



Uso del espacio y dinámica poblacional de
Oligoryzomys longicaudatus en el valle Lago
Rivadavia (Provincia de Chubut), área endémica de
Síndrome Pulmonar por Hantavirus (SPH).



Tesis presentada para optar al grado de Doctor en Ciencias Biológicas.

Biól. JUAN, Ernesto E.

Universidad Nacional de Río Cuarto.

Facultad de Ciencias Exactas, Físico-Químicas y Naturales
Departamento de Ciencias Naturales .

2015.



JUAN, ERNESTO E.

Res del exparte y dimensión publicitaria de la legislación transnacional en el veintiuno

2015

74405



Tesis Doctoral
Doctorado en Ciencias Biológicas



Biól. JUAN, Ernesto E.

Directora: Dra. Provensal, M. Cecilia .
Co-directora: Dra. Steinmann, Andrea R.




COMISIÓN ASESORA Y EVALUADORA DE TESIS

▪ Dra. Hodara, Karina (**UBA**)



▪ Dr. Kittlein, Marcelo (**UNMDP**)



▪ Dr. Ojeda, Ricardo (**IADIZA; CCT-Mendoza.**)



Universidad Nacional de Río Cuarto.

Facultad de Ciencias Exactas, Físico-Químicas y Naturales
Departamento de Ciencias Naturales .

Año: 2015.

T. 986

MF.
Clasif:
T. 986

ÍNDICE DE CONTENIDOS

Agradecimientos.....	VI
Resumen	IX
Abstract	XI
1. INTRODUCCIÓN.....	1
1.1 Uso del espacio	1
1.1.1 Área de acción:.....	2
1.1.2 Solapamiento de áreas de acción.....	4
1.1.3 Sistemas de apareamiento.....	5
1.1.4 Dispersión.....	10
1.1.5 Respuestas espaciales en relación a la densidad poblacional	12
1.2 Estimación del uso del espacio en pequeños roedores.	15
1.3 Antecedentes de la especie.....	17
1.3.1 <i>Oligoryzomys longicaudatus</i> y síndrome pulmonar por Hantavirus (SPH).	22
1.4 Hipótesis y predicciones.....	25
1.4.1 Hipótesis y predicciones del sistema de apareamiento de <i>Oligoryzomys longicaudatus</i>	25
1.4.2 Hipótesis y predicciones de las respuestas espaciales de <i>Oligoryzomys longicaudatus</i> al incremento de la densidad poblacional.....	26
1.4.3 Hipótesis y predicción sobre la transmisión y mantenimiento del virus Andes en relación a la dispersión del huésped.	27
1.5 Objetivos generales y específicos	28
1.5.1 Objetivo general	28
1.5.2 Objetivos específicos:.....	28
2 ÁREA DE ESTUDIO:.....	29
2.1 Registros climáticos locales, obtenidos para el período de muestreo.....	36

3	USO DEL ESPACIO Y SISTEMA DE APAREAMIENTO DE <i>OLIGORYZOMYS LONGICAUDATUS</i> : UN ESTUDIO DE CAPTURA, MARCADO Y RECAPTURA.	39
3.1	Materiales y Métodos	39
3.1.1	Primer dispositivo de muestreo	40
3.1.2	Segundo dispositivo de muestreo	41
3.1.3	Procesamiento de los animales.....	44
3.1.4	Procesamiento de muestras genéticas	45
3.1.5	Estimación de la densidad.....	46
3.1.6	Identificación de clases etarias	47
3.1.7	Tasa sexual (TS) y Tasa sexual operativa (TSO)	47
3.1.8	Uso del espacio.....	48
3.1.8.1	Área de Acción (aa)	48
3.1.8.2	Solapamiento de las áreas de acción (Saa)	49
3.1.8.3	Dispersión.....	50
3.1.9	Dimorfismo sexual.....	51
3.2	Análisis estadísticos.....	51
3.3	Resultados	53
3.3.1	Ensamble y abundancia poblacionales.....	53
3.3.2	Densidad poblacional de <i>Oligoryzomys longicaudatus</i>	57
3.3.3	Estructura etaria.....	57
3.3.4	Tasa sexual (TS) y tasa sexual operativa (TSO).....	59
3.3.5	Uso del espacio.....	60
3.3.5.1	Configuración y tamaño de áreas de acción	61
3.3.5.2	Tamaño de área de acción (Estimaciones realizadas a partir del primer dispositivo de muestreo).....	62
3.3.5.3	Configuración y tamaño de área de acción (Estimaciones realizadas a partir del segundo dispositivo de muestreo).	63
3.3.5.4	Solapamiento de las áreas de acción	71

3.3.5.5	Dispersión.....	75
3.3.5.6	Dimorfismo sexual.....	81
3.4	Discusión	84
4	USO DEL ESPACIO Y SISTEMA DE APAREAMIENTO DE <i>OLIGORYZOMYS LONGICAUDATUS</i> : UN ESTUDIO DE RADIO TELEMETRÍA.....	89
4.1	Materiales y métodos:	89
4.2	Seguimiento de roedores por radio telemetría	89
4.2.1	Uso del espacio.....	93
4.2.1.1	Área de Acción (aa)	93
4.2.1.2	Dispersión.....	94
4.2.2	Análisis estadístico	94
4.3	Resultados	96
4.3.1	Comparación de las estimaciones de tamaño de área de acción obtenidas a través de Captura, Marcado y Recaptura (CMR) y radio-telemetría.	115
4.4	Discusión	121
5	PREVALENCIA DE INFECCIÓN PARA VIRUS ANDES	126
5.1	Materiales y métodos:	126
5.1.1	Procesamiento de muestras de sangre y determinación de anticuerpos.....	126
5.1.2	Análisis estadísticos.....	126
5.2	Resultados	128
5.3	Discusión	137
6	CONCLUSIONES GENERALES.....	142
7	BIBLIOGRAFÍA.....	144

Jamás dije que sería fácil o sencillo... solo decía que valía la pena.

“No hay absoluto. Todo se cambia, todo se mueve,
todo revoluciona, todo vuela y se va”
(Frida Kahlo)

A mis viejos y hermanos

Y a mí **Patagonia querida**, tierra de ensueños que gracias a esta profesión conocí. Lugar donde se forja una gran paz interior. Lugar de libertad. Un lugar tan bello que es difícil describir con simples palabras, sólo se entiende a través de sensaciones... viviéndola. Es ese lugar donde la montaña te contiene, pero también te marca el límite. Donde sus ríos y lagos te transmiten calma. Donde uno siente que se va, pero sin la necesidad de moverse del lugar. Es donde los ojos se te pierden en aquella vasta inmensidad; y es "ese" preciso lugar en donde uno no distingue entre un sueño y esa hermosa realidad...

AGRADECIMIENTOS

Esta tesis incluye mucho más que los datos y resultados que se observan. Este trabajo incluyó muchas horas, días, semanas y meses, de fracasos y momentos de aciertos y satisfacciones... Involucró muchas horas de campo y de gabinete, de condiciones climáticas cambiantes, frío, lluvia, nieve, sol, calor, tábanos, espinas, largas horas de ayuno, noches largas y heladas siguiendo a los ratones con collar (en la plena oscuridad de la luna nueva), momentos de imprevistos, de trabas o “palos en la rueda”, de stress, stress y más stress y por supuesto, momentos de mucha satisfacción, de inmensos e invaluable aprendizajes. Sin duda involucró una parte importante de mí... no solo de tiempo, sino de emociones y de decisiones, alguna de las cuales generaron pérdidas enormes y también aprendizajes, sobre todo desde lo personal... Este camino constituyo, sin dudas, otro paso importante en donde siempre ha prevalecido la constancia y el esfuerzo.

En esta experiencia doctoral hay sin dudas personas e instituciones a las cuales les debo mi enorme gratitud ya que sin su aporte, este trabajo no hubiese sido posible, y también hay quienes lo merecen porque sin su contención, su cariño, compañía y sostén durante estos *4 años y meses*, pero sobre todo, durante los momentos de crisis, de dudas y principalmente en las cuestiones emocionales, ahí estuvieron sin soltar la mano... sé que sin ellos nunca hubiese logrado esta meta, ya que muchas veces me faltaba un empujón y por suerte hay gente que ahí supo estar... a los cuales se los agradezco inmensamente.

Ante todo me gustaría empezar por agradecerles a mis directores de tesis, Dra. M. Cecilia Provensal, Dr. Jaime Polop y Dra. Andrea Steinmann, por su dirección, confianza y, sobre todo, por *la libertad* que me dieron para tomar decisiones y trabajar, por brindarme todas las herramientas necesarias para poder lograr esta tesis, por sus asesoramientos académicos, y lógicamente por brindarme el espacio y los recursos imprescindibles para poder lograr esta meta. Además quisiera agradecer a todos aquellos que participaron en el proyecto de FONCYT, ya que esta tesis se originó gracias al mismo, a pesar que luego con los primeros muestreos de campo, este trabajo sufrió varios cambios respecto al proyecto original.

A Andrea Steinmann quiero agradecerle, especialmente, su desinteresada ayuda y su apoyo durante todo el trabajo diario, mostrándose accesible en todo momento para resolver las dudas y problemas que han surgido, como también por su amplia transferencia de conocimiento.

A Rick Douglass y Amy Kuenzi por la gran experiencia profesional vivida en Montana, estoy inmensamente agradecido a ellos por todo el conocimiento y experiencia que me han transferido, desde el manipuleo de animales al uso de las medidas de bioseguridad, entre tantos otros!!! Como así también, por todas las trampas que me han regalado. Han sido, sin duda, una guía indiscutible de mis primeros pasos ratoniles. Y también quisiera agradecerles su buena predisposición

para corregir publicaciones y facilitarme material de lectura. To Rick Douglass and Amy Kuenzi for the great professional experience that I've lived in Montana. It was key for my thesis. I am immensely grateful for all the knowledge and experience they have given me (like handling of small mammals, use of biosecurity measures, among many others). They were an undeniable guide in my first steps with mice. Thank you very much!!!

A la comisión asesora Dra. Karina Hodara, Dr. Marcelo Kittlein y Dr. Ricardo Ojeda, por los comentarios y sugerencias durante el transcurso de esta tesis, por la buena predisposición que han tenido siempre para viajar en cada defensa de informe y en la defensa final, dejando a sus familias e invirtiendo muchas horas para poder brindarme sus comentarios, sugerencias y consideraciones, las cuales han sido de gran utilidad para mi formación. También me gustaría agradecerles las palabras de aliento que han tenido en cada defensa de los informes, las cuales han ayudado mucho. Gracias, muchas gracias!!!

A todos aquellos que me han ayudado en el trabajo de campo: Flor Piacenza, Gonzalo Molina, Belén Avila, Pablo Gaspero, M. Laura Gelin, M. Laura Isturiz, Carmen López, Gino D'Agostino, Romina Bufarini, Ignacio Sedano, Natalia Ortiz, Bruno San Martín, Francisco Polop y Fabián Argel quienes no solo han tenido que soportar un arduo trabajo bajo las condiciones climáticas cambiantes de Patagonia, sino también por momentos mi stress o ansiedad... No tengo más que palabras de agradecimiento a todos ustedes!!!. A Marcos Torres, quien arregló las trampas cada vez que se estropeaban en el campo.

Quiero agradecer a todo el **personal de la Ea. Los Murmullos**, encargados, caseros, cocineras, personal de taller, de carpintería, parquizadores, ganaderos, agricultores, **a todos los empleados TODOS**, no solo por su ayuda, sino sobre todo por abrirnos las puertas de su lugar, por compartir con nosotros (mate y torta fritas/pastafrolas por medio) sus experiencias, sus conocimientos, sus historias de vida. También quisiera hacer un agradecimiento muy especial para **Matías Amaturi** y **Jimena Fraifer** quienes nos trataron como si fuésemos amigos de toda la vida, siempre brindándonos y facilitándonos todo, haciéndonos súper ameno el laburo. No tengo más que palabras de agradecimiento a todos ellos, sinceramente mil gracias!!!

Agradezco a los dueños de la Estancia Los Murmullos, Dr. Hugo Sigma y Dra. Silvia Gold, y a Marcelo Abril (Fundación Mundo Sano) quienes permitieron el ingreso a la Estancia y nos facilitaron todas las comodidades para el desarrollo de las actividades de campo, además de brindarnos hospedaje para poder trabajar de una manera muy cómoda, segura y tranquila.

A los que me han ayudado con los "benditos scripts del R" Paula Escudero, José Coda, Florencia Bonatto, Marcelo Kittlein, como también a Florencia Spirito con quien compartí una hermosa experiencia en Ñacuñan siguiendo a ratones con collar, experiencia que fue de enorme utilidad para mi trabajo de campo.

A mis compañeros y amigos que han sido un gran sostén en este camino, y a los que he torturado más de una vez: Florencia Piacenza, Ivana Simone, José Coda, Pablo Grenat, Vanesa Serafini, Belén Avila, Daniela Gómez, José Priotto, Sebastián Gómez, Gonzalo Molina, Alejandro Alterman, Natalia Radovani, José Bonaccorso, los peques juninenses que tanto extraño (Emma, Luca y Mica), entre, por suerte, tantas otras personas; ya que considero que *la mayoría* de los que han tenido alguna relación conmigo durante estos 4 años merecen mi agradecimiento, pues sin duda de una u otra manera han estado.

A mis hermanos (en orden cronológico: Analía, Víctor, Andrea, Camila y Marcos), que siempre están, muchas veces sin saber y/o entender bien que es lo que hago, pero al momento de dar una mano son las de ellos las que JAMÁS desaparecen!!!

Pero el mayor de mis agradecimientos se lo debo a mis padres: **Margarita y Daniel**, por apoyarme en todas las decisiones que he tomado a lo largo de la vida, hayan sido buenas o malas, y especialmente por enseñarme a luchar por lo que quiero y a terminar lo que he empezado. Siempre han confiado en mi capacidad animándome a seguir, por eso esta tesis se las dedico a ellos. Sin ellos nunca habría, ni siquiera, empezado esta Tesis Doctoral.

Quisiera expresar también mi enorme gratitud a las instituciones que hicieron posible este trabajo:

- Al Fondo para la Investigación Científica y Tecnológica (**FONCYT**) y al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (**CONICET**) por el soporte económico recibido para la realización del presente trabajo.
- A la Universidad Nacional de Río Cuarto (**UNRC**) que me brindó el espacio y los recursos humanos para mi formación de postgrado.
- Al Instituto Nacional de Enfermedades Virales Humanas “**INEVH**”-Dr. Julio I. Maiztegui por el análisis de las muestras de Sangre (especialmente a Noemí Pini, Gladys Calderón y Silvana Levis)
- A la Cátedra de genética de poblaciones de la Universidad Nacional de Córdoba (**UNC**) por el procesamiento de las muestras genéticas.
- Al Centro de Información Meteorológica (**CIA**) del Servicio Meteorológico Nacional, perteneciente al Ministerio de Defensa, Secretaría de Ciencia, Tecnología y Producción para la Defensa, por los datos meteorológicos brindados.

Gracias a la Universidad Pública y Gratuita y a todas las personas que luchan y lucharon para que permanezca en este estado.

RESUMEN

El presente trabajo aporta información sobre distintos aspectos de la dinámica espacial de la especie huésped del virus Andes, *O. longicaudatus*, que contribuyen al conocimiento y al entendimiento de la dinámica del sistema natural (virus-huésped-enfermedad), en un ambiente de arbustal en la Patagonia Argentina. A fin de explicar la dinámica espacial de *O. longicaudatus* y su papel en la dinámica del Síndrome Pulmonar por Hantavirus (SPH), el objetivo de este estudio fue determinar el uso del espacio de esta especie en relación a la variación estacional de la densidad poblacional. Para ello, se estudió el tamaño del área de acción, su solapamiento inter e intrasexual y la distancia máxima recorrida por individuos de cada sexo.

Para estudiar el tamaño (Taa) y el solapamiento de las áreas de acción (Saa) inter e intrasexual de individuos reproductivamente activos de *O. longicaudatus* se realizaron capturas desde Octubre 2012 a Octubre 2013 empleando el método de captura-marcado-recaptura (CMR). Se realizaron cinco sesiones de trampeo (ST) de 10 días consecutivos a través de 2 grillas de 10x10 con trampas separadas entre sí por 20 metros. La estimación del Taa y Saa se realizó con individuos adultos con 4 o más capturas. En base a la cantidad de capturas los animales fueron clasificados como residentes (4 o más capturas por sesión de trampeo) o transeúntes (menos de 4 capturas). Para el análisis se utilizaron modelos lineales generalizados. La selección de modelos se realizó a través del Criterio de Información de Akaike ($\Delta AIC > 2$). Para los Taa se utilizaron como factores explicativos el sexo y la ST, mientras que para el Saa se utilizó el tipo de solapamiento ($\text{♀}/\text{♀}$, $\text{♂}/\text{♂}$, $\text{♂}/\text{♀}$) y la ST. Al momento de su captura el 43,25% de las hembras presentaron evidencias morfológicas de actividad reproductiva. Se estimaron 110 áreas de acción (51 ♀ y 59 ♂). El mejor modelo para Taa incluyó la interacción entre el sexo y la ST, registrando para los machos una disminución de sus Taa respecto a los valores alcanzados en ST de baja densidad. De esta manera la respuesta espacial de los machos con el aumento de la densidad se puede interpretar como de tipo disco elástico. Con respecto al Saa, el modelo incluyó la interacción entre el tipo de solapamiento y la ST. Con respecto al Saa de $\text{♀}/\text{♀}$ se observó que las mismas siempre mantuvieron áreas de acción exclusivas, lo que indicaría que las mismas serían el sexo territorial. A partir de los resultados obtenidos en este estudio se concluye que los individuos de *O. longicaudatus* usan el espacio en forma diferente dependiendo del sexo y de la densidad poblacional; que las hembras y los machos son territoriales intra-sexualmente; permitiendo suponer que el sistema de apareamiento social que poseen es poligínico. Este resultado, sumado al mayor porcentaje de machos transeúntes que de hembras, indicaría que los machos serían el sexo con más tendencia a dispersarse.

Este estudio presenta además, los primeros datos del uso del espacio de *O. longicaudatus* en un ambiente de arbustal, medidos mediante radio-telemetría, en Argentina. Desde Febrero a Octubre de 2013 se registraron 695 radio-localizaciones para individuos de *O. longicaudatus*, correspondientes a 19 machos y 10 hembras. Los resultados obtenidos por esta técnica, mostraron rangos de Taa extremadamente variables. Esta variabilidad estuvo dada por el sexo y la densidad poblacional. Los machos presentaron generalmente Taa mayores que las de las hembras. De las áreas de acción estimadas mediante radio-telemetría machos y hembras mostraron un Taa promedio de $12707,3 \pm 5266,7 \text{ m}^2$ (n=3) y $2825,7 \pm 2019,1 \text{ m}^2$ (n=3) en verano, de

5.856,6 ± 5.904,2 m² (n=5) y 799,2 ± 399,2 m² (n=2) en otoño, y de 586,6 ± 245,3 m² (n=5) y 461,7 ± 326,7 m² (n=3) en primavera, respectivamente. En nuestro estudio, la diferencia entre los dos métodos de estimación (CMR vs radio telemetría) se hizo más evidente durante las sesiones de muestreo en las cuales los valores de densidad fueron bajos, donde la radio-telemetría permitió evidenciar la real magnitud de las distancias recorridas.

Con respecto a la seroprevalencia de Hantavirus, se analizaron 983 muestras de sangre de individuos capturados en grillas de CMR, estacionalmente entre Octubre 2011 y Octubre 2013. Mediante pruebas de ELISA se detectó la presencia de anticuerpos IgG específicos para Hantavirus (genotipo Andes) en 96 individuos. Estos resultados mostraron una prevalencia de infección promedio del 8,97% para todo el período, registrándose valores mínimos en primavera 2011 y verano 2013 (0 -0,99%, respectivamente), y el máximo en primavera 2013 (15%). Este alto valor de seroprevalencia coincidió con el máximo valor de densidad poblacional registrado en este estudio (75,5Ind/ha). Cuando se analizó la seroprevalencia por sexo, se observó que esta estuvo sesgada hacia los machos (86,7% de los individuos infectados). En este estudio se detectaron seroconversiones, registrándose el mayor porcentaje para Agosto-Octubre 2013 (85,7%). Esto también coincidió con el período de mayor valor de densidad poblacional (59,88ind/ha – 75,5ind/ha), registrándose además que más del 40% de los individuos con anticuerpos presentaba evidencia de lesiones (señales externas de pelea que incluyeron peladuras y/o mordeduras en orejas, en base de la cola, hocico y flancos). A lo largo de todo el estudio se observó un mayor porcentaje de individuos transeúntes positivos, respecto a los residentes, haciéndose significativa la asociación entre la seroprevalencia y la condición de transeúnte en Agosto 2013 y Octubre 2013. Cabe señalar además, que para los momentos de mayores valores de densidad poblacional el porcentaje de machos residentes aumentó. La mayor prevalencia de infección se registró en machos adultos transeúntes con lesiones, y en momentos de mayor densidad poblacional. Este sesgo de la seroprevalencia hacia los transeúntes adultos, podría deberse a interacciones competitivas propias del sistema de apareamiento poliginico, propuesto para esta especie. Además, la mayor tasa de movimiento de los machos aumentaría su probabilidad de contactarse con individuos infectados, lo que apoyaría la hipótesis de la transmisión horizontal del virus, como también aportaría a entender su difusión y dispersión en esta especie.

Los resultados de esta tesis aportan a conocer el uso del espacio de *O. longicaudatus* en relación a la densidad, aspectos relacionados a sus estrategias reproductivas y a su rol en el mantenimiento y difusión del virus Andes, contribuyendo a entender aspectos de la dinámica virus-huésped-enfermedad, de gran importancia para la salud pública.

PALABRAS CLAVES:

Uso del espacio, *Oligoryzomys longicaudatus*, Sistema de apareamiento, Radio telemetría. Hantavirus.

ABSTRACT

The present work provides information on various aspects of the spatial dynamics of the guest Andes virus, *O. longicaudatus*, contributing to knowledge and understanding of the dynamics of the natural system (virus-host-disease) species, in an atmosphere of shrubland Patagonia in Argentina. To explain the spatial dynamics of *longicaudatus* and its role in the dynamics of Hantavirus Pulmonary Syndrome (HPS), the aim of this study was to determine the use of space of this kind in relation to the seasonal variation of population density. For this, the size of the area of action was studied, their inter and intrasexual overlap and maximum distance traveled by individuals of each sex.

To study home-range size (Taa) and overlapping (Saa) inter- and intrasexual of *O. longicaudatus*, we made captures from October 2012 to October 2013 using the method of CMR. Five sessions trapping (ST) for 10 consecutive days were done through 2 grids 10x10 with separate traps together by 20 meters. To estimate Taa and Saa we used adult individuals with 4 or more captures. The animals were classified as residents (4 or more captures per session trapping) transient (less than 4 captures). Generalized linear models were used for analysis. The selection of models was performed through the Akaike Information Criterion ($\Delta AIC > 2$). For Taa were used as explanatory factors sex and ST, while for Saa we used overlap type ($\text{♀} / \text{♀}$, $\text{♂} / \text{♂}$, $\text{♂} / \text{♀}$) and ST. At the time of capture, 43.25% of the females showed morphological evidence of reproductive. 110 home range were estimated (51♀ and 59♂). The best model for Taa included the interaction between sex and ST, recording for males decreased their Taa respect to the values achieved in low density ST. Males presenting a spatial response towards increasing the density of elastic disc type. With respect to Saa, the model included the interaction between the type of overlap and ST. Regarding Saa $\text{♀} / \text{♀}$ was observed that they always kept exclusive home range (territorial sex). From the results of this study it concluded that individuals of *O. longicaudatus* use space differently depending on sex and population density; females and males are territorial intra-sexually; allowing assume that the social system they have is polygynous mating. This result, coupled with the higher percentage of males than females transients, would indicate that sex with males more likely to be dispersed.

This study also presents the first data on the use of space of *O. longicaudatus* in shrubland, measured by radio telemetry, in Argentina. From February to October 2013, 695 radio locations were recorded for individuals of *O. longicaudatus*, corresponding to 19 males and 10 females. The results obtained by this technique showed extremely variable home ranges. This variability was given by sex and population density. Taa males had generally larger than females. Home range estimated by radio telemetry showed an average for males and females of 12707.3 ± 5266.7 m (n = 3) and 2825.7 ± 2019.1 m (n = 3) summer of 5856.6 ± 5904.2 m (n = 5) and 799.2 ± 399.2 m (n = 2) in autumn, and 586.6 ± 245.3 m (n = 5) and 461.7 ± 326.7 m² (n = 3) in the spring,

respectively. In our study, the difference between the two estimation methods (CMR vs radio telemetry) became more evident during sampling sessions in which the density values were low, where radio-telemetry revealed the real magnitude of the distances covered.

