



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

**Selección de hábitat denso-dependiente y riesgo de
exposición al Hantavirus “*Andes*”: un estudio
experimental con un ensamble de roedores en
Patagonia norte, Argentina**

Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de
Buenos Aires en el área de Ciencias Biológicas

Martín Julio MONTEVERDE

Director de tesis: Richard James DOUGLASS

Directora asistente: Karina HODARA

Consejero de Estudios: María BUSCH

Lugar de trabajo: Departamento de Fauna Terrestre

Centro de Ecología Aplicada del Neuquén

Buenos Aires, 2013

SELECCIÓN DE HÁBITAT DENSO-DEPENDIENTE Y RIESGO DE EXPOSICIÓN AL HANTAVIRUS “*Andes*”: UN ESTUDIO EXPERIMENTAL CON UN ENSAMBLE DE ROEDORES EN PATAGONIA NORTE, ARGENTINA

RESUMEN

La selección de hábitat denso-dependiente, los efectos competitivos intra e interespecíficos y algunos aspectos de la ecología espacial de tres especies de un ensamble de roedores sigmodontinos (*Oligoryzomys longicaudatus*, *Abrothrix olivaceus* y *Abrothrix longipilis*) fueron estudiados en el Paraje El Contra del Parque Nacional Lanín (Pcia. del Neuquén, Argentina) y los resultados fueron luego analizados en el marco del riesgo de exposición humana al Hantavirus “*Andes*”, agente causal del Síndrome Pulmonar por Hantavirus, una grave enfermedad endémica en esta región. El trabajo estuvo centrado en dos tipos de hábitats (silvestre y peridoméstico) en donde los individuos de las especies mencionadas fueron mensualmente capturados utilizando la metodología de captura-marcado-recaptura. Los patrones de uso y selección de hábitat, interacciones competitivas y efectos denso-dependientes fueron analizados empleando los modelos de isolegs e isodaras, junto con la estimación de algunos parámetros de la ecología espacial (movimientos entre hábitats y áreas de acción) de los individuos de las especies de roedores involucradas. *O. longicaudatus*, principal reservorio del Hantavirus “*Andes*” en Patagonia, seleccionó el hábitat silvestre solo durante el verano y el otoño, mientras que durante los meses primavera-invernales usó indistintamente el hábitat silvestre y peridoméstico. Este comportamiento selectivo estuvo influenciado por *A. olivaceus* durante todo el año. Además, *O. longicaudatus* verificó el mayor número absoluto de capturas en hábitats peridomésticos y la mayor cantidad de movimientos inter-hábitat. Este uso alternativo de ambos hábitats, respondió (probablemente) a su subordinación dentro del ensamble. Como resultado de esto, los mayores efectos competitivos los tuvo con individuos de *A. olivaceus* (especie competitivamente intermedia). De esta manera, la especie menos perjudicada debido a interacciones interespecíficas fue *A. longipilis*, ya que es la especie competitivamente superior y claramente dominante en el hábitat silvestre. El modelo de organización de la comunidad de roedores varió estacionalmente, alternando entre un modelo de preferencias compartidas de hábitat (verano y el otoño) y uno de preferencias de hábitat diferenciales (invierno y la primavera). *O. longicaudatus* podría categorizarse como un “utilizador estratégico de hábitats peridomésticos” (probablemente para minimizar efectos competitivos en los hábitats silvestres), mientras que *A. olivaceus* y *A. longipilis* podrían considerarse como “intolerantes de hábitat” con preferencia por el hábitat silvestre. Los aportes o contribuciones de esta tesis a la salud humana son discutidos en términos del riesgo de exposición y transmisión de Hantavirus a humanos como resultado de la influencia de factores denso-dependientes en el comportamiento selectivo de *O. longicaudatus* por el hábitat.

PALABRAS CLAVE: roedores sigmodontinos, *Oligoryzomys longicaudatus*, hábitats peridomésticos, uso y selección de hábitat denso-dependiente, zoonosis, Hantavirus, Bosque Subantártico, Parque Nacional Lanín, Patagonia noroeste.

DENSITY-DEPENDENT HABITAT SELECTION AND RISK OF EXPOSURE TO "Andes" HANTAVIRUS: AN EXPERIMENTAL STUDY WITH A RODENT ASSEMBLAGE IN NORTHERN PATAGONIA, ARGENTINA

ABSTRACT

Density-dependent habitat selection, intra and interspecific competitive effects, and some aspects of the spatial ecology of three species (*O. longicaudatus*, *Abrothrix olivaceus* and *Abrothrix longipilis*) of an assemblage of sigmodontine rodents were studied in Paraje El Contra within Lanín National Park (Neuquén Province, Argentina), assessing their implications on the risk of human exposure to Hantavirus "Andes", the causative agent of Hantavirus Pulmonary Syndrome, an endemic and severe illness in this region. Rodents were trapped monthly following capture-mark-recapture method in two types of habitats (sylvan and peridomestic). Patterns of habitat use and selection, competitive interactions and density-dependent effects among the species involved were analyzed with isolegs and isodars, and some parameters of their spatial ecology (home ranges and movements between habitats) were estimated. *O. longicaudatus*, the main reservoir of Hantavirus "Andes" in Patagonia, positively selected the sylvan habitat in summer and autumn and used both habitat types throughout the spring and winter months. This selective behavior was influenced by *A. olivaceus* throughout the year. Moreover, *O. longicaudatus* achieved the highest absolute number of captures in peridomestic habitats and showed the highest number of inter-habitat movements. This alternative use of both habitats (probably) responded to its subordination within the assemblage. As a result, the competitive effects between *O. longicaudatus* and *A. olivaceus* (the intermediate competitively species) were the greatest in this assemblage. *Abrothrix longipilis* is the superior competitor of this assemblage and clearly the dominant species in the sylvan habitat, and consequently less affected by interspecific interactions. The model of rodent community organization varied seasonally, alternating among models of shared habitat preferences (summer and fall) and differential habitat preferences (winter and spring). *O. longicaudatus* may be labeled as a strategic user of peridomestic habitats (probably to minimize competitive effects) while *A. olivaceus* and *A. longipilis* as "habitat intolerants" after their marked preference for the sylvan habitat. The contributions of this thesis to human health are discussed in terms of risk of exposure and transmission of Hantavirus to humans as a result of density-dependent factors influencing habitat selective behavior of *O. longicaudatus*.

KEY WORDS: sigmodontine rodents, *Oligoryzomys longicaudatus*, peridomestic habitats, density-dependent habitat use and selection, zoonoses, Hantavirus, Subantarctic Forest, Lanín National Park, northwestern Patagonia.

AGRADECIMIENTOS

En fin, somos muchos los que nos doctoramos con esta tesis. Compartí con Oscar “*El Paila*” Pailacura cada uno de los días de campo. Frío, calor, lluvia, nieve, heladas. La fuimos llevando entre trabajo, comidas, algunos problemas logísticos pero siempre con buena onda y disfrutando de lo que hacíamos. La “*Nena*” Neira, Doña Aurelia y Franklin Briceño nos dejaron entrar y trabajar en sus propiedades, siempre recibiéndonos con una sonrisa (además de mate y tortas fritas) y gustosos de ayudarnos en lo que fuese necesario (que fueron muchas veces). Siempre pendientes de lo que hacíamos y recordándonos las medidas básicas de bioseguridad, que confieso, a veces olvidaba (bah, muchas veces). A Emma, **EL AMOR DE MI VIDA**, que entendió a su manera lo que hacía papá compartiendo conmigo el respeto y amor hacia “*los animales del bosque tropical*”. Agradezco a Luciana Piudo por su aporte crítico a esta tesis y porque al ser una gran “*mamá*” hizo más fáciles mis idas a los diferentes cursos y campañas de trampeo. Con ella empezamos juntos a recorrer estos caminos “*ratoniles*”. A mi familia toda (toda!), que me apoyó desde siempre con todo esto, preguntando e interesándose por lo que estaba haciendo. Estimo que Seba Di Martino llegó a saturarse de mí por mis pedidos de ayuda con el ArcView. Muchas gracias por eso, aunque él sabe que voy a seguir pidiendo. Carolina Rodríguez, Laura Vicens, Francisco García Erize y Martín Garramone fueron pasantes que se interesaron y me ayudaron mucho en el campo, tanto en el trabajo con ratones como en el de gato huiña. Paul y Leonardo Molinari pusieron su camión a disposición para llevar hasta El Contra toda la madera donada por Corfone S.A. para construir “*las casitas*”. Todos los voluntarios de Global Vision International pusieron “*literalmente*” el hombro junto con nosotros para llevar al cerro cada una de las maderas que necesitábamos para ese armado, porque se nos habían enfermado los bueyes. Que laburo! No se terminaba más y las maderas se reproducían! Vicenç Vidal Matas también se copó en darme una mano para armar las “*casitas*” y Fer Milesi, en un acto de valentía, también me ayudó a llevar madera y a armar la casita “*Franklin-Fer*”. Mucha gente soportó mis altos, mis bajos y mis “*muy*” bajos durante la redacción de la tesis, dando aliento entre charlas con bebidas (mate...claro), siempre invitando a no aflojar y a pensar en la fiesta post-defensa. Por eso, gracias a Nati Radovani, Andrés Rey, Luciana Piudo, Mariana Aubone, Lara Heidel, Seba Di Martino, Lali Gucihón, Fer Milesi, Pablo Moreno, Carlitos Luquet, Leo Molinari, Mariela Demicheli, Pablo Hualde, entre tantos. Qué manera de sufrir ahora en carne propia las bromas que le hacía a Andrés Rey cuando él era “*el doctorando estreseti*”! Todo vuelve! También se vienen a mi mente Marcelo Amodeo, un amigo de siempre...y Susana Corpa, mi profesora de biología de la escuela secundaria. Gracias Amy Kuenzi, por facilitarme mucha bibliografía. A Marcelo Kittlein por su ayuda para correr las regresiones. Agradezco también al Centro de Ecología Aplicada del Neuquén y a todo su personal por generar el espacio para realizar esta tesis y porque siempre mis compañeros mostraron interés en saber qué era de la vida de esta tesis. A mi cisne negro...Clementina, que estuvo cuando la necesité en los tramos finales de esta tesis y en otras cosas también. A “*La Groncha*” y a Lola por ayudarme con “*eso*” el día anterior. Lo de Karina y Rick es tan notable como asombroso. Ambos dos decidieron dirigir esta tesis, juro que no los presioné...aceptaron solitos. Karina, con su buena onda y crítica constructiva permanente, estuvo a mi lado en esto desde siempre. Nunca dejé de aprender y me sentí “*bancado*” por ella en todo momento. Miles de gracias y el mayor de mis reconocimientos para ellos también! Agradezco a la Administración de Parques Nacionales y a la gente del Parque Nacional Lanín por haberme otorgado los permisos para llevar a cabo este trabajo en esa jurisdicción. Este trabajo fue parcialmente subsidiado por The National Institute of Health (N° P2ORR16455-05 del programa INBRE-BRIN) y por el Center for Disease Control and Prevention a través del acuerdo cooperativo N° US3/CCU813599. En fin, somos muchos los que nos doctoramos con esta tesis (incluidos los que seguro me olvidé de agradecer).

A mis viejos...

ÍNDICE

RESUMEN	i
ABSTRACT.....	ii
AGRADECIMIENTOS	iii
ÍNDICE.....	v
CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN GENERAL.....	2
1.1 Introducción y antecedentes.....	2
1.1.1 Distribución de las especies y hábitat.....	2
1.1.2 Selección de hábitat.....	3
1.1.3 El papel de la competencia en la selección del hábitat.....	5
1.1.4 Estructuración de las comunidades y mecanismos de regulación de esa estructura.....	7
1.1.5 Movimientos, áreas de acción y uso de hábitat.....	8
1.1.6 Hantavirus, especies vectores y riesgo de infección en ambientes rurales.....	9
1.1.7 Antecedentes competitivos entre <i>O. longicaudatus</i> , <i>A. olivaceus</i> y <i>A. longipilis</i>	12
1.2 Objetivos.....	13
1.3 Hipótesis de trabajo.....	14
1.4 Sistema de estudio: especies de roedores sigmodontinos involucradas.....	17
1.4.1 <i>Oligoryzomys longicaudatus</i>	18
1.4.1.1 Taxonomía, distribución y estatus de conservación.....	18
1.4.1.2 Características morfológicas externas.....	19
1.4.1.3 Ecología general de la especie.....	19
1.4.2 <i>Abrothrix olivaceus</i>	21
1.4.2.1 Taxonomía, distribución y estatus de conservación.....	21
1.4.2.2 Características morfológicas externas.....	21
1.4.2.3 Ecología general de la especie.....	22
1.4.3 <i>Abrothrix longipilis</i>	23

1.4.3.1 Taxonomía, distribución y estatus de conservación.	23
1.4.3.2 Características morfológicas externas.	23
1.4.2.3 Ecología general de la especie.	24
1.5 Área de estudio.	25
1.5.1 Paraje El Contra (Parque Nacional Lanín, Pcia. del Neuquén).	25
1.5.1.1 Ambientes peridomésticos rurales del Pje. El Contra.	28
1.6 Metodología general del estudio.	29
1.6.1 Diseño experimental.	29
1.6.1.1 Diseño de las Unidades Experimentales.	29
1.6.2 Trampeo y manipulación de roedores.	35
1.7 Estructura de la tesis.	36
CAPÍTULO 2. SELECCIÓN DE HÁBITAT DENSO-DEPENDIENTE: MODELO DE ISOLEGS.	39
2.1 Introducción y marco teórico.	39
2.2 Objetivos.	42
2.3 Metodología.	43
2.3.1 Organización general de los datos.	43
2.3.2 Simulaciones Monte Carlo.	44
2.3.3 Índices de preferencia y densidades globales.	44
2.3.4 Regresiones lineales simples entre los Índices de preferencia y las densidades globales intraespecífica (competencia intraespecífica).	45
2.3.5 Isolegs y regresiones lineales múltiples entre los Índices de preferencia y las densidades globales de esas especies y de sus competidoras.	46
2.3.6 Índice de selectividad de Simpson transformado.	48
2.4 Resultados.	49
2.4.1 Resultados generales.	49
2.4.2 Regresiones lineales simples entre el índice de preferencia vs. la densidad global intraespecífica.	51

2.4.3 Regresiones lineales múltiples entre el índice de preferencia vs. la densidad global intra e interespecífica y estimación de las pendientes de las isolegs.	54
2.4.3.1 Efectos competitivos intra e interespecíficos y gráficos de isolegs en primavera.....	56
2.4.3.2 Efectos competitivos intra e interespecíficos y gráficos de isolegs en verano.	58
2.4.3.3 Efectos competitivos intra e interespecíficos y gráficos de isolegs en otoño.	61
2.4.3.4 Efectos competitivos intra e interespecíficos y gráficos de isolegs en invierno.	64
2.4.4 Índice de selectividad de Simpson transformado (ISST).	66
2.4.4.1 Resultados del ISST para <i>O. longicaudatus</i>	66
2.4.4.2 Resultados del ISST para <i>A. olivaceus</i>	69
2.4.4.3 Resultados del ISST para <i>A. longipilis</i>	71
2.5 Discusión.....	74
CAPÍTULO 3. SELECCIÓN DE HÁBITAT DENSO-DEPENDIENTE: MODELO DE ISODARAS.....	85
3.1 Introducción y marco teórico.	85
3.2 Objetivos.	87
3.3 Metodología.	88
3.3.1 Modelo de isodaras.....	88
3.4 Resultados.	98
3.4.1 Modelo de isodaras.....	98
3.4.1.1 Resultados de isodaras para <i>O. longicaudatus</i>	104
3.4.1.2 Resultados de isodaras para <i>A. olivaceus</i>	105
3.4.1.3 Resultados de isodaras para <i>A. longipilis</i>	106
3.5 Discusión.....	106
CAPÍTULO 4. USO DE HÁBITAT, MOVIMIENTOS ENTRE HÁBITATS Y ÁREAS DE ACCIÓN	114
4.1 Introducción y marco teórico.	114

4.2 Objetivos.....	119
4.3 Metodología.....	120
4.4 Resultados.....	120
4.4.1 Movimientos o desplazamientos.....	120
4.4.2 Uso de hábitat según capturas totales y según capturas nuevas.....	120
4.4.2.1 Uso de hábitat según capturas totales (nuevas + recapturas).....	120
4.4.2.2 Uso de hábitat según capturas nuevas.....	121
4.4.3. Movimientos “intra-hábitat” (silvestre-silvestre y peridomicilio-peridomicilio) e “inter-hábitat” (silvestre-peridomicilio y peridomicilio-silvestre).....	122
4.4.3.1 Resultados para <i>Oligoryzomys longicaudatus</i>	123
4.4.3.2 Resultados para <i>Abrothrix olivaceus</i>	123
4.4.3.3 Resultados para <i>Abrothrix longipilis</i>	123
4.4.4 Áreas de acción.....	124
4.4.4.1 Tamaños de áreas de acción para <i>Oligoryzomys longicaudatus</i>	124
4.4.4.2 Tamaños de áreas de acción para <i>Abrothrix olivaceus</i>	125
4.4.4.3 Tamaños de áreas de acción para <i>Abrothrix longipilis</i>	125
4.5 Discusión.....	126
CAPÍTULO 5. DISCUSIÓN GENERAL Y CONSIDERACIONES FINALES.....	135
5.1 Integración y discusión de los resultados.....	135
5.2 ¿Cómo se organiza la comunidad de roedores en el Pje. El Contra?.....	142
5.3 ¿Cómo podrían los resultados de esta tesis beneficiar a “Doña Aurelia”?.....	147
BIBLIOGRAFÍA.....	153
ANEXOS.....	183

CAPÍTULO 1

INTRODUCCIÓN GENERAL

1.1 Introducción y antecedentes.

1.1.1 Distribución de las especies y hábitat.

La diversidad biológica es uno de los principales intereses de muchos biólogos, por lo que la búsqueda de patrones y leyes generales para proveer una base ordenada para esta diversidad, se ha convertido en una prioridad casi incorporada en los objetivos de trabajo (Pontin 1982). El principal foco de atención de los ecólogos de comunidades reside en conocer como los ensambles biológicos son conformados e influidos por interacciones entre las especies y por agentes físico-ambientales (Begon et al. 1995). Respecto de esto, existen varios factores que pueden estar influyendo en el número de especies que forman estos ensambles como la severidad de las condiciones físicas, el tiempo disponible para la colonización y la especiación, el aislamiento de área en cuestión, la heterogeneidad espacial, la limitaciones en la cadena trófica, el comportamiento de los depredadores y la competencia, parasitismo y presencia de enfermedades transmitidas intra e interespecíficamente (Pontin 1982). La distribución geográfica de las especies que conforman estos ensambles depende de la habilidad de sus individuos para dispersarse y colonizar nuevas áreas y hábitats, como así también de las interacciones con competidores y depredadores, de la plasticidad adaptativa a la frecuencia e intensidad de perturbaciones, etc. Por lo que el poder elegir el mejor hábitat en el cual vivir y reproducirse, se convierte en una estrategia claramente ventajosa para un individuo y en consecuencia para las poblaciones (Merritt 1973).

Conocer cómo se distribuyen las plantas y los animales a través del espacio y del tiempo, tiene una larga historia que ha inspirado explicaciones a muchos biogeógrafos y ecólogos. La mayoría de los métodos de modelización desarrollados para predecir la distribución de las especies vegetales y animales tienen sus raíces en la cuantificación de las relaciones especies-medio ambiente (Guisan y Thuille 2007). Estos temas son de capital importancia para la ecología ya que justamente esta disciplina indaga científicamente las interacciones que determinan la distribución y la abundancia de los diferentes organismos (Krebs 2001). Es decir, la ecología vincula el conocimiento de los patrones espaciales y temporales de la distribución y abundancia de las especies, incluyendo sus causas y consecuencias (Scheiner y Willing 2008).

Para muchas especies, la distribución a través de diferentes hábitats puede ser un proceso dinámico de las poblaciones afectadas por el tamaño y la posición de los hábitats individuales en el continuo de la calidad del hábitat del más preferido al menos preferido dentro del ambiente heterogéneo donde las especies hacen un uso efectivo de los recursos ofrecidos. Las especies que presentan preferencias de hábitat dependientes de la densidad

deberían mostrar una *relación negativa* entre la proporción de una población en un hábitat particular y el tamaño total de la población a través del tiempo en los hábitats que son relativamente preferidos, y *relaciones positivas* en los hábitats que son relativamente menos preferidos (Chamberlain y Fuller 1999). Si bien el concepto de hábitat es uno de los paradigmas más fundamentales e incuestionables de la ecología (ver Mitchell 2005), en este punto tal vez sea interesante tratar de definir dicho concepto. Un hábitat es cualquier porción de la superficie de la tierra donde los individuos son capaces de colonizar y vivir (temporaria o permanentemente) a una densidad mayor a cero y en donde la totalidad del área dentro de ese hábitat es esencialmente homogénea con respecto a las características físicas y biológicas más relevantes para el comportamiento y la supervivencia de los individuos (Fretwell y Lucas 1970). Por otro lado, Odum (1971) define al hábitat como el lugar donde vive un organismo, mientras que Whittaker et al. (1973) lo definen en base a sus características físicas y químicas. Definiciones más actuales de hábitat lo hacen como una descripción del lugar físico (factores bióticos y abióticos) a una escala espacial y temporal determinada, donde un organismo vive o podría hacerlo potencialmente (Kearney 2006). Otra definición es un área con una combinación de recursos y condiciones ambientales tales que promueve la ocupación de individuos de una determinada especie (o población) y permite la sobrevivencia y reproducción de esos individuos (Morrison et al. 2006).

1.1.2 Selección de hábitat.

La manera en que los individuos se distribuyen en los diferentes hábitats, generan un mapa heterogéneo de ocupación vinculado con el uso del ambiente para llevar a cabo actividades vitales. Un conjunto de decisiones individuales, programadas genéticamente o adquiridas a través de la experiencia (aprendizaje) particular, rigen esta manera de distribuirse generando el patrón de ocupación que se observa en la naturaleza (Hutto 1985, Morrison et al. 1992, Milesi 2006).

Los organismos seleccionan y se establecen en aquellos hábitats en donde puedan satisfacer sus requerimientos biológicos básicos con los recursos disponibles en ellos (Manly et al. 2002). Respecto de esto, uno de los factores más relevantes que determina la distribución geográfica de una especie son sus rangos de tolerancia en relación a las características de su nicho ecológico. Es decir, para cada condición y recurso particular, los organismos poseen un rango de valores (intensidad y/o disponibilidad) que les permite sobrevivir, crecer o reproducirse (Maguire 1973, Begon et al. 1995, Vázquez 2005). Estos temas vinculados con uso y selección de hábitat, han atraído a muchos investigadores que han generado, en virtud de ellos, diversos estudios teniendo a los roedores como protagonistas en los modelos de uso y selección de hábitat (Rosenzweig y Winakur 1969, Brown y Lieberman 1973, Rosenzweig 1973, Kaufman y Fleharty 1974, Meserve 1976, Price 1978, Geier y Best 1980, Abramsky y Sellah 1982, Abramsky et al. 1985, Abramsky et al. 1990, Hodara et al. 2000, Morris et al. 2000a). En la Patagonia Argentina también se han llevado a cabo diversos estudios ecológicos sobre el uso de hábitat que realizan individuos de varias especies de roedores silvestres (Pearson y Pearson 1982, Lozada et al. 2000, Piudo et al. 2005, 2011,

Polop et al. 2010). En este contexto, los modelos de selección de hábitat son ampliamente utilizados para evaluar la calidad del hábitat, para predecir los efectos de la alteración del hábitat y del manejo de fauna silvestre entre otros. Pero para su uso, estos modelos presentan dos supuestos: 1) que los hábitats con altas densidades de individuos (hábitats altamente seleccionados) son hábitats de alta calidad y hábitats con baja densidad indican hábitats de baja calidad, y 2) que las poblaciones de animales responden positivamente a la disponibilidad de hábitats altamente seleccionados. Estos supuestos son cada vez más cuestionados y muy difícil de probar (Railsback et al. 2003).

Por lo tanto, la selección de hábitat es un fenómeno comportamental individual por el cual los individuos eligen, a través de decisiones particulares estimuladas por factores ambientales, los sitios en los que maximizan su éxito reproductivo (Fretwell y Lucas 1970, Rosenzweig 1981, Morris 2003). Es decir, a través de claves ambientales, cada individuo “pondera” o “evalúa” los hábitats disponibles para seleccionar cuál de ellos utilizar (Krebs 2001) y estas decisiones individuales manifiestan sus consecuencias a nivel poblacional y de comunidad. Es por ello que la selección de hábitat también puede interpretarse como una propiedad emergente de varios factores, a saber: 1) de los mecanismos por los cuales el hábitat afecta la adecuación o “fitness individual”, 2) de la disponibilidad de hábitat (las características de los parches disponibles de hábitat), 3) del número (abundancia poblacional) y características individuales de los animales y 4) de qué manera los individuos compiten entre sí (Railsback et al. 2003).

De acuerdo con las variadas interacciones entre individuos de distintas especies y al modo en que seleccionan el hábitat, se pueden describir distintas formas en que se estructuran las comunidades (Morris 1988). Las estrategias de selección de hábitat tienen profundas influencias en el éxito individual porque la abundancia y accesibilidad a los recursos son discontinuas en ambientes naturales. Más aún, variaciones en la calidad del hábitat producen agregaciones locales y dispersiones de competidores intra e interespecíficos (Krivan y Sirot 2002).

El entendimiento de las diferentes respuestas debidas a la selección de hábitat generadas por adecuaciones relativas dadas en determinadas circunstancias ambientales, conduce a una mejor comprensión de la distribución de los individuos en un determinado hábitat (Fretwell 1972). La distribución y abundancia de los individuos de especies simpátricas pueden ayudar a comprender patrones de regulación poblacional, selección de hábitat y organización de la comunidad, los cuales son generados por procesos denso-dependientes (Hodara et al. 2000). La especialización por un hábitat es un mecanismo efectivo de coexistencia para especies competidoras (Morris 1996a, Hodara et al. 2000), porque competidores interespecíficos pueden armonizar su coexistencia mediante la segregación del hábitat, por lo que su competencia podría ser “invisible” o estar “enmascarada” al estar ocupando hábitats diferentes (Morris et al. 2000b). Cuando las especies compiten por el hábitat, el efecto competitivo promedio se corresponde con la diferencia ponderada de densidades en cada uno de los hábitats en la ausencia de competidores (Morris et al. 2000b), por lo que la evidencia más fuerte de este tipo de competencia se deriva de experimentos a campo controlados en los cuales se manipula o

remueve individuos no exhaustivamente de cada especie (Connell 1983, Murúa et al. 1987, Luo et al. 1998).

El uso diferencial de hábitats a menudo refleja diferencias en la habilidad de las especies para cosechar y defender recursos compartidos, por lo que es de vital importancia documentar los casos en donde la competencia esta enmascarada por selección de hábitat y demostrar que esa selección es causada por competencia interespecífica (Morris et al. 2000b). La selección de hábitat depende mayormente de la calidad básica de los diferentes hábitats disponibles. Esta calidad está determinada por el ajuste entre los recursos disponibles (cantidad y tipo) y los requerimientos específicos de cada especie y está fuertemente influenciada por la densidad poblacional y las condiciones ambientales. Algunos autores sugieren que la selección de hábitat óptima debería ser considerada como una respuesta individual (Mc Arthur y Pianka 1966, Rosenzweig 1981). Por otro lado, otros autores han propuesto que la selección está afectada solo por relaciones intraespecíficas (Fretwell y Lucas 1970, Fretwell 1972) y hay quienes proponen que la presencia de otras especies competidoras pueden también producir efectos denso-dependientes en la selección de hábitat (Rosenzweig 1973, 1981, Pimm y Rosenzweig 1981, Pimm et al. 1985, Abramsky et al. 1985, 1990, 1991, 1992, 1994), modificando los patrones de distribución poblacional y afectando la coexistencia entre especies (Rosenzweig 1981, Morris 1996a). En algunos sistemas, la selección de hábitat denso-dependiente reduce la competencia *per capita* porque las especies se hacen más selectivas en el uso de hábitat a medida que la densidad de su competidor aumenta, y en otros casos permite la coexistencia en un equilibrio estable porque ocupan diferentes hábitats o usan los recursos de manera diferencial en los mismos hábitats (Morris 1999).

1.1.3 El papel de la competencia en la selección del hábitat.

Partiendo de la idea de que los animales pueden reconocer diferencias entre hábitats, se podría esperar entonces que prefieran aquellos disponibles de mayor calidad. Estos hábitats preferidos deberían contener recursos esenciales para asegurar la supervivencia individual, la reproducción, la alimentación, el refugio y la pareja. Sin embargo, tales hábitats también contienen competidores, depredadores y otros factores limitantes que hacen que el hábitat que realmente usa un individuo sea probablemente el resultado de una decisión que intenta maximizar los beneficios y costos relativos de ese uso (Maitz y Dickman 2001). Yendo hacia “arriba” en la organización biológica, esas “decisiones” poseen finalmente implicancias en la organización de las comunidades ecológicas y es por ello que una gran cantidad de estudios científicos han direccionado sus objetivos con el fin de identificar los mecanismos que estructuran las comunidades animales, estando la mayor controversia focalizada en la relevancia de la competencia en esa estructuración (Dickman 1986). Se asume que la competencia es factible o podría desencadenarse cuando dos o más organismos obtienen sus recursos de una fuente insuficiente, por lo que el o los recursos están disponibles en una cantidad limitada (Begon et al. 1995). A su vez, la competencia está ampliamente descrita como el principal mecanismo determinante de la estructura y organización de las

comunidades, así como también de la distribución y abundancia de las especies (Douglass 1976, Abramsky y Sellah 1982, Brown y Munger 1985, Hanson 1997, Monamy 1999) y esta frecuentemente estudiada a través de modelos de selección de hábitat denso-dependientes (Morris et al. 2000a). Estudios recientes han demostrado que la dinámica poblacional de roedores pequeños neotropicales puede estar modelada por la competencia intraespecífica e interespecífica (Merve et al. 1996, Lima et al. 2001, 2002, Kittlein 2009). La esencia de la competencia interespecífica es que es un mecanismo asimétrico y los individuos de la especie subordinada sufren reducciones en la fecundidad, supervivencia y tasa de crecimiento como resultado de la explotación o interferencia por el recurso por individuos de otra especie dominante. A pesar de la controversia existente por la dificultad de obtener evidencia clara y consistente de sus efectos (Luo et al. 1998), existen una variedad de metodologías para evaluar patrones hábitat-dependientes y los efectos competitivos intra e interespecíficos en procesos de selección de hábitat (Morris et al. 2000b).

La teoría de la selección de hábitat denso-dependiente ha sido desarrollada para explicar los patrones de distribución y abundancia de especies, así como para comprender los mecanismos que influyen en la coexistencia de dichas especies y el uso de los recursos (Vandermeer 1972, Pimm y Rosenzweig 1981, Rosenzweig 1981, 1991, Morris 1988, 1989). El papel de la competencia intra e interespecífica puede ser estudiado utilizando esta teoría, la cual sugiere que las especies competidoras pueden coexistir de manera estable en una región, en donde los individuos de cada especie ocupan un hábitat distinto y la competencia es necesariamente cero, pero los efectos competitivos responsables de esa segregación pueden enmascarse como el “*fantasma de la competencia pasada*” (Morris 1999). Si se considera una sola especie, esta teoría asume que un individuo debería seleccionar el hábitat en donde, evolutivamente, su adecuación es máxima y que la contribución a esa adecuación en un hábitat disminuye con el incremento de la densidad poblacional forzando a los individuos a dispersarse hacia hábitats alternativos con menos adecuación promedio. Una aproximación a una posible solución está basada en la Distribución Ideal Libre (Fretwell y Lucas 1970, Fretwell 1972) como una explicación de cómo y por qué la densidad intraespecífica causa un cambio en la selección del hábitat. Esta aproximación predice como diferentes individuos deberían distribuirse en un ambiente que contiene adecuación variable. Para comprender este modelo de distribución, se podría suponer un grupo de individuos forrajeando en un ambiente heterogéneo, en donde cada parche de ese ambiente posee características cualitativas propias y diferentes al resto por lo que el beneficio o recompensa (adecuación) para cada individuo que forrajea en un determinado parche dependerá del número de competidores que usan ese parche y de la calidad intrínseca del mismo. Por lo tanto, se asume que esa recompensa es una función decreciente del número de individuos que están compitiendo en cada parche, o dicho de otra manera, se asume una selección negativa dependiente de la densidad. Entonces, según este modelo, la distribución de los individuos en los diferentes parches de hábitats se conformará de manera “*ideal*” ya que ocuparán los parches en donde logren maximizar su recompensa mientras están compensando el accionar de sus competidores en el parche, pudiéndose mover de manera “*libre*” entre ellos sin obstáculos (todos presentan la misma habilidad competitiva para entrar y usar cualquier hábitat). De esta manera, los hábitats más productivos tendrán más individuos que los hábitats menos productivos y la adecuación

esperada para esos individuos debería ser equivalente en pares de hábitats en ausencia de despotismo. En consecuencia, todos los hábitats ocupados presentan la misma adecuación. Las diferencias en abundancias entre distintos parches de hábitat reflejan diferencias en la calidad y/o cantidad de recursos entre dichos hábitats. Es decir, que la calidad del parche disminuye cuanto mayor es la densidad de competidores conespecíficos (función decreciente de la adecuación con respecto a la densidad). Por lo tanto, si se cumplen las anteriores condiciones, el modelo predice que el número de individuos por parche será proporcional a la fracción de recursos de ese parche en el equilibrio. La adecuación relativa de cada uno de los diferentes hábitats genera la selección del hábitat que consecuentemente determina la distribución de esos individuos en dichos hábitats (Fretwell y Lucas 1970, Morris 1988). A partir de aquí, los efectos competitivos de especies interactuantes pueden ser estimados mediante los coeficientes de regresión (Morris 1999) y las diferencias en cuanto a la distribución del hábitat pueden ser estimadas mediante varios índices de selectividad usando información a partir de diferentes muestreos o eventos de captura (Rosenzweig y Abramsky 1985).

Por otro lado, el modelo de distribución ideal libre no contempla el caso en que un animal *fuerte* pueda excluir físicamente a competidores más *débiles* del mejor parche. A pesar de que varios estudios han encontrado que muchos individuos tienden a distribuirse como se espera según la distribución ideal libre (Milinski 1979, Harper 1982, Godin y Keenleyside 1984, Power 1984, Gillis y Kramer 1987, Darling 1989, Baum y Kraft 1998), otros individuos no obtienen una cantidad equitativa de recursos. Esto es así porque individuos “dominantes” impiden a sus “subordinados” el acceso a los recursos (Milinski 1979, Harper 1982, Desrochers 1989, Baum y Kraft 1998, Cresswell 2001). Por lo tanto, los individuos dejan de ser “libres” para moverse entre parche. La distribución ideal despótica, contraria a la libre ideal, asume que los individuos varían en su habilidad para obtener recursos (Fretwell 1972), esperando que los competidores más exitosos ocupen los mejores parches y eviten la entrada de otros competidores a dichos parches. En consecuencia, los hábitats más ricos (en calidad y/o cantidad de recursos) son ocupados por los mejores competidores, y la adecuación promedio asociada a dichos hábitats será mayor que la adecuación de los hábitats más pobres ocupados por los peores competidores de la especie.

1.1.4 Estructuración de las comunidades y mecanismos de regulación de esa estructura.

De lo expresado en párrafos precedentes, una de las conclusiones que podrían desprenderse es que la teoría de selección de hábitat denso-dependiente provee un vínculo entre distintos procesos actuando a diferentes niveles de organización ecológica. Esto significa que conociendo la distribución y abundancia de individuos de diferentes especies, es posible inferir patrones de regulación poblacional y de estructura de comunidades.

Morris (1988) y Rosenzweig y Abramsky (1986) abordaron este tema en particular y generaron siete modelos de organización de una comunidad a partir de cómo están reguladas las poblaciones que las conforman. La forma en que cada comunidad se organiza, depende principalmente de las diferencias cualitativas y cuantitativas de los hábitats y de la habilidad

de los individuos en extraer, usar y/o explotar los recursos, y de este modo los individuos seleccionarán dichos hábitats de manera diferencial para maximizar su adecuación (ver TABLA 9, FIGURA 17, FIGURA 18 del CAPÍTULO 3). Dichos modelos de organización de las comunidades son los siguientes:

- ✓ Comunidad organizada a través de preferencias distintas de hábitat: se verifica cuando dos hábitats difieren cualitativamente y una especie es más eficiente que su competidor para aprovechar los recursos en determinados parches.
- ✓ Comunidad organizada a través de preferencias compartidas de hábitat: se verifica cuando dos hábitats difieren cuantitativamente. La competencia por interferencia es característica de este tipo de organización y los efectos competitivos de una especie sobre la otra son desiguales.
- ✓ Comunidad organizada a través de preferencias iguales de hábitat: se verifica cuando no existen diferencias en el tipo de hábitat según la percepción de los individuos de las especies interactuantes.
- ✓ Comunidad organizada a través de preferencias diferenciales de hábitat: se verifica cuando una de las especies no percibe diferencias en el tipo de hábitat pero la otra especie percibe diferencias cualitativas o cuantitativas entre los hábitats involucrados.
- ✓ Comunidad organizada centrífugamente: se verifica cuando dos especies prefieren un mismo hábitat pero poseen preferencias distintas de hábitat en cuanto al hábitat alternativo.
- ✓ Comunidad organizada a través de preferencias cambiadas: se verifica cuando la preferencia por un hábitat cambia con la densidad. A bajas densidades, un determinado hábitat es preferido pero a densidades intermedias esa preferencia “cambia” a otro hábitat.
- ✓ Comunidad organizada a través de preferencias mezcladas: se verifica cuando existen diferencias cualitativas o cuantitativas entre los hábitats involucrados y, dependiendo del arreglo de hábitats y competidores considerados, pueden ocurrir diferentes combinaciones de estructuras de la comunidad.

1.1.5 Movimientos, áreas de acción y uso de hábitat.

La manera en que los animales se distribuyen en relación con su entorno y conespecíficos, provee información acerca de procesos ecosistémicos y poblacionales que incluyen la competencia, la territorialidad y la dispersión (Haslett 1990, Minta 1992). Es por esto que la dinámica poblacional está directamente relacionada con el arreglo espacial y los movimientos de los individuos (Kernohan et al. 2001).

El espacio que un animal usa durante un periodo de tiempo específico es descrito más convenientemente en términos de área de acción, definida por Burt (1943) como el área “normalmente recorrida por un animal o grupo de animales durante las actividades asociadas a la alimentación, descanso, reproducción y búsqueda de refugio”. La descripción de un área de acción puede en ese caso facilitar la descripción de los movimientos y el uso de hábitat del animal, como así también identificar otros individuos con los cuales podría interactuar (White y Garrott 1990, Kenward 1992). Este concepto es diferente del de “territorio”, el cual puede ser definido como la porción del área de acción defendida mediante comportamientos de agresión (Burt, 1943) o como “acciones de identificación” (Brown y Orians 1970) como el marcado odorífero (Ralls 1971) o vocalizaciones (Ryan 1988). Macdonald et al. (1980) definieron como “interacciones estáticas” a los movimientos de los animales independientes del tiempo y proponen el estudio de “interacciones dinámicas”, las cuales incluyen movimientos simultáneos entre animales vecinos. La identificación de interacción dinámica es usualmente complicada cuando las especies son difíciles de detectar por lo que es frecuentemente posible mediante el rastreo simultáneo de varios animales ocupando áreas contiguas (Doncaster 1990, Minta 1992).

1.1.6 Hantavirus, especies vectores y riesgo de infección en ambientes rurales.

Las zoonosis, como las que causan los Hantavirus, son enfermedades cuyos agentes causales se transmiten entre animales vertebrados y seres humanos. Estas infecciones incluyen muchas de las enfermedades humanas más importantes en el mundo (Murúa y Padula 2004). Los roedores son los mamíferos que constituyen la mayoría de las especies reservorios de zoonosis (Mills y Childs 1998). En las últimas décadas, muchas enfermedades zoonóticas transmitidas por roedores han llegado a convertirse en enfermedades emergentes en condiciones apropiadas. Es por ello que desde hace años, se ha renovado el interés en el estudio de la ecología de estos reservorios por su trascendental impacto en la salud humana (Mills y Childs 1998, Mills 1999, 2005, Yates et al. 2002, Zeier et al. 2005, Klein y Calisher 2007, Palma et al. 2012). Los Hantavirus descritos en Sudamérica se concentran en el área del corredor de dispersión que los mamíferos utilizaron en su penetración hacia el sur del continente durante el período cuaternario, expandiéndose hacia el sur este y centro norte de Argentina y Patagonia (Marshall 1979). Los Hantavirus que causan Síndrome Pulmonar por Hantavirus (SPH) en Sudamérica, están asociados a los roedores pertenecientes a la subfamilia Sigmodontinae que son los roedores silvestres más abundantes y característicos de esta parte del continente (Spotorno et al. 2000, Khan y Khan 2003, Palma et al. 2012).

En 1993, un brote de distrés respiratorio agudo entre seres humanos en el suroeste de Estados Unidos (en la región de las Cuatro Esquinas) dio lugar a la identificación de Hantavirus en el Nuevo Mundo con una letalidad superior al 50%, el virus Sin Nombre (SNV) (Nichol et al. 1993, Zeier et al. 2005). En Sudamérica, el Hantavirus Andes (ANDV) fue identificado como el agente etiológico del SPH en la región surandina argentina en 1995 a partir de un brote familiar ocurrido en la localidad de El Bolsón. Investigaciones ulteriores han identificado al menos 13 variantes genéticas o linajes de Hantavirus en América, con

reservorio en roedores sigmodontinos, 6 de ellas asociados a SPH (Enría y Pinheiro 2000). Estas seis variantes están confirmadas en Argentina y asociadas a una determinada región del país: el ANDV-Sur está presente en la región patagónica, el ANDV-Orán y el ANDV-Bermejo se encuentran en la región norte y el ANDV-Bs. As., el ANDV-Lechiguanas y el ANDV-Plata están presentes en la región central del país (Levis et al. 1998, Lázaro et al. 2000, Padula et al. 2000). A pesar del hecho de que los roedores son considerados la fuente infecciosa de Hantavirus para los seres humanos, se ha demostrado otra ruta de transmisión. La transmisión de persona a persona del ANDV fue descrita durante un brote de SPH en el sudoeste de Argentina, siendo hasta el momento una característica exclusiva para esta cepa (Enría et al. 1996, Wells et al. 1997, Padula et al. 1998, Pinna et al. 2004, Martínez et al. 2005).

De acuerdo al último reporte de la Organización Panamericana de la Salud, la Argentina ostenta la cifra más alta de casos registrados de SPH entre 1993 y 2004 en el continente, sobre un total de 1.947 casos reportados. En este período de tiempo se han informado más de 1.400 casos en Sudamérica y aproximadamente 629 casos en Argentina. En este país existen básicamente tres regiones en donde se manifiesta la enfermedad: Norte: provincias de Salta, Jujuy, Formosa y Misiones; Centro: Capital Federal y provincias de Buenos Aires, Córdoba, Santa Fe y Entre Ríos y Sur: provincias de Chubut, Río Negro y Neuquén (Martínez et al. 2010). En Patagonia, el SPH es transmitido por el roedor sigmodontino *Oligoryzomys longicaudatus* o ratón colilargo (López et al. 1996, Levis et al. 1998). Las especies de roedores sigmodontinos *Abrothrix longipilis*, *Abrothrix olivaceus* y *Loxodontomys micropus* han sido verificados con serología positiva contra ANDV (anticuerpos positivos) en la Argentina (Cantoni et al. 2001, Piudo et al. 2005, Polop et al. 2010), aunque hasta la fecha, no existe evidencia científica concreta de que dichas especies transmitan ANDV a los seres humanos. Para estas especies, podría considerarse que su contagio fue producto de un evento de *spillover*, dado que el huésped o reservorio principal es *O. longicaudatus* y el derramamiento del virus desde el reservorio principal a las otras especies puede darse, cuando los rangos espaciales y temporales se superponen entre dichas especies como ha sido observado en otras especies y en momentos de cambios de abundancia (Childs et al. 1994, Mills et al. 1997, Pavletic 2000, Polop et al. 2010). Por otro lado, la transmisión del virus hacia los humanos ocurre mediante la inhalación de aerosoles contaminados que provienen de las secreciones y heces de ratones infectados (Tsai et al. 1987, Glass et al. 1997). La enfermedad causa lesiones respiratorias graves, con una tasa de letalidad del 44% en la Patagonia argentina (Martínez et al. 2010). Desde febrero 1997 hasta febrero 2013, 45 casos de SPH fueron diagnosticados y confirmados en la provincia del Neuquén, con una tasa de mortalidad cercana al 40% (Med. Ignacio Canevari, Subsecretaría de Salud de Neuquén, com. pers.).

Cuando las densidades de los roedores y la competencia por los recursos aumentan, muchos animales son forzados a dispersarse hacia construcciones habitadas por humanos (Hjelle y Yates 2001), en donde se supone que la mayoría de las infecciones por Hantavirus tuvieron lugar (Amstrong et al. 1995, Hjelle y Glass 2000) y donde la seroprevalencia de Hantavirus en roedores parece ser mayor en relación con hábitats silvestres (Kuenzi et al.

2001, Piudo et al. 2005, 2011). Estudios anteriores sobre el tema se han focalizado en sitios de exposición humana al virus (Zeitz et al. 1995, Jay et al. 1997, Bennett et al. 1999, Calderón et al. 1999), en la comparación de poblaciones de roedores peridomésticos y silvestres (Kuenzi et al. 2001, Piudo et al. 2005, 2011). Adicionalmente, escasos estudios de manipulación experimental fueron realizados con pequeños mamíferos neotropicales (Murúa et al. 1987, Cueto et al. 1995, Hodara et al. 2000). El riesgo de contraer Hantavirus tanto para humanos como para roedores en ambientes peridomésticos está bien estudiado con el ratón ciervo (*Peromyscus maniculatus*) en EE.UU. (Kuenzi et al. 2001, Douglass et al. 2003, Douglass et al. 2006, Kuenzi y Douglass 2009). Estos ambientes, cuando están habitados por ratones, pueden proveer aerosoles (a partir de excretas) potencialmente contaminados que pueden infectar a los humanos. Además, este tipo de ambientes cerrados bloquean la entrada de rayos U.V. que inactivan la mayoría de los virus. Los roedores también podrían contraer el virus a través de inhalaciones de aerosoles contaminados (Padula et al. 2004), por lo que estos ambientes peridomésticos pueden contribuir como otro factor de riesgo favoreciendo a la alta seroprevalencia en dichos ambientes (Douglass et al. 2006). Para el caso particular del SPH, este sería contraído por el ser humano principalmente en ambientes peridomésticos rurales (Armstrong et al. 1995, Pini et al. de 2003, Torres-Pérez et al. 2004, Piudo et al. 2011).

Oligoryzomys longicaudatus es un roedor generalista de hábitat con alta capacidad de adaptación a los hábitats peridomésticos. Esta característica hace que en Neuquén sea la especie poblacionalmente más abundante en estos ambientes (Piudo et al. 2011). Según estos autores, individuos pertenecientes a la comunidad de roedores de ambientes peridomésticos poseen 2,44 veces más chances de contener anticuerpos positivos para ANDV que los individuos de la comunidad de roedores en zonas silvestres y refuerzan la hipótesis de que las modificaciones de hábitat de las zonas rurales (ambientes peridomésticos) favorecen la presencia de *O. longicaudatus*. Por lo tanto el mayor riesgo de exposición humana al SPH se concentra en este tipo de ambientes.

Los roedores en general y los que son reservorios de zoonosis en particular, exhiben distintas preferencias y patrones de uso de hábitat, por lo que avanzar en este conocimiento puede contribuir con un mejor entendimiento y predicción del riesgo de enfermedad en humanos. El desarrollo de medidas preventivas efectivas requiere de un conocimiento detallado de la biología del reservorio y epizootiología de la infección (Kosoy et al. 1997, Mills y Childs 1998, Mills 1999, Andreo et al. 2011). En este sentido, los estudios sobre la ecología espacial, distribución y abundancia de *O. longicaudatus* y de sus interacciones competitivas (así como también de *A. olivaceus*, *A. longipilis* y *L. micropus* como portadores del ANDV) cobran elevada y vital relevancia, dado su papel como reservorio natural de este virus causante del SPH en el Sur de Argentina y Chile.

Los cambios realizados por la actividad del hombre sobre los ecosistemas terrestres producen impactos en la ecología de enfermedades zoonóticas. La valoración, dimensión y cuantificación de estos impactos tienen todavía un largo camino por recorrer (Daszak et al. 2001). Para el Hantavirus en particular, no existen vacunas específicas ni tratamientos médicos preventivos a la fecha, por lo que la prevención se convierte en la herramienta más

valiosa para evitar la enfermedad (Mills et al. 1999). El establecimiento de ambientes artificiales en áreas silvestres (domicilios y peridomicilios) produce alteraciones en las dinámicas poblacionales y en la estructura de la comunidad de roedores. Conocer estas alteraciones y sus efectos resulta decisivo para entender la exposición humana al Hantavirus. A pesar de la existencia de estudios con especies de pequeños mamíferos y determinados hábitats relativos al papel de las interacciones negativas en la distribución espacial (ver por ejemplo Busch y Kravetz 1992, Courtalón et al. 2003, Booman et al. 2009, Schradin et al. 2010), pocos relacionan este tipo de interacciones con la epidemiología de las enfermedades (ver Simone et al. 2010).

1.1.7 Antecedentes competitivos entre *O. longicaudatus*, *A. olivaceus* y *A. longipilis*.

Oligoryzomys longicaudatus, *A. olivaceus* y *A. longipilis* son especies de roedores sigmodontinos simpátricas del bosque lluvioso templado patagónico (González et al. 2000). Sus actividades se desarrollan principalmente sobre la superficie del terreno (no son fosoriales). Además de la evidencia indirecta de interacción competitiva de estudios preliminares (Murúa y González 1982; González et al. 2000), *O. longicaudatus* y *A. olivaceus* exhiben una segregación del hábitat con una muy definida selección de micro-hábitat en bosques lluviosos templados costeros (Murúa y González 1982). También presentan una fuerte selectividad de hábitat en los bosques templados andinos (Kelt et al. 1994). De manera contraria, Patterson et al. (1990) notaron una débil selección de hábitat para las mismas especies estudiadas por Kelt et al. (1994). De todas maneras, esta diferencia podría deberse a diferentes aproximaciones metodológicas, relacionadas con las escalas espacio-temporales. Estudios preliminares de distribución espacial de los roedores (Clark y Evans 1954) verificaron una distribución agregada de *A. olivaceus* en bosques lluviosos templados y una distribución aleatoria en *O. longicaudatus* en la Reserva San Martín en Chile (Murúa y González 1979). Estos resultados pueden estar asociados a cuestiones demográficas, como una “residencialidad” exhibida por *A. olivaceus* en el bosque lluvioso templado (Murúa et al. 1987) y la vagilidad descrita para *O. longicaudatus* como una de sus características demográficas más salientes (Kelt et al. 1994, Murúa et al. 1996).

Estos estudios anteriormente mencionados podrían sugerir la existencia de relaciones competitivas entre estas especies. La evidencia de estas relaciones competitivas interespecíficas entre *O. longicaudatus* y *A. olivaceus*, por ejemplo, están basadas en las siguientes observaciones: 1) existiría una correlación positiva entre la abundancia relativa de *A. olivaceus* en ambientes silvestres y el éxito de trampeo de *O. longicaudatus* en ambientes peridomésticos (estudios preliminares en el área, Piudo et al. 2005, 2011), 2) poseen preferencias similares de semillas en estudios de laboratorio (Murúa et al. 1980), 3) sus áreas de acción se solapan y poseen patrones de utilización de macro-hábitat similares (Murúa y González 1982) pero la preferencia por el hábitat está influenciada por la densidad poblacional (González et al. 2000) y 4) estudios de laboratorio muestran patrones de actividad nocturnos para ambas especies (Murúa et al. 1978). Por otro lado, los resultados de Murúa et al. (1987) son diferentes a lo antedicho y agregan un poco de incertidumbre. Estos

autores, mediante experimentos de remoción selectiva de roedores en un bosque secundario en Chile, concluyen que no pudieron detectar evidencias de competencia entre *O. longicaudatus* y *A. olivaceus*. Sin embargo, detectaron aumento poblacional de *A. longipilis* en respuesta a la remoción selectiva de *A. olivaceus*.

Existen dos estudios preexistentes (Piudo et al. 2005, 2011) vinculados con distribución, estructura de la comunidad de roedores silvestres en ambientes silvestres y peridomésticos y riesgo de infección por Hantavirus en el mismo sitio seleccionado donde fue llevado a cabo el presente trabajo de tesis doctoral. A partir de los resultados obtenidos en dichos estudios y de los aludidos en esta sección sobre antecedentes competitivos entre estas especies, es que se fueron gestando y surgiendo las preguntas ecológicas del presente trabajo: 1) ¿Usa *O. longicaudatus* diferencialmente los hábitats peridomésticos rurales? Si esto es así, 2) ¿es este uso diferencial atribuible a efectos competitivos con otras especies simpátricas como el *A. olivaceus* (ratón oliváceo) y *A. longipilis* (ratón pelilargo)?, 3) ¿cómo influyen las densidades de estas otras especies en el proceso de uso y selección de hábitat de *O. longicaudatus*?, sabiendo que *O. longicaudatus* es el principal reservorio del ANDV en Patagonia, 4) ¿es vinculable este uso diferencial de hábitats con el riesgo humano de contagio por Hantavirus en peridomicilios rurales?

1.2 Objetivos.

A partir de las preguntas anteriores, surge el objetivo principal de esta tesis que es estudiar la selección y uso de hábitats (silvestre y peridoméstico) por las especies de una comunidad de roedores en el bosque subantártico patagónico en condiciones semi-naturales y relacionar estas interacciones con el riesgo humano de contraer SPH basado en la teoría de selección de hábitat (efectos de competencia intra e interespecífica) como regulador de la estructura de esa comunidad. Esta tesis se centrará en las tres especies de roedores más abundantes del bosque subantártico patagónico (*O. longicaudatus*, *A. olivaceus* y *A. longipilis*) que si bien conforman un “ensamble ecológico”, éste será considerado como una “comunidad” a la hora de analizar e interpretar los resultados de su estructuración. Se utilizará un índice de selectividad y los modelos de isolegs e isodaras para evaluar selección de hábitat denso-dependiente e interacciones competitivas intraespecíficas e interespecíficas de las tres especies de roedores involucradas. También se explorarán las diferencias cualitativas y cuantitativas de los dos tipos de hábitats involucrados, asumiendo ciertos supuestos: a) la adecuación de los distintos hábitats siempre decrece con la densidad (ignorando el efecto Allee) y su máximo ocurre cuando la densidad de una determinada especie es próxima a 0 (cero), b) todos los individuos ocupan el hábitat más adecuado para ellos y c) todos los individuos presentes en un determinado hábitat poseen igual adecuación. De acuerdo a estas suposiciones, se espera que los estimadores de los parámetros de asociación entre especies competidoras sean negativos y de mayor magnitud cuando las especies expresen altas densidades poblacionales en el o los hábitats preferidos.

Complementariamente se describirán los movimientos entre hábitats y las áreas de acción de individuos de las tres especies de roedores en estudio. Además y haciendo énfasis

en *O. longicaudatus* como reservorio principal del Hantavirus en Patagonia, se analizará cómo los roedores silvestres usan el peridomicilio (patrones de uso espacial) favoreciendo de esa manera la circulación del Hantavirus “Andes” entre estos dos hábitats. Esta relación entre la “circulación viral” y la manera en que *O. longicaudatus* usa los diferentes hábitats posee profundas influencias en el riesgo humano de contraer SPH en los peridomicilios.

1.3 Hipótesis de trabajo.

A partir de los objetivos anteriormente mencionados, las hipótesis que surgen y que serán puestas a prueba en el presente trabajo, en el marco de los modelos de selección de hábitat denso-dependientes, se describen a continuación.

Hipótesis N° 1: En un ambiente heterogéneo, *O. longicaudatus* percibe los hábitats de manera diferencial.

Predicción derivada de la Hipótesis N° 1: *O. longicaudatus* preferirá usar hábitats peridomésticos a muy bajas densidades (cerca de cero).

Las evidencias de esta preferencia de hábitat son:

- i. El intercepto (o la ordenada al origen) de la ecuación de la regresión entre índice de preferencia por el hábitat peridoméstico vs. densidad global es significativamente mayor que 0,5, indicando que prefiere el hábitat peridoméstico (en CAPÍTULO 2).
- ii. Si el intercepto de la ecuación de la regresión del punto anterior i es significativamente menor que 0,5, entonces *O. longicaudatus* prefiere el hábitat silvestre (en CAPÍTULO 2).
- iii. Si el intercepto de la ecuación de la regresión del punto anterior i es igual a 0,5, entonces *O. longicaudatus* no muestra preferencia por ningún hábitat en particular (en CAPÍTULO 2).
- iv. De acuerdo con el modelo de isodaras, el intercepto de la ecuación de la regresión múltiple tipo II es significativamente mayor que cero cuando la abundancia en el hábitat peridoméstico es utilizada como variable dependiente y las densidades globales (intra e interespecífica) son utilizadas como variables independientes (existen diferencias cuantitativas entre los hábitats) (en CAPÍTULO 3).

Hipótesis N° 2: El comportamiento de selección de hábitat por parte de *O. longicaudatus* está afectado por la presencia de al menos un individuo de la misma especie (selección de hábitat denso-dependiente intraespecífica).

Predicción derivada de la Hipótesis N° 2: El efecto denso-dependiente en el proceso de selección de hábitat de *O. longicaudatus* será mayor en hábitats con altas abundancias de *O. longicaudatus* que en hábitats con bajas densidades poblacionales de esta especie.

Las evidencias de este proceso denso-dependiente son:

- i. El término cuadrático de las regresiones polinómicas entre el Índice de selectividad de Simpson transformado y la densidad global de la especie es significativamente negativo (en CAPÍTULO 2).
- ii. El coeficiente de competencia intraespecífico de *O. longicaudatus* en las regresiones lineales (simples y múltiples) entre los índices de preferencia de hábitat y las densidades globales es significativamente negativo (en CAPÍTULO 2).
- iii. El coeficiente de competencia de *O. longicaudatus* con la misma especie en el hábitat alternativo es significativamente positivo en el modelo de isodaras (existen diferencias cualitativas entre los hábitats) (en CAPÍTULO 3).

Hipótesis N° 3: El mecanismo en la selección de hábitat de *O. longicaudatus* es afectado por el uso de hábitat de *A. olivaceus* (denso-dependencia interespecífica).

Predicción derivada de la Hipótesis N° 3: Los hábitats con altas densidades globales de *O. longicaudatus* y *A. olivaceus* mostrarán efectos de denso-dependencia interespecífica en la selección de hábitat del *O. longicaudatus*.

Las evidencias de este proceso de denso-dependencia interespecífica son:

- i. En las regresiones lineales múltiples de los índices de preferencia de hábitat de *O. longicaudatus* y las densidades globales (intra e interespecífica), el coeficiente de competencia interespecífico de *A. olivaceus* es significativamente positivo si ambas especies se estructuran bajo el modelo de “Preferencias de hábitats distintas”, mientras que dicho coeficiente es significativamente negativo bajo el modelo de “Preferencias de hábitat compartidas” (en CAPÍTULO 2).
- ii. De acuerdo al modelo de isodaras, el coeficiente de competencia interespecífico de *A. olivaceus* en el hábitat alternativo de *O. longicaudatus* es significativamente positivo (en CAPÍTULO 3).
- iii. El coeficiente de competencia interespecífico de *A. olivaceus* en el hábitat preferido de *O. longicaudatus* es significativamente negativo, tal como lo sugiere el modelo de isodaras (en CAPÍTULO 3).

Si la Hipótesis N° 3 y su predicción son verificadas, entonces surgen las siguientes:

Hipótesis N° 4: La presencia de al menos un individuo de *A. olivaceus* afecta el comportamiento de *O. longicaudatus* para explotar los recursos en ambos hábitats: peridoméstico y silvestre (efectos interespecíficos denso-dependientes por explotación de recursos).

Las evidencias de este efecto competitivo interespecífico por explotación son:

- i. En de la ecuación de la isodara de *O. longicaudatus* para el hábitat preferido, el coeficiente de interacción por explotación entre ambas especies en dicho hábitat es significativamente negativo (en CAPÍTULO 3).
- ii. En de la ecuación de la isodara *O. longicaudatus* para el hábitat preferido, el coeficiente de interacción por explotación entre ambas especies en el hábitat alternativo es significativamente positivo (en CAPÍTULO 3).

Hipótesis N° 5: La presencia de al menos un individuo de *A. olivaceus* interfiere competitivamente con la selección de hábitat de *O. longicaudatus* en los hábitats peridomésticos y silvestres (efectos interespecíficos denso-dependientes por interferencia).

Las evidencias de este efecto competitivo interespecífico por interferencia son:

- i. En la ecuación de la isodara de *O. longicaudatus* para el hábitat preferido, el coeficiente de interacción por interferencia entre ambas especies en dicho hábitat es significativamente negativo (en CAPÍTULO 3).
- iii. En la ecuación de la isodara de *O. longicaudatus* para el hábitat preferido, el coeficiente de interacción por interferencia entre ambas especies en el hábitat alternativo es significativamente positivo (en CAPÍTULO 3).

Predicción derivada de la Hipótesis N° 4 y de la Hipótesis N° 5: Los efectos interespecíficos competitivos por explotación de recursos e interferencia serán detectados en hábitats con altas abundancias de ambas especies de roedores con respecto a hábitats pobres (bajas densidades).

Asimismo y de manera complementaria, se postulan a continuación otras hipótesis que serán puestas a prueba en el CAPÍTULO 4 a través del análisis y evaluación de algunos aspectos de la ecología espacial de *O. longicaudatus* (en relación a las otras dos especies simpátricas seleccionadas) en la zona de estudio.

Hipótesis N° 6: *O. longicaudatus* no usa equitativamente los hábitats disponibles en cuanto al número de capturas en cada uno de ellos (asumido como indicador de actividad).

Predicción derivada de la Hipótesis N° 6: La actividad de *O. longicaudatus* está mayormente concentrada en el hábitat peridoméstico.

Las evidencias de este patrón de actividad son:

- i. La mayoría de las capturas de *O. longicaudatus* (número y porcentaje sobre el total) estarán concentradas en el hábitat peridoméstico.
- ii. Las áreas de acción de *O. longicaudatus* serán menores proporcionalmente en el ambiente peridoméstico que aquellas para ambientes silvestres.

Hipótesis N° 7: La circulación del ANDV entre el hábitat silvestre (fuente o reservorio viral natural) y el peridoméstico (donde existe mayor riesgo de contagio para los humanos) se debe a la gran cantidad de movimientos entre estos hábitats por parte de individuos de *O. longicaudatus* (en respuesta a efectos competitivos, ver Hipótesis 3, 4 y 5).

Predicción derivada de la Hipótesis N° 7: El número de movimientos de individuos de *O. longicaudatus* entre estos hábitats será relativamente alto.

La evidencia de esta alta tasa de movimiento es:

- i. Los movimientos inter-hábitat de *O. longicaudatus* son más frecuentes que los de *A. olivaceus* y *A. longipilis* (asumidos como referencia).

1.4 Sistema de estudio: especies de roedores sigmodontinos involucradas.

El elenco de roedores silvestres que habitan la provincia fitogeográfica del Bosque Subantártico está formado por al menos nueve especies de roedores sigmodontinos pertenecientes a ocho géneros (Pearson 1983, Meserve et al. 1988, Iriarte et al. 1989, Monjeau et al. 1997, Kelt 1996, 2000). En este tipo de ambientes boscoso, las especies más abundantes y/o más frecuentemente capturadas, son *O. longicaudatus*, *A. olivaceus* y *A. longipilis* (Kelt 1996, 2000, Piudo et al. 2011).

1.4.1 *Oligoryzomys longicaudatus*.

1.4.1.1 Taxonomía, distribución y estatus de conservación.

TABLA 1. Clasificación taxonómica de *Oligoryzomys longicaudatus*.

Orden	Rodentia (Bowdich 1821)
Familia	Cricetidae (Rochebrune 1883)
Subfamilia	Sigmodontinae (Wagner 1843)
Tribu	Oryzomyini (Vorontzov 1959)
Género	<i>Oligoryzomys</i> (Bangs 1900)
Especie	<i>O. longicaudatus</i> (Bennet 1832)

Oligoryzomys longicaudatus es un roedor endémico de Argentina y Chile con una amplia distribución geográfica. Es una de las especies de roedores sigmodontinos más usualmente capturada y ampliamente distribuida sobre una gran diversidad de ambientes y climas (Pearson y Pearson 1982, Pearson 1983, Murúa et al. 1986, Meserve et al. 1996, 1999, Cantoni et al. 2001, Larrieu et al. 2003, Palma et al. 2005, 2007, Sage et al. 2007, Piudo et al. 2005, 2011, Polop et al. 2010, Andreo et al. 2011, 2012). En Chile, su rango de distribución abarca desde la III Región hasta aproximadamente los 50° S (Spotorno et al. 2000). En Argentina, este cricétido se distribuye a lo largo de los Andes, encontrándose presente desde el noroeste de la provincia de Jujuy hasta la provincia de Santa Cruz (Gómez Villafañe et al. 2005, Palma et al. 2005, Procasi et al. 2005, Carbajo y Parniñas 2007, Carbajo et al. 2009, Andreo et al. 2011). De este modo, *O. longicaudatus* se convierte en uno de los roedores silvestres más comunes en zonas cordilleranas y precordilleranas (Pardiñas et al. 2003). Por otro lado, Pearson (1995) afirma que este roedor se distribuye en zonas de matorral y en los límites de los bosques, Spotorno et al. (2000) y Piudo et al. (2005) destacan que en Patagonia utiliza aéreas arbustivas, bordes de claros y bosques con sotobosque denso, y también puede ocupar ambientes con características áridas y semiáridas. Si bien *O. longicaudatus* es una especie versátil o “plástica” a la hora de seleccionar su hábitat (Spotorno et al. 2000), se encontraría preferencialmente en sitios húmedos y alta cobertura vegetal (Murúa y González 1982, Murúa et al. 1986, Kelt et al. 1994, González et al. 2000, Lozada et al. 2000). Sin embargo y en particular para la provincia del Neuquén, Piudo et al. (2005) confirman la presencia de *O. longicaudatus* en la mayoría de sus ecoregiones principales, que incluyen el Bosque subantártico, la Estepa patagónica y el Monte (no se verificó su presencia en la Estepa Altoandina, aunque esta falta de evidencia no implica su ausencia en esa ecoregión).

En cuanto a su estatus de conservación, es categorizado como de Preocupación Menor a nivel nacional (Díaz y Ojeda 2000) y como de Preocupación Menor con tendencias

poblacionales estables a nivel internacional (UICN 2012). A su vez esta categorizada como una especie No Amenazada para la provincia del Neuquén según la Resolución N° 545/12 del Ministerio de Desarrollo Territorial sobre la “Clasificación de las especies de la fauna silvestre de la provincia del Neuquén, según su estatus de conservación y criterios de manejo”.

1.4.1.2 Características morfológicas externas.

Oligoryzomys longicaudatus es un roedor de pequeño porte con la cola más larga (12,1–14,7 cm) que el largo cuerpo-cabeza (7,7–12,1 cm). La masa corporal de un individuo adulto ronda típicamente entre los 25 y 30 gr (Piudo 2011). Su coloración dorsal es marrón claro, siendo su vientre blanco grisáceo. Este patrón bicolor también lo presenta la cola, siendo su dorso más oscuro. De orejas pequeñas y ojos grandes, posee patas traseras muy largas que lo asemejan a la rata canguro de Norteamérica (del género *Dipodomys*) (Celis-Diez et al. 2011).

ILUSTRACIÓN 1. Ejemplar de *Oligoryzomys longicaudatus*.



1.4.1.3 Ecología general de la especie.

Es de hábito nocturno y muy buen trepador. Cuando se encuentra presente en el bosque es arborícola, ya que construye sus madrigueras en cavidades de árboles o en nidos abandonados por aves y otros mamíferos, aunque también puede construir dichas madrigueras en el suelo (Pearson 1995, Gómez Villafañe et al. 2005). Se alimenta principalmente de semillas y frutos (granívoro), aunque posee una leve tendencia hacia la carnivoría consumiendo insectos en menor proporción (Sepúlveda et al. 2007). Sin embargo, presenta variaciones estacionales o latitudinales en su dieta (Pearson 1983, 1995, Palma et al. 2007). Posee abundantes fluctuaciones poblacionales, asociadas a la floración de la caña colihue o a aumentos estacionales en la densidad de alimento (semillas), denominadas “ratadas”. Puede reproducirse más de una vez al año con camadas de cuatro a seis crías. (Celis-Diez et al. 2011). Es un roedor silvestre que utiliza frecuentemente los ambientes

domiciliarios y peridomésticos (Piudo et al. 2011). *O. longicaudatus* es el principal reservorio del Hantavirus ANDV-Sur en Patagonia (López et al. 1996, Levis et al. 1998, Murúa 1998, Cantoni et al. 2001, Piudo 2005, 2011, Larrieu et al. 2003, 2008). Es un roedor muy activo y se muestra agresivo en muchas oportunidades, siendo difícil su manipulación (observ. pers.). En particular para el Pje. El Contra, las estimaciones de sus áreas de acción son entre 300 y 1000 m² y sus distancias recorridas promedio son entre 20 y 45 m (Piudo 2011).

