric-Bargetto D. 2007. The Ecology and Evolutionary History of *Oligoryzomys longicaudatus* in Southern South America. The quintessential naturalist: honoring the life and legacy of Oliver P. Pearson / edited by Douglas A. Kelt et al. University of California publications in zoology; no. 134
- Partiñas UFJ, Teta P, Cirignoli S y Podestá DH. 2003. Micromamíferos (Didelphimorphia y Rodentia) de Norpatagonia Extra Andina, Argentina: taxonomía alfa y biogeografía. *Mastozoología Neotropical*. 10:69–113.
- Pavletic C. 2000. Hantavirus: su distribución geográfica entre los roedores silvestres de Chile. *Revista Chilena de Infectología*. 17:186–196
- Pearson OP y Pearson AK. 1982. Ecology and biogeography of the southern rainforest of Argentina. In: Mares, MA., Genoways HH (eds), *Mammalian Biology in South America*. Special Publications Series. University of Pittsburgh, pp129–142.
- Pearson OP, Martin S y Bellati J. 1987. Demography and reproduction of the silky desert mouse (*Eligmodontia morgani*) in Argentina. En: *Studies in neotropical mammalogy: essays in honor of Herskovitz P, BD Patterson and RM Timm*, eds. Fieldiana: Zoology, New Series. 39:433–446.
- Pearson OP. 1983. Characteristics of a mammalian fauna from forests in Patagonia, Southern Argentina. *Journal of Mammalogy*. 64(3):476–492.
- Pearson OP. 1995. Annotated keys for identifying small mammals living in or near Nahuel Huapi National Park, southern Argentina. *Mastozoología Neotropical*. 2(2): 99–148.
- Pielou EC. 1969. *An introduction to mathematical ecology*. Wiley, New York.
- Piudo L, Monteverde MJ, Gonzales Capria S, Padula P y Carmanchahi P. 2005. Distribution and abundance of sigmodontine rodents in relation to hantavirus in Neuquén, Argentina. *Journal of Vector Ecology*. 30(1):119–125.
- Polop FJ, Provencal MC, Pini N, Levis SC, Priotto JW, Enría D, et al. 2010. Temporal and Spatial Host Abundance and Prevalence of Andes Hantavirus in Southern Argentina. *EcoHealth*. 7(2):176–184
- Poole RW. 1974. Sampling and the estimation of population parameters. En: Miño MH, Cavia R, Gómez Villafañe I, Bilenca DN, Busch M. 2007. Seasonal abundance and

- distribution among habitats of small rodents on poultry farms. A contribution for their control. *International Journal of Pest Management*. 53(4):311–316.
- Redpath SM. 1995. Impact of habitat fragmentation on activity and hunting behaviour in the tawny owl, *Stix aluco*. *Behavioral ecology*. 6:410–415.
- Robinson GR, Holt RD, Gaines MS, Hamburg SP, Johnson ML, Fitch HS, et al. 1992. Diverse and contracting effects of habitat fragmentation. *Science*. 257: 524–526.
- Ruedas LA, Salazar-Bravo J, Tinnin DS, Armien B, Caceres L, Garcia A, et al, 2004. Community ecology of small mammal population in Panamá following an outbreak of hantavirus pulmonary syndrome. *Journal of Vector Ecology*. 29(1):177-191.
- Saavedra B y Simonetti J. 2005. Small mammals of Maulino forest remnants, a vanishing ecosystem of south-central Chile. *Mammalia*. 69:337–348.
- Saunders DA, Hobbs RJ y Margules CR. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology*. 5:19–35.
- Schmaljohn C y Hjelle B. 1997. Hantaviruses: a global disease problem. *Emerging Infectious Disease*. 3:95–104
- Schmidt KA y Ostfeld RS. 2001. Biodiversity and dilution effect. *Ecology*. 82:609–619.
- Shepherd JC y Ditgen RS. 2005. Human use and small mammal communities of Araucaria forest in Neuquén, Argentina. *Mastozoología Neotropical*, 12(2):217–226.
- Soule ME, Alberts AC y Bolger DT. 1992. The effects of habitat fragmentation on chaparral plants and vertebrates. *Oikos*. 63:39–47
- Southwood TRE. 1966. *Ecological Methods*. Methuen and Co. Ltd. London.
- Spotorno OAE, Palma VRE y Valladares FJP. 2000. Biología de roedores reservorio de hantavirus en Chile. *Revista Chilena de Infectología*. 17 (3):197–210.
- Steen H, Ims R y Sonerud G. 1996. Spatial and temporal patterns of small-rodents population dynamics at a regional scale. *Ecology*. 77(8):2365–2372.
- Stoddart M. 1979. (ed.). *Ecology of Small Mammals*. Chapman and Hall, London. 386 pp.
- Suarez O, Cueto G, Cavia R, Gomez I, Bilencia D, Edelstein A, et al. 2003. Prevalence of infection with Hantavirus in rodent populations of central Argentina. *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro (Brasil)*. 98:727–732.
- Suzán G, Marcé E, Giermakowski JT, Mills JN, Ceballos G, Ostfeld RS, et al. 2009. Experimental Evidence for Reduced Rodent Diversity Causing Increased Hantavirus Prevalence. 4(5) e5461. doi:10.1371/journal.pone.0005461
- Suzan G, Armien A, Mills JN, Marce E, Ceballos G, Avila M, et al. 2008. Epidemiological considerations of rodent community composition in fragmented landscapes in Panama. *Journal of Mammalogy*. 89(3):684–690.
- Taylor LH, Latham SM y Woolhouse MEJ. 2001. Risk factors for human diseases emergence. *Phil Trns Roy Soc Lond Ser B Biol Sci*. 356:983–989. En: Ostfeld RS y Holt RD. 2004. Are predators good for health? Evaluating evidence for top-down regulation of zoonotic disease reservoirs. *Front Ecol Environ*. 2(1):13–20.
- Toro J, Vega JD, Khan AS, Mills JN, Padula P, Terry W, et al. 1998. An outbreak of hantavirus pulmonary syndrome, Chile, 1997. *Emerging Infectious Disease*. 4:687–694.