Regarding Hantavirus seroprevalence, 983 blood samples from individuals captured in grids of CMR, seasonally between October 2011 and October 2013. The presence of IgG antibodies specific for Hantavirus (genotype Andes) was detected in 96 individuals by ELISA technique. These results showed an average prevalence of infection of 8.97% for all periods, registering minimum values in spring 2011 and summer 2013 (0 -0.99%, respectively), and the maximum in spring 2013 (15%). This high seroprevalence coincided with the maximum population density observed in this study (75,5Ind / ha). When seroprevalence is analyzed by sex, it was observed that this was biased towards males (86.7% of infected individuals). In this study seroconversions were detected, with the greatest percentage for August-October 2013 (85.7%). This also coincided with the period of greatest population density value (59.88 individual/hectare - 75.5 individual/hectare), registering over 40% of individuals with antibodies showed evidence of injuries (external sign of a struggle that included peelings and/or bites on ears, base of the tail, muzzle and flanks). Throughout the study a higher percentage of positive passers individuals is observed, compared to residents, making significant association between seroprevalence and bystander status in August 2013 and October 2013. It should also be noted, that for moments of population density values greater than the percentage of male residents increased. The highest prevalence of infection was recorded in adult male's transients with injuries, and in moments of greatest population density. This bias toward adults seroprevalence transients, may be due to competitive interactions own polygynous mating system, proposed for this species. Moreover, higher turnover rates of males would increase the probability of contact with infected individuals, which would support the hypothesis of horizontal transmission of the virus, as well contribute to understand its distribution and dispersion in this species.

The results of this thesis bring to know the use of space *O. longicaudatus* in relation to the density, aspects related to their reproductive strategies and their role in maintaining and spreading the virus Andes, helping to understand the dynamic aspects of virus-host -illness of great importance to public health.

KEY WORDS:

Space use, *Oligoryzomys longicaudatus*, Mating system, radio telemetry, Hantavirus

ÍNDICE DE CONTENIDOS

Agradecimientos.....	VI
Resumen	IX
Abstract	XI
1. INTRODUCCIÓN.....	1
1.1 Uso del espacio	1
1.1.1 Área de acción:.....	2
1.1.2 Solapamiento de áreas de acción.....	4
1.1.3 Sistemas de apareamiento.....	5
1.1.4 Dispersión.....	10
1.1.5 Respuestas espaciales en relación a la densidad poblacional	12
1.2 Estimación del uso del espacio en pequeños roedores.	15
1.3 Antecedentes de la especie.....	17
1.3.1 <i>Oligoryzomys longicaudatus</i> y síndrome pulmonar por Hantavirus (SPH).	22
1.4 Hipótesis y predicciones.....	25
1.4.1 Hipótesis y predicciones del sistema de apareamiento de <i>Oligoryzomys longicaudatus</i>	25
1.4.2 Hipótesis y predicciones de las respuestas espaciales de <i>Oligoryzomys longicaudatus</i> al incremento de la densidad poblacional.....	26
1.4.3 Hipótesis y predicción sobre la transmisión y mantenimiento del virus Andes en relación a la dispersión del huésped.	27
1.5 Objetivos generales y específicos	28
1.5.1 Objetivo general.....	28
1.5.2 Objetivos específicos:.....	28
2 ÁREA DE ESTUDIO:.....	29
2.1 Registros climáticos locales, obtenidos para el período de muestreo.....	36

3	USO DEL ESPACIO Y SISTEMA DE APAREAMIENTO DE <i>OLIGORYZOMYS LONGICAUDATUS</i> : UN ESTUDIO DE CAPTURA, MARCADO Y RECAPTURA.	39
3.1	Materiales y Métodos	39
3.1.1	Primer dispositivo de muestreo	40
3.1.2	Segundo dispositivo de muestreo	41
3.1.3	Procesamiento de los animales.....	44
3.1.4	Procesamiento de muestras genéticas	45
3.1.5	Estimación de la densidad	46
3.1.6	Identificación de clases etarias	47
3.1.7	Tasa sexual (TS) y Tasa sexual operativa (TSO)	47
3.1.8	Uso del espacio.....	48
3.1.8.1	Área de Acción (aa)	48
3.1.8.2	Solapamiento de las áreas de acción (Saa)	49
3.1.8.3	Dispersión.....	50
3.1.9	Dimorfismo sexual.....	51
3.2	Análisis estadísticos.....	51
3.3	Resultados	53
3.3.1	Ensamble y abundancia poblacionales.....	53
3.3.2	Densidad poblacional de <i>Oligoryzomys longicaudatus</i>	57
3.3.3	Estructura etaria.....	57
3.3.4	Tasa sexual (TS) y tasa sexual operativa (TSO).....	59
3.3.5	Uso del espacio.....	60
3.3.5.1	Configuración y tamaño de áreas de acción	61
3.3.5.2	Tamaño de área de acción (Estimaciones realizadas a partir del primer dispositivo de muestreo).....	62
3.3.5.3	Configuración y tamaño de área de acción (Estimaciones realizadas a partir del segundo dispositivo de muestreo).	63
3.3.5.4	Solapamiento de las áreas de acción	71

3.3.5.5	Dispersión.....	75
3.3.5.6	Dimorfismo sexual.....	81
3.4	Discusión	84
4	USO DEL ESPACIO Y SISTEMA DE APAREAMIENTO DE <i>OLIGORYZOMYS LONGICAUDATUS</i> : UN ESTUDIO DE RADIO TELEMETRÍA.....	89
4.1	Materiales y métodos:	89
4.2	Seguimiento de roedores por radio telemetría	89
4.2.1	Uso del espacio.....	93
4.2.1.1	Área de Acción (aa)	93
4.2.1.2	Dispersión.....	94
4.2.2	Análisis estadístico	94
4.3	Resultados	96
4.3.1	Comparación de las estimaciones de tamaño de área de acción obtenidas a través de Captura, Marcado y Recaptura (CMR) y radio-telemetría.	115
4.4	Discusión	121
5	PREVALENCIA DE INFECCIÓN PARA VIRUS ANDES	126
5.1	Materiales y métodos:	126
5.1.1	Procesamiento de muestras de sangre y determinación de anticuerpos.....	126
5.1.2	Análisis estadísticos.....	126
5.2	Resultados	128
5.3	Discusión	137
6	CONCLUSIONES GENERALES.....	142
7	BIBLIOGRAFÍA.....	144

“Uso del espacio y dinámica poblacional de *Oligoryzomys longicaudatus* en el valle Lago Rivadavia (Provincia de Chubut), área endémica de Síndrome Pulmonar por Hantavirus (SPH)”.

1. INTRODUCCIÓN

1.1 Uso del espacio

El movimiento es una característica fundamental y omnipresente de los animales, y es un componente crucial de casi cualquier proceso ecológico y evolutivo (Nathan *et al.* 2008, Liedvogel *et al.* 2013). Describir cómo los animales usan el espacio, especialmente respecto a otros de su misma especie, constituye el primer paso, previo e ineludible, para comprender diversos aspectos de su ecología.

Las causas y consecuencias de los movimientos de los animales han sido de gran interés para los ecólogos. Si bien los ecólogos de poblaciones tradicionalmente concentraban su atención en las fluctuaciones temporales de las abundancias (Turchin 1998), más recientemente, la atención se ha desplazado a los enfoques espacialmente explícitos, lo que lleva a una mayor apreciación de la importancia del movimiento (Steinberg y Kareiva 1997). Esto, debido a que se han reconocido que algunos fenómenos poblacionales importantes, tales como la dispersión, no sólo dependen de cambios espaciales en la densidad, sino también del comportamiento y los patrones de movimiento de los individuos (Morales y Ellner 2002, Kokko y López- Sepulcre 2006).

Las interacciones entre la historia de vida, el comportamiento y factores ecológicos y sociales, hacen del movimiento de los individuos un fenómeno complejo (Patterson *et al.* 2008). Así, el movimiento es un proceso clave que influye en la abundancia poblacional, en la proporción de sexos, en la estructura de edades, en la dinámica de parches y metapoblaciones, en la coexistencia con competidores, en la estructura de comunidades, como así también, en la propagación de especies invasoras o en el movimiento de los hospedadores y sus patógenos, entre otras (Gaines y McClenaghan 1980,

Tamarin 1980, Stenseth 1983, Bondrup-Nielsen 1986, Ostfeld 1986, Chepko-Sade y Halpin 1987, Swihart *et al.* 1988, Johnson y Gaines 1990, Erlinge *et al.* 1990, Hestbeck *et al.* 1991, Stenseth y Lidicker 1992, Dieckman *et al.* 1999, Clobert *et al.* 2001, Priotto *et al.* 2002, Bowler y Benton 2005, Wang y Grimm 2007, Clobert *et al.* 2012).

1.1.1 Área de acción:

Al estudiar los movimientos de los individuos en una población, resalta el concepto de área de acción (**aa**). Burt (1943), la define como el área discreta, no necesariamente exclusiva ni defendida, en la cual un animal se mueve para satisfacer sus necesidades diarias de alimentación, apareamiento y cuidado de las crías. Por su parte, Bondrup-Nielsen (1985), claramente excluye de la definición propuesta por Burt (1943), los ocasionales desplazamientos de excursión fuera de la misma. Las características del **aa** están fuertemente influenciadas por la manera en la cual los individuos de una especie reaccionan a su hábitat y hacia otros individuos (Brown y Orians 1970, Giuggioli *et al.* 2006, Börger *et al.* 2008, McWilliams y Wilson 2015) y son afectadas por características poblacionales tales como la densidad y la estructura social (Brown y Orians 1970, Harris *et al.* 1990, Schradin *et al.* 2010). La principal diferencia con la definición de territorio, radica en que éste último, es la proporción de **aa** de la que se excluye a los co-específicos como resultado de competencia intraespecífica (Begon *et al.* 2006).

El **aa** de un animal es una característica dinámica ya que puede variar en relación a variables propias y extrínsecas a los individuos (sexo, condición reproductiva, tamaño corporal, densidad poblacional, estacionalidad, distribución y abundancia de alimento) (Braun 1985, Ribble y Stanley 1998, Priotto y Steinmann 1999, Loretto y Vieira, 2005, Giuggioli *et al.* 2006, Stradiotto *et al.* 2009).

El tamaño de área de acción (**taa**) está en relación también a variables que cambian en el tiempo (temperatura, precipitaciones, luz del día) o en el espacio (tamaño de parche de hábitat, heterogeneidad espacial) (Börger *et al.* 2006, Rivrud *et al.* 2010, van Beest *et al.* 2011). Además puede variar entre y dentro de especies, y a lo largo de la vida del animal dependiendo del tamaño corporal y las necesidades energéticas del individuo (McNab 1963, Metzgar 1971, Harestad y Bunnell 1979, Van Horne 1982, Wolff 1985, Ostfeld *et al.*

1985, Harris *et al.* 1990, Jetz *et al.* 2004). Con respecto a la variación del **taa** en relación al tamaño corporal, varios autores, particularmente en roedores, encontraron una relación positiva entre ambos (McNab 1963, Shenbrot *et al.* 1999, Koshev *et al.* 2005, Corbalán y Ojeda 2005).

Numerosos estudios realizados en diversas especies de roedores (*O. longicaudatus*, por ejemplo) han reportado una gran variación en el **taa** entre los individuos dentro de una misma población, medida inclusive en el mismo periodo (González *et al.* 2000). La variación intra-específica en el **taa** puede depender de varios factores, tales como el sexo, la edad y la estructura social (Ostfeld *et al.* 1985, Wolff 1985, Mikesic y Drickamer 1992, Priotto y Steinmann 1999, Priotto *et al.* 2002).

Con respecto al rol del sexo en el **taa**, el conflicto de intereses entre machos y hembras de una misma especie conduce a una priorización sexo-específica en el uso de los recursos (alimento, áreas reproductivas exclusivas, sitios de nidificación, áreas de apareamiento, etc) (Trivers 1972, 1974, Wolff 1985, Clutton-Brock 1989, Parker 2006). Esto ha sido observado en diversos grupos de mamíferos incluyendo a los roedores, siendo el espacio y el alimento solo algunos de los recursos que pueden ser usados de diferente manera por individuos de ambos sexos (Litvaitis 1990). La división puede resultar en la separación de los sitios de forrajeo entre sexos o en el forrajeo diferencial en un mismo hábitat. En el caso de los eventos reproductivos Trivers (1972) propuso que la competencia sexual ocurre cuando uno de los sexos invierte mucha más energía que el otro en la reproducción. En el caso de los machos, cuando están asegurados los alimentos, el conflicto se produce porque las hembras representan un recurso limitante para que éstos se reproduzcan con éxito. Por lo cual los machos establecen sus **aa** asociados con la distribución espacial de las hembras y pueden competir entre ellos para aparearse. En contraste, por ejemplo las hembras de *Peromyscus leucopus noveboracensis*, requieren de espacios en ambientes de alta calidad para poder satisfacer sus necesidades energéticas, debido a que sus requerimientos son mayores durante la gestación y la lactancia (Millar 1975, Vázquez *et al.* 1999). Por lo tanto el tamaño y la distribución de las **aa** de los machos y de las hembras son componentes importantes de los sistemas sociales y de apareamiento en los mamíferos.

En las poblaciones que viven en las regiones templadas, la variación en el **taa** puede estar relacionada con las variaciones estacionales previsible en las condiciones ambientales y la variabilidad estocástica causada por el clima local (Börger *et al.* 2006; Rivrud *et al.* 2010). Esta variación estacional del **taa** ha sido observada en diversas especies de roedores como por ejemplo: *Apodemus sylvaticus* (Wolton 1985), *Akodon azarae* (Priotto y Steinmann 1999), *Sciurus vulgaris* (Lurz *et al.* 2000), *Rhabdomys pumilio* (Schradin y Pillay 2006, Schradin *et al.* 2010), *Apodemus flavicollis* (Stradiotto *et al.* 2009), *Octodon degus* (Bozinovic *et al.* 2009, Quirici *et al.* 2010), *Thallomys nigricauda* (Coleman y Downs 2010), *Hydrochoerus hydrochae*, (Corriale *et al.* 2013). La mayoría de los trabajos sugieren que estos cambios se deben a variaciones estacionales de la actividad reproductiva, de la densidad poblacional o a la disponibilidad de alimento.

Con respecto a la variación espacial, Clutton-Brock y Harvey (1978) argumentaron, en general, que los pequeños parches de hábitat distribuido uniformemente reducen el **taa** en los mamíferos. Por su parte, Collins y Gary (1999), encontraron que la heterogeneidad espacial representó la mayor variabilidad en el **taa** de machos de *Microtus pennsylvanicus*.

Por otra parte, algunos autores encontraron una relación negativa entre el **taa** y la productividad del hábitat (Harestad y Bunnell 1979, Lindstedt *et al.* 1986), por ejemplo, el **taa** en *Peromyscus leucopus* y *P. maniculatus* es más chico en arbustales (áreas de alta productividad) que en lugares abiertos (hábitat de baja productividad) (Metzgar 1971, Van Horne 1982), lo que estaría indicando que los animales con un tamaño corporal similar ajustan los tamaños de sus áreas de acción en respuesta a la productividad del hábitat.

1.1.2 Solapamiento de áreas de acción

Según Batzli y Henttonen (1993) el grado de solapamiento intra e inter-sexual entre áreas de acción indica el grado en que un individuo usa el área de acción de otro co-específico. Para Madison (1980), Ostfeld (1985, 1986), y Heske y Ostfeld (1990) las diferencias estacionales en el grado de solapamiento intra e inter-sexual de las áreas de acción proveen evidencias sobre la organización social y el sistema de apareamiento en poblaciones de roedores. Así, según Emlen y Oring (1977) y Wolff (1985, 1993) el uso exclusivo y/o compartido del espacio de los roedores está íntimamente

relacionado con las estrategias reproductivas y la competencia intra e inter-sexual. Por ejemplo, en una población reproductiva, la ausencia de solapamiento entre áreas de acción de machos adultos permitiría presumir competencia intra-sexual entre los mismos por el recurso pareja (Brown 1983; Andersson 1994). Cabe señalar, que un porcentaje promedio de solapamiento intra-sexual menor al 10 %, es indicativo de un comportamiento de evitación espacial, y puede ser considerado como ausencia de solapamiento, debido a que esta superposición de *aa* es significativamente menor que la esperada por azar, indicando que los individuos se están evitando unos a otros, siendo considerado por lo tanto, como comportamiento territorial (Batzli y Hentonen 1993)

De esta manera, el tamaño y grado de solapamiento intra e inter-sexual de áreas de acción, y la identificación del sexo territorial, provee información relevante para inferir el sistema de apareamiento de una población o de una especie. El sistema de apareamiento, involucra todas las estrategias comportamentales e interacciones sociales que ocurren entre los individuos de una población destinadas a obtener apareamientos (Emlen y Oring 1977, Madison 1980, Ostfeld 1985, 1986, 1990, Wolff 1985, 1993, Gaulin y FitzGerald 1988, Clutton-Brock 1989, Shier y Randall 2004, Steinmann *et al.* 2009).

1.1.3 Sistemas de apareamiento

En mamíferos generalmente las hembras maximizan su fitness priorizando la supervivencia de sus crías y los machos lo maximizan apareándose con la mayor cantidad de hembras posibles (Emlen y Oring 1977). Sin embargo, existe una gran variabilidad en los sistemas de apareamiento entre las distintas especies de roedores en relación con las condiciones ecológicas y comportamentales (Wolff 1985, Wolff y Cicirello 1990, Wolff y Summerlin 1993, Wolff *et al.* 1994, 1996, Wolff y Schaubert 1996). Los tamaños y los grados de solapamiento intra e intersexuales de las áreas de acción, el comportamiento territorial, las tasas de desplazamientos y dispersión de los individuos varían en relación a sus estrategias reproductivas, y así el uso del espacio de machos y hembras permite predecir el sistema de apareamiento

de una población o de una especie (Wolff 1985, 1993, 1997, Clutton-Brock 1989, Bond y Wolff 1999, Shier y Randall 2004, Steinmann *et al.* 2005).

En mamíferos, si bien se reconocen tres tipos básicos de sistemas de apareamiento, monógamo, poligínico y promiscuo, los más frecuentes son los dos últimos (Emlen y Oring 1977). Existen diferentes maneras de identificar a cada uno de ellos considerando: el número de parejas que obtiene y/o monopoliza cada sexo; las características del vínculo de parejas; el cuidado parental (ejercido por uno o ambos padres); el uso del espacio de ambos sexos; etc. (Trivers 1972, Emlen y Oring 1977, Clutton-Brock 1988, 1989, Davies 1991, Alonzo y Warner 2000).

La monogamia, es un sistema en el cual se forma una pareja entre una hembra y un macho con un fuerte vínculo que puede ser para un solo evento reproductivo, para toda la temporada reproductiva, o incluso, para toda la vida. En este sistema de apareamiento, generalmente la hembra y el macho presentan cuidado parental compartido de la descendencia. Ninguno de los dos sexos tiene la oportunidad de monopolizar a varios miembros del otro sexo, bien de forma directa o a través del control de los recursos (por ejemplo, territorios o lugares de nidificación) (Carranza 1994). La monogamia es el sistema de apareamiento más frecuente en el grupo taxonómico de las aves (Lack 1968, Møller 1986; descrita en un 61% de las especies) y bastante más rara (5%) en otros grupos taxonómicos, como es el caso de los mamíferos. Particularmente en roedores este sistema de apareamiento ha sido propuesto para algunas especies perteneciente a los generos *Oryzomys*, *Dipodomys*, *Microtus*, *Kannabateomys*, *Peromyscus*, *Macroscelides*, entre otros (FitzGerald y Madison 1983, Ostfeld 1985, Gaulin y FitzGerald 1986, 1988, Clutton-Brock 1989, Bergallo y Magnusson 2004, Shier y Randall 2004, Ophir *et al.* 2008, Silva *et al.* 2008).

Un sistema poligínico supone el apareamiento de un macho con varias hembras. Este sistema de apareamiento presenta básicamente dos estrategias diferentes, una en la cual los machos defienden y/o monopolizan hembras, y otra en la que defienden y/o monopolizan recursos importantes para las hembras y crías (alimento, territorio, lugar de nidificación, etc.). Varios factores

ecológicos, comportamentales y/o fisiológicos afectan cuál de estas estrategias será seleccionada: patrones de distribución espacial y/o temporal de los recursos o de las hembras; la habilidad que presentan los individuos para explotar el potencial ecológico para aparearse de forma poligínica (umbral de poliginia) [Orians 1969]; la vulnerabilidad de las crías (necesidad de un cuidado parental compartido en función de maximizar la eficacia biológica del macho) (Steinmann 2013). Con respecto a este último punto, la mayoría de las especies animales que presentan poliginia son aquellas en las cuales la sobrevivencia de las crías no depende del cuidado parental compartido (Clutton-Brock 1991). En mamíferos debido a que la hembra lleva a cabo la preñez y la lactancia, los machos se ven mayormente liberados del cuidado parental (Emlen y Oring 1977, Clutton-Brock 1989). Aproximadamente el 94% de los mamíferos presentan este sistema de apareamiento (Orians 1969, Davies 1991, Sanz 2002, Begon 2006). En roedores el sistema poligínico ha sido propuesto para *Microtus agrestis*, *Clethrionomys rufocanus*, *Microtus oeconomus*, *Kannabateomys amblyonyx*, *Myocastor coypus*, *Microtus agrestis*, *Akodon azarae*, entre otras (Myllymaki 1977, Viitala 1977, Ims et al. 1993, Stallings et al. 1994, Guichon et al. 2003, Loughran 2007, Bonatto et al. 2012).

Por su parte, en el sistema promiscuo cada sexo puede aparearse con varios individuos del sexo opuesto. En realidad, la promiscuidad puede describirse como una poliginia y poliandria simultáneas (en la poliandria la hembra se aparea con varios machos que no comparten con otras hembras). En este sistema de apareamiento las hembras proveen el mayor cuidado de las crías (Emlen y Oring 1977, Clutton-Brock 1989). Este tipo de apareamiento ha sido comprobado, entre otras especies, en *Calomys musculinus* (Steinmann et al. 2009, Steinmann y Priotto 2011, Sommaro et al. en revisión). En roedores el sistema promiscuo ha sido propuesto para *Clethrionomys glareolus*, *Microtus pennsylvanicus*, *Clethrionomys glareolus*, *M. oeconomus*, *M. canicaudus*, *Proechimys semispinosus*, *Apodemus flavicollis*, *Scotinomys xerampelinus*, *Calomys musculinus*, entre otras (Madison 1980, Gaulin y FitzGerald 1988, Clutton Brock 1989, Pusenius e Ylonen 1994, Gliwicz 1997, Bond y Wolff 1999, Endries y Adler 2005, Steinmann et al. 2005, 2006, 2009; Blondel et al. 2009, Stradiotto et al. 2009, Steinmann y Priotto 2011, Sommaro et al. en revisión).

Considerando que en el sistema de apareamiento poligínico, un macho controla o gana acceso a varias hembras, mientras que éstas se aparean con un solo macho, éste presenta la mayor varianza en el éxito reproductivo. Así, en este sistema la tasa sexual operativa (TSO = machos reproductivamente activos / hembras reproductivas en la población) se halla desviada hacia las hembras, mientras que en los sistemas monógamos y promiscuos la tasa sexual operativa es cercana a 1. Teniendo en cuenta que en los roedores, los machos se hayan mayormente emancipados del cuidado parental (Emlen y Oring 1977, Clutton-Broock 1989), la poliginia y la promiscuidad son los sistemas de apareamiento predominantes (Heske y Ostfeld 1990, Wolff y Macdonald 2004, Waterman 2007), resultando poco frecuentes la monogamia y la poliandria (Wilson 1975, Kleiman 1977, Madison 1980, Dewsbury 1984, Gaulin y FitzGerald 1988, Clutton-Brock 1989, Heske y Ostfeld 1990, Waterman 2007).

Bondrup-Nielsen (1989) relacionó las características de cada sistema de apareamiento (Emlen y Oring 1977) con las características del uso del espacio. En primer lugar, en especies con un sistema de apareamiento monógamo los **taa** son similares en ambos sexos, los grados de solapamiento intersexuales de las **aa** de los miembros de la pareja son cercanos al 100 % o bien la pareja establece una única **aa** que comparte y que generalmente ambos defienden activamente contra los intrusos. En especies con un sistema de apareamiento poligínico los machos presentan **aa** mayores, que solapan total o parcialmente sobre el **aa** de más de una hembra y, son territoriales; mientras que las hembras pueden o no serlo (Emlen y Oring 1977, Loughran 2007, Wolff y Sherman 2007). En especies promiscuas, las **aa** de los machos son mayores que las de las hembras, solapan ampliamente con las de éstas y con las de otros machos, las hembras solapan sus **aa** con la de varios machos y generalmente son el sexo territorial (Emlen y Oring 1977). En los sistemas de apareamiento poligínico y promiscuo, el mayor **taa** de los machos sería un mecanismo para incrementar el acceso a un mayor número de hembras receptivas (Bond y Wolff 1999, Priotto *et al.* 2002, Steinmann *et al.* 2005, 2006).