La especie presenta una marcada flexibilidad en el uso de hábitat con grandes áreas de acción y con un comportamiento oportunista (Pearson y Pearson 1982, Murúa and González 1986, Murúa et al. 1986). En la Patagonia argentina, se la encuentra desde la región de los bosques subantárticos densos hasta la región de la estepa al este. A una escala de paisaje, sin embargo, se ha observado que la especie ocupa principalmente arbustales dominados por rosa mosqueta y zarzamora adyacentes a arroyos y caminos (Pearson 1983, Larrieu et al. 2003, Piudo et al. 2005, 2011, Polop et al. 2010), aunque también ha sido capturada en hábitats disturbados como peridomicilios, bordes de cultivo, pastizales y pasturas (Pearson 1983, Monjeau et al. 1998, Pardiñas et al. 2003, Piudo et al. 2005, Polop et al. 2010). En Chile, *O. longicaudatus* es también abundante en las áreas méxicas de los bosques templados y patagónicos del Sur. Sin embargo, la especie se ha expandido hacia el Norte en la región mediterránea donde prevalecen áreas más abiertas y de condiciones más bien xéricas (Mann 1978, Palma et al. 2007). A escala local, la presencia de *O. longicaudatus* en una zona de transición entre el bosque y la estepa en el Sur de Argentina, ha sido asociada a altas coberturas de arbustos y abundancia de arbustos espinosos como la rosa mosqueta (Lozada et al. 2000). En el Sur de Chile, por su parte, *O. longicaudatus* seleccionaría sitios con alta densidad de follaje y un sotobosque espeso, que ofrecen protección contra la visión horizontal de los depredadores (Murúa y González 1982, Kelt et al. 1994, González et al. 2000, Kelt 2000).

Se ha registrado que *O. longicaudatus* habita en simpatría con especies de roedores tales como: *Abrothrix longipilis*, *A. olivaceus*, *Loxodontomys micropus*, *Chelemys macronyx*, *Geoxus valdivianus*, *Reithrodon auritus*, entre otras (Murúa y González 1982, Pearson 1983, Murúa et al. 1986, 1996, Guthmann et al. 1997, Piudo et al. 2005, 2011, Polop et al. 2010) y que en hábitats boscosos y arbustales es la especie que domina proporcionalmente el ensamble (Pearson y Pearson 1982, Piudo et al. 2005, Polop et al. 2010). De hecho, en estudios realizados en las provincias patagónicas de Neuquén, Río Negro y Chubut sobre la distribución y abundancia de esta especie (Cantoni et al. 2001, Larrieu et al. 2003, Piudo et al. 2005, 2011, Polop et al. 2010) se ha observado que las mayores abundancias de *O. longicaudatus* se registraron en los mencionados hábitats y las menores, en estepa. Por este motivo, se ha sugerido que *O. longicaudatus* preferiría áreas húmedas con abundante cobertura (Mann 1978, Pearson y Pearson 1982, Pearson 1983).

1.4.2 *Abrothrix olivaceus*.

1.4.2.1 Taxonomía, distribución y estatus de conservación.

TABLA 2. Clasificación taxonómica de *Abrothrix olivaceus*.

Orden	Rodentia (Bowdich 1821)
Familia	Cricetidae (Rochebrune 1883)
Subfamilia	Sigmodontinae (Wagner 1843)
Tribu	Akodontini (Vorontzov 1959)
Género	<i>Abrothrix</i> (Waterhouse 1837)
Especie	<i>A. olivaceus</i> (Waterhouse 1837)

Abrothrix olivaceus es otro roedor endémico de Argentina y Chile, siendo el más abundante y con la más amplia distribución en el segundo país (desde la I a la VII Región) (Rodríguez-Serrano et al. 2006). En Argentina, este cricétido se encuentra presente en las provincias de Neuquén, Río Negro y Chubut (Spotorno et al. 2000, Piudo et al. 2005, Polop et al. 2010). La presencia de este roedor también se extiende a ambientes de estepa semiáridos (Pearson 1995, Monjeau et al. 1997, Piudo et al. 2005), siendo también un roedor muy abundante en esos ecosistemas (Pardiñas et al. 2003). En cuanto a su estatus de conservación, es categorizado como de Preocupación Menor a nivel nacional (Díaz y Ojeda 2000) y como de Preocupación Menor con tendencias poblacionales estables a nivel internacional (UICN 2012). Asimismo, esta especie está categorizada como No Amenazada para la provincia del Neuquén según la Resolución N° 545/12 del Ministerio de Desarrollo Territorial sobre la “Clasificación de las especies de la fauna silvestre de la provincia del Neuquén, según su estatus de conservación y criterios de manejo”.

1.4.2.2 Características morfológicas externas.

Abrothrix olivaceus es un roedor de mediano tamaño, con una masa corporal que fluctúa entre los 20 y 25 gr para individuos adultos (Piudo 2011) con cola (7,4 cm) más corta que la longitud cabeza-cuerpo (9,5 cm). De orejas pequeñas, posee una coloración dorsal grisácea con vivos café-oliva, siendo gris sucio en la parte ventral (Spotorno et al. 2000, Celis-Diez et al. 2011).

ILUSTRACIÓN 2. Ejemplar de *Abrothrix olivaceus*.



1.4.2.3 Ecología general de la especie.

De hábito nocturno y crepuscular, habita en el suelo de bosques y matorrales entre troncos y cavidades, bajo rocas o galerías construidas por otros animales. Su dieta omnívora incluye esencialmente semillas e invertebrados, incluyendo frutos de arbustos como chauras y chilcos, hongos, vegetales y pequeños vertebrados como juveniles de otros roedores. Presenta marcada fluctuación poblacional entre estaciones, y alcanza la madurez reproductiva a los pocos meses de edad, reproduciéndose entre septiembre y abril con cuatro a seis crías por camada y dos a tres reproducciones por temporada (Pearson 1995, Spotorno et al. 2000, Celis-Diez et al. 2011). Al igual que para *A. longipilis*, en este roedor también se han detectado anticuerpos contra ANDV (Cerdeña y Sandoval 2003, Larrieu et al. 2003, 2008, Piudo et al. 2005.), pero tampoco se ha confirmado como transmisor del virus al hombre. En particular para el Pje. El Contra, las estimaciones de sus áreas de acción son entre 400 y 800 m² y sus distancias recorridas promedio son entre 15 y 25 m (Piudo 2011).

1.4.3 *Abrothrix longipilis*.

1.4.3.1 Taxonomía, distribución y estatus de conservación.

TABLA 3. Clasificación taxonómica de *Abrothrix longipilis*

Orden	Rodentia (Bowdich 1821)
Familia	Cricetidae (Rochebrune 1883)
Subfamilia	Sigmodontinae (Wagner 1843)
Tribu	Akodontini (Vorontzov 1959)
Género	<i>Abrothrix</i> (Waterhouse 1837)
Especie	<i>A. longipilis</i> (Waterhouse 1837)

Abrothrix longipilis es una especie que se distribuye sólo en Argentina y Chile, con un amplio rango de distribución en la Patagonia Argentina que va desde la provincia de Mendoza hasta Tierra del Fuego. En Chile, su presencia se verifica a partir de la IV Región hacia el sur (Spotorno et al. 2000). En Patagonia norte, su distribución ha sido mayormente restringida a ambientes de bosque y estepas ecotonales del pedemonte andino (Pardiñas et al. 2003). En Chubut y Río Negro, la presencia de *A. longipilis* también fue verificada en ambientes áridos y semiáridos (Monjeau et al. 1997, Teta et al. 2002), convirtiéndose en una especie que habita una amplia variedad de ecosistemas (Spotorno et al. 2000) y considerado el roedor más abundante en la zona boscosa (Pearson 1995). En cuanto a su estatus de conservación, es categorizado como de Preocupación Menor a nivel nacional (Díaz y Ojeda 2000) y como de Preocupación Menor con tendencias poblacionales decrecientes a nivel internacional (UICN 2012). Complementariamente a esto, esta categorizada como una especie No Amenazada para la provincia del Neuquén según la Resolución N° 545/12 del Ministerio de Desarrollo Territorial sobre la “Clasificación de las especies de la fauna silvestre de la provincia del Neuquén, según su estatus de conservación y criterios de manejo”.

1.4.3.2 Características morfológicas externas.

Abrothrix longipilis es un roedor de mediano tamaño, con cola (9 cm) más corta que la longitud cabeza-cuerpo (10,5 cm). Es de coloración oscura en su parte dorsal, con una zona ventral de color blancuzca plateada. Su masa corporal ronda los 27–37 gr para individuos adultos (Piudo 2011). A lo largo de la zona media de su parte dorsal y siguiendo la columna

vertebral, posee una franja de pelos marrón rojizos muy característicos. Posee un rostro alargado de nariz puntiaguda con ojos y orejas pequeñas. (Celis-Diez et al. 2011).

ILUSTRACIÓN 3. Ejemplar de *Abrothrix longipilis*.



1.4.2.3 Ecología general de la especie.

Es nocturno y diurno con una dieta considerada omnívora, alimentándose de hongos, semillas e invertebrados como insectos y artrópodos (Pearson 1995, Spotorno et al. 2000). En general, es un roedor dócil de fácil manipulación (observ. pers). Esta especie, a diferencia de *A. olivaceus* y *O. longicaudatus*, no presenta una marcada fluctuación poblacional entre estaciones (Piudo 2011) y se reproduce en primavera con seis a ocho crías por camada (Celis-Diez et al. 2011). Este roedor también presenta anticuerpos contra ANDV (Pavletic 2000, Cantoni et al. 2001, Larrieu et al. 2008, Piudo et al. 2005, 2011), pero aún no se ha confirmado como transmisor del virus al hombre. En particular para el Pje. El Contra, las estimaciones de sus áreas de acción son entre 400 y 700 m² y sus distancias recorridas promedio varían entre 20 y 30 m (Piudo 2011).

1.5 Área de estudio.

El área de estudio fue seleccionada dentro del Parque Nacional Lanín. Este parque posee 412.000 ha. que se extienden desde los 39,2° hasta los 40,3° S en la provincia del Neuquén, Argentina. Existen dos provincias fitogeográficas representadas en el Parque Nacional Lanín, el Distrito Altoandino austral de la provincia Estepa Altoandina y los distritos del Pehuén, del Bosque caducifolio y Valdiviano de la provincia del Bosque Subantártico. El parque está ocupado principalmente por bosque de *Nothofagus*, aunque es el único parque argentino ocupado también por bosques de araucaria o pehuén (*Araucaria araucana*). Las araucarias se encuentran ocasionalmente dispersas dentro del bosque de *Nothofagus*, pero en algunos bosques al norte del parque son la especie dominante. El parque también contiene hábitats de ecotono y estepa, especialmente en las áreas de reserva (Funes et al. 2006).

El Parque Nacional Lanín, como los otros parques de Patagonia, está zonificado en tres categorías de manejo: parque nacional, reserva nacional y área de conservación estricta (Martín y Chehébar 2001). En la categoría parque nacional, que representa el 53% del Parque, se permiten usos recreativos pero no extracción de recursos ni infraestructura de turismo. El 47% del Parque Nacional Lanín es reserva nacional, donde se permiten actividades extractivas (extracción forestal), ciertos usos (ganado, etc.) e infraestructura de turismo. El 14% del parque se encuentra bajo la categoría de área de conservación estricta, donde la única actividad humana permitida es la investigación científica. El Parque Nacional Lanín es también uno de los parques andinos con mayor impacto humano al tener más asentamientos humanos que cualquier otro parque en Argentina (Martín y Chehébar 2001).

El clima del Parque Nacional Lanín es mayormente templado húmedo con precipitaciones que ocurren principalmente en época invernal, estando el clima sujeto al régimen de nieves en las altas cumbres. Los vientos son predominantemente del oeste y las temperaturas medias son de 4°C en invierno y de 20°C en verano, con una precipitación media de 1.800 mm anuales (Funes et al. 2006).

1.5.1 Paraje El Contra (Parque Nacional Lanín, Pcia. del Neuquén).

El sitio específico de estudio seleccionado es el Pje. El Contra (39° 46' 47,1" S - 71° 22' 8,8" O, margen sur del Lago Huechulafquen, Departamento Huiliches de la Pcia. del Neuquén), ubicado dentro de la Provincia Fitogeográfica del Bosque Subantártico, en el Distrito de Bosque Caducifolio (FIGURA 1 y FIGURA 2). El Bosque Subantártico posee un clima templado y húmedo con una temperatura anual media de 9,5 °C en la sección norte y de 5,4 °C en la sección sur. Las lluvias persisten todo el año, llegando a exceder en algunos sitios los 4.000 mm. El tipo de vegetación dominante es el bosque, caducifolio o perennifolio, pero también se hallan grandes praderas (Cabrera y Willink 1980).

El Distrito de Bosque Caducifolio ocupa la franja oriental del Bosque Subantártico y el clima preponderante es más seco que en el resto de la provincia fitogeográfica. Este distrito está caracterizado por la presencia de ñire (*Nothofagus antartica*), lenga (*Nothofagus pumilio*) y por el ciprés (*Austrocedrus chilensis*) en la sección más septentrional. Los ñires se concentran en sitios bajos y húmedos, mientras que la lenga soporta ambientes más fríos

llegando a ocupar zonas cercanas a los 1.800 m.s.n.m. adquiriendo formas achaparradas. Por otro lado, el ciprés ocupa ambientes entre los 37° y 44° S hacia el este del distrito ya que soporta mejor el calor y la sequía. Así mismo, el radial (*Lomatia hirsuta*), la laura (*Schinus patagonicus*) y el maitén (*Maytenus boaria*) son árboles de gran importancia presentes en este distrito (Cabrera y Willink 1980).

FIGURA 1. Localización geográfica del sitio de muestreo (Pje. El Contra) en la provincia del Neuquén, detallando las provincias fitogeográficas o ecoregiones de la mencionada provincia.

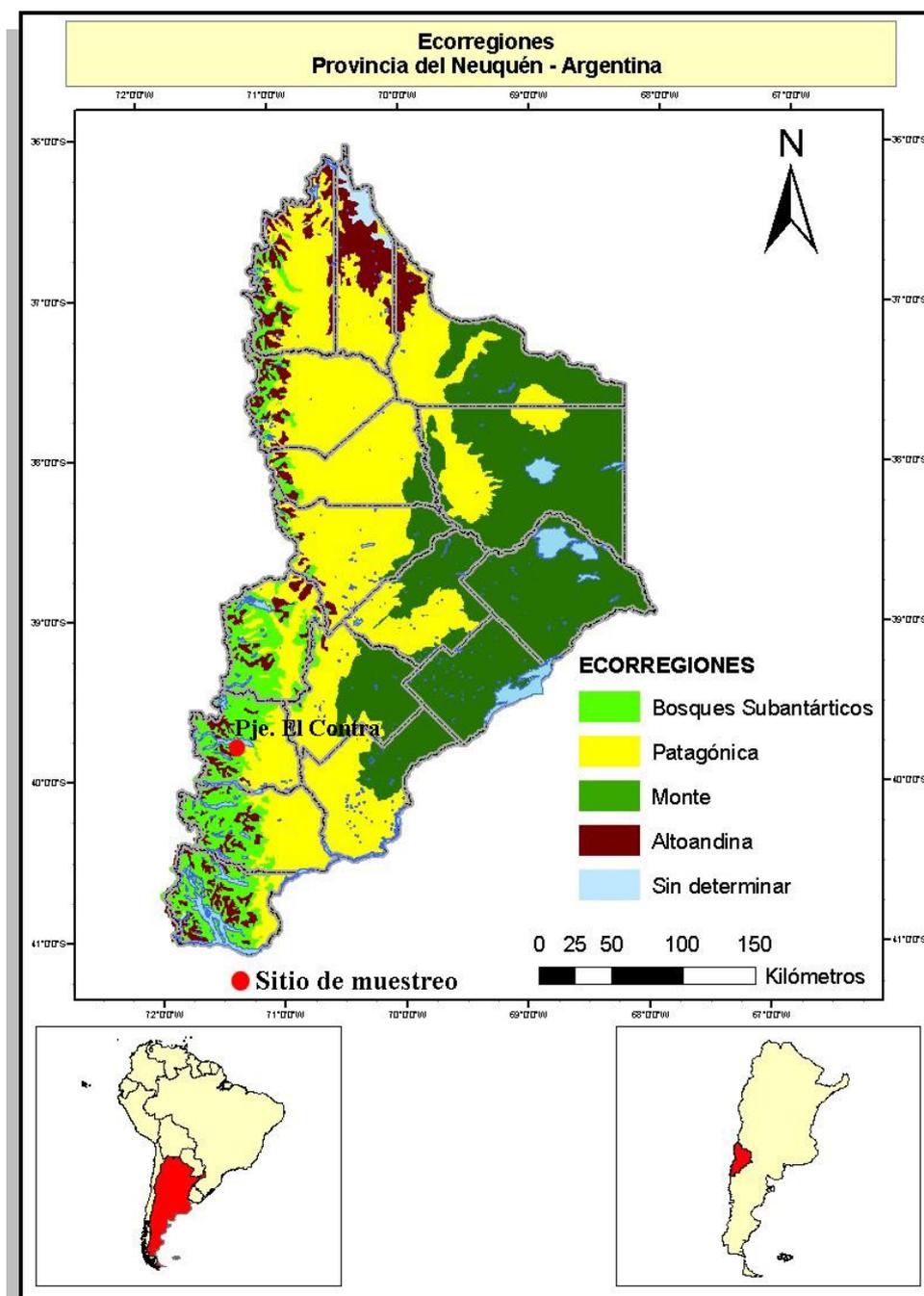
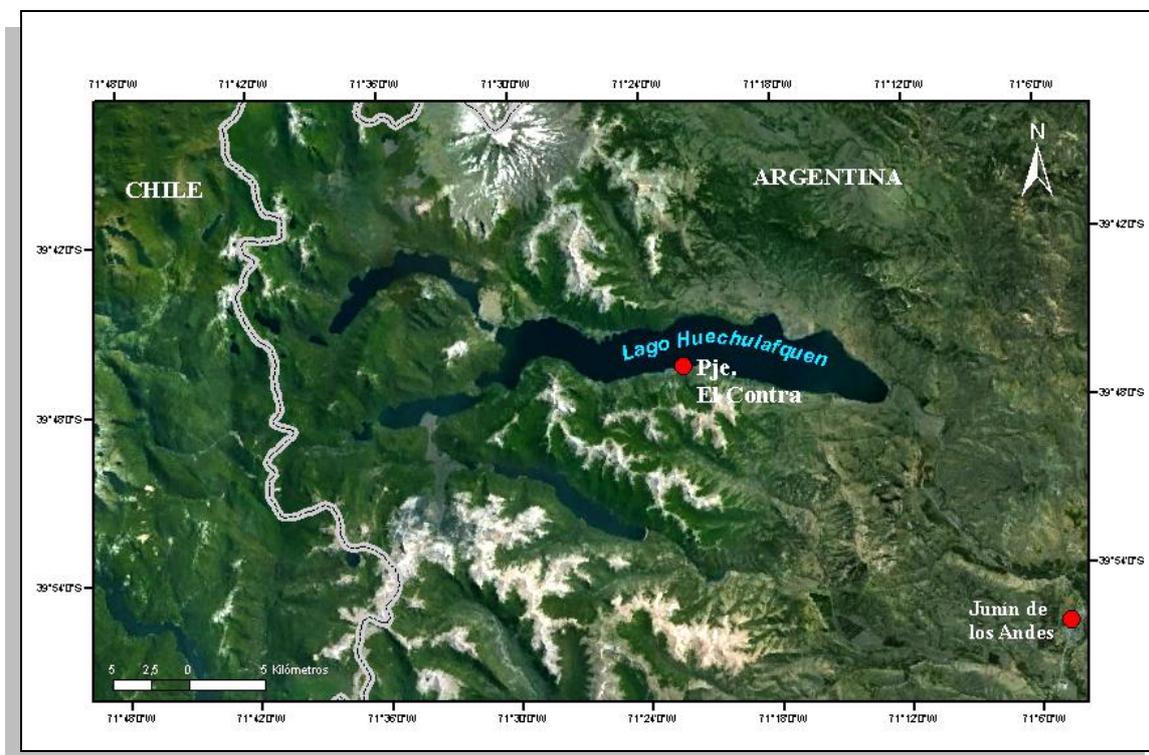


FIGURA 2. Detalle de la ubicación geográfica del Pje. El Contra en la margen sur del Lago Huechulafquen (Parque Nacional Lanín) en la provincia del Neuquén.



El Pje. El Contra se encuentra dentro de la categoría de manejo de Parque Nacional, en la cuenca hidrográfica del Río Chimehuín del Parque Nacional Lanín, contenido dentro de la isohieta de precipitación anual de 1000 mm y entre los 890–900 m.s.n.m. El estudio se llevó a cabo sobre la ladera con exposición norte del Cerro Contra (valle glaciario) en un bosque semiabierto de ciprés y radial con abundante caña colihue (*Chusquea culeou*) seca y con nuevos brotes y renovales, florecida en primavera del año 2000, michay (*Berberis darwini*), algunos claros sin vegetación y parches de coirón (*Festuca* sp. y *Stipa* sp.) (ILUSTRACIÓN 4). También presenta algunas zonas con afloramientos rocosos. Los tipos de suelos para estas laderas de valles glaciarios son los hapludantes típicos y líticos (Funes et al. 2006).

ILUSTRACIÓN 4. Diferentes vistas del paisaje del Paraje El Contra donde se observa el tipo de vegetación nativa dominante.



1.5.1.1 Ambientes peridomésticos rurales del Pje. El Contra.

Los ambientes domiciliarios y peridomésticos rurales del Pje. El Contra, surgen a partir de modificaciones e intervenciones hechas por el hombre sobre el hábitat boscoso previamente original. Estas modificaciones e intervenciones incluyen varias acciones como la remoción de la vegetación para dar lugar a la edificación de diferentes tipos de construcciones como casas, habitaciones, leñeras, letrinas, galpones, depósitos de diversos materiales (fardos, herramientas, etc.) y la creación de áreas periféricas como potreros, corrales, cuadros de pastoreo, invernaderos, huertas y zonas de acumulación de basura y desperdicios.

En la mayoría de los casos, estas construcciones poseen características muy precarias en donde se utilizan materiales de construcción de la zona como madera, barro y caña colihue (ILUSTRACIÓN 5). Debido a la calidad de los materiales y al método de construcción, estas edificaciones rurales son muy permeables a la entrada y salida de roedores. En general, los pobladores realizan remociones sistemáticas de los roedores de sus casas, con trampas de azote o veneno, sin hacer demasiado hincapié en la hermetización de las viviendas para evitar el nuevo ingreso de roedores. Esto es un hecho no menor, ya que el Pje. El Contra está compuesto por 7 núcleos poblacionales y viven aproximadamente 15 personas de manera permanente (J. Sanguinetti, com. pers.) y se han verificado dos casos de SPH a la fecha desde el año 2001.

Respecto de las condiciones ambientales de estas construcciones, como los parámetros de temperatura y humedad, son en general más moderadas respecto de los ambientes

silvestres circundantes sin mostrar una estacionalidad tan marcada como en estos últimos. De manera contraria, la oferta y disponibilidad de alimento (a través de depósitos de forraje, comida, semillas, etc.) es marcadamente menos estacional, continuada en el tiempo y permanentemente abundante.

ILUSTRACIÓN 5. Construcciones domiciliarias y peridomésticas rurales típicas en el Pje. El Contra.



1.6 Metodología general del estudio.

1.6.1 Diseño experimental.

1.6.1.1 Diseño de las Unidades Experimentales.

Para dar cumplimiento a los objetivos y poder poner a prueba las hipótesis de trabajo planteadas para esta tesis, se implementó un sistema constituido por 8 unidades experimentales conformadas, cada una de ellas, por dos hábitats bien diferenciados: silvestre y peridoméstico. Para ello fue necesario generar hábitats modificados (peridomésticos) en la matriz silvestre seleccionada como área de estudio. Cada una de las 8 unidades experimentales quedó entonces constituida por un “Área Doméstica/Peridoméstica”, con 2 galpones peridomésticos artificiales construidos en su interior (hábitat peridoméstico de aquí en adelante), un “Área de Transición” y un “Área Silvestre” (hábitat silvestre de aquí en adelante) (FIGURA 3).

El armado y confección de los 16 galpones peridomésticos totales de las unidades experimentales, comenzó en marzo del 2006 y finalizó en febrero 2007. Cada galpón fue construido de manera sólida pero rústicamente con madera tipo cantonera, varas de caña

colihue y/o algo de chapa galvanizada. El tamaño final de cada galpón fue de 2 m de largo x 2 m de ancho x 1,5 m de alto y la vegetación original alrededor de ellos fue removida (solo en los casos que fue necesario), tal como hubiese sido hecho con la construcción de una vivienda o símil para uso humano (ILUSTRACIÓN 6).

ILUSTRACIÓN 6. Detalle del proceso de construcción de las Unidades experimentales.



En los alrededores cercanos de dichos galpones, se distribuyeron diversos materiales que son de uso común en este tipo de ambientes (restos de madera, restos de chapa, etc.) de manera de ambientar el sitio a semejanza de lo que ocurre realmente en la zona. Por otro lado, el interior de cada galpón fue provisto de un fardo de pasto semi-esparcido, un cuero de oveja, una pequeña leñera y semillas en bolsa de manera de simular también, de la mejor manera posible, las condiciones de un típico galpón o construcción de campo del lugar (ILUSTRACIÓN 7).

Las unidades experimentales fueron dispuestas asegurando una distancia mínima de 500 m entre sí (aproximadamente 10 veces la distancia recorrida promedio de *O. longicaudatus*, que es la especie con la mayor distancia recorrida promedio de la zona (Piudo 2011), de manera de poder asumir comunidades de roedores separadas e independencia entre sitios. Cada unidad experimental adoptó un nombre de acuerdo al nombre del propietario de cada campo seguido de alguna particularidad ambiental o acontecimiento anecdótico (Fa = Franklin araucaria, Fcn = Franklin casa nueva, Ff = Franklin Fer, Fl = Franklin lejos, Fj = Franklin jabalí, Fv = Franklin Viçens, N1 = Nena 1, N2 = Nena 2, ILUSTRACIÓN 8). Vale destacar que los galpones finalmente terminados de todas las unidades experimentales se mantuvieron en terreno durante dos meses (de marzo a mayo del 2007) sin ninguna actividad de muestreo ni otra intervención humana. El objetivo de esta acción fue que los roedores

sigmodontinos de la zona se familiarizaran o aclimataran a la presencia de ese nuevo hábitat peridoméstico disponible. Una vez finalizado este periodo de aclimatación, se dio comienzo a la captura mensual de roedores. Para ello se dispusieron 15 trampas en hábitat peridoméstico (10 trampas en el área doméstica y 5 trampas en el área peridoméstica) cubriendo así un área de 200 m² en todos los casos.

ILUSTRACIÓN 7. Detalles del interior de las unidades experimentales.

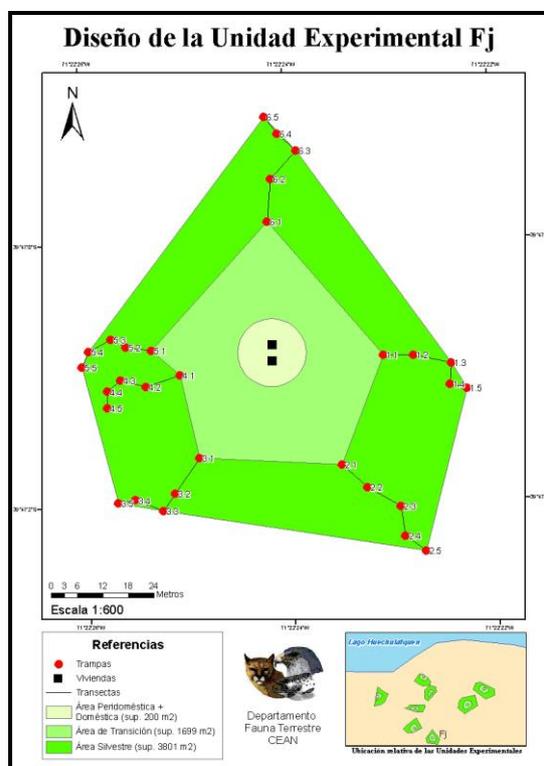
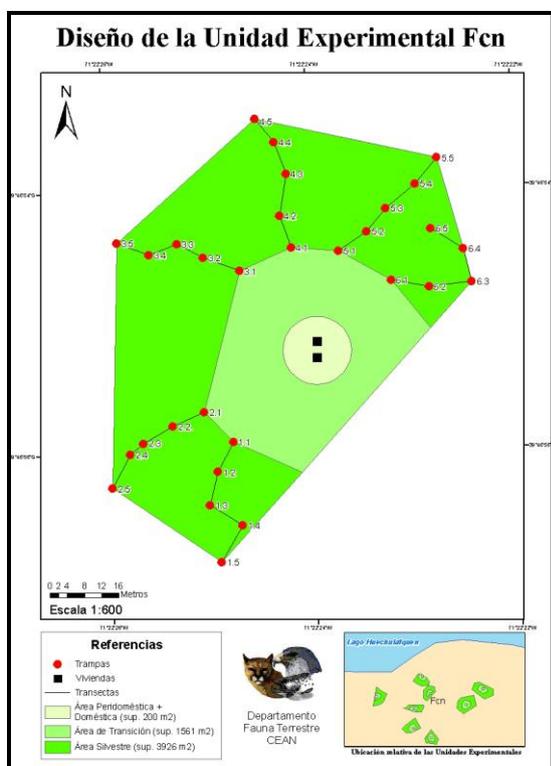
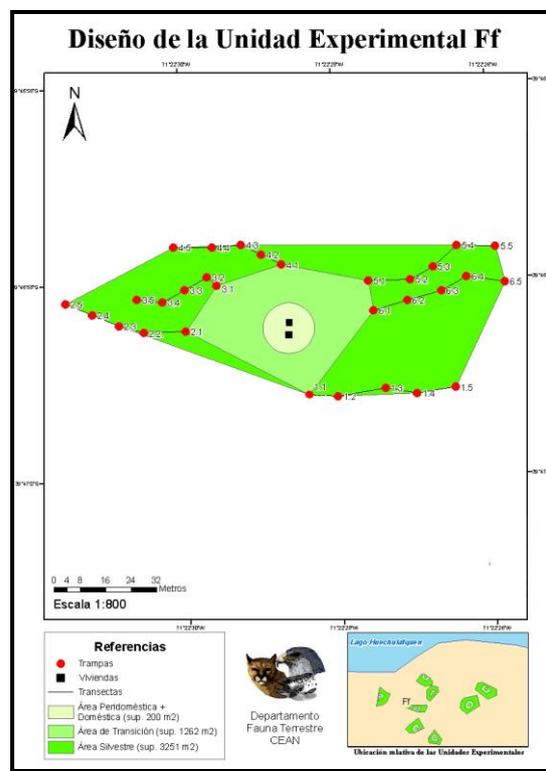
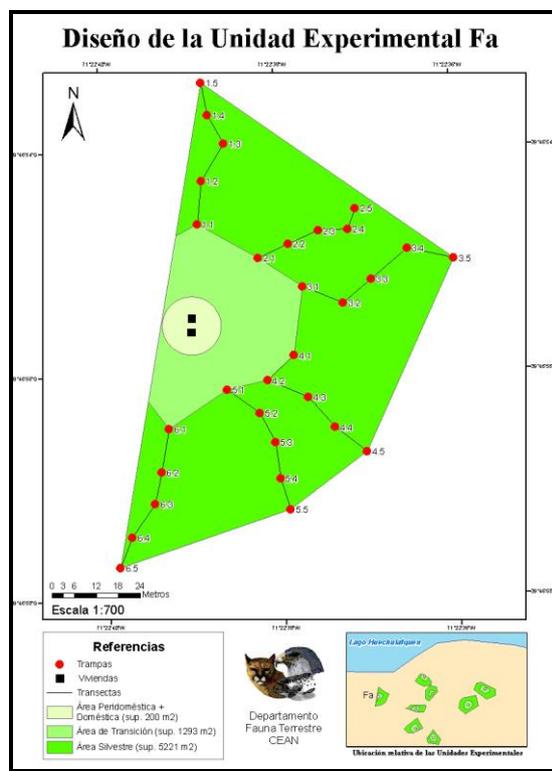


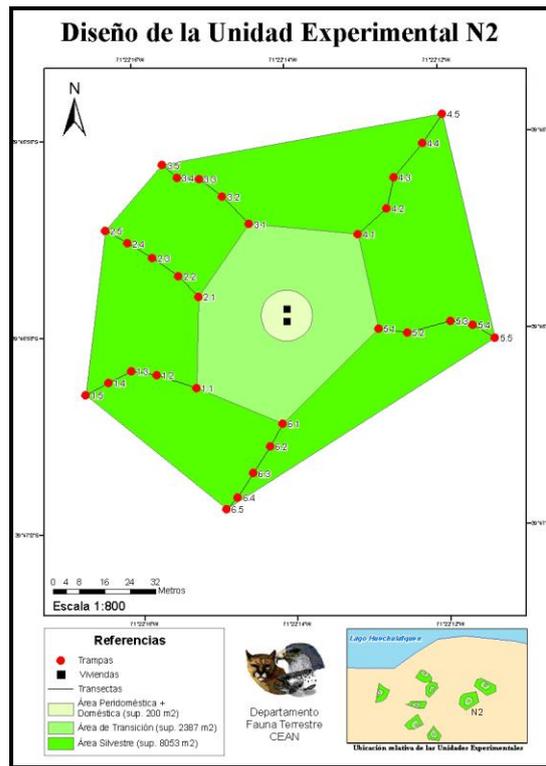
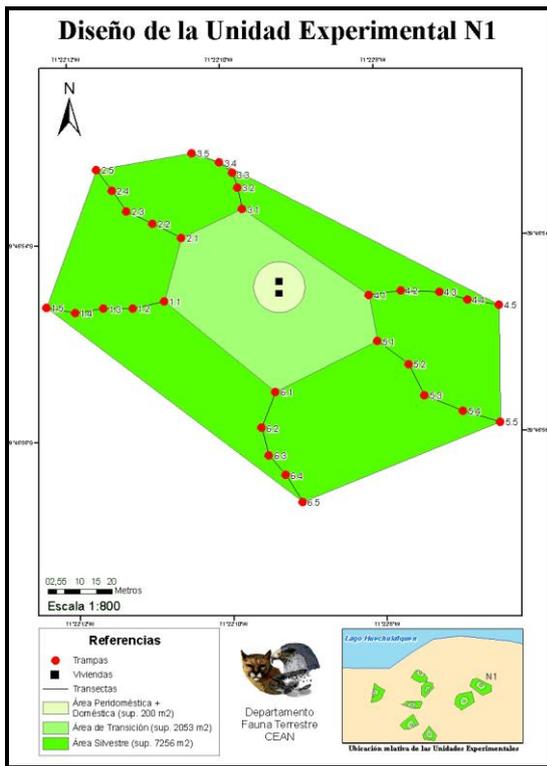
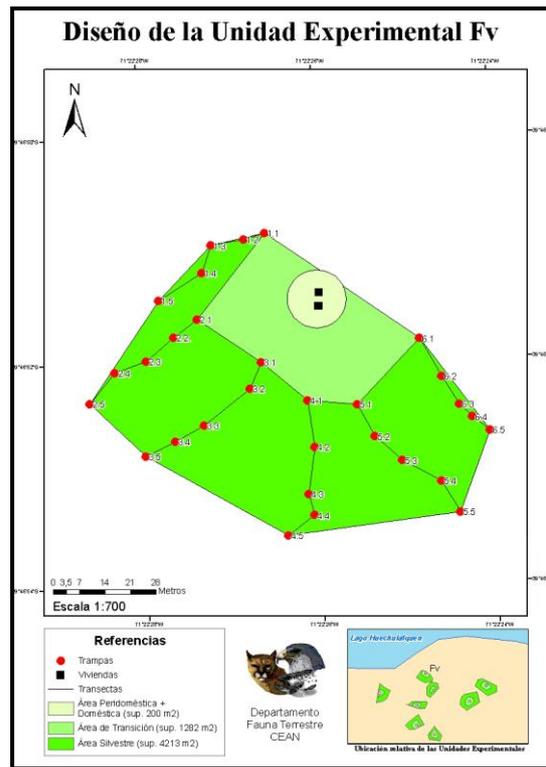
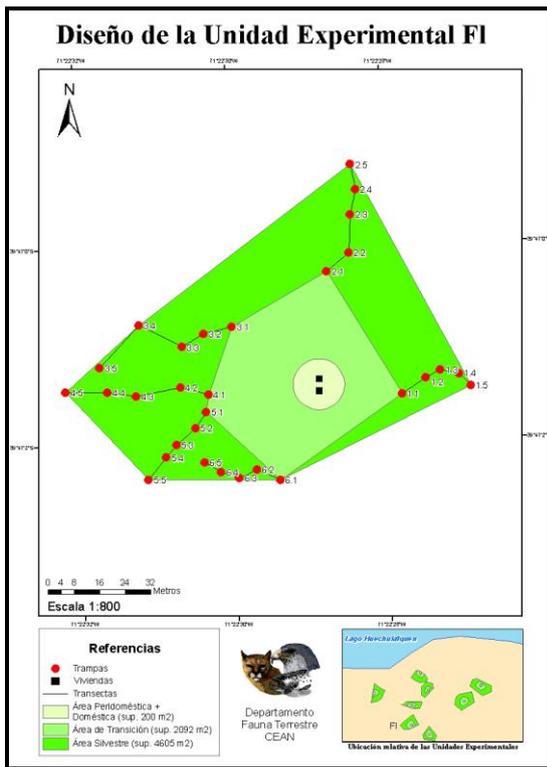
ILUSTRACIÓN 8. Unidades experimentales finalizadas



El área de transición, que junto con el hábitat silvestre estuvo dominado por vegetación original, rodeó completamente el hábitat peridoméstico y no se realizó trampeo de roedores en esa área en ninguna etapa del estudio. Esta área simuló el “*ecotono o interface*” entre un hábitat utilizado por el hombre y el hábitat silvestre. A partir del perímetro externo del área de transición, 6 líneas de 5 trampas cada una (30 trampas en total, separadas por aprox. 10 m) fueron colocadas en diferentes direcciones de acuerdo a la topografía del lugar, conformando así el aparato de trampeo para muestrear el hábitat silvestre. Las trampas de cada una de estas líneas fueron dispuestas en el terreno (diseño en “tela de araña” en la medida en que la geografía y topografía así lo permitió, FIGURA 3) utilizando una brújula, un distanciómetro y un GPS Garmin E-Trex (geo-posicionador satelital) y de manera simultánea con las del hábitat peridoméstico.

FIGURA 3. Diseño de las unidades experimentales con detalle de su ubicación relativa con respecto a las otras unidades experimentales, la disposición de las estaciones de trampeo y de las diferentes áreas [Doméstica y Peridoméstica (hábitat peridoméstico), de Transición y Silvestre (hábitat silvestre)] con sus respectivas superficies, en el Pje. El Contra (Parque Nacional Lanín) entre junio 2007 y enero 2010.





1.6.2 Trampeo y manipulación de roedores.

El trampeo de roedores comenzó en junio 2007 y se extendió hasta enero 2010 inclusive, totalizando 20 eventos de muestreo. Para este trampeo se usaron trampas de aluminio tipo Sherman (8x9x23 cm, HB Sherman Trap Co., Tallahassee, Florida, EE.UU.) de captura viva que fueron mantenidas activas durante tres noches consecutivas en cada evento de muestreo. Dichas trampas fueron cebadas con una mezcla de avena arrollada, grasa vacuna y esencia de vainilla. Durante las temporadas de frío, también fueron provistas de un trozo de algodón para evitar mortalidad por hipotermia del animal capturado. El aparato de muestreo fue revisado una vez al día durante la mañana, reemplazando el cebo y el algodón en caso de ser necesario. Debido a que los muestreos de roedores se realizaron en un área endémica de Hantavirus, el manipuleo y procesamiento de estos mamíferos se realizó siguiendo los lineamientos de bioseguridad estandarizados descritos en Mills et al. (1995) y Kelt et al. (2010)

Se registraron varios parámetros exomorfométricos de cada roedor capturado (sexo, edad, masa corporal y estado reproductivo) y luego fue individualizado mediante la colocación de una caravana metálica numerada (National Band and Tag Co., Newport, Kentucky, EE.UU.). Este procedimiento fue realizado en el mismo sitio de la captura liberando a cada individuo también en ese lugar. La masa corporal de cada individuo se registró utilizando una pesola de escala 0–100 gr (ILUSTRACIÓN 9) y se lo clasificó en condición reproductiva o no reproductiva según sus características morfológicas externas: los machos que presentaron testículos en posición escrotal fueron considerados “reproductivos” y en posición abdominal fueron considerados “no reproductivos”. En cambio, las hembras con vagina perforada, pezones agrandados, preñada (por palpación del abdomen y/o sínfisis púbica abierto o cerrado) y/o lactógena fueron consideradas como “reproductivas”, mientras que las que no poseían las características anteriormente detalladas fueron consideradas como “no reproductivas” (Meserve y Le Boulenger 1987, Guthmann et al. 1997, Piudo 2011).

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 presentaban 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) y no reproductivos se consideraron juveniles. Aquellos individuos de tamaño corporal intermedio que presentaban o no condiciones reproductivas se consideraron roedores subadultos.

ILUSTRACIÓN 9. Trampeo y la manipulación de roedores.



1.7 Estructura de la tesis.

La presente tesis está dividida y organizada en cinco capítulos con diferentes ejes temáticos. En el CAPÍTULO 1 y en virtud de los objetivos e hipótesis planteados, se realiza una introducción general al tema principal de la tesis en donde se abordan tópicos teóricos con relación a la distribución de las especies, uso y selección de hábitat y papel de la competencia en dicha selección. Asimismo, se hace mención a la estructuración de las comunidades y mecanismos de regulación de esa estructura. Del mismo modo y desde el punto de vista zoonótico, se presenta información vinculada con Hantavirus, riesgo de infección en ambientes rurales y especies de roedores sigmodontinos involucradas con esta patología. Finalmente se describe el área y la metodología general de estudio. En el CAPÍTULO 2 se presenta información a cerca de la selección de hábitat denso-dependiente mediante el modelo de isolegs. En este capítulo, el objetivo es investigar los efectos denso-dependientes en la selección de hábitat de *O. longicaudatus*. Asimismo y de manera complementaria, se evalúan dichos efectos para *A. olivaceus* y *A. longipilis*. Para ello se ofrece una introducción y un marco teórico, se describen los objetivos y la metodología empleada, para luego discutir los resultados obtenidos. Siguiendo con este mismo eje, en el CAPÍTULO 3 se detalla información sobre la selección de hábitat denso-dependiente pero a través del modelo de isodaras. Este capítulo se estructura de la misma manera que el anterior en donde el objetivo es explorar eficiencia en extracción de recursos de las distintas especies y estimar efectos competitivos intraespecíficos e interespecíficos (por explotación y por interferencia directa) que estén modelando la selección de hábitat. En el CAPÍTULO 4 se intenta estimar cuantitativamente parámetros de la ecología espacial de las tres especies de roedores y relacionar esta información con el riesgo de infección por ANDV, a través del análisis de las estimaciones de uso de hábitat, movimiento de roedores entre hábitats silvestre

y peridoméstico y áreas de acción. Finalmente, en el CAPÍTULO 5 se presenta una discusión final, una integración de resultados y consideraciones generales en donde se pretende integrar los principales resultados obtenidos en los capítulos anteriores de manera de relacionarlos con el riesgo de contagio por Hantavirus para humanos en ambientes peridomésticos rurales. En este capítulo se tratará de responder las preguntas expresadas en la sección 1.1.7 en base a los resultados obtenidos en los anteriores capítulos.



CAPÍTULO 2

SELECCIÓN DE HÁBITAT DENSO-DEPENDIENTE:

MODELO DE ISOLEGS

2.1 Introducción y marco teórico.

Durante mucho tiempo, los ecólogos trataron de vincular el comportamiento, la dinámica poblacional y las reglas de la organización de la comunidad mediante el uso de teorías de forrajeo óptimo (McArthur y Pianka 1966, Stephens y Krebs 1986, Kamil y Roitblat 1985, Houston 1987, Mellgren y Brown 1987, Holt y Kimbrell. 2007, Valdovinos et al. 2010). Sin embargo, se encontraron con diversas dificultades matemáticas al intentar poner a prueba las teorías de selección de hábitat óptimo en sistemas de múltiples especies. Para solucionar este problema, se desarrolló el modelo de isolegs basado en la teoría de selección de hábitat denso-dependiente. Esta aproximación matemática cualitativa enfrenta un problema multidimensional que es el de cómo un individuo selecciona un hábitat en el marco de la variación en su densidad poblacional y la de las especies con las que interactúa. El modelo de isolegs predice una dinámica no lineal para las especies competidoras, ha posibilitado el descubrimiento de la organización centrífuga de una comunidad y permitió el inicio del estudio de la coevolución de nichos ecológicos (en <http://eebweb.arizona.edu/faculty/mlro/foraging.html>). Este modelo de selección de hábitat a) se basa en el modelo de Distribución Ideal Libre (Fretwell y Lucas 1970, Fretwell 1972), el cual fue explicado en la sección 1.1.3 del CAPÍTULO 1, b) supone que los individuos se van a establecer en aquellos hábitats en donde su adecuación sea máxima, c) asume que a mayor densidad en un hábitat determinado, menor es la adecuación en dicho hábitat y d) y que las diferencias cualitativas y cuantitativas entre hábitats reflejan las diferencias en las densidades de una determinada especie en distintos hábitats.

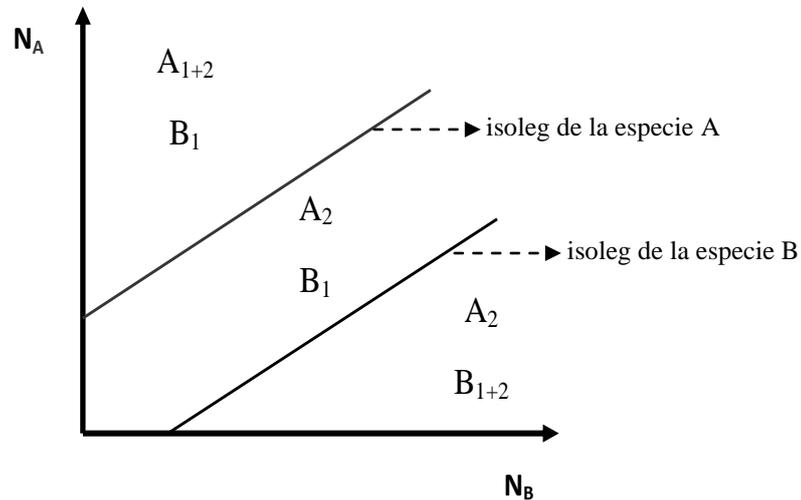
La coexistencia de las especies es una característica necesaria de todas las comunidades biológicas, ya que tiene relevancia en las combinaciones únicas de especies y los niveles de biodiversidad presentes en la naturaleza. Si determinadas especies no fuesen capaces de coexistir en el mismo hábitat, entonces no existirían todos los ecosistemas tan ricos y biodiversos que efectivamente existen. Por lo tanto, una pregunta interesante para abordar sería cómo conviven las especies cuando compiten por los mismos recursos. Una forma de convivencia es la reducción del nivel de competencia entre las especies competidoras mediante la “partición o división” de los recursos dentro de un hábitat (generando convivencia local) o mediante el uso de hábitats diferentes (generando convivencia regional) (Kotler et al. 1993, Ziv et al. 1993, Kotler y Brown 1999). Para los individuos que pueden elegir en que hábitat vivir, la dispersión hacia otro hábitat se convierte en una solución viable para reducir esa competencia (Snyder y Chesson 2003). Este comportamiento a menudo

resulta en una distribución característica de los individuos entre los hábitats en los que una especie dominante ocupa el hábitat de mejor calidad. Paradójicamente, cuando se enfrentan a la competencia en un hábitat de buena calidad, los individuos de las especies más débiles, a menudo logran una mayor adecuación al dispersarse a un hábitat de peor calidad. Este movimiento facilita la convivencia, espacial y temporal, entre las especies competidoras (Guthrie y Moorhead 2002).

En este sentido, el modelo de isolegs es otra extensión de la selección ideal de hábitat y fue desarrollado por Rosenzweig (1981, 1986) para detectar denso-dependencia evaluando sus efectos en un sistema conformado por dos especies. Este modelo conceptual de selección de hábitat denso-dependiente es uno de los modelos más conocido que incorpora los efectos de la competencia interespecífica. El modelo predice las densidades en el que dos especies competidoras deben coexistir en un sistema de dos hábitats y sugiere patrones de organización de la comunidad (Pimm y Rosenzweig 1981, Rosenzweig 1986, 1991, Rosenzweig y Abramsky 1986). Esta teoría, entonces, intenta restablecer el vínculo entre la ecología del comportamiento individual y poblacional y la ecología de la comunidad. Para ello, se trata a la densidad poblacional como la variable principal que predice el comportamiento (Rosenzweig 1986). Una isoleg es una línea de puntos que separa regiones de distinto comportamiento óptimo de elección o selección de hábitat en un espacio de fase determinado por las densidades de dos especies competidoras. Cada especie está caracterizada por una isoleg que separa diferentes regiones de uso de hábitat (Pimm y Rosenzweig 1981, Rosenzweig 1981).

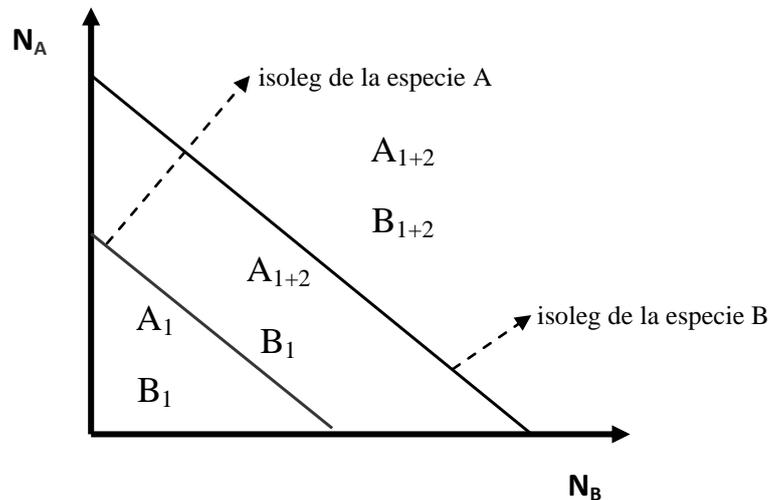
Una de las características o propiedades más relevantes de las isolegs es su pendiente, la razón de cambio en el eje “y” con respecto al cambio en el eje “x”. Ejemplo: en la FIGURA 4 se ilustra la paradójica coexistencia de dos especies competidoras con preferencias de hábitat diferentes en un sistema conformado por dos hábitats y dos especies. En un sistema con la especie A prefiriendo el hábitat 2 y la especie B prefiriendo el hábitat 1. El aumento de la densidad de cada una de las especies tiende a aumentar la selectividad de ambas especies y a reducir el uso del hábitat alternativo por ambas especies dado por competencia interespecífica. Por lo tanto, las isolegs de ambas especies tendrán pendientes positivas. Así, las zonas de mayor interacción y competencia interespecífica son (A_{1+2} y B_1) y (A_2 y B_{1+2}) (Abramsky et al. 1991, 1992, 1994). Queda definida una región central en la FIGURA 4 donde ambas especies coexisten porque no presentan superposición de hábitats (A_2 y B_1).

FIGURA 4. Gráfico de isolegs en un sistema de dos especies (A y B) y dos hábitats (1 y 2) con preferencias de hábitat distintas (la especie A prefiere el hábitat 2 y la especie B prefiere el hábitat 1) (\mathbf{A}_{1+2} = la especie A utiliza los hábitats 1 y 2; \mathbf{B}_{1+2} = la especie B utiliza los hábitats 1 y 2; \mathbf{A}_2 = la especie A utiliza el hábitat 2; \mathbf{B}_1 = la especie B utiliza el hábitat 1).



En la FIGURA 5, la comunidad se organiza bajo un sistema con las dos especies compartiendo preferencias por el hábitat 1. Consecuentemente, al aumentar la densidad de cada especie competidora, sendas selectividades disminuyen haciendo las pendientes de las isolegs negativas. Así, la zona de mayor interacción y competencia interespecífica es (\mathbf{A}_{1+2} y \mathbf{B}_{1+2}). En este ejemplo, la especie B es competitivamente dominante sobre la especie A, ya que la isoleg de B se encuentra más distante del origen del gráfico y soporta mayores densidades intra e interespecíficas antes de comenzar a usar alternativamente los 2 hábitats (1 y 2).

FIGURA 5. Gráfico de isolegs en un sistema de dos especies (A y B) y dos hábitats (1 y 2) con preferencias compartidas por el hábitat 1 (A_{1+2} = la especie A utiliza los hábitats 1 y 2; B_{1+2} = la especie B utiliza los hábitats 1 y 2; A_1 = la especie A utiliza el hábitat 1; B_1 = la especie B utiliza el hábitat 1).



Una forma empírica de obtener las ecuaciones de las isolegs es mediante la regresión de índices de preferencia con la densidad (Rosenzweig y Abramsky 1986). Este modelo es un método analítico y gráfico muy conveniente para el estudio del principio de coexistencia competitiva (Morris 1999).

En cuanto al empleo del modelo de isolegs en comunidades de roedores en Argentina, surgen únicamente los trabajos de Busch et al. (1997) y Hodara et al. (2000) con ensambles de roedores en agroecosistemas pampeanos. Sin embargo y esto es también planteado por Hodara et al. (2000), Busch et al. (1997) enfrentaron el problema de que las “réplicas” utilizadas en los hábitats de campo fueron muy disímiles (maíz, girasol, soja, etc.), lo que pudo aportar más ruido que el deseado al momento de evaluar la selección de dichos hábitats. Este inconveniente fue significativamente mejorado en el estudio de Hodara et al. (2000), aunque si bien trabajaron con “réplicas verdaderas”, el escollo a sortear no fue la calidad sino la cantidad (baja) de réplicas. En este marco, el presente trabajo de tesis se constituye como el primero en indagar aspectos de organización de comunidad denso-dependiente en ensambles de roedores patagónicos, en particular con especies zoonótica y epidemiológicamente relevantes para la salud humana.

2.2 Objetivos.

El objetivo general de este capítulo, es evaluar estacionalmente preferencias de hábitat y detectar la existencia de efectos denso-dependientes en la selección de hábitat en cada una de las tres especies de roedores. Finalmente, también recabar información acerca de la estructura de la comunidad de roedores del Pje. El Contra con el fin de vincularla con alguno

de los modelos de organización de la comunidad propuestos por Morris (1988), lo cual es detallado y discutido en el CAPÍTULO 5).

2.3 Metodología.

Se interpretarán los coeficientes obtenidos de los distintos modelos de regresiones lineales que representen cada uno de los sistemas de dos especies interactuantes: *O. longicaudatus*/*A. longipilis*, *O. longicaudatus*/*A. olivaceus* y *A. longipilis*/*A. olivaceus* en los dos hábitats involucrados (silvestre y peridoméstico) en el ambiente.

2.3.1 Organización general de los datos.

De la misma manera que en Hodara et al. (2000), se asume que la relación entre capturabilidad y abundancia puede variar entre estaciones de año pero no entre hábitats (silvestre y peridoméstico). Es por esta razón que el consecuente análisis de denso-dependencia se realiza estacionalmente para evitar efectos confundidos con los cambios estacionales de densidad y los cambios estacionales en la capturabilidad. En la TABLA 4 se detalla la manera en que se conformaron las diferentes estaciones del año para proseguir con el análisis.

TABLA 4. Estaciones del año conformadas a partir de los meses en los que se realizaron los distintos eventos de trampeo (* indica las estaciones que incluyen más de un mes).

Estación	Meses incluidos
Otoño 2007	junio
Invierno 2007*	julio y septiembre
Primavera 2007*	noviembre y diciembre
Verano 2008*	enero y febrero
Otoño 2008*	abril y mayo
Invierno 2008*	julio y septiembre
Primavera 2008*	octubre y noviembre
Verano 2009*	enero y marzo
Otoño 2009	mayo
Invierno 2009	julio
Primavera 2009*	septiembre y diciembre
Verano 2010	enero

En el caso de las estaciones en que se contaba con más de un evento de trampeo se consideró la suma de los individuos capturados en cada mes para cada combinación de especie y para cada unidad experimental.

2.3.2 Simulaciones Monte Carlo.

Debido a que en número de trampas colocadas en los hábitats peridoméstico y silvestre fue diferente (15 estaciones de trampeo en hábitat peridoméstico y 30 en hábitat silvestre) y con el objeto de obtener tamaños muestrales comparables para cada tipo de hábitat en cada unidad experimental, se realizaron las correspondientes simulaciones Monte Carlo (Abramsky et al. 1990, Hodara et al. 2000). A partir de esto, el número de capturas obtenidas en hábitat peridoméstico fue conservado (hábitat con el menor número de trampas), mientras que las simulaciones se aplicaron para modificar los datos de captura obtenidos en el hábitat silvestre. Para ello se seleccionaron aleatoriamente 15 estaciones de trampeo de las 30 del hábitat mencionado y los datos de captura de esas 15 estaciones fueron registrados.

Por lo tanto, teniendo en cuenta el número de individuos capturados en el hábitat peridoméstico en cada unidad experimental, para cada mes o evento de captura y para todas las combinaciones de las tres especies (OL_{peri} , AO_{peri} , AL_{peri} , $OL+AO_{peri}$, $OL+AL_{peri}$, $AO+AL_{peri}$, $OL+AO+AL_{peri}$, siendo $OL = O. longicaudatus$, $AO = A. olivaceus$ y $AL = A. longipilis$), se generó un número idéntico de números al azar. Cada uno de estos números al azar fue identificado en una tabla de 15x10 números aleatorios construida previamente (150 números al azar en total). Seguidamente se sumó por cada una de las diez columnas las veces en que alguno de los números generados al azar en primera instancia apareció en ella. Luego se promedió esa suma de números obtenida para cada columna de modo de obtener el nuevo número promedio de capturas para el hábitat silvestre obtenido por simulación de Monte Carlo. Es decir, este procedimiento se repitió 10 veces y el número promedio de animales de todas las especies obtenido a partir de esas 10 simulaciones de Monte Carlo fue utilizado para estimar la densidad en cada hábitat, así como también los índices de preferencia (ver Ecuación 1). La técnica de Monte Carlo, entonces, permitió obtener un número comparable de capturas del hábitat silvestre con su respectivo peridomicilio en cada unidad experimental para cada período del año.

2.3.3 Índices de preferencia y densidades globales.

A partir de este punto y ya con los números obtenidos a través de esta simulación Monte Carlo, se procede al cálculo de índices de preferencia y densidades globales. Los índices de preferencia (IP) pueden ser estimados como lo indica la Ecuación 1.

Ecuación 1

$$IP_{i\ sil} = \frac{\left(\#capturas_{i\ sil} \right)}{\left(\#capturas_{i\ sil} + \#capturas_{i\ peri} \right)} \cdot \frac{D_{i\ sil}}{D_{i\ sil} + D_{i\ peri}}$$

en donde i es una especie determinada, $peri$ y sil son los dos tipos de hábitats y D son las estimaciones de densidad (para el hábitat peridoméstico son las capturas obtenidas y para el hábitat silvestre es el número promedio de capturas obtenido luego de la simulación Monte

Carlo). Estos índices de preferencia son obtenidos para cada hábitat y para cada temporada del año. A partir de aquí, se estiman las densidades globales de cada especie (DG_i), según lo indica la Ecuación 2.

Ecuación 2
$$DG_i = D_{i\ peri} \times \% \ area_{\ peri} + D_{i\ sil} \times \% \ area_{\ sil}$$

en donde $D_{i\ peri}$ es la densidad de la especie i en el hábitat peridoméstico, $D_{i\ sil}$ es la densidad de la especie i en el hábitat silvestre. Cada una de esas dos abundancias están ponderadas de acuerdo al porcentajes del área ocupada por el hábitat peridoméstico y por el hábitat silvestre en el total de la unidad experimental ($\% \ area_{\ peri}$ o $\% \ area_{\ sil}$). Este porcentaje que ocupa cada hábitat puede verse en la TABLA 5. El detalle específico de cada una de estas superficies en m^2 puede obtenerse de la FIGURA 3 (CAPÍTULO 1). Estas densidades globales son obtenidas para cada temporada del año.

TABLA 5. Porcentaje de la superficie de cada unidad experimental discriminado en porcentaje del área ocupada por el hábitat silvestre y por el hábitat peridoméstico, en el Pje. El Contra (Parque Nacional Lanín) entre junio 2007 y enero 2010.

Unidad experimental	% silvestre	% peridomicilio
F1	95,84	4,16
Fj	95,24	4,76
Ff	94,21	5,79
Fa	96,32	3,68
Fcn	95,16	4,84
Fv	95,47	4,53
N2	97,58	2,42
N1	97,32	2,68

2.3.4 Regresiones lineales simples entre los Índices de preferencia y las densidades globales intraespecífica (competencia intraespecífica).

La Ecuación 3 relaciona la densidad poblacional de una especie dada en un determinado hábitat (en este caso en el silvestre) y la preferencia de esta especie por ese mismo hábitat. En el presente estudio, el hábitat del cual se calcula el índice de preferencia para cada especie en cada estación del año, es el hábitat en donde dicha especie sea más abundante. Esta ecuación brinda la posibilidad de estimar el efecto de la competencia intraespecífica en el proceso de selección del hábitat.

Ecuación 3

$$IP_{A.sil} = a - bDG_A$$

en donde $IP_{A.sil}$ es el índice de preferencia de la especie A por el hábitat silvestre, a es el intercepto y b es el coeficiente de competencia intraespecífico, DG_A es la densidad global de la especie A (según Ecuación 2). Estos coeficientes se estiman a partir de regresiones lineales simples. Estos análisis se realizaron para cada una de las tres especies en cada una de las cuatro temporadas del año.

2.3.5 Isolegs y regresiones lineales múltiples entre los Índices de preferencia y las densidades globales de esas especies y de sus competidoras.

En el marco del modelo de isolegs, se puede estimar empíricamente su pendiente asumiendo que la selectividad varía linealmente con la densidad. Partiendo de la ecuación de índice de preferencia de la especie A por el hábitat silvestre (Ecuación 3), bajo un modelo de Preferencias de Hábitat distintas, la ecuación que relaciona la densidad poblacional de ambas especies interactuantes es la Ecuación 4:

Ecuación 4

$$IP_{A.sil} = a - bDG_A + b\alpha DG_B$$

en donde $IP_{A.sil}$ es el índice de preferencia de la especie A por el hábitat silvestre, a es el intercepto, b es el coeficiente de competencia intraespecífico, DG_A y DG_B son las densidades globales de las especies A (intraespecífica) y B (interespecífica), y $b\alpha$ es el coeficiente de competencia interespecífica. Para el presente sistema de estudio, cada especie cohabita con otras dos especies, por lo que se llevarán a cabo dos regresiones lineales múltiples por especie por estación del año. La isoleg de la especie A (Ecuación 5) se obtiene del rearrreglo de la Ecuación 4.

Ecuación 5

$$DG_A = \frac{a - IP_{A.sil}}{b} + \alpha DG_B$$

en donde el primer término de la ecuación es el intercepto y α es ahora la pendiente de la isoleg de la especie A.

Estos modelos de isolegs fueron desarrollados por Rosenzweig (1986) como una manera de detectar denso-dependencia y sus efectos en la selección de hábitat para un sistema conformado por dos especies en varios hábitats que conforman el ambiente heterogéneo. Entonces, una isoleg es una línea curva en un gráfico que representa un comportamiento óptimo de elección o selección en un espacio de fase cuyos ejes son las densidades de dos especies. La forma empírica de estimar las ecuaciones de las isolegs es a partir de regresiones lineales entre los índices de preferencia y las densidades globales de esas especies interactuantes (Rosenzweig y Abramsky 1986). En este sentido y teniendo en cuenta que la preferencia de hábitat se verifica realmente en ausencia de competidores o cuando éstos son raros. Rosenzweig y Abramsky (1985, 1986) y Abramsky et al. (1990) proponen evaluar el intercepto resultante de las regresiones para detectar preferencias de hábitat, mientras que las pendientes de dichas regresiones describen la relación entre esa selección y la densidad global. Por lo tanto, si el intercepto de la ecuación de regresión es significativamente diferente de 0,5, significará que existe una preferencia en ausencia de competidores tanto intra como interespecíficos. Asimismo, la selección de hábitat denso-dependiente intraespecífica se verificará cuando el coeficiente (b) de la Ecuación 4 sea significativamente negativo y denso-dependencia interespecífica cuando el coeficiente $b\alpha$ de la mencionada ecuación es estadísticamente significativo [positivo bajo un modelo de Preferencias de Hábitat distintas y negativo bajo un modelo de Preferencias de Hábitat compartidas, ver Morris (1988)].

Cuando las ordenadas al origen resulten estadísticamente significativas, se procede a estimar la preferencia de hábitat a partir de los intervalos de confianza (IC) al 95% utilizando la Ecuación 6.

Ecuación 6 $IC = \text{Intercepto} \pm ES \times t_{1-\alpha, N-3}$

en donde ES es el error estándar del intercepto estimado y $t_{1-\alpha, N-3}$ es el valor crítico (donde el valor t de Student posee un determinado $1-\alpha$ nivel de confianza y $N-3$ grados de libertad). En el caso de este estudio, las regresiones son entre los índices de preferencia del hábitat silvestre (variable dependiente) y las densidades globales de dos especies (variables predictoras o independientes), y los resultados que se pueden obtener a partir de la estimación de esos intervalos se resumen en las siguientes tres opciones:

- ✓ Se verifica igual preferencia de hábitats cuando el IC del índice de preferencia incluye al 0,5.
- ✓ Se verifica una preferencia por el silvestre cuando el límite inferior de ese IC es mayor a 0,5.

- ✓ Se verifica una preferencia por el hábitat peridoméstico cuando el límite superior de ese IC es menor a 0,5.

2.3.6 Índice de selectividad de Simpson transformado.

Una de las maneras de abordar estudios de preferencias por el hábitat es la regresión de índices de preferencia con densidades globales intraespecíficas, pero muchos índices de selectividad decrecen cuando las densidades aumentan (Busch et al. 1997, Hodara et al. 2000), es decir, son denso-dependientes en sí mismos por lo que se hacen poco apropiados para estimar selección de hábitat denso-dependiente. Una solución a este problema fue propuesta por Rosenzweig y Abramsky (1985) usando el Índice de selectividad de Simpson transformado (Y'). Cuando se regresa Y' con la densidad poblacional intraespecífica menos uno ($N-1$), toda estrategia de selectividad aparece como una línea que intercepta el origen con una pendiente, la cual representa la verdadera selectividad (Hodara et al. 2000). En esta regresión, las pendientes de las curvas resultantes representan los índices de selectividad. Por lo tanto, se espera una pendiente igual a cero en ausencia de selectividad mientras que diferentes valores positivos de esa pendiente se ajustan a diferentes niveles de selección. La hiperdispersión (especies socialmente organizadas pero con comportamiento territorial marcado) es detectada cuando las pendientes son negativas.