- Torres-Pérez F, Navarrete-Droguett J, Aldunate R, Yates T, Mertz G, Vial P, et al. 2004. Peridomestic small mammals associated with confirmed cases of human hantavirus disease in Southcentral Chile. *Amm. J. Trop. Med. Hyg.* 70(3):305–309
- Tsai TF. 1987. Hemorrhagic fever with renal syndrome: mode of transmission to humans. *Laboratory animal Science.* 37:428–430.
- Turchin P. 2003. *Complex population dynamics: a theoretical/empirical synthesis.* Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA:
- Valone TJ y Brown JH. 1995. Effects of competitions, colonization, and extinction on rodent species diversity. *Science* 267: 880–883.
- Visauta B. 1998. *Análisis estadístico con SPSS para Windows.* Madrid: McGraw- Hill.
- Waltee D, Lonner B, Kuenzi AJ y Douglass RJ. 2009. Seasonal dispersal patterns of sylvan deer mice (*Peromyscus maniculatus*) within Montana rangelands. *Journal of wildlife Diseases.* 45(4):998–1007.
- Wells RM, Sosa Estani S, Yadon ZE, Enria DD, Padula P, Pini N, et al. 1997. An unusual Hantavirus outbreak in Southern Argentina: person-to-person transmission? Hantavirus Pulmonary Syndrome Study Group for Patagonia. *Emerging Infectious Diseases.* 3:171–174.
- Wiens JA. 1989. Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology.* 3:385–397.
- Yahner RH. 1992. Dynamics of small mammals community in a fragmented forest. *American Mid Naturalist.* 127:381–391.
- Yahnke CJ, Meserve PL, Ksiazek TG y Mills JN. 2001. Patterns of infection in Laguna Negra virus in wild populations of *Calomys laucha* in the central Paraguayan Chaco. *Am. J. Trop Med Hyg.* 26:768–776.
- Yates TL, Mills JN, Parmenter CA, Ksiazek TG, Parmenter RR, Vande J, et al. 2002 The ecology and evolutionary history of an emergent disease: Hantavirus pulmonary syndrome. *BioScience.* 52:989–998.
- Zar JH. 1996. *Biostatistical analysis.* Third ed. Prentice-Hall, Upper Saddle River, New Jersey, USA, 662pp.

Anexos

Gráfico 1. Masa corporal (g) de los individuos machos adultos de *O. longicaudatus* capturados en CONTRA durante la floración de la caña colihue (Floración) años 2001-2002 o posterior a su floración (No floración), años 2003-2004.

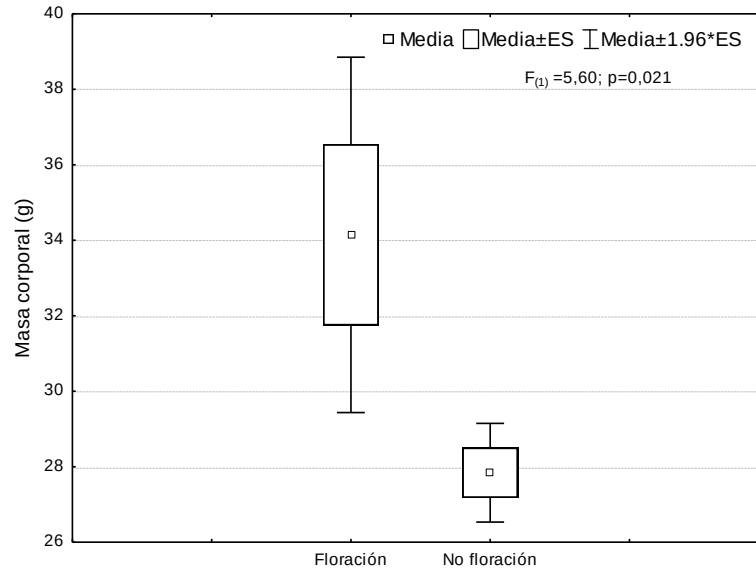


Tabla 1: Comparación estadística entre las masas corporales medias de los distintos grupos etarios entre ambientes silvestres de CONTRA y VLA, para *O. longicaudatus* (OL), *A. longipilis* (Al) y *A. olivaceus* (Ao).