El dimorfismo sexual es otra característica comúnmente utilizada para inferir sistemas de apareamiento en roedores (Heske y Ostfeld 1990, Boonstra *et al.* 1993, Ostfeld y Heske 1993), debido a que su presencia es el resultado esperado de la competencia intra-sexual por el acceso al sexo opuesto (Darwin 1871, Emlen y Oring 1977). Así, en el sistema de apareamiento promiscuo, en el cual ningún macho gana acceso exclusivo a hembras y existe una baja competencia sexual entre ellos, no existiría dimorfismo sexual (Bondrup-Nielsen e Ims 1990, Ostfeld 1990, Boonstra *et al.* 1993). Contrariamente, en el sistema de apareamiento poligínico, en el cual la competencia reproductiva entre machos por el acceso exclusivo a múltiples hembras es intensa, la selección sexual conduciría a la evolución de dimorfismo sexual (Boonstra *et al.* 1993, Wolff *et al.* 1994).

Es importante destacar que existen diversas técnicas moleculares que permiten determinar la paternidad de la descendencia, y así identificar el sistema de apareamiento con precisión; así, se ha podido constatar que muchas veces el sistema de apareamiento social no coincide con el sistema de apareamiento genético (Klemme *et al.* 2006, Bryja *et al.* 2008, McEachern *et al.* 2009). Es decir, puede ocurrir que aunque las observaciones sugieran un sistema de apareamiento socialmente monógamo, al analizar los datos aportados por las técnicas moleculares resulte que los hijos han sido engendrados por varios machos (Sanz 2002).

A diferencia de los sistemas de apareamiento, que son propios de las poblaciones y/o especies, las estrategias de apareamiento son propias de individuos. Así, la estrategia de apareamiento de los machos depende de la abundancia y distribución espacial y temporal de las hembras, y de sus habilidades competitivas intra-sexuales (Emlen y Oring 1977, Clutton-Brock 1989, Lacey *et al.* 1997, Wolff 2007, Wolff y Sherman 2007). La competencia entre machos por las hembras comúnmente ocurre a través de interacciones agresivas directas (Brown 1983, Anderson 1994). No obstante, en varias especies de roedores la competencia indirecta entre machos sería tan o más importante que la competencia intrasexual directa en la determinación de la evolución del comportamiento de espaciamiento de los machos (Murphy 1998).

Según Gaulin y Hoffman (1988), Schwagmeyer (1994) y Jones *et al.* (2003), la habilidad espacial sería una de las principales características seleccionadas para evitar la competencia directa por pareja entre machos. La habilidad espacial de un animal es una característica compleja que generalmente incluye el aprendizaje y la memorización de la ubicación espacial de un determinado recurso y la asociación entre el observador y un estímulo ambiental (Gaulin y Hoffman 1988, Allen 1999, Spritzer 2003, Spritzer *et al.* 2005a, b). En los machos, una óptima habilidad espacial les permitiría una mayor eficiencia en su desplazamiento entre hembras, la relocalización de hembras sexualmente receptivas y la evitación de aquellas áreas sin hembras receptivas y/o machos coespecíficos (Wolff 1985, Schwagmeyer 1994, Bond y Wolff 1999).

1.1.4 Dispersión

Otro de los procesos fundamentales que involucran desplazamientos de individuos es la dispersión. En un contexto biogeográfico amplio, la dispersión permite a una especie aumentar el rango de distribución (Clobert *et al.* 2001). Desde una perspectiva genética y evolutiva la dispersión influye en la estructura genética de las poblaciones, determinando y promoviendo el flujo genético entre individuos de diferentes localidades (Clobert *et al.* 2001). En especies filopátricas, cuyos individuos presentan una baja tasa de dispersión, las poblaciones se encuentran localmente adaptadas, y la diferenciación taxonómica sub-específica es mayor respecto a aquellas cuyos individuos son altamente dispersantes (Lidicker 1975, Lidicker y Stensth 1992, Clobert *et al.* 2001). En estas últimas, debido al mayor flujo génico, las poblaciones muestran pocas diferencias genéticas y/o morfológicas (Newton 2003). A menor escala espacial la dispersión afecta a la abundancia y distribución de las poblaciones y permite que éstas respondan a cambios en las condiciones ambientales locales (Newton 2003).

Los movimientos de dispersión a larga distancia son, por su naturaleza, pocos frecuentes pero son extremadamente influyentes (Trakhtenbort *et al.* 2005), por ejemplo, determinan la velocidad con la cual una especie se mueve a través del paisaje (Trakhtenbort *et al.* 2005), lo cual tiene implicancias en la habilidad de la especie para conectar poblaciones distantes, lo que permite el

flujo genético, o una potencial colonización de nuevos lugares, además de mantener la persistencia global de la especie frente a extinciones locales. (Baguette 2003, Trakhtenbrot *et al.* 2005, Ronce 2007, Schloss *et al.* 2012).

La dispersión es uno de los fenómenos más importantes de la biología de poblaciones, y aunque aún es un proceso poco entendido, sus efectos en la ecología de las especies han sido muy discutidos (Johnson y Gaines 1990, Dieckmann *et al.* 1999, Baguette y van Dyck 2007, Morrison y Bohall 2009). La misma, guarda una estrecha relación con el **aa**, dado que se la define como cualquier desplazamiento en el cual un individuo abandona su **aa** sin retornar a la misma (Lidicker 1975, Lidicker y Stensth 1992, Krebs 2001). Las causas y motivaciones de estos desplazamientos responderían a numerosos factores (p.ej., variabilidad temporal y espacial del hábitat, interacciones sociales, estrategias de apareamiento, competencia intra-específica, evitación de endogamia, etc.) y tienen consecuencias ecológicas importantes que afectan a la distribución, dinámica, persistencia y estructura genética de las poblaciones (Greenwood 1980, Horn 1983, Moorcroft *et al.* 1999, Clobert *et al.* 2001, Johnson y Gaines 1990, Delgado y Penteriani 2008), como así también, a la propagación de enfermedades (Cullingham *et al.* 2008, Clobert *et al.* 2012).

Bondrup-Nielsen (1985) ha definido la dispersión como el movimiento de un individuo en cualquier dirección fuera de su **aa** para establecerse en una nueva. De este modo, según lo propuesto por este autor, la dispersión se vería reflejada en el traslado del **aa** de un mismo individuo a lo largo del tiempo. Estos traslados dependen de la edad, el sexo y estado reproductivo del individuo, la estación del año, la abundancia y distribución de recursos, y perturbación del hábitat, entre otros factores (Baker 1978, Bondrup-Nielsen 1985, McShea y Madison 1992).

El análisis de los traslados en el espacio de las **aa** establecidas por un mismo individuo a través del tiempo es muy importante en estudios de uso del espacio en roedores silvestres. Los traslados de las **aa** pueden deberse a distintas causas: diferentes eventos que tienen lugar a lo largo de la vida del animal (preñez, lactancia o destete en hembras); establecimiento de las **aa** de los machos en función del recurso "hembra"; dispersión; perturbación del

hábitat; etc. (Crawley 1969, Madison 1978, 1985, Bondrup-Nielsen 1984, McShea y Madison 1992). Por ejemplo, Priotto *et al.* (2004), relacionan el traslado de las **aa** de los roedores silvestres con la dispersión de los juveniles respecto al **aa** de la madre o del padre. Según Madison (1985) y McShea y Madison (1992), las **aa** que han sido mantenidas por un mismo individuo a lo largo del tiempo se pueden clasificar en: **aa** estables, (ausencia de traslado), cuando las diferentes **aa** establecidas por el mismo animal a lo largo del tiempo presentan altos porcentajes de solapamiento (mayores al 40 %); **aa** conjuntivas, cuando sólo una pequeña parte del **aa** del animal estimada en un determinado tiempo (t) se superpone con su nueva **aa** establecida en un tiempo posterior ($t + 1$), estimada en una siguiente sesión de muestreo. Además, en general, las **aa** conjuntivas registran una dirección neta en su traslado a través de las consecutivas sesiones de trampeo y el porcentaje de solapamiento entre las **aa** no es mayor al 40%. En el caso de las **aa** disyuntivas, el traslados de las **aa** implica un claro distanciamiento (ausencia de solapamiento) entre cada una de ellas a lo largo del tiempo y registradas en las sucesivas sesiones de muestreo. Por otra parte, los traslados de las **aa** establecidas por un mismo animal, pueden combinar los dos tipos de traslados descriptos anteriormente, resultando así traslados de tipo conjuntivo-disyuntivos y/o disyuntivos-conjuntivos (Madison 1985, McShea y Madison 1992).

1.1.5 Respuestas espaciales en relación a la densidad poblacional

Con respecto a la dinámica de poblaciones, su estudio nos permite comprender cómo las poblaciones interactúan con su ambiente, y de qué manera cambian en el tiempo y en el espacio. Para la ecología de poblaciones uno de los principales parámetros es la densidad poblacional (número de individuos por unidad de área o volumen). Casi todas las especies exhiben grandes variaciones espaciales y temporales en sus valores de densidad poblacional; ellas pueden estar ausentes en algunas áreas, tener bajas densidades en otras, y presentar altos valores de densidad en otras distintas (Blackburn *et al.* 2004). La existencia simultánea de poblaciones con distintos valores de densidad poblacional es en parte resultado de la estructura social y reproductiva de la especie (Blackburn *et al.* 2004). Por otra parte, también

puede ser consecuencia de las propiedades intrínsecas de las poblaciones, tales como tasa de natalidad, tasa de mortalidad y habilidad de dispersión (Ricklefs 1998, Chuquenot y Ruscoe 2000), de la disponibilidad y distribución de los recursos (Terborgh 1974, Willis 1974, Terborgh y Winter 1980, Loiselle y Blake 1992), y de las interacciones inter-específicas (Gaston 1994).

Desde una perspectiva temporal, la necesidad de contar con un espacio apropiado para satisfacer las necesidades de supervivencia y reproducción de cada individuo, genera que surjan diferentes interacciones competitivas entre los miembros de una población, muchas de las cuales pueden conducir a regular el tamaño poblacional (Begon *et al.* 2006). Según Begon *et al.* (2006), la intensidad de la competencia es dependiente de la densidad poblacional; cuando aumenta la densidad dentro de una población la competencia entre sus miembros por los recursos disponibles también aumenta. Además, cuando la disponibilidad de recursos es baja, y su distribución espacial y temporal no es uniforme, las interacciones competitivas entre los individuos de una población pueden conducir a la disminución de la abundancia poblacional (Begon *et al.* 2006). Esto según estos autores, a partir del aumento de la mortalidad y/o de la disminución de la fecundidad.

En mamíferos, son numerosos los estudios que concluyen que la actividad reproductiva y el uso del espacio están fuertemente afectados por la densidad poblacional (Bujalska 1985, Erlinge *et al.* 1990, Pusenius y Viitala 1993, Koskela *et al.* 1997, Wolff 1997, 2003, Bond y Wolff 1999, Priotto y Steinmann 1999, Eccard *et al.* 2011). En pequeños roedores la respuesta a altos valores de densidad poblacional en la actividad reproductiva y en el uso del espacio, dependen en gran medida de los patrones espaciales de distribución, de la organización social y de las estrategias y sistema de apareamiento, propios de la especie (Wolff 1997, 2007, Bond y Wolff 1999, Loughram 2007, Eccard *et al.* 2011). Las densidades poblaciones de roedores son especialmente sensibles a cambios ambientales, produciéndose fluctuaciones anuales y multianuales de las mismas (HersHKovitz 1962, Batzli 1992, Wolff 1997, Bond y Wolff 1999). Estas fluctuaciones pueden ser debidas a que sus ciclos reproductivos están sincronizados con la disponibilidad de

alimentos, los que a su vez se encuentran altamente relacionados con las variaciones estacionales. Frente a estas fluctuaciones poblacionales, es esperado que los individuos ajusten las características de su uso del espacio a aquellas que se adapten mejor a su sobrevivencia y estrategias reproductivas (Krebs 1978, 1996).

De acuerdo a Madison (1980) y a Bondrup-Nielsen (1985, 1986) los individuos adultos reproductivamente activos exhiben comportamiento de espaciamiento cuando ellos mantienen el tamaño y la exclusividad de sus **aa** independientemente de los valores de densidad poblacional. De este modo, en especies territoriales se esperaría que ante un aumento de la densidad poblacional, el sexo territorial exhiba comportamiento de espaciamiento (Bondrup-Nielsen 1985, 1986, Steinmann *et al.* 2009, Sommaro *et al.* 2010, Bonatto *et al.* 2012). Por otra parte, en especies que no presentan comportamiento de espaciamiento, el **taa** y el grado de solapamiento puede responder como un disco elástico (Wilson 1975). Esta respuesta implica que tanto el **taa** como sus grados de solapamiento intra-específico disminuyen con el incremento de la densidad. Por último, en especies de pequeños roedores en las cuales el uso del espacio es fuertemente denso-dependiente, ante un incremento de la densidad poblacional, la disminución del **taa** va acompañada por un incremento en el porcentaje de solapamiento con **aa** vecinas. Este tipo de respuesta espacial se conoce con el nombre de fusión (Ims *et al.* 1993).

Debido a que, los sistemas de apareamiento pueden estar afectados por la densidad poblacional, en numerosas especies se ha observado una flexibilización de los mismos a lo largo de un mismo periodo reproductivo o en periodos reproductivos de diferentes años (Fleming 1971, Kleiman 1977, Lott 1991, Adler *et al.* 1997, Guichón *et al.* 2003, Endries y Adler 2005, Silva *et al.* 2008, Gerlach *et al.* 2012, Bonatto *et al.* 2015).

Por otra parte, el estudio de las variaciones en los valores de densidad poblacional son puntos centrales de la ecología básica y aplicada, y cobran especial interés para la salud pública cuando las comunidades albergan poblaciones reservorios de enfermedades zoonóticas.

1.2 Estimación del uso del espacio en pequeños roedores.

El uso del espacio y los movimientos de los animales pueden ser estudiados a través de fuentes indirectas como los métodos de Captura-Marcado-Recaptura (**CMR**), hasta el registro de movimientos individuales mediante identificación electrónica y la tecnología de telemetría (Patterson *et al.* 2008).

Las técnicas de **CMR** son ampliamente utilizadas desde hace mucho tiempo. Desde principios de la década de 1930 ya se pueden encontrar publicaciones científicas dedicadas a la estimación de tamaños poblacionales de algunas especies con datos de **CMR** (Lincoln 1930, Jackson 1933), aunque recién en la década de 1950 este tipo de estudios se populariza. El objetivo de estos trabajos fue inicialmente la estimación de los tamaños poblacionales de las especies de interés y sus fluctuaciones a través del tiempo. Posteriormente este método también se utilizó para lograr la configuración del **aa** y así poder calcular su tamaño y grado de solapamiento (Mohr 1947, Stickel 1954, Southwood 1966, Jenrich y Turner 1969, Corbalán y Ojeda 2005). Este método, implica la captura viva de los individuos, su posterior marcado para una posterior identificación (cortes codificados en los pabellones auriculares, colocación de anillos numerados en miembros, etc.), liberación y su recaptura ulterior. Además de los anteriormente mencionados, este método permite realizar diferentes estudios ecológicos tales como la determinación de desplazamientos de exploración, dispersión, y variaciones morfométricas asociadas con la edad, el sexo, y/o las condiciones ambientales (Krebs 1999).

El método de **CMR** tiene como requisito el que las capturas y las marcas de identificación no afecten características ecológicas o etológicas de los individuos, tales como la alimentación, depredación, jerarquía, movilidad o cripticidad, etc. Asume además, que todos los individuos tienen igual probabilidad de captura y que la densidad de la población no cambia durante el periodo de censo, asumiendo el supuesto de población cerrada (ausencia de inmigraciones o emigraciones, nacimientos y muertes) (Lettink y Armstrong 2003).

Por otro lado, la **radio telemetría**, o radio seguimiento, es una herramienta que consiste en el uso de la señal de radio de muy alta frecuencia (VHF) para determinar la localización de un animal. Esta técnica surge en la década de 1950, pero recién en la década de 1980 el avance tecnológico permitió reducir el tamaño de los transmisores, como así también incrementar su potencia y duración de las baterías, permitiendo de esta manera, el uso de la misma en animales pequeños (Hidalgo-Mihart y Olivera-Gómez 2008). En la actualidad, la radio telemetría en vida silvestre es una técnica ampliamente utilizada para explorar y responder una gran diversidad de preguntas biológicas tales como aquellas relacionadas a diferentes aspectos de las **aa**, uso de hábitat, frecuencia de interacción con otros individuos, sobrevivencia, dispersión, comportamiento social, la propagación de enfermedades, entre otras (Garton *et al.* 2001).

La implementación de esta técnica implica, en primer lugar, la instalación de un emisor de señal en el animal capturado (transmisor), apto para la especie y adecuado al peso del individuo. El modo de fijación del mismo (collares, implantes, adhesivos, arneses) también dependerá de las características de la especie y el individuo. Se considera que animales terrestres pueden ser equipados con radio collares de hasta el 5% de su peso corporal. En el caso de animales voladores nunca debe superar el 2% del peso corporal (Hidalgo-Mihart y Olivera-Gómez 2008). En segundo lugar, involucra el seguimiento del animal liberado mediante el uso de antenas y receptores (White y Garrot 1990). La ubicación espacial en la cual se observa al animal es registrado mediante un geoposicionador satelital (GPS). En algunas especies es posible acercarse lo suficiente para encontrar visualmente a los animales, pero en muchas otras esto no es posible porque son muy sensibles a la presencia cercana de los observadores, o porque son muy crípticas o habitan ambientes muy densos. En estos casos la posición se estima por triangulación (White y Garrot 1990).

Si bien tanto la técnica de **CMR** como la de radio telemetría han sido ampliamente utilizadas para estudios de **aa** en pequeños mamíferos, ambas presentan ventajas y desventajas. La técnica de **CMR**, permite al investigador capturar muchos individuos que habitan la zona de trampeo, sobre todo si se

utilizan trampas de capturas múltiples o más de una trampa por punto de muestreo (Jones y Sherman1983). Sin embargo, para poder obtener estimaciones confiables para el uso del espacio se necesita obtener numerosas recapturas por individuo. Cabe señalar que aun obteniendo un número óptimo de recapturas, las estimaciones del uso del espacio a través de **CMR** están fuertemente influenciadas por el tamaño del sistema de muestreo (que permitan incluir varias aa, etc.), la distancia entre las trampas, el cebo utilizado y por la interferencia causada por las recapturas sucesivas que interrumpen los movimientos de los animales. A pesar de todas estas desventajas, la técnica de **CMR** es ampliamente usada en estudios de uso del espacio de pequeños mamíferos (Jones y sherman1983; Gurnell y Gipps 1989).

Con respecto a la radio telemetría, esta técnica permite obtener múltiples localizaciones de un mismo individuo. Además, se asume que el radio transmisor no afectaría el comportamiento del animal (White y Garrott 1990, Jacob y Rudran 2003). En nuestro país, el costo del equipo de radio telemetría representa una importante desventaja ya que esto conduce a limitar el número de individuo monitoreados (Jones y Sherman1983, White y Garrott 1990).

La radio telemetría ha sido escasamente aplicada en estudios de roedores sigmodontinos, reservorios de enfermedades zoonóticas. En Argentina este estudio sería el primero en utilizarlo para estimar el uso del espacio de *Oligoryzomys longicaudatus*.

1.3 Antecedentes de la especie

Oligoryzomys longicaudatus (Bennett, 1832), comúnmente conocido como ratón colilargo común, es una especie de roedor múrido perteneciente a la subfamilia Sigmodontinae, que se encuentra en Chile, Perú y Argentina.

En nuestro país, su distribución se extiende desde la provincia de San Juan al norte (30°) hasta la de Tierra del Fuego, al sur (51°) (Porcasi *et al.* 2005, Carbajo y Pardiñas 2007, Belmar-Lucero *et al.* 2009, Andreo *et al.* 2012), ocupando diferentes tipos de hábitats. Así, *O. longicaudatus* puede encontrarse tanto en hábitats perturbados(peridomicilios, bordes de campos cultivados y caminos), hábitats naturales (pasturas naturales, estepa, arbustales y

bosques), y una zona de transición entre el bosque y la estepa patagónica, denominada comúnmente ecotono (Pearson 1983, 2002, Murúa *et al.* 1986, Meserve *et al.* 1996, 1999, 2004, Kelt *et al.* 1994, Guthmann *et al.* 1997, Lozada *et al.* 2000, Cantoni *et al.* 2001, Larrieu *et al.* 2003, Palma *et al.* 2005, 2007, Piudo *et al.* 2005, 2011, Polop *et al.* 2010, Andreo *et al.* 2012). En esta zona de transición, *O. longicaudatus* ocupa ocasionalmente el bosque denso, prefiriendo los bordes en claros del bosque, zonas de arbustales, bordes de caminos, y zonas con zarzamora y rosa mosqueta (Pearson y Pearson 1982, Pearson 1983, Murúa *et al.* 1996, Palma *et al.* 2005, 2007, Pelliza-Sbriller y Sepúlveda-Palma 2007).

Murúa y González (1982), encontraron que dentro de los hábitat que ocupa *O. longicaudatus*, los individuos seleccionan aquellos micro-sitios con alta densidad de cobertura vegetal que los protegería de potenciales predadores.

Además, a *O. longicaudatus* se lo conoce como escansorial, subiendo en altura en ciertos periodos del año aprovechando el dosel de árboles y arbustos para desplazarse (Murúa 1998). Los individuos de esta especie son considerados buenos trepadores, saltadores y/o cavadores, (Murúa y Gonzalez 1982, Pearson 1983, Spotorno *et al.* 2000), y estas características se reflejan en la variedad de sitios en los que son capturados. La duración de la actividad diaria de *O. longicaudatus* es de 12 horas continuas durante la noche y la madrugada (Murúa 1996).

La longevidad de los individuos de *O. longicaudatus* es cercana al año, dependiendo del ambiente, del momento en el año en que ingresan a la población, y de los factores climáticos y de la competencia intraespecífica (Pearson 1983, Murúa *et al.* 1986, Meserve *et al.* 1995, Palma *et al.* 2005, Sage *et al.* 2007).

La especie presenta un período reproductivo estacional, desde la primavera (Septiembre) al otoño temprano (Abril) (Pearson 1983, Murúa *et al.* 1986, Guthmann *et al.* 1997, Muñoz-Pedrero 2000). Las hembras se pueden reproducir hasta 4 veces durante dicho período (Murúa *et al.* 1986, Polop

2011), produciendo camadas de entre 4 y 5 crías (Sage et al. 2003, Murúa et al. 2004). A raíz de esta estacionalidad en la reproducción, las poblaciones de *O. longicaudatus* presentan variaciones estacionales en sus abundancias, con máximos en los meses de otoño y principios de invierno y mínimos en verano (Murúa y González 1986, Murúa et al. 1986, Guthmann et al. 1997, Murúa 1998, Polop 2011).

Oligoryzomys longicaudatus es considerado un roedor generalista, capaz de alimentarse tanto de animales como de vegetales, variando su dieta no sólo según el lugar y la estación, sino entre ejemplares de la misma especie. La mayoría de los estudios de dieta de esta especie han sido realizados en el centro de Chile, donde la misma muestra un alto consumo de semillas de *Guevina avellana* y *Aextoxicon punctatum*, durante la estación seca, y de flores, hojas y ocasionalmente artrópodos, durante la estación húmeda (Meserve y Glanz 1978, Meserve 1981, Murúa y Gonzalez 1981, Pearson 1983, Meserve et al. 1988, Gonzáles et al. 1989, Meserve et al. 1999, 2004). Por otro lado, Muñoz Pedreros et al. (1990) registraron, en plantaciones de pinos para la misma región chilena, una alta composición de semillas y frutos en verano y primavera. En Argentina por el contrario, son escasos los estudios que analizan la composición de la dieta de este roedor. Según los resultados obtenidos por Pelliza-Sbriller y Sepúlveda-Palma (2007) y Polop et al. (2014), para la región andino-patagónica, más precisamente en la localidad de Cholila-Chubut, muestran que la dieta está integrada por frutos de rosa mosqueta (*Rosa spp.*) y semillas (más de un 55%), consumiendo en menor medida hojas y artrópodos. Debido a estas variaciones en la alimentación según la estación del año y el tipo de ambiente, Polop et al. (2014) clasifican a *O. longicaudatus* como un consumidor oportunista.