Rosenzweig y Abramsky (1985) definen al valor esperado de Y' para una población con densidad N y cualquier estrategia de selección (P_i) como muestra la Ecuación 7:

$$\text{Ecuación 7} \quad \xi = \frac{Y'}{N-1} \times \left(\sum_{i=1}^m IP_i^2 - 1 \right)$$

en donde N es la densidad global de la especie que puede ser calculada usando el denominador de la Ecuación 1, m es el número de hábitats utilizados, IP_i es el índice de preferencia calculado usando la Ecuación 3 para cada especie, $N-1$ es la abscisa, $(\sum IP_i^2)$ son las estrategias de selección y $(m\sum IP_i^2 - 1)$ es la pendiente (el verdadero índice de selección). Del análisis de esta regresión entre Y' (variable dependiente) y $N-1$ (variable predictora), surge que si la selectividad no cambia con el aumento de la densidad, se verifica una relación lineal positiva entre Y' y la densidad poblacional menos uno (modelo lineal). Pero si se detecta curvilinealidad obtenida a partir de regresiones polinómicas de segundo grado donde la variable respuesta es el índice de selectividad de Simpson transformado y la variable independiente es la densidad global -1, entonces se verifica la selección de hábitat denso-dependiente (modelo cuadrático). Por lo tanto, si la pendiente es positiva (coeficiente lineal del modelo cuadrático), solo se verifica relación lineal entre ambas variables. Pero si hay un término cuadrático significativamente negativo, se confirma efecto de denso-dependencia en la selección de hábitat (Rosenzweig y Abramsky 1985). Sin embargo, este índice posee la limitación de que detecta desigualdades en la distribución del hábitat pero no discrimina entre estas desigualdades. Respecto de los modelos lineales y cuadráticos antes mencionados, se

usó el criterio de información de Akaike (AIC) para seleccionar al modelo de mejor ajuste en cada caso. En este sentido, se seleccionó el modelo con el valor de AIC más bajo (Akaike 1973, Hodara et al. 2000)

2.4 Resultados.

2.4.1 Resultados generales.

Luego de finalizados los 20 eventos de trampeo, 805 roedores totales de 8 especies fueron capturados 1.623 veces con un esfuerzo de captura de 7.200 trampas noche. A partir de estos datos surge que *O. longicaudatus* fue el roedor más frecuentemente capturado (48,07%) seguido de *A. longipilis* con el 34,78%. De manera global, se verifica que *O. longicaudatus*, *A. longipilis* y *A. olivaceus* son las especies más capturadas del ensamble. Entre las tres especies acumulan el 94,78% del total de las capturas nuevas para todo el ensamble de roedores (TABLA 6).

TABLA 6. Número de individuos capturados discriminado por especies, detallando el número de recapturas y el porcentaje de capturas de cada especie del el total de las capturas nuevas en el Pje. El Contra (Parque Nacional Lanín) entre junio 2007 y enero 2010.

Especie	N° individuos capturados	N° de recapturas	N° total de capturas	% del total de capturas nuevas
<i>O. longicaudatus</i>	387	273	660	48,07
<i>A. longipilis</i>	280	464	744	34,78
<i>A. olivaceus</i>	96	75	171	11,93
<i>R. rattus</i>	33	0	33	4,10
<i>L. micropus</i>	6	5	11	0,75
<i>C. macronyx</i>	1	1	2	0,12
<i>G. valdivianus</i>	1	0	1	0,12
<i>I. tarsalis</i>	1	0	1	0,12
TOTAL	805	818	1.623	100

(*R. rattus* = *Rattus rattus*, *I. tarsalis* = *Iremomys tarsalis*)

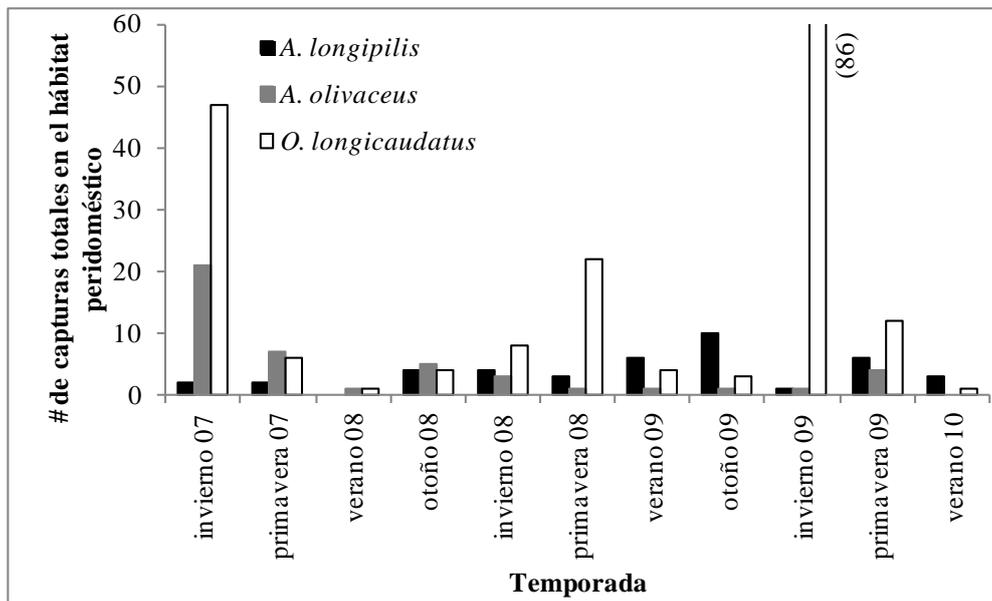
De los 20 eventos de trampeo realizados en este estudio, *O. longicaudatus* fue la especie más capturada en hábitats peridomésticos (9 ocasiones, 45% del total). Comparativamente, *A. longipilis* y *A. olivaceus* resultaron ser las especies más frecuentemente capturadas en un 20% (n = 4) y 15% (n = 3) respectivamente del total de los eventos de trampeo. Es decir, *O. longicaudatus* fue capturada 2,25 y 3 veces más que *A. longipilis* y *A. olivaceus* respectivamente en este hábitat (FIGURA 6A).

Para el caso de hábitat silvestre, *A. longipilis* fue la especie más capturada (15 ocasiones, 75% del total). Asimismo, *O. longicaudatus* y *A. olivaceus* resultaron ser las especies más frecuentemente capturadas en un 5% (n = 1) y 15% (n = 3) respectivamente del

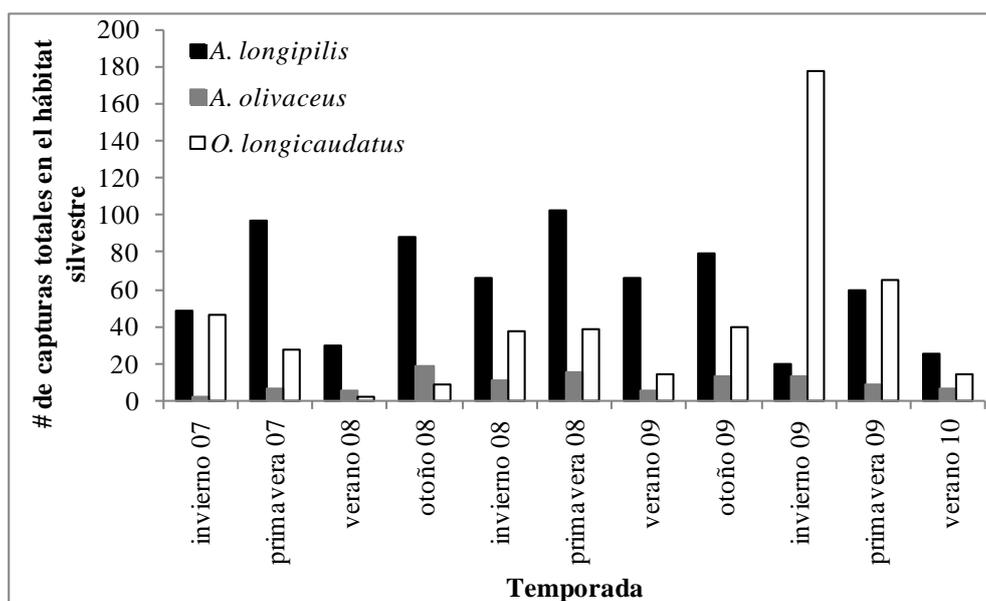
total de los eventos de trampeo. Es decir, *A. longipilis* fue capturada 15 y 5 veces más que *O. longicaudatus* y *A. olivaceus* respectivamente en este hábitat. Por otro lado, *A. olivaceus* no mostró una tendencia a ser más capturado en ninguno de los dos hábitats en ningún momento del año (FIGURA 6B).

FIGURA 6. Número de capturas totales (capturas y recapturas) en **A)** hábitat peridoméstico y **B)** silvestre, discriminado por temporada y por año para *O. longicaudatus*, *A. olivaceus* y *A. longipilis*, en el Pje. El Contra (Parque Nacional Lanín) entre junio 2007 y enero 2010. Para el gráfico A, entre paréntesis se detalla los individuos capturados para *O. longicaudatus* durante el invierno 09.

A



B



2.4.2 Regresiones lineales simples entre el índice de preferencia vs. la densidad global intraespecífica.

Abrothrix longipilis fue la única especie que mostró un claro patrón de preferencia por el hábitat silvestre en todas las estaciones del año, ya que las ordenadas al origen oscilaron entre 0,813 (en primavera) y 1 (en verano). De acuerdo a los intervalos de confianza para estos valores, esta especie prefiere el hábitat silvestre a densidades cercanas a cero durante todo el año, ya que el límite inferior de esos intervalos son mayores a 0,5 en todos los casos (es válido recordar la interpretación de los resultados de la Ecuación 6 más arriba). Por otro lado y a diferencia de la especie anterior, *O. longicaudatus* y *A. olivaceus* no mostraron una preferencia particular por ningún hábitat durante el invierno, primavera y verano, ya que si bien los interceptos de las regresiones fueron estadísticamente significativos para esas estaciones, los intervalos de confianza incluían al valor de 0,5 lo que demuestra que no hay una preferencia de hábitat a densidades cercanas a cero en estos tres momentos del año. A modo comparativo con *A. longipilis*, las ordenadas al origen para *O. longicaudatus* oscilaron entre 0,489 (en primavera) y 0,879 (en otoño) y entre 0,528 (en invierno) y 0,774 (en otoño) para *A. olivaceus*. En cambio durante otoño, se podría considerar que estas dos últimas especies prefieren el hábitat silvestre. Esto se evidencia empíricamente a través del valor que adopta el límite inferior del intervalo de confianza del intercepto, el cual es mayor a 0,5 para *O. longicaudatus*, mientras que *A. olivaceus* pretende mostrar una preferencia por dicho hábitat ya que, aunque el intervalo de confianza incluye al 0,5, tiene su límite superior relativamente alto y alejado de 0,5 (TABLA 7).

Respecto de los coeficientes competitivos de las regresiones y su significancia estadística, se deduce que tanto *O. longicaudatus* como *A. longipilis* no experimentan efecto

competitivo intraespecífico alguno a la hora de seleccionar el hábitat en ningún momento del año. Sin embargo, algo diferente ocurre con *A. olivaceus*, a pesar de no experimentar efecto competitivo intraespecífico al seleccionar el hábitats durante la mayor parte del año (primavera, otoño e invierno), si se verifica tal efecto en el verano ($b = -24,224$, p-valor = 0,031, TABLA 7). Es decir, que durante la época estival, la decisión de seleccionar un hábitat determinado por parte de un individuo de *A. olivaceus*, estará influenciada por el efecto competitivo de sus conespecíficos.

TABLA 7. Estimadores de los parámetros de las regresiones lineales simples de los Índices de preferencia vs. Densidades globales, en el Pje. El Contra (Parque Nacional Lanín) entre junio 2007 y enero 2010. En todos los casos, la variable dependiente fue el Índice de preferencia por el hábitat silvestre para la especie en cuestión [DG = densidad global, OL = *O. longicaudatus*, AO = *A. olivaceus*, AL = *A. longipilis*, B = valor del intercepto o el coeficiente de competencia intraespecífica, dependiendo el caso, t = estadístico, n = tamaño muestral (número de unidades de muestreo para la misma temporada dada durante el periodo de muestreo), en “**negrita**” se resaltan los valores estadísticamente significativos].

Temporada (n)	Variables	Coeficientes no estandarizados		t	p-valor	95,0% Intervalo de confianza para B	
		B	Error Estándar			Límite inferior	Límite superior
Primavera (22)	Intercepto	0,489	0,120	4,076	0,001	0,239	0,738
	DG _{OL}	2,327	2,297	1,013	0,322	-2,449	7,104
Verano (14)	Intercepto	0,685	0,230	2,975	0,012	0,183	1,188
	DG _{OL}	-0,256	22,121	-0,012	0,991	-48,455	47,942
Otoño (12)	Intercepto	0,879	0,112	7,822	0,001	0,632	1,126
	DG _{OL}	-0,264	1,310	-0,201	0,844	-3,146	2,619
Invierno (24)	Intercepto	0,595	0,081	7,335	0,001	0,427	0,763
	DG _{OL}	-0,040	0,260	-0,155	0,878	-0,580	0,499
Primavera (12)	Intercepto	0,558	0,182	3,074	0,009	0,166	0,950
	DG _{AO}	6,944	7,500	0,926	0,371	-9,259	23,146
Verano (14)	Intercepto	0,596	0,149	4,000	0,002	0,272	0,921
	DG _{AO}	-24,224	9,926	2,440	0,031	-45,852	2,597
Otoño (13)	Intercepto	0,774	0,165	4,692	0,001	0,423	1,126
	DG _{AO}	-0,902	3,834	-0,235	0,817	-9,074	7,269
Invierno (18)	Intercepto	0,528	0,158	3,338	0,005	0,186	0,870
	DG _{AO}	5,287	4,132	1,280	0,223	-3,638	14,213
Primavera (15)	Intercepto	0,813	0,127	6,393	0,001	0,538	1,088
	DG _{AL}	0,527	1,038	0,508	0,620	-1,715	2,770
Verano (17)	Intercepto	1,001	0,063	15,848	0,001	0,866	1,136
	DG _{AL}	-1,739	0,879	-1,977	0,067	-3,613	0,135
Otoño (10)	Intercepto	0,899	0,108	8,295	0,001	0,660	1,137
	DG _{AL}	-0,212	0,668	-0,318	0,757	-1,682	1,258
Invierno (15)	Intercepto	0,971	0,064	15,237	0,001	0,833	1,109
	DG _{AL}	-1,240	0,859	-1,444	0,172	-3,095	0,615

2.4.3 Regresiones lineales múltiples entre el índice de preferencia vs. la densidad global intra e interespecífica y estimación de las pendientes de las isolegs.

En esta sección, tal vez sea pertinente tener presente el aspecto de Ecuación 4 y la Ecuación 5, para recordar que en dichas ecuaciones a es el intercepto de la regresión, b es el coeficiente de competencia intraespecífica y $b\alpha$ es el coeficiente de competencia interespecífica. La TABLA 8 muestra dichos coeficientes para cada una de las regresiones lineales múltiples en cada temporada del año, que luego fueron utilizados para la construcción de las ecuaciones y gráficos de las diferentes isolegs, que se muestran al final de cada una de las siguientes cuatro secciones (2.4.3.1, 2.4.3.2, 2.4.3.3 y 2.4.3.4). Para todos los gráficos de isolegs que se muestran en este capítulo, vale aclarar que las isolegs lineales suponen que el efecto *per cápita* de los competidores es constante, mientras que una isoleg curvilínea o no lineal supondría un efecto *per cápita* dependiente de la densidad del competidor.

TABLA 8. Estimadores de los parámetros de la Ecuación 5 (a , b y $\alpha*b$) obtenidos a partir de las regresiones lineales múltiples entre índices de preferencia por el hábitat silvestre y las densidades globales intra e interespecíficas para A) primavera, B) verano, C) otoño e D) invierno, en el Pje. El Contra (Parque Nacional Lanín) entre junio 2007 y enero 2010 (IP_{sil} = Índice de preferencia por el hábitat silvestre, DG_{intra} = densidad global intraespecífica, DG_{inter} = densidad global interespecífica, OL = *O. longicaudatus*, AO = *A. olivaceus*, AL = *A. longipilis*, en “negrita” se resaltan los valores estadísticamente significativos). En este punto, vale tener presente la configuración de la Ecuación 4 ($IP_{A\ sil} = a - bDG_A + b\alpha DG_B$) y de la Ecuación 5 ($DG_A = \frac{a - IP_{A\ sil}}{b} + \alpha DG_B$)

A

Estación	IP_{sil}	DG_{intra}	DG_{inter}	a	b	$b\alpha$
PRIMAVERA	OL	OL	AO	0,53	-2,24	-1,77
	OL	OL	AL	0,56	-1,54	-1,26
	AO	AO	OL	0,70	8,15	-3,77
	AO	AO	AL	0,75	9,47	-2,66
	AL	AL	OL	0,94	1,07	-3,99
	AL	AL	AO	0,79	0,29	3,10

B

Estación	IP _{sil}	DG _{intra}	DG _{inter}	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>ba</i>
VERANO	OL	OL	AO	0,84	0,04	-16,32
	OL	OL	AL	0,79	15,45	-4,84¹
	AO	AO	OL	0,52	25,17²	10,39
	AO	AO	AL	0,70	20,33	-0,95
	AL	AL	OL	1,01	-0,58	-14,75³
	AL	AL	AO	1,03	-1,74	-2,89

¹p-valor = 0,038, ²p-valor = 0,026 y ³p-valor = 0,041

C

Estación	IP _{sil}	DG _{intra}	DG _{inter}	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>ba</i>
OTOÑO	OL	OL	AO	0,86	-0,47	1,28
	OL	OL	AL	0,95	0,15	-1,02
	AO	AO	OL	0,77	-1,73	1,10
	AO	AO	AL	0,88	-0,69	-1,34
	AL	AL	OL	0,89	-0,22	0,10
	AL	AL	AO	0,88	-0,36	1,56

D

Estación	IP _{sil}	DG _{intra}	DG _{inter}	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>ba</i>
INVIERNO	OL	OL	AO	0,64	-0,03	-2,68
	OL	OL	AL	0,65	-0,10	-1,13
	AO	AO	OL	0,51	4,97	0,19
	AO	AO	AL	0,59	5,88	-2,20
	AL	AL	OL	0,95	-1,19	0,14
	AL	AL	AO	0,97	-1,24	-0,02

En la sección de Anexos de esta tesis (luego de Bibliografía) se detallan las tablas completas de ANOVAs de las regresiones lineales múltiples entre el índice de preferencia por el hábitat silvestre de una especie determinada y las densidades globales intra e interespecíficas para las diferentes temporadas del año (primavera: ANEXO 1 al ANEXO 6, verano: ANEXO 7 al ANEXO 12, otoño: ANEXO 13 al ANEXO 18, invierno: ANEXO 19 al ANEXO 24) que se utilizaron para la interpretación de los resultados de las siguientes cuatro secciones. Para la interpretación de dichos resultados, las dos regresiones para cada especie (ya que el término densidad global interespecífica es para dos especies) por temporada se denominaron de manera distinta (dos modelos para cada una de las tres especies, en total seis modelos diferentes por temporada). Así por ejemplo, para la regresión lineal múltiple entre IP_{sil_{OL}} vs. DG_{OL} y DG_{AO} lo mencionaré como “**modelo OL-AO**” y para la regresión lineal múltiple entre IP_{sil_{OL}} vs. DG_{OL} y DG_{AL} lo mencionaré como “**modelo OL-AL**”.

2.4.3.1 Efectos competitivos intra e interespecíficos y gráficos de isolegs en primavera.

Si bien el intercepto es significativamente distinto a cero en ambas regresiones para *O. longicaudatus* ($\text{intercepto}_{\text{modelo OL-AO}} = 0,529$, $\text{IC}_{\text{intercepto}} = 0,259-0,800$, $t = 4,080$, $p\text{-valor} = 0,001$ e $\text{intercepto}_{\text{modelo OL-AL}} = 0,560$, $\text{IC}_{\text{intercepto}} = 0,305-0,815$, $t = 4,588$, $p\text{-valor} < 0,001$), el intervalo de confianza incluye a 0,5 en ambos casos. Esto muestra que durante la primavera esta especie no prefiere ninguno de los dos hábitats tanto a densidades propias como cuando está acompañado de *A. olivaceus* y *A. longipilis* a densidades cercanas a cero.

En el caso de *A. olivaceus*, cuando está acompañada de *O. longicaudatus* y de *A. longipilis*, los interceptos de las regresiones son significativamente distintos de cero ($\text{intercepto}_{\text{modelo AO-OL}} = 0,702$, $\text{IC}_{\text{intercepto}} = 0,110-1,293$, $t = 2,586$, $p\text{-valor} = 0,024$ e $\text{intercepto}_{\text{modelo AO-AL}} = 0,749$, $\text{IC}_{\text{intercepto}} = 0,326-1,173$, $t = 3,855$, $p\text{-valor} = 0,002$). Sin embargo y a pesar de que los intervalos de confianza incluyen 0,5, esta especie “intenta” mostrar preferencia por el hábitat silvestre en ambos casos ya que dichos intervalos poseen límites superiores altos y relativamente alejados de 0,5. Por lo tanto, se asumirá que *A. olivaceus* prefiere el hábitat silvestre durante la primavera a densidades cercanas a cero tanto propias cuando está acompañado de *O. longicaudatus* y *A. longipilis*.

Algo similar a los anteriores casos ocurre con *A. longipilis*. Cuando esta especie está acompañada de *O. longicaudatus* y de *A. olivaceus* los interceptos de las regresiones también son significativamente distintos de cero ($\text{intercepto}_{\text{modelo AL-OL}} = 0,939$, $\text{IC}_{\text{intercepto}} = 0,580-1,297$, $t = 5,704$, $p\text{-valor} < 0,001$ e $\text{intercepto}_{\text{modelo AL-AO}} = 0,790$, $\text{IC}_{\text{intercepto}} = 0,496-1,084$, $t = 5,858$, $p\text{-valor} < 0,001$), verificándose claramente que *A. longipilis* prefiere el hábitat silvestre en primavera. La evidencia de esto es que en el modelo AL-OL el límite inferior del intervalo de confianza es superior a 0,5 y en el modelo AL-AO, si bien el intervalo de confianza incluye marginalmente al 0,5, tiene límite superior alto y alejado de ese número. En orden decreciente, *A. longipilis* es la especie que mayor preferencia muestra por el hábitat silvestre, seguido de *A. olivaceus* y finalmente *O. longicaudatus* que usa indistintamente ambos hábitats en primavera.

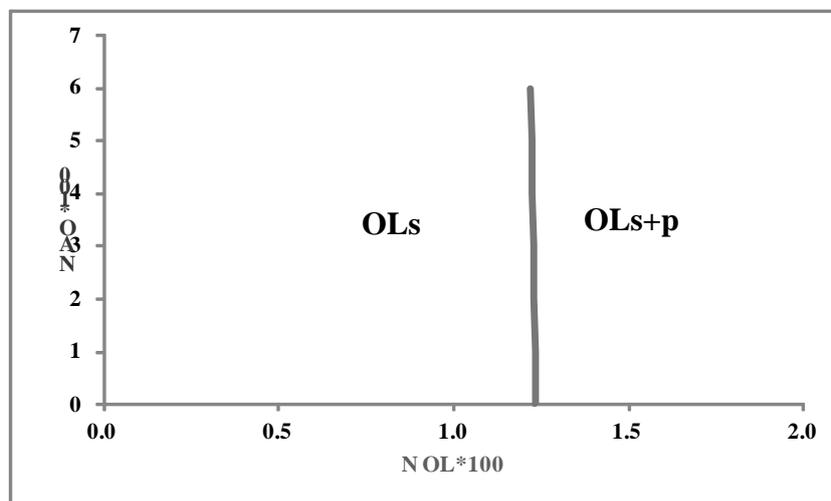
Con respecto a posibles efectos competitivos en la selección del hábitat, es interesante destacar que para ninguna de las tres especies se detecta denso-dependencia intra o interespecífica en dicha selección durante la primavera (los coeficientes competitivos asociados a las densidades globales resultaron ser estadísticamente no significativos en todos los casos). Esto es razonable ya que es un momento del año en donde se verifica baja densidad poblacional para todas las especies del ensamble, por lo cual no se verían afectados los procesos de selección de hábitat a densidades bajas cercanas a cero, que es el momento ideal para la evaluación de las preferencias de hábitat (densidades de competidores bajas).

En cuanto a la información que se desprende de los gráficos de isolegs, *O. longicaudatus* comienza a utilizar el hábitat peridoméstico a partir de 2 individuos de su misma especie (FIGURA 7A) cuando interactúa con *A. olivaceus* y a partir de 7 individuos de su misma especie cuando interactúa con *A. longipilis* (FIGURA 7B). Por debajo de esas densidades intraespecíficas usa solamente el hábitat silvestre. El escenario para *A. olivaceus*

es distinto cuando interactúa con *A. longipilis* ya que *A. olivaceus* comienza a utilizar el hábitat peridoméstico a partir de 9 individuos de su especie (efecto competitivo intraespecífico). A menores densidades que esa, *A. olivaceus* utiliza el hábitat silvestre únicamente (FIGURA 7C). De estos resultados se deduce que *O. longicaudatus* es más sensible a la presencia de *A. olivaceus* que a la de *A. longipilis*, en cuanto a su umbral de densidad intraespecífica para comenzar a utilizar el hábitat alternativo (peridoméstico).

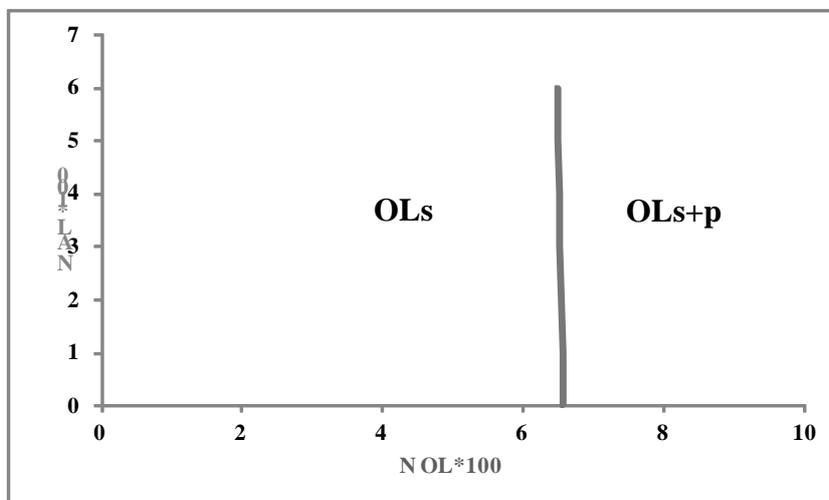
FIGURA 7. Isolegs de **A)** *O. longicaudatus* y *A. olivaceus*, **B)** *O. longicaudatus* y *A. longipilis* y **C)** *A. olivaceus* y *A. longipilis* para la temporada de primavera, en el Pje. El Contra (Parque Nacional Lanín) entre junio 2007 y enero 2010. Las densidades están multiplicadas por 100. (**OLs+p** = *O. longicaudatus* utiliza los hábitats silvestre y peridoméstico; **OLs** = *O. longicaudatus* utiliza el hábitat silvestre, **AOs+p** = *A. olivaceus* utiliza los hábitats silvestre y peridoméstico, **AOs** = *A. olivaceus* utiliza el hábitat silvestre).

A



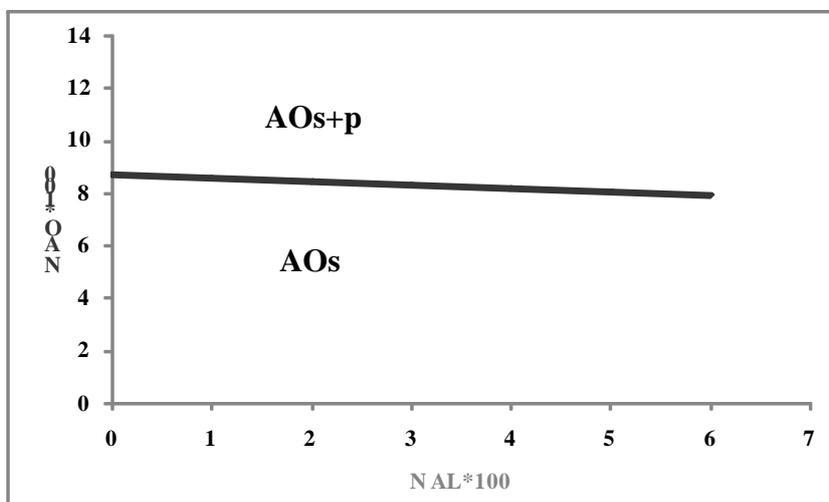
Ecuación de la isoleg para *O. longicaudatus*: $N_{OL} = 1,234 - 0,002 * N_{AO}$ y para *A. olivaceus*: $N_{AO} = -1,272 - 0,146 * N_{OL}$. No fue posible la confección de la isoleg de *A. olivaceus*.

B



Ecuación de la isoleg para *O. longicaudatus*: $N_{OL} = 6,570 - 0,015 * N_{AL}$ y para *A. longipilis*: $N_{AL} = -4,362 - 1,251 * N_{OL}$. No fue posible la confección de la isoleg de *A. longipilis*.

C



Ecuación de la isoleg para *A. olivaceus*: $N_{AO} = 8,729 - 0,131 * N_{AL}$ y para *A. longipilis*: $N_{AL} = -8,046 - 1,279 * N_{AO}$. No fue posible la confección de la isoleg de *A. longipilis*.

2.4.3.2 Efectos competitivos intra e interespecíficos y gráficos de isolegs en verano.

Cuando *O. longicaudatus* está acompañada de *A. olivaceus* y de *A. longipilis* los interceptos de las regresiones de ambos modelos son significativamente distintos de 0,5 en

ambas regresiones (intercepto_{modelo OL-AO} = 0,836, IC_{intercepto} = 0,250–1,421, t = 3,141, p-valor = 0,009 e intercepto_{modelo OL-AL} = 0,787, IC_{intercepto} = 0,345–1,229, t = 3,918, p-valor = 0,002). Según estos resultados, se deduce que *O. longicaudatus* intenta mostrar una preferencia por el hábitat silvestre en ambos casos ya que, aunque los intervalos de confianza incluyen al 0,5, tienen límites superiores altos y alejados de 0,5. Asimismo, no se detectó efecto de denso-dependencia intraespecífico pero si se verifica denso-dependencia interespecífica en la selección de hábitat de *O. longicaudatus* cuando está acompañada de *A. longipilis* ya que el coeficiente de la regresión entre el índice de preferencia versus la densidad interespecífica fue significativamente negativo (coeficiente interespecífico = -4,841, t = -2,358, p-valor = 0,038). El signo de dicho coeficiente sugiere que ambas especies se estructuran bajo un modelo de preferencias de hábitat compartidas por el hábitat silvestre (ver Ecuación 4). Probablemente la especie competitivamente superior sea *A. longipilis* y la inferior *O. longicaudatus*.

El intercepto es significativamente distinto de 0,5 en ambas regresiones cuando *A. olivaceus* está acompañada de *O. longicaudatus* y de *A. longipilis* (intercepto_{modelo AO-OL} = 0,518, IC_{intercepto} = 0,162–0,875, t = 3,198, p-valor = 0,008 e intercepto_{modelo AO-AL} = 0,700, IC_{intercepto} = 0,236–1,164, t = 3,319, p-valor = 0,007). Para ambos modelos, el intervalo de confianza del estimador incluye a 0,5 por lo que en un principio *A. olivaceus* no parecería preferir ningún hábitat cuando está acompañado de *O. longicaudatus* y de *A. longipilis*. Sin embargo, podría estar revelando una preferencia por el hábitat silvestre cuando está acompañada por *A. longipilis* ya que el límite superior del intervalo está relativamente alejado de 0,5. Los resultados muestran denso-dependencia intraespecífica en la selección de hábitat de *A. olivaceus* cuando está acompañada de *O. longicaudatus* ya que el coeficiente competitivo en cuestión es significativamente positivo (coeficiente intraespecífico = 25,171, t = 2,561, p-valor = 0,026). Sin embargo, no se detectó efectos competitivos intraespecíficos ni interespecíficos para *A. olivaceus* en época estival cuando está acompañado de *A. longipilis*.

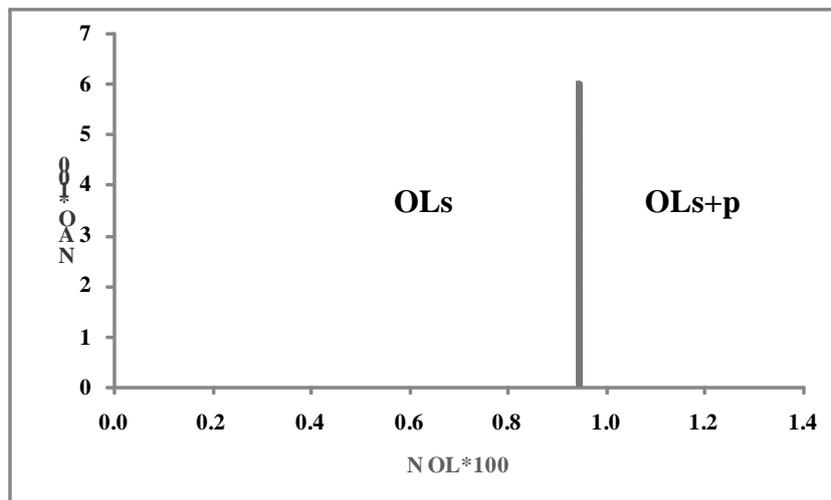
Cuando *A. longipilis* está acompañada de *O. longicaudatus* y de *A. olivaceus*, los interceptos son significativamente distintos de 0,5 en ambas regresiones (intercepto_{modelo AL-OL} = 1,011, IC_{intercepto} = 0,891–1,132, t = 18,001, p-valor < 0,001 e intercepto_{modelo AL-AO} = 1,026, IC_{intercepto} = 0,858–1,194, t = 13,085, p-valor < 0,001). En ambos casos, *A. longipilis* muestra una marcada preferencia por el hábitat silvestre ya que los límites inferiores de los intervalos de confianza son superiores a 0,5 en ambos modelos. Por otro lado, no fueron detectados efectos competitivos intraespecíficos en ambos casos para *A. longipilis* y solo se verifica denso-dependencia interespecífica en la selección de hábitat de esta especie cuando está acompañada de *O. longicaudatus* ya que el coeficiente de la regresión entre el índice de preferencia versus la densidad interespecífica fue significativamente negativo (coeficiente interespecífico = -14,750, t = -2,256, p-valor = 0,041). El signo de dicho coeficiente sugiere que ambas especies se estructuran bajo un modelo de preferencias de hábitat compartidas por el hábitat silvestre (ver Ecuación 4). Probablemente la especie competitivamente superior sea *A. longipilis* y la inferior *O. longicaudatus*.

De acuerdo a los gráficos de isolegs, en verano *O. longicaudatus* comienza a utilizar el hábitat peridoméstico alternativamente con el silvestre a partir de 1 individuo de su propia especie cuando interactúa con *A. olivaceus* (FIGURA 8A) y a partir de 5 individuos de *O.*

longicaudatus cuando coexiste con *A. longipilis* (FIGURA 8B). A menores densidades que esas, *O. longicaudatus* utiliza solo el hábitat silvestre. No fue posible confeccionar las isolegs para el ensamble compuesto por *A. longipilis*-*A. olivaceus*. Al igual que durante la primavera, se deduce que *O. longicaudatus* posee un umbral más bajo de densidad intraespecífica para comenzar a utilizar el hábitat alternativo (peridoméstico) en presencia de *A. olivaceus* que en presencia de *A. longipilis*.

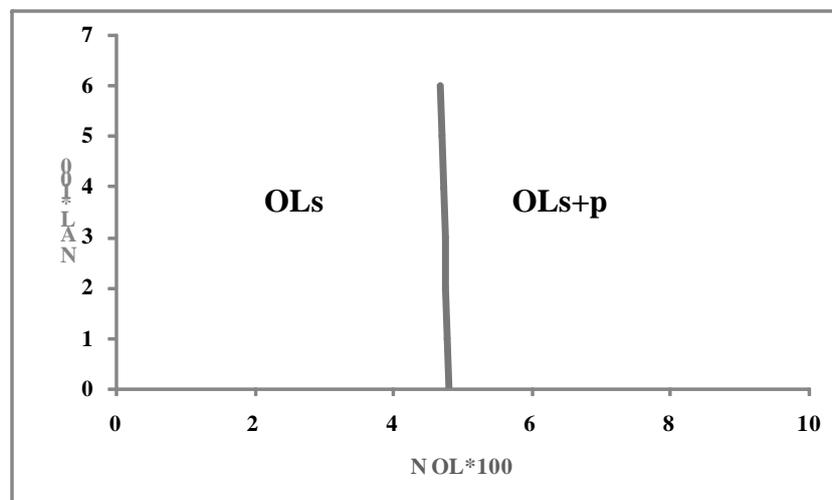
FIGURA 8. Isolegs de **A)** *O. longicaudatus* y *A. olivaceus* y **B)** *O. longicaudatus* y *A. longipilis* para la temporada de verano, en el Pje. El Contra (Parque Nacional Lanín) entre junio 2007 y enero 2010. Las densidades están multiplicadas por 100. (**OLs+p** = *O. longicaudatus* utiliza los hábitats silvestre y peridoméstico; **OLs** = *O. longicaudatus* utiliza el hábitat silvestre). No fue posible la confección de las isolegs de *A. olivaceus* y *A. longipilis*.

A



Ecuación de la isoleg para *O. longicaudatus*: $N_{OL} = 0,941 + 0,000 \cdot N_{AO}$ y para *A. olivaceus*: $N_{AO} = -1,420 - 0,007 \cdot N_{OL}$. No fue posible la confección de la isoleg de *A. olivaceus*.

B



Ecuación de la isoleg para *O. longicaudatus*: $N_{OL} = 4,784 - 0,017 * N_{AL}$ y para *A. longipilis*: $N_{AL} = 3,123 - 4,207 * N_{OL}$. No fue posible la confección de la isoleg de *A. longipilis*.

2.4.3.3 Efectos competitivos intra e interespecíficos y gráficos de isolegs en otoño.

Cuando *O. longicaudatus* está acompañada de *A. olivaceus* y de *A. longipilis*, el intercepto es significativamente distinto de 0,5 en ambos modelos (intercepto_{modelo OL-AO} = 0,858, IC_{intercepto} = 0,548–1,167, $t = 6,177$, p-valor < 0,001 e intercepto_{modelo OL-AL} = 0,950, IC_{intercepto} = 0,675–1,225, $t = 7,699$, p-valor < 0,001). En ambos casos, para el período otoñal, *O. longicaudatus* muestra entonces una preferencia por el hábitat silvestre a densidades propias y de sus competidores cercanos a cero, ya que los límites inferiores de los intervalos de confianza son superiores a 0,5.

Cuando *A. olivaceus* está acompañada de *O. longicaudatus* y de *A. longipilis* el intercepto es también significativamente distinto de 0,5 en ambas regresiones (intercepto_{modelo AO-OL} = 0,768, IC_{intercepto} = 0,407–1,129, $t = 4,566$, p-valor < 0,001 e intercepto_{modelo AO-AL} = 0,883, IC_{intercepto} = 0,519–1,247, $t = 5,203$, p-valor < 0,001). Para el modelo AO-OL, *A. olivaceus* intenta mostrar una preferencia por el hábitat silvestre ya que, aunque el intervalo de confianza incluye al 0,5, tiene límite superior alto y alejado de 0,5). Para el modelo AO-AL se observa claramente una preferencia por el ambiente silvestre ya que el límite inferior del intervalo de confianza es superior a 0,5.

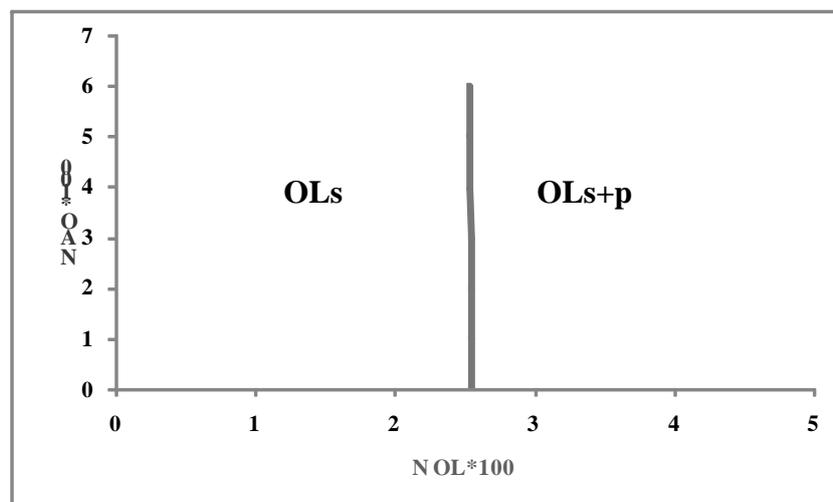
Abrothrix longipilis muestra una clara preferencia por el ambiente silvestre cuando está acompañado de *O. longicaudatus* y de *A. olivaceus* durante el otoño ya que, en ambas regresiones, los límites inferiores de los IC son superiores a 0,5 (intercepto_{modelo AL-OL} = 0,894, IC_{intercepto} = 0,622–1,166, $t = 7,329$, p-valor < 0,001 e intercepto_{modelo AL-AO} = 0,879, IC_{intercepto} = 0,620–1,137, $t = 7,579$, p-valor < 0,001).

Por lo tanto, durante la época otoñal el ensamble completo de estas tres especies estaría prefiriendo el hábitat silvestre por sobre el peridoméstico. Complementariamente a esto, en ninguno de los seis modelos propuestos de interacciones de a pares entre especies se detectó efectos competitivos intra e interespecíficos en época otoñal (al igual que para primavera, todos los coeficientes competitivos asociados a las densidades globales resultaron estadísticamente no significativos).

Respecto de las curvas de isolegs, es posible afirmar que *O. longicaudatus* comienza a utilizar también el hábitat peridoméstico a partir de 3 individuos de su especie cuando interactúa con *A. olivaceus* (FIGURA 9A) y de 10 individuos cuando interactúa en el ambiente con *A. longipilis* (FIGURA 9B), ya que a menores densidades que esas, utiliza solo el hábitat silvestre. En cuanto a *A. olivaceus*, éste comienza a utilizar el hábitat peridoméstico a partir de 9 individuos conespecíficos (efecto competitivo intraespecífico) cuando interactúa con *A. longipilis*, usando solo el hábitat silvestre a menores densidades que esa (FIGURA 9C). Como en la primavera y en la época estival, *O. longicaudatus* sigue teniendo un menor umbral de densidad intraespecífica a partir del cual comienza a utilizar el hábitat peridoméstico en presencia de *A. olivaceus* que en presencia de *A. longipilis*. Es decir, que *O. longicaudatus* modifica su comportamiento selectivo más rápidamente acompañado de *A. olivaceus* que de *A. longipilis*.

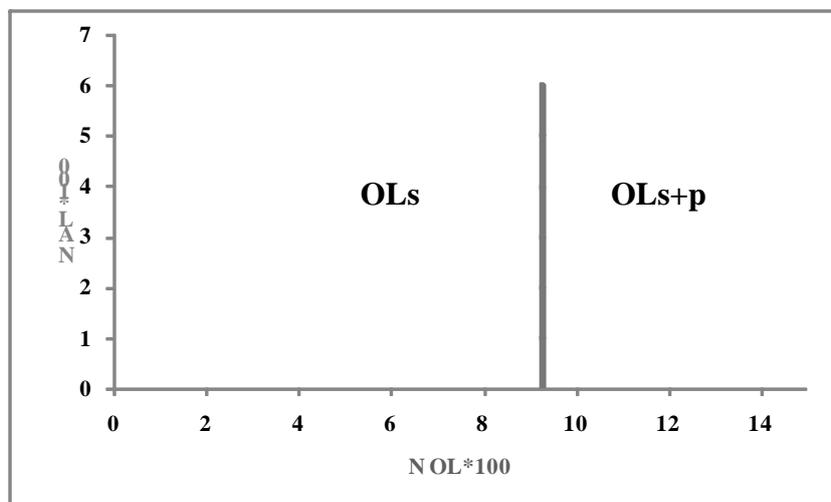
FIGURA 9. Isolegs de **A)** *O. longicaudatus* y *A. olivaceus*, **B)** *O. longicaudatus* y *A. longipilis* y **C)** *A. olivaceus* y *A. longipilis* para la temporada de otoño, en el Pje. El Contra (Parque Nacional Lanín) entre junio 2007 y enero 2010. Las densidades están multiplicadas por 100. (**OLs+p** = *O. longicaudatus* utiliza los hábitats silvestre y peridoméstico; **OLs** = *O. longicaudatus* utiliza el hábitat silvestre, **AOs+p** = *A. olivaceus* utiliza los hábitats silvestre y peridoméstico, **AOs** = *A. olivaceus* utiliza el hábitat silvestre).

A



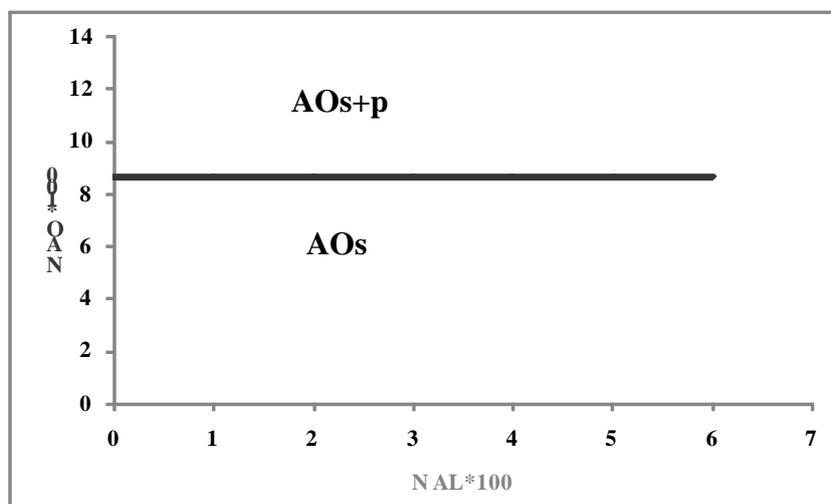
Ecuación de la isoleg para *O. longicaudatus*: $N_{OL} = 2,540 - 0,002 * N_{AO}$ y para *A. olivaceus*: $N_{AO} = -3,299 - 0,117 * N_{OL}$. No fue posible la confección de la isoleg de *A. olivaceus*.

B



Ecuación de la isoleg para *O. longicaudatus*: $N_{OL} = 9,258 - 0,000 * N_{AL}$ y para *A. longipilis*: $N_{AL} = -10,420 - 0,093 * N_O$. No fue posible la confección de la isoleg de *A. longipilis*.

C



Ecuación de la isoleg para *A. olivaceus*: $N_{AO} = 8,649 - 0,001 * N_{AL}$ y para *A. longipilis*: $N_{AL} = -10,673 - 1,065 * N_{AO}$. No fue posible la confección de la isoleg de *A. longipilis*.

2.4.3.4 Efectos competitivos intra e interespecíficos y gráficos de isolegs en invierno.

Los interceptos de las dos regresiones lineales múltiples de los índices de preferencia de *O. longicaudatus* por el hábitat silvestre versus las densidades intra e interespecíficas fueron significativamente distintas a cero durante el período invernal. Asimismo, los intervalos de confianza de esos interceptos incluyen al 0,5 en ambos casos, lo que indica que en época invernal *O. longicaudatus* no prefiere ningún hábitat acompañado tanto de *A. olivaceus* como de *A. longipilis* (intercepto_{modelo OL-AO} = 0,639, IC_{intercepto} = 0,448–0,829, t = 6,984, p-valor < 0,001 e intercepto_{modelo OL-AL} = 0,645, IC_{intercepto} = 0,429–0,860, t = 6,218, p-valor < 0,001).

Para el caso de *A. olivaceus*, si bien el intercepto es significativamente distinto a cero en ambas regresiones, el intervalo de confianza incluye a 0,5 en ambos casos. Esto indica que *A. olivaceus* no prefiere ningún hábitat en particular en presencia de *O. longicaudatus* o de *A. longipilis* (intercepto_{modelo AO-OL} = 0,509, IC_{intercepto} = 0,121–0,897, t = 2,860, p-valor = 0,014 e intercepto_{modelo AO-AL} = 0,588, IC_{intercepto} = 0,193–0,982, t = 3,247, p-valor = 0,007).

Finalmente, cuando *A. longipilis* comparte el espacio con *O. longicaudatus* y con *A. olivaceus* se observa que el intercepto de las regresiones es significativamente distinto de cero y en vista de que en ambos casos el límite inferior del intervalo de confianza es superior a 0,5, se deduce claramente que *A. longipilis* prefiere el hábitat silvestre (intercepto_{modelo AL-OL} = 0,954, IC_{intercepto} = 0,782–1,126, t = 12,064, p-valor < 0,001 e intercepto_{modelo AL-AO} = 0,972, IC_{intercepto} = 0,802–1,141, t = 12,461, p-valor < 0,001).

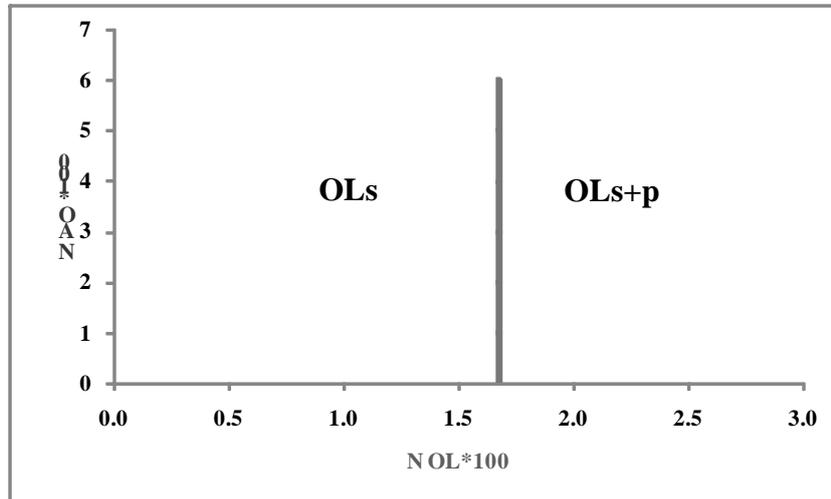
Al igual que en primavera y en otoño, en ninguno de los seis modelos planteados para invierno fueron detectados efectos denso-dependientes en la selección de hábitat (tanto intra como interespecíficos). Consecuentemente, el comportamiento selectivo de cada una de las tres especies no estaría afectado por individuos conoespecíficos ni heteroespecíficos.

Del análisis de los gráficos de isolegs, se verifica que *O. longicaudatus* comienza a utilizar el hábitat peridoméstico a partir de 2 individuos conoespecíficos (efecto competitivo intraespecífico) cuando coexiste con *A. olivaceus*. A menores densidades que esa, *O. longicaudatus* utiliza solo el hábitat silvestre (FIGURA 10A). Bajo el mismo razonamiento, *O. longicaudatus* comienza a utilizar el hábitat peridoméstico a partir de 4 individuos de esa misma especie cuando interactúa con *A. longipilis* ya que a menores densidades que esa, *O. longicaudatus* utiliza el hábitat silvestre únicamente (FIGURA 10B). Por otro lado, en la interacción *A. longipilis*-*A. olivaceus*, esta última especie comienza a utilizar el hábitat peridoméstico a partir de 4 individuos de *A. olivaceus* (efecto competitivo intraespecífico) ya que a menores densidades que esa, solo usa el hábitat silvestre (FIGURA 10C).

Finalmente y analizando las isolegs de *O. longicaudatus* durante todo el año, se ve un patrón de preferencia de hábitat primeramente modelado por *A. olivaceus* y luego por *A. longipilis*. Probablemente *O. longicaudatus* pueda tolerar más y mejor los efectos competitivos de *A. longipilis* ya que en presencia de *A. olivaceus*, recurre más rápidamente al uso del hábitat peridoméstico alternativo.

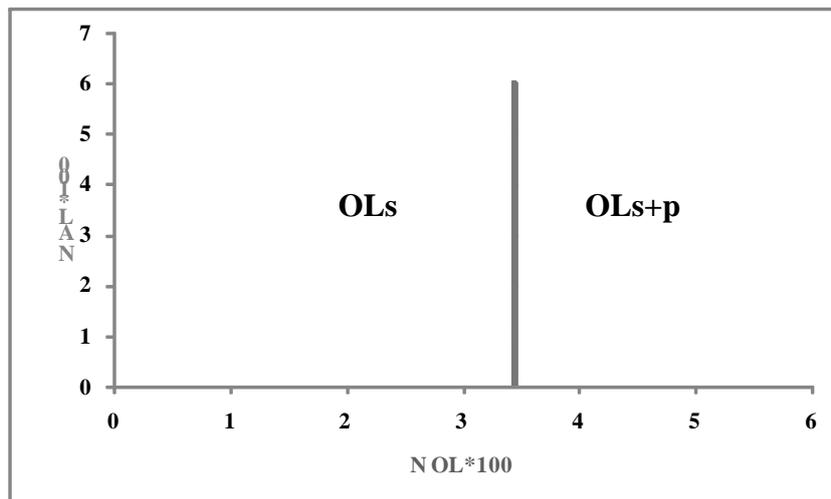
FIGURA 10. Isolegs de **A)** *O. longicaudatus* y *A. olivaceus*, **B)** *O. longicaudatus* y *A. longipilis* y **C)** *A. olivaceus* y *A. longipilis* para la temporada de invierno, en el Pje. El Contra (Parque Nacional Lanín) entre junio 2007 y enero 2010. Las densidades están multiplicadas por 100. (**OLs+p** = *O. longicaudatus* utiliza los hábitats silvestre y peridoméstico; **OLs** = *O. longicaudatus* utiliza el hábitat silvestre, **AOs+p** = *A. olivaceus* utiliza los hábitats silvestre y peridoméstico, **AOs** = *A. olivaceus* utiliza el hábitat silvestre).

A



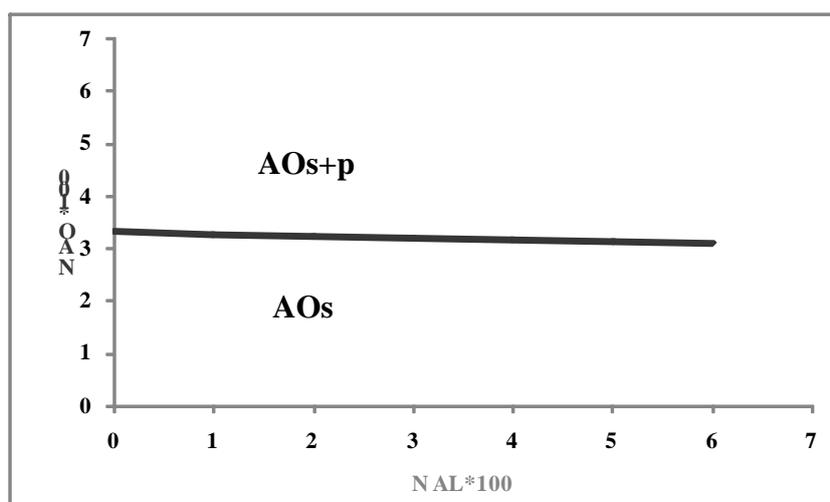
Ecuación de la isoleg para *O. longicaudatus*: $N_{OL} = 1,669 - 0,000 * N_{AO}$ y para *A. olivaceus*: $N_{AO} = -2,089 - 0,038 * N_{OL}$. No fue posible la confección de la isoleg de *A. olivaceus*.

B



Ecuación de la isoleg para *O. longicaudatus*: $N_{OL} = 3,432 + 0,000 * N_{AL}$ y para *A. longipilis*: $N_{AL} = -5,710 + 0,054 * N_{OL}$. No fue posible la confección de la isoleg de *A. longipilis*.

C



Ecuación de la isoleg para *A. olivaceus*: $N_{AO} = 3,329 - 0,038 \cdot N_{AL}$ y para *A. longipilis*: $N_{AL} = -5,823 + 0,200 \cdot N_{AO}$. No fue posible la confección de la isoleg de *A. longipilis*.

2.4.4 Índice de selectividad de Simpson transformado (ISST).

A continuación se muestran los resultados de la relación entre el Índice de selectividad de Simpson transformado (Y') y la densidad ($N-1$) de cada una de las tres especies. Del ANEXO 31 al ANEXO 44 se detallan las tablas completas con los estimadores de los parámetros del modelo cuadrático y del modelo lineal discriminado por especie y por temporada del año. Cabe mencionar también que previo al análisis de los resultados y debido a los bajos valores obtenidos, las densidades de las especies involucradas fueron multiplicadas por cien en todos los casos. De esta manera $N-1$ fue conformada finalmente como $(N \cdot 100) - 1$.

2.4.4.1 Resultados del ISST para *O. longicaudatus*.

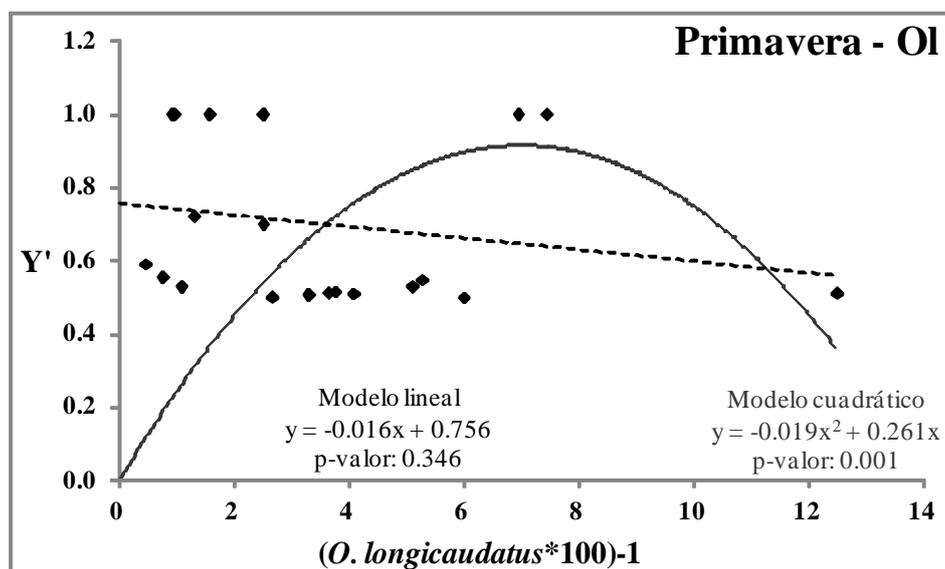
A partir de lo descrito por Rosenzweig y Abramsky (1985), se confirma la selección de hábitat denso-dependiente para *O. longicaudatus* durante el invierno, la primavera y el otoño. Esto es cuantitativamente verificable ya que los términos cuadráticos de las respectivas regresiones polinómicas resultaron ser significativamente negativos en las tres mencionadas estaciones (primavera: coeficiente cuadrático = -0,019, $t_{21} = -3,221$, p-valor = 0,004, AIC = 32,74; otoño: coeficiente cuadrático = -0,009, $t_{11} = -2,823$, p-valor = 0,017, AIC = 30,06; invierno: coeficiente cuadrático = -0,001, $t_{22} = -2,303$, p-valor = 0,031, AIC = 48,93). Asimismo, los términos lineales de dichas regresiones cuadráticas resultaron significativamente positivos para las dichas temporadas (primavera: coeficiente lineal = 0,261, $t_{21} = 5,228$, p-valor < 0,001; otoño: coeficiente lineal = 0,241, $t_{11} = 3,545$, p-valor = 0,005; invierno: coeficiente lineal = 0,033, $t_{22} = 3,125$, p-valor = 0,005), lo que muestra una

relación linealmente positiva entre Y' y el aumento de la densidad de *O. longicaudatus* menos 1, mientras que en verano la especie no muestra selectividad por ninguno de los 2 hábitats. De acuerdo a los valores de los coeficientes lineales de los polinomios resultantes se observa que la selectividad por el hábitat silvestre por *O. longicaudatus* es mayor en primavera (coeficiente lineal = 0,261) y menor en invierno (coeficiente lineal = 0,033). Durante el invierno, la selectividad de *O. longicaudatus* es constante hasta una densidad umbral de aproximadamente 60 individuos (término lineal significativamente positivo = 0,033), densidad a partir de la cual se evidencia el efecto denso-dependiente intraespecífico en la selección de hábitat de la especie (término cuadrático significativamente negativo = -0,001, FIGURA 11C). De manera similar, en primavera se evidencia selectividad constante de la especie hasta una densidad límite de aproximadamente de 7 individuos, a partir de la cual dicha selectividad por el hábitat silvestre cae por efecto de denso-dependencia intraespecífico (FIGURA 11A). Finalmente, durante el otoño se detectó selectividad constante en la selección del hábitat silvestre hasta una densidad de 13 individuos, momento en el cual la selectividad por el hábitat silvestre comienza a decrecer por efectos competitivos de individuos conespecíficos (FIGURA 11B).

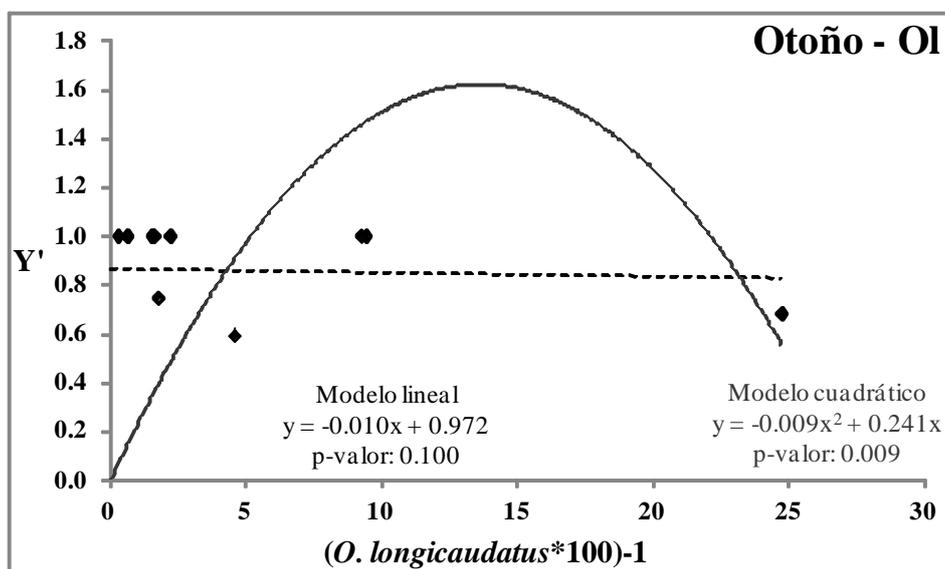
Sin embargo, lo que ocurre en verano es un tanto diferente ya que en este caso, no se confirma selectividad constante ni efecto denso-dependiente para *O. longicaudatus*, ya que el término cuadrático de la regresión polinomial es significativamente positivo (coeficiente cuadrático = 1,153, $t_{12} = 2,853$, p-valor = 0,016, AIC = 35,25). Además, el término lineal de la regresión cuadrática no es significativamente positivo (coeficiente lineal = -0,579, $t_{12} = -1,572$, p-valor = 0,144) lo que indicaría la no existencia de selectividad con el aumento de la densidad de *O. longicaudatus* y que la selección del hábitat por parte de *O. longicaudatus* no depende de la densidad poblacional de la especie durante este período (selección denso-independiente).

FIGURA 11. Relación entre el Índice de selectividad de Simpson transformado (Y') y la (densidad de *O. longicaudatus* *100) -1 durante la temporada de **A**) primavera, **B**) otoño y **C**) invierno, en el Pje. El Contra (Parque Nacional Lanín) entre junio 2007 y enero 2010.

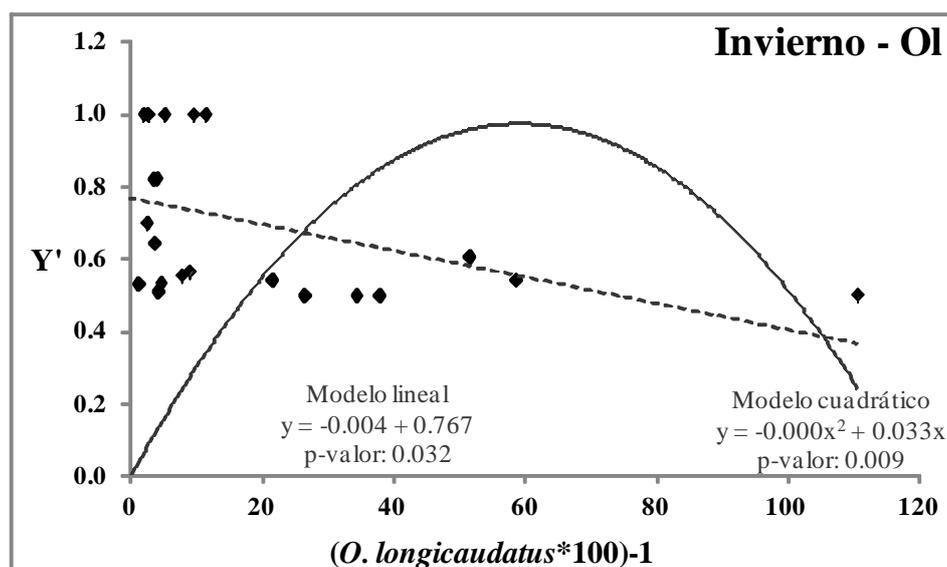
A



B



C



2.4.4.2 Resultados del ISST para *A. olivaceus*.

Para *A. olivaceus* no se detectó selectividad constante (linealmente positiva) en la selección del hábitat silvestre durante el invierno (coeficiente lineal = 0,215, $t_{13} = 1,069$, p-valor = 0,305, FIGURA 12C) y la primavera (coeficiente lineal = 0,201, $t_{21} = 0,648$, p-valor = 0,528, FIGURA 12A). Sin embargo, se detectó selectividad lineal positiva por el hábitat silvestre durante el período otoñal (coeficiente lineal = 0,410, $t_{15} = 3,269$, p-valor = 0,005, FIGURA 12B). En ninguna de estas estaciones del año fue detectado un efecto denso-dependiente en la selectividad de *A. olivaceus* (términos cuadráticos de las regresiones polinomiales no significativos estadísticamente, excepto en el período otoñal donde la selectividad fue constante por el hábitat silvestre hasta una densidad de 5 individuos de *A. olivaceus*, a partir de donde comienza a influir la competencia intraespecífica en esa selección (coeficiente cuadrático = -0,04, $t_{15} = 2,016$, p-valor = 0,062, AIC = 36,12, FIGURA 12B).

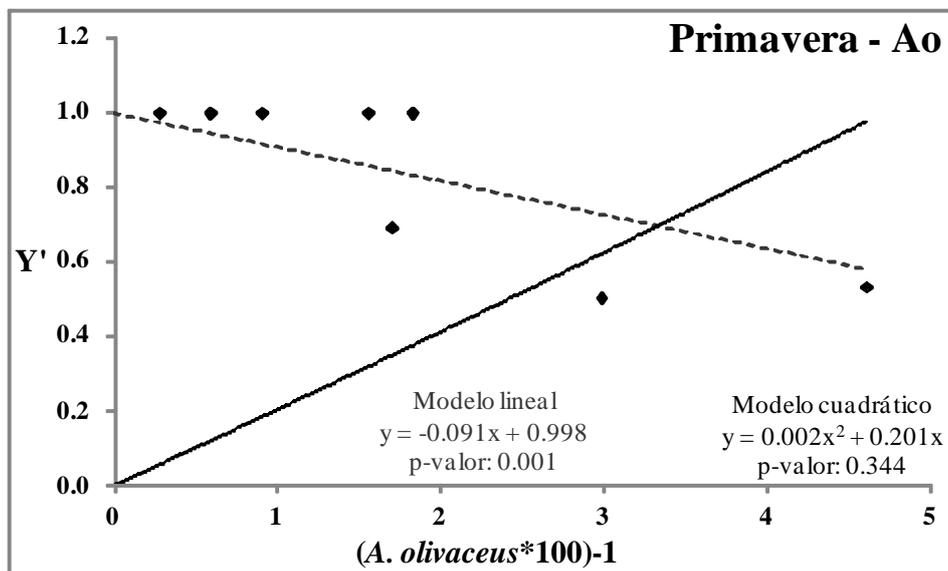
Durante el periodo estival, los datos obtenidos para el índice de selectividad de Simpson transformado (Y') junto con los de densidades de *A. olivaceus* fueron insuficientes para ajustar dichos datos a una regresión polinomial de grado dos. Por lo tanto, para este periodo no se obtuvo información acerca de la selección de hábitat denso-dependiente de esta especie.

De manera general, los resultados obtenidos cuando se regresa el Índice de selectividad de Simpson transformado y la (densidad de *A. olivaceus* *100) -1 se obtienen evidencias que apoyan la hipótesis de que esta especie no estaría seleccionando el hábitat silvestre de manera denso-dependiente en ningún momento del año (asumiendo que durante el verano tampoco, a pesar de los datos insuficientes).