T-test para muestras independientes									
	OL	Media CONTRA	Medi VLA	t-valor	gl	p	Levene F(1,gl)	gl Levene	p Levene
MACHOS	Juveniles	13.00	12.00	0.51	6.00	0.63			
	Subadultos	20.67	19.29	1.10	20.00	0.28	3.26	20.00	0.09
	Adultos	27.36	27.56	-0.19	64.00	0.85	0.10	64.00	0.75
HEMBRAS	Juveniles	14.56	13.60	0.92	12.00	0.37	4.27	12.00	0.06
	Subadultos	18.15	19.64	-2.01	36.00	0.06	0.24	36.00	0.62
	Adultos	28.78	27.21	0.82	81.00	0.41	5.63	81.00	0.04
	preñadas	32.75	35.67	-1.05	9.00	0.32	0.05	9.00	0.83
	Al	Media CONTRA	Medi VLA	t-valor	gl	p	Levene F(1,gl)	gl Levene	p Levene
MACHOS	Juveniles								
	Subadultos	24.17	24.00	0.18	18.00	0.86	0.01	18.00	0.94
	Adultos	34.56	36.94	-1.79	127.00	0.08	1.05	127.00	0.31
HEMBRAS	Juveniles	17.67	16.50	0.61	3.00	0.58	1.85	3.00	0.27
	Subadultos	22.27	19.43	3.31	27.00	0.27	1.01	27.00	0.32
	Adultos	27.54	30.34	-3.16	110.00	0.20	7.58	110.00	0.07
	preñadas	SOLO UN VALOR PARA VLA							
	Ao	Media CONTRA	Medi VLA	t-valor	gl	p	Levene F(1,gl)	gl Levene	p Levene
MACHOS	Juveniles	no parametrica					6.95	17.00	0.02
	Subadultos	17.43	17.25	0.41	66.00	0.68	0.85	66.00	0.36
	Adultos	0.04	0.05	-7.25	233.00	0.08	3.01	233.00	0.08
HEMBRAS	Juveniles	16.00	14.29	1.51	27.00	0.14	1.15	27.00	0.29
	Subadultos	no parametrica					1.48	52.00	0.01
	Adultos	22.67	21.23	2.25	76.00	0.07	0.30	76.00	0.58
	preñadas	29.50	26.18	1.23	19.00	0.23	2.24	19.00	0.15
Mann-Whitney U Test									
Ao		Ran Sum V	Ran Sum C	U	Z	p			
MACHOS	Juveniles	14.50	175.50	8.50	-1.73	0.08			
	Subadultos	42.50	233.50	32.50	-0.45	0.66			

variable transf a recipr

Tabla 2: Comparación estadística entre las masas corporales medias de los distintos grupos etarios entre ambientes peridomésticos de CONTRA, VLA y SC, para *O. longicaudatus* (OL), *A. longipilis* (Al) y *A. olivaceus* (Ao).

		Univariate Tests Univariado					Levene Test Homogeneidad de varianzas			
		SC	GL	SM	F	p	SM efecto	SM error	F	p
Machos	OL									
	J	insuficiente n para a								
	SA	insuficiente n para analisis								
	A	85.95	2	42.97	1.1840	0.310759	16.40723	12.82991	1.278827	0.283373
Hembras	OL									
	J	insuficiente n para analisis								
	SA	insuficiente n para analisis								
	A	119.255	1	119.255	3.8243	0.066883	34.72101	8.605790	4.034611	0.050737
	Al									
Machos	SA	insuficiente n para analisis								
	A	77.88	1	77.88	3.143	0.088958	0.022758	6.248217	0.003642	0.952375
Hembras	SA	insuficiente n para analisis								
	A	0.96	1	0.96	0.0481	0.828293	0.017067	2.970667	0.005745	0.940237
	Ao									
Machos	SA	insuficiente n para analisis								
	A	10.012	1	10.012	0.8166	0.375542	1.552317	3.543107	0.438123	0.514607
Hembras	SA	insuficiente n para analisis								
	A	insuficiente n para analisis								

C vs VLA

C vs VLA

C vs SC

Lic. Luciana Piudo
Autora

PhD. Richard J. Douglass
Director

PhD. R. Susan Walker
Co-Directora