Estudios realizados en Chile y sur de Argentina señalan que los valores de abundancia de *O. longicaudatus* varían estacionalmente, mostrando los mayores valores de abundancia en otoño e invierno y los más bajos en verano (Murúa 1996, 1998, Murúa et al. 1996, Piudo et al. 2005, Polop et al. 2010). En la región sur de Chile, *O. longicaudatus* presenta explosiones poblacionales relacionadas a la disponibilidad de semillas de una especie de caña (*Chusquea*

quila) (Murúa *et al.* 1996, Murúa 1998, González *et al.* 2000). En los bosques lluviosos de Chile se ha encontrado una asociación entre la producción de semillas y la abundancia de roedores. Así, años con alta producción de semillas fueron seguidos por una densidad alta de roedores y años con densidades bajas de roedores coincidieron con una disponibilidad de semilla reducida (González *et al.* 1989). En Argentina, también fueron observados importantes incrementos poblacionales de *O. longicaudatus* en relación al florecimiento de la caña colihue (*Chusquea coleou*) afectando un área que abarcó desde Villa La Angostura hasta el Parque Nacional Los Alerces (Jaksic y Lima 2003). En esta especie, como en otras esencialmente granívoras del ensamble, las explosiones poblacionales relacionadas con la mayor disponibilidad de alimento producirían una respuesta que incluirían cambios en el peso corporal de los individuos, y demográficos respecto a la estructura de edad y la proporción de sexos (Murúa *et al.* 1996). Respecto a las variaciones en la proporción de sexos, según Murúa *et al.* (1996) en periodos de máxima densidad esta se hallaría desviada hacia los machos (74,6%), y alcanzaría valores cercanos a 1 en los periodos de bajos valores de densidad. Por lo tanto, habría una relación causal entre los ciclos de la floración de las bambuceas y las erupciones de ratones ("ratadas") (Gallardo y Mercado 1999, Murúa *et al.* 1996).

La reproducción exitosa en roedores depende de una serie de eventos fisiológicos y conductuales y se ve afectada por variables ecológicas y sociales (Vandenbergh 1983). Por lo general los periodos reproductivos son estacionales y se restringen a los meses benignos. Pearson (1983), Murúa *et al.* (1986) y Muñoz-Pedrero (2000) proponen, para los bosques templados patagónicos, que el período reproductivo de *O. longicaudatus* es fuertemente estacional, con un ciclo que se inicia en Octubre (primavera tardía) y finaliza en Abril (otoño tardío). Por otro lado, Argel (2005), Polop *et al.* (2010) y Polop (2011) no encuentran una marcada estacionalidad en la reproducción de esta especie en el hábitat de arbustal, lo que podría estar relacionado con la disponibilidad continua de alimento. El reclutamiento de juveniles ocurre a partir de mediados de primavera (Pearson 1983), entre Marzo y Abril (Murúa *et al.* 1986), y en invierno (Meserve *et al.* 1999, Pearson 2002, Sage *et al.* 2007,

Polop 2011). Las hembras alcanzan la madurez sexual aproximadamente a los 30 días de edad, y serían reproductivamente activas a los 45 (Pearson 1983). Según este autor, la población de hembras sobre-invernantes, nacidas en el verano del año anterior, comienzan su actividad reproductiva a partir de principio de la primavera, estando la totalidad de las hembras preñadas y/o lactando hacia fines de la misma. Las hembras tienen celo post-parto y producen entre 3 y 4 camadas, promedio 4,7 crías por camada, a lo largo de la estación reproductiva (Pearson 1983, Sage *et al.* 2007).

El patrón de micro-distribución espacial de *O. longicaudatus*, estimada por Murúa y González (1979) a través de la prueba de la distancia al vecino más cercano, es agregada en primavera y al azar durante el resto del año. *O. longicaudatus* es descrita como una especie vágil y como la de mayor movilidad respecto a las otras especies que componen el ensamble de micro-mamíferos, pudiendo desplazarse diariamente grandes distancias en el hábitat (González *et al.* 2000). Murúa *et al.* (1986) y González *et al.* (2000), proponen que esto se hallaría relacionado con el hecho que las **aa** de *O. longicaudatus* alcanzan el doble de tamaño que las de otras especies del sur de Chile. Sin embargo, estudios realizados sobre el **taa** de *O. longicaudatus* ponen en evidencia una gran variación en cuanto a los valores alcanzados (440 m² a los 2071 m²), tanto dentro como entre diferentes ambientes, a lo largo del año. (Contreras 1972, Murúa *et al.* 1986, González *et al.* 2000, Argel *et al.* 2008, Piudo 2011, Monteverde 2013). Algunos estudios han documentado que las **aa** resultan ser mayores durante la época reproductiva que en la época no reproductiva (Argel *et al.* 2008, Piudo 2011, Monteverde 2013), siendo los machos los que presentan mayores **taa** con respecto a las hembras (Contreras 1972, Murúa *et al.* 1986, Argel *et al.* 2008). Por otro lado, según González *et al.* (2000) los tamaños promedio de las **aa** de *O. longicaudatus* se hallan relacionados con la densidad poblacional, siendo mayores a menores valores de densidad (2071,4 ± 986,0 m²; $\delta = 61 \pm 12$ ind/ha.) y menores cuando los valores de densidad son altos (1458,3 ± 1152,4 m²; $\delta = 422 \pm 33$ ind/ha.) (González *et al.* 2000). Además, *O. longicaudatus* ajusta el **taa** a las fluctuaciones en la disponibilidad del recurso alimentario (Murúa *et al.* 1996).

Según este autor, en años con una productividad mínima los individuos establecen **aa** lo suficientemente grandes como para permitirles el acceso a la mayor cantidad de recursos alimentarios; mientras que en épocas donde la disponibilidad de estos recursos aumenta, disminuyen el tamaño de sus áreas de acción. No obstante, si la abundancia del alimento se concentra en un área específica del hábitat, los individuos reducen drásticamente su área de actividad, concentrando sus esfuerzos en el forrajeo del recurso espacialmente limitado (González *et al.* 2000).

Con respecto a los solapamientos de las **aa**, Argel *et al.* (2008) reportaron bajos valores de solapamiento intra-sexual, lo que indicaría que ni los machos ni las hembras comparten el espacio con co-específicos del mismo sexo. Con respecto a los valores de **saa** inter-sexuales, estos autores reportaron que los mismos son bajos en el invierno (menor al 5%) y aumentan con el comienzo de la actividad reproductiva (valores mayores al 23%).

1.3.1 *Oligoryzomys longicaudatus* y síndrome pulmonar por Hantavirus (SPH).

Oligoryzomys longicaudatus ha sido identificado por López *et al.* (1996) y Levis *et al.* (1997, 1998) como el reservorio del virus Andes, agente etiológico del Síndrome Pulmonar por Hantavirus (SPH) en la región suroeste de Argentina. El SPH es una enfermedad zoonótica de relevancia en la salud pública Argentina, debido a su alto índice de mortalidad (Enría y Levis 2004).

Los hantavirus persisten en las poblaciones de reservorios produciendo una infección crónica inaparente en sus huéspedes roedores. El virus es eliminado en las excreciones del roedor y puede mantenerse en las poblaciones, a través de las transmisiones entre individuos. Si bien el mecanismo de transmisión para el sistema Hantavirus-roedor no es completamente conocido (Mills y Child 1998, Mills 2005), la evidencia demográfica indirecta que relaciona el número de heridas/lesiones con la presencia de anticuerpos en los individuos, sugiere que el patógeno sería transmitido principalmente de manera horizontal entre los roedores (Mills *et al.* 1999, Padula *et al.* 2004, Mills 2005), incrementando positivamente la prevalencia de la infección con la abundancia del reservorio (Biggs *et al.* 2000).

Si bien actualmente se sostiene que el mecanismo de transmisión es horizontal, hasta el año 1997 se proponía además, para *Peromyscus maniculatus*, un mecanismo de transmisión vertical (Mills *et al.* 1997). La transmisión indirecta se produciría por el contacto de los roedores con heces y orina de co-específicos infectados. Por otra parte, la transmisión directa estaría mediada por comportamientos interactivos, tales como el acicalamiento mutuo y encuentros agresivos. Estos últimos explicarían que se encuentre una mayor seroprevalencia entre los roedores adultos que en los juveniles (Childs *et al.* 1988, 1994, Mills *et al.* 1997, Glass *et al.* 1988). Particularmente, para *O. longicaudatus*, si bien la información sobre el mecanismo de transmisión de la infección por virus *Andes* no es completa, tanto en estudios de laboratorio como a campo algunos autores como Lázaro *et al.* (2007) y Padula *et al.* (2004), indican que la infección se presentaría de manera crónica en el huésped y que se produciría eliminación continua del virus en orina, heces y saliva. En este sistema virus huésped, la evidencia demográfica indirecta sugiere que el patógeno sería transmitido de manera horizontal entre los roedores (Padula *et al.* 2004, Enría y Levis 2004).

Algunos estudios han documentado una relación positiva entre la abundancia poblacional de *O. longicaudatus* (Person 2002, Murúa y Briones 2005, Sage *et al.* 2007, Polop *et al.* 2010) y la prevalencia de la infección (Murúa *et al.* 2003, Polop *et al.* 2010). Se ha indicado el registro de focalidad de la infección en "refugios" de las poblaciones de roedores, y que cuando las condiciones ambientales cambian, la infección se propaga desde estos refugios (Mills *et al.* 1999, Abbot *et al.* 1999, Glass *et al.* 2007).

Por otro lado, estudios realizados en Canadá en *Peromyscus maniculatus* indican que la dispersión, favorecida por la fragmentación del hábitat, sería el factor principal en la distribución del virus en las poblaciones del roedor (Langlois *et al.* 2001). Estos autores han propuesto que la tasa de transmisión de la enfermedad aumentaría en los paisajes fragmentados. Estos tipos de paisajes son característicos también de la Patagonia, la cual ha sufrido una fuerte intervención humana, ya sea por explotación ganadera o

introducción de especies exóticas, lo que ha formado fragmentos de diferentes tamaños y conectividad que tendrían efectos en la distribución del hantavirus.

La dispersión espacial del virus dentro de la población reservorio puede tener dos momentos: la difusión dentro de la población huésped, y la dispersión entre poblaciones. La difusión puede incrementar más rápidamente en algunas poblaciones que en otras, posiblemente a causa de diferencias en los niveles iniciales de la infección o por la composición o comportamiento poblacional (Mills *et al.* 1999, Abbot *et al.* 1999, Glass *et al.* 2007). Según Lidicker 1975 la intensidad de la dispersión puede estar relacionada a la dinámica poblacional o a la perturbación del hábitat. Desafortunadamente, existen pocos datos sobre dispersión en poblaciones silvestres de *O. longicaudatus*, en especial en relación a la transmisión y mantenimiento del virus Andes.

Si bien se cuenta con información sobre el uso del espacio en esta especie, la mayoría de ésta proviene de estudios realizados en el sur de Chile (Murúa y González 1979, 1982, Patterson *et al.* 1989, 1990, Murúa 1996, 1998, González *et al.* 2000). Las diferencias en cuanto a la flora, la fauna y el clima entre el sur de Argentina (Dimitri 1974, del Valle *et al.* 1995, Jobbágy *et al.* 1995, Schlichter y Laclau 1998) y Chile, (Murua *et al.* 1986, Kelt 1994, Lozada *et al.* 2000, Ortiz *et al.* 2004, González *et al.* 2000), la heterogeneidad de los diseños utilizados para la estimación del uso del espacio de *O. longicaudatus* y los dispares tamaños de muestra considerados (Murúa y González 1979; Murúa *et al.* 1986; González *et al.* 2000), dificultarían la extrapolación de los resultados obtenidos a nuestra población en estudio.

Según Farias *et al.* (2006) y Schooley y Branch (2006) tanto las interacciones comportamentales como los patrones de uso del espacio son factores que afectan la transmisión viral. Esto debido a que tanto las primeras como los segundos influyen sobre la reproducción, organización social y la dinámica poblacional de la especie. Así, debido a la importancia de *O. longicaudatus* como reservorio del virus andes, es relevante el estudio del uso del espacio en relación a la densidad y aspectos relacionados a sus estrategias reproductivas.

1.4 Hipótesis y predicciones

Teniendo en cuenta los antecedentes generales y particulares de la especie se proponen las siguientes hipótesis sobre el sistema de apareamiento, y las respuestas espaciales a los incrementos de densidad poblacional de *Oligoryzomys longicaudatus*.

1.4.1 Hipótesis y predicciones del sistema de apareamiento de *Oligoryzomys longicaudatus*

1º Hipótesis. El sistema de apareamiento de *Oligoryzomys longicaudatus* es promiscuo.

Predicciones: Los machos solapan sus áreas de acción sobre las de varias hembras y otros machos.

La dispersión se halla desviada hacia las hembras.

No existe dimorfismo sexual.

2º Hipótesis. El sistema de apareamiento de *Oligoryzomys longicaudatus* es poligínico.

Predicciones: Los machos solapan sus áreas de acción sobre las de varias hembras y no presentan solapamiento intra-sexual.

La dispersión se halla desviada hacia los machos.

Existe dimorfismo sexual.

1.4.2 Hipótesis y predicciones de las respuestas espaciales de *Oligoryzomys longicaudatus* al incremento de la densidad poblacional.

1º Hipótesis: Ante un incremento de la densidad poblacional los individuos de *Oligoryzomys longicaudatus* presentarán comportamiento de espaciamiento.

Predicción: Ante un incremento de la densidad poblacional los machos y/o las hembras de *O. longicaudatus* no modifican el tamaño ni el grado de solapamiento intra-sexual de sus áreas de acción.

2º Hipótesis: Ante un incremento de la densidad poblacional los individuos de *Oligoryzomys longicaudatus* presentarán una respuesta espacial de disco elástico.

Predicción: Ante un incremento de la densidad poblacional los machos y/o las hembras de *O. longicaudatus* disminuyen tanto el tamaño como el grado de solapamiento intra-sexual de sus áreas de acción.

3º Hipótesis: Ante un incremento de la densidad poblacional los individuos de *Oligoryzomys longicaudatus* presentarán una respuesta espacial de fusión.

Predicción: Ante un incremento de la densidad poblacional los machos y/o las hembras de *O. longicaudatus* disminuyen el tamaño de sus áreas de acción y aumentan el grado de solapamiento intra-sexual.

1.4.3 Hipótesis y predicción sobre la transmisión y mantenimiento del virus Andes en relación a la dispersión del huésped.

1° Hipótesis: La transmisión del virus Andes es horizontal a través de competencia intrasexual en machos.

Predicción: la mayor cantidad de individuos seropositivos serán machos reproductivamente activos que presenten lesiones, haciéndose más marcada en momentos de mayor abundancia poblacional.

2° Hipótesis: Los individuos dispersantes son los que mantienen el virus Andes en las poblaciones silvestres de *O. longicaudatus*.

Predicción: habrá mayor número de individuos transeúntes seropositivos que residentes.

1.5 Objetivos generales y específicos

1.5.1 Objetivo general

A partir de las hipótesis planteadas se propone el siguiente objetivo general:

Determinar el uso del espacio de *Oligoryzomys longicaudatus* en relación a la variación estacional de la densidad poblacional en la Patagonia Argentina, a fin de explicar su dinámica espacial y su papel en la dinámica del Síndrome Pulmonar por Hantavirus (SPH).

1.5.2 Objetivos específicos:

- Describir la estructura poblacional por edades, tasa sexual y tasa sexual operativa, en relación a la densidad poblacional.
- Estudiar el tamaño y solapamiento intra e intersexual de las área de acción de *O. longicaudatus* en relación al sexo, estado reproductivo, y densidad poblacional.
- Estudiar dispersión de *O. longicaudatus* en relación al sexo y densidad poblacional.
- Dilucidar el sistema de apareamiento de *O. longicaudatus* a partir del uso del espacio de hembras y machos adultos. Además, se estudiará la existencia de dimorfismo sexual en individuos de *O. longicaudatus*.
- Identificar la presencia de anticuerpos contra el virus Andes en los individuos capturados.
- Establecer la relación entre los individuos residentes y transeúntes y la presencia de anticuerpos.
- Evaluar si existen diferencias genéticas entre individuos caracterizados como transeúntes y como residentes.

Además se plantea:

- ❖ Comparar las metodologías de Captura, Marcado y Recaptura en grillas y de Radio-telemetría en el cálculo de las área de acción.

2 ÁREA DE ESTUDIO:

El estudio se realizó en un área ubicada en el valle Lago Rivadavia, localidad de Cholila en la Provincia del Chubut, Argentina (S42° 33' W71° 38') (Figura 1). Esta localidad está en la región sur de una de las áreas endémicas de Síndrome Pulmonar por Hantavirus (SPH) en Argentina, donde la mayor parte de los casos registrados se concentran en una franja comprendida entre la provincia de Neuquén y la provincia de Santa Cruz (Figura 2).

El paisaje de esta región es el resultado de una historia geológica con eventos de distinto origen y de gran magnitud, que permitió una alta diversidad de ambientes (Burkart *et al.* 2011). La geomorfología está marcada por la presencia de los Andes. Esta formación se produjo por elevación de la corteza terrestre a fines del periodo terciario, como consecuencia de la presión de la placa tectónica del Pacífico. Algunos de estos bloques se elevaron formando cordones y otros se hundieron dando lugar a depresiones rellenas por hielo durante la glaciación Pleistocena. El retroceso glacial imprimió al relieve actual geformas específicas. Los cuerpos montañosos están remodelados intensamente y muestran circos, agujas y crestas. Los valles, antiguos cauces de los glaciares, son geformas suavemente onduladas interrumpidas de tanto en tanto por los lagos patagónicos, cuya extensión y profundidad es medida de la magnitud del proceso (Ramos 1999, Burkart *et al.* 2011).

Otra característica importante en la región es el vulcanismo. Con su accionar se cubrieron vastas zonas con un manto de sedimentos formado por cenizas volcánicas sobre las que se desarrollaron los suelos fértiles actuales. Estos pueden ser Andosoles, con un horizonte oscuro desarrollados a partir del manto de ceniza uniforme, o Regosoles. Estos últimos son suelos claros resultantes del material volcánico modificado por el transporte y mezclado con arenas y limos fluviales y/o coluviales (del Valle 1998).

El clima de la región se clasifica como templado frío a frío húmedo cordillerano. Fuertes vientos del oeste caracterizan el clima de la región, donde la acción del anticiclón del Pacífico determina la presencia de vientos que provienen del Océano Pacífico sur y atraviesan la cordillera de los Andes

descargando su humedad. Las precipitaciones, más abundantes en invierno, se presentan según un marcado gradiente E-O (Jobbágy *et al.* 1995), donde en aproximadamente 50Km la media anual desciende de 3000mm a solo 200mm (del Valle *et al.* 1995). El límite entre ambas regiones es el ecotono entre estepa y bosque (situado aproximadamente en la isohieta de los 700 mm). Los registros de la localidad indican que la precipitación invernal oscila entre los 500 y 800 mm anuales generalmente en forma de nieve. Por el contrario, el período estival se presenta con pocas lluvias, presentando un marcado déficit de humedad. Los veranos son templados a frescos, y hay probabilidad de heladas durante gran parte del año. La temperatura media de la estación cálida no supera los 20 °C y la media anual no supera los 9 °C.

En el área existen zonas boscosas, separadas de la estepa patagónica a través de una zona de transición ecotonal.—área donde aparecen discontinuidades ambientales fuertes o marcadas (McNaughton y Wolff 1984)—entre el bosque y la estepa. La vegetación predominante corresponde a la Región Antártica, Provincia Subantártica, Distrito de los Bosques Caducifolios, caracterizado por la presencia de especies como *Nothofagus pumilio* (lenga) y *N. antarctica* (ñire), y por *N. dombeyi* (coihue) y *Austrocedrus chilensis* (ciprés de la cordillera) entre las perennifolias dominantes (Cabrera 1976). En la transición del bosque con el Distrito Occidental de la Provincia Patagónica la vegetación alterna entre bosques de *Maytenus boaria* (maitén), *Lomatia hirsuta* (radal), *Schinus patagonicus* (laura) y parches de ciprés de la cordillera, con estepas arbustivas (género *Berberis*, entre otros), subarbustivas y gramíneas (con especies como *Mutisia decurrens* y *Mutisia spinosa*), típicas del ecotono (Cabrera y Willink 1980, Santos Biloni 1990).

Una especie exótica introducida es la rosa mosqueta (*Rosa spp.*), que se destaca por la gran superficie que abarca en esta zona de transición, ocupando terrenos aptos para la agricultura y la ganadería (Pelliza-Sbriller y Sepúlveda-Palma 2007). (Figura 3)

Este arbusto de origen europeo es considerado una planta invasora agresiva, por su rápida colonización a través de matas impenetrables y por su fácil propagación por parte de animales (aves y ganado principalmente)

(Damascos 1992). Además, estos arbustos constituyen un refugio ideal para roedores debido a la protección que ofrecen y a la cantidad de frutos y semillas que les sirven de alimento (Pelliza-Sbriller y Sepúlveda-Palma 2007, Polop *et al.* 2014), el cual se mantiene disponible en el suelo a lo largo de casi todo el año (Coppa 2004).

Particularmente, la zona de estudio es un área de matorral que ha sido sometida históricamente a incendios (espontáneos o provocados) y ganadería (sobrepastoreo) conformando ambientes de alta heterogeneidad, con parches de vegetación intercalados con grandes superficies de suelo desnudo (Cavallero 2012) (Figura 4). La vegetación predominante de esta área es la rosa mosqueta, que se encuentra en todas sus fases de desarrollo, compartiendo el campo con el ciprés de la cordillera, coihue, ñire, radial, maitén, laura, caña colihue (*Chusquea coleou*), maqui (*Aristotelia chilensis*), calafate (*Berberis buxifolia*), michay (*Berberis darwinii*), retama (*Diostea juncea*), entre otras (Figura 5).

Con respecto al ensamble de especies de pequeños mamíferos terrestres en la zona de bosques, se incluyen dos especies de marsupiales *Rhyncholestes raphanurus* (Osgood 1924) y *Dromiciops gliroides* (Thomas 1894) y varias de roedores sigmodontinos y caviomorfos: *Abrothrix longipilis* (Waterhouse 1837), *A. olivaceus* (Waterhouse 1837), *A. xanthorhinus* (Waterhouse 1837), *Chelemys macronyx* (Thomas 1894), *Geoxus valdivianus* (Philippi 1858), *Irenomys tarsalis* (Philippi 1900), *Loxodontomys micropus* (Waterhouse 1837), *Oligoryzomys longicaudatus* (Bennett 1832) y *Ctenomys haigi* (Thomas 1919) (Galliari *et al.* 1996, Bárquez *et al.*, 2006). *O. longicaudatus*, *A. longipilis* y *L. micropus* se hallan presentes tanto en esta zona como la de interfase o ecotono (Polop *et al.* 2014). Las diferencias en la distribución espacial y la abundancia de las distintas especies han sido relacionadas a variaciones altitudinales (Patterson *et al.* 1989 y 1990) y asociaciones específicas con el hábitat (Monjeau *et al.* 1997, Pardiñas *et al.* 2003). Con respecto a estas últimas Monjeau *et al.* (1997), afirman que los micromamíferos se comportan como ecólogos del paisaje o sea que las comunidades de micromamíferos guardan fidelidad con unidades de paisaje;

mientras que Pardiñas *et al.* (2003) relacionan su distribución con divisiones fitogeográficas menores.