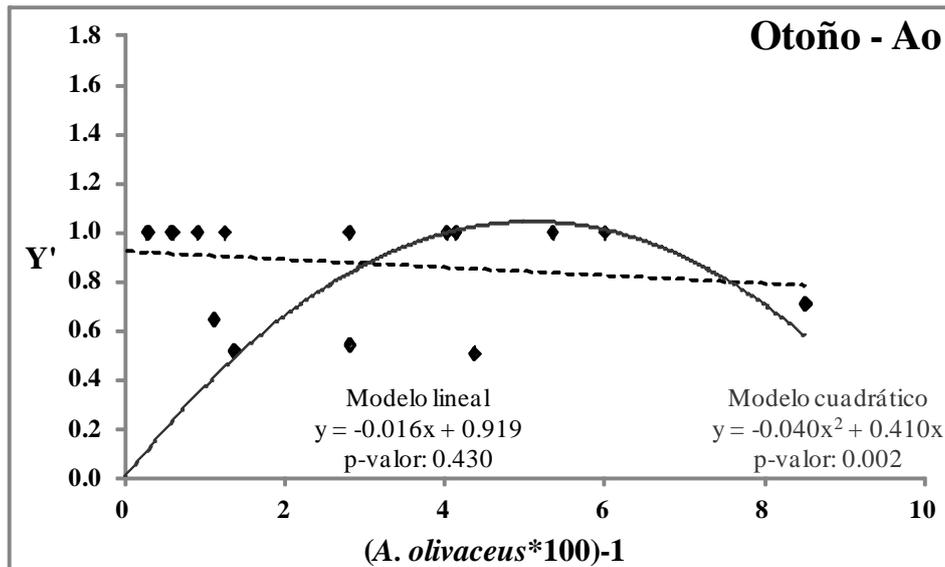
Cabe destacar que los efectos denso-dependientes fueron distintos para *O. longicaudatus* y *A. olivaceus*. Mientras el primero mostró efectos de denso-dependencia en su proceso de selección de hábitats en primavera, invierno y otoño, el segundo utiliza los mismos hábitats pero de manera denso-independiente durante todo el año.

FIGURA 12. Relación entre el Índice de selectividad de Simpson transformado (Y') y la (densidad de *A. olivaceus* *100) -1 durante la temporada de **A)** primavera, **B)** otoño y **C)** invierno, en el Pje. El Contra (Parque Nacional Lanín) entre junio 2007 y enero 2010. No fue posible esta relación para el verano.

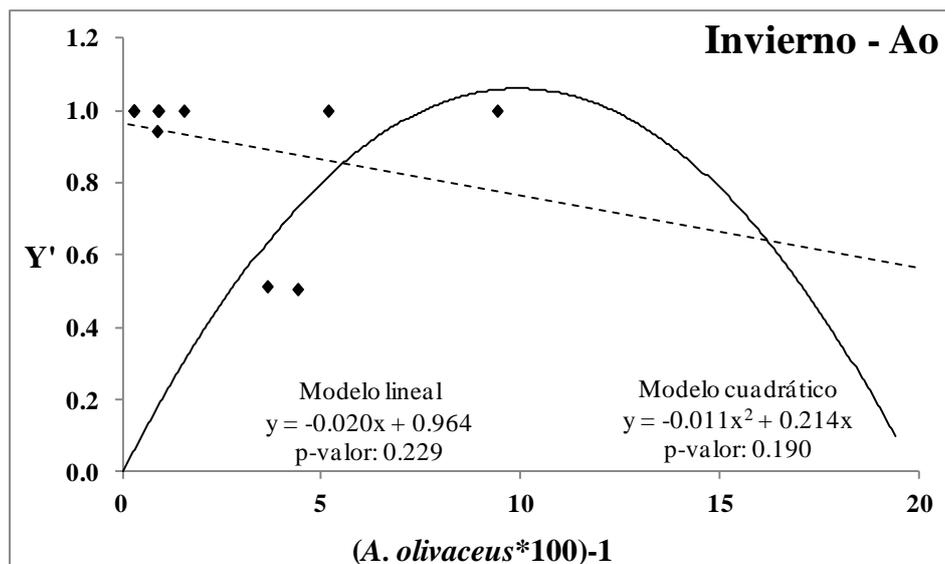
A



B



C



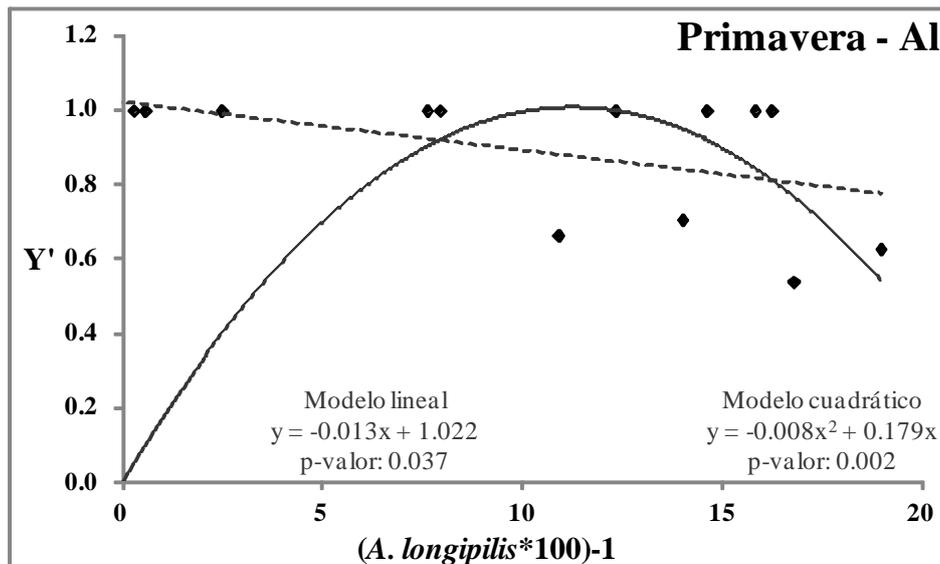
2.4.4.3 Resultados del ISST para *A. longipilis*.

En cuanto a la selección del hábitat silvestre por *A. longipilis* (selectividad constante entre Y' y el aumento de la densidad), se detectó este tipo de selectividad constante durante todo el año, evidenciado por la significancia del coeficiente lineal de la regresión cuadrática (primavera: coeficiente lineal = 0,179, $t_{13} = 2,557$, p-valor = 0,024; verano: coeficiente lineal = 0,237, $t_{15} = 23,56$, p-valor = 0,033; otoño: coeficiente lineal = 0,109, $t_{11} = 5,012$, p-valor < 0,001; invierno: coeficiente lineal = 0,192, $t_{13} = 2,255$, p-valor = 0,042). La selectividad en *A. longipilis* es constante hasta una densidad aproximadamente de 10 individuos durante el

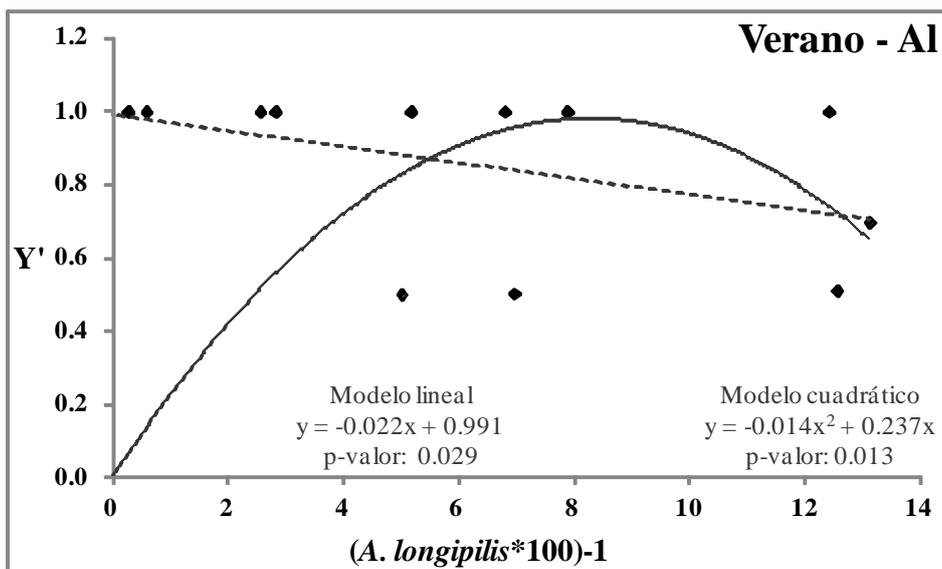
invierno (FIGURA 13D), 12 en primavera (FIGURA 13A) y 8 en verano (FIGURA 13B). En cambio en otoño se evidencia selectividad constante de la especie hasta una densidad de 22 individuos para luego caer por un efecto de denso-dependencia intraespecífica en la selectividad por el hábitat peridoméstico (FIGURA 13C). Durante la época invernal, primaveral y estival no se confirma la existencia de selección de hábitat denso-dependiente para *A. longipilis*. Esto se evidencia por los términos cuadráticos de las regresiones polinomiales negativos pero no significativos. Sin embargo, para el período otoñal, el escenario es diferente ya que se verifica selección de hábitat denso-dependiente para esta especie (coeficiente cuadrático = -0,003, $t_{11} = -3,435$, p-valor = 0,006, AIC = 21,63, FIGURA 13C).

FIGURA 13. Relación entre el Índice de selectividad de Simpson transformado (Y') y la (densidad de *A. longipilis* *100) -1 durante la temporada de **A)** primavera, **B)** verano, **C)** otoño y **D)** invierno, en el Pje. El Contra (Parque Nacional Lanín) entre junio 2007 y enero 2010.

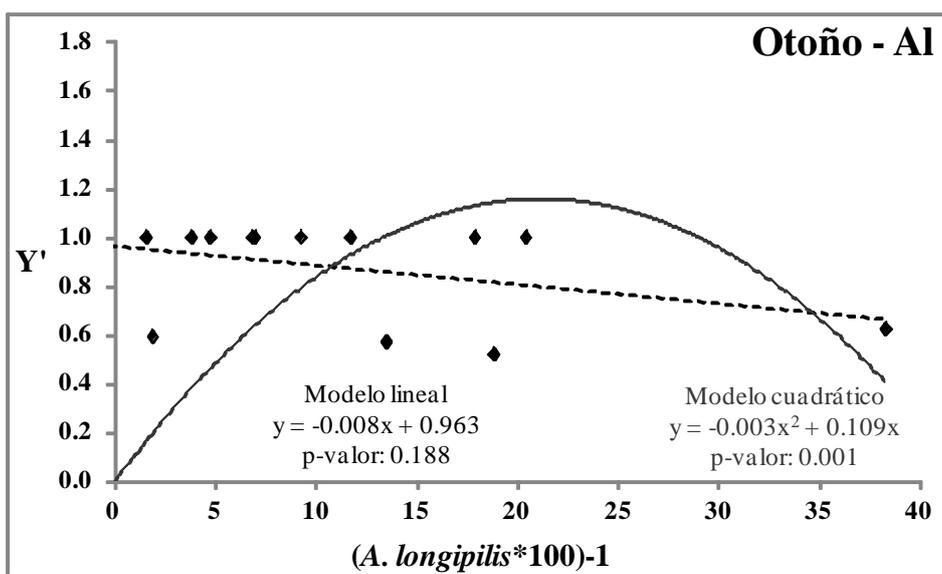
A



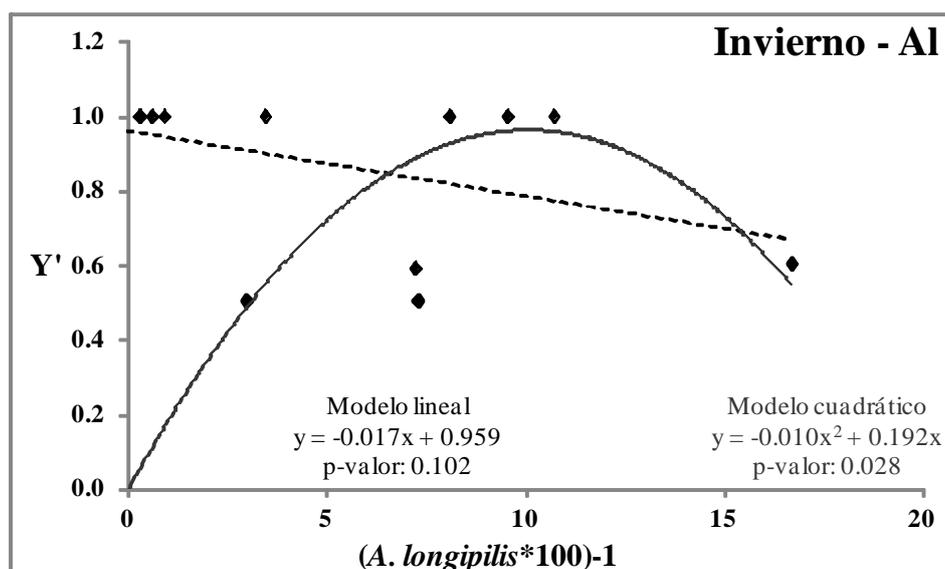
B



C



D



2.5 Discusión.

El objetivo central de esta sección de la tesis fue estudiar la existencia de preferencias de hábitat en ausencia de competidores intra e interespecíficos y evaluar los procesos de selección de hábitat denso-dependiente en cada uno de los tres sistemas conformado por dos especies interactuantes y los dos tipos de hábitats implicados, a través de la interpretación de los distintos estimadores de parámetros resultantes de los modelos de regresión (lineales simples, múltiples y polinómicas de segundo grado). Bajo la predicción que *O. longicaudatus* preferirá el uso de hábitats peridomésticos a densidades cercanas a cero en un ambiente heterogéneo, los resultados obtenidos contrastaron empíricamente esta predicción a través del análisis del intercepto de la ecuación de la regresión lineal simple entre índice de preferencia (calculado para el hábitat silvestre) versus las densidades globales intraespecíficas. Para el caso de *O. longicaudatus* se verificó la ausencia de preferencia de hábitat durante la primavera y el invierno, temporadas en las cuales se registran las mayores capturas de esta especie tanto en el hábitat peridoméstico como silvestre así como también las mayores capturas totales para todo el ensamble de roedores. En cambio, durante el verano y otoño, esta especie estaría mostrando una preferencia por el hábitat silvestre a densidades cercanas a cero y es justamente en esas temporadas donde se registran las menores capturas de esta especie en ambos hábitats así como también las menores capturas totales para el total de dicho ensamble. Este resultado se enmarca en lo predicho por la teoría propuesta por Rosenzweig y Abramsky (1985, 1986) y Abramsky et al. (1990), quienes argumentan que la verdadera selectividad es expresada a densidades escasas y cuando los competidores están ausentes. De manera comparativa, *O. longicaudatus* y *A. olivaceus* comparten el mismo patrón de preferencia de hábitat durante las cuatro temporadas del año, a diferencia de *A. longipilis*, que claramente muestra un patrón de preferencias del hábitat silvestre durante todo el año por igual. Si bien esta preferencia del recurso hábitat compartida por las primeras dos especies podría generar un escenario que favorezca la competencia entre ellas, existen

estudios que demuestran que no necesariamente ocurre competencia interespecífica cuando hay superposición en el uso de recursos, ya que especies competidoras dentro de un mismo ensamble pueden coexistir a través de una variedad de mecanismos (Munday et al. 2001). A modo de ejemplo, Di Bitetti et al. (2009) proponen que dos especies de zorros simpátricas de América del Sur (*Cerdocyon thous* y *Pseudalopex gymnocercus*) reducen la competencia interespecífica mediante una estrategia de patrones de actividad que no se solapan, en donde la actividad de estos zorros está segregada en el tiempo favoreciendo así la coexistencia. Algo similar describe Jones et al. (2001) para dos especies de roedores (*Acomys cahirinus* y *A. russatus*) en Israel. Inclusive existen mecanismos de coexistencia entre especies de vegetales a través de una segregación a lo largo de varios ejes del nicho ambiental, incluyendo gradientes de luz, humedad del suelo, profundidad de la raíz, y que la partición de los nutrientes del suelo ocurre, posiblemente a través de la mediación de microbios simbioses (Silvertown 2004). Otro posible mecanismo de coexistencia es la segregación espacial a una escala menor a la de hábitat considerada en el estudio. Un ejemplo de esto ocurre en el sur de Texas (EE.UU.), en donde la distribución septentrional del ocelote (*Leopardus pardalis*) se sobrepone con la distribución meridional del lince rojo (*Lynx rufus*). Horne et al. (2009) hallaron evidencia de la partición de hábitat con ocelotes seleccionando áreas con más del 75% de cobertura mientras que el lince rojo seleccionó áreas con menos de ese porcentaje de cobertura. Estos autores concluyen que esta partición de los recursos del hábitat podría facilitar la coexistencia entre estas dos especies de felinos.

A pesar de que existen otras posibles explicaciones para la segregación de especies, posiblemente como consecuencia de la divergencia evolutiva en respuesta a la competencia pasada, como la tolerancia ambiental, depredación diferencial, heterogeneidad del hábitat, (Firth y Crowe, 2010), la estrategia de partición del recurso hábitat reduciendo así los posibles efectos competitivos interespecíficos, podría estar siendo utilizada por *O. longicaudatus*, sobre todo para minimizar competencia con *A. olivaceus*. En este sentido y de manera comparativa, Kelt et al. (1994) verificó que *A. olivaceus* muestra una preferencia de hábitat moderado con un considerable solapamiento interespecífico con otras especies como *A. longipilis* y *A. sanborni*, mientras que las asociaciones de hábitat de *O. longicaudatus* fueron significativamente diferentes a las de los akodontinos antes mencionados. Esto tal vez esté reforzando la idea de la estrategia de partición del recurso hábitat entre *O. longicaudatus* y *A. olivaceus*. Otra hipótesis que se hace plausible como explicación a la ausencia de efectos competitivos interespecíficos (entre *O. longicaudatus* y *A. olivaceus*) podría estar relacionada con la configuración del ambiente y con la desproporcionalidad de la representación de ambos hábitats. Es altamente probable que el efecto competitivo en el hábitat silvestre se encuentre relativamente diluido debido a la mayor extensión de ese hábitat en el ambiente, haciendo que dicho efecto no sea detectado o esté enmascarado. Tal vez futuras experiencias a campo que utilicen sistemas con relaciones de superficie hábitat peridoméstico/hábitat silvestre desde desproporcionadas (como este estudio) hasta proporcionadas, puedan poner a prueba esta hipótesis.

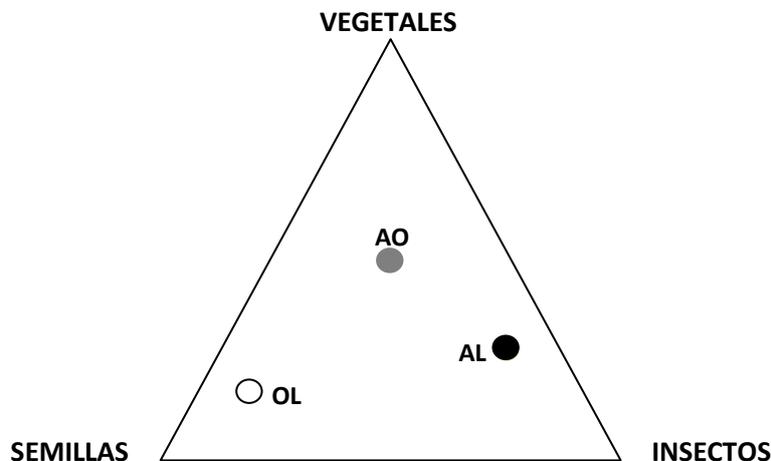
La preferencia de *O. longicaudatus* por el hábitat silvestre durante el verano, se vincula fuertemente con los resultados de Piudo et al. (2011), en donde verifican que la prevalencia

de anticuerpos contra ANDV en el Pje. El Contra es relativamente más alta en ese hábitat justamente durante el verano (y la primavera). Esta alta prevalencia durante esas épocas del año es de particular relevancia para el riesgo humano de infección ya que este paraje es una zona frecuentada por muchos turistas durante dichas épocas, que son los actores que suelen interactuar con el medio silvestre. Es decir, a pesar de que el verano se caracteriza por mostrar bajas densidades de roedores en general, también es cuando se verifican más *O. longicaudatus* seropositivos para ANDV, los cuales también estarían prefiriendo diferencialmente los ambientes silvestres al igual que los turistas.

Tanto *O. longicaudatus* como *A. longipilis* no experimentan efecto competitivo intraespecífico alguno a la hora de seleccionar los dos tipos de hábitats (peridoméstico y silvestre) en ningún momento del año. Sin embargo, considerando los modelos de interacción entre ambas especies, se ha detectado efecto denso-dependiente de *A. longipilis* sobre la selectividad de *O. longicaudatus* en el período estival y efecto de la densidad de *O. longicaudatus* sobre el proceso de selección de *A. longipilis* también en ese período. Es decir, que cada una de estas especies interfiere sobre la selección de hábitat de la especie con la que interactúa. Esta interacción competitiva entre *O. longicaudatus* y *A. longipilis* durante el verano es razonable, ya que durante esa temporada, *A. longipilis* es la especie más capturada en el hábitat silvestre seguida de *O. longicaudatus*, por lo cual es esperable que las probabilidades de explotación de los recursos y de interferencia entre individuos de ambas especies más abundantes del ensamble en ese momento se incrementen. Existen algunos estudios en Chile donde abordan la competencia para varias especies como *A. longipilis*, *A. olivaceus* y *Phyllotis darwini* pero siempre respecto a la presencia o no de *Octodon degus* o al efecto de la depredación sobre las dinámicas poblacionales de dichas especies (Younger et al. 2002, Meserve et al. 2003, Gutiérrez et al. 2010). Por ejemplo, Younger et al. (2002) aportan evidencia a favor de que en ausencia de *Octodon degus*, *A. olivaceus* aumenta su actividad forrajera. Pero en ninguno de estos trabajos se trata específicamente la interacción competitiva para los sistemas *O. longicaudatus*-*A. longipilis* u *O. longicaudatus*-*A. olivaceus* como en el presente trabajo. Por lo tanto, este podría ser uno de los primeros trabajos en estimar cuantitativamente los coeficientes que reportan efectos competitivos interespecíficos entre *O. longicaudatus* y *A. longipilis* en hábitats silvestres. De acuerdo a los resultados de este capítulo, es factible aseverar que *O. longicaudatus* y *A. longipilis* se organizan bajo el modelo de preferencias compartidas de hábitat, siendo *A. longipilis* la especie competitivamente superior y *O. longicaudatus* la competitivamente inferior. De todas formas, el tipo de organización de la comunidad de roedores del Pje. El Contra se discute en profundidad en el CAPÍTULO 5.

Respecto de la relación competitiva entre *O. longicaudatus* y *A. longipilis* y teniendo en cuenta el siguiente diagrama de especialización trófica para *O. longicaudatus* (OL, círculo blanco), *A. olivaceus* (AO, círculo gris) y *A. longipilis* (AL, círculo negro), en donde la proximidad de los círculos coloreados a los lados del triángulo es proporcional a la importancia del correspondiente ítem trófico (Gráfico modificado de Silva 2005), es probable que la posible competencia entre *O. longicaudatus* y *A. longipilis* no sea por el recurso

alimento, sino tal vez por refugios, sitios de cría, etc. que directamente se relacionan con actividades estrechamente vinculadas con el espacio (hábitat).



Sin embargo, algo diferente ocurre con *A. olivaceus*, ya que no experimenta efecto competitivo intraespecífico e interespecífico al seleccionar el hábitat durante la mayor parte del año, salvo en verano cuando si se verifica tal efecto con individuos de la misma especie (efecto competitivo interespecífico) en el hábitat preferido (silvestre). *A. olivaceus* fue la única especie que reveló competencia intraespecífica a través del análisis de las regresiones lineales simples (IP_{sil} vs. DG_{intra}), a pesar de que mantiene sus densidades poblacionales constantes y marcadamente más bajas durante todo el año respecto de las otras dos especies simpátricas. Esto no deja de ser llamativo, ya que no se detectó efecto competitivo intraespecífico para ninguna especie en ningún momento del año pero si se verifica para esta especie en verano, época de muy bajas densidades para todas las especies. Respecto de esto, en un trabajo realizado en una zona semiárida de Chile, Lima et al. (2006) abordaron el estudio de los factores que determinan las dinámicas poblacionales, haciendo foco en la interacción entre denso-dependencia y el clima para *Phyllotis darwini* y *A. olivaceus*. Los resultados de su análisis indican que el factor densidad poblacional solo explica el 39% de la variación en las tasas de crecimiento *per cápita* de *A. olivaceus*, mientras que el 81% de la variación de esas tasas es explicado por la densidad poblacional y las lluvias del año en curso. Es decir, que para *A. olivaceus* el efecto aditivo de las precipitaciones parece ser muy importante a la hora de analizar sus dinámicas poblacionales, siendo esto compatible con la falta de detección de competencia intraespecífica para esta especie durante la mayor parte del año en esta tesis.

Yunger et al. (2007) encuentran una relación inversa entre la densidad y la distancia media entre capturas sucesivas de *A. olivaceus*. Siguiendo con posibles explicaciones a la baja detección de efectos competitivos intraespecíficos para esta especie y falta de ella para las restantes dos especies, lo interesante es que estos autores afirman que los mecanismos que podrían explicar esta relación inversa podrían ser los encuentros agonísticos intraespecíficos, mientras que *A. longipilis* operaría a una diferente escala espacio-temporal y sus movimientos

no se vieron afectados por la densidad. En virtud de esto, ambas hipótesis estarían, en cierta medida, apoyando los resultados de esta tesis.

A partir de la interpretación de los gráficos de isolegs surge que entre *O. longicaudatus* y *A. longipilis*, el primero posee el menor umbral de densidad intraespecífica a partir del cual comienza a utilizar también el hábitat peridoméstico en presencia de *A. olivaceus*. Es decir, si bien *O. longicaudatus* es sensible a la presencia de ambas especies, éste modifica su comportamiento selectivo entre 2 y 5 veces más rápidamente (en términos de números poblacionales) cuando está acompañado por *A. olivaceus* que por *A. longipilis*. En presencia de *A. olivaceus*, son necesarios entre 1 y 3 individuos de *O. longicaudatus* para generar cambios comportamentales en la selección de hábitat en esta última especie, mientras que en presencia de *A. longipilis*, entre 4 y 10 individuos de *O. longicaudatus* generan dichos cambios. Estos resultados contrastan con los obtenidos por Murúa et al. (1987), ya que estos autores a través de experimentos a campo de remoción selectiva de especies, ven una falta de respuesta significativa en parámetros como las densidades poblacionales o atributos demográficos cuando se realizan remociones recíprocas de *A. olivaceus* y *O. longicaudatus*, confirmando la no existencia de efectos competitivos importantes entre estas especies por lo menos en esa comunidad del bosque templado del sur de Chile. Asimismo, Murúa et al. (1987) detectan un aumento poblacional significativo de *A. longipilis* en respuesta a la remoción selectiva de *A. olivaceus*. En este caso y como se mencionó anteriormente, se logró identificar valores umbrales de densidad intraespecífica a partir de los cuales *A. olivaceus* comienza a utilizar también el hábitat peridoméstico en presencia de *A. longipilis* para primavera, otoño e invierno, es decir, en qué circunstancias interespecíficas comienza a ser menos selectivo por su hábitat preferido. Esto nos estaría dando una noción de la capacidad que *A. olivaceus* posee de “absorber” los efectos competitivos de *A. longipilis* antes de utilizar el hábitat alternativo.

Al comparar el comportamiento selectivo de *O. longicaudatus* y *A. olivaceus*, se ve que requieren de aproximadamente de la misma cantidad de individuos de sendas especies para generar un cambio comportamental selectivo cuando están acompañadas de *A. longipilis*. Como se ha visto anteriormente, algo muy distinto ocurre con *O. longicaudatus* cuando cohabita con *A. olivaceus*. En virtud de esto, es posible deducir que los efectos competitivos de *A. olivaceus* sobre *O. longicaudatus* son relativamente más fuertes que los de *A. longipilis* sobre dicha especie. Probablemente *O. longicaudatus* y *A. olivaceus* sean competidores muy similares en términos de capacidad o eficiencia de extraer y aprovechar los diferentes recursos del hábitat silvestre cuando están en presencia de *A. longipilis*. Esto haría que, en términos absolutos, *O. longicaudatus* y *A. olivaceus* soporten la presión competitiva de *A. longipilis* de manera similar antes de verse obligados a modificar su comportamiento selectivo.

Por otro lado y de manera complementaria, también se exploró cómo el comportamiento de selección de hábitat por parte de *O. longicaudatus* podría verse afectado por la presencia de individuos de la misma especie (selección de hábitat denso-dependiente intraespecífica). En este sentido, se puso a prueba la predicción de que el efecto denso-dependiente en el proceso de selección de hábitat de esta especie será mayor en hábitats con

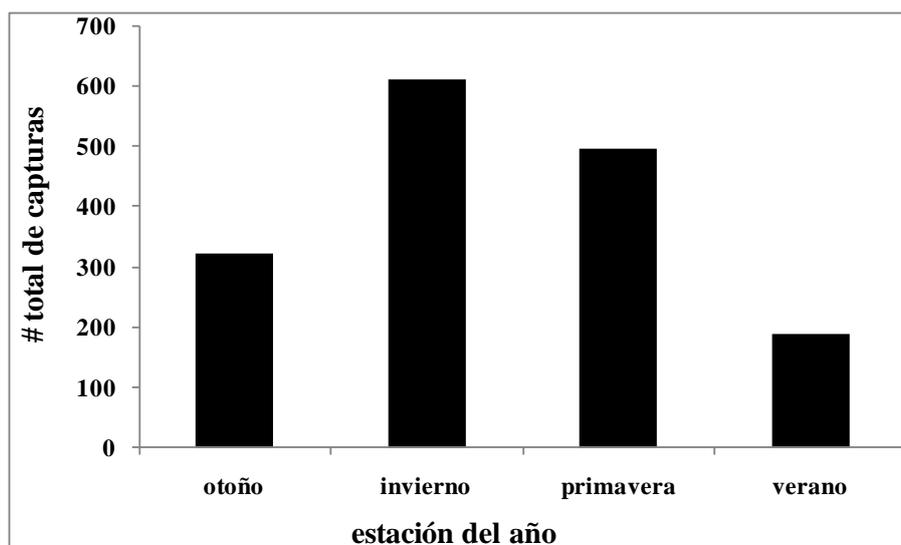
altas abundancias de ella que en hábitats con bajas densidades poblacionales. La contrastación empírica se realizó mediante el análisis del término cuadrático de las regresiones polinomiales del índice de selectividad de Simpson transformado y la densidad global específica. Durante el verano el comportamiento de selección de hábitat por parte de *O. longicaudatus* no se ve afectado por la presencia de individuos de la misma especie (selección de hábitat denso-independiente). Esto es esperable, ya que durante el verano las densidades poblacionales son relativamente bajas con lo cual no pueda evidenciarse un efecto competitivo de ninguna clase (ver FIGURA 14 de más abajo). Sin embargo, el escenario durante el resto del año es distinto ya que *O. longicaudatus* selecciona el hábitat preferido (silvestre) de manera denso-independiente hasta una determinada densidad umbral a partir de la cual se evidencia un efecto denso-dependiente intraespecífico. En todos estos últimos casos, existiría un número umbral de individuos a partir del cual la selectividad pasa de ser constante a evidenciar el efecto denso-dependiente intraespecífico en la selección de hábitat silvestre de la especie. Esos números son de 7 individuos para primavera, 13 individuos en otoño y 60 individuos en invierno. Piudo et al. (2011) reportan mayor abundancia de *O. longicaudatus* y seroprevalencia de infección para ANDV en hábitats peridomésticos del Pje. El Contra durante las épocas otoñales e invernales. En vista de los resultados de este trabajo, es razonable pensar que a medida que los recursos se hagan más limitantes en estas épocas del año, la competencia intraespecífica aumente (y tal vez la interespecífica), “obligando” a *O. longicaudatus* a utilizar el hábitat peridoméstico, con la sabida consecuencia epidemiológica que esto conlleva en virtud del aumento del riesgo de exposición humana al ANDV.

Abrothrix olivaceus y *A. longipilis*, a diferencia de *O. longicaudatus*, estarían seleccionando el hábitat de manera denso-independiente durante la mayor parte del año según el análisis de las regresiones polinomiales del índice de selectividad de Simpson transformado y la densidad global específica. Sin embargo, para *A. longipilis*, se estimaron valores umbrales de densidad a partir de los cuales esta especie comenzaría a percibir el efecto denso-dependiente en dicha selección. Así, son necesarios entre 3 y 8 individuos de *A. olivaceus* para generar un cambio comportamental en esta especie para que comience a utilizar también el hábitat peridoméstico cuando cohabita con *A. longipilis*. Pero de manera general, se puede afirmar que *A. olivaceus* y *A. longipilis* serían especies selectoras denso-independientes de hábitat mientras que *O. longicaudatus* sería una selectora denso-dependiente. Este último resultado coincide con los de Murúa et al. (2003) en Chile, quienes manifiestan que la dinámica poblacional de *O. longicaudatus* está limitada por el alimento, el espacio o los depredadores y que a su vez está regulada por la competencia interespecífica.

Otra hipótesis que se barajó en este estudio es que el mecanismo por el cual *O. longicaudatus* selecciona el hábitat es afectado por el uso de hábitat por parte de *A. olivaceus*, es decir, se postula la existencia de una denso-dependencia interespecífica. Para verificar esto, se puso a prueba la predicción de que los hábitats con altas densidades globales de roedores mostrarán efectos de denso-dependencia interespecífica en la selección de hábitat del *O. longicaudatus*. En este marco y según el análisis de los resultados de las regresiones lineales múltiples, no se detectó efectos competitivos interespecíficos durante el invierno,

primavera y otoño para *O. longicaudatus* ni en presencia de *A. olivaceus* ni de *A. longipilis*. De manera contraria, durante la época estival se verifica denso-dependencia interespecífica en la selección de hábitat de *O. longicaudatus* cuando está en presencia de *A. longipilis* bajo un modelo en que ambas especies prefieren el hábitat silvestre (preferencias de hábitat compartidas). Este efecto interespecífico resulta un tanto llamativo, ya que durante esta misma época *O. longicaudatus* no modifica su comportamiento de selección frente a conespecíficos pero sí lo estaría haciendo frente a individuos de *A. longipilis*. Tal vez los datos utilizados para las regresiones en cuestión no fueron lo suficientemente apropiados (en calidad y cantidad) como para detectar el efecto intraespecífico durante el verano. Sin embargo, me inclino a pensar en la no existencia de ningún tipo de efecto (intra e interespecíficos) en esta época por tratarse de un momento de mínima densidad poblacional para todas las especies de roedores del ensamble, como lo muestra la FIGURA 14 siguiente para este trabajo en relación al número total de capturas.

FIGURA 14. Número total de capturas por estación del año entre otoño 2007 y verano 2010. Cada una de las cuatro estaciones del año que figuran en el gráfico están formadas con la sumatoria de capturas de cada estación de cada año en ese periodo de tiempo.



Sin embargo y a pesar de lo anteriormente mencionado en esta sección, la discusión puede cambiar sustancialmente si el análisis se basa en la combinación de los resultados obtenidos de las regresiones lineales simples (índice de preferencia vs. densidades intraespecíficas), las regresiones lineales múltiples (índice de preferencia vs. densidades intra e interespecíficas), del índice de selectividad de Simpson transformado y de las isolegs para estas especies. De manera general se ve que *A. longipilis* es la especie que más preferencia demuestra por el hábitat silvestre durante todo el año. En el otro extremo se encontraría *O. longicaudatus* mostrando más plasticidad a la hora de seleccionar entre hábitat silvestre y peridoméstico, pero mostrando una cierta tendencia hacia el hábitat peridoméstico de acuerdo al número de capturas en ese hábitat. Es decir, se podría definir a *O. longicaudatus* como la

especie más “tolerante” en cuanto a la elección de hábitat, mientras que *A. longipilis* sería la especie más “intolerante”. Finalmente, *A. olivaceus* también muestra cierta plasticidad en su elección pero sin una tendencia marcada.

Es interesante advertir que tanto para *A. olivaceus* como para *A. longipilis* no se detectan efectos competitivos intraespecíficos al momento de verificar los efectos interespecíficos. Resulta extraño pensar que individuos de estas especies puedan modificar su comportamiento selectivo en presencia de heteroespecíficos en primera instancia y que dicho comportamiento no esté influenciado por sus conoespecíficos (denso-independencia intraespecífica). De manera contraria, *O. longicaudatus* estaría percibiendo los efectos intraespecíficos a la vez que los interespecíficos (salvo en verano), lo cual es mucho más creíble o lógicamente interpretable. Pero, ¿qué pudo haber pasado que no se detectaron los efectos intraespecíficos para *A. olivaceus* y *A. longipilis* al mismo tiempo que si fueron detectados los efectos interespecíficos? Una de las grandes contribuciones del naturalista Charles Darwin fue la de reconocer que individuos de la misma especie difieren en muchos rasgos, incluyendo características obvias como el sexo, la edad o tamaño y también en rasgos más sutiles como la forma, el comportamiento o la fisiología. Esta variación entre conoespecíficos provee la materia prima para la selección natural y por lo tanto es un elemento clave de la teoría de evolución a través de este tipo de selección (Darwin 1859). Por el contrario, la teoría ecológica normalmente se centra en predecir y estudiar la dinámica poblacional en el tiempo sin tener en cuenta los fenotipos particulares y en consecuencia, muchos modelos de interacciones de especies asumen implícitamente que todos los individuos de una misma especie son efectivamente “intercambiables” (Bolnick et al. 2011). En este sentido, muchos ecólogos han reconocido desde hace tiempo que los sexos y las clases etarias difieren ecológicamente en forma significativa, ya que dentro de un mismo sexo y clase etaria, la variación fenotípica entre los individuos puede generar a su vez variación en ciertos atributos ecológicos (Polis 1984, Shine 1989, Bolnick et al. 2011). Dentro de las poblaciones, individuos pueden diferir en el tipo de defensa anti-predatoria, en la resistencia o exposición a parásitos o patógenos, en la tolerancia a factores abióticos el uso de los recursos o la capacidad o habilidad competitiva (Bolnick et al. 2003, Lankau y Strauss 2007, Johnson et al. 2009, Meyer et al. 2009, Duffy 2010, Ganz y Ebert 2010, Bolnick et al. 2011). Como corolario de lo antedicho, una posible explicación a la falta de detección de efectos intraespecíficos cuando si se detectaron los interespecíficos es que podría estar existiendo una gran varianza “ecológica” intrapoblación cuya magnitud impide la verificación de tales efectos. Es decir, que la población no se comporta como un “todo” homogéneo e individuos dentro de ella pueden percibir y responder a efectos competitivos intraespecíficos de manera desigual y esta heterogeneidad comportamental puede ser difícil de detectar estadísticamente, por lo menos de la manera en que se analizó en esta tesis.

Por otro lado, la elección del hábitat por parte de *O. longicaudatus* se encuentra siempre influenciada por individuos de su misma especie (ver gráficos de isolegs y regresiones polinómicas) en primer instancia, luego por *A. olivaceus* y finalmente por *A. longipilis*. Es decir, que en este ensamble de roedores, *A. olivaceus* sería la especie más influyente sobre el comportamiento de *O. longicaudatus*. Trabajos previos vinculados con

posibles interacciones competitivas entre estas dos especies (Murúa y González 1982, Murúa et al. 1986, Kelt et al. 1994, González et al. 2000), dan cuenta de la existencia de segregación espacial y una fuerte selección de hábitat en los bosques templados andino-patagónicos a pesar de la vagilidad de *O. longicaudatus*, característica que se ha destacado a principios de esta tesis para esta especie.

Cabe señalar y comentar, al menos rápidamente, sobre la presencia preocupante de *Rattus* spp. en los bosques del Pje. El Contra. Estos múridos introducidos (exóticos) son depredadores activos y fuertes competidores y están asociados con la disminución de la biodiversidad en todo el mundo (Townsend et al. 2006). Por ejemplo, anidan en los árboles, lo que puede explicar las extinciones frecuentes y el reducido éxito cría de *O. longicaudatus*, que es otra especie que puede anidar en árboles (Redford y Eisenberg 1992). De manera general, se sugiere que *Rattus* spp. puede tener un efecto devastador sobre la fauna de pequeños mamíferos nativos probablemente debido a la competencia o la depredación directa (Milstead et al. 2007). Como se ha visto en el presente capítulo, individuos de *Rattus rattus* fueron capturados en el área de estudio y de hecho fue la especie más capturada luego de las tres especies de sigmodontinos en estudio. Por lo cual, los posibles efectos de este mamífero exótico sobre el ensamble de roedores nativos merecen más estudio, en virtud de cómo podrán modificarse las relaciones competitivas, uso y selección de hábitat.

En este capítulo se intentó detectar la existencia de efectos denso-dependientes en la selección de hábitat de tres especies de roedores sigmodontinos, una de ellas es el reservorio principal del ANDV en Patagonia (*O. longicaudatus*). Consecuentemente, la manera en que *O. longicaudatus* utiliza los diferentes hábitats, tiene connotaciones epidemiológicas respecto de la salud humana. Esta relación entre la abundancia del un reservorio zoonótico, el modo en que usa el hábitat y el riesgo de infección en humanos es abordada por diferentes estudios y a continuación se muestran algunos ejemplos de ellos. El riesgo en humanos de contraer SPH está directamente relacionado a la densidad poblacional de roedores reservorios porque a medida que aumenta esa densidad, aumenta la probabilidad de contacto entre el humano y roedores infectados (Mills y Childs 1998). Un estudio preliminar en la zona de estudio del presente trabajo confirma que existe mayor seroprevalencia del virus en hábitats peridomésticos que en silvestres (Piudo et al. 2011). Análogamente, Kuenzi et al. (2001) verifican un mayor riesgo de contraer SPH en ambientes antropizados también en EE.UU. En un estudio de selección de micro-hábitat de cinco roedores sigmodontinos en Patagonia norte, Lozada et al. (2000) confirman que la frecuencia de captura en determinados micro-hábitats resultó estar fuertemente correlacionado con características ambientales (como la cobertura vegetal local). Además, concluyen que estos resultados sobre el uso preferencial del hábitat son relevantes teniendo en cuenta que dos de estas especies estudiadas son reservorios de Hantavirus (incluido *O. longicaudatus*). En Suecia, el Puumala virus (PUUV) es un género Hantavirus que causa nefropatía epidémica, una forma leve de fiebre hemorrágica con síndrome renal en humanos. El reservorio natural de este virus es el roedor topo *Clethrionomys glareolus*. Olsson et al. (2005) observaron que el número de estos topos que expresan anticuerpos contra PUUV aumenta linealmente con la abundancia total de este mamífero, lo que implica una transmisión denso-independiente del virus. Por otro lado y a

través del uso de componentes principales y análisis de correlación parcial, encontraron que existen características ambientales particulares asociados con una mayor abundancia de este topo y por lo tanto, del número de infectados con PUUV. Esto sugiere que la circulación y la persistencia del PUUV dentro de las poblaciones de esta especie están influenciadas por distintos factores vinculados con el hábitat y su selección.

A partir de ahora y para explorar la eficiencia en la extracción de recursos, competencia intraespecífica e interespecífica en cuanto a la explotación y a la interferencia directa de individuos de *O. longicaudatus*, *A. olivaceus* y *A. longipilis*, nos introducimos en el CAPÍTULO 3.



CAPÍTULO 3

SELECCIÓN DE HÁBITAT DENSO-DEPENDIENTE:

MODELO DE ISODARAS

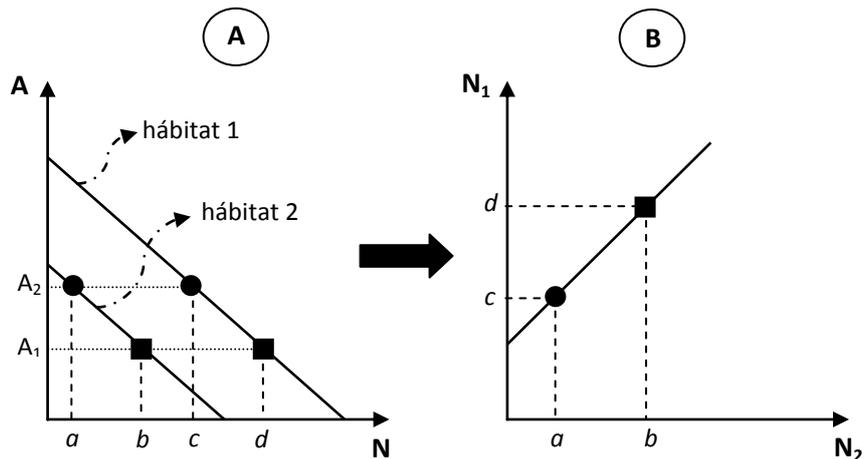
3.1 Introducción y marco teórico.

Un tema común en materia de ecología evolutiva moderna es el hecho de que el comportamiento de un individuo está fuertemente influenciado por la “motivación evolutiva” de maximizar su fecundidad a lo largo de la vida (Lomnicki 1988). Uno de los mecanismos para maximizar el éxito reproductivo es seleccionar aquellos hábitats que garanticen la mayor adecuación para ese individuo. Esta es una premisa clave de la teoría de la selección de hábitat (Krasnov et al. 2003). Como se enunció con anterioridad, el principal supuesto de la teoría de la selección de hábitat es que la maximización del éxito reproductivo de un individuo se puede lograr mediante la selección de los hábitats que garanticen la mejor adecuación (Rosenzweig 1981, 1991). Cuando la adecuación disminuye con la densidad (Fretwell y Lucas 1970), los individuos se moverán sucesivamente a los hábitats de calidad cada vez menor ya que el tamaño de la población crece. En consecuencia, los hábitats que difieren, ya sea cuantitativa o cualitativamente, o ambas cosas, soportarán un número diferente de individuos. Por lo tanto, el conocimiento de la forma que adoptan esas relaciones denso-dependientes, nos permiten inferir la respuesta de selección de hábitat, simplemente mediante la interpretación de los patrones de densidad en los diferentes hábitats utilizando el modelo de isodaras (Morris 1987a, b, 1988, 1990).

Morris (1988, 1989, 1990, 1994, 1999, 2003) desarrolló el modelo de isodaras para estudiar competencia intra e interespecífica a partir de datos de abundancias poblacionales de las especies, bajo el supuesto de que los consumidores tienden a organizarse en los distintos hábitats de acuerdo a la teoría de distribución ideal libre. En primera instancia, el modelo de isodaras considera cómo las diferencias en la cantidad y calidad de los recursos de los distintos hábitats dan lugar a patrones diferentes de regulación de la población, teniendo en cuenta una sola especie y cómo estas diferencias afectan los patrones de distribución entre diferentes hábitats (Morris 1987a, b). Posteriormente Morris (1990) amplió el análisis de isodaras a un modelo lineal de múltiples especies y Rodríguez (1995) lo modifica a un modelo lineal de selección de hábitat mediante el uso de regresión múltiple. Estos estudios permiten modelar las densidades de varias especies en dos tipos de hábitats (en el caso de este estudio, silvestre y peridomiciliario), asumiendo la teoría de distribución ideal libre que fuera propuesta por Fretwell y Lucas (1970), por lo que también supone que los individuos se establecerán en aquellos hábitats donde maximicen su adecuación. La distribución ideal libre asume que la selección de hábitat es sin costo y prevé que la adecuación debe ser igual en los diferentes hábitats.

En este sentido, el modelo de isodaras permite evaluar efectos denso-dependientes de hábitat intraespecíficos, interacciones interespecíficas así como también diferencias cualitativas y cuantitativas entre dos tipos de hábitat (Morris 1987, 1988, 1989, 1990, 1996b). Este modelo combina efectos denso-dependientes en las estrategias de selección de hábitat y permite evaluar interacciones competitivas intra e interespecíficas tanto en cuanto a la explotación de los recursos disponibles como a la interferencia directa de los individuos de las especies interactuantes a partir de diferencias predecibles y fácilmente testeables en base a densidades poblacionales (Krasnov et al. 2003). Entonces, una isodara es una línea que une puntos de igual adecuación cuyos ejes son las densidades de una especie en dos hábitats diferentes (FIGURA 15). Por lo tanto, este modelo puede ser utilizado para inferir la naturaleza de las diferencias entre los hábitats percibidos por los consumidores y el modo de la estrategia de selección de hábitat (Morris 1987a, b, Morris 1988). Estos análisis han sido aplicados con éxito para inferir las preferencias de hábitat de muchas especies de vertebrados silvestres como aves, mamíferos y peces (Rodríguez 1995, Edwards et al. 2002, Ramp y Coulson 2002, Morita et al. 2004, Shochat et al. 2005, Laurel et al. 2007, Shenbrot et al. 2010, Tadesse y Kotler 2010, Ale et al. 2011, por citar sólo algunos) así como también de insectos (Krasnov et al. 2003, 2004, entre varios más). Los efectos denso-dependientes tanto intra como interespecíficos en cada hábitat pueden ser analizados mediante el uso de regresiones lineales múltiples (Rodríguez 1995). Cada isodara refleja una estrategia de selección de hábitat característica. Las diferencias cuantitativas entre hábitats se reflejan en el intercepto de la isodara y se relaciona con la productividad de ese hábitat. Mientras que la pendiente de la isodara evalúa las diferencias cualitativas entre hábitats y está ligada a la eficiencia relativa de los individuos de extraer los recursos y convertirlos en descendientes en ambos hábitats. Por lo tanto, los coeficientes obtenidos de las regresiones múltiples asociados a las densidades intra e interespecíficas que resulten estadísticamente no significativos implican entonces selección de hábitat denso-independiente (Hodara et al. 2000; Krasnov et al. 2004).

FIGURA 15. Selección de hábitat denso-dependiente por una especie que ocupa los hábitats 1 y 2. **A)** Gráfico que relaciona la adecuación (A) y la densidad (N) en los dos hábitats (a y b son densidades en el hábitat 2, c y d son densidades en el hábitat 1). Las líneas punteadas horizontales que unen los dos círculos y los dos cuadrados negros se corresponden a densidades en ambos hábitats en donde la adecuación esperada es idéntica en cada uno (una distribución ideal). Así, ambos cuadrados (con densidades b y d) poseen la misma adecuación A_1 y ambos círculos (con densidades a y c) poseen la misma adecuación A_2 . **B)** El conjunto de soluciones para una distribución ideal es graficado como una isodara, una línea que une densidades de ambos hábitats ($N_1 =$ densidad en el hábitat 1, $N_2 =$ densidad en el hábitat 2) a lo largo de la cual la adecuación esperada en los dos hábitats es idéntica en ambos [Gráficos modificados de Morris (1999)].



De manera análoga a lo planteado en el capítulo anterior, los únicos dos trabajos que utilizan el método de isolegs en comunidades de roedores en Argentina (Busch et al. 1997, Hodara et al. 2000), son los mismos dos trabajos que utilizan el método de isodaras para estudiar la estructuración de una comunidad de roedores sigmodontinos en base a la evaluación de efectos denso-dependientes en la selección del hábitat. Como se mencionó, en ambos casos los estudios fueron realizados en agroecosistemas del centro del país, por lo que la presente tesis es también el primer trabajo en utilizar este método para estudiar interacciones competitivas (intraespecíficas, por explotación y por interferencia) y diferencias cuali y cuantitativas entre hábitats en una comunidad de roedores silvestres en Patagonia norte.

3.2 Objetivos.

El objetivo general de este capítulo de la tesis, es detectar la existencia de efectos competitivos denso-dependientes intraespecíficos e interespecíficos, discriminando estos últimos por explotación y por interferencia a través del análisis del modelo de isodaras. Estos efectos serán cuantificados en un sistema con tres especies (*O. longicaudatus*, *A. longipilis* y *A. olivaceus*) y dos hábitats (silvestre y peridoméstico) a partir de datos de abundancias poblacionales de dichas especies (estas abundancias fueron calculadas a partir del número de individuos capturados de cada especie o combinación de ellas, el cual fue recalculado para el ambiente silvestre por simulaciones Monte Carlo).

3.3 Metodología.

3.3.1 Modelo de isodaras.

Para el presente estudio, se comienza con el ejemplo de la ecuación de la isodara para *O. longicaudatus* como lo expresa la Ecuación 8:

Ecuación 8
$$N_{OLsil} = a + bN_{OLperi}$$

en donde N_{OLsil} y N_{OLperi} son las densidades de *O. longicaudatus* en los hábitats silvestre y peridoméstico y a es el intercepto que constituye diferencias cuantitativas en la adecuación entre ambos hábitats. Este intercepto es el número de individuos ocupando el hábitat silvestre (el de mayor adecuación) al momento de comenzar a ocuparse el hábitat peridoméstico (el de menor adecuación). Asimismo, b es la pendiente de la ecuación y se vincula con las diferencias cualitativas entre ambos hábitats. Estas diferencias cualitativas surgen a partir de la manera en que los individuos usan y toman beneficios de esos hábitats (eficiencia en la extracción y consumo de recursos disponibles). En este punto tal vez sea pertinente y valioso volver a recordar lo detallado en la sección 1.1.5 del primer capítulo de esta tesis, en donde se hace referencia al hecho de inferir patrones de regulación poblacional y de estructura de comunidades a partir del conocimiento de la distribución y abundancia de individuos de diferentes especies.

Como se mencionó anteriormente, las isodaras pueden ser evaluadas a partir de regresiones lineales. Por lo tanto a continuación, se detalla la estimación empírica de estas rectas de puntos de igual adecuación. La Ecuación 8 también puede ser construida agregando una segunda especie (por ejemplo *A. olivaceus*) al sistema, y si ambas especies verifican una competencia por explotación para los dos hábitats, la isodara para *O. longicaudatus* será como lo muestra la Ecuación 9:

Ecuación 9
$$N_{OLsil} = a + b \left(N_{OLperi} + \beta_3 N_{AOperi} - \beta_2 N_{AOsil} \right)$$

en donde N_{AOsil} y N_{AOperi} son las densidades de *A. olivaceus* en los hábitats silvestre y peridoméstico respectivamente, β_2 es el coeficiente de competencia por explotación promedio de *A. olivaceus* sobre *O. longicaudatus* en el hábitat silvestre y β_3 es el mismo coeficiente pero en el hábitat peridoméstico. La Ecuación 9 puede a su vez ser rearmada para N_{OLperi} , N_{AOsil} y N_{AOperi} .

El método de isodaras (Morris 1989) también puede ser utilizado para estimar competencia interespecífica por interferencia entre individuos de dos especies en dos hábitats. En este sentido, la Ecuación 10 Ecuación 11 Ecuación 12 y Ecuación 13 muestran diferentes

rearmados de una ecuación de isodaras para un sistema de dos especies y dos hábitats incluyendo competencia por explotación y por interferencia:

Ecuación 10

$$N_{OLsil} = a + b \left(N_{OLperi} + \beta_3 N_{AOperi} + \delta_2 N_{OLperi} N_{AOperi} \right) - \beta_2 N_{AOsil} - \delta_1 N_{OLsil} N_{AOsil}$$

Ecuación 11

$$N_{OLperi} = b^{-1} \left(a + N_{OLsil} - b\beta_3 N_{AOperi} - b\delta_2 N_{OLperi} N_{AOperi} + \beta_2 N_{AOsil} + \delta_1 N_{OLsil} N_{AOsil} \right)$$

Ecuación 12

$$N_{AOsil} = \beta_1^{-1} \left(a + b\beta_3 N_{AOperi} - N_{OLsil} + bN_{OLperi} - \delta_1 N_{AOsil} N_{OLsil} + b\delta_2 N_{AOperi} N_{OLperi} \right)$$

Ecuación 13

$$N_{AOperi} = b^{-1} \beta_2^{-1} \left(a + \beta_2 N_{AOsil} + N_{OLsil} - bN_{OLperi} + \delta_1 N_{AOsil} N_{OLsil} - b\delta_2 N_{AOperi} N_{OLperi} \right)$$

en donde b es el coeficiente de competencia intraespecífico, δ_1 y δ_2 son los coeficientes de interferencia entre los individuos de las especies *O. longicaudatus* y *A. olivaceus* en los hábitats silvestre y peridoméstico respectivamente. En este tipo de sistemas, este tipo de ecuaciones pueden ser analizadas a partir de regresiones lineales múltiples y las estimaciones de abundancia fueron utilizadas como variables “input” o “de respuesta” en los análisis de isodaras de dos especies a partir de las regresiones mencionadas (Ovadia y Abramsky 1995, Rodríguez 1995).

Para el sistema de estudio de esta tesis, la Ecuación 10 Ecuación 11 Ecuación 12 y Ecuación 13 se deben rearmar para un sistema de tres especies (*O. longicaudatus*, *A. olivaceus* y *A. longipilis*) y dos hábitats (silvestre y peridoméstico) incluyendo también competencia por explotación y por interferencia. De esta manera se obtienen las isodaras de la Ecuación 14 a la Ecuación 19 que se muestran a continuación (cabe recordar que en las siguientes ecuaciones, a es el intercepto que constituye diferencias cuantitativas en la adecuación entre hábitats, b es la pendiente de la ecuación y se vincula con las diferencias cualitativas entre hábitats, los coeficientes β_i corresponden a los coeficientes competitivos interespecíficos por explotación y los coeficientes δ_i corresponden a los coeficientes competitivos interespecíficos por interferencia).

Ecuación 14: Isodara para *O. longicaudatus*_{silvestre}

$$\begin{aligned} N_{OLsil} &= a + b (N_{OLperi} + \beta_2 N_{AOperi} + \beta_3 N_{ALperi} + \delta_2 N_{OLAoperi} + \delta_4 N_{OLALperi} + \delta_6 N_{ALAOperi} + \delta_8 N_{OLAALperi}) \\ &= \dots - \beta_4 N_{AOSil} - \beta_5 N_{ALSil} - \delta_1 N_{OLAOSil} - \delta_3 N_{OLALSil} - \delta_5 N_{AOALSil} - \delta_7 N_{OLAALSil} \end{aligned}$$

Ecuación 15: Isodara para *O. longicaudatus*_{peridomicilio}

$$\begin{aligned} N_{OLperi} &= a + b (N_{OLsil} + \beta_2 N_{AOSil} + \beta_3 N_{ALSil} + \delta_2 N_{OLAOSil} + \delta_4 N_{OLALSil} + \delta_6 N_{ALAOsil} + \delta_8 N_{OLAALSil}) \\ &= \dots - \beta_4 N_{AOperi} - \beta_5 N_{ALperi} - \delta_1 N_{OLAoperi} - \delta_3 N_{OLALperi} - \delta_5 N_{AOALperi} - \delta_7 N_{OLAALperi} \end{aligned}$$

Ecuación 16: Isodara para *A. olivaceus*_{silvestre}

$$\begin{aligned} N_{AOSil} &= a + b (N_{AOperi} + \beta_2 N_{OLperi} + \beta_3 N_{ALperi} + \delta_2 N_{OLAoperi} + \delta_4 N_{OLALperi} + \delta_6 N_{ALAOperi} + \delta_8 N_{OLAALperi}) \\ &= \dots - \beta_4 N_{OLSil} - \beta_5 N_{ALSil} - \delta_1 N_{OLAOSil} - \delta_3 N_{OLALSil} - \delta_5 N_{AOALSil} - \delta_7 N_{OLAALSil} \end{aligned}$$

Ecuación 17: Isodara para *A. olivaceus*_{peridomicilio}

$$\begin{aligned} N_{AOperi} &= a + b (N_{AOSil} + \beta_2 N_{OLSil} + \beta_3 N_{ALSil} + \delta_2 N_{OLAOSil} + \delta_4 N_{OLALSil} + \delta_6 N_{ALAOsil} + \delta_8 N_{OLAALSil}) \\ &= \dots - \beta_4 N_{OLperi} - \beta_5 N_{ALperi} - \delta_1 N_{OLAoperi} - \delta_3 N_{OLALperi} - \delta_5 N_{AOALperi} - \delta_7 N_{OLAALperi} \end{aligned}$$

Ecuación 18: Isodara para *A. longipilis*_{silvestre}

$$\begin{aligned} N_{ALSil} &= a + b (N_{ALperi} + \beta_2 N_{OLperi} + \beta_3 N_{AOperi} + \delta_2 N_{OLAoperi} + \delta_4 N_{OLALperi} + \delta_6 N_{ALAOperi} + \delta_8 N_{OLAALperi}) \\ &= \dots - \beta_4 N_{OLSil} - \beta_5 N_{AOSil} - \delta_1 N_{OLAOSil} - \delta_3 N_{OLALSil} - \delta_5 N_{AOALSil} - \delta_7 N_{OLAALSil} \end{aligned}$$

Ecuación 19: Isodara para *A. longipilis*_{peridomicilio}

$$\begin{aligned} N_{ALperi} &= a + b (N_{ALSil} + \beta_2 N_{OLSil} + \beta_3 N_{AOSil} + \delta_2 N_{OLAOSil} + \delta_4 N_{OLALSil} + \delta_6 N_{ALAOsil} + \delta_8 N_{OLAALSil}) \\ &= \dots - \beta_4 N_{OLperi} - \beta_5 N_{AOperi} - \delta_1 N_{OLAoperi} - \delta_3 N_{OLALperi} - \delta_5 N_{AOALperi} - \delta_7 N_{OLAALperi} \end{aligned}$$

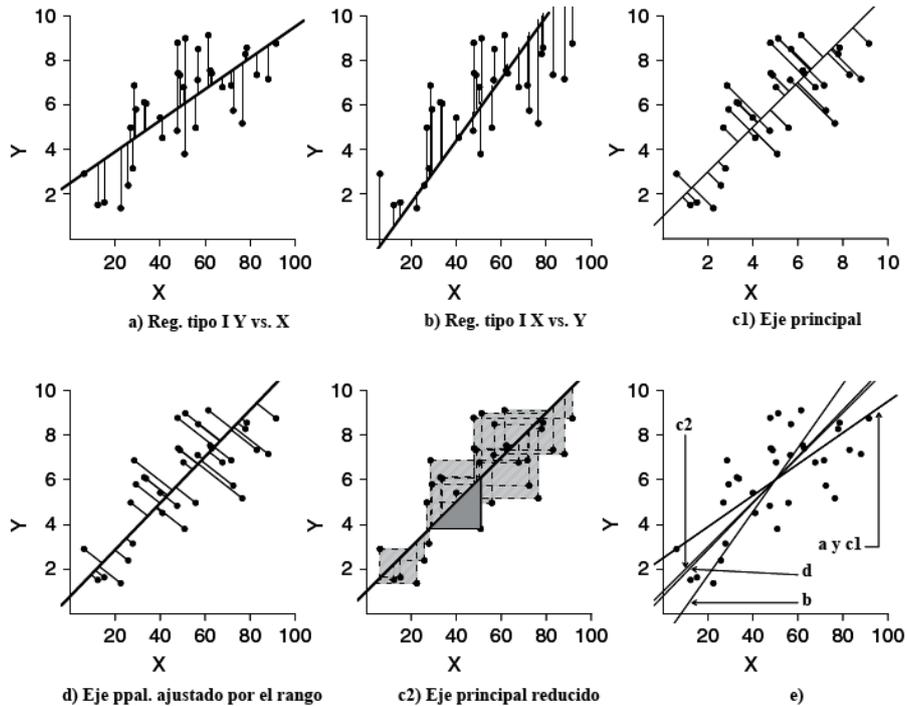
Los coeficientes de las ecuaciones de isodaras más arriba detalladas pueden ser obtenidos mediante regresiones lineales múltiples de tipo I y los resultados de dichas regresiones pueden ser interpretados sobre la base de la magnitud y la significancia estadística del intercepto de esa regresión y de los coeficientes asociados con efectos competitivos intra e interespecíficos. Un modelo tipo I para el caso de la regresión lineal simple asume linealidad e investiga la existencia de una relación entre una variable respuesta y una variable predictora fija (no aleatoria). La presencia de réplicas de las poblaciones en cada nivel de la variable predictora nos permite establecer si las respuestas observadas se

alejan suficientemente de sus valores predichos por la ecuación estimada de una línea recta y por lo tanto, poder establecer si las diferencias en la variable respuesta pueden atribuirse a las variaciones en la variable predictora (relación causa-efecto). El modelo de regresión tipo I exige que la variable predictora sea fija, por lo que solo admite variación aleatoria alrededor de la línea “en sentido vertical”, es decir, solamente para la variable respuesta. Las coordenadas predichas (por el modelo lineal) para cualquier observación dada deben estar, por lo tanto, en un plano vertical alrededor de las coordenadas observadas (FIGURA 16a). La diferencia entre un valor observado y su valor predicho se denomina residual. Por lo tanto, el modelo tipo I de regresión permite hallar los mejores estimadores de los parámetros de la recta minimizando la suma de los cuadrados de los residuos (Logan 2010).

Sin embargo, esta aproximación (modelo tipo I de regresión) posee dos grandes limitaciones: 1) las variables dependientes ocurren a ambos lados de la ecuación y 2) podría haber multicolinealidad entre las variables independientes o predictoras. A esto se le suma el hecho de que todas las abundancias están medidas con error y uno de los supuestos de las regresiones tipo I es que las variables independientes están medidas sin error, por lo tanto ese supuesto es violado (Morris 1988, Rodríguez 1995). Es por esto que un procedimiento alternativo para estimar las ecuaciones y coeficientes competitivos de las isodaras es utilizando el Modelo tipo II de regresiones múltiples, asumiendo que la densidad y la calidad del hábitat son proporcionales (Rodríguez 1995, Hodara et al. 2000). Este modelo de regresión resulta más apropiado cuando tanto las variables dependientes como independientes están sujetas a errores análogos (McArdle 1988) y se deberían utilizar cuando los niveles de la variable independiente no están determinados y son aleatorios, cuando los supuestos del modelo tipo I de regresión no se cumplen, y cuando la varianza del error (incertidumbre) en la/s variable/s independiente/s y en la variable dependiente son similares o comparables (Logan 2010).

Básicamente, el modelo tipo II de regresión se refiere a una familia de procedimientos de ajuste lineal que reconocen e incorporan la incertidumbre, tanto en la variable respuesta (dependiente) como en variables predictoras (independientes) y describe al primer eje principal a través de una distribución normal bivariada (FIGURA 16). Estas técnicas generan mejores estimaciones de los parámetros que el modelo tipo I de regresión cuando los niveles de la variable predictora son medidos. Sin embargo, sólo son necesarias para situaciones en las que las estimaciones de los parámetros son el principal interés del análisis (por ejemplo, para comparar pendientes entre los modelos). Dentro de los procedimientos de ajuste lineal que integran los modelos tipo II de regresión se encuentran la técnica del eje principal (FIGURA 16c1), la del eje principal ajustado por el rango (FIGURA 16d) y la del eje principal reducido o estándar (FIGURA 16c2) (Logan 2010).

FIGURA 16. Información simulada ilustrando diferencias entre (a) el modelo de regresión tipo I para Y vs. X , (c1) el modelo de regresión tipo II de eje principal y (c2) el modelo de regresión tipo II de eje principal reducido. Cada uno de ellos es contrastado en (e) junto con una representación del modelo de regresión tipo I para X vs. Y (b). Nótese que la curva ajustada para cada una de las técnicas pasa a través de la media central de la nube de datos. Cuando X e Y son medidas en la misma escala, el eje principal y el eje principal reducido son iguales [Gráfico modificado de Logan (2010)].



En particular para el presente capítulo, los coeficientes de las ecuaciones de las isodaras se estimaron utilizando el método del eje principal reducido o estándar. Este método minimiza la suma al cuadrado de áreas triangulares delimitadas por las observaciones y la línea de regresión (FIGURA 16c2), incorporando así todas las relaciones posibles de incertidumbre entre la variable respuesta y las predictoras. Dicho método se utiliza satisfactoriamente cuando existe correlación significativa entre variable dependiente y predictoras, en donde la pendiente estimada es el promedio de la pendiente de una regresión de Y vs. X (FIGURA 16a) y la inversa de la pendiente de X vs. Y (FIGURA 16b) (Logan 2010). Básicamente y de manera resumida, el método de regresiones múltiples de tipo II está basado en el cálculo de los componentes principales de la matriz de correlación de los términos de cada especie y de los términos de interacción de la Ecuación 20:

Ecuación 20

$$\ln\left(\frac{S_1^0}{c_1}\right) - d_1(N_{A1} + \beta_1 N_{B1} + \delta_1 N_{A1} N_{B1}) = \ln\left(\frac{S_2^0}{c_2}\right) - d_2(N_{A2} + \beta_2 N_{B2} + \delta_2 N_{A2} N_{B2})$$

siendo 1 y 2 los dos tipos de hábitats, S_i^0 es la adecuación basal en determinado hábitat i , c es un parámetro que mide la utilización *per capita* de recursos por una determinada especie (A ó B) en un dado hábitat, d es un parámetro de interferencia que refleja la reducción proporcional *per capita* de utilización del hábitat con el incremento de la abundancia de conoespecíficos y esta inversamente relacionado con la eficiencia para la utilización del hábitat, β es un parámetro que mide la reducción proporcional *per capita* de utilización del hábitat con el incremento de la abundancia de heteroespecíficos y δ es un parámetro que mide cuanto se modifica la eficiencia de la utilización del hábitat por una especie dependiendo de las interacciones interespecíficas.

En las regresiones múltiples de tipo II, el eje asociado con la componente menor es considerado 0 (cero) (McArdle 1988) para obtener los coeficientes de la ecuación de la isodara. Luego, la ecuación de la isodara es modificada cuatro veces para obtener la Ecuación 10 Ecuación 11 Ecuación 12 y Ecuación 13. Este procedimiento puede ser repetido una determinada cantidad de veces mediante un método de bootstrap de remuestreo para obtener intervalos de confianza para cada coeficiente (Efron y Tibshirani 1986) de las ecuaciones anteriormente nombradas. Cada uno de estos coeficientes fue considerado significativo si sus respectivos intervalos de confianza excluían al 0 (cero) (Rodríguez 1995).