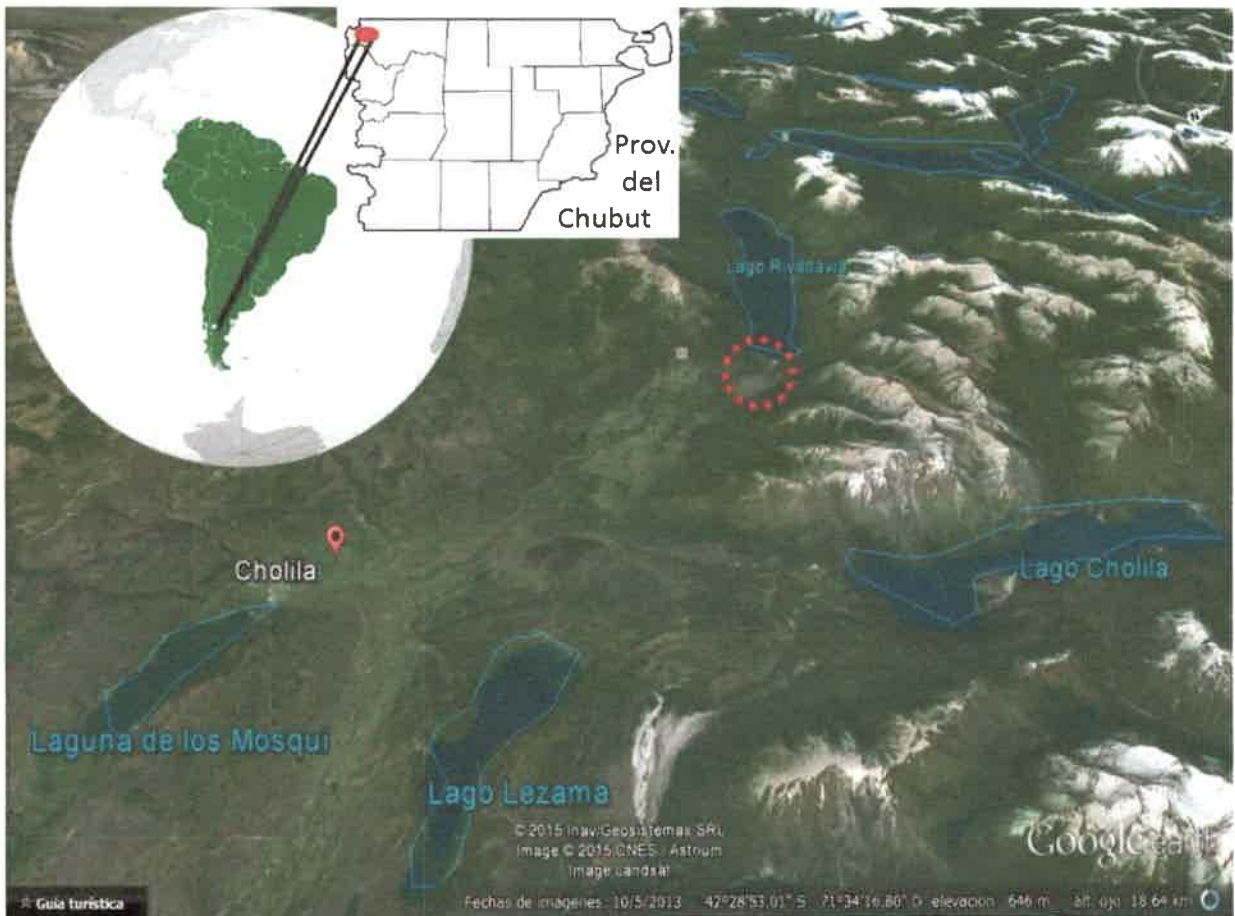


Figura 1: Área de estudio ubicada en el valle del lago Rivadavia, en la Provincia del Chubut-Argentina (S42° 33' W71° 38').

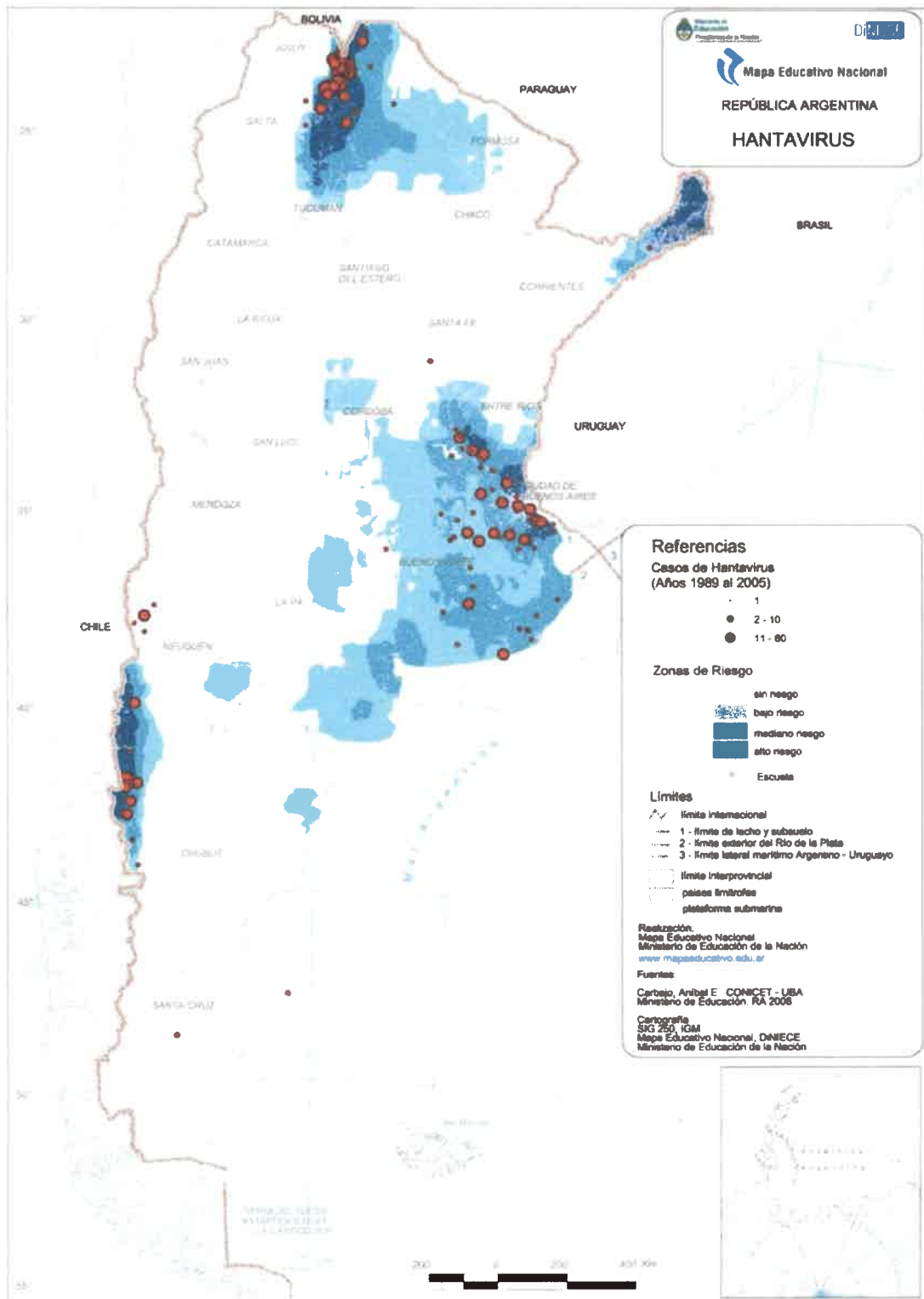


Figura 2: Mapa de la República Argentina de casos de Hantavirus, donde se muestran las cuatro grandes zonas de mediano y alto riesgo. Los puntos muestran la distribución

geográfica de casos de síndrome pulmonar por hantavirus, ocurridos entre los años 1989 –2005. Los puntos aislados son casos de hospitalización de personas que posiblemente se hayan infectado en otros sitios, los agrupados muestran las zonas de transmisión más importantes. Extraído de <http://www.mapaeducativo.edu.ar/Atlas/Hantavirus>



Figura 3: Rosa mosqueta (*Rosa* spp.) en diferentes estaciones del año. Valle del lago Rivadavia, en la Provincia del Chubut-Argentina.



Figura 4: Zona de estudio, en un hábitat de matorral sometido históricamente a incendios (espontáneo o provocado) y ganadería (sobrepastoreo) conformando ambientes de alta heterogeneidad, con parches de vegetación intercalados con superficies de suelo desnudo. Valle del lago Rivadavia, en la Provincia del Chubut-Argentina.

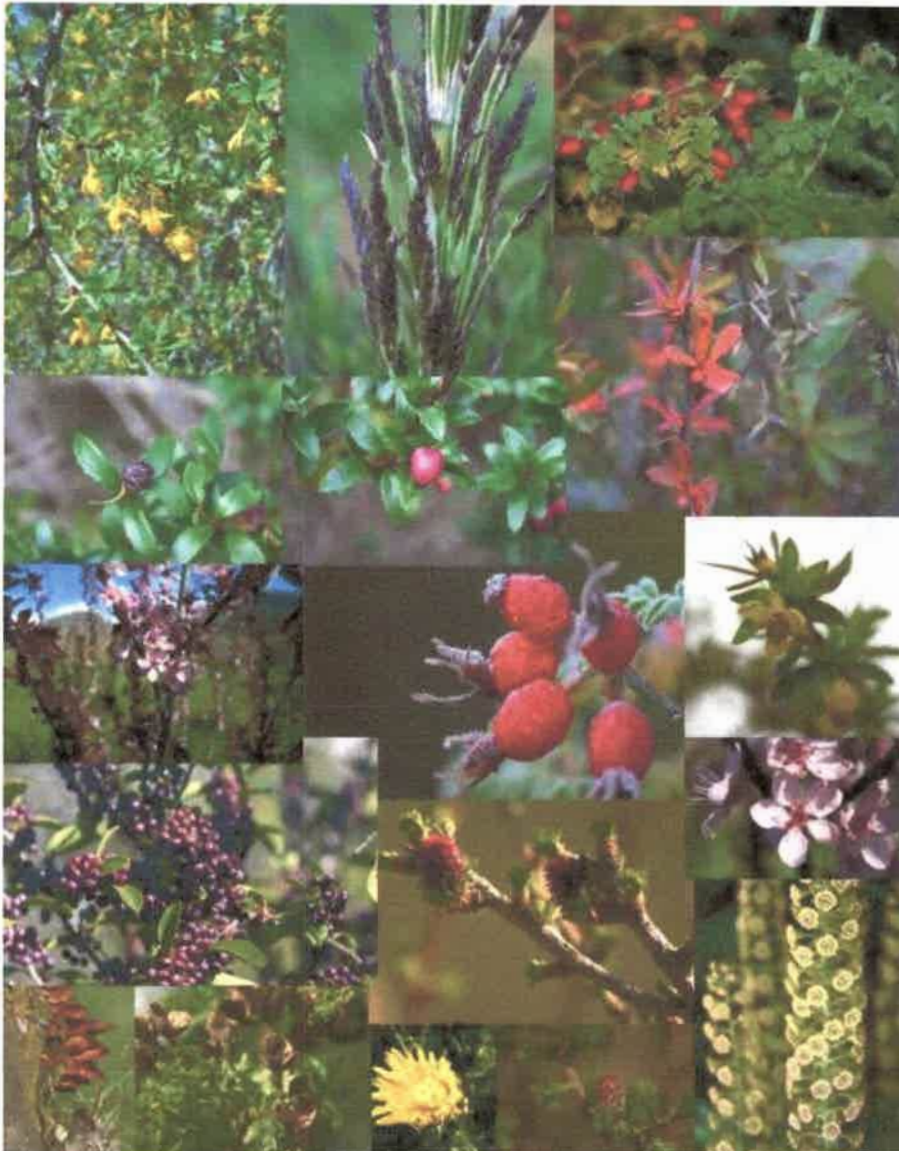


Figura 5: Vegetación predominante de la zona de estudio. Valle del lago Rivadavia, en la Provincia del Chubut-Argentina.

2.1 Registros climáticos locales, obtenidos para el período de muestreo

Los variables de precipitación y temperatura promedio mensual fueron registradas, para los años 2011, 2012 y 2013, por dos estaciones meteorológicas ubicadas en la ciudad de Esquel (Provincia del Chubut) y en la ciudad del Bolsón (Provincia de Rio Negro). Estas variables fueron registradas por estaciones del Centro de Información Meteorológica (CIM), perteneciente al Servicio Meteorológico Nacional (Exp. N° 150.575). En la figura 6 se grafican

los valores de precipitación y temperatura obtenidos por ambas estaciones. En la misma puede observarse que el año 2011 se caracterizó por ser un año seco (propio del fenómeno "La Niña"). Los registros de precipitación obtenidos para este año no superaron los 50 mm mensuales, según los datos registrados para la localidad de Esquel (estación más próxima al área de estudio). Por otro lado, los registros de precipitación obtenidos para los años 2012 y 2013 fueron muy superiores a los registrados durante el año 2011, lo cual evidencia que fueron años más húmedos, lo cual es característico del fenómeno de "El Niño".

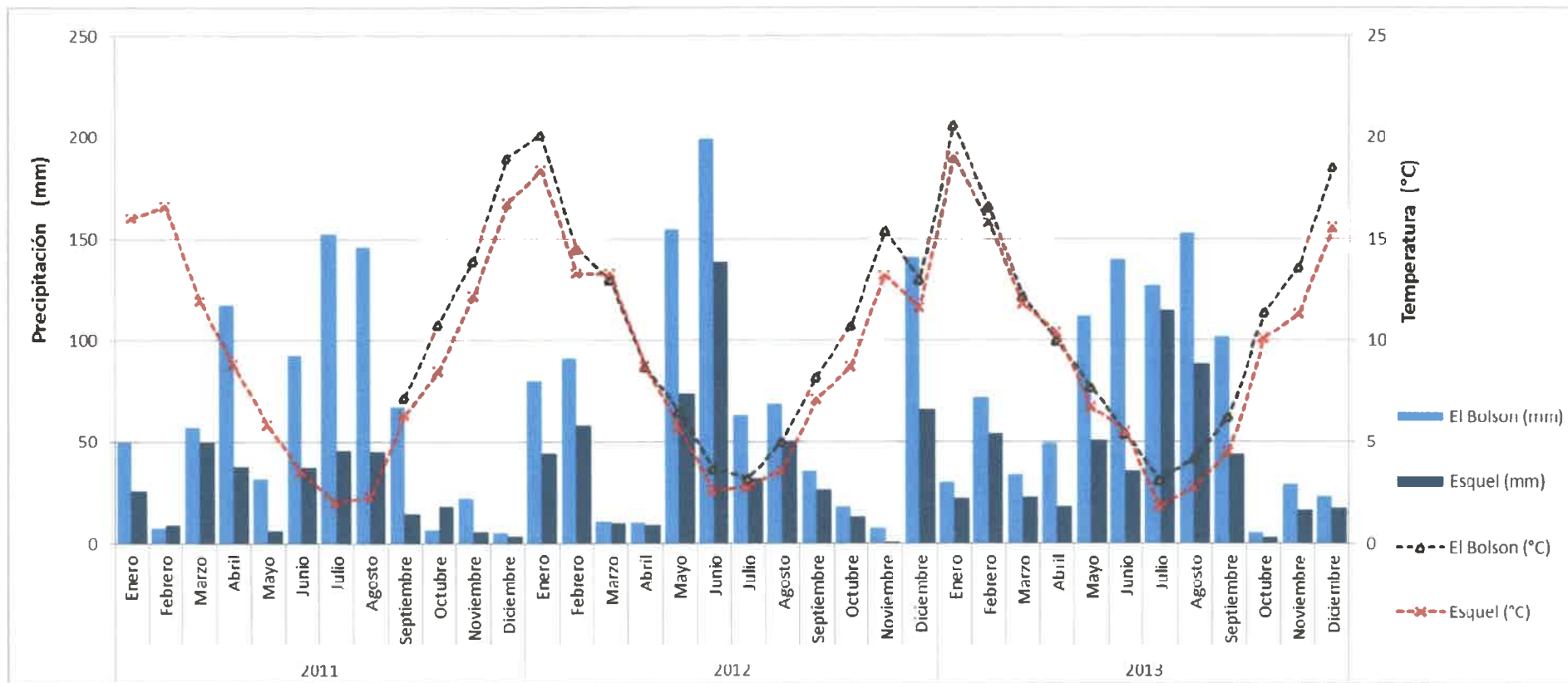


Figura 6: Precipitación (mm) y temperatura (°C) promedio mensual, para el período 2011-2013, registrada en las localidades de Esquel (Provincia del Chubut) y El Bolsón (Provincia de Río Negro). Datos suministrados por el Centro de Información Meteorológica (CIM), perteneciente al Servicio Meteorológico Nacional (Exp. N° 150.575).

3 USO DEL ESPACIO Y SISTEMA DE APAREAMIENTO DE *OLIGORYZOMYS LONGICAUDATUS*: UN ESTUDIO DE CAPTURA, MARCADO Y RECAPTURA.

3.1 Materiales y Métodos

El estudio se realizó en un hábitat de matorral de rosa mosqueta, en el cual Polop *et al.* (2010), Polop (2011) y Andreo *et al.* (2012), registraron las mayores abundancias de *O. longicaudatus*. El sitio se encuentra limitado al Sur-Oeste por el lago Rivadavia, al Este y al Oeste por arroyos que desembocan en dicho lago, y hacia el Norte se encuentra una ladera de montaña en la cual comienza una zona boscosa. Debido a las barreras físicas que presenta el área de muestreo para la especie, ésta funcionaría como una “semi-clausura natural” (Figura 7).



Figura 7: Imagen del área de estudio (el rectángulo indica el sitio de muestreo), en un hábitat de matorral, en el lago Rivadavia, en la Provincia del Chubut-Argentina (S42° 33' W71° 38').

Se realizaron sesiones de trampeo de captura, marcado y recaptura (CMR) utilizando trampas Sherman (23 x 8 x 9,5cm), empleando dos dispositivos de muestreos diferentes y no simultáneos. Los muestreos fueron estacionales, desde Octubre de 2011 a Octubre de 2013. Cabe señalar que en invierno de 2012, no se pudo acceder a la zona de estudio por cuestiones climáticas. Así, durante el estudio, las sesiones de trampeo se realizaron en primavera (Octubre 2011, 2012 y 2013), verano (Febrero 2012 y 2013), otoño (Abril/Mayo 2012 y 2013), e invierno (Agosto 2013). Durante todo el estudio se cumplió el supuesto de que todos los animales tenían la misma probabilidad de ser capturados.

En base a los antecedentes del ciclo reproductivo de la especie (Pearson 1983; Murúa *et al.* 1986; Muñoz-Pedrero 2000), las sesiones de trampeo se discriminaron en período reproductivo (PR) (primavera y verano) y en período no reproductivo (PNR) (otoño e invierno).

3.1.1 Primer dispositivo de muestreo

El dispositivo de muestreo utilizado durante las dos primeras sesiones de muestreo (Octubre 2011 y Febrero 2012) consistió en 2 grillas (10 x 10 estaciones de trampeo) distantes a 200 m entre sí. Para proveer una estimación de dispersión (Lonner *et al.* 2008), entre las grillas se instaló un sistema de muestreo que consistió de 7 líneas paralelas de trampas tipo Sherman ubicadas perpendicularmente a las grillas. Además, en los tres lados restantes de cada grilla se colocaron 3 líneas paralelas de trampas. Cada línea de trampas (líneas de dispersión) estuvo separada de la siguiente por 25 m, y dentro de cada línea de dispersión las trampas estuvieron separadas por una distancia de 15 m (Figura 8).

Los muestreos de roedores se realizaron durante nueve noches. Durante estas dos primeras sesiones el sistema de muestreo funcionó de la siguiente manera: durante las tres primeras noches sólo las dos grillas permanecieron activas, durante las tres noches siguientes sólo se activaron las líneas de dispersión, y durante las tres últimas noches se desactivaron las líneas de dispersión y se volvió a muestrear en las grillas.

3.1.2 Segundo dispositivo de muestreo

A partir de Abril de 2012 el sistema de muestreo se modificó (Figura 9). El nuevo dispositivo de muestreo consistió en 2 grillas, distantes 150 m entre sí, de 10 x 10 estaciones de trapeo, donde cada estación de trapeo consistió en dos trampas contiguas de captura viva tipo Sherman. Las estaciones de trapeo estuvieron separadas entre sí por una distancia de 20 m. Cada estación de trapeo fue identificada por un sistema de coordenadas formadas por letras (A-J) y números (1-10). Para proveer una estimación de dispersión se instaló una única línea de trampas entre las grillas. Esta línea de dispersión contó con 19 estaciones de trapeo, 1 trampa de captura viva tipo Sherman por estación, separadas por una distancia de 15 m entre sí (Figura 9). Cada muestreo constó de diez noches consecutivas.

Las trampas estuvieron cebadas con una mezcla de grasa vacuna y avena arrollada.

Cuando las trampas no se activaron (la entrada de un individuo no activó el mecanismo de cierre de la trampa) se registró la presencia de rastros (heces, orina, presencia de cebo roído parcialmente, presencia de hojarasca, etc.), y se las identificó como "trampas visitadas".

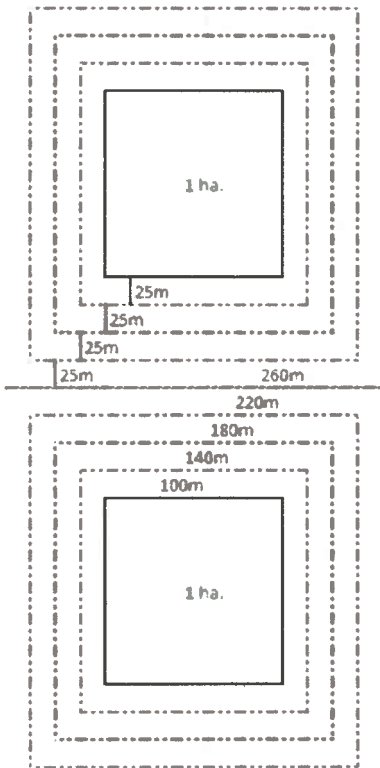


Imagen del sitio de muestreo. Google Earth tomada el 25/3/2012

Esquema del dispositivo de muestreo

Figura 8: Esquema del dispositivo de muestreo utilizado en Octubre 2011 y Febrero 2012. Diseño grillas (líneas llenas) y líneas de dispersión (líneas discontinuas). Imagen Google Earth tomada el 25/3/2012 mostrando en rosa las líneas de dispersión y en cuadrados los extremos de cada grilla.

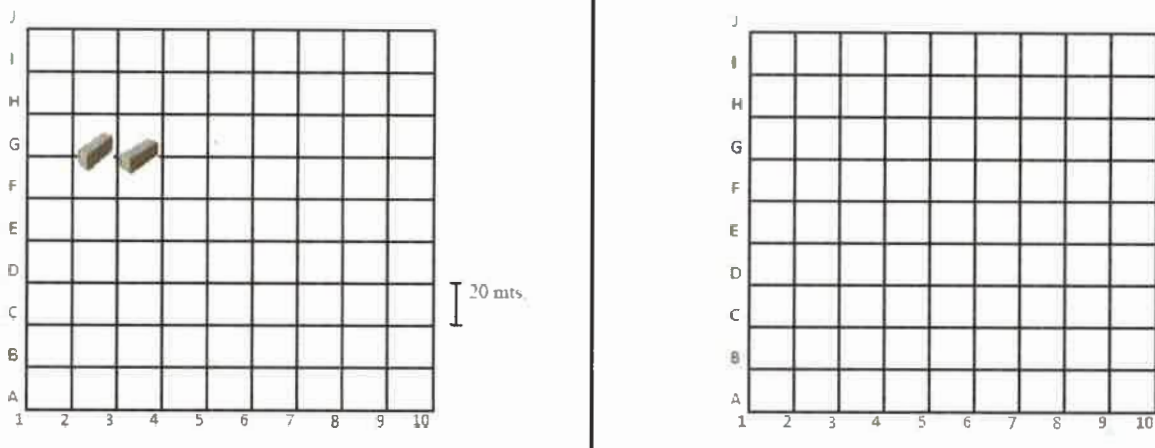


Figura 9: Dispositivo de muestreo (grilla y línea de dispersión) utilizado a partir de Abril 2012. Ejemplo en que se colocaron las trampas tipo Sherman en cada vértice. El esquema muestra la ubicación de las trampas colocadas en las coordenadas G-3. Imagen Google earth tomada el 25/3/2012 mostrando dispositivo de muestreo (grillas y línea de dispersión).

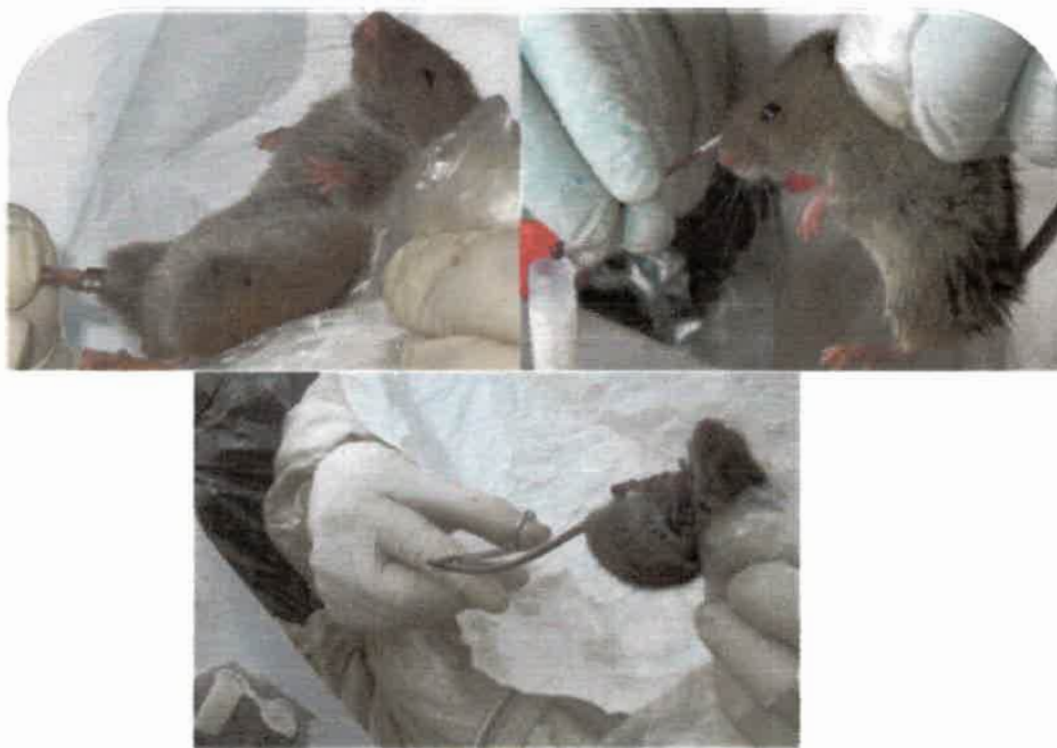
3.1.3 Procesamiento de los animales

Las trampas conteniendo a los animales capturados fueron introducidas en una bolsa plástica hermética, la cual se rotuló con el número de estación de trampeo donde se encontraba, y fueron transportadas a un laboratorio de campaña, el cual se armó en los alrededores de las grillas con la finalidad de disminuir el tiempo de manipulación y traslado de los animales. Los roedores fueron identificados taxonómicamente y sexados, registrándose además su condición reproductiva y medidas corporales, tales como, longitud del cuerpo, largo de la cola y masa corporal. Cada individuo capturado fue marcado con un anillo de metal (National Band and Tag Co., Newport, Kentucky, U.S.A.) en su pata trasera para su posterior identificación (Figura 10).

Los machos y las hembras se clasificaron en base a características exomorfológicas en: machos inactivos (con testículos abdominales), machos activos (con testículos escrotales), hembras inactivas (con vagina cerrada, pezones normales) y hembras activas (con vagina abierta, preñadas, y/o amamantando). Como un indicativo de agresiones entre los individuos, en los animales capturados se registraron señales externas de pelea a través de peladuras y/o mordeduras en orejas, en base de la cola, hocico y flancos.

Además, a cada individuo capturado se le extrajo una muestra de sangre del seno retro-orbital para determinación serológica (solo una vez por muestreo, y en el momento de su primer captura) (Figura 11), y un segmento de cola para análisis genéticos (una única vez) (Figura 12). Cabe destacar que, mientras que la extracción de sangre se realizó solamente en individuos capturados vivos, el corte de cola se efectuó tanto para individuos capturados vivos como para aquellos que murieron en la trampa. Es por esto que todos los individuos capturados, independientemente de que hayan sobrevivido o no al trampeo, fueron marcados. Posteriormente al procesamiento, los individuos fueron liberados en el lugar de captura.

El procesamiento de los individuos se efectuó utilizando todas las medidas de bioseguridad descritas por Mills *et al.* (1995).



Figuras 10, 11 y 12: Procesamiento de individuos de *Oligoryzomys longicaudatus* capturados en ambiente de arbustal en el valle del lago Rivadavia, en la Provincia del Chubut-Argentina, desde Octubre 2011 a Octubre 2013.

3.1.4 Procesamiento de muestras genéticas

Los segmentos de cola fueron colocados en tubos eppendorf, en alcohol comercial, con la información del animal procesado (fecha, sitio de captura, especie, sexo, masa corporal y número de anillo) y luego remitidos a la Universidad Nacional de Córdoba, a la Cátedra de Genética de Poblaciones, donde se caracterizó genéticamente a los individuos. Para ello se realizó la extracción de ADN de cada segmento de cola mediante la técnica de extracción salina (Bruford *et al.* 1992) en mesa de flujo laminar, tomando todas las precauciones necesarias para el manejo de material de riesgo. Su cuantificación la realizaron a través de la comparación con el marcador λ /HindIII en geles de agarosa al 0,7% utilizando bromuro de etidio para su visualización.

En cada muestra, se amplificaron por PCR los loci específicos para *O. longicaudatus* descritos en González-Iltig *et al.* (2008): Olong1, Olong4, Olong5, Olong6, Olong7, Olong9, Olong10 y Olong12; cada uno de los cebadores forward marcado con un fluorocromo distinto. Las reacciones de PCR se realizaron en una mezcla de 15µl, con la siguiente composición: 1x buffer de reacción [75mM Tris-HCl; pH 8,8; 20 mM (NH₄)₂SO₄, 0,01 Tween 20]; 130 µM de cada dATP, dGTP, dCTP, dTTP; 0,6µM de cada cebador; 1,0 U of Taq polimerasa (Fermentas Life Sciences, USA) y 5ng de ADN total (la concentración de MgCl₂ varía según las condiciones de amplificación de cada locus). Las amplificaciones se realizaron en un termociclador Biometra Unoll (Biometra, Germany), con una desnaturalización inicial de 3 min a 94°C, seguido de ciclos (cuyo número varía según el locus) de 30s a 94°C, 30s a la temperatura de hibridación de los cebadores y 30s a 72°C, finalizando con una extensión 5 min a 72°C.

Los alelos amplificados se separaron por electroforesis, utilizando el sistema de buffer Tris-Glicina (White *et al.* 2002) y se tiñeron con el sistema de nitrato de plata (Neilan *et al.* 1994) a los fines de confirmar la amplificación. Los productos de PCR de las amplificaciones correspondientes a los loci Olong1, Olong4, Olong7 y Olong10 fueron sembrados en geles al 6%, mientras que las de los loci Olong5, Olong6, Olong9 y Olong12, en geles al 8%. Los genotipos fueron determinados en secuenciadores automáticos (genotipado multilocus) en compañías que ofrecen el servicio (MACROGEN INC). El análisis de los tamaños de los alelos y los genotipos se analizaron con el programa Peak Scanner v.1.1 (Applied Biosystems).

Estos análisis se realizaron con el fin de establecer si existen diferencias genéticas entre individuos caracterizados como transeúntes y como residentes.

3.1.5 Estimación de la densidad

La densidad de la población fue calculada como número de individuos de *O. longicaudatus* por hectárea.

3.1.6 Identificación de clases etarias

En primer lugar, para establecer la estructura de la población por edades de *O. longicaudatus*, se consideraron las tres categorías propuestas por Meserve *et al.* (1991), en base a la masa corporal de los individuos. Estos autores definieron las categorías de la siguiente manera: individuos con masa corporal menor a 14 g, juveniles; individuos entre 14 g y 19.9 g, subadultos; individuos con una masa corporal igual o mayor a 20 g, adultos.

Debido a que en este estudio se capturaron varios individuos con claras evidencias de actividad reproductiva, que de acuerdo a su masa corporal deberían ser incluidos en la categoría "subadultos", para la clasificación de edades se combinó lo propuesto por Meserve *et al.* (1991) con lo sugerido por Anderson (1989) para otras especies de pequeños roedores. Así, se consideró la masa corporal y la condición reproductiva de los individuos. De este modo, los machos con testículos abdominales y las hembras con vagina cerrada que registraron un peso menor a 14 g fueron considerados juveniles. Teniendo en cuenta que un individuo subadulto es aquel que se haya en proceso de maduración sexual (Anderson 1989), en este trabajo fueron considerados como subadultos aquellos individuos que, presentando una masa corporal igual o mayor a 14 g, al momento de ser capturados no mostraron signos de actividad reproductiva. Finalmente, aquellos individuos que, con una masa corporal mayor a 14 g y con evidencias de actividad reproductiva (machos con testículos escrotales, y hembras con vagina abierta, mamas visibles y/o evidencia de preñez) fueron considerados adultos.

3.1.7 Tasa sexual (TS) y Tasa sexual operativa (TSO)

Los conceptos de TS (número total de machos de la población/ número total de hembras de la población) y de TSO (machos listos para aparearse/hembras receptivas), son centrales para la comprensión de la presión de la selección sexual y de las variaciones en la intensidad de competencia por apareamiento dentro y entre poblaciones.

Siguiendo la propuesta de Madison (1978, 1980), Clutton-Brock (1989) y Wolff y Sherman (2007), que asocian las estrategias de apareamiento con

características del uso del espacio, en este estudio se asumió que el solapamiento inter-sexual (mayor al 10%) era indicativo de apareamiento. Así, en este estudio, para la estimación de la TSO se consideraron aquellos machos que solaparon, parcial o totalmente, sus áreas de acción sobre una o más áreas de acción de hembras, y a las hembras que establecieron áreas de acción con cuatro o más capturas (ver puntos 3.1.8.1 y 3.1.8.2). La TS de la población de *O. longicaudatus*, se calculó para cada período de muestreo (Abril/Mayo 2012, Octubre 2012 y Febrero, Abril/Mayo, Agosto y Octubre de 2013). La TSO se calculó para los periodos de muestreos llevados a cabo durante el periodo reproductivo.

3.1.8 Uso del espacio

3.1.8.1 Área de Acción (aa)

Para el estudio de uso del espacio de *O. longicaudatus* se calculó el tamaño y grado de solapamiento intra e inter-sexual de las **aa** de los individuos adultos. A partir de los datos **CMR**, se configuraron las **aa** de cada animal adulto que registró entre 4 o más capturas en la misma sesión de trampeo (incluyendo únicamente los eventos de captura en grilla) (Mohr 1947; Southwood 1966; Corbalán y Ojeda 2005). Para ello, los sitios de captura de los animales fueron ubicados sobre un gráfico de papel y unidos entre sí siguiendo el Método de Franja de Bondad de Ajuste (Boundary Strip Method) (Stickel 1954). Este método consiste en unir los puntos de captura extremos de cada individuo, añadiendo una franja que llega a la mitad de la distancia entre las trampas, para calcular el área contenida en el polígono formado entre ellos (Figura 13). Así, el **taa** (expresado en m²) de los individuos fue estimado solo en las grillas para cada sesión de trampeo mediante el método del polígono convexo mínimo (Jenrich y Turner 1969).

Debido a que el **taa** de machos y hembras son indicadores de estrategias de apareamiento, además de estimar valores sexuales generales promedio, en este estudio se discriminó el cálculo de los **taa** de machos, en relación a su participación en la reproducción (tamaño promedio de **aa** de machos que solaparon y que no solaparon sus **aa** sobre hembras).

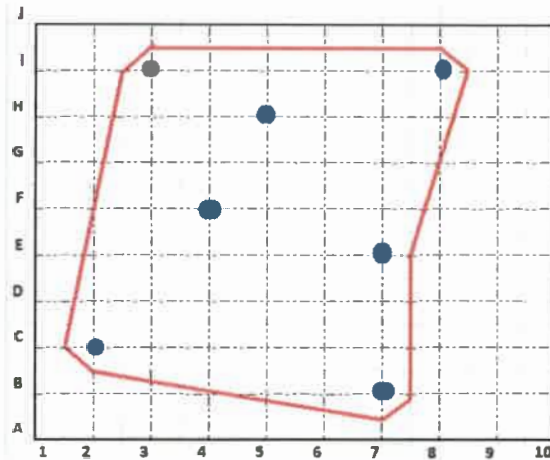


Figura 13: Representación gráfica del Método de Franja de Bondad de Ajuste (Boundary Strip Method) (Stickel 1954).

Con el fin de no sobreestimar el **taa** de *O. longicaudatus* en este estudio se consideró **aa** como aquella área discreta recorrida por un animal durante sus actividades diarias, excluyendo las salidas ocasionales o movimientos exploratorios por fuera de la misma (Lidiker 1975; Bondrup-Nielsen 1985). Teniendo en cuenta lo que proponen estos autores, en base a la historia de captura del individuo, se excluyeron aquellas capturas que, registradas a una distancia igual o mayor al diámetro del **aa**, fueron seguidas por otra/s registrada/s en mediaciones de aquellas ubicaciones previas que permitieron delimitar el perímetro del **aa**.

3.1.8.2 Solapamiento de las áreas de acción (Saa)

El porcentaje de solapamiento intra e inter-sexual se estimó para cada sesión de trapeo siguiendo la metodología propuesta por Batzli y Henttonen (1993). De este modo, se midió la superficie del **aa** del “animal blanco” compartida con el **aa** de otro individuo de su mismo sexo (solapamiento intra-sexual), o del sexo opuesto (solapamiento inter-sexual), y dividiéndola por la superficie total del **aa** del “animal blanco”. Siguiendo a Wolff *et al.* (1983), Batzli y Henttonen (1993) y Wolff (1993), se asumió que un solapamiento de las áreas de acción (**Saa**) igual o menor al 10% es indicativo de la existencia de

territorios y podría sugerir un comportamiento de evitación entre los respectivos dueños de las **aa** involucradas.

Debido a que el grado de solapamiento intra e intersexual de las **aa** es un claro indicador de estrategias de apareamiento (Clutton-Brock 1989), para el cálculo de los valores promedio de **Saa** intra-sexual de machos, se identificaron aquellos machos que participaron en la reproducción de aquellos que no lo hicieron. Así, se calcularon dos valores promedios, uno considerando los machos que no solaparon sus **aa** sobre hembras, y otro considerando aquellos que sí lo hicieron.

3.1.8.3 Dispersión

Una de las maneras de establecer dispersión es clasificando a los individuos como transeúntes y residentes. A fin de registrar la condición de residente o transeúnte de los animales se tuvo en cuenta el número de capturas totales (**CT**) en un muestreo determinado y el número de capturas posibles (**CP**) en el mismo, para obtener de esta manera la frecuencia de captura por individuo (**FC**)

$$FC = CT/CP$$

Se caracterizó un individuo como "transeúnte", cuando la **FC** registró hasta un valor del 25% (3 capturas), y como "residente" cuando el valor fue superior al 25% (Polop 2011). Además, se identificaron individuos transeúntes como aquellos que no establecieron **aa**.

Otra manera de identificar dispersantes se basó en lo propuesto por Stickel (1968) y Krohne *et al.* (1984), en estudios realizados en poblaciones de *Peromyscus leucopus*. Los autores definen individuos dispersantes como aquellos que, sin establecer **aa**, se mueven una distancia unidireccional mínima igual al diámetro del **aa** promedio de la población. En este estudio, se identificó como dispersante aquel individuo transeúnte (individuo que no establecieron **aa**) que se desplazó una distancia igual o mayor al valor del diámetro promedio del **aa** de *O. longicaudatus*. Se identificó el sentido de sus movimientos a través de sus historias de capturas durante cada sesión de trampeo.

Por otro lado, utilizando el sentido de movimientos de los individuos, a través de sus historias de capturas, se calculó la distancia máxima recorrida (**DMR**). Todos los individuos adultos capturados más de una vez, en una misma sesión de trampeo, fueron incluidos en este cálculo. La **DMR** es la máxima distancia que un animal recorre entre capturas sucesivas (Wilson y Anderson 1985, Jones 1989).

3.1.9 Dimorfismo sexual

Para el estudio del dimorfismo sexual de *O. longicaudatus*, y teniendo en cuenta que el largo corporal constituye un buen indicador del mismo (Boonstra *et al.* 1993, Ostfeld y Heske 1993, Blondel *et al.* 2009) se analizó la existencia de diferencias en el largo corporal. Para ello se consideró la longitud del cuerpo (diferencia entre la longitud ventral del animal desde el hocico hasta la punta de la cola y la longitud de la cola medida desde su base hasta el extremo), expresada en centímetros. Esta medida corporal se registró en la primera ocasión de captura de los individuos en la que fueron detectados y se analizó para las tres categorías etarias (**punto 3.1.6**).

3.2 Análisis estadísticos

El **aa** de los individuos se calculó utilizando el Método de Franja de Bondad de Ajuste (Boundary Strip Method) (Stickel 1954) para obtener estimaciones del **aa** con el 100% de las localizaciones, excluyendo las salidas exploratorias, medidas como aquellas distancias que superan el diámetro del **aa** (**punto 3.1.8.1**).

Los datos de **taa** y **Saa**, dispersión y dimorfismo sexual de individuos de *O. longicaudatus* fueron analizados utilizando modelos lineales generales (MLG). Estos modelos permitieron examinar la relación entre cada variable respuesta y las variables predictivas. En la Tabla 1 se observan, para cada variable respuesta, la unidad experimental y los factores fijos considerados en cada análisis. El Criterio de Información de Akaike (AIC) fue usado como una medida de adecuación del modelo (menor AIC, mejor adecuación). La comparación de modelos se basó en las diferencias registradas entre los valores de AIC (Δ AIC). De esta manera, cuando los valores de Δ AIC resultaron

mayores a dos unidades, el modelo con menor AIC fue considerado como la mejor descripción estadística de los procesos que generaron los datos. En todos los casos, el supuesto de normalidad de los residuos fue testeado mediante la prueba de Shapiro Wilk y la homogeneidad de las varianzas residuales fue testeada mediante la prueba propuesta por Levene en 1960 (Crawley 2002). Cuando alguno de dichos supuestos no se cumplió, se realizaron transformaciones a los datos.

Los análisis estadísticos fueron realizados utilizando el software R versión 3.0.3 biblioteca (nlme).

Tabla 1: Unidad experimental y factores fijos (con sus respectivos niveles) utilizados en los diferentes análisis estadísticos realizados para cada una de las variables respuesta.

Variable Respuesta	Unidad experimental	Factores Fijos
Tamaño área de acción	Individuo	1) Sexo: 2 niveles (Macho, Hembra) 2) Sesión de trampeo: 4 niveles (Abril/Mayo 2012, Octubre 2012, Agosto 2013 y Octubre 2013)
Solapamiento área de acción	Individuo	1) Tipo de solapamiento: 3 niveles (♀/♀, ♂/♂ y ♂/♀), <i>solo se utilizaron machos que solaparon sus áreas de acción con la de hembras.</i> 2) Sesión de trampeo: 4 niveles (Abril/Mayo 2012, Octubre 2012, Agosto 2013 y Octubre 2013)
Longitud corporal	Individuo	1) Sexo: 2 niveles (Macho, Hembra), 2) áreas de acción (aa): 2 niveles (<i>establecieron aa, no establecieron aa</i>)
Distancia máxima recorrida	Individuo	1) Sexo: 2 niveles (Macho, Hembra) 2) Sesión de trampeo: 4 niveles (Abril/Mayo 2012, Octubre 2012, Agosto 2013 y Octubre 2013)

3.3 Resultados

Si bien el diseño de muestreo incluyó dos grillas separadas entre sí por 150m, la elevada tasa de movimiento de *O. longicaudatus* registrada durante este estudio tanto a través de datos provenientes de CMR como de telemetría hicieron imposible su consideración como poblaciones independientes. Debido a esto, los resultados obtenidos, tanto de demografía como de uso del espacio, no fueron discriminados por grilla.

3.3.1 Ensamble y abundancia poblacionales

Durante el período comprendido entre Octubre 2011 y Octubre 2013 se capturaron 3.245 individuos pertenecientes a 8 especies diferentes, a través de 29565 trampas noches. El ensamble de roedores para el área de estudio estuvo compuesto por: *Oligoryzomys longicaudatus*, *Abrothrix longipilis*, *A. olivaceus*, *Geoxus valdivianus*, *Loxodontomys micropus*, *Reithrodon auritus*, *Irenomys tarsalis* y *Chelemys macronyx*. Tres especies concentraron el 96,69% de la representatividad del ensamble de roedores, siendo *O. longicaudatus* la especie más abundante con un 78,8% del total, seguida por *A. longipilis* (11,62%) y *A. olivaceus* con el 6,73%, mientras que cada una de las restantes 5 especies no superó el 1,3% del porcentaje total. Del número total de individuos marcados (1411), 1298 correspondieron a individuos capturados vivos, y 113 correspondieron a individuos encontrados muertos en trampa al momento de su primera captura (Tabla 2). Con respecto a la totalidad de muertes registradas durante el estudio (452 individuos) (Figura 14), además de aquellos individuos muertos en trampas, 280 individuos murieron en trampa en capturas posteriores, 7 murieron durante el procesamiento; mientras que 52 murieron al momento de ser liberados (Figura 15). De esta manera, el período de tiempo comprendido entre el ingreso del animal a la trampa hasta la apertura de la misma, fue el que registró el mayor porcentaje de muertes (86,95%). Por otra parte, durante el procesamiento se registró el 1,55% de las muertes, y el porcentaje restante (11,5%) ocurrió al momento de la liberación del individuo (post procesamiento).

Tabla 2: Registro de capturas y recapturas para las especies que conforman el ensamble de roedores en un hábitat de arbustal, en el valle del lago Rivadavia, en la Provincia del Chubut-Argentina, desde Octubre 2011 a Octubre 2013.

	Individuos marcados	Total de Recapturas	Total General
<i>Oligoryzomys longicaudatus</i>	1112	1322	2434
<i>Abrothrix longipilis</i>	164	350	514
<i>Abrothrix olivaceus</i>	95	142	237
<i>Geoxus valdivianus</i>	1	0	1
<i>Loxodontomys micropus</i>	18	16	34
<i>Reithrodon auritus</i>	11	4	15
<i>Irenomys tarsalis</i>	3	0	3
<i>Chelemys macronyx</i>	7	0	7
Total general	1411	1834	3245

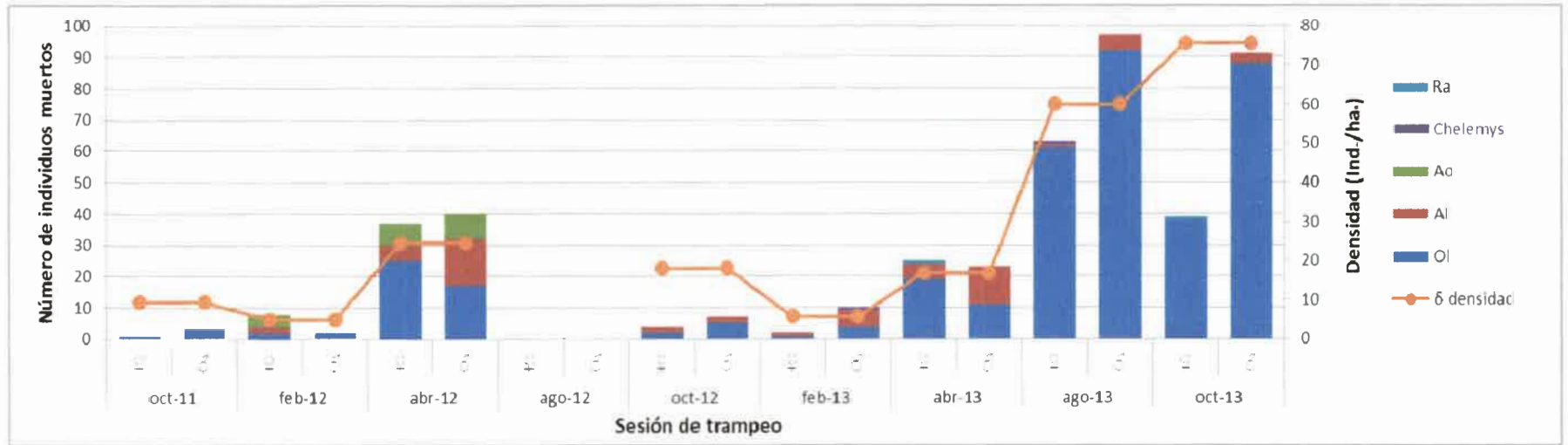


Figura 14: Número de individuos muertos por especie registrados en cada una de las sesiones de trampeo de **CMR**, entre Octubre 2011 y Octubre 2013, en ambiente de arbustal, en el valle del lago Rivadavia, en la Provincia del Chubut-Argentina. La ausencia de valores correspondiente a invierno 2012 se debe a que en dicha estación no se realizó muestreo.