En base a esto, se consideró que una especie podría percibir diferencias en la adecuación basal entre hábitat silvestre y peridoméstico si el intercepto de la ecuación de la isodara difería de 0 (cero), por lo que se asume que los individuos perciben diferencias cuantitativas entre ambos hábitats (Morris 1989, Hodara et al. 2000). Asimismo, el uso de hábitat con denso-dependencia intraespecífica es confirmado cuando el coeficiente que acompaña a la abundancia de la misma especie en el hábitat alternativo es significativamente positivo. Por otro lado, los efectos interespecíficos por explotación de recursos o interferencia entre individuos de especies competidoras pueden ser detectados cuando los coeficientes de regresión en el hábitat alternativo son positivos significativamente, o significativamente negativos en el hábitat preferido, es decir, sus intervalos de confianza excluyen al 0 (cero).

Previo a la aplicación de los modelos de isodaras y del cálculo de los términos de interacción entre especies, los datos de abundancias de cada especie o combinación de ellas fueron centradas y estandarizadas (Transformación Z) de manera tal de eliminar colinealidad entre los términos de cada especie y los términos de interacción (Rodríguez 1995, Morris et al. 2000, Morita et al. 2004). Esta transformación a valores Z de abundancia implica que los nuevos valores están bajo una distribución normal estándar ($\mu = 0$ y un $\sigma^2 = 1$).

Previamente a la aplicación del modelo II de regresiones múltiples, se realizaron regresiones lineales múltiples Stepwise (Modelo tipo I de regresión, SPSS Statistics 17.0)

para identificar el subconjunto de parámetros significativos (con una probabilidad $< 0,15$) para incluir el parámetro en el análisis del modelo de isodaras (Morris et al. 2000, Morita et al. 2004). Es decir, utilizando la abundancia de cada especie en cada hábitat como variable dependiente y las otras abundancias como variables independientes, con esta primera aproximación se identificaron las posibles ecuaciones de las isodaras para efectos competitivos significativos denso-dependientes.

La interpretación empírica del análisis de isodaras se basa en Morris (1987a, b, 1988) y se resume de la siguiente manera: las situaciones en las que los hábitats difieren solo cuantitativamente, dan lugar a isodaras con una ordenada al origen distinta de cero y una pendiente igual a 1 (*regulación poblacional paralela*, isodara A de la FIGURA 18), mientras que las situaciones en que los hábitats difieren sólo cualitativamente, dan como resultado isodaras con ordenada al origen igual a cero y una pendiente >1 (*regulación poblacional divergente*, isodara B de la FIGURA 18). Si el hábitat 1 es cuali y cuantitativamente más adecuado que el hábitat 2, la isodara resultante tiene un ordenada al origen distinto de cero y una pendiente >1 (*regulación poblacional divergente mantenida*, isodara C de la FIGURA 18). Si un hábitat cuantitativamente superior es también el que posee la menor eficiencia de forrajeo, la pendiente de la función de aptitud con la densidad es más pronunciada en el hábitat con mayor recurso y las curvas de adecuación se pueden cruzar. Esta situación produce un isodara con una ordenada al origen distinta de cero y una pendiente < 1 (*regulación poblacional cruzada*, isodara D de la FIGURA 18). Finalmente, si un hábitat es cualitativamente menos adecuado pero cuantitativamente superior de modo que su capacidad de carga es mayor que la del otro hábitat, la isodara resultante también tiene un intercepto distinto de cero y una pendiente < 1 (*regulación poblacional convergente*, isodara E de la FIGURA 18), pero sólo para los cruces es que la isodara pasa a través de $N_2 = N_1$ antes de llegar a la capacidad de carga. En los dos últimos casos, el gráfico es N_2 vs. N_1). Además, estos tipos de regulación poblacional mencionados se encuentran también detallados en FIGURA 17 y TABLA 9).

FIGURA 17. Modelos de regulación poblacional para un sistema de dos hábitats y una especie a partir de curvas de adecuación vs. densidad poblacional. N = densidad de la especie, W = adecuación, las curvas coloreadas en “rojo” correspondiente al hábitat 1, las curvas coloreadas en negro correspondiente al hábitat 2, K_1 y K_2 son las respectivas capacidades de carga de los hábitats 1 y 2 en el equilibrio en donde los individuos sólo se reemplazan a sí mismos ($W = 1$) [**A** = regulación paralela (los hábitats difieren cuantitativamente), **B** = regulación divergente (el hábitat 2 es cualitativamente peor que el hábitat 1, pero son cuantitativamente iguales), **C** = regulación divergente mantenida (el hábitat 2 es cuali y cuantitativamente peor que el hábitat 1), **D** = regulación cruzada (el hábitat 2 es cuantitativamente mejor pero cualitativamente peor que el hábitat 1), **E** = regulación convergente (el hábitat 2 es cualitativamente peor pero cuantitativamente mejor que el hábitat 1, por eso K_2 es mayor que K_1). Gráficos modificados de Morris (1988)].

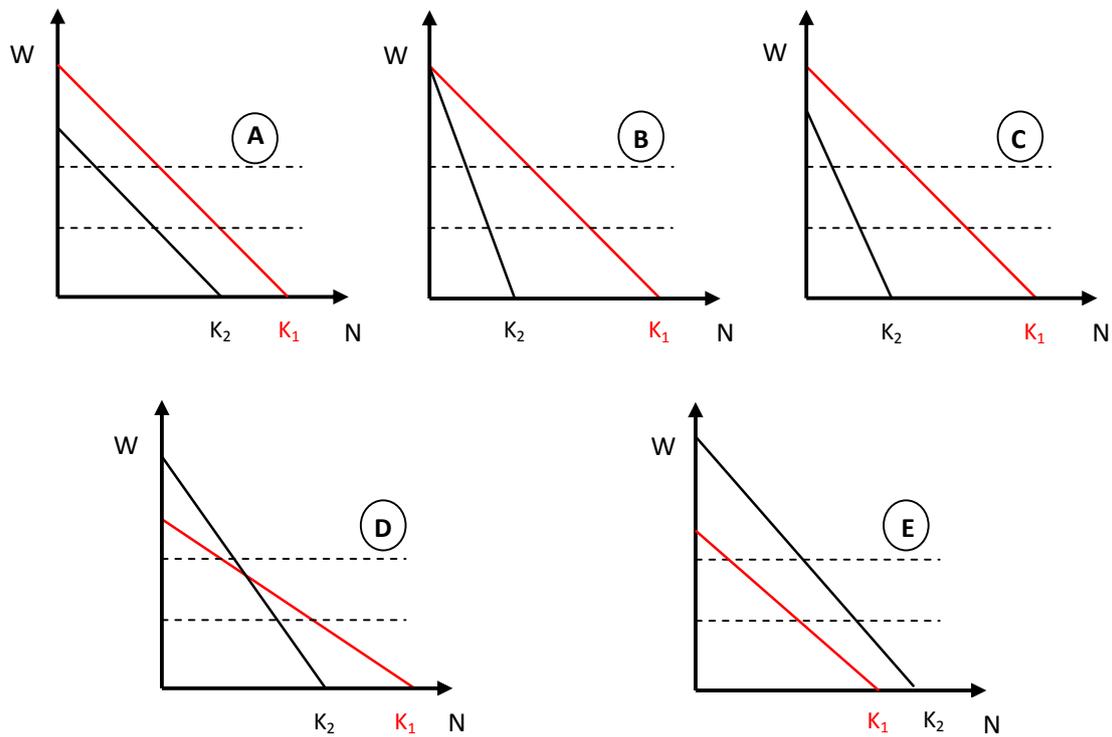


FIGURA 18. Isodaras correspondientes a los modelos de regulación poblacional de la FIGURA 17. [N_1 = es la densidad en el hábitat con la máxima adecuación, N_2 = es la densidad en el otro hábitat. **A** = regulación paralela, **B** = regulación divergente, **C** = regulación divergente mantenida, **D** = regulación cruzada, **E** = regulación convergente. Todas estas isodaras pueden ser diferenciadas por regresión lineal. Grafico modificado de Morris (1988)].

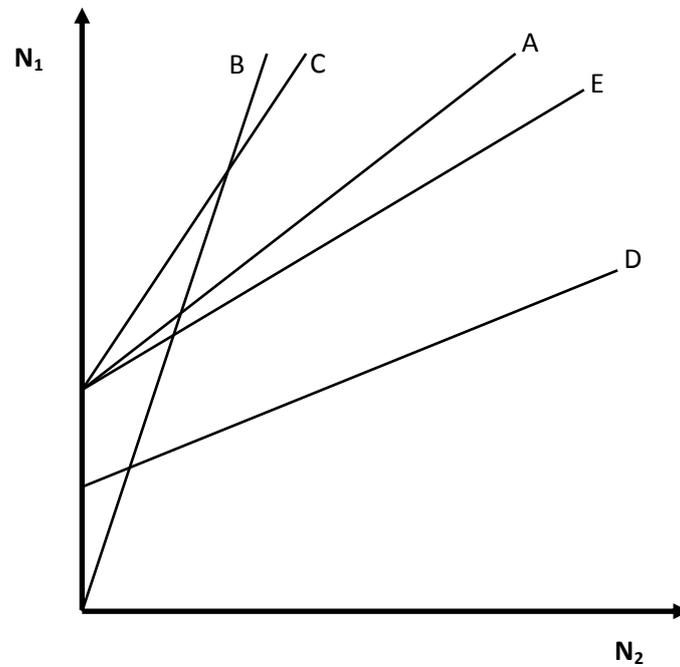


TABLA 9. Siete tipos de organización de una comunidad a partir de características de los hábitats, de la forma de regulación poblacional y de las pendientes de modelos de selección de hábitat [Tabla modificada de Morris (1988)].

Tipo de comunidad	Tipo de diferencia entre hábitats	Pendiente de la isoleg	Forma de regulación poblacional	Pendiente de la isodara
Preferencias distintas	Cualitativas	Positiva	Divergente	>1
Preferencias compartidas	Cuantitativas	S = negativa y positiva D = positiva	Paralela	1
Preferencias iguales	Ninguna en la percepción del consumidor	No definida (los hábitats son igualmente percibidos)	Congruente	1; intercepto = 0
Preferencias diferenciales	Ninguna para algunas especies; y cualitativas y cuantitativas para otras especies	Depende de la forma de la preferencia diferencial	Congruente para algunas especies y diferente para otras	1; intercepto = 0 para algunas especies y diferente para otras
Organización centrífuga	Cualitativas y cuantitativas	Negativa	Convergente	< 1
Preferencias cambiadas	Cualitativas y cuantitativas	Similar a “preferencia compartida” o positiva y convergente	Cruzada	< 1 ; pasa por $N_1 = N_2$
Preferencias mezcladas	Hábitat dependiente *	Hábitat dependiente	Más de una de las anteriores y hábitat dependiente	Más de una de las anteriores y hábitat dependiente

S = especie subordinada y D = especie dominante

* La dependencia del hábitat implica que un proceso particular difiere entre hábitats ocupados.

3.4 Resultados.

3.4.1 Modelo de isodaras.

En la TABLA 10, TABLA 12 y TABLA 14 se resumen los resultados de las regresiones lineales múltiples del tipo “secuencial de a pasos” o “Stepwise” para identificar parámetros significativos de las ecuaciones de las isodaras para *O. longicaudatus*, *A. olivaceus* y *A. longipilis*, respectivamente. Luego y una vez aplicadas las regresiones múltiples tipo II, se estiman los interceptos y coeficientes competitivos intra e interespecíficos para las densidades estacionales de las tres especies mencionadas (TABLA 11, TABLA 13 y TABLA 15).

TABLA 10. Resumen de las regresiones múltiples de tipo I para identificar los parámetros significativos de las isodaras para *O. longicaudatus* en las diferentes temporadas del año. En todos los casos, los modelos resultaron estadísticamente significativos.

<i>O. longicaudatus</i>					
Estación del año	Variable dependiente	Variables independientes (predictoras)		R ² ajustado	p-valor del modelo
PRIMAVERA	O_{peri}	$O_{l.Ao_{peri}}$	$A_{o.A}_{sil}$	0,634	0,035
	O_{sil}	$O_{l.Ao_{sil}}$	-	0,864	0,001
VERANO	O_{peri}	$A_{o_{peri}}$	$A_{o_{sil}}$	0,873	0,029
	O_{sil}	$O_{l_{peri}}$	$O_{l.Ao_{sil}}$	0,787	0,009
OTOÑO	O_{peri}	$O_{l.A}_{l_{peri}}$	$A_{l_{sil}}$	0,664	0,028
	O_{sil}	$O_{l.Ao_{sil}}$	-	0,889	0,001
INVIERNO	O_{peri}	$O_{l.A}_{l_{peri}}$	$A_{l_{sil}}$	0,979	0,001
	O_{sil}	$O_{l.Ao_{peri}}$	$O_{l.Ao_{sil}}$	0,957	0,001

TABLA 11. Resultados de las regresiones tipo II de las ecuaciones de las isodaras para las densidades estacionales de *O. longicaudatus* (OI). Los coeficientes y sus intervalos de confianza al 95 % (mostrados entre paréntesis) fueron calculados por bootstrapping. En “**negrita**” se destacan los coeficientes estadísticamente significativos (los IC no incluyen al cero) y subrayados se destacan los coeficientes cuyos signos (+ o -) son coincidentes con los de las ecuaciones de las isodaras antes detalladas. [*peri* = hábitat peridoméstico, *sil* = hábitat silvestre, *n* = tamaño muestral, **NS** = estadísticamente no significativo].

<i>Oligoryzomys longicaudatus</i>								
Estación del año	Variable dependiente	n	Intercepto	Efecto intraespecífico	Efecto _{peri} interespecífico (explotación)	Efecto _{sil} interespecífico (explotación)	Efecto _{peri} interespecífico (interferencia)	Efecto _{sil} interespecífico (interferencia)
Primavera	<i>Ol_{peri}</i>	8	0,014 (-0,012 ; 0,044)	NS	NS	NS	405,227 (-4656,238 ; 4184,257)	-50,297 (-475,883 ; 508,128)
	<i>Ol_{sil}</i>	8	0,013 (0,009 ; 0,019)	NS	NS	NS	NS	72,016 (44,521 ; 121,837)
Verano	<i>Ol_{peri}</i>	8	-0,006 (-0,009 ; -0,002)	NS	1,365 (1,000 ; 1,953)	1,943 (0,949 ; 2,418)	NS	NS
	<i>Ol_{sil}</i>	8	0,002 (0,000 ; 0,004)	-0,845 (-2,528 ; -0,153)	NS	NS	NS	210,281 (156,748 ; 450,500)
Otoño	<i>Ol_{peri}</i>	8	0,016 (-0,002 ; 0,031)	NS	NS	-0,563 (-2,272 ; 0,164)	216,039 (-22,947 ; 781,076)	NS
	<i>Ol_{sil}</i>	8	0,009 (0,006 ; 0,023)	NS	NS	NS	NS	32,237 (-96,404 ; 54,631)
Invierno	<i>Ol_{peri}</i>	8	0,019 (-0,050 ; 0,040)	NS	NS	-290,750 (-1843,465 ; -42,769)	3,513 (0,679 ; 18,855)	NS
	<i>Ol_{sil}</i>	8	0,081 (0,035 ; 0,102)	NS	NS	NS	-33,924 (-366,559 ; 359,668)	<u>-8,392</u> <u>(-200,680 ; 184,000)</u>

TABLA 12. Resumen de las regresiones múltiples de tipo I para identificar los parámetros significativos de las isodaras para *A. olivaceus* en las diferentes temporadas del año. En todos los casos, los modelos resultaron estadísticamente significativos.

<i>A. olivaceus</i>					
Estación del año	Variable dependiente	Variables independientes (predictoras)		R ² ajustado	p-valor del modelo
PRIMAVERA	Ao _{peri}	Ao.Al _{peri}	-	0,913	0,001
	Ao _{sil}	Ol.Ao _{sil}	-	0,420	0,049
VERANO	Ao _{peri}	No se pudo realizar			
	Ao _{sil}	Ol _{peri}	Ao _{peri}	0,886	0,002
OTOÑO	Ao _{peri}	Al _{sil}	Ao _{sil}	0,981	0,001
	Ao _{sil}	Ol.Ao _{sil}	-	0,443	0,043
INVIERNO	Ao _{peri}	Al _{peri}	Ao _{sil}	0,976	0,001
	Ao _{sil}	Al _{peri}	Ao _{peri}	0,877	0,002

TABLA 13. Resultados de las regresiones tipo II de las ecuaciones de las isodaras para las densidades estacionales de *A. olivaceus* (Ao). Los coeficientes y sus intervalos de confianza al 95 % (mostrados entre paréntesis) fueron calculados por bootstrapping. En “**negrita**” se destacan los coeficientes estadísticamente significativos (los IC no incluyen al cero) y subrayados se destacan los coeficientes cuyos signos (+ o -) son coincidentes con los de las ecuaciones de las isodaras antes detalladas. [*peri* = hábitat peridoméstico, *sil* = hábitat silvestre, *n* = tamaño muestral, NS = estadísticamente no significativo].

<i>Abrothrix olivaceus</i>								
Estación del año	Variable dependiente	n	Intercepto	Efecto intraespecífico	Efecto _{peri} interespecífico (explotación)	Efecto _{sil} interespecífico (explotación)	Efecto _{peri} interespecífico (interferencia)	Efecto _{sil} interespecífico (interferencia)
Primavera	Ao _{peri}	8	0,002 (0,000 ; 0,004)	NS	NS	NS	47,636 (40,674 ; 270,595)	NS
	Ao _{sil}	8	0,000 (-0,000 ; 0,001)	NS	NS	NS	NS	34,339 (30,993 ; 41,057)
Verano	Ao _{peri}	----- NO SE PUDO REALIZAR EL ANÁLISIS -----						
	Ao _{sil}	8	0,003 (0,002 ; 0,004)	-0,703 (-1,189 ; -0,500)	<u>0,515</u> (0,421 ; 0,998)	NS	NS	NS
Otoño	Ao _{peri}	8	-0,005 (-0,010 ; -0,001)	0,216 (-0,045 ; 0,844)	NS	<u>0,296</u> (0,121 ; 0,319)	NS	NS
	Ao _{sil}	8	0,006 (-0,000 ; 0,009)	NS	NS	NS	NS	23,278 (18,500 ; 86,780)
Invierno	Ao _{peri}	8	0,004 (0,002 ; 0,006)	-0,863 (-1,887 ; -0,553)	3,837 (2,788 ; 5,974)	NS	NS	NS
	Ao _{sil}	8	0,004 (0,002 ; 0,006)	-1,159 (-1,743 ; -0,501)	<u>4,446</u> (2,990 ; 5,578)	NS	NS	NS

TABLA 14. Resumen de las regresiones múltiples de tipo I para identificar los parámetros significativos de las isodaras para *A. longipilis* en las diferentes temporadas del año. En todos los casos, los modelos resultaron estadísticamente significativos.

<i>A. longipilis</i>					
Estación del año	Variable dependiente	Variables independientes (predictoras)		R ² ajustado	p-valor del modelo
PRIMAVERA	Al_{peri}	$Ao.Al_{peri}$	-	0,929	0,001
	Al_{sil}	$Ao.Al_{sil}$	-	0,990	0,001
VERANO	Al_{peri}	No se pudo realizar			
	Al_{sil}	$Ol.Al_{sil}$	-	0,989	0,001
OTOÑO	Al_{peri}	$Ao.Al_{peri}$	$Ao.Al_{sil}$	0,971	0,001
	Al_{sil}	$Ao.Al_{sil}$	-	0,990	0,001
INVIERNO	Al_{peri}	$Ao.Al_{peri}$	Ao_{sil}	0,990	0,001
	Al_{sil}	$Ao.Al_{peri}$	Ao_{sil}	0,768	0,011

TABLA 15. Resultados de las regresiones tipo II de las ecuaciones de las isodaras para las densidades estacionales de *A. longipilis* (AI). Los coeficientes y sus intervalos de confianza al 95 % (mostrados entre paréntesis) fueron calculados por bootstrapping. En “**negrita**” se destacan los coeficientes estadísticamente significativos (los IC no incluyen al cero) y subrayados se destacan los coeficientes cuyos signos (+ o -) son coincidentes con los de las ecuaciones de las isodaras antes detalladas. [*peri* = hábitat peridoméstico, *sil* = hábitat silvestre, *n* = tamaño muestral, **NS** = estadísticamente no significativo].

<i>Abrothrix longipilis</i>								
Estación del año	Variable dependiente	n	Intercepto	Efecto intraespecífico	Efecto _{peri} interespecífico (explotación)	Efecto _{sil} interespecífico (explotación)	Efecto _{peri} interespecífico (interferencia)	Efecto _{sil} interespecífico (interferencia)
Primavera	AI _{peri}	8	0,001 (0,000 ; 0,002)	NS	NS	NS	53,689 (51,470 ; 118,491)	NS
	AI _{sil}	8	0,006 (0,000 ; 0,011)	NS	NS	NS	NS	91,587 (76,040 ; 136,322)
Verano	AI _{peri}	----- NO SE PUDO REALIZAR EL ANÁLISIS -----						
	AI _{sil}	8	0,009 (0,002 ; 0,021)	NS	NS	NS	NS	90,129 (66,837 ; 163,428)
Otoño	AI _{peri}	8	0,002 (-0,007 ; 0,004)	NS	NS	NS	28,694 (-512,429 ; 75,002)	-1,612 (-13,527 ; 149,085)
	AI _{sil}	8	0,008 (-0,001 ; 0,017)	NS	NS	NS	-	53,192 (40,685 ; 121,109)
Invierno	AI _{peri}	8	-0,000 (-0,001 ; 0,000)	NS	NS	0,245 (0,000 ; 0,392)	18,554 (15,243 ; 225,500)	NS
	AI _{sil}	8	0,001 (-0,009 ; 0,024)	NS	NS	2,095 (-5,960 ; 3,062)	<u>62,910</u> (-434,582 ; 4841,532)	NS

Para la interpretación de denso-dependencia y efectos competitivos solo se consideran los coeficientes cuyos signos (positivo o negativo) son coincidentes con los esperados a partir de las ecuaciones generales de las isodaras (coeficientes subrayados en la TABLA 11, TABLA 13 y TABLA 15). Así, los restantes coeficientes estimados en dichas tablas reflejan la coexistencia de las especies, ya que si las especies involucradas no están compitiendo, entonces coexisten o al menos no se ven afectadas negativamente. En cuanto a los efectos interespecíficos por explotación o interferencia, éstos pueden ser detectados cuando el coeficiente de regresión para un competidor en un hábitat alternativo es positivo, o es negativo pero en el hábitat que está siendo usado.

3.4.1.1 Resultados de isodaras para *O. longicaudatus*.

De acuerdo con el análisis de isodaras, los interceptos de las ecuaciones para *O. longicaudatus* resultaron ser significativamente mayores que 0 (cero) para todas las estaciones del año cuando la abundancia en el hábitat silvestre (O_{sil}) fue utilizada como variable dependiente. Por lo tanto, el análisis de isodaras demuestra que *O. longicaudatus* prefiere el hábitat silvestre en todo momento del año (TABLA 11) y sugiere que *O. longicaudatus* percibe siempre una adecuación básica diferencial entre los hábitats peridoméstico y silvestre. Más aún, *O. longicaudatus* distingue el hábitat silvestre como cuantitativamente superior que el hábitat peridoméstico.

No se verificó selección de hábitat denso-dependiente intraespecífica para *O. longicaudatus* en ningún momento del año. La ausencia de efecto quedó demostrada por los coeficientes que acompañan la columna de efecto intraespecífico que resultaron estadísticamente no significativas en la mayoría de los casos y significativamente negativa solamente en verano (TABLA 11).

A pesar de no haberse detectado denso-dependencia intraespecífica en la selección del hábitat de *O. longicaudatus* a través del método de isodaras, durante el verano, se ha detectado competencia interespecífica con *A. olivaceus* por explotación de recursos en el hábitat silvestre, ya que el coeficiente fue significativamente positivo ($\beta_2 = 1,943$, TABLA 11, ver Ecuación 15), cuando la abundancia de *O. longicaudatus* en el hábitat peridoméstico (O_{peri}) fue utilizada como variable dependiente. La dificultad en asegurar este tipo de competencia radica en que el intercepto de esta ecuación de isodara fue significativamente negativo. Otro efecto competitivo detectado para la especie fue durante el invierno, lo que indicaría competencia interespecífica por interferencia en el hábitat silvestre con *A. olivaceus* cuando la abundancia de *O. longicaudatus* en el hábitat silvestre (O_{sil}) fue utilizada como variable dependiente, debido a que el coeficiente competitivo fue $\delta_1 = -8,392$ (TABLA 11, ver Ecuación 14), Sin embargo, el intervalo de confianza construido para dicho coeficiente incluye al 0 (cero).

3.4.1.2 Resultados de isodaras para *A. olivaceus*.

El intercepto de las ecuaciones de las isodaras para *A. olivaceus* resultó significativamente mayor que 0 (cero) durante el invierno y primavera, cuando su abundancia en el hábitat peridoméstico ($A_{o_{peri}}$) fue utilizada como variable dependiente. Durante el verano y también en el invierno, el intercepto de la ecuación resultó ser significativamente mayor que 0 (cero) cuando su abundancia en el hábitat silvestre ($A_{o_{sil}}$) fue utilizada como variable dependiente. Cabe destacar que durante el invierno los interceptos de ambas regresiones resultaron ser significativos simultáneamente, por lo que se descartan del análisis (TABLA 13). Por lo tanto, el análisis de isodaras demuestra que *A. olivaceus* prefiere el hábitat silvestre durante el verano (distinguiendo el hábitat silvestre como cuantitativamente superior que el hábitat peridoméstico), el hábitat peridoméstico durante la primavera (distinguiendo el hábitat peridoméstico como cuantitativamente superior que el hábitat silvestre) y no estaría seleccionando ningún hábitat en particular durante el invierno al igual que en otoño que no fueron detectadas diferencias significativas en el valor del intercepto de ambas isodaras para *A. olivaceus* (TABLA 13).

De acuerdo con el análisis de isodaras, no se verificó selección de hábitat densodependiente intraespecífica para *A. olivaceus* en ningún momento del año, debido a que los coeficientes que acompañan a la densidad de *A. olivaceus* en el hábitat alternativo fueron estadísticamente no significativos durante la primavera, significativamente negativas durante el invierno y el verano y significativamente positivas pero no diferentes de 0 (cero) durante el otoño (TABLA 13).

Sin embargo, en la selección del hábitat de *A. olivaceus* a través del método de isodaras, si se detectó competencia interespecífica por explotación de recursos en tres casos. Se verificó competencia por explotación en el hábitat peridoméstico con *A. longipilis* ($\beta_3 = 4,446$, TABLA 13, ver Ecuación 16) durante el invierno y con *O. longicaudatus* en el hábitat peridoméstico durante el verano ($\beta_2 = 0,515$, TABLA 13, ver Ecuación 16) cuando la abundancia de *A. olivaceus* en el hábitat silvestre ($A_{o_{sil}}$) fue utilizada como variable dependiente. Por otro lado, en otoño el coeficiente competitivo por explotación en el hábitat silvestre con *A. longipilis* fue significativamente positivo ($\beta_3 = 0,296$, TABLA 13, ver Ecuación 17) cuando la abundancia de *A. olivaceus* en el hábitat peridoméstico ($A_{o_{peri}}$) fue utilizada como variable dependiente. La dificultad en ratificar que este caso se trata de competencia por explotación radica en que el intercepto de esta ecuación de isodara fue significativamente negativo. No se detectó competencia interespecífica por explotación de recursos para esta especie durante la primavera en ninguno de los dos hábitats.

3.4.1.3 Resultados de isodaras para *A. longipilis*.

Del análisis de isodaras para *A. longipilis* resultó que el intercepto de las ecuaciones finales fue significativamente mayor que 0 (cero) sólo durante la primavera y el verano cuando la abundancia de la especie en el hábitat silvestre (AI_{sil}) fue utilizada como variable dependiente, aunque para la primavera ambos interceptos resultaron ser paralelamente significativos por lo que se eliminan del análisis (TABLA 15). Esto demuestra que *A. longipilis* prefiere el hábitat silvestre sólo en verano, sugiriendo que *A. longipilis* distingue el hábitat silvestre cuantitativamente superior que el hábitat peridoméstico durante el período estival, tal cual lo hace *A. olivaceus* y a diferencia de *O. longicaudatus* que lo hace durante todo el año. De la misma manera que sucedió con *O. longicaudatus* y *A. olivaceus*, tampoco se verificó selección de hábitat denso-dependiente intraespecífica para *A. longipilis* en ningún momento del año. Las pendientes de las ecuaciones de las isodaras fueron estadísticamente no significativas en la totalidad de los casos (TABLA 15).

Sin embargo, se evidencia competencia interespecífica por explotación de recursos con *A. olivaceus* en el hábitat silvestre, cuyo coeficiente de competencia resultó ser significativamente positivo ($\beta_3 = 0,245$, TABLA 15, ver Ecuación 19) durante el invierno, cuando la abundancia en el hábitat peridoméstico de *A. longipilis* (AI_{peri}) fue utilizada como variable dependiente. Otra evidencia de efectos competitivos por interferencia entre *A. olivaceus* y *A. longipilis* en el hábitat peridoméstico se detectó también durante invierno, donde el coeficiente de interferencia fue positivo ($\delta_6 = 62,91$, TABLA 15, ver Ecuación 18) cuando la abundancia en el hábitat silvestre de *A. longipilis* (AI_{sil}) fue utilizada como variable dependiente, aunque el intervalo de confianza incluyó al cero. De manera complementaria, no se verificó competencia interespecífica ni por explotación ni por interferencia para esta especie durante el otoño, primavera y verano.

3.5 Discusión.

Respecto de la hipótesis 1 de esta tesis, *O. longicaudatus* percibe los hábitats de manera diferencial en un ambiente heterogéneo, pero a diferencia de la predicción planteada inicialmente, esta especie estaría detectando a los hábitats silvestres cuantitativamente mejores que los peridomicilios, ya que de acuerdo con el modelo de isodaras, el intercepto de la ecuación de la regresión cuando la densidad de *O. longicaudatus* en el hábitat silvestre es utilizada como variable dependiente es significativamente mayor que cero (existen diferencias cuantitativas entre los hábitats). Esto indicaría que los primeros individuos de *O. longicaudatus* detectan al hábitat silvestre cuantitativamente mejor (o más productivo) que los peridomicilios y a partir de una densidad umbral de la especie empiezan a usar alternativamente el otro hábitat del ambiente. Estos números umbrales a partir de los cuales comienza a verificarse la denso-dependencia en la selección del hábitat fueron descritos en el capítulo anterior. Por otro lado, este patrón de selección (usar preferencialmente el hábitat silvestre en primera instancia y luego el hábitat peridoméstico) es evidenciado para la especie en los cuatro momentos del año. Respecto de esto último, Murúa y González (1979) han observado que en los bosques del sur de Chile, *O. longicaudatus* está casi ausente del bosque

durante el verano y atribuyen esta ausencia a la migración a otras áreas o a diferentes alturas del mismo bosque. Por otro lado y en la provincia de Chubut, *O. longicaudatus* parece ser abundante en los bosques de *Nothofagus* spp. sólo durante los veranos húmedos. Sin embargo, está siempre presente en matorrales de rosa mosqueta y en bosques más cercanos a la zona de transición estepa-bosque, como los de ciprés (*Austrocedrus chilensis*) (Andreo et al. 2012), estos últimos similares al área de trabajo del presente estudio. Siguiendo con el trabajo de Andreo et al. (2012), éstos autores hallaron roedores seropositivos para ANDV en todas las regiones fitogeográficas, pero no en todas las unidades de paisaje. Por ejemplo, en bosques de ciprés y matorrales sin rosa mosqueta no se detectó infección, aunque concluyen que la prevalencia de infección por ANDV podría ser menor en esos ecosistemas. Esto contrasta con lo obtenido por Piudo et al. (2011) en donde si se verifican roedores seropositivos para este virus en hábitats silvestres similares durante el verano en el Pje El Contra.

Por otro lado, el comportamiento de selección de hábitat por parte de *O. longicaudatus* no estuvo afectado por la presencia de individuos de esa misma especie (selección de hábitat denso-dependiente intraespecífica), con lo cual no se verificó la hipótesis 2, por lo tanto no se detectaron diferencias cualitativas entre los hábitats. Sin embargo, el mecanismo de selección de hábitat de *O. longicaudatus* podría ser afectado por el uso de hábitat por parte de *A. olivaceus* (denso-dependencia interespecífica), como fue propuesto en la hipótesis 3 pero solo durante el verano en el hábitat silvestre. Para este caso en particular, la presencia de *A. olivaceus* afecta el comportamiento de *O. longicaudatus* para explotar los recursos en el hábitat silvestre, como postula la hipótesis 4. Respecto de la hipótesis 5, podría considerarse la existencia de efectos interespecíficos denso-dependientes por interferencia entre *A. olivaceus* y *O. longicaudatus* en el hábitat silvestre durante el invierno. Durante esta época invernal *O. longicaudatus* experimenta su máxima densidad en el hábitat peridoméstico, hecho que coincide con el efecto interespecífico por interferencia con *A. olivaceus* en el hábitat silvestre anteriormente mencionado. Por lo tanto, sería lógico esperar que dicho efecto competitivo propicie o favorezca la dispersión de individuos de *O. longicaudatus* hacia el hábitat alternativo (peridoméstico). Esto es empíricamente apoyado por el hecho de que en invierno, *O. longicaudatus* verifica las mayores capturas en el hábitat peridoméstico (al igual que ocurre en Piudo et al. 2011), por lo que es altamente probable que se esté manifestando una dispersión de *O. longicaudatus* desde el hábitat silvestre al peridoméstico, incrementando el riesgo de exposición humana al ANDV en ese último hábitat.

Durante el verano (temporada donde se registran las menores abundancias), *O. longicaudatus* revela un efecto de competencia interespecífica en cuanto a la explotación de recursos con *A. olivaceus*. Sin embargo, el escenario global del sistema estudiado pareciera mostrar que si bien *O. longicaudatus* es la especie numéricamente dominante, no es la competitivamente más fuerte del ensamble de roedores. La mayoría de comunidades biológicas muestran distribuciones sesgadas de abundancia de especies, con unas pocas especies numéricamente dominantes y muchas especies raras (Magurran 2004). No obstante, pocos estudios vinculan directamente esa dominancia de especies y la intensidad de la competencia con la disponibilidad de recursos y la diversidad en las comunidades naturales

(Kunte 2008). Respecto de la influencia de las especies numéricamente dominantes en el ensamble al que pertenecen, desde hace tiempo se les ha atribuido impactos al menos proporcionales a su abundancia relativa en dicho ensamble (Power et al. 1996). En virtud de ello, existen ejemplos de especies abundantes que impactan en la estructura del ensamble o en la función ecosistémica (ver por ejemplo Johannesen y Mauritzen 1999, Brady y Slade 2001, Kunte 2008, Olson et al. 2011, Sasaki y Lauenroth 2011, Rose y Ford 2012) o como ingenieros del ecosistemas (Flecker 1996, Wright et al. 2006). Asimismo y de manera contrapuesta, es también factible que una especie numéricamente dominante pueda no tener efecto (al menos significativo) sobre las propiedades del ensamble, especialmente si el elenco de especies incluye aquellas ecológicamente redundantes (Walker 1992). Para citar sólo un ejemplo respecto de esto último, el trabajo de Marsh-Matthews y Matthew (2000) en ambientes acuáticos del centro-oeste de EE.UU., verifica que el pez “limpiabotas” rojo (*Cyprinella lutrensis*) no parece tener un fuerte impacto sobre la estructura local de la comunidad de peces en todo su rango de distribución original, a pesar de ser numéricamente dominante y ampliamente distribuido en esos ambientes. Siguiendo con la idea de este ejemplo y haciendo foco en *O. longicaudatus* en este estudio (relativamente abundante pero competitivamente débil), se deduce que es probable que esta especie no genere profundos impactos en la estructura de la comunidad de roedores (por lo menos en la conformada sólo por *O. longicaudatus*, *A. olivaceus* y *A. longipilis*), principalmente en el hábitat silvestre. Los efectos de la dominancia y la competencia en la relación de abundancia de especies no han sido estudiados dentro de un mismo nivel trófico con mucha frecuencia (Kunte 2008). Por lo tanto, cobra relevancia la realización a futuro de experimentos de remoción selectiva de *O. longicaudatus* del ensamble de roedores del Pje. El Contra, de manera tal de lograr una “manipulación” de esa dominancia numérica con el objeto de evaluar sus efectos en la comunidad.

Abrothrix olivaceus fue la especie que más efectos interespecíficos por explotación de recursos presentó y detectó diferencias cuantitativas entre el hábitat peridoméstico y el silvestre dependiendo del momento del año. Este roedor percibe al hábitat silvestre como más productivo durante la época estival y al hábitat peridoméstico durante la primavera. Estas diferencias en la percepción de la productividad propicia que *A. olivaceus* modifique su preferencia del hábitat. Durante el verano, momento de menor densidad global de todas las especies del ensamble, *O. longicaudatus* y *A. olivaceus* coinciden en su preferencia por el hábitat silvestre que es justamente cuando se detectan efectos competitivos por explotación entre ambas especies en dicho hábitat. Si en términos tróficos asumimos a *O. longicaudatus* como un granívoro casi exclusivo y a *A. olivaceus* como un omnívoro (Silva 2005), probablemente el recurso que puede estar en juego en primera instancia sean sitios de cría y no tanto así el alimento, ya que el verano está incluido en el período reproductivo de ambas especies en el Pje. El Contra (Piudo 2011). De existir algún tipo de competencia indirecta por el recurso alimento, tal vez lo sea por el fruto del michay (*Berberis darwinii*), abundante en la zona de estudio, que de diciembre a marzo (primavera-verano) posee el fruto disponible para ser consumido por los roedores (además de varias especies de aves) (Amico y Aizen 2005).

Acorde a los resultados obtenidos, existe la posibilidad de la existencia de un leve efecto de competencia por interferencia entre *O. longicaudatus* y *A. olivaceus* en el hábitat silvestre durante el invierno (ver explicación en resultados más arriba). Otra vez, la competencia no sería por el recurso alimento (semillas) en primera instancia ya que en esta temporada del año se encuentran disponibles las semillas de dos vegetales muy abundantes en la zona de estudio, el ciprés y el radial (*Lomatia hirsuta*). Para el caso del ciprés, la dispersión se produce durante el otoño (entre abril y agosto) y luego éstas permanecen en el piso del bosque durante todo el invierno, período en que están expuestas a bajas temperaturas y alta humedad previo a la germinación. Las plántulas emergen a mediados de primavera y continúan haciéndolo hasta mediados del verano. El radial florece en primavera (octubre–noviembre) con frutos en verano (enero-marzo), por lo que las semillas están disponibles entre mediados de otoño e invierno (Gobbi y Schlichter 1998, Rovere 2000, A. Relva y A. Rovere com. pers., obs. pers.). Es decir que, existiendo alimento disponible en terreno para un granívoro como *O. longicaudatus*, es muy probable que el recurso en “disputa” sean los refugios o cuevas para poder sobrevivir durante esta temporada adversa invernal. Vinculado con esto, Murúa y González (1982) han sugerido que *O. longicaudatus* selecciona sitios con alta densidad de follaje y sotobosque denso en los bosques del sur de Chile ya que ofrecen protección contra depredadores. Por lo tanto si articulamos esto último con la disponibilidad de semillas en el suelo, la competencia entre *O. longicaudatus* y *A. olivaceus* estaría probablemente más asociada al acceso a refugios y/o sitios libre de depredadores (o por lo menos, sitios con baja probabilidad de acceso de depredadores) durante la temporada invernal.

Es interesante destacar la fuerte interacción competitiva (por explotación e interferencia) durante las temporadas de otoño (por explotación) e invierno (por explotación e interferencia) entre *A. olivaceus* y *A. longipilis* en ambos hábitats. Probablemente los efectos negativos experimentados por ambas especies en ambos hábitats durante el invierno tengan que ver principalmente con el acceso a refugios o cuevas, al igual que para *O. longicaudatus* y *A. olivaceus* durante la misma temporada. Esta hipótesis de competencia por refugios podría estar siendo apoyada con la posibilidad de la existencia leve de competencia por interferencia entre *A. olivaceus* y *A. longipilis* en el hábitat peridoméstico también.

De manera global, se observa que durante la época invernal (y en menor medida en la otoñal) las mayores interacciones competitivas se verifican entre *A. olivaceus* y *A. longipilis*. El invierno resultó ser la época con mayores capturas totales del ensamble de estas tres especies, con lo cual es razonable esperar estas interacciones. El hecho de que el invierno sea la época del año que verifica las mayores capturas totales de las tres especies estudiadas, reafirma o apoya la hipótesis de la falta de refugios y/o cuevas en este periodo, ya que probablemente los individuos sean capturados más frecuentemente debido a que se encuentran en una muy activa búsqueda de algún refugio o madriguera.

Como se mencionó, si bien se detectaron interacciones competitivas entre *A. olivaceus* y *A. longipilis*, lo notable es la escasa o nula interacción de *O. longicaudatus* con estas dos especies. Al respecto, Eccard y Ylönen (2003) concluyen que para evitar interacciones negativas con competidores (en tiempo y en espacio), muchos animales reaccionan a menudo

mediante la utilización de patrones comportamentales “plásticos” para evaluar la magnitud de la competencia y ajustar sus estrategias en consecuencia. Estos ajustes pueden incluir cambios en la estrategia de forrajeo, en la selección de hábitat o en los periodos de actividad. Volviendo al presente caso de estudio, una posible explicación sería considerar que tanto *A. olivaceus* como *A. longipilis* son “mejores utilizadores” del hábitat silvestre o “relativamente poco tolerantes” a utilizar el hábitat peridoméstico (en ambos casos se genera un escenario competitivo entre ellos), mientras que *O. longicaudatus* posee la capacidad “estratégicamente optativa” de una mejor utilización relativa del hábitat alternativo (peridoméstico), minimizando así la posible competencia con las otras especies simpátricas. Esta capacidad optativa de *O. longicaudatus* podría estar vinculada a que es una especie con una alta sensibilidad a factores climáticos y a fluctuaciones en los niveles de recursos (Murúa et al. 1987). Es decir, estos ajustes comportamentales (la selección de hábitat para el caso de *O. longicaudatus* por ejemplo) pueden llevar a una reducción del impacto de la competencia y a una coexistencia balanceada de especies (Abramsky et al. 2001, Valeix et al. 2007).

Un tema interesante de profundizar es el hecho de que el momento del año en el cual fueron detectados los posibles efectos competitivos por interferencia (entre *O. longicaudatus* y *A. olivaceus* y entre *A. longipilis* y *A. olivaceus*) en este trabajo, fue durante el periodo invernal. Comparativamente, Eccard et al. (2011) muestran resultados disímiles para dos especies de roedores topo del hemisferio norte (*Myodes glareolus* y *Microtus agrestis*). Estos autores revelan interacciones más agresivas (interferencia) durante el verano que durante el invierno. La posible explicación podría ser que durante el invierno, las limitaciones energéticas y necesidades termo-regulatorias de esas especies disminuyen la agresión directa, pero las restricciones alimentarias aumentan la competencia indirecta de recursos (explotación). Además hipotetizan que la interferencia directa durante la época estival, probablemente sea provocada por el estado hormonal, condición reproductiva de cada individuo y por la defensa de crías ante intrusos conoespecíficos y heteroespecíficos (Eccard et al. 2011, ver también Liesenjohann et al. 2011). Sin embargo, debemos recordar que en esta tesis, el verano es la temporada del año con menor captura para todas las especies. Por lo tanto, la falta de detección de competencia interespecífica por interferencia durante esa época, no constituye evidencia de su ausencia debido a los bajos números poblacionales de las especies de roedores involucradas. Es decir, el tamaño muestral correspondiente al verano podría estar siendo relativamente bajo como para detectar algún efecto competitivo significativo.

Ovadia y Abramsky (1995) probaron el rendimiento del método de isodaras en la detección de selección de hábitat denso-dependiente, modelos de organización de la comunidad e interacción competitiva. El método de isodaras divide el coeficiente de competencia en dos componentes por separado, competencia por explotación y competencia por interferencia y supone que esa competencia es constante (denso-independiente). Esta es una falla importante ya que todas las teorías del forrajeo óptimo, incluyendo la selección del hábitat denso-dependiente, predicen que los coeficientes de competencia son dependientes de la densidad (Abramsky et al. 1994). Así, aunque el método de isodaras fue capaz de estimar competencia por explotación, no queda claro según estos autores, si es que esto posee algún

significado biológicamente relevante. Sin embargo, esto podría ser parcialmente mejorado mediante la estimación de coeficientes de competencia para una gama lo más amplia posible de densidades. En esta tesis, se intentó estimar los coeficientes competitivos para las cuatro estaciones del año, lo cual es biológicamente más significativo que obtener un juego de coeficientes constantes anuales ya que las tendencias poblacionales de estos roedores poseen ciclos anuales conocidos de variación estacional (Piudo 2011).

Complementariamente a esto, Ovadia y Abramsky (1995) también concluyen que el método de isodaras resulta limitado en la estimación de la competencia interespecífica. En este sentido, continúan estos autores, en un sistema en el que las especies estudiadas utilizan los dos tipos de hábitat (peridoméstico y silvestre en el caso particular de esta tesis) y que los coeficientes de competencia son denso-dependientes y dependen del grado de superposición de hábitats, un coeficiente de competencia constante para un hábitat específico carece de mucho sentido. A manera de resumen, estos autores llegaron a la conclusión de que este método es una herramienta útil en la detección de esa denso-dependencia y del patrón de organización de la comunidad, pero no así en lo referido a coeficientes de competencia por interferencia.

En el caso particular del sistema de estudio de esta tesis y los resultados obtenidos, posee algunos puntos coincidentes y otros contrapuestos a lo que expresan Ovadia y Abramsky (1995). En el presente estudio, el método de isodaras no detectó denso-dependencia intraespecífica en la selección de hábitat para ninguna de las tres especies, lo cual se contrapone a una de las ventajas de este método que mencionan esos autores. Respecto de esta falta de detección, algunos autores afirman que individuos conoespecíficos también pueden tener efectos positivos en la adecuación individual (Stamps 1994) y que la selección de hábitat puede responder tanto a los efectos positivos como negativos de sus congéneres en esa adecuación (Greene y Stamps 2001, Serrano et al. 2003, 2005). Así, los efectos positivos y negativos de la densidad en el parche de cría actual o anterior podrían hacer que los individuos se dispersen de zonas de baja y alta densidad (Sin-Yeon et al. 2009).

Por otro lado y en coincidencia con los autores mencionados anteriormente, en el presente estudio se verificó competencia por explotación para algunas especies y podría considerarse la detección de competencia por interferencia durante el invierno entre *A. olivaceus* y *A. longipilis* en el hábitat peridomicilio y entre *A. olivaceus* y *O. longicaudatus* en el hábitat silvestre. Morris et al. (2000a) poseen otra visión de este planteo ya que afirman que cuando dos especies competidoras deprimen sus adecuaciones en los hábitats que ocupan, los efectos competitivos se verán reflejados en los patrones de selección denso-dependiente del hábitat. Por lo tanto, un análisis de regresión de las densidades conjuntas (método de isodaras) corregido por el efecto del hábitat, deberá revelar la magnitud de la competencia interespecífica (coeficientes). Estos autores ponen a prueba esta idea mediante la realización de experimentos de remoción para evaluar si la competencia interespecífica inferida del método de isodaras se corresponde con las inferencias surgidas a partir de experimentos de regresión y de campo. Ellos concluyen que la dominancia asimétrica competitiva de *Rattus lutreolus* sobre *Pseudomys gracilicaudatus* (dos especies de roedores

australianos) revelada por experimentos de remoción y de las estimaciones de regresión de la competencia también fue confirmada por los análisis de isodaras.

Las posiciones respecto a la utilidad y grado de confianza sobre los resultados y estimadores del método de isodaras son variadas. Asumiendo que la competencia por interferencia ocurre cuando un individuo impide efectivamente el acceso al recurso de otro individuo, probablemente la realización de experimentos de clausuras con remoción selectiva de alguna especie competidora pueda desasnarnos a cerca de la existencia o no de este tipo de competencia para el sistema *O. longicaudatus*-*A. olivaceus*-*A. longipilis* y al mismo tiempo verificar la “confiabilidad” de los resultados obtenidos mediante el método de isodaras. Por ejemplo, Busch et al. (2005) realizaron un estudio con roedores sigmodontinos en donde excluyeron de manera experimental especies competidoras y en donde verificaron que la competencia limita la abundancia poblacional y algunos parámetros demográficos (como reproducción y supervivencia) de ratones más débiles competitivamente. La dinámica poblacional de una especie puede estar influenciada por una o varias interacciones ecológicas y la identificación o inferencia de esas interacciones no es tarea sencilla (Sarnelle 1994, Kittlein 2009). Es por ello que la inferencia de esas interacciones a través de la aproximación mediante varias técnicas metodológicas, se convierte en una herramienta muy útil.

Los resultados obtenidos en el CAPÍTULO 2 y el presente capítulo de esta tesis también son coincidentes en algunos casos y dispares en otros. En el CAPÍTULO 2, a través del análisis de las regresiones lineales múltiples (RLM) entre índices de preferencia de una especie por algún hábitat determinado y densidades globales intra e interespecíficas fue posible la detección del hábitat preferido pero no de denso-dependencia intraespecífica en la selección de dicho hábitat, a través del método de isodaras. En cuanto al hábitat preferido por las diferentes especies, los resultados de las RLM y las isodaras son bastante coincidentes siendo las RLM mejores detectoras de esta preferencia. La mayor contradicción se observa durante la primavera para *A. olivaceus* ya que las RLM detectan un preferencia por el hábitat silvestre y las isodaras por el hábitat peridoméstico. En este caso, tal vez sea más confiable el resultado de las RLM ya que la primavera es una temporada de baja densidad de roedores (con lo cual se podría asumir también probablemente baja competencia) y sería esperable que los pocos roedores se encuentren en el hábitat silvestre comenzando con sus actividades reproductivas. En relación a la denso-dependencia intraespecífica, ésta fue solo detectada a través del análisis del índice de selectividad de Simpson transformado y a través de una regresión simple para *A. olivaceus* durante el verano.

Si bien la detección de competencia interespecífica no fue sencilla, en el capítulo final de esta tesis (CAPÍTULO 5) se discute la relación entre las especies en virtud de los modelos de organización de la comunidad de acuerdo a lo expuesto en la TABLA 9. Por lo pronto y a partir de acá, nos adentramos en el CAPÍTULO 4 para explorar algunos aspectos de la ecología espacial de cada una de las tres especies (uso de hábitats, movimientos entre ellos y áreas de acción) que puedan ser vinculados con el riesgo de infección en humanos por ANDV.

CAPÍTULO 4

USO DE HÁBITAT, MOVIMIENTOS ENTRE HÁBITATS Y ÁREAS DE ACCIÓN

4.1 Introducción y marco teórico.

El conocimiento de cómo se organizan los animales en el espacio y en el tiempo es una pregunta central en ecología. La dinámica poblacional de una especie está fuertemente ligada a su organización espacial y a los movimientos de sus individuos causados por presiones internas o externas a esa población (Kernohan et al. 2001). Por lo tanto, el uso del espacio por diferentes especies de animales, es el resultado de una combinación de factores internos como su fisiología y morfología, y de factores externos como el medio ambiente en el que se encuentran (Giuggioli et al. 2006).

Es bien sabido que con el fin de llevar a cabo su actividad diaria, los mamíferos ocupan sólo una parte de su entorno disponible: la tan mencionada “área de acción” (Burt 1943). Esta actividad diaria incluye la obtención de alimento, reproducción y apareamiento y cuidado de las crías y desde que justamente Burt definiera por primera vez el concepto de esta área, mucha información sobre el uso espacial de diferentes especies de animales ha sido utilizada para cuantificar dichas áreas de acción. La importancia de investigar sobre áreas de acción proviene no sólo de la necesidad de entender el movimiento de animales (Okubo 1980), sino también del valor práctico de la determinación del tamaño de esa área: está íntimamente relacionada con una variedad de fenómenos ecológicos que van desde la organización social y espacial a las estrategias reproductivas y la transmisión de enfermedades (Parmenter y MacMahon 1983, Wolff 1997, Abramson y Kenkre 2002, Yates et al. 2002, Abramson et al. 2003, Kenkre 2003, 2004, Kenkre et al. 2007). Sin embargo, el potencial uso de hábitat depende de respuestas individuales relacionadas con comportamiento de movimientos (respuesta a los bordes y rango de dispersión), afinidades de hábitat y detección de calidades diferentes (Zollner y Lima 1999). Según algunos autores, *O. longicaudatus* presenta una alta movilidad como característica demográfica que la diferencia de otras de las especies con las que habita en simpatria (Murúa et al. 1986, Kelt et al. 1994, Meserve et al. 1999). La tasa de dispersión en pequeños roedores es un parámetro poblacional que tiene la fuerza para regular los números que una población podría registrar en un determinado momento y lugar. Este proceso hace referencia a cualquier movimiento en el cual los individuos, de cualquier sexo o edad, dejan su área de acción y se establecen en una nueva área (Lidicker 1975).

Los animales se mueven entre hábitats debido a varias razones. Lin y Batzli (2004) se centran en los patrones de movimientos individuales de ratones topo que proporcionan información sobre las circunstancias que influyen en la decisión de cruzar los límites de un hábitat. Ellos postulan y trabajan con cuatro hipótesis vinculadas a las razones por la cuales un animal se mueve: 1) *Propensión a moverse*: los animales podían moverse entre hábitats

por varias razones. La hipótesis de distribución libre ideal (la cual se ha descrito en detalle en el CAPÍTULO 1 de esta tesis) establece que si los animales tienen información completa sobre la calidad del hábitat y si el movimiento no es limitado, los individuos se moverán a hábitats en que se maximiza su adecuación individual; 2) *Dirección del movimiento*: esto tiene que ver con que los patrones de dispersión de los pequeños mamíferos están relacionados con cuánto “conocen” del ambiente por fuera de sus áreas de acción; 3) *Efectos de la edad, sexo y sistema de apareamiento*: la teoría evolutiva predice una mayor dispersión de subadultos que otras clases etarias. El sesgo de dispersión hacia un sexo, sin embargo, depende del sistema de apareamiento de las especies focales y 4) *Patrones de asentamiento sexo*: un paradigma ampliamente aceptado para muchos mamíferos es que la segregación de hembras refleja la distribución de recursos (alimento y sitios de cría), mientras que los machos responden a la distribución del recurso hembras o pareja.

Entonces, básicamente los animales se mueven para adquirir recursos, para evitar depredación y competencia y para aparearse (Fahrig 2007). En virtud de esto, ocupan los hábitats más favorables o de mayor calidad de la manera más eficiente posible. Para pequeños mamíferos, la calidad del hábitat está fuertemente influenciada por la disponibilidad de recursos y el riesgo de depredación (Fretwell y Lucas 1970, Lin y Batzli 2001). Pero sea cual sea la razón por la cual un animal se mueve, el éxito de localizar hábitats favorables depende de una estrategia óptima de búsqueda y de los costos de la dispersión (configuración espacial de los hábitats o riesgo de depredación) (Zollner 2000). Estos costos pueden “pagarse” durante los movimientos de dispersión o a través de la inversión de recursos previo a esa dispersión. Para la mayoría de los animales, estos costos y beneficios de dispersión varían espacial y temporalmente y entre los individuos (Bowler y Benton 2005)

Por lo tanto, el movimiento de un individuo está claramente relacionado con la supervivencia y la reproducción, y los parámetros que rigen ese movimiento están sujetos a la selección natural (Fahrig 2007). Los movimientos realizados por cada individuo conllevan costos energéticos y un aumento en el riesgo de mortalidad (Bélichon et al. 1996). Por lo tanto, cuando un animal elige moverse de un lado a otro, está necesariamente balanceando entre los beneficios y los riesgos potenciales de esa elección (Larsen y Boutin 1994, Poethke et al. 2003, Parvinen 2006). Los principales beneficios del movimiento son evitar la competencia intraespecífica en el sitio actual y tomar ventaja de hábitats sub-explotados en otros lugares, lo que influye en el éxito reproductivo individual, supervivencia de la camada y reclutamiento de las crías (Morris 1989, 1991). El riesgo principal es la mortalidad durante ese movimiento.

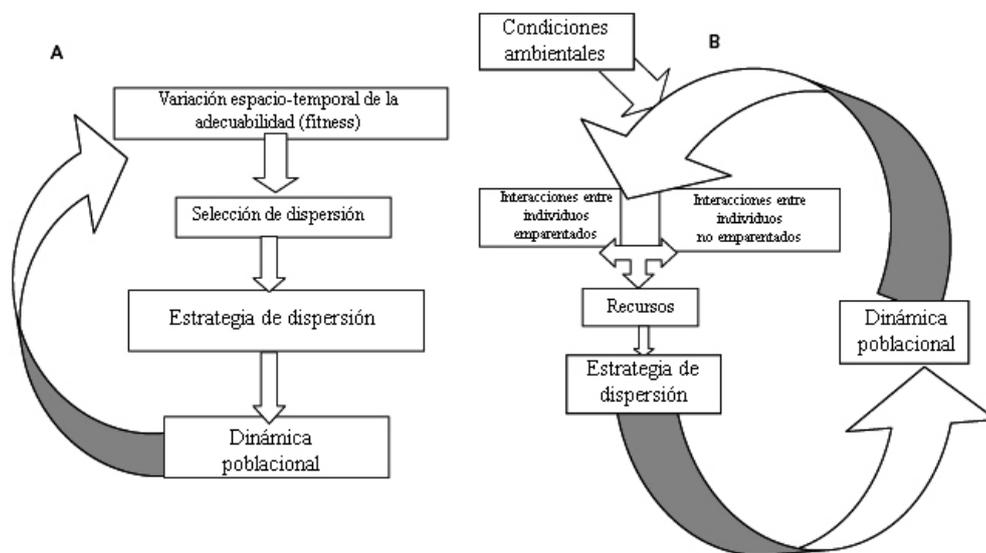
El estudio de la ecología espacial y de los movimientos de los animales ofrece la posibilidad de comprender algunos procesos ecológicos que operan en una población dada como consecuencia última del comportamiento individual, sus limitaciones fisiológicas y las influencias ambientales (Patterson et al. 2008). Esto es porque los organismos responden a la heterogeneidad ambiental a diferentes escalas y formas. Estas diferencias son consecuencia de la manera que las características del movimiento de los animales interactúan con las características del paisaje. La interacción de los patrones de movimiento con las características del paisaje, a su vez produce patrones individuales de uso del espacio (Johnson

et al. 1992). Existen estudios sobre la relación entre la densidad poblacional y los movimientos de especies de roedores sigmodontinos como el de Yunker et al. (2007), mencionado ya en la discusión del CAPÍTULO 2.

Un estudio reciente sobre la escala de tamaño del área de acción, como función de la masa corporal del animal o de su tasa metabólica (Jetz et al. 2004), muestra que la extensión del área de acción es un balance entre dos componentes: la necesidad de cosechar recursos y la detección y respuesta a intrusos en esa área. Por un lado, el área de acción debe ser lo suficientemente grande como para satisfacer las necesidades de energía y por otro, tiene que ser lo suficientemente pequeña como para que el residente este protegido de las intrusiones de conespecíficos que buscan alimentarse (Buskirk, 2004). Lindstedt et al. (1986) y Haskell et al. (2002) afirman que las necesidades energéticas de cada especie definen el tamaño del área de acción. Consecuentemente, el tamaño corporal, la calidad del hábitat, la distribución y abundancia del alimento, la densidad poblacional, el sexo, la edad, la condición social y la actividad reproductiva puede modificar ese tamaño (Heinemann et al. 1995, Gentile et al. 1997, Ribble y Stanley 1998, Pires et al. 1999, Priotto y Steinmann 1999, Jetz et al. 2004). A modo de ejemplo, es esperable que en hábitats más pobres respecto de otros más ricos, el tamaño del área de acción sea mayor ya que el animal precisa explorar un área mayor para obtener los recursos que necesita. En cuanto al sexo de los individuos, habitualmente los machos utilizan áreas de acción mayores para permitir el acceso a varias hembras. Complementariamente, los individuos pueden reducir el tamaño de su área de acción o aumentar la superposición espacial con otros individuos cuando las densidades poblacionales son altas (Gentile et al. 1997, Ribble y Stanley 1998, Corbalán y Ojeda 2005) o en época reproductiva en búsqueda de pareja. En este sentido, si la superposición espacial es diferente entre especies, las especies más agresivas (o “dominantes”) tienden a excluir a las subordinadas, resultando en una baja superposición espacial para las primeras y una alta superposición en las segundas (O’Farrell 1980, Corbalán y Ojeda 2005).

La cuantificación de la dispersión entre parches en un ambiente heterogéneo es clave en el entendimiento de la estructuración de las poblaciones animales en esos ambientes (Zheng et al. 2009). En este sentido la fragmentación y la pérdida de hábitat (tal cual ocurre con la construcción de viviendas rurales en el Pje. El Contra en una matriz ambiente silvestre) influyen en los procesos demográficos poblacionales y movimientos entre las poblaciones (Pavlacky et al. 2012). Sin embargo, nuestra comprensión de los efectos de la heterogeneidad del paisaje en los movimientos de los animales es todavía bastante limitada. Obtener más y mejor información sobre los factores ambientales que determinan el movimiento de un individuo es un componente crucial de modelos predictivos de la dispersión y selección de hábitat individual (Avgar et al. 2012). En este sentido Bowler y Benton (2005) sintetizan en un gráfico (ver FIGURA 19) los factores en el marco evolutivo y en el marco ecológico que afectan el proceso de dispersión.

FIGURA 19. **A)** *Ciclo evolutivo que afecta la dispersión:* la dispersión afecta la dinámica de la población que repercute en la adecuación (junto con otros factores). La variación de esa adecuación crea la oportunidad para la selección, lo que resulta en la evolución de las estrategias de dispersión. **B)** *Ciclo ecológico que afecta la dispersión:* El tamaño poblacional, mediado por el medio ambiente (que varía en espacio y tiempo) determina las interacciones entre individuos (parientes y no parientes) por los recursos. El acceso a esos recursos afecta la historia de vida (supervivencia, fecundidad, etc.) de los individuos y sus propensiones a dispersarse. La dispersión, a su vez, afecta la dinámica poblacional [Gráfico modificado de Bowler y Benton (2005)].



En cuanto a las claves que estimulan la dispersión, Stamps y Swaisgood (2007) postulan que los animales dispersantes de ambientes silvestres prefieren aquellos nuevos hábitats que contengan estímulos comparables o compatibles a los de su hábitat natal o de origen, un fenómeno conocido como “Inducción de preferencia del hábitat natal” (IPHN). La teoría predice que se dará la IPHN cuando los dispersantes experimentaron condiciones favorables en su hábitat natal y tengan dificultad para estimar la calidad de un hábitat desconocido. Se espera que los animales que exhiban una IPHN utilicen señales ambientales muy conspicuas que puedan ser rápida y fácilmente detectadas durante la búsqueda del nuevo hábitat y que prefieren nuevos hábitats que poseen señales que coincidan con los encontrados en su hábitat natal. Sea cual sea la motivación o el “disparador”, la dispersión es básicamente un proceso que involucra sólo a individuos y las razones por las cuales los individuos dispersan son múltiples, que van desde evitar la competencia hasta escapar de condiciones ambientales inadecuadas u hostiles. La importancia de estos factores en la dispersión varía de acuerdo a la especie según su historia de vida y cómo interactúa con el medio ambiente (Bowler y Benton 2005, Ronce 2007, Clobert et al. 2009, Gibbs et al. 2010, Baguette et al. 2011).

El término “metapoblación” es a menudo utilizado para referirse a cualquier población espacialmente estructurada, y “dinámica metapoblacional” entonces atiende aspectos sobre toda la dinámica espacial. En este marco, una meta-población es una “población” de poblaciones locales inestables, que existen en parches de hábitat discretos. Una meta-

población típica persiste, como una población de individuos, en un equilibrio entre extinciones locales y el establecimiento de nuevas poblaciones en sitios desocupados. En este sentido y de manera comparativa, la ecología metapoblacional comparte fundamentos conceptuales con la epidemiología: individuos infectados y susceptibles representan parches vacíos y ocupados para los parásitos. Resumiendo, la ecología de las metapoblaciones, asume que el hábitat óptimo para la especie focal se presenta como una red de parches de hábitat, variando en área, grado de aislamiento y calidad, sumergido en una matriz de hábitat sub-óptimo (Hanski 1998). En este sentido se puede considerar al ensamble de roedores del Pje. El Contra con dinámicas meta-poblacionales en una matriz de hábitat silvestre y peridoméstico, con las consecuentes dispersiones entre ellos moduladas por uno o varios factores combinados. En base a la teoría de meta-poblaciones, la combinación de las distancias inter-parche y las áreas de esos parches de hábitat son consideradas normalmente como factores clave en el proceso de dispersión (Hanski 1998). La relación positiva entre las áreas de parches de hábitat y las tasas de dispersión se basa en la suposición general de que los organismos usan la densidad intraespecífica como información sobre la calidad del hábitat: altas densidades (o por lo menos en aumento) puede indicar un futuro deterioro de los recursos en ese hábitat (rever gráfico anterior). Pero esta relación no es tan general como se pensaba. En este sentido, Clobert et al. (2009) postulan que se carece de un marco amplio que vincule la calidad del hábitat y las dinámicas denso-dependientes y metapoblacionales cuando la dispersión es no aleatoria. Sin embargo, la calidad del hábitat ha sido verificada en varios estudios como un indicador confiable de la dinámica metapoblacional de varias especies (Fleishman et al. 2002, Bonte et al. 2003, Matter et al. 2009).

En esta parte de la tesis, tal vez sea pertinente contrastar lo siguiente. De manera general y como se ha visto a lo largo de este trabajo, se acepta tradicionalmente que la adecuación individual de animales territoriales es inversamente proporcional a la densidad poblacional y la mayoría de los modelos de selección de hábitat han asumido que esa adecuación disminuye a medida que la densidad de los conoespecíficos aumenta, debido a la creciente competencia por recursos (Fretwell y Lucas 1970, Fretwell 1972). En consecuencia, la mayoría de los estudios empíricos y teóricos se han centrado en los efectos negativos de la densidad a través de la competencia, depredación y estrés abiótico (Bruno et al. 2003). En este punto vale recordar lo comentado en la discusión del CAPÍTULO 3 respecto del trabajo de Stamps (1994), quien afirma que individuos de la misma especie pueden también tener efectos positivos en la adecuación individual y que la selección de hábitat puede responder a efectos positivos y/o negativos de conoespecíficos en esa adecuación (Greene y Stamps 2001, Serrano et al. 2003, 2005). Entre los beneficios teóricos de los conoespecíficos se incluyen acondicionamiento del hábitat, mejor detección y defensa ante depredadores, mejor evaluación de la calidad del hábitat, mayores oportunidades para la reproducción, etc. (Danchin y Wagner 1997, Doligez et al. 2003). Es decir, que las posibles contradicciones en los patrones denso-dependientes de dispersión animal podrían potencialmente reconciliarse integrando la “hipótesis de atracción de conoespecíficos” con la tradicional “hipótesis de competencia”.

Por lo tanto, la dispersión es un proceso ecológico que posee implicancias muy significativas en múltiples escalas de organización (Clobert et al. 2001). Afecta directamente la dinámica y la persistencia de las poblaciones, la distribución y abundancia de especies, la estructura de las comunidades y puede influir en el funcionamiento del ecosistema a través de movimientos de especies clave (Cuddington y Hastings 2004). Por lo tanto, entender la dispersión resulta determinante para explicar la distribución de las especies desde una escala local hasta una escala biogeográfica (Hengeveld y Hemerik 2002). Como consecuencia, el estudio de dispersión se ha convertido en un campo de marcada relevancia en la ecología (Nathan 2003).

La pérdida y fragmentación del hábitat genera varios impactos sobre la biodiversidad en los distintos remanentes de hábitat. La magnitud de los impactos ecológicos de la pérdida de hábitat puede ser exacerbada por el arreglo espacial o fragmentación de hábitat resultante. La fragmentación es *per se* un fenómeno a escala de paisaje en donde las especies que sobreviven en la nueva estructura de paisaje se enfrentan a un entorno modificado de área reducida, mayor aislamiento y nuevos límites ecológicos. Las implicancias de esto para los individuos son muchas y variadas, porque especies con diferentes estrategias de historia de vida son afectados diferencialmente por esta fragmentación (Ewers y Didham 2006). Pero la fragmentación del hábitat y la epidemiología de ciertas zoonosis es un tema a indagar. La distribución, la prevalencia y el impacto de las enfermedades transmitidas por vectores son a menudo afectadas por los cambios antropogénicos del ambiente que alteran las interacciones entre el hospedador (el hombre), el parásito (ANDV) y el vector (*O. longicaudatus*). La estructura del paisaje y la estrategia de dispersión afectan la dinámica poblacional espacio-temporal. Sin embargo, se ha prestado muy poca atención a los efectos combinados de la estructura del paisaje y la estrategia de dispersión en la transmisión epidémica en paisajes espacialmente explícitos. En este sentido, avanzar en el conocimiento de los movimientos realizados por los individuos de las especies de roedores del Pje. El Contra en un ambiente fragmentado entre los hábitats silvestres y peridomésticos, colaborará en el entendimiento de la dinámica de esas poblaciones y en la epidemiología del Hantavirus.