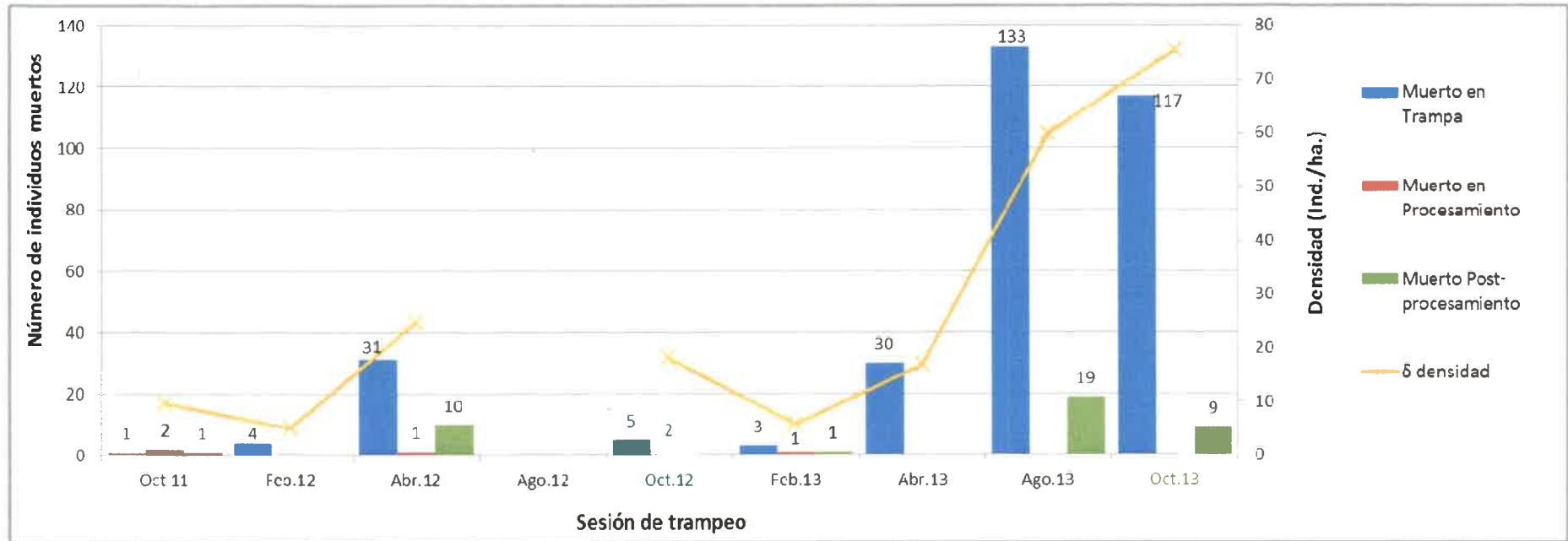


Figura 15: Número de individuos, sin discriminar especie, muertos en trampas, en procesamiento y en la liberación del individuo, registrados en cada una de las sesiones de trampeo de CMR, entre Octubre 2011 y Octubre 2013, en ambiente de arbustal, en el valle del lago Rivadavia, en la Provincia del Chubut-Argentina. La ausencia de valores correspondiente a invierno 2012 se debe a que en dicha estación no se realizó muestreo.

3.3.2 Densidad poblacional de *Oligoryzomys longicaudatus*

La densidad poblacional de *O. longicaudatus* de acuerdo a los valores registrados, fluctuó entre 5 y 75,46 ind/ha. Durante los dos años de muestreo, Octubre 2011 a Octubre 2013, se observaron dos picos máximos de densidad, uno en el otoño de 2012 (24,69 ind/ha.) y otro en primavera 2013 (75,46 ind/ha.), registrándose los mínimos valores de densidad en los veranos de 2012 y 2013 (5 y 5,71 ind/ha., respectivamente) (Figura 16).

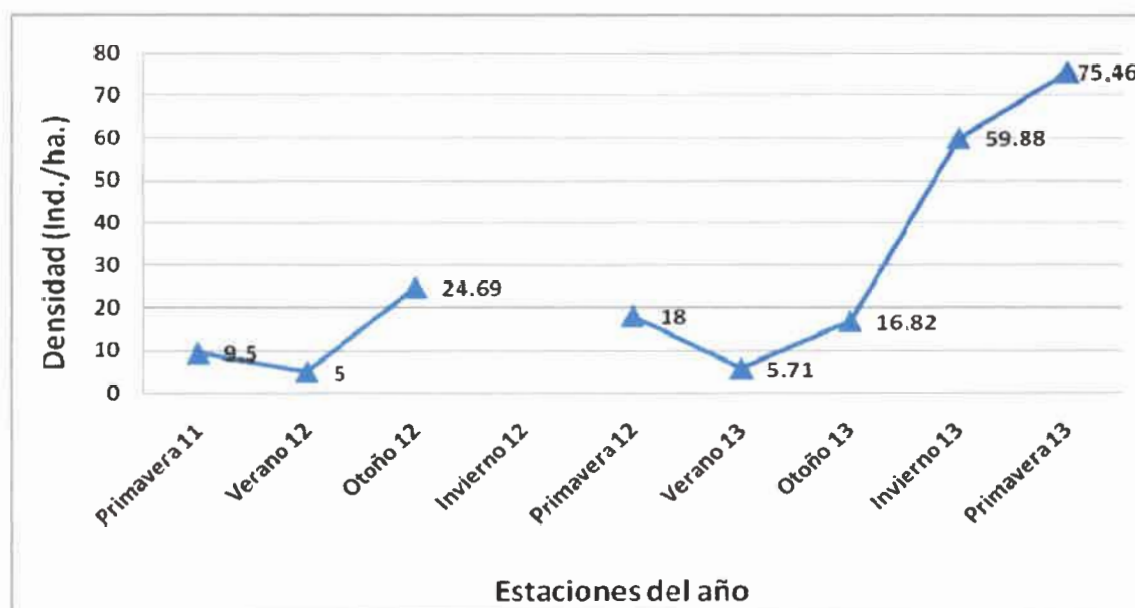


Figura 16: Densidad de *Oligoryzomys longicaudatus* (expresada como número de individuos por hectárea) registrada en cada una de las sesiones de trampeo, entre Octubre 2011 y Octubre 2013, en ambiente de arbustal, en el valle del lago Rivadavia, en la Provincia del Chubut-Argentina. La ausencia de valores correspondiente a invierno 2012 se debe a que en dicha estación no se realizó muestreo.

3.3.3 Estructura etaria

Teniendo en cuenta la clasificación etaria propuesta por Meserve *et al.* (1991), se observó que durante todo el período de estudio la mayor parte de la población estuvo constituida por individuos adultos (>55%). Más aún, durante Octubre 2012 todos los individuos capturados fueron adultos. Con respecto a los subadultos, estos estuvieron más representados en otoño del 2012 (cercano al 44%). Por otro lado, durante las primaveras de 2011 y 2012 no se

capturaron juveniles (Figura 17). Por otro lado, considerando la clasificación etaria obtenida a partir de la masa corporal y condición reproductiva (punto 3.1.6), las proporciones correspondientes a adultos y subadultos variaron respecto a aquellas estimadas según Meserve *et al.* (1991). Dicha modificación se reflejó en un aumento de la proporción de los adultos (los cuales a partir de esta estimación superaron el 65%) a expensas de los subadultos (que disminuyeron su representación a menos del 11%) (Figura 18).

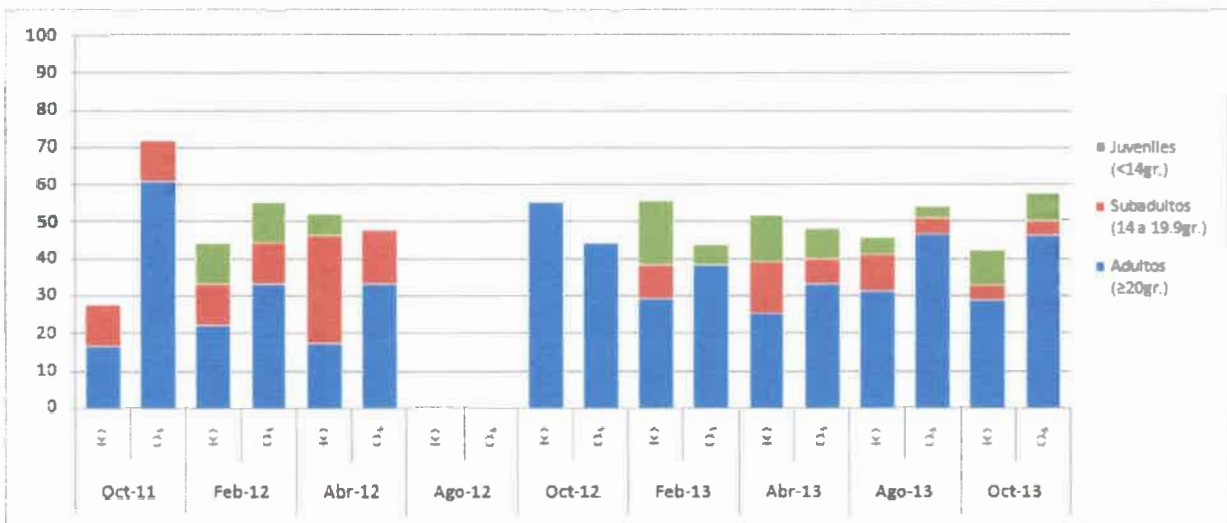


Figura 17: Estructura de la población de *Oligoryzomys longicaudatus* por edades según la clasificación propuesta por Meserve *et al.* (1991). En total se capturaron 795 individuos adultos; 179 subadultos y 138 juveniles (n=1112). La ausencia de valores correspondiente a invierno 2012 se debe a que en dicha estación no se realizó muestreo.

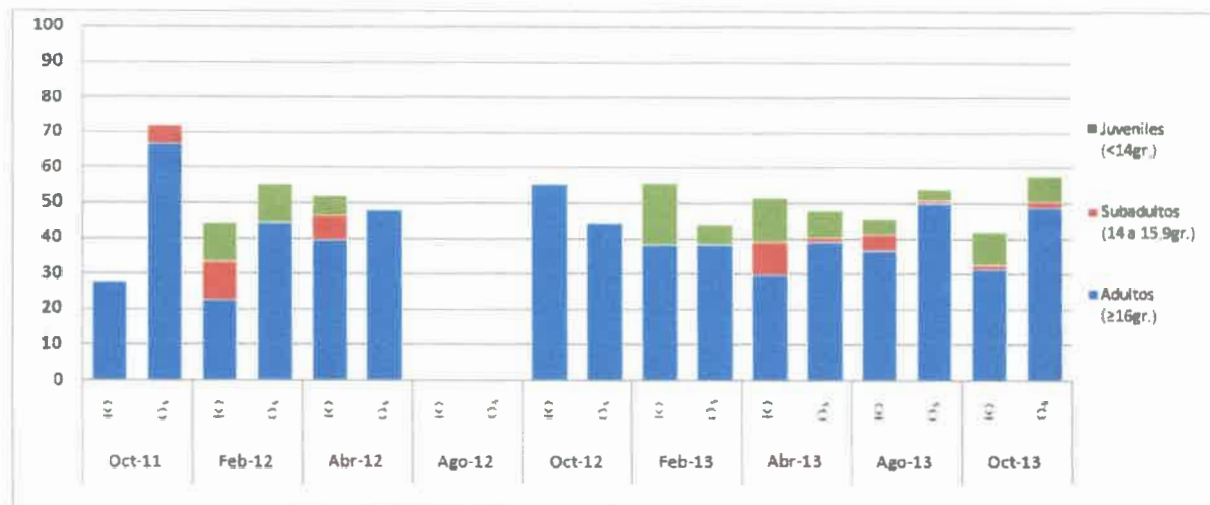


Figura 18: Estructura de la población de *Oligoryzomys longicaudatus* por edades según la clasificación propuesta considerando la masa corporal y condición reproductiva de los individuos. En total se capturaron 920 individuos adultos; 54 subadultos y 138 juveniles (n=1112). La ausencia de valores correspondiente a invierno 2012 se debe a que en dicha estación no se realizó muestreo.

3.3.4 Tasa sexual (TS) y tasa sexual operativa (TSO)

A lo largo de este estudio la TS poblacional por sesión de muestreo estuvo comprendida entre 0,79 y 1,37 (Tabla 3). Teniendo en cuenta que en este estudio se capturaron individuos con evidencia de actividad reproductiva a lo largo de todo el año, la TSO se estimó para todos aquellos períodos de muestreo en los cuales se registraron solapamiento entre áreas de acción establecidas por ambos sexos (Abril/Mayo 2012, Octubre 2012, 2013 y Agosto 2013). En este estudio la TSO estuvo siempre desviada a las hembras y con valores comprendidos entre 0,48 y 0,8 (Tabla 3). Las TSO correspondientes a las sesiones de muestreo de Febrero y Abril de 2013 no pudieron ser calculadas debido a que en las mismas no se registró solapamiento intersexual.

Tabla 3: Tasa sexual (TS: número de machos / número de hembras) y tasa sexual operativa (TSO: número de machos que solaparon, parcial o totalmente, sus áreas de acción sobre una o más áreas de acción de hembras/ número de hembras que establecieron áreas de acción), en poblaciones de *Oligoryzomys longicaudatus*, discriminadas por sesiones de muestreo. Las TSO correspondientes a las sesiones de muestreo de Febrero y Abril de 2013 no pudieron ser calculadas debido a que en las mismas no se registró solapamiento intersexual.

Sesión de muestreo	TS	TSO
Abril/Mayo. 2012	0.92	0.50
Octubre. 2012	0.80	0.80
Febrero. 2013	0.79	
Abril/Mayo. 2013	0.90	
Agosto. 2013	1.20	0.60
Octubre. 2013	1.37	0.48

3.3.5 Uso del espacio

En este estudio los tamaños, solapamientos intra e inter-sexuales y dispersión, fueron analizados por estación: Primavera (Octubre 2012, 2013), Verano (Febrero 2013), Otoño (Abril/Mayo 2013) e Invierno (Agosto 2013).

Con respecto a la actividad reproductiva de *O. longicaudatus*, en la población censada en este estudio se registraron hembras con evidencia de actividad reproductiva en la mayoría de las estaciones del año (Figura 19).

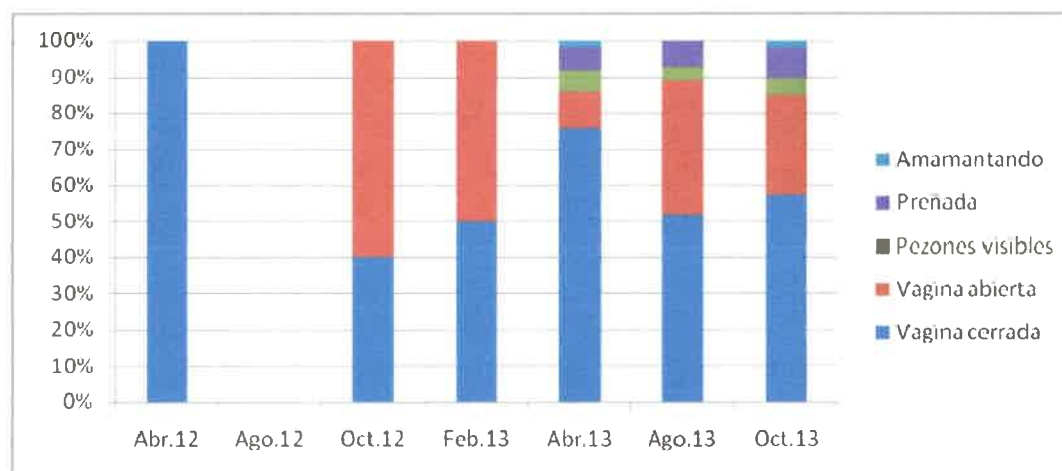


Figura 19: Hembras de *Oligoryzomys longicaudatus* discriminadas por su condición reproductiva, entre Abril 2012 y Octubre 2013, en ambiente de arbustal, en el valle del lago Rivadavia, en la Provincia del Chubut-Argentina. La ausencia de valores correspondiente a invierno 2012 se debe a que en dicha estación no se realizó muestreo.

3.3.5.1 Configuración y tamaño de áreas de acción

La configuración y el **taa** solo fueron estimados para aquellos animales adultos que registraron 4 o más capturas en las grillas y en una misma sesión de trampeo. Para analizar si los **taa** mostraban variaciones en relación al número de capturas, se analizaron a través de un ANOVA de una vía, no detectándose diferencias significativas ($F = 3,97$ g.l= 4, $p = 0,05$), cumpliéndose los supuestos de normalidad ($W = 0,98$, $p = 0,08$) y homogeneidad de varianza de los residuos (Bartlett's K-squared = 2,12, g.l= 4, $p = 0,71$), luego de haber transformado la variable a logaritmo natural. Esto indicaría que 4 capturas son suficientes para una adecuada estimación del **taa** de *O. longicaudatus*. En la figura 20 se muestran los **taa** en función al número de capturas correspondientes a las sesiones de muestreos entre Abril/Mayo 2012 y Octubre 2013, las cuales fueron estimadas a través del segundo dispositivo de muestreo.

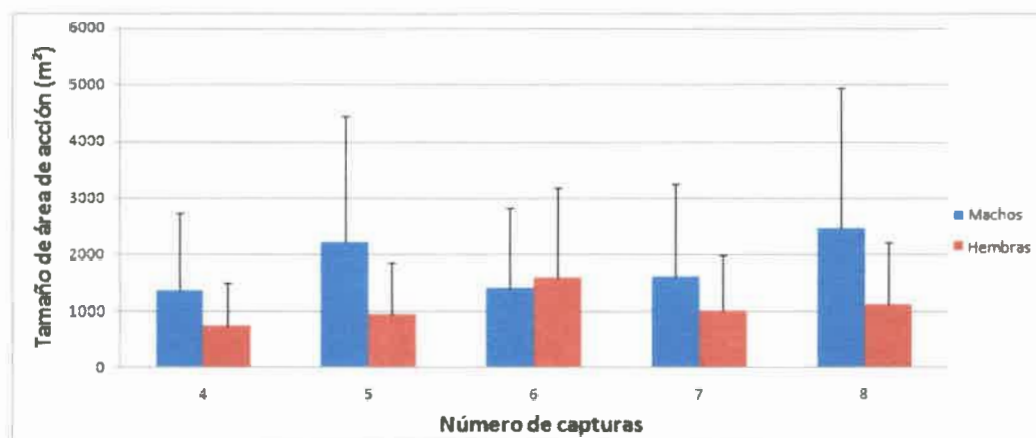


Figura 20. Tamaño de área de acción de *Oligoryzomys longicaudatus* en función al número de capturas para machos y hembras correspondientes a las sesiones de muestreos entre Abril/Mayo 2012 y Octubre 2013.

3.3.5.2 Tamaño de área de acción (Estimaciones realizadas a partir del primer dispositivo de muestreo).

A partir de las estimaciones realizadas a través del primer dispositivo de muestreo (período Octubre 2011- Febrero 2012), en Octubre 2011, debido a que la mayoría de los individuos registraron menos de 4 capturas, solo se pudo estimar **aa** para un único individuo (macho adulto), quien registró un tamaño de área de acción de 350 m². Así, en función del número de recapturas, se obtuvo un porcentaje cercano al 100% de animales transeúntes. En el mes de Febrero 2012 no se capturó ningún individuo que registrara 4 o más capturas en grillas. Cuando a la estimación de las **aa** se agregaron las capturas realizadas en las líneas de dispersión (Figura 21), se pudo estimar una única **aa**. Esta área (3250 m²), muchísimo mayor a la estimada en Octubre 2011, correspondió a una hembra reproductivamente activa (amamantando) (Figura 21). Según lo propuesto para la identificación de individuos dispersantes (**punto 3.1.8.3**), esta hembra debería ser incluida dentro de estos. La presencia de una secuencia de capturas sucesivas, que progresivamente se alejan del punto original de captura sin registrar retorno a ubicaciones previas, reflejan movimientos de dispersión (Jones 1989). Sin embargo, cuando se analizó la historia de captura de esta hembra, se observó que sus capturas no reflejaban una dirección clara de movimiento unidireccional de alejamiento progresivo, sino que incluían

algunas registradas en puntos de retorno. A estos movimientos Bondrup-Nielsen (1985) los denominó movimiento de patrullaje.

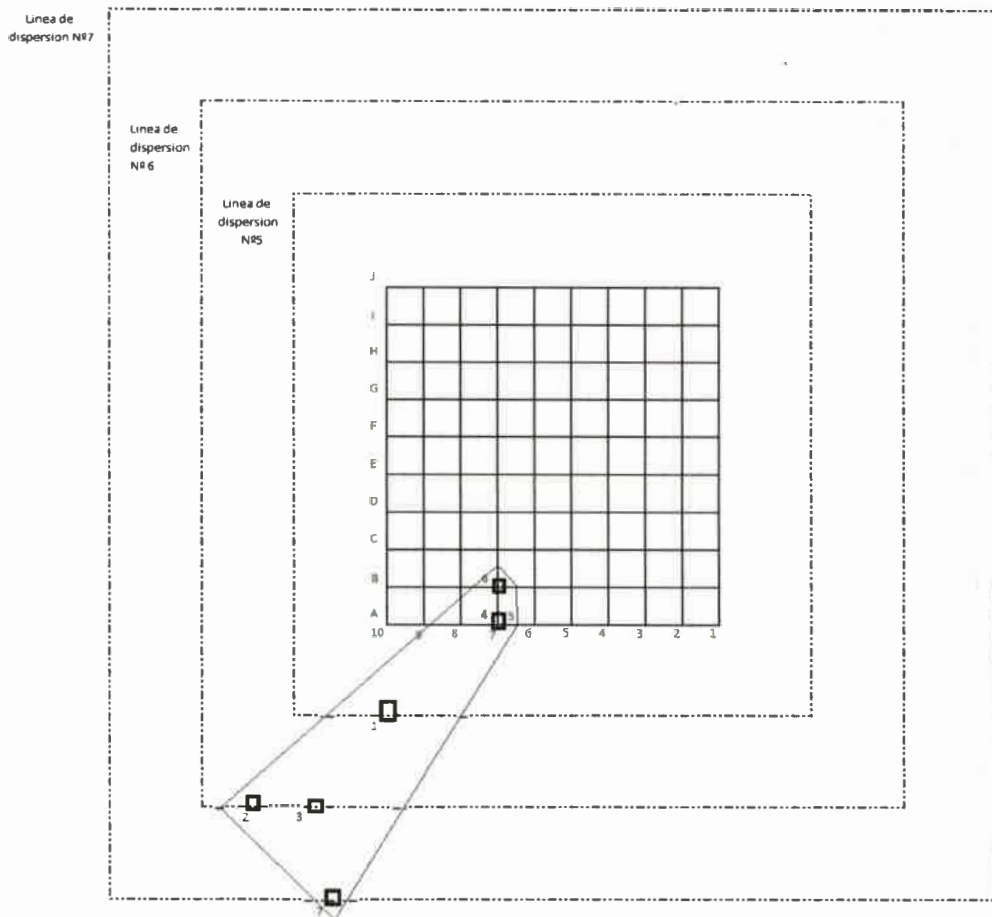


Figura 21: Configuración del área de acción de una hembra adulta de *O. longicaudatus*, activa reproductivamente (amamantando), a partir de sus capturas consecutivas en trampas de captura viva. La figura presenta la configuración de su área de acción estimada a partir 7 capturas diferentes a lo largo de la sesión de muestreo (grilla y líneas de dispersión) en el mes de Febrero 2012, utilizando el método de la franja de bondad. Los números en los cuadrados negros esquematizan la historia de captura durante el muestreo de febrero 2012.

3.3.5.3 Configuración y tamaño de área de acción (Estimaciones realizadas a partir del segundo dispositivo de muestreo).

A partir de los datos CMR, obtenidos del segundo dispositivo de muestreo, se configuraron las aa mediante el método de franja de bondad de

ajuste (punto 3.1.8.1.). En la figura 22 y 23, se observa dicha configuración para machos y hembras de *O. longicaudatus*, para el mes de Abril y Octubre 2012 respectivamente.

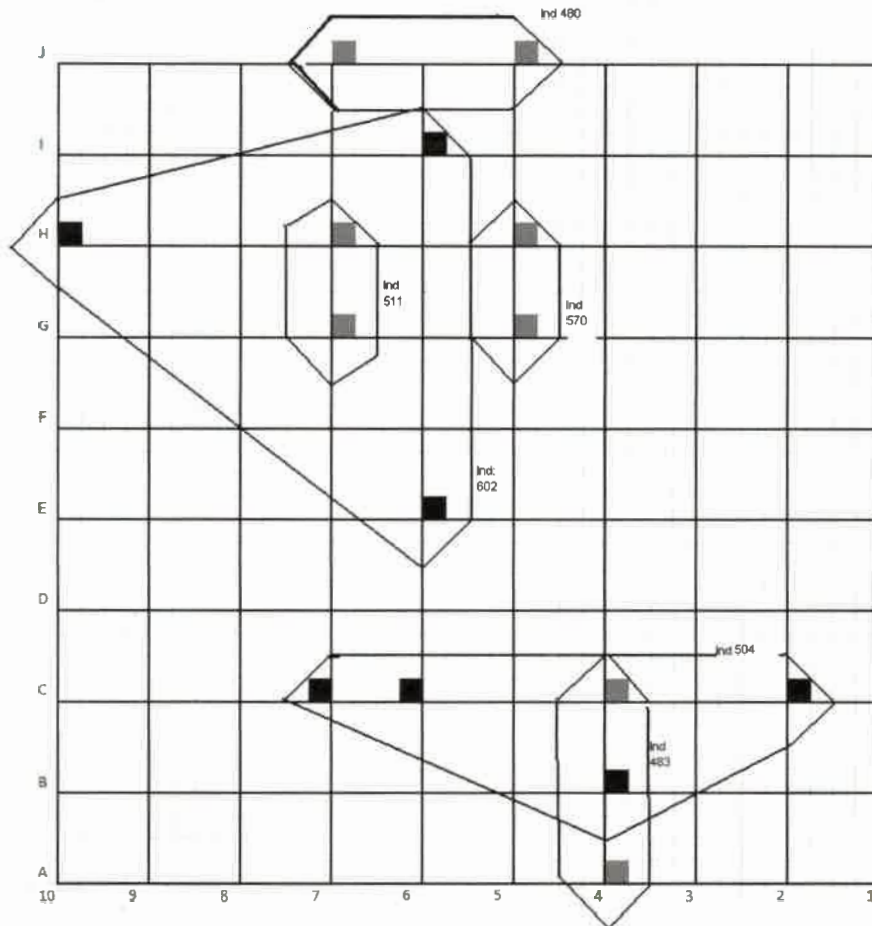


Figura 22-a: Configuración de las áreas de acción de machos de *O. longicaudatus*, utilizando el método de la franja de bondad de ajuste, establecidas en el mes de Abril 2012. Los cuadrados indican la ubicación de las trampas donde fueron capturados los animales.