4.2 Objetivos.

El objetivo general de este capítulo es cuantificar y evaluar los movimientos (dispersión) de individuos de las tres especies de roedores en ambos tipos de hábitat (silvestre y peridoméstico) y relacionar esta información con el riesgo de infección por ANDV. Los objetivos específicos son los siguientes:

- ✓ Evaluar el uso de los hábitats peridomésticos y silvestres para cada especie según sus áreas de acción y el número de capturas en cada tipo de hábitat.
- ✓ Determinar y analizar los movimientos o desplazamientos intra e inter-hábitat para cada especie.
- ✓ Describir y comparar las áreas de acción y los movimientos de individuos de las tres especies de roedores involucradas discriminando por sexo.

4.3 Metodología.

Las áreas de acción fueron estimadas utilizando el método del Mínimo Polígono Convexo con inclusión de borde para roedores adultos capturados y recapturados de *O. longicaudatus*, *A. longipilis* y *A. olivaceus* al menos tres veces durante cada evento de trampeo (Mohr 1947, Southwood 1966, Corbalán y Ojeda 2005, Monteverde et al. 2011). Por lo tanto, 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. Se utilizó el software ArcGIS 9.1 (ESRI) para localizar, en los mapas de las diferentes unidades experimentales, los sitios donde fueron capturados los roedores que fueron utilizados para el análisis del presente capítulo.

Se utilizó la prueba no paramétrica del cociente de chances u “*Odds ratio*” para comparar las proporciones de capturas en cada uno de los hábitats de manera pareada para las tres especies. También se utilizó la prueba no paramétrica exacta de Fisher o en su defecto la prueba de G (Yates) para comparar el número de movimientos o desplazamientos intra e inter-hábitat para cada especie y entre especies (Ayres et al. 2004). El test exacto de Fisher permite analizar si dos variables dicotómicas están asociadas cuando la muestra a estudiar es demasiado pequeña y no se cumplen los supuestos necesarios para la aplicación del test de Chi Cuadrado. El tamaño mediano de las áreas de acción fue comparado entre especies a través de la prueba no paramétrica de Mann-Whitney (Prueba de U) (Ayres et al. 2004). Todas las pruebas estadísticas cuyos p-valores resultaron menores que 0,05 fueron consideradas estadísticamente significativas (Zar 1996).

4.4 Resultados.

4.4.1 Movimientos o desplazamientos.

La información sobre los movimientos (distancias media recorridas) de las tres especies involucradas en esta tesis fue tomada de Piudo (2011). En ese trabajo, *O. longicaudatus* resultó la especie cuyos individuos registraron la mayor distancia media recorrida de las tres especies involucradas [Anova de 3 Factores (especie, sexo y época reproductiva): $F_{2,257} = 8,01$; p-valor < 0,001, *O. longicaudatus*: $30,28 \pm 3,64$ (n = 34), *A. olivaceus*: $20,46 \pm 1,22$ m (n = 121), *A. longipilis*: $22,50 \pm 1,30$ m (n = 114), Prueba de Tukey HSD, p-valor < 0,005].

4.4.2 Uso de hábitat según capturas totales y según capturas nuevas.

4.4.2.1 Uso de hábitat según capturas totales (nuevas + recapturas).

De acuerdo con el resultado del análisis de las capturas, surge claramente que el hábitat silvestre es donde se obtiene el mayor porcentaje de capturas para cada una de las tres especies de roedores, respecto del total de capturas registradas en ambos hábitats por especie (*O. longicaudatus* = 70,91%, *A. olivaceus* = 67,65% y *A. longipilis* = 94,45%, TABLA 16).

Sin embargo, si se hace foco en el hábitat peridoméstico, *A. olivaceus* y *O. longicaudatus* son las dos especies con los porcentajes más altos de capturas en dicho hábitats (32,35% y 29,09% respectivamente), mientras que *A. longipilis* fue la especie con el menor porcentaje de capturas en este hábitat (5,55%) (TABLA 16).

Siguiendo con el análisis particularizado en el hábitat peridoméstico, al calcular los Odds ratio (OR), surge que *A. olivaceus* y *O. longicaudatus* fueron capturados en hábitat peridoméstico prácticamente en igual proporción (OR = 1,16, IC = 1,09–1,23, p-valor < 0,001) cercano a uno). Por otro lado, *A. olivaceus* se capturó cerca de 8 veces más que *A. longipilis* (OR = 8,14, IC = 7,39–8,85, p-valor < 0,001) y *O. longicaudatus* se capturó aproximadamente 7 veces más que *A. longipilis* (OR = 6,98, IC = 6,34–7,68, p-valor < 0,001).

TABLA 16. Número de capturas totales en hábitat silvestre, número de capturas totales en hábitat peridoméstico, total de capturas y porcentaje en hábitat peridoméstico del total de capturas discriminado por especie.

	Especie		
	<i>O. longicaudatus</i>	<i>A. olivaceus</i>	<i>A. longipilis</i>
N° capturas en silvestre (S)	473	115	698
N° capturas en peridoméstico (P)	194	55	41
Total de capturas (S+P)	667	170	739
% en peridoméstico del total de capturas	29,09	32,35	5,55

4.4.2.2 Uso de hábitat según capturas nuevas.

Teniendo en perspectiva los resultados anteriores del punto 4.4.2.1 pero ahora focalizando en solo las capturas nuevas (sin contar las recapturas de los individuos), se verifica nuevamente que el mayor porcentaje de capturas para las tres especies es en el hábitat silvestre (*O. longicaudatus* = 75,79%, *A. olivaceus* = 71,74% y *A. longipilis* = 94,27%, TABLA 17), pero que *A. olivaceus* y *O. longicaudatus* son las dos especies con los porcentajes más altos de capturas en el hábitat peridoméstico (28,26% y 24,21% respectivamente). En este sentido, *A. olivaceus* y *O. longicaudatus* fueron capturados prácticamente de manera equivalente nuevamente (OR = 1,23, IC = 1,15–1,31, p-valor < 0,001). Por otro lado, *A. olivaceus* se capturó aproximadamente 6 veces más que *A. longipilis* (OR = 6,48, IC = 5,89–7,12, p-valor < 0,001) y *O. longicaudatus* por su parte, se capturó cerca de 5 veces más que *A. longipilis* (OR = 5,25, IC = 4,77–5,78, p-valor < 0,001).

TABLA 17. Número de capturas nuevas en hábitat silvestre, número de capturas nuevas en hábitat peridoméstico, total de capturas nuevas y porcentaje en hábitat peridoméstico del total de capturas discriminado por especie.

	Especie		
	<i>O. longicaudatus</i>	<i>A. olivaceus</i>	<i>A. longipilis</i>
N° capturas en silvestre (S)	410	99	444
N° capturas en peridoméstico (P)	131	39	27
Total de capturas (S+P)	541	138	471
% en peridoméstico del total de capturas	24,21	28,26	5,73

Este patrón de representatividad en el peridomicilio es el mismo que se detectó cuando se consideraron las capturas totales por especie. Esto demuestra que si bien *A. olivaceus* es la especie con mayor porcentaje de capturas en el hábitat peridoméstico, proporcionalmente está representada en forma equitativa con *O. longicaudatus* en dicho hábitat (TABLA 16 y TABLA 17). Sin embargo, la representatividad de estas dos especies está fuertemente polarizada respecto de *A. longipilis* en ese hábitat que usa este hábitat de manera marcadamente menor.

Por otro lado y en el marco de esta proporcionalidad de uso entre *O. longicaudatus* y *A. olivaceus* del hábitat peridoméstico, la primera especie es la que más capturas absolutas verificó en el hábitat peridoméstico. Más aún, de los anteriores resultados surge también que *O. longicaudatus* es el roedor que más recapturas experimentó en dicho hábitat con 63 recapturas, mientras que *A. longipilis* obtuvo 14 y *A. olivaceus* 16. Es decir, *O. longicaudatus* es aproximadamente 4,2 veces más recapturado que las otras dos especies en este hábitat.

4.4.3. Movimientos “intra-hábitat” (silvestre-silvestre y peridomicilio-peridomicilio) e “inter-hábitat” (silvestre-peridomicilio y peridomicilio-silvestre).

De manera global, las tres especies de roedores estudiadas realizan cruces o desplazamientos desde el hábitat silvestre al peridoméstico y viceversa. Respecto del total de movimientos intra e inter-hábitat registrados por especie, *A. olivaceus* resultó ser la especie que más movimientos inter-hábitat realizó ($n = 7$, 30,43%), seguida de *O. longicaudatus* ($n = 27$, 25,47%) y *A. longipilis* ($n = 10$, 5,92%). No obstante, *O. longicaudatus* es la especie que registró el mayor número absoluto de movimientos inter-hábitat ($n = 27$) y esto posee profundas implicancias epidemiológicas (ver discusión más adelante). A partir de acá, se exponen los resultados discriminados por especie.

4.4.3.1 Resultados para *Oligoryzomys longicaudatus*.

En lo referente a los movimientos o desplazamientos realizados por *O. longicaudatus*, el hábitat de destino está asociado al hábitat desde donde inicia ese movimiento (Prueba exacta de Fisher, p-valor (bilateral) < 0,001). En este caso, la mayoría de los movimientos que parten del hábitat silvestre, concluyen en el mismo hábitat. Análogamente, la mayoría de los movimientos que parten del hábitat peridoméstico, concluyen en ese mismo hábitat (TABLA 18). Los movimientos intra-hábitat son significativamente más frecuentes que los inter-hábitat para *O. longicaudatus*.

TABLA 18. Número de movimientos intra e inter-hábitat para *O. longicaudatus*.

	Desde peridoméstico	Desde silvestre
Hacia peridoméstico	15	25
Hacia silvestre	2	64

4.4.3.2 Resultados para *Abrothrix olivaceus*.

Respecto a los movimientos o desplazamientos realizados por *A. olivaceus*, el hábitat de destino no está asociado al hábitat desde donde parte ese movimiento (Prueba exacta de Fisher, p-valor (bilateral) = 0,127). En este caso, sea cual sea el hábitat donde comienza el movimiento, el hábitat destino es indistinto y no difiere del azar (TABLA 19).

TABLA 19. Número de movimientos intra e inter-hábitat para *A. olivaceus*.

	Desde peridoméstico	Desde silvestre
Hacia peridoméstico	4	6
Hacia silvestre	1	12

4.4.3.3 Resultados para *Abrothrix longipilis*.

En cuanto a los movimientos o desplazamientos realizados por *A. longipilis*, el hábitat de destino está asociado significativamente al hábitat desde donde comienza ese movimiento (Prueba exacta de Fisher, p-valor (bilateral) = 0,001). En este caso, la mayoría de los movimientos que parten del hábitat silvestre, concluyen en el mismo hábitat.

Complementariamente a esto, parecería que los movimientos que parten del hábitat peridoméstico, finalizan indistintamente en cualquier hábitat (TABLA 20). Para *A. longipilis* los movimientos intra-hábitat (en el hábitat silvestre) son significativamente más frecuentes que los inter-hábitat y que los intra hábitat en el hábitat peridoméstico.

TABLA 20. Número de movimientos intra e inter-hábitat para *A. longipilis*.

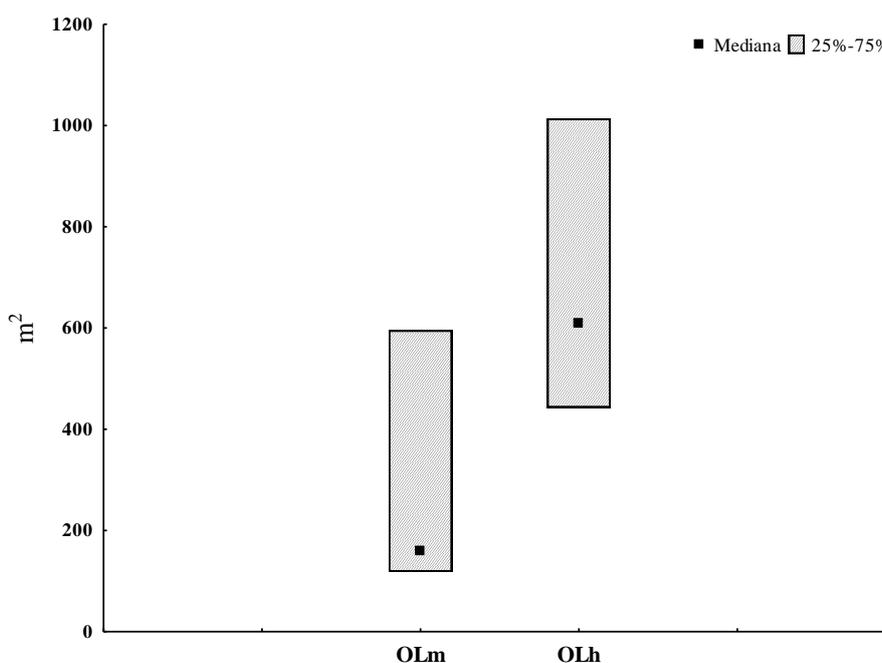
	Desde peridoméstico	Desde silvestre
Hacia peridoméstico	3	8
Hacia silvestre	2	156

4.4.4 Áreas de acción.

4.4.4.1 Tamaños de áreas de acción para *Oligoryzomys longicaudatus*.

No se verificaron diferencias estadísticamente significativas para el tamaño mediano de áreas de acción entre ambos sexos de individuos de *O. longicaudatus* (mediana_{machos} = 159,70 m², mediana_{hembras} = 609,31 m², Z(U) = 1,2019, p-valor = 0,229, FIGURA 20).

FIGURA 20. Tamaño mediano del área de acción (m²) para *O. longicaudatus* machos (OLm) y hembras (OLh) [En ambos casos, se muestra el primer cuartil (25%) y el tercer cuartil (75%)].

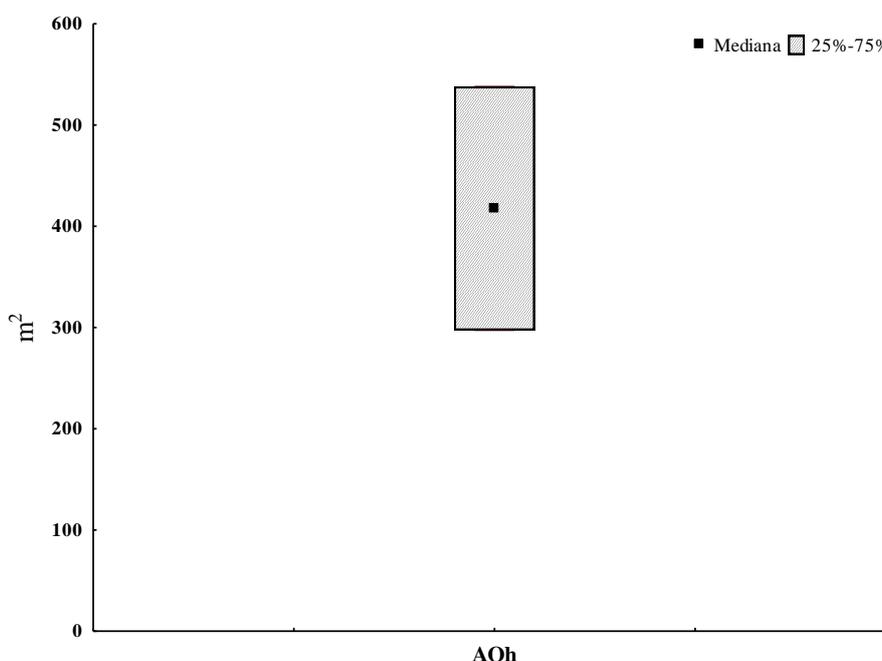


De manera general, *O. longicaudatus* posee áreas de acción entre los 100 m² y 600m² para machos y entre los 500 m² y 1000 m² para hembras. Casi la totalidad de estas áreas de acción se registraron en el hábitat silvestre y solo algunas poseían puntos en ambos hábitats. No se obtuvieron áreas de acción solo en hábitats peridomésticos.

4.4.4.2 Tamaños de áreas de acción para *Abrothrix olivaceus*.

El tamaño mediano de áreas de acción para *A. olivaceus* solo se pudo estimar para las hembras (mediana_{hembras} = 417,67 m²), aunque con un tamaño muestral muy pequeño (FIGURA 21). *A. olivaceus* posee áreas de acción entre los 300 m² y 550 m² para hembras. Además, tampoco se obtuvieron áreas de acción en hábitat peridoméstico.

FIGURA 21. Tamaño mediano del área de acción (m²) para *A. olivaceus* hembras (AOh) [Se muestra el primer cuartil (25%) y el tercer cuartil (75%)].

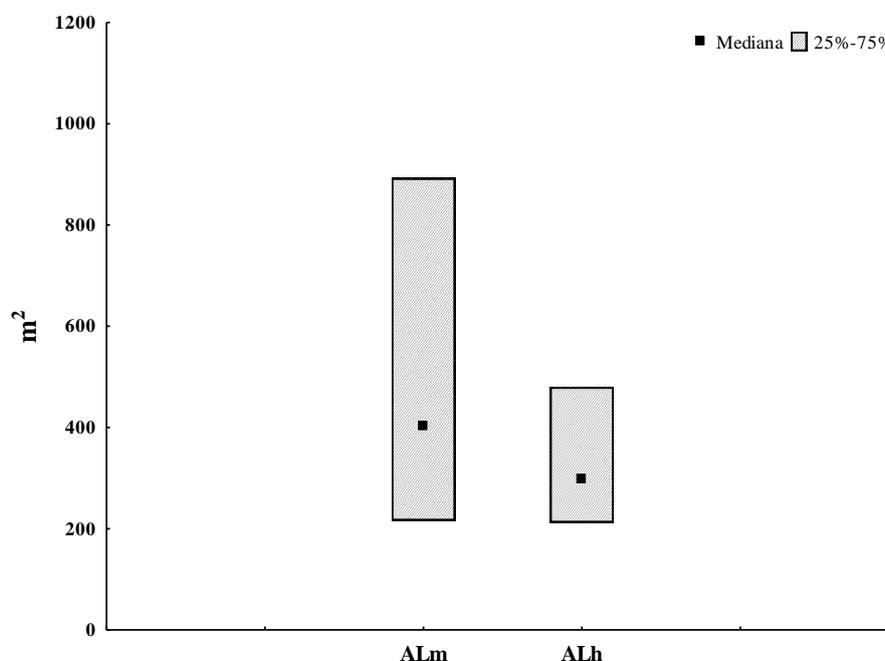


4.4.4.3 Tamaños de áreas de acción para *Abrothrix longipilis*.

Se pudo estimar el tamaño mediano de áreas de acción de machos y hembras de *A. longipilis* (FIGURA 22). No se detectaron diferencias estadísticamente significativas entre las áreas de acción de ambos sexos (mediana_{machos} = 403,38 m², mediana_{hembras} = 297,17 m², Z(U) = 0,2737; p-valor = 0,784). Por otro lado, tampoco se obtuvieron áreas de acción en hábitat peridoméstico. De manera general, *A. longipilis* posee áreas de acción entre los 200 m² y

900m² para machos y entre los 200 m² y 500 m² para hembras ubicadas en el hábitat silvestre para ambos sexos.

FIGURA 22. Tamaño mediano del área de acción (m²) para *A. longipilis* machos (ALm) y hembras (ALh) [Para ambos casos, se muestra el primer cuartil (25%) y el tercer cuartil (75%)].



Tampoco se verificaron diferencias estadísticamente significativas entre los tamaños medianos de las áreas de acción de *O. longicaudatus* y *A. longipilis* para machos ($Z(U) = 0,4410$, p-valor = 0,659) ni para hembras ($Z(U) = 1,4791$, p-valor = 0,139).

Debido a que para ninguna especie se encontraron diferencias significativas entre los tamaños medianos de las áreas de acción entre sexos, se combinaron los datos de ambos sexos (machos y hembras) para las especies *O. longicaudatus* y *A. longipilis* con el objeto de comparar dichos tamaños. Para esta comparación tampoco se verificaron diferencias estadísticamente significativas entre los tamaños medianos de las áreas de acción ($Z(U) = 0,0973$, p-valor = 0,922).

4.5 Discusión.

La primera hipótesis de este capítulo postula que *O. longicaudatus* no usa equitativamente los hábitats disponibles (peridoméstico y silvestre) en cuanto al número de capturas en cada uno de ellos (asumido como indicador de actividad). A partir de esto, se predecía que la actividad de *O. longicaudatus* estaría concentrada mayormente en el hábitat peridoméstico. Esta predicción no fue verificada ya que *O. longicaudatus* utiliza, de manera

general, mayormente el hábitat silvestre con más del 70% de las capturas en ese hábitat. Sin embargo y con el objeto de ponderar estos resultados, al concentrarnos en el porcentaje de capturas en el hábitat peridoméstico sobre el total de capturas, *O. longicaudatus* y *A. olivaceus* fueron las dos especies proporcionalmente más capturadas en este hábitat. Bajo un punto de vista netamente epidemiológico y de riesgo de exposición al ANDV para los humanos, el número de capturas absolutas de *O. longicaudatus* en el hábitat peridoméstico resulta ser más relevante que el porcentaje de capturas, ya que la actividad de este roedor en los peridomicilios es directamente proporcional al riesgo de infección por Hantavirus. En este sentido, este comportamiento de uso de esta especie se traduce en un riesgo sanitario-epidemiológico para el hombre.

Busch y Kravetz (1992) afirman que la asociación espacial negativa de acuerdo a la distribución de capturas por trampa para las especies de roedores que ellos estudiaron en agroecosistemas pampeanos, podría ser una expresión de la competencia interespecífica por el espacio, lo cual estaría causando una segregación interespecífica a nivel de individuo. Siguiendo con esta idea y de manera exploratoria, tal vez sea interesante postular la hipótesis de que algo análogo esté ocurriendo con *O. longicaudatus* en los hábitats silvestres para el presente sistema de estudio, ya que si bien estaría prefiriendo el hábitat silvestre, es una de las especies que más usa el hábitat peridoméstico proporcionalmente ya que posee el mayor número de capturas absolutas en este hábitat durante casi todo el año, coincidiendo con los resultados obtenidos también por Piudo et al. (2011). En este sentido y en sintonía con los resultados obtenidos en los capítulos anteriores, la “competencia interespecífica por el espacio” a la que hacen referencia Busch y Kravetz (1992) se estaría dando con mayor probabilidad entre *O. longicaudatus* y *A. olivaceus* en el hábitat silvestre, causando el “uso estratégico” del hábitat peridoméstico por parte de *O. longicaudatus*.

Por otro lado y como se mencionó en la sección de resultados de este capítulo, no se obtuvieron datos suficientes para estimar áreas de acción en el hábitat peridoméstico. Por lo tanto, la evidencia planteada en función de la predicción derivada de la hipótesis de trabajo que afirmaba que las áreas de acción serían menores en el hábitat peridoméstico que aquellas para hábitats silvestres, no pudo ser contrastada experimentalni estadísticamente. En este sentido y en base a la evidencia obtenida (la mayoría de los movimientos de *O. longicaudatus* que parten del hábitat peridoméstico concluyen en ese mismo hábitat), es razonable esperar áreas de acción más pequeñas en los hábitats peridomésticos. Respecto de este tema en particular Douglass et al. (2006) verificaron en Montana (EE.UU.) que el tamaño promedio de las áreas de acción para hembras de *P. maniculatus* fue significativamente menor en hábitat peridoméstico que en silvestre. Estas áreas de acción más pequeñas en los peridomicilios pueden concentrar el SNV (virus Sin Nombre) allí presente y la protección contra la radiación solar ultravioleta dentro de las construcciones puede aumentar la persistencia de ese virus en el ambiente. Estos dos factores pueden llevar a una mayor exposición del SNV en los ratones dentro de las poblaciones peridomésticas y a una mayor prevalencia de anticuerpos. Estos roedores, al igual que *O. longicaudatus* en este estudio, realizan movimientos entre el peridomicilio y el hábitat silvestre, probando que el SNV puede ser transmitido entre individuos de poblaciones de ambos tipos de hábitat. Lonner et al.

(2008) también abordaron el tema de los movimientos inter-hábitat de *P. maniculatus* en Montana, y concluyeron que las tasas de dispersión son mayores en las poblaciones de alta abundancia de roedores, aumentando la exposición humana al SNV en hábitats peridomésticos.

La segunda hipótesis referida al presente capítulo fue la que manifestaba que la circulación del ANDV entre hábitats silvestres (fuente silvestre del virus) y peridomésticos (donde hay mayor riesgo de contagio para los humanos) se debe a la gran cantidad de movimientos entre estos hábitats por parte de individuos de *O. longicaudatus*. La predicción derivada de esta hipótesis es que el número de movimientos de individuos de *O. longicaudatus* será relativamente alto. Los resultados obtenidos en este trabajo confirman que el número absoluto de movimientos inter-hábitats fue mayor en esta especie que en las otras dos especies (*A. olivaceus* y *A. longipilis*), con lo cual la predicción derivada de la hipótesis es corroborada por la evidencia empírica. Esto, una vez más, posee gran relevancia epidemiológica ya que al ser *O. longicaudatus* el reservorio principal del ANDV en Patagonia, cuanto mayor sea el número de movimientos inter-hábitats mayor será la probabilidad de asegurar el flujo y mantención del circuito viral entre ambos hábitats. Esto, sin dudas, representa un peligro claro y concreto para el hombre y su salud en relación al riesgo de contagio sobretodo en hábitats peridomésticos (ver Douglass et al. 2006, Lonner et al. 2008, Piudo et al. 2011).

De acuerdo al número y porcentaje de capturas totales y al tipo de movimientos intra e inter-hábitat para *O. longicaudatus*, podríamos hipotetizar que el hábitat silvestre estaría actuando como un “hábitat fuente” y el hábitat peridoméstico como un “hábitat destino o sumidero” (ver Pulliam 1988, Pulliam y Danielson 1992). Esta hipótesis a su vez es reforzada de acuerdo a los resultados de movimientos intra-hábitat que, en frecuencia absoluta, fueron más frecuentes en el hábitat silvestre. Esta misma hipótesis fue puesta a prueba en el trabajo de Diffendorfer et al. (1995) con tres especies de roedores en Kansas (EE.UU.), la cual predice que las especies realizarán mas movimientos desde las fuentes hacia los sumideros que viceversa. Es decir, el hábitat sumidero debería importar más animales de los que exporta, mientras que el hábitat fuente debería exportar más animales de los que importa. Si se observa nuevamente la TABLA 18, TABLA 19 y TABLA 20 se deduce que en cuanto a los movimientos inter-hábitat, los movimientos desde el hábitat silvestre hacia el peridoméstico son siempre mayores que los movimientos desde el hábitat peridoméstico hacia el silvestre para las tres especies. Consiguientemente, existe para estas especies una mayor circulación de individuos desde la fuente hacia el destino, sobre todo para *O. longicaudatus* tal cual lo verifica el mayor número de movimientos de este tipo respecto a las otras dos especies. De hecho *A. olivaceus* y *A. longipilis* no parecen responder a este patrón tan marcadamente como *O. longicaudatus*. Holt (1993) propone dos maneras en que una población sumidero puede mantenerse en un ambiente heterogéneo: 1) una dispersión pasiva o azarosa podría producir sumideros en hábitats de baja calidad o subóptimos y 2) la competencia interespecífica por interferencia en hábitats de buena calidad puede forzar a los individuos subordinados hacia hábitats subóptimos. En base a los resultados de los CAPÍTULOS 2 y 3, probablemente la segunda opción sea la que más se ajuste al presente

sistema de estudio, siendo *O. longicaudatus* la especie subordinada en el hábitat fuente (silvestre) y “forzada” a dispersar al hábitat sumidero (peridoméstico) minimizando de esta forma los efectos competitivos de las otras especies coexistentes (en mayor medida, tal vez de *A. olivaceus*).

No obstante y en base a los resultados respecto de la ecología espacial de *O. longicaudatus* obtenidos en el presente capítulo, esta especie estaría utilizando mayormente los hábitats silvestres a los peridomésticos (capturas en hábitat silvestre >> capturas en hábitat peridoméstico). Esto es consecuente con lo obtenido en los CAPÍTULOS 2 y 3, respecto de su preferencia por el hábitat silvestre durante la mayor parte del año, a pesar que sea probable que este siendo “forzada” a dispersar al hábitat peridoméstico. Sin embargo y circunscribiéndonos al hábitat peridoméstico, se vio que *O. longicaudatus* es la especie con la mayor cantidad absoluta de capturas, lo cual posee implicancias eco-epidemiológicas relevantes. En este contexto, es esperable suponer que la estructura de esa población dentro de un mosaico de hábitats (silvestre y peridomicilio por ejemplo) desempeñe un papel significativo en la distribución espacial de la infección por Hantavirus (ver Mills et al. 1999, 2009) y por lo tanto, se esperaría que un aumento en la abundancia de roedores de especies reservorio en el hábitat silvestre (hábitat fuente) repercuta en el aumento de individuos en el hábitat peridoméstico propiciado por los movimientos inter-hábitat. De esta manera se nutre el hábitat destino (peridoméstico) de *O. longicaudatus* dispersantes y el aumento de la densidad de individuos de esa población reservorio en el hábitat peridoméstico se traduce en un aumento del contacto roedor-roedor, por lo tanto en un mayor número de eventos potenciales de transmisión del virus y una mayor incidencia y prevalencia global acumulada de infección dentro de dicha población reservorio. Esto entonces culmina con un aumento en el riesgo de infección por ANDV para los humanos en dicho hábitat.

En el caso particular de la población de *O. longicaudatus* de Pje. El Contra, Piudo et al. (2011) observan una mayor presencia de esta especie en hábitats peridomésticos respecto de otras especies simpátricas, convirtiendo estos hábitats en potencialmente riesgosos en cuanto a exposición humana al Hantavirus. De hecho, la mayoría de los casos confirmados de Hantavirus en la provincia del Neuquén fueron en hábitats rurales con exposición peridoméstica (Subsecretaría de Salud de la provincia del Neuquén, com. pers.). Si bien este uso diferencial de hábitats por especies reservorio con la consecuente distribución en parches del riesgo de infección por Hantavirus es un hecho confirmado, esto no es siempre lo que ocurre (Douglass et al. 1996, Mills et al. 1997, Boone et al. 1998) debido a que las diferentes tendencias poblacionales no siempre están claramente asociadas con los períodos de transmisión del virus (Childs et al. 1987, Root et al. 1999).

Los movimientos de especies reservorio de patologías zoonóticas entre distintos hábitats son un riesgo para la salud humana, sobre todo si entre esos hábitats se encuentran los utilizados por el hombre para desarrollar sus actividades. Un ejemplo interesante respecto de esto lo brinda el trabajo de Root et al. (1999) para el ratón ciervo (*P. maniculatus*), en donde los autores concluyen que las diferencias de movimiento entre distintos tipos de hábitat puede contribuir a una mayor prevalencia de la infección con el SNV entre las diferentes poblaciones de esa especie de ratón porque los movimientos que conllevan grandes

distancias, en relación a las áreas donde los movimientos son relativamente más cortos, deberían aumentar el número de encuentros casuales con otros individuos y por lo tanto el potencial de interacciones intraespecíficas. Por otro lado, Mills et al. (1997) afirman que en un sitio con una mayor abundancia de roedores (como *O. longicaudatus* en los peridomicilios en ciertas épocas del año), deberían ocurrir más encuentros casuales y se esperaría un número creciente de ratones infectados con el SNV. Asimismo, si los movimientos en esos sitios de gran abundancia de roedores tienden a ser más cortos, se esperaría la ocurrencia de una menor cantidad de encuentros con sus conespecíficos que en sitios donde las distancias recorridas son más largas (Root et al. 1999).

Las hipótesis mencionadas en el párrafo anterior, relacionan los movimientos de los individuos y su abundancia con las chances de infección por Hantavirus y son razonablemente aplicables al sistema hábitat-roedor-virus en el presente estudio con algunas modificaciones. *Oligoryzomys longicaudatus* es la especie que realiza los desplazamientos más largos entre hábitats y presenta las áreas de acción más extensas. Por lo tanto, este comportamiento espacial incrementa sus chances de infectarse mediante encuentros agresivos con otros individuos potencialmente infectados y colabora con la circulación del virus entre hábitats (incluido el peridoméstico), aumentando el riesgo para la salud humana. Esta situación también es descrita en estudios previos en la zona (Piudo 2011, Piudo et al. 2011) y es análogo a lo que ocurre en estudios realizados en los estados de Montana y Nuevo México de EE.UU. (Douglass et al. 2006). Allí, se ha encontrado que la prevalencia de anticuerpos contra SNV en los ratones ciervo (*P. maniculatus*) de hábitats peridomésticos es casi dos veces mayor que en hábitats silvestres. Las áreas de acción más pequeñas en los hábitats peridomésticos pueden concentrar la liberación del SNV. Los ratones ciervos peridomésticos se mueven entre las construcciones peridomésticas y zonas silvestres, lo cual es evidencia de que el SNV se puede transmitir entre las poblaciones de ambos hábitats. Los resultados de este capítulo sugieren que esto mismo estaría sucediendo con *O. longicaudatus* en mi sitio de estudio. Las migraciones esporádicas que realizan los individuos de esta especie entre los hábitats peridomésticos y silvestres contribuyen a mantener la circulación y flujo activo de virus entre estos hábitats.

Otro ejemplo vinculado con esto último es lo que se describe en Panamá (Armién et al. 2009). Al igual que otros Hantavirus América, la transmisión del virus *Choclo* a través de *Oligoryzomys fulvescens*, su reservorio natural, parece ser predominantemente en hábitats peridomésticos. En dicho país existen además otros virus cuya transmisión estaría concentrada en hábitats antropizados, como el virus *Calabazo* y Hantavirus asociados al roedor *Sigmodon hirsutus*. Los resultados de estos estudios apoyan la hipótesis de que el aumento de la densidad de roedores (en hábitats peridomésticos por ejemplo) y la competencia por recursos es una de las causas del aumento de la seroprevalencia, lo que conlleva a un aumento en el riesgo de infección para las personas en ambientes dominados por el hombre y sus actividades. Por lo tanto, el riesgo de infección por Hantavirus para los seres humanos es una función de la frecuencia de seropositividad y abundancia relativa de roedores reservorio en hábitats utilizados por las personas.

La construcción de ambientes o para el uso humano, en zonas previamente naturales o prístinas, constituye una modificación del ambiente original y sus hábitats. Cuando la destrucción, modificación o alteración del hábitat es grave (alto porcentaje de pérdida de hábitat y baja correlación entre hábitat adyacente inadecuado), la influencia de la dispersión ha demostrado ser más importante en la transmisión de enfermedades. Sin embargo, cuando la destrucción del hábitat es menor, la dispersión juega sólo un débil efecto sobre la transmisión de esa enfermedad. Por lo tanto, sería posible controlar la transmisión de enfermedades mediante la modificación de la estructura espacial del paisaje y la capacidad de dispersión de las epidemias (Su et al. 2009, Su 2011). Para el sistema de estudio de esta tesis, se considera que la modificación del hábitat es relativamente alta y que *O. longicaudatus* mantendría la interrelación entre ellos a través de sus movimientos dispersivos inter-hábitat. Esta “interrelación” está fuertemente vinculada con el concepto de reservorio silvestre de las zoonosis, que incluye también el concepto de biotopo, el cual corresponde a una comunidad de animales (y plantas) coexistiendo en una región geográfica con un paisaje y clima determinados, cuya estructura comunitaria asegura la persistencia del patógeno en esa comunidad. Las zoonosis son, entonces, enfermedades infecciosas que tienen “nididad”, esto es, la habilidad de mantener un foco dinámico y permanente de circulación del patógeno en animales en un ambiente geográfico determinado (Cabello y Cabello 2008). Basado en este concepto de reservorio (incluyendo al biotopo) y esta circulación del patógeno entre los individuos inmersos en un ambiente dado, es esperable que cualquier impacto dentro de ese sistema, tanto en la especie reservorio como en el ambiente, afecte positiva o negativamente al circuito viral. Por lo tanto, la hermetización de las viviendas para evitar la entrada de roedores rurales sería un impacto concreto y realizable que cortaría la circulación del patógeno entre hábitats y reduciría esa circulación entre individuos, al menos en el hábitat potencialmente más riesgoso (el domicilio y peridomicilio).

Estudios teóricos sobre el movimiento de individuos en diferentes tipos de ambientes y/o de hábitats (Murrell et al. 2002, Kallimanis et al. 2006), asumen que una mayor distancia de movimiento (como posee *O. longicaudatus* respecto de *A. olivaceus* y *A. longipilis*) podría reducir el nivel de competencia intraespecífica y aumenta la posibilidad de encontrar recursos sin explotar, pero también aumenta la exposición de los animales a los riesgos del movimiento como la depredación. En este contexto, se podría hipotetizar que *O. longicaudatus* podría minimizar efectos competitivos a través de su “habilidad” para recorrer grandes distancias de manera comparativa con otras especies simpátricas. Esta reducción de los efectos competitivos, está relacionada con el éxito de esa dispersión, el cual en paisajes fragmentados está dado en gran medida por la capacidad de los animales de percibir el hábitat (como silvestre y peridoméstico, por ejemplo) a una determinada distancia (Zollner y Lima 1997). En este sentido, se entiende por “rango de percepción” como la distancia máxima hasta la cual un animal puede percibir la presencia de elementos de paisaje remoto como parches de hábitat y determina la facilidad con que puede localizar esos parches y por lo tanto el tiempo dedicado a buscar en una matriz hostil para tal hábitat (Zollner y Lima 1999). En consecuencia, la sensibilidad a la fragmentación del hábitat de una especie puede ser en gran medida una función de su rango de percepción (Zollner 2000). De acuerdo a los resultados de esta tesis, se podría hipotetizar que *O. longicaudatus* posee un mayor rango de percepción

que *A. olivaceus* y *A. longipilis*, y esto sumado a su “habilidad” para recorrer grandes distancias le permite detectar y luego dispersarse con éxito hacia hábitats subóptimos o “sumideros” (hábitats peridomésticos), de manera de reducir efectos competitivos asegurando así su supervivencia en una matriz fragmentada. Asimismo, es probable que *A. longipilis* sea la especie con el menor rango y *A. olivaceus* tenga un rango intermedio. Esto hace que cada especie posea una sensibilidad diferencial a la fragmentación del hábitat (silvestre y peridoméstico) y que esto en términos comportamentales propicie un uso y aprovechamiento desigual del entorno. Y estas diferencias de rango estarían actuando como otro mecanismo que facilita a *O. longicaudatus* generar una estrategia de “*escape competitivo*” mediante la utilización del hábitat peridoméstico una vez detectado y diferenciado del silvestre.

Como se mencionó con anterioridad, durante las últimas décadas las actividades humanas han dado lugar a cambios rápidos y masivos a los paisajes naturales. Aunque algunas especies muestran respuestas positivas a algunos de estos cambios, para muchas otras estos cambios se pueden resumir en la reducción de la calidad del hábitat y en la cantidad de hábitat de alta calidad y la reducción de la calidad de la matriz paisajística predominante (Fahrig 2007). De hecho, en muchas especies la variación en los parámetros de movimiento (distancia, frecuencia, velocidad, etc.) es en gran medida controlada por el medio ambiente, por lo que esos movimientos pueden cambiar rápidamente en respuesta a las condiciones cambiantes de ese ambiente, como las modificaciones antropogénicas del hábitat (Pulido 2007). Por otro lado, muchos animales toman también decisiones inapropiadas para moverse en paisajes alterados por el hombre, ya que estas alteraciones afectan las relaciones entre la estructura del paisaje, los riesgos y beneficios que asumen los animales al moverse (Schlaepfer et al. 2002). Entonces, los “desajustes” entre las claves que usan los animales para evaluar los distintos hábitats, los riesgos y beneficios de cada movimiento resultan en “*trampas ecológicas*”, en la que los animales colonizan hábitats alterados por el hombre de baja calidad a partir de indicios o claves poco fiables o erróneas (Robertson y Hutto 2006). Por lo tanto, si se asume que los parámetros de movimiento evolucionaron en respuesta a una estructura del paisaje (Cadet et al. 2003, Poethke et al. 2003, Kallimanis et al. 2006), cuando esa estructura cambia por algún motivo natural o antrópico, los anteriores parámetros óptimos de movimiento pueden ya no ser ya mas óptimos. Lo que se intenta expresar en este párrafo es que se trata de estimar o inferir patrones de movimiento o de uso de hábitat de *O. longicaudatus* a partir del supuesto que su comportamiento es el óptimo para maximizar su adecuación. Sin embargo y debido a la modificación antropogénica del hábitat, el comportamiento de esta especie podría no ser el óptimo y ser parte de una “*trampa ecológica*”. Si esto fuese así, *O. longicaudatus* estaría colonizando o usando alternativamente el hábitat peridoméstico guiado por falsas claves, generadas por la alteración humana previa del hábitat. Sin embargo, se considera que lo ecológica y epidemiológicamente relevante a partir de esta tesis es que individuos de *O. longicaudatus* permanentemente ingresan y usan el hábitat peridoméstico moviéndose y desplazándose desde el hábitat silvestre, sea en el marco de una elección evolutivamente óptima o de una trampa ecológica.

Por otro lado, es interesante hacer foco sólo en los movimientos desde el hábitat silvestre al peridoméstico. En términos absolutos y debido a su relevancia epidemiológica,

vale recordar que *O. longicaudatus* se moviliza de esa forma muchas más veces que *A. olivaceus* y que *A. longipilis*. De hecho, esta última especie realiza la mayor cantidad de movimientos desde el hábitat silvestre al silvestre. Y si esta información es vinculada con el hecho de que las distancias de dispersión de *A. olivaceus* y *A. longipilis* son menores que las de *O. longicaudatus*, se puede pensar en nueva evidencia a favor de la hipótesis de que *A. longipilis* es la especie más “intolerante” de hábitat (básicamente un especialista en hábitat silvestre) y que *A. olivaceus* muestra algo de plasticidad a la hora de elegir el hábitat pero sin una tendencia marcada, como se expresó en el CAPÍTULO 2. En este sentido se refuerza la idea de una fuerte preferencia de *A. longipilis* por el hábitat silvestre, una “preferencia flexible” de *A. olivaceus* y el uso del hábitat peridoméstico por parte de *O. longicaudatus* como estrategia “anti-competitiva”.

Hasta acá se ha tratado de “avanzar” en el conocimiento acerca de cómo *O. longicaudatus*, *A. olivaceus* y *A. longipilis* utilizan y seleccionan los diferentes hábitats a lo largo del año, así como también cuáles son los efectos competitivos entre conoespecíficos y heteroespecíficos que actúan modificando o modelando las diferentes decisiones comportamentales en dicha selección. En el capítulo siguiente se intenta articular los resultados de los capítulos anteriores de manera de generar una discusión global. Asimismo, se intenta destacar las ventajas o virtudes que los resultados de esta tesis puedan tener en el campo de la eco-epidemiología con el fin de aportar información en aras de minimizar el riesgo de exposición humana al ANDV a través de un mayor conocimiento del sistema roedor-hombre-ambiente.



CAPÍTULO 5

DISCUSIÓN GENERAL Y CONSIDERACIONES FINALES

5.1 Integración y discusión de los resultados.

De manera general, el objetivo de los estudios de selección de hábitat es tratar de entender el efecto de los diferentes factores que afectan la distribución espacial de los individuos en el ambiente. Por lo tanto y dentro de ese marco, el objetivo principal de esta tesis fue evaluar las contribuciones relativas de las interacciones entre conspecíficos y heteroespecíficos en dicha selección de tres especies simpátricas, *O. longicaudatus*, *A. olivaceus* y *A. longipilis* en dos tipos de hábitats. Respecto de esto, el comportamiento selectivo de *O. longicaudatus* sigue siendo por lo menos incierto, ya que el efecto de la densidad en el proceso de selección del hábitat no es del todo claro a pesar de haber avanzado en algunos aspectos (CAPÍTULOS 2 y 3). Los resultados de las isodaras y los índices de preferencia concuerdan en que *O. longicaudatus* utiliza el hábitat silvestre de manera denso-independiente, ya que no sería afectada la decisión de selección por sus conespecíficos. Contrariamente a esto, el análisis de la regresiones del índice de selectividad de Simpson transformado detecta selección del hábitat denso-dependiente intraespecífica a partir de ciertas densidades umbrales para invierno, primavera y otoño. Este tipo de discordancias en los resultados a partir de diferentes técnicas metodológicas también son advertidas por Busch et al. (1997) y Hodara et al. (2000). Los primeros autores afirman que dichas discordancias podrían estar relacionadas con la manera en que los hábitats son incorporados en los diferentes análisis. En las regresiones lineales múltiples entre los índices de preferencia y las densidades, es necesario estimar las densidades globales para lo cual el aporte de cada hábitat es ponderado de acuerdo a la superficie que ocupan. Por lo tanto y para el presente trabajo, el hábitat silvestre está más representado que el hábitat peridoméstico y los individuos solo se distribuyen entre estos dos hábitats de acuerdo a la densidad global. Esta ponderación no ocurre durante el análisis de isodaras, en el cual las densidades de las especies son incorporadas separadamente en cada hábitat. En este marco y en vista de los resultados obtenidos, un próximo paso a seguir en el área de estudio podría ser la implementación de experimentos a campo utilizando remoción selectiva de individuos de especies competidoras para evaluar el efecto competitivo de la especie removida en donde los hábitats (silvestre y peridoméstico) estén disponibles en igual proporción, de manera de eliminar el aporte diferencial de los dos hábitats superficialmente distintos (ver Brown y Munger 1985, Martin y Thomas 2001, Busch et al. 2005). En vista de la relevancia epidemiológica que posee *O. longicaudatus* como reservorio del ANDV en Patagonia y que los efectos competitivos sobre esta especie fueron desde *A. olivaceus* (CAPÍTULO 3), probablemente la especie a remover selectivamente sea *A. olivaceus* de manera de poder evaluar cambios comportamentales en el uso y selección del hábitat por parte de *O. longicaudatus* y si *A. longipilis* adopta un nuevo papel competitivo en este nuevo ensamble.

Otro aspecto a destacar de los resultados del análisis de isodaras fue la falta de detección de diferencias cualitativas entre los hábitats, es decir, no se verificaron pendientes positivas en las ecuaciones de las isodaras (de hecho en algunas estaciones del año se verificaron pendientes negativas para *O. longicaudatus* y *A. olivaceus*). Un posible argumento explicativo a este hecho podría ser preguntarse si los peridomicilios artificiales resultaron ser tales durante todo el período de muestreo. Si bien estos peridomicilios fueron contruidos con materiales de la zona y simulando el tipo y formato de los preexistentes de la zona, también hubo dos aspectos que no fueron concordantes con los peridomicilios reales. El primero fue la falta de uso humano de los mismos y el segundo fue la falta de remoción sistemática de roedores. En cuanto al primer aspecto, los peridomicilios no contaron con el uso humano cotidiano a través de las diversas actividades que hacen a la rutina de la vida diaria en estas zonas rurales. En cuanto al segundo aspecto, los pobladores del Pje. El Contra realizan remoción sistemática de roedores de sus viviendas y peridomicilios utilizando variados métodos (trampas de azote, venenos, pozos con agua, etc.) para disminuir la convivencia con estos mamíferos. Piudo (2011) hipotetiza que este tipo de remoción persistente durante tanto tiempo en esta zona haya generado algún efecto sobre la dinámica de la “población” de roedores de estos hábitats. Justamente ese efecto que forma parte de la dinámica del “peridomicilio”, no se expresó (o no se logró detectar) en el presente estudio. A modo de ejemplo, la remoción continua de roedores podría estar estimulando la atracción y el ingreso de individuos no residentes al área de estudio (Douglass et al. 2003, Piudo et al. 2011). Es más, esta remoción podría favorecer a aquellas especies con alta capacidad dispersiva, como *O. longicaudatus* (Piudo 2011). Esto podría haber modificado los resultados de las abundancias relativas y por lo tanto los resultados de las isodaras ya que la remoción selectiva de algunos individuos de una población puede incrementar la probabilidad de captura de conoespecíficos (Verts y Carraway 1986). La falta de remoción de roedores en los peridomicilios experimentales fue debido a que la APN (Administración de Parques Nacionales) prohíbe taxativamente en su normativa vigente matar fauna nativa, como es el caso de estos roedores. En resumidas cuentas, lo que intento expresar es que es factible que esta falta de “acción antrópica de remoción continua de roedores” en los hábitats peridomésticos hayan contribuido a que las diferencias cualitativas entre estos hábitats y los silvestres hayan disminuido, propiciando la no detección mediante el método de isodaras.

Hodara et al. (2000) también encuentran pendientes negativas en las ecuaciones de las isodaras, hecho que se contradice con la misma teoría de selección de hábitat denso-dependiente. En el presente trabajo, esto ocurre para *O. longicaudatus* en verano y para *A. olivaceus* en invierno con coeficientes significativamente menores que cero. Estos autores plantean que esto podría ser debido a la selección de hábitat denso-independiente ya que no se está verificando la relación negativa entre adecuación y densidad en los dos hábitats.

Hasta acá, la evidencia muestra que los resultados obtenidos de selección denso-dependiente varían según el método empleado para su análisis. Sin embargo, se hizo el ejercicio de integrar los datos de los CAPÍTULOS 2, 3 y 4 de manera de lograr una visión unificada de lo que podría estar ocurriendo con el ensamble de roedores estudiados y de cómo interaccionan a la hora de seleccionar el hábitat. En este sentido la TABLA 21,

TABLA 22 y TABLA 23 agrupan los resultados obtenidos en el CAPÍTULO 2, mientras que la TABLA 24, TABLA 25 y TABLA 26 concentran los resultados del CAPÍTULO 3.

TABLA 21. Resumen del comportamiento de selección de hábitat para *O. longicaudatus* según resultados del CAPÍTULO 2 (**OL** = *O. longicaudatus*, **AO** = *A. olivaceus*, **AL** = *A. longipilis*).

	<i>O. longicaudatus</i>			
	primavera	verano	otoño	invierno
¿Qué hábitat elige?	silvestre y peridoméstico	silvestre	silvestre	silvestre y peridoméstico
¿Quién influye en esa elección?	OL+AO+AL	AO+AL	OL+AO+AL	OL+AO+AL

TABLA 22. Resumen del comportamiento de selección de hábitat para *A. olivaceus* según resultados del CAPÍTULO 2 (**AO** = *A. olivaceus*, **AL** = *A. longipilis*).

	<i>A. olivaceus</i>			
	primavera	verano	otoño	invierno
¿Qué hábitat elige?	silvestre	silvestre	silvestre	silvestre y peridoméstico
¿Quién influye en esa elección?	AL	AO	AL	AL

TABLA 23. Resumen del comportamiento de selección de hábitat para *A. longipilis* según resultados del CAPÍTULO 2 (**OL** = *O. longicaudatus*, **AO** = *A. olivaceus*, **AL** = *A. longipilis*).

	<i>A. longipilis</i>			
	primavera	verano	otoño	invierno
¿Qué hábitat elige?	silvestre	silvestre	silvestre	silvestre
¿Quién influye en esa elección?	-	OL	AL	OL+AO

TABLA 24. Resumen del comportamiento de selección de hábitat para *O. longicaudatus* según resultados del CAPÍTULO 3 (AO = *A. olivaceus*).

	<i>O. longicaudatus</i>			
	primavera	verano	otoño	invierno
¿Percibe algún hábitat mejor que otro?	silvestre	silvestre	silvestre	silvestre
¿Hay denso-dependencia intraespecífica en la elección del hábitat?	no	no	no	no
¿Hay denso-dependencia interespecífica en esa elección del hábitat?	no	Por explotación con AO en hábitat silvestre	no	no

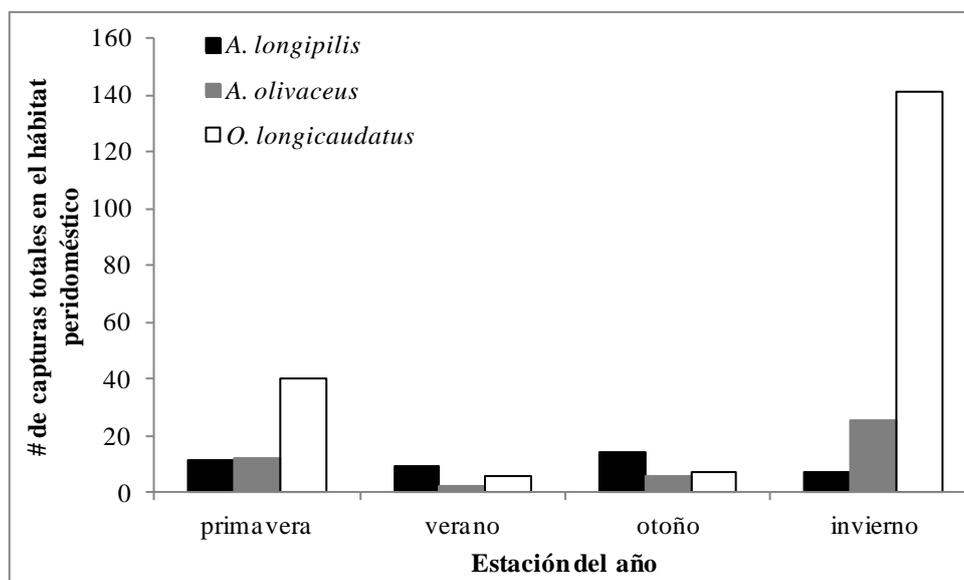
TABLA 25. Resumen del comportamiento de selección de hábitat para *A. olivaceus* según resultados del CAPÍTULO 3 (OL = *O. longicaudatus*, AL = *A. longipilis*).

	<i>A. olivaceus</i>			
	primavera	verano	otoño	invierno
¿Percibe algún hábitat mejor que otro?	peridoméstico	silvestre	no	no
¿Hay denso-dependencia intraespecífica en la elección del hábitat?	no	no	no	no
¿Hay denso-dependencia interespecífica en esa elección del hábitat?	no	Por explotación con OL en hábitat peridoméstico	Por explotación con AL en hábitat silvestre	Por explotación con AL en hábitat peridoméstico

TABLA 26. Resumen del comportamiento de selección de hábitat para *A. longipilis* según resultados del CAPÍTULO 3 (AO = *A. olivaceus*).

	<i>A. longipilis</i>			
	primavera	verano	otoño	invierno
¿Percibe algún hábitat mejor que otro?	no	silvestre	no	no
¿Hay denso-dependencia intraespecífica en la elección del hábitat?	no	no	no	no
¿Hay denso-dependencia interespecífica en esa elección del hábitat?	no	no	no	Por explotación con AO en hábitat silvestre

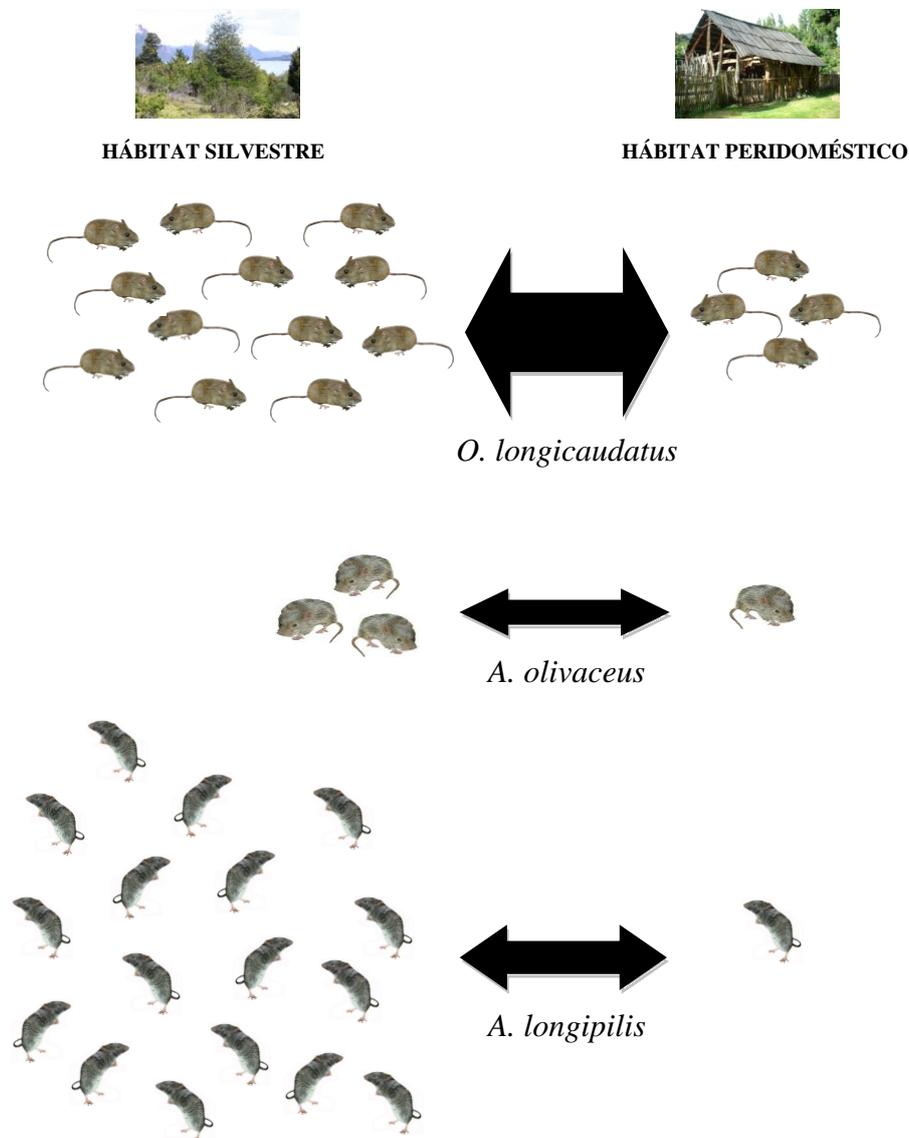
Oligoryzomys longicaudatus (al igual que *A. olivaceus*) estaría usando el hábitat silvestre preferencialmente solo durante el verano y el otoño, mientras que el resto del año (meses estivales e invernales) usaría indistintamente el hábitat silvestre y peridoméstico. Este comportamiento selectivo estaría influenciado por *A. olivaceus* durante todo el año (tal vez por explotación en verano) y por *A. longipilis* también durante la mayor parte del tiempo a excepción del invierno. Durante los meses que esta especie usa indistintamente el hábitat silvestre y peridoméstico (comportamiento que comparte con *A. olivaceus*, pero opuesto con *A. longipilis*), se registran las mayores capturas en hábitat peridoméstico siendo marcadamente mayores que las otras dos especies (FIGURA 23). Esto podría estar reflejando una ventaja competitiva por parte de *O. longicaudatus* frente a las otras especies para utilizar y aprovechar el hábitat peridoméstico de manera más eficiente. Por otro lado, podría estar evidenciando una estrategia estable de coexistencia en donde la competencia es necesariamente cero a través de una segregación espacial, en donde *O. longicaudatus* prefiriendo el hábitat silvestre, usaría alternativamente el hábitat peridoméstico en esas temporadas para evitar efectos competitivos (“*Fantasma de la competencia pasada*”, ver Morris 1999). Por lo tanto y de acuerdo a los resultados de preferencias de hábitat, se puede concluir que *A. olivaceus* y a *A. longipilis* son especies de roedores “intolerantes de hábitat” con preferencia por el silvestre y a *O. longicaudatus* como un “utilizador estratégico de hábitats peridomésticos” (para minimizar competencia). Para el caso de *A. olivaceus*, los resultados generales revelan efectos interespecíficos competitivos mayormente con *A. longipilis* (durante la primavera, el otoño y el invierno), siendo esto compatible con la idea de “intolerantes de hábitats” ya que estas dos especies utilizan preferentemente el hábitat silvestre sin usar el hábitat peridoméstico como estrategia “*anti-competencia*”.

FIGURA 23. Número de capturas totales en el hábitat peridoméstico, discriminado por especie y por estación del año.

En particular, el uso del hábitat peridoméstico durante el invierno por parte de *O. longicaudatus* acarrea una seria connotación epidemiológica, ya que es el momento del año en que los pobladores del Pje. El Contra también utilizan durante más tiempo estos hábitats (debido al frío, lluvias, nevadas y otras inclemencias del tiempo), con lo cual aumenta la probabilidad de contacto entre un roedor potencialmente infectado con ANDV y dichos pobladores. Teniendo en cuenta lo mencionado en este párrafo y asumiendo que es efectivamente lo que está sucediendo, es interesante reflexionar sobre la vinculación entre una estrategia comportamental de coexistencia tendiente a minimizar efectos competitivos entre roedores silvestres y sus implicancias en la salud humana.

Sin embargo, la ecología espacial de *O. longicaudatus* posee otras características que hacen a esta especie relevante en términos médico-sanitarios. Si bien estadísticamente realiza igual cantidad de movimientos inter-hábitat que *A. olivaceus* y posee las mayores capturas en hábitat peridoméstico, es la especie que posee por mucho, los mayores valores absolutos de esos dos parámetros. Complementariamente a esto y a diferencia de las otras dos especies, los movimientos de estos roedores que comienzan en el hábitat peridoméstico, terminan en ese mismo hábitat de manera estadísticamente significativa. Para el caso hipotético de un *O. longicaudatus* infectado por ANDV, estas características son altamente riesgosas ya que promueve la persistencia del virus en las viviendas y construcciones utilizadas por estos pobladores. El escenario no es el mismo para *A. olivaceus* y *A. longipilis* ya que ambas especies verifican menos de la mitad de capturas en el hábitat peridoméstico (aunque *A. olivaceus* tenga proporcionalmente igual número de capturas en ese hábitat). Una forma más esquemática y clara de comprender estas relaciones es a través de la ilustración que sigue a continuación. La misma muestra la relación de capturas totales en ambos tipos de hábitat (a partir de las capturas obtenidas en el presente trabajo de tesis) para *O. longicaudatus* en el

primer caso, para *A. olivaceus* en el segundo caso y para *A. longipilis* en última instancia. Las flechas en color negro que vinculan las capturas en ambos hábitats para las tres especies hacen referencia (de manera proporcional) al número de movimientos inter-hábitat realizados por cada una de ellas. A partir de esta ilustración se puede visualizar que los hábitats peridomésticos resultan ser potencialmente peligrosos debido a que pueden albergar mayor cantidad de *O. longicaudatus*, a pesar de que proporcionalmente lo utilice de manera equitativa junto con *A. olivaceus*. Por otro lado y asumiendo que esta especie utiliza alternativamente esos hábitats para reducir competencia principalmente con *A. olivaceus*, se puede hipotetizar que el efecto competitivo de *A. olivaceus* es relativamente fuerte teniendo en cuenta la diferencia de abundancias entre estas dos especies, ya que son necesarios pocos individuos de *A. olivaceus* para lograr segregar espacialmente a *O. longicaudatus* (al menos en ciertos momentos del año).

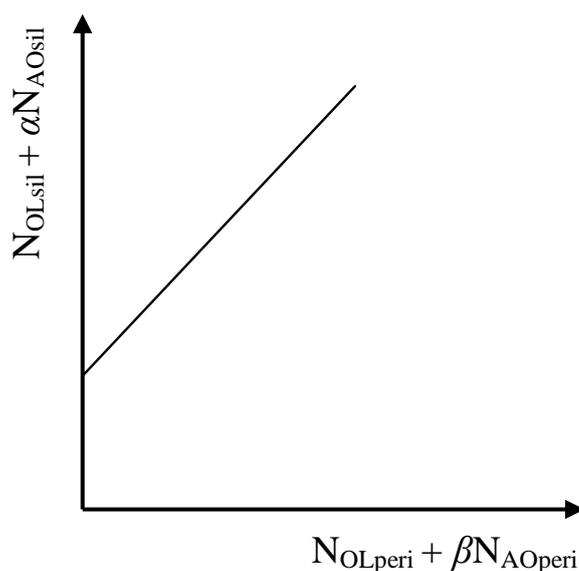


5.2 ¿Cómo se organiza la comunidad de roedores en el Pje. El Contra?

A partir de los resultados obtenidos en este trabajo, se intentará describir la organización estacional que podría adoptar la comunidad de roedores en el Pje. El Contra, si bien los datos más precisos fueron obtenidos solo para el verano entre *O. longicaudatus* y *A. longipilis* apoyando una organización de preferencias compartidas. Por lo tanto, para realizar esta descripción se utiliza la información obtenida de los coeficientes de competencia interespecíficos de las regresiones lineales múltiples de los índices de preferencia de hábitat y las densidades globales intra e interespecíficas (ver hipótesis 3 y CAPÍTULO 2) y las capturas estacionales de las tres especies en los diferentes tipos de hábitats (CAPÍTULO 4).

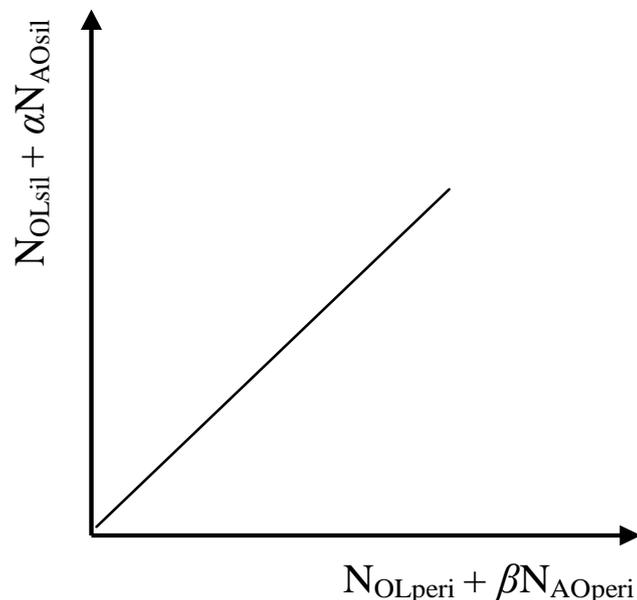
Una de las conclusiones a las que se podría arribar a partir de esta tesis, es que esquematizar o estimar “mapas” de selección de hábitat para inferir la competencia entre tres o más especies interactuantes no es tarea sencilla, pero indispensable si la teoría de selección de hábitat pretende guiar nuestra comprensión concerniente a la coexistencia en la mayoría de comunidades ecológicas (Ale et al. 2011). En principio lo que se estaría observando es que el modelo de organización de la comunidad cambia en función de la época del año. Durante el verano y el otoño, *O. longicaudatus*-*A. olivaceus* y *O. longicaudatus*-*A. longipilis* se organizaría en un tipo de comunidad bajo un **modelo de preferencias compartidas**. Tal vez la calidad de los peridomicilios en estas temporadas no es lo suficientemente alta (en términos de adecuación) para los individuos de estas especies, por lo que necesariamente deben coexistir en el hábitat preferido (silvestre). Dado el número de estudios que documentan la organización bajo un modelo de preferencias compartidas, este tipo de preferencias probablemente sean las más representativas en los sistemas naturales, ya que las especies generalmente se superponen en su utilización de los recursos (Guthrie 1998). En un sistema de dos especies y dos hábitats, las preferencias compartidas se producen cuando ambas especies utilizan ambos hábitats, pero tienen preferencia por el mismo hábitat primario (en este caso el hábitat silvestre). Se ha sugerido que las especies que exhiben este patrón de organización de la comunidad, probablemente accedan a los recursos a través de la competencia interespecífica por interferencia (Pimm et al. 1985, Rosenzweig 1986, Morris 1988). En este estudio, tanto durante el verano como en el otoño no se logró detectar ese tipo de competencia, pero sí por explotación de recursos entre *O. longicaudatus* y *A. olivaceus* en el hábitat silvestre en verano. Bajo este modelo de organización, el patrón de selección de hábitat para la especie subordinada (probablemente *O. longicaudatus*, el competidor inferior) se ve fuertemente afectado por la presencia de un dominante ecológico (probablemente *A. olivaceus*, el competidor superior), pero el subordinado tendrá poco impacto recíproco sobre el dominante. Además, la teoría de isolegs supone que el competidor más fuerte (*A. olivaceus*) domina en el hábitat primario (silvestre), pero es menos capaz de asegurar los recursos en el hábitat alternativo (peridoméstico) y, por tanto, no puede dominar en ambos hábitats a la vez. Esta disposición en el espacio podría permitir la convivencia mediante la concesión a los subordinados de una ventaja competitiva que evitaría la extinción local. El modelo de preferencias compartidas se caracteriza por poseer una regulación poblacional paralela, en donde la eficiencia de forrajeo es la misma en ambos hábitats (Morris 1987c). Por lo tanto, cada individuo ejerce un efecto promedio constante sobre la adecuación de todos los individuos. Siguiendo a Morris (1988) y bajo este tipo de regulación, los hábitats

peridomésticos y silvestres serían similares en los tipo de recursos que contienen y los individuos utilizan todos los recursos por igual, pero el hábitat silvestre poseería una mayor adecuación y soportaría más individuos. La siguiente figura muestra la isodara hipotética de *O. longicaudatus* para preferencias de hábitat compartidas con pendiente igual a 1 [$N_{OLsil} + \alpha N_{AOsil} =$ densidad de *O. longicaudatus* en el hábitat silvestre junto con el efecto de la especie competidora (*A. olivaceus*) en ese hábitat, $N_{OLperi} + \beta N_{AOperi} =$ densidad de *O. longicaudatus* en el hábitat peridoméstico junto con el efecto de la especie competidora (*A. olivaceus*) en ese hábitat].



Durante el invierno y la primavera, *O. longicaudatus*-*A. olivaceus* y *O. longicaudatus*-*A. longipilis* mostrarían preferencias de hábitat distintas (organización de la comunidad según un **modelo de preferencias diferenciales**). Asumiendo que esto es lo que está ocurriendo en el sistema de dos especies y dos hábitats (silvestre y peridoméstico), las preferencias diferenciales ocurren cuando una de las 2 especies de la dupla detecta diferencias cuanti y cualitativas entre hábitats y la otra especie no. Para este caso particular, *O. longicaudatus* usa indistintamente ambos hábitats (TABLA 21), mientras que el hábitat silvestre es el hábitat primario de *A. olivaceus* y *A. longipilis*, hecho que esta verificado en esta tesis (ver Rosenzweig y Abramsky 1997). La primavera es el momento en el cual comienza la actividad reproductiva de todas estas especies y probablemente la competencia esté dada por los sitios para criar como factor limitante. El invierno, en cambio, es un momento del año en donde las condiciones ambientales son muy hostiles (bajas temperaturas, acumulación de nieve, poca disponibilidad de alimento, etc.) por lo que el factor limitante puede ser el acceso a refugios y/o el poco alimento disponible. Por lo tanto, probablemente es en estas dos temporadas cuando *O. longicaudatus* evidencia una “ventaja competitiva” que le permite

utilizar alternativamente ambos hábitats frente a las otras dos especies (*A. olivaceus* y *A. longipilis*). El modelo de preferencias de hábitat diferenciales se caracteriza por una regulación poblacional congruente para una de las especies y distinta para la otra especie. *O. longicaudatus*, como “*utilizador estratégico del hábitat peridoméstico*” toma mayor ventaja en cuanto a la extracción de recursos más disponibles en ese hábitat, teniendo en cuenta las condiciones climáticas extremas imperantes en el hábitat silvestre durante esta época. La siguiente figura muestra la isodara hipotética de *O. longicaudatus* para preferencias de hábitat diferenciales con pendiente igual a 1 y ordenada al origen = 0 [$N_{OLsil} + \alpha N_{AOsil}$ = densidad de *O. longicaudatus* en el hábitat silvestre junto con el efecto de la especie competidora (*A. olivaceus*) en ese hábitat, $N_{OLperi} + \beta N_{AOperi}$ = densidad de *O. longicaudatus* en el hábitat peridoméstico junto con el efecto de la especie competidora (*A. olivaceus*) en ese hábitat].



Visto desde otro ángulo, Morris (1996a) propone que la especialización del hábitat es un mecanismo efectivo de coexistencia entre especies competidoras. Sin embargo, muchas comunidades también incluyen especies generalistas que utilizan hábitats cuyo uso se superpone al de los especialistas. En este marco, existen al menos dos hipótesis que podrían explicar satisfactoriamente esta última situación: 1) que los generalistas de hábitat pueden coexistir en comunidades estructuradas competitivamente mediante la explotación de los hábitats no utilizados o subutilizados por el especialista, o 2) que la densidad poblacional de las especies especializadas pueda estar limitada (por ejemplo, por depredación) por debajo de los niveles competitivos donde los especialistas pueden excluir a los generalistas de hábitat. Tal vez la hipótesis número uno pueda ser aplicable al presente sistema de estudio, teniendo a *O. longicaudatus* como un generalista de hábitat (o utilizador estratégico del hábitat peridoméstico) y a *A. olivaceus* y *A. longipilis* como especialistas en hábitats silvestres.

Seguendo este razonamiento, el uso del hábitat peridoméstico por parte de *O. longicaudatus* por su condición de generalista, evitaría o minimizaría efectos competitivos de las otras especies, logrando así una coexistencia estable entre estas especies competidoras, pero incrementando el riesgo de contraer SPH para el hombre en esos hábitats. Según Mills (2005), los disturbios antropogénicos podrían resultar en cambios dramáticos en las condiciones a las cuales la población se encuentra adaptada o acostumbrada. Ante este nuevo escenario, las especies generalistas, como *O. longicaudatus*, podrían aprovechar las nuevas condiciones (hábitats peridomésticos), mientras que las especialistas probablemente no sobrevivirían o lo hagan con menor eficiencia. Por lo tanto, en los tipos de hábitats antropizados, las especies oportunistas podrían alcanzar grandes incrementos en sus abundancias por los efectos de la liberación o reducción competitiva.

Como se vio previamente, los trabajos de Busch et al. (1997) y Hodara et al. (2000) eran los únicos, hasta el presente trabajo, que utilizaron los modelos de isolegs e isodaras para indagar el proceso de selección denso-dependiente de hábitat en una comunidad de roedores en Argentina. En este sentido, es interesante destacar que en aquellos estudios y a diferencia de lo que aquí ocurre, la comunidad de roedores con la que trabajaron (agroecosistemas pampeanos) adopta un modelo de preferencias compartidas durante el otoño e invierno y un modelo de preferencias diferenciales durante la primavera y el verano. El punto en común entre estos tres estudios es la conclusión de que los cambios estacionales que se van sucediendo a lo largo del año (en términos de productividad ambiental, disponibilidad de recursos, climáticos, etc.) promueven cambios en la organización de la comunidad de roedores, generando variaciones en la intensidad competitiva intra e interespecífica y en la adecuación relativa de los diferentes hábitats. Esto hace que estas comunidades se organicen de manera dinámica en el tiempo.

Si bien esta tesis estudia un sistema de tres especies en dos hábitats, los ejemplos de “soluciones” para este tipo de sistemas no abundan en la bibliografía. Un ejemplo de esto puede encontrarse en el trabajo de Morris (1996a) con roedores montanos. Las ardillas (*Tamias amoenus*) forrajean sin ninguna preferencia por el bosque xerófilo (ocupado por ratones ciervo, *P. maniculatus*) o por el bosque méxico (ocupado por topos rojos, *Myodes gapperi*). Esta ardilla estaría ocupando un nicho a micro-escala en un “tercer hábitat” anidado entre las preferencias más extremas de los especialistas. De manera análoga y *mutatis mutandis*, algo similar puede estar ocurriendo en el presente sistema de estudio, en donde *O. longicaudatus* podría estar usando un “tercer hábitat” (considerando otra escala de análisis) entre los hábitats peridoméstico y silvestre con *A. longipilis* siendo un fuerte selector del hábitat silvestre y con *A. olivaceus* usando también el hábitat peridoméstico. Bajo esta hipótesis, *O. longicaudatus* se estaría moviendo espacial y temporalmente de manera estratégica entre los hábitats peridoméstico y silvestre (pero a escala del “tercer hábitat”), de manera de mantenerse en un “punto” donde la competencia sea minimizada, sobre todo con *A. olivaceus*. Teniendo en cuenta que las escalas posiblemente más útiles están relacionadas con la estructura del ambiente y con el tamaño y movilidad de los organismos (Jaenike y Holt 1991), el concepto de “tercer hábitat” resalta la importancia de la escala en estudios ecológicos ya que es factible que interacciones denso-dependientes entre especies que son

invisibles en alguna escala “macro”, puedan surgir a escalas “micro” de resolución a lo largo de un gradiente de hábitat (o en el ecotono o “*área de transición*” que se había considerado en el aparato de muestreo original). En este sentido, las isodaras solo revelan la denso-dependencia cuando existen claras distinciones entre los hábitats utilizados por más de una especie. Cuando la distribución de las especies no se corresponde con hábitats claramente distinguibles, Ale et al. (2011) afirman que la denso-dependencia puede entonces ser revelada a través de un análisis que contraste la media y la varianza de las características del micro-hábitat.

De manera complementaria, es interesante mencionar el trabajo de Morita et al. (2004) en donde estudian la utilidad de los métodos de regresión y de isodaras para evaluar los efectos competitivos y el impacto de truchas exóticas (trucha marrón, *Salmo trutta* y trucha arco iris, *Oncorhynchus mykiss*) sobre un salmónido nativo en Japón (*Salvelinus leucomaenis*). Este trabajo posee al menos dos aristas destacables: 1) los autores también trabajan con un sistema de tres especies y dos hábitats y 2) es el primer trabajo que utiliza el método de isodaras vinculándolo con la conservación y manejo de especies nativas a raíz de los impactos de las introducciones biológicas, convirtiendo al método de isodaras en una nueva herramienta dentro del campo de la biología de la conservación. Así como en materia de conservación y manejo de especies, el modelo de isodaras ha sido aplicado también en otros campos. Dicho modelo posee la capacidad de pronosticar las consecuencias del cambio climático sobre la futura distribución y evolución de especies afectadas por ese cambio a partir de la estimación de nuevos paisajes “adaptativos” sobre la base de los patrones actuales de distribución de especies, (Morris et al. 2011). Por otra parte, las isodaras han sido utilizadas para simular metapoblaciones humanas generadas a través de la selección del hábitat (Morris y Mukherjee 2006). En este trabajo se concluye que los canadienses estarían seleccionando el hábitat a una escala metapoblacional y que se estarían dispersando entre ciudades de tal manera de maximizar el ingreso medio por hogar.

Volviendo a los ejemplos de “soluciones” de sistemas de tres especies en dos hábitats, Ale et al. (2011) estudiaron la coexistencia y los efectos competitivos para el lemming de collar (*Dicrostonyx groenlandicu*), el lemming siberiano (*Lemmus sibiricus*) y el topo nórdico (*Microtus oeconomus*) en la isla de Herschel (Yukon, Canadá) en dos hábitats (húmedo y seco). Estas tres especies de roedores coexisten a bajas densidades a lo largo de un gradiente de hábitat en la isla de Herschel. Sólo el generalista lemming siberiano es un selector denso-dependiente del hábitat húmedo frente al seco. Estos lemmings siberianos mantienen una constante preferencia parcial hacia la tundra húmeda mientras que los especialistas, el lemming de collar y topo nórdico, ocupan las zonas más secas y húmedas respectivamente. El análisis a una menor escala de hábitat revela que estas especies coexisten utilizando diferentes micro-hábitats. Los lemmings de collar cambian su nicho hacia el hábitat más seco con el aumento de la abundancia del lemming siberiano. Estos autores han podido detectar el fantasma de la competencia a través de un análisis más refinado en escalas más pequeñas de uso denso-dependiente de hábitat. Es interesante destacar como la propia dinámica poblacional de las especies de roedores estudiadas, ayudan a detectar posibles efectos competitivos. A menudo es posible que pares de especies con preferencias distintas para dos

hábitats alternativos ocupen sólo sus hábitats preferidos en densidades donde conviven en equilibrio estable. Sin embargo, se sabe que el “*fantasma de la competencia*” puede ser revelado cuando densidades naturales o modificadas experimentalmente fuerzan a los individuos a explotar su hábitat secundario. Pero si las densidades son consistentemente bajas, entonces la competencia entre las especies será invisible porque cada uno ocupa sólo su hábitat preferido.

De manera análoga a nuestra zona de estudio, la selección de hábitat en ambientes desérticos es principalmente modulada por la disponibilidad de recursos. Las hipótesis básicas que abordan la coexistencia de especies en entornos áridos ofrecen dos posibilidades: 1) especies que coexisten a través de la partición de recursos disponibles, cada especie actuando como un especialista y 2) generalistas que conviven con especialistas porque los primeros utilizan hábitats que están sub-utilizados o no seleccionados por los segundos (Traba et al. 2010). Sus resultados para el desierto del Monte en Argentina sugieren a *Eligmodontia moreni* como una especie generalista de grano fino que podría segregarse de la especialista *Octomys mimax* en macro-hábitats compartidos por partición de recursos, básicamente relacionados con la cubierta de vegetación y el tipo de sustrato. Probablemente el punto de coincidencia entre este sistema de estudio en ambientes áridos y el estudiado en esta tesis sea la hipótesis dos, en donde *O. longicaudatus* (generalista de hábitat) convive con *A. olivaceus* y *A. longipilis* (especialistas de hábitat) con *O. longicaudatus* usando los peridomicilios que serían sub-utilizados por los especialistas, por lo menos durante la época estival e invernal. Es decir, el individuo generalista persiste territorialmente aprovechando los márgenes de preferencia de los individuos especialistas.

5.3 ¿Cómo podrían los resultados de esta tesis beneficiar a “Doña Aurelia”?

“Doña Aurelia” podría ser un poblador rural del Pje. El Contra y aledaños (como de hecho lo es) como así también podría ser un turista que desea disfrutar recreacionalmente de los distintos ambientes del Bosque Subantártico. *O. longicaudatus* utiliza alternativamente el hábitat peridoméstico de manera estratégica para reducir efectos competitivos y lo usa mayormente durante la primavera y el invierno. Durante la primavera tal vez para acceder a sitios de reproducción y durante el invierno tal vez para acceder a refugios y alimento ante las inclemencias del tiempo. Durante el invierno, Doña Aurelia usa mayormente su vivienda y construcciones periféricas y debido a las inclemencias climáticas no ventila esos ambientes (o lo hace muy poco). Esto constituye un factor de riesgo no menor ya que a mayor número de *O. longicaudatus* usando el hábitat peridoméstico durante esa temporada del año, mayor probabilidad de contacto roedor-Doña Aurelia y por lo tanto mayor es el riesgo de contraer SPH.

El avance en el conocimiento sobre la eco-epidemiología del sistema hombre-roedor-Hantavirus y su posterior transferencia a Doña Aurelia se hace más que relevante ya que las zoonosis en donde intervienen animales silvestres no sólo juegan un papel ecológico importante, sino que también representan una gran amenaza para la salud de los seres humanos, los animales domésticos y algunas especies en peligro de extinción. Más de dos

tercios de las enfermedades infecciosas emergentes se asume que se originan a partir de animales silvestres (Taylor et al. 2001) y como resultado de los cambios antropogénicos de la biosfera (ej.: modificación de ambientes naturales para la construcción de hábitats peridomésticos). A pesar de esto, los sistemas de vigilancia coordinados son poco frecuentes y la mayoría de los esfuerzos en el control de enfermedades operan a nivel de “*manejo de crisis*”, es decir, cuando el problema ya está instalado (Mathews 2009). Implícito en estos conceptos está el hecho de que cualquier factor que posea la capacidad de alterar el biotopo conteniendo el reservorio silvestre de una zoonosis (*O. longicaudatus* para este caso), tiene el potencial de alterar su nidalidad, modificando de esta manera la epidemiología de la zoonosis. Lo que haga Doña Aurelia con el ambiente y lo que los individuos de *O. longicaudatus* hagan (selección de su hábitat) a partir de lo que hizo Doña Aurelia, tiene profundas implicancias en su salud ya que la mayor parte de los cambios que modifican los equilibrios dinámicos de los reservorios animales silvestres de patógenos con potencial zoonótico son antropogénicos (Cabello y Cabello 2008).

Las implicancias sanitarias que posee la modificación del hábitat son claras y concretas. La invasión humana de nichos ecológicos silvestres también facilita la transmisión de patógenos de especies silvestres al ser humano, como al parecer sucedió con el virus del SIDA y los virus del grupo Ebola. La destrucción de ambientes silvestres es, en muchos casos, resultado de la urbanización que incrementa las posibilidades de exposición a patógenos, como ha sucedido en EE.UU. y en Europa con la enfermedad de Lyme. La intrusión humana en el biotopo silvestre de esta enfermedad también ha aumentado su transmisión al hombre porque han disminuido los depredadores (zorros y coyotes) de su reservorio (ratón de patas blancas, *Peromyscus leucopus*), produciendo así un aumento poblacional de este roedor (Cabello y Cabello 2008). Probablemente algo similar este ocurriendo en zonas o áreas como el Pje. El Contra, en donde el hombre, a través de la modificación o alteración del ambiente (construcción de viviendas, actividades agropecuarias y turísticas, etc.), está contribuyendo con un escenario favorable para la transmisión de zoonosis como el Hantavirus.

Por lo tanto, las zoonosis son tratadas como un problema en ecología y su entendimiento beneficia claramente a Doña Aurelia. *O. longicaudatus* es considerado el reservorio del ANDV en Patagonia por excelencia, por lo cual es muy importante focalizarse en su ecología espacial y comportamental ya que, como aseguraba Heisch (1956) los procesos ecológicos son tan complicados que existe el peligro de involucrarse en una masa de irrelevante detalle ecológico y de olvidar que cuando se estudia una zoonosis, la historia natural del organismo causal es nuestra principal preocupación. Entonces el organismo de infección debería ser, de hecho, el pivote en donde debería girar la investigación ecológica. Es en base a esto que entiendo y considero a esta tesis como enmarcada en el terreno de la eco-epidemiología, con resultados que atañen a la salud humana.

Avanzar en la comprensión de los diversos factores ecológicos que influyen el comportamiento y actividad de una especie dada (sobre todo la de un reservorio de una zoonosis como *O. longicaudatus*), requiere de años de investigación de una amplia variedad de parámetros pertinentes. En particular y después de más de 14 años desde la detección

inicial del SPH en los EE.UU., los investigadores todavía no poseen un entendimiento acabado del sistema SNV-ratón ciervo (Mills et al. 1997, Calisher et al. 2007, Easterbrook et al. 2007, Glass et al. 2007). En este sentido, un mejor conocimiento del proceso de dispersión del ratón ciervo (*P. maniculatus*) cobra importancia ya que puede ser el vínculo entre su ecología y la exposición humana al SNV (Waltee et al. 2009). Por lo tanto, la estructura del paisaje puede tener un mayor efecto en el patrón de distribución de un virus en su población reservorio que otras variables ecológicas, como el clima y el cambio estacional. La utilidad de los datos de paisaje en modelos epidemiológicos depende del uso de la escala espacial adecuada, que puede ser determinada empíricamente. Los modelos epidemiológicos con una población reservorio espacialmente estructurada pueden beneficiarse de la consideración explícita de la estructura del paisaje. Langlois et al. (2001) hipotetizan que la estructura del paisaje afecta el movimiento de ratones ciervo a través de dicho paisaje, la tasa y el patrón de transmisión del Hantavirus.

Pero, Doña Aurelia también debe y necesita saber otras cosas. Piudo (2011) afirma que los roedores capturados en hábitats peridomésticos presentaron 2,44 veces más chances de contener un individuo seropositivo para ANDV que los capturados en hábitats silvestres y que de las tres especies que presentaron anticuerpos (*O. longicaudatus*, *A. olivaceus* y *A. longipilis*) contra ANDV, la primera resultó ser la más capturada. Complementariamente a esto, Piudo (2011) verificó que *O. longicaudatus* es el roedor más capturado en el hábitat peridoméstico aún cuando se realiza remoción sistemática de estos mamíferos en dichos hábitats. En el presente trabajo, se verifica exactamente lo mismo no realizando esa remoción de roedores peridomésticos. Por lo tanto la hermetización de estas construcciones y peridomicilios a prueba de roedores cobra vital importancia, hecho que fue estudiado en EE.UU. con el ratón ciervo (*P. maniculatus*). Muy probablemente, la eliminación de roedores sin la hermetización de las construcciones para evitar la entrada de roedores podría aumentar la exposición humana al SNV, tal como propone Douglass et al. (2003). Estos autores concluyen que la extracción de los animales de las construcciones (pero sin la hermetización de ellas) favorece un recambio constante de la población de *P. maniculatus*, por lo que, más ratones ciervo serán capturados en el tiempo respecto a una situación en que los ratones no son eliminados. Este recambio inducido por la eliminación constante de roedores sin hermetizar las construcciones, aumenta la probabilidad de que un ratón potencialmente infectado con Hantavirus ingrese. Desde el punto de vista epidemiológico, esto sugiere que los propietarios rurales que capturan ratones en sus casas o edificaciones anexas sin antes intentar sellar las estructuras para evitar el ingreso de nuevos roedores, no disminuyen el riesgo de exposición al SNV, es más, tal vez lo incrementen.

Por lo tanto, es esperable que la simple remoción de roedores sin la previa hermetización, favorezcan una posible dinámica “fuente-sumidero”, en la cual roedores de una población fuente (hábitat silvestre contiguo) se dispersen hacia los sumideros (hábitat peridoméstico), aumentando así la probabilidad de que el individuo dispersante este infectado por Hantavirus (Langton et al. 2001, Piudo 2011). De esta manera se concluye que para lograr un control eficiente de roedores domiciliarios y peridomésticos (y reducir consecuentemente la probabilidad de contagio de Hantavirus), es necesario primero asegurar

la correcta hermetización de las viviendas. Si bien las viviendas rurales son precarias en su construcción, en alguna de ellas sigue siendo factible obstruir posibles entradas de roedores (agujeros o grietas de al menos 1,5 cm de diámetro si se piensa en un círculo) mediante la utilización de materiales no roíbles por estos comensales como pueden ser la viruta de metal o cemento (ver Ilustración 10). Estos materiales son muy accesibles para Doña Aurelia y su uso puede significar la diferencia entre enfermarse o no de SPH. Respecto de métodos de exclusión de roedores, Hopkins et al. (2002) llevaron a cabo un estudio piloto en el noroeste de Nuevo México (suroeste de EE.UU.) para evaluar la eficacia de la hermetización de viviendas como un método para reducir el riesgo de contraer síndrome pulmonar por Hantavirus (SPH) entre los residentes de una comunidad indígena. Dicha hermetización, a prueba de roedores, fue realizada simultáneamente junto con una campaña de educación sobre salud y zoonosis. Los resultados obtenidos sugieren que hermetizaciones de viviendas rurales a un bajo costo pueden disminuir la frecuencia y la intensidad del ingreso de roedores, lo que reduce el riesgo de contraer SPH entre los pobladores rurales. En este sentido, Glass et al. (1997) también pusieron a prueba diversos métodos para impedir el acceso de roedores a viviendas rurales en diferentes parques nacionales en EE.UU. y concluyeron que si bien el ratón ciervo (*P. maniculatus*, reservorio del SNV) invade frecuentemente este tipo de viviendas, la hermetización de ellas elimina o reduce sustancialmente la actividad de roedores minimizando así el riesgo zoonótico de contraer el virus (ver también Hoddenbach et al. 1997).

Ilustración 10. Viruta de metal impidiendo el paso de roedores en una chimenea.



La construcción de viviendas y modificación del ambiente por parte de “Doña Aurelia” favorecen la presencia de *O. longicaudatus*. Este roedor posee la habilidad de recorrer distancias largas (más que especies simpátricas), lo cual favorece su capacidad dispersiva y

ocupar así nuevos hábitats. En un lugar como el Pje. El Contra, en donde la matriz paisajística está compuesta básicamente de ambientes silvestres y peridomésticos, los nuevos hábitats a ocupar por *O. longicaudatus* serían principalmente los peridomésticos cercanos, especialmente aquellos donde los roedores residentes son removidos (Douglass et al. 2003, Piudo 2011). Si esto es vinculado a que estos hábitats peridomésticos poseen el mayor número de capturas de *O. longicaudatus* y el mayor número de individuos de esta especie seropositivos para ANDV en la provincia del Neuquén (Piudo et al. 2011, esta tesis), se concluye nuevamente que estos hábitats son altamente riesgosos para las personas de contraer Hantavirus. Es por esto que los estudios a largo plazo de marcado y recaptura de roedores (ver Kuenzi et al. 2001, Escutenaire et al. 2002, Glass et al. 2007, Mills et al. 2007, Armien et al. 2009, Piudo et al. 2011) cobran relevancia eco-epidemiológica ya que intentan clarificar aspectos vinculados con la prevalencia de anticuerpos, uso y selección de hábitat, dispersión y áreas de acción de los roedores reservorio en este tipo de sistemas silvestre-peridomicilio.

A través de los distintos capítulos de esta tesis se recabó información novedosa acerca de los efectos competitivos intra e interespecíficos que modelan la selección de hábitat denso-dependiente de *O. longicaudatus* en el Pje. El Contra, para luego vincularlo con el riesgo de exposición humana al ANDV. Como se mencionó con anterioridad, parte del estudio llevado a cabo por Piudo (2011) fue también en el Pje. El Contra. Entre sus conclusiones sugiere que la presencia de *O. longicaudatus* en los hábitats peridomésticos respondería no solo a factores ambientales, sino también a factores denso-dependientes y que la continua remoción (sin la previa hermetización) de individuos de estos hábitats influya fuertemente en la dinámica del sistema general, favoreciendo una dinámica fuente (hábitat silvestre)-sumidero (hábitat peridoméstico). Es en el marco de esas sugerencias en donde la presente tesis también aporta “algo más” al entendimiento de cómo se organiza ese ensamble de roedores y la manera en que *O. longicaudatus* utiliza los hábitats peridomésticos. De esta manera, Doña Aurelia es beneficiada directa (a través de la transferencia *boca a boca* de los resultados al poblador) e indirectamente (a través de la transferencia de los resultados a organismos de Salud Pública para que obren en consecuencia con el objetivo de minimizar el riesgo de exposición al ANDV).

No quisiera finalizar este capítulo sin antes vincularlo lo que se ha dado en llamar cambio climático global (ver Morris et al. 2011). Los efectos de este cambio sobre la fauna silvestre son variados, mayormente desconocidos aún y están siendo abordados en forma creciente (Schneider y Root 2001, Araújo y Rahbek 2006, Mawdsley et al. 2009). Respecto de enfermedades y patologías en general, se sabe que el cambio climático puede afectar la incidencia de enfermedades transmitidas por vectores y zoonosis a través de su efecto en cuatro principales características de las poblaciones de los vectores y reservorios relacionados con la transmisión de patógenos para los humanos: distribución geográfica, densidad poblacional, prevalencia de infección y carga del patógeno en los individuos vectores. Estos mecanismos pueden interactuar entre sí y con otros factores como perturbaciones antropogénicas para producir diferentes efectos en la transmisión de patógenos dentro de las poblaciones de los vectores y a los seres humanos. La comprensión de los efectos del cambio climático sobre las enfermedades zoonóticas a través de sus vectores y reservorios silvestres

requiere de la conformación de equipos multidisciplinarios para realizar e interpretar estudios ecosistémicos de estas patologías y sus patógenos, así como también para identificar los vectores y patógenos con el mayor potencial de riesgo hacia las poblaciones humanas en el marco de estos escenarios de cambio climático (Harvell et al. 2009, Mills et al. 2010). Es por esto, que llevar adelante estudios que intenten avanzar en el conocimiento de la ecología de los distintos reservorios zoonóticos (como *O. longicaudatus* del ANDV) para prevenir posibles emergencias de enfermedades, basados en estudios continuados en el tiempo cobran vital importancia en el ámbito de la eco-epidemiología. Esta fue por cierto una de las metas subyacentes al comenzar con el desarrollo de esta tesis.

Martín J. Monteverde

Doctorando

Karina Hodara

Directora asistente

Richard J. Douglass

Director de tesis



BIBLIOGRAFÍA

- ABRAMSKY Z & C SELLAH. 1982. Competition and the role of habitat selection in *Gerbillus allenbyi* and *Meriones tristrami*: a removal experiment. *Ecology*, 63(5): 1242–1247.
- ABRAMSKY Z, ML ROSENZWEIG & S BRAND. 1985. Habitat selection in Israeli desert rodents: comparison of a traditional and a new method of analysis. *Oikos*, 45: 79–88.
- ABRAMSKY Z, ML ROSENZWEIG, B PINSHOW, JS BROWN, B KOTLER & WA MITCHEL. 1990. Habitat selection: an experimental field test with two gerbil species. *Ecology*, 71: 2358–2369.
- ABRAMSKY Z, ML ROSENZWEIG & B PINSHOW. 1991. The shape of a gerbil isocline measured using principles of optimal habitat selection. *Ecology*, 72: 329–340.
- ABRAMSKY Z, ML ROSENZWEIG & A SUBACH. 1992. The shape of a gerbil isocline: an experimental field study. *Oikos*, 63: 193–199.
- ABRAMSKY Z, O OVADIA & ML ROSENZWEIG. 1994. The shape of a *Gerbillus pyramidum* (Rodentia: Gerbillinae) isocline: an experimental field study. *Oikos*, 69: 318–326.
- ABRAMSKY Z, ML ROSENZWEIG & A SUBACH. 2001. The cost of interspecific competition in two gerbil species. *Journal of Animal Ecology*, 70: 561–567.
- ABRAMSON G & VM KENKRE. 2002. Spatio-temporal patterns in the Hantavirus infection. *Physical Review*, E66, 011912–1–5.
- ABRAMSON G, VM KENKRE, TL YATES & RR PARMENTER. 2003. Traveling waves of infection in the Hantavirus epidemics. *Bulletin of Mathematical Biology*, 65: 519–534.
- AKAIKE H. 1973. Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. In Petrov BN & F Csaki (Eds.). 2nd International Symposium on Information Theory. Publishing House the Hungarian Academy of Science, Budapest. 268–281 pp.
- ALE SB, DW MORRIS, A DUPUCH & DE MOORE. 2011. Habitat selection and the scale of ghostly coexistence among Arctic rodents. *Oikos*, 120(8): 1191–1200.
- AMICO GC & MA AIZEN. 2005. Dispersión de semillas por aves en un bosque templado de Sudamérica austral: ¿quién dispersa a quién? *Ecología Austral*, 15: 89–100.
- ANDREO V, G GLASS, T SHIELDS, C PROVENSAL & J POLOP. 2011. Modeling potential distribution of *Oligoryzomys longicaudatus*, the Andes virus (Genus: Hantavirus) reservoir, in Argentina. *Ecohealth*, 8(3): 332–348.

- ANDREO V, C PROVENSAL, S LEVIS, N PINI, D ENRÍA & J POLOP. 2012. Summer-autumn distribution and abundance of the Hantavirus host, *Oligoryzomys longicaudatus*, in northwestern Chubut, Argentina. *Journal of Mammalogy*, 93(6): 1559–1568.
- ARAÚJO MB & C RAHBEK. 2006. How does climate change affect biodiversity? *Science*, 313: 1396–1397.
- ARMIÉN AG, B ARMIÉN, F KOSTER, JM PASCALE, M AVILA, P GONZÁLEZ, M DE LA CRUZ, Y ZALDIVAR, Y MENDOZA, F GRACIA, B HJELLE, SJ LEE, TL YATES & J SALAZAR-BRAVO. 2009. Hantavirus infection and habitat associations among rodent populations in agroecosystems of Panamá: implications for human disease risk. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 81(1): 59–66.
- ARMSTRONG LR, SR ZAKI, MJ GOLDOFT, RL TODD, AS KHAN, RF KHABBAZ, TG KSIAZEK & CJ PETERS. 1995. Hantavirus pulmonary syndrome associated with entering or cleaning rarely used rodent-infected structures. *Journal of Infectious Diseases*, 172(4): 1166.
- AVGAR T, A MOSSER, GS BROWN & JM FRYXELL. 2012. Environmental and individual drivers of animal movement patterns across a wide geographical gradient. *Journal of Animal Ecology*, doi: 10.1111/j.1365-2656.2012.02035.x
- AYRES M, M AYRES JR, C MURCIA, D LIMA AYRES & AS DOS SANTOS. 2004. BioEstat: aplicaciones estadísticas para las ciencias biológicas y médicas. Belém, Pará, Brasil: Sociedad Civil Mamirauá, Brasilia CNPq. 274 pp.
- BAGUETTE M, J CLOBERT & N SHTICKZELLE. 2011. Metapopulation dynamics of the bog fritillary butterfly: experimental changes in habitat quality induced negative density-dependent dispersal. *Ecography*, 34(1): 170–176.
- BAUM WM & JR KRAFT. 1998. Group choice: competition, travel and the ideal free distribution. *Journal of the Experimental Analysis of Behaviour*, 69: 227–245.
- BEGON M, JL HARPER & CR TOWNSEND. 1995. Ecology: individuals, populations and communities. Blackwell Scientific Publications Eds. 886 pp.
- BÉLICHON S, J CLOBERT & M MASSOT. 1996. Are there differences in fitness components between philopatric and dispersing individuals? *Acta Oecologica*, 17: 503–517.
- BENNETT SG, JP WEBB JR, MB MADON, JE CHILDS, TG KSIAZEK, N TORREZ-MARTINEZ & B HJELLE. 1999. Hantavirus (Bunyaviridae) infections in rodents from Orange and San Diego counties, California. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 60: 75–84.

- BOLNICK DI, R SVANBÄCK, JA FORDYCE, LH YANG, JM DAVIS, CD HULSEY & ML FORISTER. 2003. The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *The American Naturalist*, 161: 1–28.
- BOLNICK DI, P AMARASEKARE, MS ARAÚJO, R BÜRGER, JM LEVINE, M NOVAK, VHW RUDOLF, SJ SCHREIBER, MC URBAN & D VASSEUR. 2011. Why intraspecific trait variation matters in community ecology? *Trends in Ecology and Evolution*, 26(4): 183–192.
- BONTE D, L LENS, JP MAELFAIT, M HOFFMANN & E KUIJKEN. 2003. Patch quality and connectivity influence spatial dynamics in a dune wolfspider. *Oecologia*, 135(2): 227–233.
- BOOMAN GC, P LATERRAA, V COMPARATORE & N MURILLO. 2009. Post-dispersal predation of weed seeds by small vertebrates: interactive influences of neighbor land use and local environment. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 129 (1–3): 277–285.
- BOONE JD, EW OTTESON, KC MCGWIRE, P VILLARD, JE ROWE & SC ST JEOR. 1998. Ecology and demographics of Hantavirus infections in rodent populations in the Walker River Basin of Nevada and California. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 59(3): 445–451.
- BOWLER DE & TG BENTON. 2005. Causes and consequences of animal dispersal strategies: relating individual behaviour to spatial dynamics. *Biological Reviews*, 80(2): 205–225.
- BRADY MJ & NA SLADE. 2001. Diversity of a grassland rodent community at varying temporal scales: the role of ecologically dominant species. *Journal of Mammalogy*, 82(4): 974–983.
- BROWN JH & GA LIEBERMAN. 1973. Resource utilization and coexistence of seed-eating desert rodents in sand dune habitats. *Ecology*, 54: 788–797.
- BROWN JH & JC MUNGER. 1985. Experimental manipulation of a desert rodent community: food addition and species removal. *Ecology*, 66(5): 1545–1563.
- BROWN JL & GH ORIAN. 1970. Spacing patterns in mobile animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1: 239–262.
- BRUNO JF, JJ STACHOWICZ & MC BERTNESS. 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution*, 18: 119–125.
- BURT WH. 1943. Territoriality and home-range concepts as applied to mammals. *Journal of Mammalogy*, 24: 346–352.

- BUSCH M & FO KRAVETZ. 1992. Competitive interactions among rodents (*Akodon azarae*, *Calomys laucha*, *C. musculinus* and *Oligoryzomys flavescens*) in a two-habitat system. I. Spatial and numerical relationships. *Mammalia*, 56(1): 45–56.
- BUSCH M, MR ÁLVAREZ, EA CITTADINO & FO KRAVETZ. 1997. Habitat selection and interspecific competition in rodents in pampean agroecosystems. *Mammalia*, 61(2): 167–184.
- BUSCH M, DN BILENCA, EA CITTADINO & GR CUETO. 2005. Effect of removing a dominant competitor, *Akodon azarae* (Rodentia, Sigmodontinae), on community and population parameters of small rodent species in Central Argentina. *Austral Ecology*, 30: 168–178.
- BUSKIRK S. 2004. Keeping an eye on the neighbors. *Science*, 306: 238–239.
- CABELLO C & F CABELLO. 2008. Zoonosis con reservorios silvestres: amenazas a la salud pública y a la economía. *Revista Médica de Chile*, 136: 385–393.
- CABRERA A & A WILLINK. 1980. Biogeografía de América Latina. Washington D. C., Secretaría General de la O.E.A., 2nd Ed., Monografía. N° 13. 122 pp.
- CADET C, R FERRIERE, JAJ METZ & M VAN BAALEN. 2003. The evolution of dispersal under demographic stochasticity. *The American Naturalist*, 162: 427–441.
- CALDERÓN G, N PINI, J BOLPE, S LEVIS, J MILLS, E SEGURA, N GUTHMANN, G CANTONI, J BECKER, A FONOLLAT, C RIPOLL, M BORTMAN, R BENEDETTI & D ENRÍA. 1999. Hantavirus reservoir hosts associated with peridomestic habitats in Argentina. *Emerging Infectious Diseases*, 5(6): 792–797.
- CALISHER CH, KD WAGONER, BR AMMAN, JJ ROOT, RJ DOUGLASS, AJ KUENZI, KD ABBOTT, C PARMENTER, TL YATES, TG KSIAZEK, BJ BEATY & JN MILLS. 2007. Demographic factors associated with the prevalence of antibody to Sin Nombre virus in deer mice in the western United States. *Journal of Wildlife Diseases*, 43: 1–11.
- CANTONI G, P PADULA, G CALDERÓN, J MILLS, E HERRERO, P SANDOVAL, V MARTÍNEZ, N PINI & E LARRIEU. 2001. Seasonal variation in prevalence of antibody to Hantaviruses in rodents from southern Argentina. *Tropical Medicine and International Health*, 6: 811–816.
- CARBAJO AE & UFJ PARDIÑAS. 2007. Spatial distribution model of a Hantavirus reservoir, the long-tailed colilargo (*Oligoryzomys longicaudatus*), in Argentina. *Journal of Mammalogy*, 88: 1555–1568.
- CARBAJO AE, C VERA & PLM GONZÁLEZ. 2009. Hantavirus reservoir *Oligoryzomys longicaudatus* spatial distribution sensitivity to climate change scenarios in Argentine Patagonia. *International Journal of Health Geographics*, 8: 44.

- CELIS-DIEZ JL, S IPPI, A CHARRIER & C GARÍN. 2011. Fauna de los bosques templados de Chile. Guía de campo de los vertebrados terrestres. Ed. Corporación Chilena de la Madera, Concepción, Chile. 135 pp.
- CERDA J & R SANDOVAL. 2003. Aspectos ambientales y poblacionales en la detección de Hantavirus en roedores silvestres de la región de Aysén, Patagonia Chilena. Proceedings of the 10th International Symposium on Veterinary Epidemiology and Economics.
- CHAMBERLAIN DE & RJ FULLER. 1999. Density-dependent habitat distribution in birds: issues of scale, habitat definition and habitat availability. *Journal of Avian Biology*, 30(4): 427–436.
- CHILDS JE, GE GLASS, GW KORCH & JW LEDUC. 1987. Prospective seroepidemiology of Hantaviruses and population dynamics of small mammal communities of Baltimore, Maryland. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 37: 648–662.
- CHILDS JE, TG KSIAZEK, CF SPIROPOULOU, JW KREBS, S MORZUNOV, GO MAUPIN, KL GAGE, PE ROLLIN, J SARISKY, RE ENSCORE, E RUSSELL, JK FREY, CJ PETERS & ST NICHOL. 1994. Serologic and genetic identification of *Peromyscus maniculatus* as the primary rodent reservoir for a new hantavirus in the southwestern United States. *Journal of Infectious Diseases*, 169: 1271–1280.
- CLARK PJ & FC EVANS. 1954. Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations. *Ecology*, 35(4): 445–453.
- CLOBERT J, E DANCHIN, AA DHONDT & JD NICHOLS. 2001. Dispersal. Oxford University Press, New York. 452 pp.
- CLOBERT J, JF LE GALLIARD, J COTE, S MEYLAN & M MASSOT. 2009. Informed dispersal, heterogeneity in animal dispersal syndromes and the dynamics of spatially structured populations. *Ecology Letters*, 12(3): 197–209.
- CONNELL JH. 1983. On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *The American Naturalist*, 122:661–696.
- CORBALÁN VE & RA OJEDA. 2005. Áreas de acción en un ensamble de roedores del desierto del monte (Mendoza, Argentina). *Mastozoología Neotropical*, 12(2): 145–152.
- CORBALÁN VE, S TABENI & RA OJEDA. 2006. Assessment of habitat quality for four small mammal species of the Monte Desert, Argentina. *Mammalian Biology*, 71(4): 227–237.
- COURTALÓN P, A DOLCEMASCOLO, V TRIANO, MR ÁLVAREZ & M BUSCH. 2003. Inter and intraspecific relationships in *Akodon Azarae* and *Calomys laucha* (Rodentia, Sigmodontinae) in Pampean agroecosystems. *Journal of Neotropical Mammalogy*, 10(1): 27–39.

- CRESSWELL W. 2001. Relative competitive ability does not change over time in blackbirds. *Journal of Animal Ecology*, 70: 218–227.
- CUDDINGTON K & A HASTINGS. 2004. Invasive engineers. *Ecological Modelling*, 178: 335–347.
- CUETO GR, DN BILENCA & FO KRAVETZ. 1995. Interspecific social relationships in three murid rodent species of Central Argentina, after fasting and unlimited food. *Behaviour*, 132: 811–820.
- DANCHIN E & RH WAGNER. 1997. The evolution of coloniality: the emergence of new perspectives. *Trends in Ecology and Evolution*, 12: 342–347.
- DARLING RA. 1989. Perceptual constraints as a cause for departures from ideal free distributions in fish. Master of Science Thesis, UCSD.
- DARWIN C. 1859. On the origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life. 1st Edition. John Murray Ed. United Kingdom, London. 502 pp.
- DASZAK P, AA CUNNINGHAM & AD HYATT. 2001. Antropogenic environmental change and the emergence of infectious diseases in wildlife. *Acta Tropica*, 78: 103–116.
- DESROCHERS A. 1989. Sex, dominance, and microhabitat use in wintering black-capped chickadees: a field experiment. *Ecology*, 70: 636–645.
- DI BITETTI MS, YE DI BLANCO, JA PEREIRA, A PAVIOLO & I JIMÉNEZ PÉREZ. 2009. Time partitioning favors the coexistence of sympatric crab-eating foxes (*Cerdocyon thous*) and pampas foxes (*Lycalopex gymnocercus*). *Journal of Mammalogy*, 90: 479–490.
- DÍAZ GB & RA OJEDA. 2000. Libro rojo de mamíferos amenazados de la Argentina. Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos (SAREM). 106 pp.
- DICKMAN CR. 1986. An experimental study of competition between two species of Dasyurid marsupials. *Ecological Monographs*, 56(3): 221–241.
- DIFFENDORFER JE, MS GAINES & RD HOLT. 1995. Habitat fragmentation and movements of three small mammals (*Sigmodon*, *Microtus*, and *Peromyscus*). *Ecology*, 76(3): 827–839.
- DOLIGEZ B, C CADET, E DANCHIN & T BOULINIER. 2003. When to use public information for breeding habitat selection? The role of environmental predictability and density dependence. *Animal Behaviour*, 66: 973–988.
- DONCASTER CP. 1990. Non-parametric estimates of interaction from radio-tracking data. *Journal of Theoretical Biology*, 143: 431–443.

- DOUGLASS RJ. 1976. Spatial interactions and microhabitat selections of two locally sympatric voles, *Microtus montanus* and *Microtus pennsylvanicus*. *Ecology*, 57: 346–352.
- DOUGLASS RJ, R VAN HORN, KW COFFIN & SN ZANTO. 1996. Hantavirus in Montana deer mouse populations: preliminary results. *Journal of Wildlife Diseases*, 32(3): 527–530.
- DOUGLASS RJ, AJ KUENZI, CY WILLIAMS, SJ DOUGLASS & JN MILLS. 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, WJ SEMMENS, SJ MATLOCK-COOLEY & AJ KUENZI. 2006. Deer mouse movements in peridomestic and sylvan settings in relation to Sin Nombre virus antibody prevalence. *Journal of Wildlife Diseases*, 42(4): 813–818.
- DUFFY MA. 2010. Ecological consequences of intraspecific variation in Lake Daphnia. *Freshwater Biology*, 55: 995–1004.
- EASTERBROOK JD, JB KAPLAN, NB VANASCO, WK REEVES, RH PURCELL, MY KOSOY, GE GLASS, J WATSON & SL KLEIN. 2007. A survey of zoonotic pathogens carried by Norway rats in Baltimore, Maryland, USA. *Epidemiology and Infection*, 135: 1192–1199.
- ECCARD JA, K FEY, BA CASPERS & H YLÖNEN. 2001. Breeding state and season affect interspecific interaction types: indirect resource competition and direct interference. *Oecologia*, 167(3): 623–633.
- ECCARD J & YLÖNEN H. 2003. Who bears the costs of interspecific competition in an age-structured population? *Ecology*, 84: 3284–3293.
- EDWARDS GP, N PREU, IV CREALY & BJ SHAKESHAFT. 2002. Habitat selection by feral cats and dingoes in a semi-arid woodland environment in central Australia. *Austral Ecology*, 27(1): 26–31.
- ENRÍA D, P PADULA, E SEGURA, N PINI, A EDELSTEIN, C RIVA POSE & MC WEISSENBACHER. 1996. Hantavirus pulmonary syndrome in Argentina. Possibility of person-to-person transmission. *Medicina*, 56: 709–711.
- ENRÍA DA & F PINHEIRO. 2000. Rodent-borne emerging viral zoonosis. Hemorrhagic fevers and Hantavirus infections in South America. *Infectious disease clinics of North America*, 14(1): 167–184.
- ESCUTENAIRE S, P CHALON, F DE JAEGERE, L KARELLE-BUI, G MEES, B BROCHIER, F ROZENFELD & PP PASTORET. 2002. Behavioral, physiologic, and habitat influences on the dynamics of Puumala virus infection in bank voles (*Clethrionomys glareolus*). *Emerging Infectious Diseases*, 8: 930–936.

- EWERS RM & RK DIDHAM. 2006. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Reviews*, 81(1): 117–142.
- FAHRIG L. 2007. Non-optimal animal movement in human-altered landscapes. *Functional Ecology*. 21(6): 1003–1015.
- FIRTH LB & TP CROWE. 2010. Competition and habitat suitability: small-scale segregation underpins large-scale coexistence of key species on temperate rocky shores. *Oecologia*, 162(1): 163–174.
- FLECKER A. 1996. Ecosystem engineering by a dominant detritivore in a diverse tropical stream. *Ecology*, 77: 1845–1854.
- FLEISHMAN E, C RAY, P SJÖGREN-GULVE, CL BOGGS & DD MURPHY. 2002. Assessing the roles of patch quality, area, and isolation in predicting metapopulation dynamics. *Conservation Biology*, 16: 706–716.
- FRETWELL SD & HL LUCAS. 1970. On territorial behaviour and other factors influencing habitat distribution in birds. I. Theoretical development. *Acta Biotheoretica*, 19: 16–36.
- FRETWELL SD. 1972. Population in a seasonal environment. Princeton University press, Princeton, New Jersey. 224 pp.
- FUNES MC, J SANGUINETTI, P LACLAU, L MARESCA, L GARCÍA, F MAZZIERI, L CHAZARRETA, D BOCOS, FD LAVALLE, P ESPÓSITO, A GONZÁLEZ & A GALLARDO. 2006. Diagnóstico del estado de conservación de la biodiversidad en el Parque Nacional Lanín: su viabilidad de protección en el largo plazo. Informe final. Parque Nacional Lanín, San Martín de los Andes, Neuquén. 282 pp.
- GANZ HH & D EBERT. 2010. Benefits of host genetic diversity for resistance to infection depend on parasite diversity. *Ecology*, 91: 1263–1268.
- GEIER AR & LB BEST. 1980. Habitat selection by small mammals of riparian communities: evaluating effects of habitat alterations. *The Journal of Wildlife Management*, 44(1): 16–24.
- GENTILE R, PS D'ANDREA & R CERQUEIRA. 1997. Home ranges of *Philander frenata* and *Akodon cursor* in a Brazilian restinga (coastal shrubland). *Mastozoología Neotropical*, 4: 105–112.
- GIBBS M, M SAASTAMOINEN, A COULON & VM STEVENS. 2010. Organisms on the move: ecology and evolution of dispersal. *Biology Letters*, 6(2): 146–148.
- GILLIS DM & DL KRAMER. 1987. Ideal interference distributions: population density and patch use by zebra fish. *Animal Behaviour*, 35: 1875–1882.

- GIUGGIOLI L, G ABRAMSON, VM KENKRE, RR PARMENTER & TL YATES. 2006. Theory of home range estimation from displacement measurements of animal populations. *Journal of Theoretical Biology*, 240: 126–135.
- GLASS GE, JS JOHNSON, GA HODENBACH, C DISALVO, CJ PETERS, JE CHILDS & JN MILLS. 1997. Experimental evaluation of rodent exclusion methods to reduce Hantavirus transmission to humans in rural housing. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 56(4): 359–364.
- GLASS GE, T SHIELDS, B CAI, TL YATES & R PARMENTER. 2007. Persistently highest risk areas for Hantavirus pulmonary syndrome: potential sites for refugia. *Ecological Applications*, 17: 129–139.
- GOBBI ME & T SCHLICHTER. 1998. Survival of *Austrocedrus chilensis* seedlings in relation to microsite conditions and forest thinning. *Forest Ecology and Management*, 111: 137–146.
- GODIN JG & MHA KEENLEYSIDE. 1984. Foraging on patchily distributed prey by a cichlid fish (Teleostei: Cichlidae): a test of the ideal free distribution theory. *Animal Behaviour*, 32: 120–131.
- GÓMEZ VILLAFANE IE, M MIÑO, R CAVIA, K HODARA, P COURTALÓN, O SUAREZ & M BUSCH. 2005. Guía de roedores de la provincia de Buenos Aires. Ed. Lola. 100 pp.
- GONZÁLEZ LA, R MURÚA & C JOFRÉ. 2000. Habitat utilization of two muroid species in relation to population outbreaks in southern temperate forests of Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 73(3): 489–495.
- GREENE CM & JA STAMPS. 2001. Habitat selection at low population densities. *Ecology*, 82: 2091–2100.
- GUISAN A & W THUILLE. 2007. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, 10(5): 993–1009.
- GUTHMANN N, M LOZADA, JA MONJEAU & KM HEINEMANN. 1997. Population dynamics of five sigmodontine rodents of northwestern Patagonia. *Acta Theriologica*, 42(2): 143–152.
- GUTHRIE CG. 1998. A quantitative model of density-dependent hábitat selection: integrating isodar and isoleg theories. Thesis in Biology. Master of Science. 149 pp.
- GUTHRIE CG & DL MOORHEAD. 2002. Density-dependent habitat selection: evaluating isoleg theory with a Lotka-Volterra model. *Oikos*, 97: 184–194.
- GUTIÉRREZ JR, PL MESERVE, DA KELT, AW ENGILIS JR, MA PREVITALI, WB MILSTEAD & FM JAKSIC. 2010. Long-term research in Bosque Fray Jorge National

- Park: twenty years studying the role of biotic and abiotic factors in a Chilean semiarid scrubland. *Revista Chilena de Historia Natural*, 83: 69–98.
- HANSKI I. 1998. Metapopulation dynamics. *Nature*, 396: 41–49.
- HANSON L. 1997. Population growth and habitat distribution in cyclic small rodents. To expand or to change? *Oecologia*, 122: 345–350.
- HARPER DC. 1982. Competitive foraging in mallards: ‘ideal free’ ducks. *Animal Behaviour*, 30: 575–584.
- HARVELL D, S ALTIZER, IM CATTADORI, L HARRINGTON & E WEIL. 2009. Climate change and wildlife diseases: when does the host matter the most? *Ecology*, 90:912–920.
- HASKELL JP, ME RITCHIE & H OLFF. 2002. Fractal geometry predicts varying body size scaling relationships for mammal and bird home ranges. *Nature*, 418: 527–530.
- HASLETT JR. 1990. Geographical Information Systems: a new approach to habitat definition and the study of distributions. *Trends in Ecology and Evolution*, 5: 214–218.
- HEINEMANN KM, N GUTHMANN, M LOZADA & JA MONJEAU. 1995. Área de actividad de *Abrothrix xanthorhinus* (Muridae, Sigmodontinae) e implicancias para su estrategia reproductiva. *Mastozoología Neotropical*, 2: 23–30.
- HEISCH RB. 1956. Zoonoses as a study in ecology. *British Medical Journal*, 669–673.
- HENGEVELD R & L HEMERIK. 2002. Biogeography and dispersal. In: Bullock JM et al. (Eds.). *Dispersal Ecology*. Blackwell, Malden, USA. 303–324 pp.
- HJELLE B & EG GLASS. 2000. Outbreak of Hantavirus infection in Four Corners region of the United States in the wake of the 1997–1998 El Niño-Southern Oscillations. *Journal of Infectious Diseases*, 181: 1569–73.
- HJELLE B & T YATES. 2001. Modeling Hantavirus maintenance and transmission in rodent communities. *Current Topics in Microbiology and Immunology*, 256: 77–90.
- HODARA K, M BUSCH, MJ KITTLEIN & FO KRAVETZ. 2000. Density-dependent habitat selection between maize cropfields and their borders in two rodent species (*Akodon azarae* and *Calomys laucha*) of Pampean agroecosystems. *Evolutionary Ecology*, 14: 571–593.
- HODDENBACH G, J JOHNSON & C DISALVO. 1997. Rodent exclusion techniques: a training guide for National Park Service employees. National Park Service, Public Health Program. Washington, D.C. 55 pp.
- HOLT RD. 1993. Ecology at the mesoscale: the influence of regional processes on local communities. In *Species diversity in ecological communities: historical and*

- geographical perspectives, Ricklefs R & D Schluter, Eds. University of Chicago Press. Chicago, Illinois. USA. 77–88 pp
- HOLT D & T KIMBRELL. 2007. Foraging and population dynamics. In: Stephens DW, JS Brown & RC Ydenberg (Eds.) Foraging behavior and ecology: 365–396. The University Chicago Press, Chicago, Londres.
- HOPKINS AS, J WHITETAIL-EAGLE, AL CORNELI, B PERSON, PJ ETTESTAD, M DIMENNA, J NORSTOG, J CRESWELL, AS KHAN, JG OLSON, KF CAVALLARO, RT BRYAN, JE CHEEK, B BEGAY, GA HODDENBACH, TG KSIAZEK & JN MILLS. 2002. Experimental evaluation of rodent exclusion methods to reduce Hantavirus transmission to residents in a native American community in New Mexico. *Vector-Borne and Zoonotic Diseases*, 2(2): 61–68.
- HORNE JS, AM HAINES, ME TEWES & LL LAACK. 2009. Habitat partitioning by sympatric ocelots and bobcats: implications for recovery of ocelots in southern Texas. *The Southwestern Naturalist*, 54(2): 119–126.
- HOUSTON AI. 1987. The control of foraging decisions. En Commons ML, A Kacelnik & SJ Shettleworth (Eds.). Quantitative analysis of behavior. Foraging. Hillsdale, NJ: LEA.
- HUTTO RL. 1985. Habitat selection by nonbreeding migratory land birds. In: Habitat selection in birds. ML Cody (Ed.). Academic Press, Orlando, EE.UU. 455–476 pp.
- IRIARTE JA, LC CONTRERAS & FM JAKSIC. 1989. A long term study of small-mammal assemblage in the central Chilean matorral. *Journal of Mammalogy*, 70(1): 79–87.
- JAENIKE J & RD HOLT. 1991. Genetic variation for habitat preference: evidence and explanations. *The American Naturalist*, 137: S67–S90.
- JAY M, MS ASCHER, BB CHONEL, M MADON, D SESLINE, BA ENGE, B HJELLE, TG KSIAZEK, PE ROLLIN, PH KASS & K REILLY. 1997. Seroepidemiologic studies of Hantavirus infection among rodents in California. *Emerging Infectious Diseases*, 3: 183–190.
- JETZ W, C CARBONE, J FULFORD & JH BROWN. 2004. The scaling of animal space use. *Science*, 306: 266–268.
- JOHANNESSEN E & M MAURITZEN. 1999. Habitat selection of grey-sided voles and bank voles in two subalpine populations in southern Norway. Helsinki, Suomen Biologian Seura Vanamo. En: *Annales Zoologici Fennici*, 36(4): 215–222.
- JOHNSON AR, JA WIENS, BT MILNE & TO CRIST. 1992. Animal movements and population dynamics in heterogeneous landscapes. *Landscape Ecology*, 7(1): 63–75.
- JOHNSON CK, MT TINKERB, JA ESTESC, PA CONRADA, M STAEDLERD, MA MILLERE, DA JESSUPE & JAK MAZETA. 2009. Prey choice and habitat use drive

- sea otter pathogen exposure in a resource-limited coastal system. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106: 242–2247.
- JONES M, Y MANDELIK & T DAYAN. 2001. Coexistence of temporally partitioned spiny mice: roles of habitat structure and foraging behavior. *Ecology*, 82: 2164–2176.
- KALLIMANIS AS, WE KUNIN, JM HALLEY & SP SGARDELIS. 2006. Patchy disturbance favours longer dispersal distance. *Evolutionary Ecology Research*, 8: 529–541.
- KAMIL AC & HL ROITBLAT. 1985. The ecology of foraging behavior: implications for animal learning and memory. *Annual Review of Psychology*, 36: 141–169.
- KAUFMAN DW & ED FLEHARTY. 1974. Habitat selection by nine species of rodents in north-central Kansas. *The Southwestern Naturalist*, 18(4): 443–451.
- KEARNEY M. 2006. Habitat, environment and niche: what are we modelling? *Oikos*, 115: 186–191.
- KELT DA, PL MESERVE & BK LANG. 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.
- 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, MS HAFNER & THE AMERICAN SOCIETY OF MAMMALOGISTS AD HOC. 2010. Updated guidelines for protection of mammalogists and wildlife researchers from Hantavirus pulmonary syndrome (HPS). *Journal of Mammalogy*, 91(6): 1524–1527.
- KENKRE VM. 2003. Memory formalism, nonlinear techniques, and kinetic equation approaches. In: Kenkre VM & Lindenberg K. (Eds.). *Modern Challenges in Statistical Mechanics: Patterns, Noise, and the Interplay of Nonlinearity and Complexity*, AIP Proceedings, vol. 658, Melville, New York. 63–102 pp.
- KENKRE VM. 2004. Results from the variants of the Fisher equation in the study of epidemics and bacteria. *Physica*, 342: 242–248.
- KENKRE VM, L GIUGGIOLI, G ABRAMSON & G CAMELO NETO. 2007. Theory of Hantavirus infection spread incorporating localized adult and itinerant juvenile mice. *The European Physical Journal*, 55(4): 461–470.

- KENWARD RE. 1992. Quantity versus quality: programmed collection and analysis of radio-tracking data. In: Wildlife Telemetry: remote monitoring and tracking of animals. Priede IG & Swift SM (Eds.). Ellis Horwood, New York and London. 231–246 pp.
- KERNOHAN BJ, RA GITZEN & JJ MILLSPAUGH. 2001. Radio tracking and animal populations. Chapter 5: Analysis of animal space, use and movements. Edited by Millspaugh JJ & JM Marzluff. Academic Press. San Diego, California, USA. 474 pp.
- KHAN A & AS KHAN. 2003. Hantaviruses: a tale of two hemispheres. *Panminerva Medica*, 45(1): 43–51.
- KITTLEIN MJ. 2009. Population dynamics of pampas mice (*Akodon azarae*): signatures of competition and predation exposed through time-series modeling. *Population Ecology*, 51(1): 143–15.
- KLEIN SL & CH CALISHER. 2007. Emergence and persistence of Hantaviruses. *Current Topics in Microbiology and Immunology*, 315: 217–52.
- KOSOY MY, RA SLONOVA, JN MILLS, E MANDEL & JE CHILDS. 1997. Community structure and prevalence of Hantavirus infection in rodents: a geographic division of the enzootic area in far eastern Russia. *Journal of Vector Ecology*, 22: 52–63.
- KOTLER BP, JS BROWN & A SUBACH. 1993. Mechanisms of species coexistence of optimal foragers: temporal partitioning by two species of sand dune gerbils. *Oikos*, 67: 548–556.
- KOTLER BP & JS BROWN. 1999. Mechanisms of coexistence of optimal foragers as determinants of local abundances and distributions of desert granivores. *Journal of Mammalogy*, 80: 361–374.
- KRASNOV BR, IS KHOKHLOVA & GI SHENBROT. 2003. Density-dependent host selection in ectoparasites: an application of isodar theory to fleas parasitizing rodents. *Oecologia*, 134: 365–372.
- KRASNOV BR, IS KHOKHLOVA, NV BURDELOVA, NS MIRZOYAN & AA DEGEN. 2004. Fitness consequences of host selection in ectoparasites: testing reproductive patterns predicted by isodar theory in fleas parasitizing rodents. *Journal of Animal Ecology*, 73(5): 815–820.
- KREBS CJ. 2001. Ecology. The experimental analysis of distribution and abundance. 5th Ed. Benjamin Cummings, Menlo Park, California. 801 pp.
- KRIVAN V & E SIROT. 2002. Habitat selection by two competing species and a two-habitat environment. *The American Naturalist*, 160(2): 214–234.
- KUENZI AJ, RJ DOUGLASS, JR DON WHITE, WB CLIFFORD & JN MILLS. 2001. Antibody to Sin Nombre virus in rodents associated with peridomestic habitats in west

- central Montana. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 64(34): 137–146.
- KUENZI AJ & RJ DOUGLASS. 2009. An experimental test of factors attracting deer mice into buildings. *Intermountain Journal of Sciences*, 15(1–3): 27–31.
- KUNTE K. 2008. Competition and species diversity: removal of dominant species increases diversity in Costa Rican butterfly communities. *Oikos*, 117(1): 69–76.
- LANGLOIS JP, L FAHRIG, G MERRIAM & H ARTSOB. 2001. Landscape structure influences continental distribution of Hantavirus in deer mice. *Landscape Ecology*, 16: 255–266.
- LANGTON SD, DP COWAN & AN MEYER. 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.
- LANKAU RA & SY STRAUSS. 2007. Mutual feedbacks maintain both genetic and species diversity in a plant community. *Science*, 317: 1561–1563.
- LARRIEU E, E HERRERO, M GARCÍA CACHAU, JL LABANCHI, S MANCINI, P PADULA, G CANTONI, L CAVAGION, E ÁLVAREZ, M BRUNI, S ALBARRACIN & O ARELLANO. 2003. Seroprevalencia de Hantavirus en roedores y casos humanos en el sur de Argentina. *Revista Brasileira de Epidemiología*, 6: 68–75.
- LARRIEU E, G CANTONI, E HERRERO, A PÉREZ, G TALMÓN, G VÁZQUEZ, O ARELLANO & P PADULA. 2008. Hantavirus antibodies in rodents and human cases with pulmonary syndrome, Río Negro, Argentina. *Medicina*, 68(5): 373–379.
- LARSEN K & S BOUTIN. 1994. Movements, survival, and settlement of red squirrel (*Tamiasciurus hudsonicus*) offspring. *Ecology*, 75: 214–223.
- LAUREL BJ, AW STONER & TP HURST. 2007. Density-dependent habitat selection in marine flatfish: the dynamic role of ontogeny and temperature. *Marine Ecology Progress Series*, 338: 183–192.
- LÁZARO ME, AJ RESA, CM BARCLAY, L CALANNI, L SAMENGO, L MARTÍNEZ, PJ PADULA, N PINI, MB LASALA, B ELSNER & DA ENRÍA. 2000. Síndrome pulmonar por Hantavirus en el sur andino argentino. *Medicina*, 60: 289–301.
- LEVIS S, SP MORZUNOV, JE ROWE, D ENRIA, N PINI, G CALDERÓN, M SABATTINI & SC ST. JEOR. 1998. Genetic diversity and epidemiology of Hantaviruses in Argentina. *Journal Infectious Diseases*, 177(3): 529–538.
- LIDECKER WZ Jr. 1975. The role of dispersal en the demography of small mammals. FB Golley, K. Petruszewicz, and L. Ryskowski (Eds.) En: Small mammals: their productivity and population dynamics. Cambridge University Press, New York. 103–128 pp

- LIESENJOHANN M, T LIESENJOHANN, L TREBATICKA, M HAAPAKOSKI, J SUNDELL, H YLÖNEN & JA ECCARD. 2011. From interference to predation: type and effects of direct interspecific interactions of small mammals. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65(11): 2079–2089.
- LIMA M, R JULLIARD, NC STENSETH & FM JAKSIC. 2001. Demographic dynamics of a neotropical small rodent (*Phyllotis darwini*): feedback structure, predation and climatic factors. *Journal of Animal Ecology*, 70: 761–775.
- LIMA M, NC STENSETH & FM JAKSIC. 2002. Food web structure and climate effects on the dynamics of small mammals and owls in semi-arid Chile. *Ecology Letters*, 5: 273–284.
- LIMA M, MA PREVITALI & PL MESERVE. 2006. Climate and small rodent dynamics in semi-arid Chile: the role of lateral and vertical perturbations and intra-specific processes. *Climate Research*, 30: 125–132.
- LIN YK & GO BATZLI. 2001. The influence of habitat quality on dispersal and population densities of voles. *Ecological Monographs*, 71: 245–275.
- LIN YK & GO BATZLI. 2004. Movement of voles across habitat boundaries: effects of food and cover. *Journal of Mammalogy*, 85(2): 216–224.
- LINDSTEDT SL, BJ MILLER & SW BUSKIRK. 1986. Home range, time, and body size in mammals. *Ecology*, 67: 413–418.
- LOGAN M. 2010. Biostatistical design and analysis using R: a practical guide. Wiley-Blackwell. ISBN: 978-1-4051-9008-4. 576 pp.
- LOMNICKI A. 1988. Population ecology of individuals. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- LONNER BN, RJ DOUGLASS, AJ KUENZI & K HUGHES. 2008. Seroprevalence against Sin Nombre Virus in resident and dispersing deer mice. *Vector-Borne and Zoonotic Diseases*, 8(4): 433–442.
- LÓPEZ N, PJ PADULA, C ROSSI, ME LÁZARO & MT FRANZE-FERNÁNDEZ. 1996. Genetic identification of a new Hantavirus causing severe pulmonary syndrome in Argentina. *Virology*, 220: 223–226.
- LOZADA M, N GUTHMANN & N BACCALA. 2000. Microhabitat selection of five sigmodontine rodents in a forest-steppe transition zone in northwestern Patagonia. *Studies on Neotropical Fauna and Environments*, 35:85–90.
- LUO J, V MONAMY & BJ FOX. 1998. Competition between two Australian rodent species: a regression analysis. *Journal of Mammalogy*, 79(3): 962–971.

- MAC ARTHUR RH & E PIANKA. 1996. On the optimal use of a patchy environment. *The American Naturalist*, 100: 603–609.
- MACDONALD DW, FG BALL & NG HOUGH. 1980. The evaluation of home range size and configuration using radio tracking data. In: A Handbook on biotelemetry and radio-tracking. Amlaner CJ Jr. & DW Macdonald (Eds.). Pergamon Press. Oxford, UK: 405–424 pp.
- MAGUIRE B JR. 1973. Niche response structure and the analytical potentials of its relationship to the habitat. *American Naturalist*, 107: 213–246.
- MAGURRAN AE. 2004. Measuring biological diversity. Blackwell Science Ltd. 215 pp.
- MAITZ WE & CR DICKMAN. 2001. Competition and habitat use in native Australian *Rattus*: is competition intense, or important? *Oecologia*, 128: 526–538.
- MANLY BFJ, LL MCDONALD, DL THOMAS, TL MCDONALD & WP ERICKSON. 2002. Resource Selection by Animals. Statistical Design and Analysis for Field Studies. 2nd Edition. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands. 221 pp.
- MANN G. 1978. Los pequeños mamíferos de Chile. *Gayana Zoología*, 40: 1–342.
- MARSH-MATTHEWS E & WJ MATTHEW. 2000. Spatial variation in relative abundance of a widespread, numerically dominant fish species and its effect on fish assemblage structure. *Oecologia*, 125: 283–292.
- MARSHALL LG. 1979. A model for paleobiogeography of South America cricetine rodents. *Paleobiology*, 5: 126–132.
- MARTÍN CE & C CHEHÉBAR. 2001. The national parks of Argentinean Patagonia—management policies for conservation, public use, rural settlements, and indigenous communities. *Journal of the Royal Society of New Zealand*, 31: 845–864.
- MARTIN PR & EM THOMAS. 2001. Ecological and fitness consequences of species coexistence: a removal experiment with wood warblers. *Ecology*, 82: 189–206.
- MARTÍNEZ VP, C BELLOMO, J SAN JUAN, D PINNA, R FORLENZA, M ELDER & PJ PADULA. 2005. Person-to-person transmission of Andes virus. *Emerging Infectious Diseases*, 11(12): 1848–53.
- MARTÍNEZ VP, CM BELLOMO, ML CACACE, P SUAREZ, L BOGNI & PJ PADULA. 2010. Hantavirus pulmonary syndrome in Argentina, 1995–2008. *Emerging Infectious Diseases*, 16(12): 1853–1860.
- MATHEWS F. 2009. Zoonoses in wildlife: integrating ecology into management. *Advances in Parasitology*, 68: 185–209.
- MATTER SF, M EZZEDDINE, E DUERMIT, J MASHBURN, R HAMILTON, T LUCAS & J ROLAND. 2009. Interactions between habitat quality and connectivity affect

- immigration but not abundance or population growth of the butterfly, *Parnassius smintheus*. *Oikos*, 118(10): 1461–1470.
- MAWDSLEY JR, R O'MALLEY & DS OJIMA. 2009. A review of climate-change adaptation strategies for wildlife management and biodiversity conservation. *Conservation Biology*, 23(5): 1080–1089.
- MCARDLE BH. 1988. The structural relationship: regression in biology. *Canadian Journal of Zoology*, 66(11): 2329–2339.
- MCARTHUR RH & ER PIANKA. 1966. Optimal use of a patchy environment. *The American Naturalist*, 100: 603–609.
- MELLGREN RL & SW BROWN. 1987. Environmental constraints on optimal foraging behavior. En Commons ML, A Kacelnik & SJ Shettleworth (Eds.). Quantitative analysis of behavior. Foraging. Hillsdale, NJ: LEA.
- MERRITT EJ. 1973. Ecology: an evolutionary approach. Indiana University. Addison-Wesley Publishing Company. 493 pp.
- MESERVE PL. 1976. Habitat and resource utilization by rodents of a California Coastal Sage Scrub Community. *Journal of Animal Ecology*, 45: 647–666.
- MESERVE PL & E LE BOULENGÉ. 1987. Population dynamics and ecology of small mammals in the northern Chilean semi-arid region. *Fieldiana Zoology New Series*, 39: 413–431.
- MESERVE PL, BK LANG & BD PATTERSON. 1988. Trophic relationships of small mammals in Chilean temperate rainforest. *Journal of Mammalogy*, 69(4): 721–730.
- MESERVE PL, JL GUTIERREZ, JA YUNGER, LC CONTRERAS & FM JAKSIC. 1996. Role of biotic interactions in a small mammal assemblage in semiarid Chile. *Ecology*, 77: 133–148.
- MESERVE PL, DR MARTÍNEZ, RR JAIME R, MURÚA, BK LANG & A MUÑOZ-PEDREROS. 1999. Comparative demography and diversity of small mammals in precordilleran temperate rainforest of southern Chile. *Journal of Mammalogy*, 80(3): 880–890.
- MESERVE PL, DA KELT, WB MILSTEAD & JR GUTIÉRREZ. 2003. Thirteen years of shifting top-down and bottom-up control. *BioScience*, 53(7): 633–646.
- MEYER E, S DAVIES, S WANG, BL WILLIS, D ABREGO, TE JUENGER & MV MATZ. 2009. Genetic variation in responses to a settlement cue and elevated temperature in the reef-building coral *Acropora millepora*. *Marine Ecology Progress Series*, 392: 81–92.

- MILESI FA. 2006. Selección de sitios de alimentación por aves granívoras en el desierto del monte. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 124 pp.
- MILINSKI M. 1979. An evolutionary stable feeding strategy in sticklebacks. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 51: 36–40.
- MILLS JN, TL YATES, JE CHILDS, RR PARMENTER, TG KSIAZEK, PE ROLLIN & CJ PETERS. 1995. Guidelines for working with rodents potentially infected with Hantavirus. *Journal of Mammalogy*, 76(3): 716–722.
- MILLS JN, TG KSIAZEK, BA ELLIS, PE ROLLIN, ST NICHOL, TL YATES, WL GANNON, CE LEVY, DM ENGELTHALER, T DAVIS, DT TANDA, JW FRAMPTON, CR NICHOLS, CJ PETERS & JE CHILDS. 1997. Patterns of association with host and habitat: Antibody reactive with Sin Nombre virus in small mammals in the major biotic communities of the southwestern United States. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 56: 273–284.
- MILLS JN & JE CHILDS. 1998. Ecologic studies of rodent reservoirs: their relevance for human health. *Emerging Infectious Diseases*, 4(4): 529–537.
- MILLS JN. 1999. The role of rodents in emerging human disease: examples from the Hantaviruses and arenaviruses. En Singleton GR, LA Hinds, H Leirs & Z Zhang (Eds). *Ecologically-based rodent management*. Arrawang Communication Group. Canberra, Australia. 134–160 pp.
- MILLS JN. 2005. Regulation of rodent-borne viruses in the natural host: implications for human disease. *Archives of Virology*, 19: 45–57.
- MILLS JN, K SCHMIDT, BA ELLIS, G CALDERON, DA ENRIA & TG KSIAZEK. 2007. A longitudinal study of Hantavirus infection in three sympatric reservoir species in agroecosystems on the Argentine pampa. *Vector-Borne and Zoonotic Diseases*, 7: 229–240.
- MILLS JN, BR AMMAN & GE GLASS. 2009. Ecology of Hantaviruses and their hosts in North America. *Vector-borne and Zoonotic Diseases*, 10(6): 563–574.
- MILLS JN, KL GAGE & AS KHAN. 2010. Potential influence of climate change on vector-borne and zoonotic diseases: a review and proposed research plan. *Environmental Health Perspectives*, 118(11): 1507–1514.
- MILSTEAD WB, PL MESERVE, A CAMPANELLA, MA PREVITALI, DA KELT & JR GUTIERREZ. 2007. Spatial ecology of small mammals in north-central Chile: role of precipitation and refuges. *Journal of Mammalogy*, 88(6): 1532–1538.
- MINTA SC. 1992. Tests of spatial and temporal interaction among animals. *Ecological Applications*, 2: 178–188.

- MITCHELL SC. 2005. How useful is the concept of habitat? *Oikos*, 110: 634–638.
- MOHR CO. 1947. Table of equivalent populations of North American small mammals. *American Midland Naturalist*, 37: 223–249.
- MONAMY V. 1999. Habitat selection by female *Rattus leutrolus* derives asymmetric competition and coexistence with *Pseudomys higginsii*. *Journal of Mammalogy*, 80: 232–242.
- MONJEAU JA, RS SIKES, EC BIRNEY, N GUTHMANN & CJ PHILLIPS. 1997. Small mammal community composition within the major landscape divisions of Patagonia, southern Argentina. *Mastozoología Neotropical*, 4: 113–127.
- MONJEAU JA, EC BIRNEY, L GHERMANDI, RS SIKES, L MARGUTTI & CJ PHILLIPS. 1998. Plants, small mammals, and the hierarchical landscape classifications of Patagonia. *Landscape Ecology*, 13: 285–306.
- MONTEVERDE MJ, L PIUDO, K HODARA & RJ DOUGLASS. 2011. Population ecology of *Eligmodontia morgani* (Rodentia, Cricetidae, Sigmodontinae) in northwestern Patagonia. *Ecología Austral*, 21: 195–200.
- MORITA K, JI TSUBOI & H MATSUDA. 2004. The impact of exotic trout on native charr in a Japanese stream. *Journal of Applied Ecology*, 41: 962–972.
- MORRIS DW. 1987. Tests of density-dependent habitat selection in a patchy environment. *Ecological Monographs*, 57: 269–281.
- MORRIS DW. 1987a. Ecological scale and habitat use. *Ecology*, 68: 362–369.
- MORRIS DW. 1987b. Spatial scale and the cost of density-dependent habitat selection. *Evolutionary Ecology*, 1: 379–388.
- MORRIS DW. 1987c. Tests of density-dependent habitat selection in a patchy environment. *Ecological Monographs*, 57: 269–281.
- MORRIS DW. 1988. Habitat dependent population regulation and community structure. *Evolutionary Ecology*, 2: 253–269.
- MORRIS DW. 1989. Density-dependent habitat selection: testing the theory with fitness data. *Evolutionary Ecology*, 3: 80–94.
- MORRIS DW. 1990. Temporal variation, habitat selection and community structure. *Oikos*, 59: 303–312.
- MORRIS DW. 1991. Fitness and patch selection by white footed mice. *The American Naturalist*, 138: 702–716.
- MORRIS DW. 1994. Habitat matching: alternatives and implications to populations and communities. *Evolutionary Ecology*, 8: 387–406.

- MORRIS DW. 1996a. Coexistence of specialist and generalist rodents via habitat selection. *Ecology*, 77(8): 2352–2364.
- MORRIS DW. 1996b. Temporal and spatial population dynamics among patches connected by habitat selection. *Oikos*, 75: 207–219.
- MORRIS DW. 1999. Has the ghost of competition passed? *Evolutionary Ecology Research*, 1: 3–20.
- MORRIS DW, BJ FOX, J LUO & V MONAMY. 2000a. Habitat dependent competition and the coexistence of Australian heathland rodents. *Oikos*, 91: 294–306.
- MORRIS DW, LD DOUGLAS & JK CHARLES. 2000b. Measuring the ghost of competition: insights from density-dependent habitat selection on the co-existence and dynamics of lemmings. *Evolutionary Ecology Research*, 2: 41–67.
- MORRIS DW. 2003. Toward an ecological synthesis: a case for habitat selection. *Oecologia*, 136: 1–13.
- MORRIS DW & S MUKHERJEE. 2006. Simulated and human metapopulations created by habitat selection. *Evolutionary Ecology Research*, 8(7): 1263–1275.
- MORRIS DW, DE MOORE, SB ALE & A DUPUCH. 2011. Forecasting ecological and evolutionary strategies to global change: an example from habitat selection by lemmings. *Global Change Biology*, 17(3): 1266–1276.
- MORRISON ML, BG MARCOT & RW MANNAM. 1992. Wildlife-habitat relationships: concepts and applications. The University of Wisconsin Press, Wisconsin, EE.UU.
- MORRISON M, B MARCOT & R MANNAN. 2006. Wildlife-Habitat relationships. Concepts and applications. 3rd Ed. Island Press, Washington DC. 494 pp.
- MUNDAY PL, GP JONES & M JULIAN CALEY. 2001. Interspecific competition and coexistence in a guild of coral-dwelling fishes. *Ecology*, 82: 2177–2189.
- MURRELL DJ, JMJ TRAVIS & C Dytham. 2002. The evolution of dispersal distance in spatially-structured populations. *Oikos*, 97: 229–236.
- MURÚA R, LA GONZÁLEZ & C JOFRÉ. 1978. Determinación de los ritmos de actividad en cinco especies de roedores silvestres en el laboratorio. *Archivos de Biología y Medicina Experimentales*, 11: 199.
- MURÚA R & LA GONZÁLEZ. 1979. Distribución de roedores silvestres con relación a las características del hábitat. *Anales del Museo de Historia Natural Valparaíso*, 12: 69–75.
- MURÚA R, LA GONZÁLEZ & C JOFRÉ. 1980. Experimental food preferences of two southern Chilean rodents. *Journal of Mammalogy*, 61: 138–140.

- MURÚA R & LA GONZÁLEZ. 1982. Microhabitat selection of two Chilean cricetid rodents. *Oecologia*, 52: 12–15.
- MURÚA R & LA GONZÁLEZ. 1986. Regulation of numbers in two Neotropical rodent species in southern Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 59: 193–200.
- MURÚA R, LA GONZÁLEZ & PL MESERVE. 1986. Population ecology of *Oryzomys longicaudatus philippii* (Rodentia: Cricetidae) in Southern Chile. *Journal of Animal Ecology*, 55:281–293.
- MURÚA R, PL MESERVE, LA GONZÁLEZ & C JOFRÉ. 1987. The small mammal community of a Chilean temperate rain forest: lack of evidence of competition between dominant species. *Journal of Mammalogy*, 68(4): 729–738.
- MURÚA R, LA GONZÁLEZ, M GONZÁLEZ & C JOFRÉ. 1996. Efectos del florecimiento del arbusto *Chusquea quila* (Bambúcea) 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. 1998. Ecología de los reservorios silvestres de Hantavirus en Chile. *Revista Chilena de Infectología*, 15: 79–83.
- MURÚA R, LA GONZÁLEZ & M LIMA. 2003. Population dynamics of rice rats (a Hantavirus reservoir) in southern Chile: feedback structure and non-linear effects of climatic oscillations. *Oikos*, 102: 137–145.
- MURÚA R & P PADULA. 2004. Ecología y evolución de Hantavirus en el Cono Sur de América. *Archivos de medicina veterinaria*, 36(1): 1–20.
- NATHAN R. 2003. Seeking the secrets of dispersal. *Trends in Ecology and Evolution*, 18: 275–276.
- NICHOL ST, CF SPIROPOULOU, S MORZUNOV, PE ROLLIN, TG KSIAZEK, H FELDMANN, A SÁNCHEZ, J CHILDS, S ZAKI & CJ PETERS. 1993. Genetic identification of a Hantavirus associated with an outbreak of acute respiratory illness. *Science*, 262: 914–917.
- O' FARRELL MJ. 1980. Spatial relationships of rodents in a sagebrush community. *Journal of Mammalogy*, 61: 589–605.
- ODUM EP. 1971. Fundamentals of ecology. Saunders WB, Philadelphia. 574 pp.
- OKUBO A. 1980. Diffusion and ecological problems: modern Perspectives. 2nd Ed. Springer, Berlin.
- OLSON ZH, JC BEASLEY, TL DEVAULT & OE RHODES. 2011. Scavenger community response to the removal of a dominant scavenger. *Oikos*, 121(1): 77–84.

- OLSSON GE, N WHITE, J HJÄLTÉN & C AHLM. 2005. Habitat factors associated with bank voles (*Clethrionomys glareolus*) and concomitant Hantavirus in northern Sweden. *Vector-Borne and Zoonotic Diseases*, 5(4): 315–323.
- OVADIA O & Z ABRAMSKY. 1995. Density-dependant habitat selection: evaluation of the isodar method. *Oikos*, 73: 86–94.
- PADULA P, A EDELSTEIN, SD MIGUEL, NM LÓPEZ, CM ROSSI & RD RABINOVISH. 1998. Hantavirus pulmonary syndrome outbreak in Argentina: molecular evidence of person-to-person transmission of Andes virus. *Virology*, 241(2): 323–330.
- PADULA PJ, SB COLAVECCHIA, VP MARTÍNEZ, MO GONZÁLEZ DELLA VALLE, A EDELSTEIN, SDL MIGUEL, J RUSSI, J MORA RIQUELME, N COLUCCI, M ALMIRÓN & RD RABINOVICH. 2000. Genetic diversity, distribution, and serological features of Hantavirus infection in five countries in South America. *Journal of Clinical Microbiology*, 38(8): 3029–3035.
- PADULA P, R FIGUEROA, M NAVARRETE, E PIZARRO, R CADIZ, C BELLOMO, C JOFRE, L ZAROR, E RODRIGUEZ & R MURÚA. 2004. Transmission study of Andes Hantavirus infection in wild sigmodontine rodents. *Journal of Virology*, 78(21): 11972–11979.
- PALMA RE, E RIVERA-MILLA, J SALAZAR-BRAVO, F TORRES-PÉREZ, UFJ PARDIÑAS, P MARQUET, AE SPOTORNO, AP MEYNARD & TL YATES. 2005. Phylogeography of *Oligoryzomys longicaudatus* (Rodentia: Sigmodontinae) in temperate South America. *Journal of Mammalogy*, 86: 191–200.
- PALMA RE, F TORRES-PÉREZ & D BORIC-BARGETTO. 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 Kelt DA et al. University of California publications in zoology, N° 134.
- PALMA RE, JJ POLOP, RD OWEN & JN MILLS. 2012. Ecology of rodent-associated Hantaviruses in the Southern Cone of South America: Argentina, Chile, Paraguay, and Uruguay. *Journal of Wildlife Diseases*, 48(2): 267–81.
- PARDIÑAS UFJ, P TETA, S CIRIGNOLI & DH PODESTÁ. 2003. Micromamíferos (Didelphimorphia y Rodentia) de Norpatagonia extra andina, Argentina: taxonomía alfa y biogeografía. *Mastozoología Neotropical*, 10(1): 69–113.
- PARMENTER RR & JA MACMAHON. 1983. Factors determining the abundance and distribution of rodents in a shrub-steppe ecosystem: the role of shrubs. *Oecologia*, 59: 145–156.
- PARVINEN K. 2006. Evolution of dispersal in a structured metapopulation model in discrete time. *Bulletin of Mathematical Biology*, 68: 655–678.

- PATTERSON BD, PL MESERVE & BK LANG. 1990. Quantitative habitat associations of small mammals along an elevational transect in temperate rainforest of Chile. *Journal of Mammalogy*, 71: 620–633.
- PATTERSON TA, L THOMAS, C WILCOX, O OVASKAINEN & J MATTHIOPOULOS. 2008. State-space models of individual animal movement. *Trends in Ecology and Evolution*, 23(2): 87–94.
- PAVLACKY DC JR, HP POSSINGHAM, AJ LOWE, PJ PRENTIS, DJ GREEN & AW GOLDIZEN. 2012. Anthropogenic landscape change promotes asymmetric dispersal and limits regional patch occupancy in a spatially structured bird population. *Journal of Animal Ecology*, 81: 940–952.
- PAVLETIC C. 2000. Hantavirus: su distribución geográfica entre los roedores silvestres de Chile. *Revista Chilena de Infectología*, 17(3): 186–196.
- PEARSON OP & AK PEARSON. 1982. Ecology and biogeography of the southern rainforests of Argentina. *Special Publication Pymatuning Laboratory of Ecology*, 6: 129–142.
- PEARSON OP. 1983. Reproduction in South American mouse, *Abrothrix longipilis*. *Anatomical Record*, 234: 73–88.
- PEARSON OP. 1995. Annotated keys for identifying small mammals living in or near Nahuel Huapi National Park, southern Argentina. *Mastozoología Neotropical*, 2: 99–148.
- PIMM SL & ML ROSENZWEIG. 1981. Competitors and habitat use. *Oikos*, 37: 1–6.
- PIMM SL, ML ROSENZWEIG & W MITCHEL. 1985. Competition and food selection: field test of a theory. *Ecology*, 66: 798–807.
- PINI N, S LEVIS, G CALDERÓN, J RAMIREZ, D BRAVO, E LOZANO, C RIPOLL, S ST. JEOR, TG KSIAZEK, RM BARQUEZ, & D ENRÍA. 2003. Hantavirus infection in humans and rodents, northwestern Argentina. *Emerging Infectious Diseases*, 9(9): 1070–1076.
- PINNA DM, VP MARTÍNEZ, CM BELLOMO, C LÓPEZ & P PADULA. 2004. New epidemiologic and molecular evidence of person to person transmission of Hantavirus Andes South. *Medicina*, 64(1): 43–46.
- PIRES AS, FAS FERNÁNDEZ & D DE FREITAS. 1999. Patterns of space use by *Micoureus demerarae* (Marsupialia: Didelphidae) in a fragment of Atlantic forest in Brazil. *Mastozoología Neotropical*, 6: 39–45.
- PIUDO L, M MONTEVERDE, S GONZÁLEZ CAPRIA, P PADULA & P CARMANHAHI. 2005. Distribution and abundance of sigmodontine rodents in

- relation to Hantavirus in Neuquén, Argentina. *Journal of Vector Ecology*, 30(1): 119–125.
- PIUDO L. 2011. Efecto de la modificación antropogénica del hábitat en la composición e infección de roedores y su implicancia en el riesgo de contagio por Hantavirus. Tesis Doctoral. Universidad Nacional del Comahue. 106 pp.
- PIUDO L, MJ MONTEVERDE, RS WALKER & RJ DOUGLASS. 2011. Rodent community structure and Andes virus infection in sylvan and peridomestic habitats in northwestern Patagonia, Argentina. *Vector-Borne and Zoonotic Diseases*, 11(3): 315–324.
- POETHKE HJ, T HOVESTADT & O MITESSER. 2003. Local extinction and the evolution of dispersal rates: causes and correlations. *The American Naturalist*, 161: 631–640.
- POLIS GA. 1984. Age structure component of niche width and intraspecific resource partitioning - can age-groups function as ecological species. *The American Naturalist*, 123: 541–564.
- POLOP FJ, MC PROVENSALE, N PINI, SC LEVIS, JW PRIOTTO, D ENRÍA, GE CALDERÓN, F COSTA & JJ POLOP. 2010. Temporal and spatial host abundance and prevalence of Andes Hantavirus in Southern Argentina. *EcoHealth*, 7: 176–184.
- PONTIN AJ. 1982. Competition and coexistence of species. University of London. Pitman Advanced Publishing Program. Boston, London, Melbourne. 102 pp.
- PORCASI X, GE CALDERÓN, M LAMFRI, M SCAVUZZO, MS SABATTINI & JJ POLOP. 2005. Predictive distribution maps of rodent reservoir species of zoonoses in Southern America. *Mastozoología Neotropical*, 12(2): 199–216.
- POWER ME. 1984. Habitat quality and the distribution of algae-grazing catfish in a Panamanian stream. *Journal of Animal Ecology*, 53: 357–74.
- POWER ME, D TILMAN, JA ESTES, BA MENGE, WJ BOND, LS MILLS, G DAILY, JC CASTILLA, J LUBCHENCO & RT PAINE. 1996. Challenges in the quest for keystones. *Bioscience*, 46: 610–620.
- PRICE MV. 1978. The role of microhabitat in structuring desert rodent communities. *Ecology*, 59: 910–921.
- PRIOTTO JW & AR STEINMANN. 1999. Factors affecting home range size and overlap in *Akodon azarae* (Muridae: Sigmodontinae) in natural pasture of Argentina. *Acta Theriologica*, 44: 37–44.
- PULIDO F. 2007. The genetics and evolution of avian migration. *Bioscience*, 57: 165–174.
- PULLIAM HR. 1988. Sources, sinks, and population regulation. *The American Naturalist*, 132(5): 652–661.

- PULLIAM HR & BJ DANIELSON. 1992. Sources, sinks, and habitat selection: a landscape perspective on population dynamics. *The American Naturalist*, 137: S50–S66.
- RAILSBACK SF, HB STAUFFER & BC HARVEY. 2003. What can habitat preference models tell us? Tests using a virtual trout population. *Ecological Applications*, 13(6): 1580–1594.
- RALLS K. 1971. Mammalian scent marking. *Science*, 171: 443–449.
- RAMP D & G COULSON. 2002. Density dependence in foraging habitat preference of eastern grey kangaroos. *Oikos*, 98(3): 393–402.
- REDFORD KH & JF EISENBERG. 1992. Mammals of the Neotropics, Vol. 2: The Southern Cone, University of Chicago Press, Chicago, Illinois. 268–269 pp.
- RIBBLE DO & S STANLEY. 1998. Home ranges and social organization of syntopic *Peromyscus boylii* and *P. truei*. *Journal of Mammalogy*, 79(3): 932–941.
- ROBERTSON BA & RL HUTTO. 2006. A framework for understanding ecological traps and an evaluation of existing evidence. *Ecology*, 87: 1075–1085.
- RODRÍGUEZ MA. 1995. Habitat-specific estimates of competition in stream salmonids: a field test of the isodar model of habitat selection. *Evolutionary Ecology*, 9: 169–184.
- RODRÍGUEZ-SERRANO E, RA CANCINO & RE PALMA. 2006. Molecular phylogeography of *Abrothrix olivaceus* (Rodentia: Sigmodontinae) in Chile. *Journal of Mammalogy*, 87(5): 971–980.
- RONCE O. 2007. How does it feel to be like a rolling stone? Ten questions about dispersal evolution. *Annual Reviews Ecology, Evolution, and Systematics*, 38: 231–253.
- ROOT JJ, CH CALISHER & BJ BEATY. 1999. Relationships of deer mouse movement, vegetative structure, and prevalence of infection with Sin Nombre virus. *Journal of Wildlife Diseases*, 35(2): 311–318.
- ROSE RK & LJ FORD. 2012. Minor species as the dominant rodents in an Oldfield. *The American Midland Naturalist*, 168(1):1–8.
- ROSENZWEIG ML & J WINAKUR. 1969. Population ecology of desert rodent communities: habitats and environmental complexity. *Ecology*, 50: 558–572.
- ROSENZWEIG ML. 1973. Habitat selection experiments with a pair of coexisting heteromyid rodent species. *Ecology*. 54(1): 111–117.
- ROSENZWEIG ML. 1981. A theory of habitat selection. *Ecology*, 62: 327–335.
- ROSENZWEIG ML & Z ABRAMSKY. 1985. Detecting density-dependant habitat selection. *The American Naturalist*, 126: 405–417.

- ROSENZWEIG ML. 1986. Hummingbird isolegs in an experimental system. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 19: 313–322.
- ROSENZWEIG ML & Z ABRAMSKY. 1986. Centrifugal community organization. *Oikos*, 46: 339–348.
- ROSENZWEIG ML. 1991. Habitat selection and population interactions: the search for mechanism. *The American Naturalist*. 137:S5–S28.
- ROSENZWEIG ML & Z ABRAMSKY. 1997. Two gerbils of the Negev: a long-term investigation of optimal habitat selection and its consequences. *Evolutionary Ecology*, 11: 733–756.
- ROVERE AE. 2000. Condiciones ambientales de la regeneración del ciprés de la cordillera (*Austrocedrus chilensis*). *Bosque*, 21: 57–64.
- RYAN MJ. 1988. Energy, calling and selection. *American Zoologist*, 28(3): 885–898.
- SAGE RD, OP PEARSON, J SANGUINETTI & AK PEARSON. 2007. Ratada 2001: a rodent outbreak following the flowering of bamboo (*Chusquea culeou*) in southern Argentina. The Quintessential Naturalist: Honoring the Life and Legacy of Oliver P. Pearson. Kelt DA, EP Lessa, J Salazar-Bravo & JL Patton (Eds.) 2007. University of California Publications in Zoology. 134. xii + 981 pp.
- SARNELLE O. 1994. Inferring process from pattern: trophic level abundances and imbedded interactions. *Ecology*, 75: 1835–1841.
- SASAKI T & WK LAUENROTH. 2011. Dominant species, rather than diversity, regulates temporal stability of plant communities. *Oecologia*, 166(3): 761–768.
- SCHRADIN C, G SCHMOHL, HG RÖDEL, I SCHOEPF, SM TREFFLER, J BRENNER, M BLEEKER, M SCHUBERT, B KÖNIG & N PILLAY. 2010. Female home range size is regulated by resource distribution and intraspecific competition: a long-term field study. *Animal Behaviour*, 79(1): 195–203.
- SCHEINER SM & MR WILLING. 2008. A general theory of ecology. *Theoretical Ecology*, 1: 21–28.
- SCHLAEPFER MA, MC RUNGE & PW SHERMAN. 2002. Ecological and evolutionary traps. *Trends in Ecology and Evolution*, 17: 474–480.
- SCHNEIDER SH & TL ROOT. 2001. Wildlife responses to climate change. Washington, D.C.: Island Press.
- SEPÚLVEDA L, A PELLIZA DE SBRILLER, MC PROVENSAL & JJ POLOP. 2007. Temporal and spatial variation in diet of the southern Hantavirus host. “VII International Conference on HFRS, HPS and Hantaviruses”, Buenos Aires, Argentina. Libro de Resúmenes. 135 pp.

- SERRANO D, JL TELLA, JA DONÁZAR & M POMAROL. 2003. Social and individual features affecting natal dispersal in the colonial Lesser Kestrel. *Ecology*, 84: 3044–3054.
- SERRANO D, D ORO, E URSÚA & JL TELLA. 2005. Colony size selection determines adult survival and dispersal preferences: Allee effects in a colonial bird. *The American Naturalist*, 166: E22–E31.
- SHENBROT G, B KRASNOV & S BURDELOV. 2010. Long-term study of population dynamics and habitat selection of rodents in the Negev Desert. *Journal of Mammalogy*, 91(4): 776–786.
- SHINE R. 1989. Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence. *The Quarterly Review of Biology*, 64: 419–461.
- SHOCHAT E, MA PATTEN, DW MORRIS, DL REINKING, DH WOLFE & SK SHERROD. 2005. Ecological traps in isodars: effects of tallgrass prairie management on bird nest success. *Oikos*, 111(1): 159–169.
- SILVA SI. 2005. Trophic position of small mammals in Chile: a review. *Revista Chilena de Historia Natural*, 78: 589–599.
- SILVERTOWN J. 2004. Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology and Evolution*, 19(11): 605–611.
- SIMONE I, F CAGNACCI, C PROVENSALE & J POLOP. 2010. Environmental determinants of the small mammal assemblage in an agroecosystem of central Argentina: the role of *Calomys musculinus*. *Mammalian Biology*, 75(6): 496–509.
- SIN-YEON K, R TORRES & H DRUMMOND. 2009. Simultaneous positive and negative density-dependent dispersal in a colonial bird species. *Ecology*, 90(1): 230–239.
- SNYDER RE & P CHESSON. 2003. Local dispersal can facilitate coexistence in the presence of permanent spatial heterogeneity. *Ecology Letters*, 6(4): 301–309.
- SOUTHWOOD TRE. 1966. *Ecological Methods*. Methuen and Co. Ltd. London.
- SPOTORNO OAE, VRE PALMA & FJP VALLADARES. 2000. Biología de roedores reservorio de Hantavirus en Chile. *Revista Chilena de Infectología*, 17(3): 197–210.
- STAMPS JA & RR SWAISGOOD. 2007. Someplace like home: experience, habitat selection and conservation biology. *Applied Animal Behaviour Science*, 102(3–4): 392–409.
- STAMPS JA. 1994. Territorial behavior: testing the assumptions. *Advances in the Study of Behavior*, 23: 173–232.
- STEPHENS DW & JR KREBS. 1986. *Foraging theory*. Princeton University Press, Princeton, NJ.

- SU M, C HUI, Y ZHANG & Z LIA. 2009. How does the spatial structure of habitat loss affect the eco-epidemic dynamics? *Ecological Modelling*, 220(1): 51–59.
- SU M. 2011. The effect of dispersal on the population dynamics of a host-parasite system in fragmented landscape. *Acta Ecologica Sinica*, 31(12): 3265–3269.
- TADESSE SA & BP KOTLER. 2010. Habitat choices of Nubian Ibex (*Capra nubiana*) evaluated with a habitat suitability modeling and isodar analysis. *Israel Journal of Ecology and Evolution*, 56(1): 55–74.
- TAYLOR LH, SM LATHAM & MEJ WOOLHOUSE. 2001. Risk factors for human disease emergence. *Philosophical transactions of the Royal Society of London*, 356(1411): 983–989.
- TETA P, A ANDRADE & UFJ PARDIÑAS. 2002. Novedosos registros de roedores sigmodontinos (Rodentia: Muridae) en la Patagonia central Argentina. *Mastozoología Neotropical*, 9(1): 79–84.
- TORRES-PÉREZ F, J NAVARRETE-DROGUETT, R ALDUNATE, TL YATES, GJ MERTZ, P VIAL, M FERRÉS, P MARQUET & RE PALMA. 2004. Peridomestic small mammals associated with confirmed cases of human Hantavirus disease in south central Chile. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 70(3): 305–309.
- TOWNS DR, IAE ATKINSON & CH DAUGHERTY. 2006. Have the harmful effects of introduced rats on islands been exaggerated? *Biological Invasions*, 8: 863–891.
- TRABA J, P ACEBES, VE CAMPOS & SM GIANNONI. 2010. Habitat selection by two sympatric rodent species in the Monte desert, Argentina. First data for *Eligmodontia moreni* and *Octomys mimax*. *Journal of Arid Environments*, 74(2): 179–185.
- TSAI TF. 1987. Hemorrhagic fever with renal syndrome: mode of transmission to humans. *Laboratory Animal Science*, 37: 428–430.
- UICN 2012. IUCN Red List of Threatened Species. Versión 2012.2. En: www.iucnredlist.org. Descargada el 18 de Diciembre de 2012.
- VALDOVINOS FS, P URBANI & R RAMOS-JILIBERTO. 2010. Análisis de las consecuencias del comportamiento adaptativo individual sobre la estabilidad poblacional: el caso del forrajeo óptimo. *Revista Chilena de Historia Natural*, 83(2): 207–218.
- VALEIX M, S CHAMAILLE-JAMMES & H FRITZ. 2007. Interference competition and temporal niche shifts: elephants and herbivore communities at waterholes. *Oecologia*, 153: 739–748.
- VANDERMEER JH. 1972. Niche theory. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 3: 107–132.

- VÁZQUEZ DP. 2005. Reconsiderando el nicho hutchinsoniano. *Ecología Austral*, 15: 149–158.
- VERTS BJ & LN CARRAWAY. 1986. Replacement in a population of *Perognathus parvus* subjected to removal trapping. *Journal of Mammalogy*, 67:201–205.
- WALKER BH. 1992. Biodiversity and ecological redundancy. *Conservation Biology*, 6: 18–23.
- WALTEE D, BN LONNER, AJ KUENZI & RJ DOUGLASS. 2009. Seasonal dispersal patterns of sylvan deer mice (*Peromyscus maniculatus*) within Montana rangelands. *Journal of Wildlife Diseases*, 45(4): 998–1007.
- WELLS R, S SOSA, Z YADÓN, D ENRÍA, P PADULA, N PINI, JN MILLS, CJ PETERS & EL SEGURA. 1997. An unusual Hantavirus outbreak in south Argentina: person-to-person transmission? *Emerging Infectious Diseases*, 3: 171–174.
- WHITE GC & RA GARROTT. 1990. Analysis of animal radio-tracking data. Academic Press, Inc. New York, New York. 383 pp.
- WHITTAKER RH, SA LEVIN & RB ROOT. 1973. Niche, habitat and ecotope. *The American Naturalist*, 107: 321–338.
- WOLFF JO. 1997. Population regulation in mammals: an evolutionary perspective. *Journal of Animal Ecology*, 66: 1–13.
- WRIGHT JP, CG JONES, B BOEKEN & M SHACHAK. 2006. Predictability of ecosystem engineering effects on species richness across environmental variability and spatial scales. *Journal of Ecology*, 94(4): 815–824.
- YATES TL, JN MILLS, C PARMENTER, TG KSIAZEK, RR PARMENTER, JR VANDE CASTLE, CH CALISHER, ST NICHOL, KD ABBOTT, JC YOUNG, ML MORRISON, BJ BEATY, JL DUNNUM, RJ BAKER, J SALAZAR-BRAVO & CJ PETERS. 2002. The Ecology and evolutionary history of an emergent disease: Hantavirus pulmonary syndrome. *BioScience*, 52: 989–998.
- YUNGER JA, PL MESERVE & JR GUTIERREZ. 2002. Small-mammal foraging behavior: mechanisms for coexistence and implication for population dynamics. *Ecological Monographs*, 72(4): 561–577.
- YUNGER JA, PL MESERVE & JR GUTIERREZ. 2007. Effects of biotic interactions on spatial behavior of small mammals in a semiarid community in north-central Chile. In *The quintessential naturalist: honoring the life and legacy of Oliver P. Pearson* (Kelt DA, E Lessa, JA Salazar-Bravo & JL Patton, Eds.). University of California Publications in Zoology. 156–179 pp.
- ZAR JH. 1996. Biostatistical Analysis. 3rd Ed. Prentice-Hall, Upper Saddle River, New Jersey, USA, 663 pp.

- ZEIER M, M HANDERMANN, U BAHR, B RENSCH, S MÜLLER, R KEHM, W MURANYI & G DARAI. 2005. New ecological aspects of Hantavirus infection: a change of a paradigm and a challenge of prevention-a review. *Virus Genes*, 30(2): 157–180.
- ZEITZ PS, JC BUTLER, JE CHEEK, MC SAMUEL, JE CHILDS, LA SHANDS, RE TURNER, RE VOORHEES, J SARISKY, PE ROLLIN, TG KSIAZEK, L CHAPMAN, SE REEF, KK KOMATSU, C DALTON, JW KREBS, GO MAUPIN, K GAGE, C MACK SEWELL, RF BREIMAN & J PETERS. 1995. A case control study of Hantavirus pulmonary syndrome during an outbreak in the southern United States. *Journal of Infectious Diseases*, 171: 864–870.
- ZHENG C, J PENNANEN & O OVASKAINEN. 2009. Modelling dispersal with diffusion and habitat selection: analytical results for highly fragmented landscapes. *Ecological Modelling*, 220(12): 1495–1505.
- ZIV Y, Z ABRAMSKY, BP KOTLER & A SUBACH. 1993. Interference competition and temporal and habitat partitioning in two gerbil species. *Oikos*, 66: 237–246.
- ZOLLNER PA & SL LIMA. 1997. Landscape-level perceptual abilities in white-footed mice: perceptual range and the detection of forested habitat. *Oikos*, 80(1): 51–60.
- ZOLLNER PA & SL LIMA. 1999. Search strategies for landscape-level interpatch movements. *Ecology*, 80: 1019–1030.
- ZOLLNER PA. 2000. Comparing the landscape level perceptual abilities of forest sciurids in fragmented agricultural landscapes. *Landscape Ecology*, 15: 523–533.



ANEXOS

ANEXO 1. Coeficientes del ANOVA de la regresión lineal múltiple entre el índices de preferencia por el hábitat silvestre (**IP sil**) de *O. longicaudatus* y densidades globales (**DG**) de *O. longicaudatus* y *A. olivaceus* para primavera. En “**negrita**” se resaltan los valores estadísticamente significativos.

	Coeficientes no estandarizados		Estadístico	p-valor	95,0% Intervalo de confianza para B	
	B	Error Estándar			Límite inferior	Límite superior
Modelo			F = 0,579	0,570		
Intercepto	0,529	0,130	t = 4,080	0,001	0,259	0,800
DG _{OL}	-2,236	2,360	t = -0,947	0,355	-7,159	2,688
DG _{AO}	-1,769	4,437	t = -0,399	0,694	-11,024	7,486

Variables predictoras: DG_{OL} y DG_{AO}. Variable dependiente: IPOL_{sil}

ANEXO 2. Coeficientes del ANOVA de la regresión lineal múltiple entre el índices de preferencia por el hábitat silvestre (**IP sil**) de *O. longicaudatus* y densidades globales (**DG**) de *O. longicaudatus* y *A. longipilis* para primavera. En “**negrita**” se resaltan los valores estadísticamente significativos.

	Coeficientes no estandarizados		Estadístico	p-valor	95,0% Intervalo de confianza para B	
	B	Error Estándar			Límite inferior	Límite superior
Modelo			F = 1,525	0,242		
Intercepto	0,560	0,122	t = 4,588	0,001	0,305	0,815
DG _{OL}	-1,540	2,317	t = -0,665	0,514	-6,373	3,293
DG _{AL}	-1,255	0,892	t = -1,407	0,175	-3,115	0,606

Variables predictoras: DG_{OL} y DG_{AL}. Variable dependiente: IPOL_{sil}

ANEXO 3. Coeficientes del ANOVA de la regresión lineal múltiple entre el índices de preferencia por el hábitat silvestre (**IP sil**) de *A. olivaceus* y densidades globales (**DG**) de *A. olivaceus* y *O. longicaudatus* para primavera. En “**negrita**” se resaltan los valores estadísticamente significativos.

	Coeficientes no estandarizados		Estadístico	p-valor	95,0% Intervalo de confianza para B	
	B	Error Estándar			Límite inferior	Límite superior
Modelo			F = 0,673	0,528		
Intercepto	0,702	0,271	t = 2,586	0,024	0,110	1,293
DG _{AO}	8,152	7,821	t = 1,042	0,318	-8,889	25,194
DG _{OL}	-3,770	5,262	t = -0,716	0,487	-15,235	7,696

Variables predictoras: DG_{AO} y DG_{OL}. Variable dependiente: IPAO_{sil}

ANEXO 4. Coeficientes del ANOVA de la regresión lineal múltiple entre el índices de preferencia por el hábitat silvestre (**IP sil**) de *A. olivaceus* y densidades globales (**DG**) de *A. olivaceus* y *A. longipilis* para primavera. En “**negrita**” se resaltan los valores estadísticamente significativos.

	Coeficientes no estandarizados		Estadístico	p-valor	95,0% Intervalo de confianza para B	
	B	Error Estándar			Límite inferior	Límite superior
Modelo			F = 2,309	0,142		
Intercepto	0,749	0,194	t = 3,855	0,002	0,326	1,173
DG _{AO}	9,471	6,988	t = 1,355	0,200	-5,754	24,697
DG _{AL}	-2,661	1,422	t = -1,872	0,086	-5,759	0,437

Variables predictoras: DG_{AO} y DG_{AL}. Variable dependiente: IPAO_{sil}

ANEXO 5. Coeficientes del ANOVA de la regresión lineal múltiple entre el índices de preferencia por el hábitat silvestre (**IP sil**) de *A. longipilis* y densidades globales (**DG**) de *A. longipilis* y *O. longicaudatus* para primavera. En “**negrita**” se resaltan los valores estadísticamente significativos.

	Coeficientes no estandarizados		Estadístico	p-valor	95,0% Intervalo de confianza para B	
	B	Error Estándar			Límite inferior	Límite superior
Modelo			F = 0,838	0,456		
Intercepto	0,939	0,165	t = 5,704	0,001	0,580	1,297
DG _{AL}	1,071	1,124	t = 0,953	0,359	-1,377	3,520
DG _{OL}	-3,987	3,399	t = -1,173	0,264	-11,393	3,420

Variables predictoras: DG_{AL} y DG_{OL}. Variable dependiente: IPAL_{sil}

ANEXO 6. Coeficientes del ANOVA de la regresión lineal múltiple entre el índices de preferencia por el hábitat silvestre (**IP sil**) de *A. longipilis* y densidades globales (**DG**) de *A. longipilis* y *A. olivaceus* para primavera. En “**negrita**” se resaltan los valores estadísticamente significativos.

	Coeficientes no estandarizados		Estadístico	p-valor	95,0% Intervalo de confianza para B	
	B	Error Estándar			Límite inferior	Límite superior
Modelo			F = 0,347	0,714		
Intercepto	0,790	0,135	t = 5,858	0,001	0,496	1,084
DG _{AL}	0,289	1,117	t = 0,259	0,800	-2,145	2,723
DG _{AO}	3,098	4,644	t = 0,667	0,517	-7,020	13,217

Variables predictoras: DG_{AL} y DG_{AO}. Variable dependiente: IPAL_{sil}

ANEXO 7. Coeficientes del ANOVA de la regresión lineal múltiple entre el índices de preferencia por el hábitat silvestre (**IP sil**) de *O. longicaudatus* y densidades globales (**DG**) de *O. longicaudatus* y *A. olivaceus* para verano. En “**negrita**” se resaltan los valores estadísticamente significativos.

	Coeficientes no estandarizados		Estadístico	p-valor	95,0% Intervalo de confianza para B	
	B	Error Estándar			Límite inferior	Límite superior
Modelo			F = 0,606	0,563		
Intercepto	0,836	0,266	t = 3,141	0,009	0,250	1,421
DG _{OL}	0,044	21,930	t = 0,002	0,998	-48,224	48,312
DG _{AO}	-16,321	14,825	t = -1,101	0,294	-48,951	16,309

Variables predictoras: DG_{OL} y DG_{AO}. Variable dependiente: IPOL_{sil}

ANEXO 8. Coeficientes del ANOVA de la regresión lineal múltiple entre el índices de preferencia por el hábitat silvestre (**IP sil**) de *O. longicaudatus* y densidades globales (**DG**) de *O. longicaudatus* y *A. longipilis* para verano. En “**negrita**” se resaltan los valores estadísticamente significativos.

	Coeficientes no estandarizados		Estadístico	p-valor	95,0% Intervalo de confianza para B	
	B	Error Estándar			Límite inferior	Límite superior
Modelo			F = 2,779	0,105		
Intercepto	0,787	0,201	t = 3,918	0,002	0,345	1,229
DG _{OL}	15,452	19,976	t = 0,774	0,455	-28,514	59,418
DG _{AL}	-4,841	2,053	t = -2,358	0,038	-9,361	-0,322

Variables predictoras: DG_{OL} y DG_{AL}. Variable dependiente: IPOL_{sil}

ANEXO 9. Coeficientes del ANOVA de la regresión lineal múltiple entre el índices de preferencia por el hábitat silvestre (**IP sil**) de *A. olivaceus* y densidades globales (**DG**) de *A. olivaceus* y *O. longicaudatus* para verano. En “**negrita**” se resaltan los valores estadísticamente significativos.

	Coeficientes no estandarizados		Estadístico	p-valor	95,0% Intervalo de confianza para B	
	B	Error Estándar			Límite inferior	Límite superior
Modelo			F = 3,725	0,058		
Intercepto	0,518	0,162	t = 3,198	0,008	0,162	0,875
DG _{AO}	25,171	9,827	t = 2,561	0,026	3,543	46,800
DG _{OL}	10,387	9,006	t = 1,153	0,273	-9,436	30,210

Variables predictoras: DG_{AO} y DG_{OL}. Variable dependiente: IPAO_{sil}

ANEXO 10. Coeficientes del ANOVA de la regresión lineal múltiple entre el índices de preferencia por el hábitat silvestre (**IP sil**) de *A. olivaceus* y densidades globales (**DG**) de *A. olivaceus* y *A. longipilis* para verano. En “**negrita**” se resaltan los valores estadísticamente significativos.

	Coeficientes no estandarizados		Estadístico	p-valor	95,0% Intervalo de confianza para B	
	B	Error Estándar			Límite inferior	Límite superior
Modelo			F = 3,107	0,085		
Intercepto	0,700	0,211	t = 3,319	0,007	0,236	1,164
DG _{AO}	20,334	11,524	t = 1,764	0,105	-5,030	45,698
DG _{AL}	-0,947	1,334	t = -0,710	0,492	-3,884	1,989

Variables predictoras: DG_{AO} y DG_{AL}. Variable dependiente: IPAO_{sil}

ANEXO 11. Coeficientes del ANOVA de la regresión lineal múltiple entre el índices de preferencia por el hábitat silvestre (**IP sil**) de *A. longipilis* y densidades globales (**DG**) de *A. longipilis* y *O. longicaudatus* para verano. En “**negrita**” se resaltan los valores estadísticamente significativos.

	Coeficientes no estandarizados		Estadístico	p-valor	95,0% Intervalo de confianza para B	
	B	Error Estándar			Límite inferior	Límite superior
Modelo			F = 5,033	0,023		
Intercepto	1,011	0,056	t = 18,001	0,001	0,891	1,132
DG _{AL}	-0,584	0,933	t = -0,626	0,541	-2,584	1,416
DG _{OL}	-14,750	6,538	t = -2,256	0,041	-28,772	-0,727

Variables predictoras: DG_{AL} y DG_{OL}. Variable dependiente: IPAL_{sil}

ANEXO 12. Coeficientes del ANOVA de la regresión lineal múltiple entre el índices de preferencia por el hábitat silvestre (**IP sil**) de *A. longipilis* y densidades globales (**DG**) de *A. longipilis* y *A. olivaceus* para verano. En “**negrita**” se resaltan los valores estadísticamente significativos.

	Coeficientes no estandarizados		Estadístico	p-valor	95,0% Intervalo de confianza para B	
	B	Error Estándar			Límite inferior	Límite superior
Modelo			F = 2,027	0,169		
Intercepto	1,026	0,078	t = 13,085	0,001	0,858	1,194
DG _{AL}	-1,740	0,900	t = -1,933	0,074	-3,670	0,191
DG _{AO}	-2,888	5,092	t = -0,567	0,580	-13,808	8,032

Variables predictoras: DG_{AL} y DG_{AO}. Variable dependiente: IPAL_{sil}

ANEXO 13. Coeficientes del ANOVA de la regresión lineal múltiple entre el índices de preferencia por el hábitat silvestre (**IP sil**) de *O. longicaudatus* y densidades globales (**DG**) de *O. longicaudatus* y *A. olivaceus* para otoño. En “**negrita**” se resaltan los valores estadísticamente significativos.

	Coeficientes no estandarizados		Estadístico	p-valor	95,0% Intervalo de confianza para B	
	B	Error Estándar			Límite inferior	Límite superior
Modelo			F = 0,060	0,942		
Intercepto	0,858	0,139	t = 6,177	0,001	0,548	1,167
DG _{OL}	-0,465	1,536	t = -0,302	0,768	-3,888	2,958
DG _{AO}	1,282	4,458	t = 0,288	0,780	-8,651	11,215

Variables predictoras: DG_{OL} y DG_{AO}. Variable dependiente: IPOL_{sil}

ANEXO 14. Coeficientes del ANOVA de la regresión lineal múltiple entre el índices de preferencia por el hábitat silvestre (**IP sil**) de *O. longicaudatus* y densidades globales (**DG**) de *O. longicaudatus* y *A. longipilis* para otoño. En “**negrita**” se resaltan los valores estadísticamente significativos.

	Coeficientes no estandarizados		Estadístico	p-valor	95,0% Intervalo de confianza para B	
	B	Error Estándar			Límite inferior	Límite superior
Modelo			F = 0,805	0,474		
Intercepto	0,950	0,123	t = 7,699	0,001	0,675	1,225
DG _{OL}	0,154	1,320	t = 0,117	0,909	-2,787	3,095
DG _{AL}	-1,021	0,815	t = -1,252	0,239	-2,838	0,796

Variables predictoras: DG_{OL} y DG_{AL}. Variable dependiente: IPOL_{sil}

ANEXO 15. Coeficientes del ANOVA de la regresión lineal múltiple entre el índices de preferencia por el hábitat silvestre (**IP sil**) de *A. olivaceus* y densidades globales (**DG**) de *A. olivaceus* y *O. longicaudatus* para otoño. En “**negrita**” se resaltan los valores estadísticamente significativos.

	Coeficientes no estandarizados		Estadístico	p-valor	95,0% Intervalo de confianza para B	
	B	Error Estándar			B	Error Estándar
Modelo			F = 0,264	0,771		
Intercepto	0,768	0,168	t = 4,566	0,001	0,407	1,129
DG _{AO}	-1,734	4,085	t = -0,425	0,678	-10,496	7,027
DG _{OL}	1,102	1,599	t = 0,690	0,502	-2,327	4,531

Variables predictoras: DG_{AO} y DG_{OL}. Variable dependiente: IPAO_{sil}

ANEXO 16. Coeficientes del ANOVA de la regresión lineal múltiple entre el índices de preferencia por el hábitat silvestre (**IP sil**) de *A. olivaceus* y densidades globales (**DG**) de *A. olivaceus* y *A. longipilis* para otoño. En “**negrita**” se resaltan los valores estadísticamente significativos.

	Coeficientes no estandarizados		Estadístico	p-valor	95,0% Intervalo de confianza para B	
	B	Error Estándar			B	Error Estándar
Modelo			F = 1,386	0,282		
Intercepto	0,883	0,170	t = 5,203	0,001	0,519	1,247
DG _{AO}	-0,692	3,635	t = -0,190	0,852	-8,488	7,103
DG _{AL}	-1,338	0,813	t = -1,646	0,122	-3,081	0,405

Variables predictoras: DG_{AO} y DG_{AL}. Variable dependiente: IPAO_{sil}

ANEXO 17. Coeficientes del ANOVA de la regresión lineal múltiple entre el índices de preferencia por el hábitat silvestre (**IP sil**) de *A. longipilis* y densidades globales (**DG**) de *A. longipilis* y *O. longicaudatus* para otoño. En “**negrita**” se resaltan los valores estadísticamente significativos.

	Coeficientes no estandarizados		Estadístico	p-valor	95,0% Intervalo de confianza para B	
	B	Error Estándar			Límite inferior	Límite superior
Modelo			F = 0,051	0,951		
Intercepto	0,894	0,122	t = 7,329	0,001	0,622	1,166
DG _{AL}	-0,216	0,701	t = -0,308	0,764	-1,779	1,347
DG _{OL}	0,097	1,001	t = 0,097	0,925	-2,133	2,327

Variables predictoras: DG_{AL} y DG_{OL}. Variable dependiente: IPAL_{sil}

ANEXO 18. Coeficientes del ANOVA de la regresión lineal múltiple entre el índices de preferencia por el hábitat silvestre (**IP sil**) de *A. longipilis* y densidades globales (**DG**) de *O. longicaudatus* y *A. longipilis* para otoño. En “**negrita**” se resaltan los valores estadísticamente significativos.

	Coeficientes no estandarizados		Estadístico	p-valor	95,0% Intervalo de confianza para B	
	B	Error Estándar			Límite inferior	Límite superior
Modelo			F = 0,245	0,788		
Intercepto	0,879	00,116	t = 7,579	0,001	0,620	1,137
DG _{AL}	-0,359	0,726	t = -0,494	0,632	-1,976	1,258
DG _{AO}	1,555	2,478	t = 0,628	0,544	-3,967	7,078

Variables predictoras: DG_{AL} y DG_{AO}. Variable dependiente: IPAL_{sil}

ANEXO 19. Coeficientes del ANOVA de la regresión lineal múltiple entre el índices de preferencia por el hábitat silvestre (**IP sil**) de *O. longicaudatus* y densidades globales (**DG**) de *O. longicaudatus* y *A. olivaceus* para invierno. En “**negrita**” se resaltan los valores estadísticamente significativos.

	Coeficientes no estandarizados		Estadístico	p-valor	95,0% Intervalo de confianza para B	
	B	Error Estándar			Límite inferior	Límite superior
Modelo			F = 0,544	0,588		
Intercepto	0,639	0,091	t = 6,984	0,001	0,448	0,829
DG _{OL}	-0,034	0,260	t = -0,130	0,897	-0,574	0,506
DG _{AO}	-2,680	2,598	t = -1,032	0,314	-8,083	2,723

Variables predictoras: DG_{OL} y DG_{AO}. Variable dependiente: IPOL_{sil}

ANEXO 20. Coeficientes del ANOVA de la regresión lineal múltiple entre el índices de preferencia por el hábitat silvestre (**IP sil**) de *O. longicaudatus* y densidades globales (**DG**) de *O. longicaudatus* y *A. longipilis* para invierno. En “**negrita**” se resaltan los valores estadísticamente significativos.

	Coeficientes no estandarizados		Estadístico	p-valor	95,0% Intervalo de confianza para B	
	B	Error Estándar			Límite inferior	Límite superior
Modelo			F = 0,317	0,732		
Intercepto	0,645	0,104	t = 6,218	0,001	0,429	0,860
DG _{OL}	-0,100	0,273	t = -0,367	0,718	-0,669	0,468
DG _{AL}	-1,131	1,447	t = -0,781	0,443	-4,140	1,879

Variables predictoras: DG_{OL} y DG_{AL}. Variable dependiente: IPOL_{sil}

ANEXO 21. Coeficientes del ANOVA de la regresión lineal múltiple entre el índices de preferencia por el hábitat silvestre (**IP sil**) de *A. olivaceus* y densidades globales (**DG**) de *A. olivaceus* y *O. longicaudatus* para invierno. En “**negrita**” se resaltan los valores estadísticamente significativos.

	Coeficientes no estandarizados		Estadístico	p-valor	95,0% Intervalo de confianza para B	
	B	Error Estándar			Límite inferior	Límite superior
Modelo			F = 0,799	0,472		
Intercepto	0,509	0,178	t = 2,860	0,014	0,121	0,897
DG _{AO}	4,968	4,439	t = 1,119	0,285	-4,704	14,640
DG _{OL}	0,189	0,685	t = 0,277	0,787	-1,303	1,682

Variables predictoras: DG_{AO} y DG_{OL}. Variable dependiente: IPAO_{sil}

ANEXO 22. Coeficientes del ANOVA de la regresión lineal múltiple entre el índices de preferencia por el hábitat silvestre (**IP sil**) de *A. olivaceus* y densidades globales (**DG**) de *A. olivaceus* y *A. longipilis* para invierno. En “**negrita**” se resaltan los valores estadísticamente significativos.

	Coeficientes no estandarizados		Estadístico	p-valor	95,0% Intervalo de confianza para B	
	B	Error Estándar			Límite inferior	Límite superior
Modelo			F = 1,051	0,380		
Intercepto	0,588	0,181	t = 3,247	0,007	0,193	0,982
DG _{AO}	5,878	4,288	t = 1,371	0,196	-3,464	15,221
DG _{AL}	-2,199	3,039	t = -0,723	0,483	-8,821	4,423

Variables predictoras: DG_{AO} y DG_{AL}. Variable dependiente: IPAO_{sil}

ANEXO 23. Coeficientes del ANOVA de la regresión lineal múltiple entre el índices de preferencia por el hábitat silvestre (**IP sil**) de *A. longipilis* y densidades globales (**DG**) de *A. longipilis* y *O. longicaudatus* para invierno. En “**negrita**” se resaltan los valores estadísticamente significativos.

	Coeficientes no estandarizados		Estadístico	p-valor	95,0% Intervalo de confianza para B	
	B	Error Estándar			Límite inferior	Límite superior
Modelo			F = 1,049	0,380		
Intercepto	0,954	0,079	t = 12,064	0,001	0,782	1,126
DG _{AL}	-1,190	0,897	t = -1,326	0,209	-3,146	0,765
DG _{OL}	0,140	0,362	t = 0,386	0,706	-0,649	0,929

Variables predictoras: DG_{AL} y DG_{OL}. Variable dependiente: IPAL_{sil}

ANEXO 24. Coeficientes del ANOVA de la regresión lineal múltiple entre el índices de preferencia por el hábitat silvestre (**IP sil**) de *A. longipilis* y densidades globales (**DG**) de *A. longipilis* y *A. olivaceus* para invierno. En “**negrita**” se resaltan los valores estadísticamente significativos.

	Coeficientes no estandarizados		Estadístico	p-valor	95,0% Intervalo de confianza para B	
	B	Error Estándar			Límite inferior	Límite superior
Modelo			F = 0,962	0,410		
Intercepto	0,972	0,078	t = 12,461	0,001	0,802	1,141
DG _{AL}	-1,241	0,899	t = -1,381	0,193	-3,200	0,717
DG _{AO}	-0,022	1,530	t = -0,014	0,989	-3,356	3,313

Variables predictoras: DG_{AL} y DG_{AO}. Variable dependiente: IPAL_{sil}

ANEXO 25. Estimadores de los parámetros del modelo cuadrático para *O. longicaudatus* durante la temporada de primavera (**n**: tamaño muestral, **Den**: densidad, **EE**: error estándar, **IC**: intervalo de confianza). En “**negrita**” se resaltan los valores estadísticamente significativos.

n = 23	B	EE de B	t gl = 21	p-valor	Lim. inf. IC	Lim. sup. IC	AIC
Den OL ²	-0,019	0,006	-3,221	0,004	-0,031	-0,007	32,74
Den OL	0,261	0,050	5,228	0,001	0,157	0,365	

ANEXO 26. Estimadores de los parámetros del modelo lineal para *O. longicaudatus* durante la temporada de primavera (**n**: tamaño muestral, **Den**: densidad, **EE**: error estándar). En “**negrita**” se resaltan los valores estadísticamente significativos.

n = 23	B	EE de B	t gl = 21	p-valor	AIC
Intercepto	0,756	0,072	10,474	0,001	-0,09
Den OL	-0,016	0,016	-0,963	0,346	

ANEXO 27. Estimadores de los parámetros del modelo cuadrático para *O. longicaudatus* durante la temporada de verano (**n**: tamaño muestral, **Den**: densidad, **EE**: error estándar, **IC**: intervalo de confianza). En “**negrita**” se resaltan los valores estadísticamente significativos.

n = 14	B	EE de B	t gl = 12	p-valor	Lim. inf. IC	Lim. sup. IC	AIC
Den OL ²	1,153	0,404	2,853	0,016	0,263	2,043	35,25
Den OL	-0,579	0,368	-1,572	0,144	-1,389	0,231	

ANEXO 28. Estimadores de los parámetros del modelo lineal para *O. longicaudatus* durante la temporada de verano (**n**: tamaño muestral, **Den**: densidad, **EE**: error estándar). En “**negrita**” se resaltan los valores estadísticamente significativos.

n = 14	B	EE de B	t gl = 12	p-valor	AIC
Intercepto	0,919	0,029	32,000	0,001	-19,38
Den OL	-0,143	0,051	-2,806	0,016	

ANEXO 29. Estimadores de los parámetros del modelo cuadrático para *O. longicaudatus* durante la temporada de otoño (**n**: tamaño muestral, **Den**: densidad, **EE**: error estándar, **IC**: intervalo de confianza). En “**negrita**” se resaltan los valores estadísticamente significativos.

n = 13	B	EE de B	t gl = 11	p-valor	Lim. inf. IC	Lim. sup. IC	AIC
Den OL ²	-0,009	0,003	-2,823	0,017	-0,016	-0,002	30,06
Den OL	0,241	0,068	3,545	0,005	0,091	0,390	

ANEXO 30. Estimadores de los parámetros del modelo lineal para *O. longicaudatus* durante la temporada de otoño (**n**: tamaño muestral, **Den**: densidad, **EE**: error estándar). En “**negrita**” se resaltan los valores estadísticamente significativos.

n = 13	B	EE de B	t gl = 11	p-valor	AIC
Intercepto	0,972	0,046	21,148	0,001	-11,34
Den OL	-0,010	0,006	-1,793	0,100	

ANEXO 31. Estimadores de los parámetros del modelo cuadrático para *O. longicaudatus* durante la temporada de invierno (**n**: tamaño muestral, **Den**: densidad, **EE**: error estándar, **IC**: intervalo de confianza). En “**negrita**” se resaltan los valores estadísticamente significativos.

n = 24	B	EE de B	t gl = 22	p-valor	Lim. inf. IC	Lim. sup. IC	AIC
Den OL ²	-0,000	0,000	-2,303	0,031	-0,001	0,000	48,93
Den OL	0,033	0,011	3,125	0,005	0,011	0,055	

ANEXO 32. Estimadores de los parámetros del modelo lineal para *O. longicaudatus* durante la temporada de invierno (**n**: tamaño muestral, **Den**: densidad, **EE**: error estándar). En “**negrita**” se resaltan los valores estadísticamente significativos.

n = 24	B	EE de B	t gl = 22	p-valor	AIC
Intercepto	0,767	0,048	15,856	0,001	-6,37
Den OL	-0,004	0,002	-2,287	0,032	

ANEXO 33. Estimadores de los parámetros del modelo cuadrático para *A. olivaceus* durante la temporada de primavera (**n**: tamaño muestral, **Den**: densidad, **EE**: error estándar, **IC**: intervalo de confianza).

n = 15	B	EE de B	t gl = 13	p-valor	Lim. inf. IC	Lim. sup. IC	AIC
Den AO ²	0,002	0,088	0,026	0,980	-0,187	0,192	43,98
Den AO	0,201	0,310	0,648	0,528	-0,469	0,871	

ANEXO 34. Estimadores de los parámetros del modelo lineal para *A. olivaceus* durante la temporada de primavera (**n**: tamaño muestral, **Den**: densidad, **EE**: error estándar). En “**negrita**” se resaltan los valores estadísticamente significativos.

n = 15	B	EE de B	t gl = 13	p-valor	AIC
Intercepto	0,998	0,036	28,099	0,001	-17,85
Den AO	-0,091	0,020	-4,439	0,001	

ANEXO 35. Estimadores de los parámetros del modelo cuadrático para *A. olivaceus* durante la temporada de otoño (**n**: tamaño muestral, **Den**: densidad, **EE**: error estándar, **IC**: intervalo de confianza). En “**negrita**” se resaltan los valores estadísticamente significativos.

n = 17	B	EE de B	t gl = 15	p-valor	Lim. inf. IC	Lim. sup. IC	AIC
Den AO ²	-0,040	0,020	-2,016	0,062	-0,083	0,002	36,12
Den AO	0,410	0,125	3,269	0,005	0,143	0,677	

ANEXO 36. Estimadores de los parámetros del modelo lineal para *A. olivaceus* durante la temporada de otoño (**n**: tamaño muestral, **Den**: densidad, **EE**: error estándar). En “**negrita**” se resaltan los valores estadísticamente significativos.

n = 17	B	EE de B	t gl = 15	p-valor	AIC
Intercepto	0,919	0,071	12,874	0,001	-2,12
Den AO	-0,016	0,020	-0,811	0,430	

ANEXO 37. Estimadores de los parámetros del modelo cuadrático para *A. olivaceus* durante la temporada de invierno (**n**: tamaño muestral, **Den**: densidad, **EE**: error estándar, **IC**: intervalo de confianza).

n = 15	B	EE de B	t gl = 13	p-valor	Lim. inf. IC	Lim. sup. IC	AIC
Den AO ²	-0,011	0,026	-0,412	0,687	-0,067	0,046	43,05
Den AO	0,214	0,200	1,069	0,305	-0,218	0,645	

ANEXO 38. Estimadores de los parámetros del modelo lineal para *A. olivaceus* durante la temporada de invierno (**n**: tamaño muestral, **Den**: densidad, **EE**: error estándar). En “**negrita**” se resaltan los valores estadísticamente significativos.

n = 15	B	EE de B	t gl = 13	p-valor	AIC
Intercepto	0,964	0,051	18,969	0,001	-7,09
Den AO	-0,020	0,016	-1,262	0,229	

ANEXO 39. Estimadores de los parámetros del modelo cuadrático para *A. longipilis* durante la temporada de primavera (**n**: tamaño muestral, **Den**: densidad, **EE**: error estándar, **IC**: intervalo de confianza). En “**negrita**” se resaltan los valores estadísticamente significativos.

n = 15	B	EE de B	t gl = 13	p-valor	Lim. inf. IC	Lim. sup. IC	AIC
Den AL ²	-0,008	0,005	-1,752	0,103	-0,018	0,002	31,33
Den AL	0,179	0,070	2,557	0,024	0,028	0,330	

ANEXO 40. Estimadores de los parámetros del modelo lineal para *A. longipilis* durante la temporada de primavera (**n**: tamaño muestral, **Den**: densidad, **EE**: error estándar). En “**negrita**” se resaltan los valores estadísticamente significativos.

n = 15	B	EE de B	t gl = 13	p-valor	AIC
Intercepto	1,022	0,064	15,927	0,001	-10,96
Den AL	-0,013	0,006	-2,321	0,037	

ANEXO 41. Estimadores de los parámetros del modelo cuadrático para *A. longipilis* durante la temporada de verano (**n**: tamaño muestral, **Den**: densidad, **EE**: error estándar, **IC**: intervalo de confianza). En “**negrita**” se resaltan los valores estadísticamente significativos.

n = 17	B	EE de B	t gl = 15	p-valor	Lim. inf. IC	Lim. sup. IC	AIC
Den AL ²	-0,014	0,009	-1,582	0,134	-0,033	0,005	41,37
Den AL	0,237	0,100	2,356	0,033	0,023	0,450	

ANEXO 42. Estimadores de los parámetros del modelo lineal para *A. longipilis* durante la temporada de verano (**n**: tamaño muestral, **Den**: densidad, **EE**: error estándar). En “**negrita**” se resaltan los valores estadísticamente significativos.

n = 17	B	EE de B	t gl = 15	p-valor	AIC
Intercepto	0,991	0,058	16,977	0,001	-6,96
Den AL	-0,022	0,009	-2,402	0,030	

ANEXO 43. Estimadores de los parámetros del modelo cuadrático para *A. longipilis* durante la temporada de otoño (**n**: tamaño muestral, **Den**: densidad, **EE**: error estándar, **IC**: intervalo de confianza). En “**negrita**” se resaltan los valores estadísticamente significativos.

n = 13	B	EE de B	t gl = 11	p-valor	Lim. inf. IC	Lim. sup. IC	AIC
Den AL ²	-0,003	0,001	-3,435	0,006	-0,004	-0,001	21,63
Den AL	0,109	0,022	5,012	0,001	0,061	0,157	

ANEXO 44. Estimadores de los parámetros del modelo lineal para *A. longipilis* durante la temporada de otoño (**n**: tamaño muestral, **Den**: densidad, **EE**: error estándar). En “**negrita**” se resaltan los valores estadísticamente significativos.

n = 13	B	EE de B	t gl = 11	p-valor	AIC
Intercepto	0,963	0,086	11,163	0,001	-1,52
Den AL	-0,008	0,006	-1,401	0,189	

ANEXO 45. Estimadores de los parámetros del modelo cuadrático para *A. longipilis* durante la temporada de invierno (**n**: tamaño muestral, **Den**: densidad, **EE**: error estándar, **IC**: intervalo de confianza). En “**negrita**” se resaltan los valores estadísticamente significativos.

n = 15	B	EE de B	t gl = 13	p-valor	Lim. inf. IC	Lim. sup. IC	AIC
Den AL ²	-0,010	0,007	-1,422	0,179	-0,024	0,005	37,23
Den AL	0,192	0,085	2,255	0,042	0,008	0,376	

ANEXO 46. Estimadores de los parámetros del modelo lineal para *A. longipilis* durante la temporada de invierno (**n**: tamaño muestral, **Den**: densidad, **EE**: error estándar). En “**negrita**” se resaltan los valores estadísticamente significativos.

n = 15	B	EE de B	t gl = 13	p-valor	AIC
Intercepto	0,959	0,067	14,351	0,001	-2,93
Den AL	-0,017	0,010	-1,757	0,102	