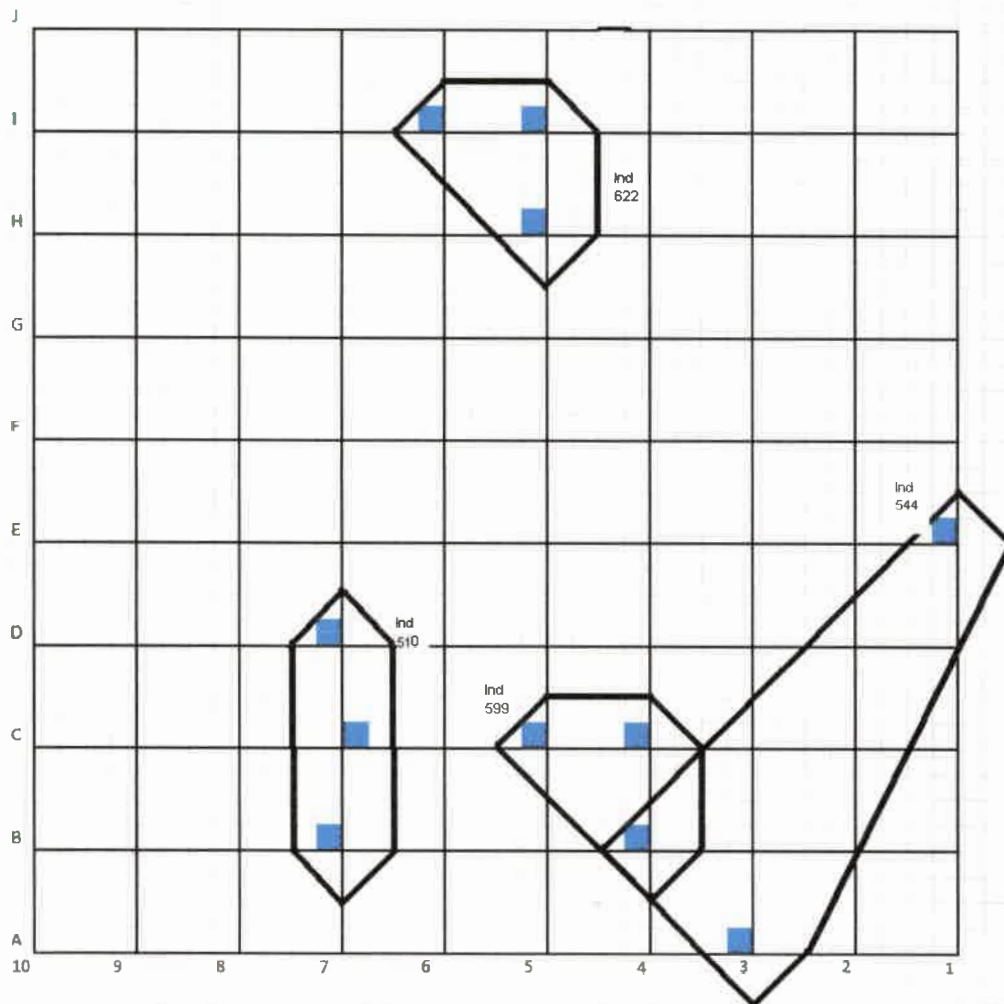


Figura 22-b: Configuración de las áreas de acción de hembras de *O. longicaudatus*, utilizando el método de la franja de bondad de ajuste, establecidas en el mes de Abril 2012. Los cuadrados indican trampas donde fueron capturados los animales.

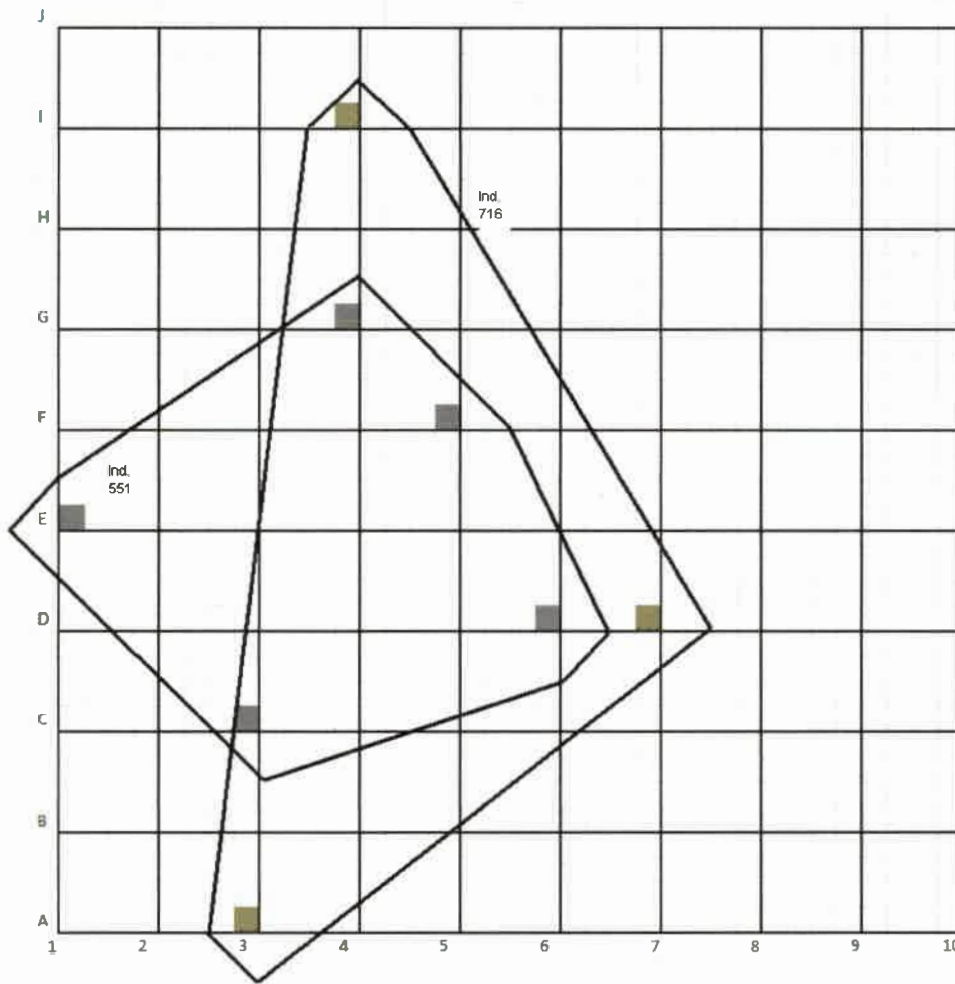


Figura 23-a: Configuración de las áreas de acción de machos de *O. longicaudatus*, utilizando el método de la franja de bondad de ajuste, establecidas en el mes de Octubre 2012. Los cuadrados indican trampas donde fueron capturados los animales.

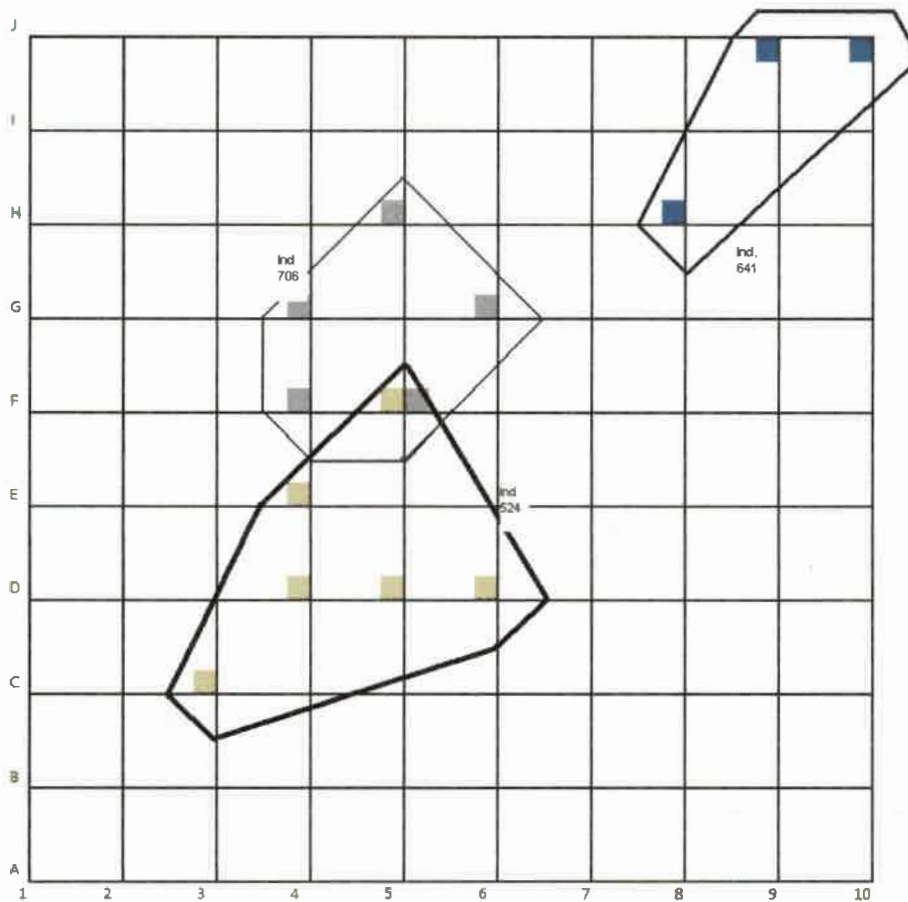


Figura 23-b: Configuración de las áreas de acción de hembras de *O. longicaudatus*, utilizando el método de la franja de bondad de ajuste, establecidas en el mes de Octubre 2012. Los cuadrados indican la ubicación de las trampas donde fueron capturados los animales

Desde Abril 2012 a Octubre 2013 se estimaron 110 **aa** (51 de hembras y 59 de machos) con los datos obtenidos por CMR. De las **aa** estimadas, los machos mostraron un **taa** mínimo de 200 m² en Octubre 2013, y un máximo de 9050 m² en Octubre 2012. Por otro lado, el valor mínimo registrado por las hembras fue de 200 m², para Febrero y Octubre 2013, mientras que el máximo tamaño también fue registrado en Octubre 2013, con un valor de 3450 m². En la tabla 4 se presentan los **taa** promedio de machos y hembras de *O. longicaudatus*, por sesión de muestreo. Además, se registró que el **taa** promedio de los machos varió en relación a si solapaban o no sus **aa** sobre la de las hembras (Tabla 4).

Tabla 4: Tamaños de áreas de acción promedio (Taa), desvío estándar (DE) y tamaño de muestra (n), de machos y hembras de *Oligoryzomys longicaudatus* por sesión de muestreo, entre Abril 2012 y Octubre 2013. Los tamaños de áreas de acción fueron clasificadas en: generales (incluyendo a todos los individuos: G), con registro de solapamiento intersexual (C/Saa) y sin registro de solapamiento intersexual (S/Saa). Estas dos últimas solo se implementaron para los machos. Se indica también la densidad poblacional (Individuos por hectárea: Ind/ha.) correspondiente a cada sesión de muestreo.

Sesión de trampeo	Densidad Ind/ha	Área de acción	Machos			Hembras		
			Taa	(DE)	n	Taa	(DE)	n
Abril.12	24.7	General	1875.0	1502.5	12	1005.6	389.1	9
		C/Saa	3050.0	1796.6	3			
		S/Saa	1483.3	1149.1	9			
Oct.12	18.0	General	5406.2	2504.0	4	2015.0	780.5	5
		C/Saa	5406.3	2504.0	4			
		S/Saa						
Feb.13	5.7	General	2600.0		1	1200.0	1000.0	2
		C/Saa						
		S/Saa	2600.0		1			
Abri.13	16.8	General	4350.0		1	1000.0		1
		C/Saa						
		S/Saa	4350.0		1			
Ago.13	59.9	General	1090.6	705.9	8	721.4	526.3	7
		C/Saa	1683.3	501.8	3			
		S/Saa	868.8	544.7	4			
Oct.13	75.5	General	880.0	532.0	34	844.0	774.6	23
		C/Saa	802.5	356.0	15			
		S/Saa	883.6	545.4	19			

Los análisis de MLG basados sobre el ΔAIC revelaron que el sexo y la sesión de trampeo fueron los factores más importantes que afectaron el **taa** en *O. longicaudatus* durante otoño 2012, primavera 2012 y 2013, e invierno 2013 (Tabla 5). El mejor modelo incluyó la interacción entre el sexo y la sesión de trampeo, y fue el único con soporte sustancial. Los coeficientes para el mejor modelo se observan en la tabla 6. Si bien en general el tamaño promedio de las **aa** de machos fue mayor al de hembras, esta diferencia solo fue marcada para primavera 2012. En esa estación, los machos casi triplicaron su tamaño promedio respecto al de las hembras (Figura 24), siendo que para la primavera 2013, donde se registraron los mayores valores de densidad poblacional, fue donde se observaron las menores diferencias entre sexos (Figura 24). Con respecto a los machos, se observó que el **taa** presentó diferencias estadísticamente significativas entre la primavera 2012 y la primavera 2013 (Tabla 6). En este análisis la variable fue transformada a logaritmo natural para obtener normalidad y homogeneidad de varianzas de los residuos.

Tabla 5: Selección del mejor modelo basado en la comparación del AIC de los modelos lineales generales (MLG) que describen el tamaño de las áreas de acción de *Oligoryzomys longicaudatus* durante el otoño (2012), la primavera (2012 y 2013) y el invierno (2013), en un ambiente de arbustal, en el valle del lago Rivadavia, en la Provincia del Chubut-Argentina. El mejor modelo es indicado en negrita. Los modelos son ordenados por el ΔAIC .

Variable respuesta	Modelo	AIC	ΔAIC
Tamaño de área de acción	sexo * sesión de trampeo	1746.95	0
	sexo + sesión de trampeo	1764.40	17.45
	Sesión de trampeo	1769.32	22.37
	sexo	1805.29	58.34
	Nulo	1805.85	58.90

Tabla 6: Coeficientes (β) para el modelo lineal generalo (MLG), que incluyó la interacción entre el sexo y la sesión de trampeo, del análisis de tamaño de las áreas de acción de *Oligoryzomys longicaudatus* durante la primavera (2012 y 2013) y el invierno (2013), en un ambiente de arbustal, en el valle del lago Rivadavia, en la Provincia del Chubut-Argentina. Se observan los errores estándar (ES) y la significancia de los coeficientes; $P < 0,05$ son mostrados en negrita. El efecto de cada término en el modelo es probado. Los P-valores prueban la hipótesis nula que $\beta = 0$. Los términos con $P < 0,05$ tienen algún efecto distinguible.

Variable respuesta	Factores	β (ES)	t-valor	P-valor
Tamaño de área de acción ₁	Intercepto	7.172 (0.213)	33.605	< 2e-16
	Hembras	-0.189 (0.296)	-0.637	0.525
	Octubre. 2012	1.311 (0.427)	3.071	0.003
	Agosto. 2013	-0.487 (0.337)	-1.445	0.152
	Octubre. 2013	-0.566 (0.249)	-2.272	0.025
	Hembras:Octubre. 2012	-0.773 (0.577)	-1.338	0.184
	Hembras:Agosto. 2013	-0.179 (0.484)	-0.369	0.713
	Hembras:Octubre. 2013	-0.026 (0.358)	-0.073	0.942

₁ Debido a que existe el término de intercepto, el primer nivel del factor sexo (macho) es redundante.

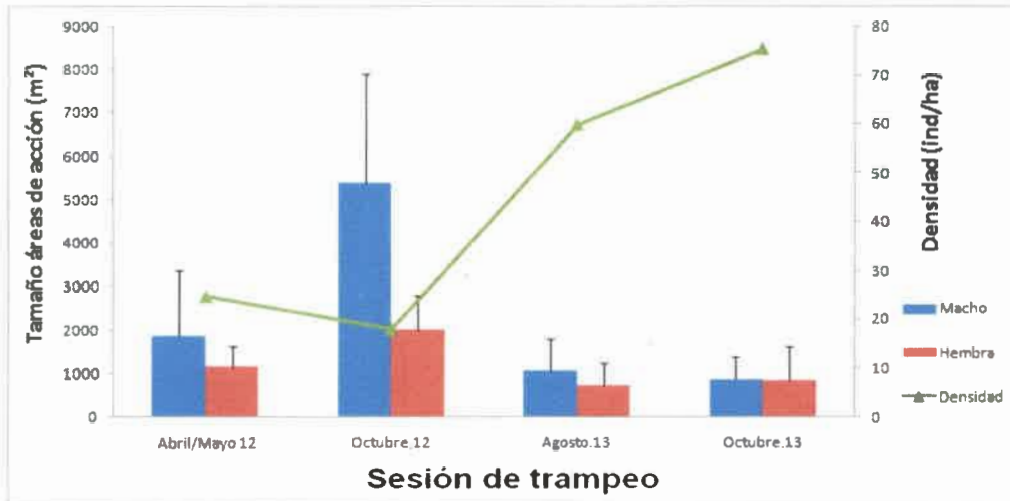


Figura 24: Tamaños de áreas de acción (media + DE) de individuos adultos de *Oligoryzomys longicaudatus* en relación al sexo y a la sesión de trampeo entre Abril 2012 y Octubre 2013, en ambiente de arbustal, en el valle del lago Rivadavia, en la Provincia del Chubut-Argentina. En línea verde se expresa la densidad poblacional (Ind/ha) correspondiente a cada sesión de trampeo.

3.3.5.4 Solapamiento de las áreas de acción

Los valores de solapamiento intra-sexual (Macho/Macho y Hembra/Hembra) e inter-sexual estimados fueron en promedio de $13,15 \pm 18,67\%$, de $3,60 \pm 3,43\%$ y de $10,16 \pm 17,33\%$ respectivamente. Estos valores fueron obtenidos considerando el período total en el cual funcionó el segundo dispositivo de muestreo (desde otoño 2012 a primavera 2013). Siguiendo la metodología mencionada en el punto 3.1.8.2, el valor promedio de solapamiento intra-sexual de machos y el inter-sexual (Macho/Hembra) fue calculado considerando la totalidad de las **aa** establecidas por machos, incluyendo aquellos que no solaparon sobre el **aa** de hembras (32 de 59 machos). La inclusión en la estimación del valor promedio del solapamiento inter-sexual de aquellos machos que no compartieron su espacio con hembras explicaría los bajos valores de solapamiento inter-sexual, menores a los esperados durante un período con actividad reproductiva. Teniendo en cuenta que el solapamiento inter-sexual es indicativo de oportunidad de apareamiento (Madison 1978, 1980, Clutton-Brock 1989, Wolff y Sherman 2007), se procedió a re-calcular los valores de solapamiento intra-sexual de machos e inter-sexual

correspondientes a cada sesión de trapeo durante el estudio. Cuando en su estimación se consideraron solo aquellos machos que sí solaparon sus aa sobre las de hembras, el solapamiento inter-sexual alcanzó un valor promedio del $30,82 \pm 19,73\%$, describiéndose los valores obtenidos para cada situación en la tabla 7.

Tabla 7: Solapamientos de áreas de acción promedio (Saa) de individuos adultos (machos y hembras) de *Oligoryzomys longicaudatus* por sesión de muestreo, entre Abril 2012 y Octubre 2013. Los Saa fueron clasificadas en: ♀/♀, ♂/♂ CSh (con solapamiento sobre áreas de acción de hembras), ♂/♂ SSh (sin solapamiento sobre áreas de acción de hembras), ♂/♀ CSh y SSh y ♂/♀ CSh. Se indica también la densidad poblacional (Individuos por hectárea: Ind/ha.) correspondiente a cada sesión de muestreo.

Sesión de trapeo	Densidad Ind/ha	Tipo de solapamiento (Saa)	% Saa
Abril.12	24.7	♀/♀	4.43
		♂/♂ CSh	6.80
		♂/♂ SSh	3.48
		♂/♀ CSh y SSh	5.96
		♂/♀ CSh	16.74
Oct.12	18.0	♀/♀	8.84
		♂/♂ CSh	45.32
		♂/♂ SSh	No hay dato
		♂/♀ CSh y SSh	48.64
		♂/♀ CSh	48.64
Ago.13	59.9	♀/♀	0.00
		♂/♂ CSh	0.00
		♂/♂ SSh	0.00
		♂/♀ CSh y SSh	3.54
		♂/♀ CSh	6.20
Oct.13	75.5	♀/♀	1.41
		♂/♂ CSh	0.61
		♂/♂ SSh	2.72
		♂/♀ CSh y SSh	2.82
		♂/♀ CSh	51.70

Los análisis de MLG basados sobre el ΔAIC revelaron que el tipo de solapamiento y la sesión de trampeo fueron los factores más importantes que afectaron el solapamiento de las áreas de acción en *O. longicaudatus* durante el otoño (2012) y la primavera (2012 y 2013) (Tabla 8). El mejor modelo incluyó la interacción entre el tipo de solapamiento y la sesión de trampeo, y este fue el único modelo con soporte sustancial. Los coeficientes para el mejor modelo se observan en la tabla 9. En este análisis la variable fue transformada a logaritmo natural para obtener normalidad y homogeneidad de varianzas de los residuos.

Tabla 8: Selección del mejor modelo basado en la comparación del AIC de los modelos lineales generales (MLG) que describen el solapamiento de las áreas de acción de *Oligoryzomys longicaudatus* durante el otoño (2012) y la primavera (2012 y 2013), en un ambiente de arbustal, en el valle del lago Rivadavia, en la Provincia del Chubut-Argentina. El mejor modelo es indicado en negrita. Los modelos son ordenados por el ΔAIC .

Variable respuesta	Modelo	AIC	ΔAIC
	Tipo de Saa * Sesión de trampeo	833.1010	0
Solapamiento áreas de acción (Saa)	Tipo de Saa + Sesión de trampeo	841.9146	8.8136
	Sesión de trampeo	849.2145	16.1135
	Tipo de Saa	871.6332	38.5322
	Nulo	875.6662	42.5652

Tabla 9: Coeficientes (β) para el modelo lineal generalizado (MLG), que incluyó la interacción tipo de solapamiento y sesión de trampeo, del análisis del solapamiento de las áreas de acción de *Oligoryzomys longicaudatus* durante el otoño (2012) y la primavera (2013), en un ambiente de arbustal, en el valle del lago Rivadavia, en la Provincia del Chubut-Argentina. Se observan los errores estándar (ES) y la significancia de los coeficientes; $P < 0,05$ son mostrados en negrita. El efecto de cada término en el modelo es probado. Los P-valores prueban la hipótesis nula que $\beta = 0$. Los términos con $P < 0,05$ tienen algún efecto distinguible.

Variable respuesta	Factores	β (ES)	t-valor	P-valor
	Intercepto	1.37 (0.314)	4.36	3.42 e-0.5
	Saa ♂/♂	-0.386 (0.574)	-0.673	0.503
	Saa ♂/♀	0.538 (0.453)	1.187	0.2380
Solapamiento áreas de acción (Saa) ₁	densidad (24.69 Ind/ha)	0.438 (0.612)	0.715	0.477
	densidad (75.46 Ind/ha)	-0.418 (0.41)	-1.021	0.31
	Saa ♂/♂:densidad (24.69 Ind/ha)	2.372 (0.975)	2.432	0.017
	Saa ♂/♀:densidad (24.69 Ind/ha)	0.928 (0.871)	1.066	0.289
	Saa ♂/♂:densidad (75.46 Ind/ha)	-0.252 (0.716)	-0.352	0.726
	Saa ♂/♀:densidad (75.46 Ind/ha)	-0.284 (0.583)	-0.487	0.627

₁ Debido a que existe el término de intercepto, el primer nivel del factor tipo de Saa (♀/♀) es redundante.

Con respecto al solapamiento intra-sexual ♀/♀, se observa que las mismas siempre mantienen, a lo largo de las sesiones de trampeo, áreas de acción exclusivas (Figura 25). Esto indicaría que las hembras son territoriales. No

obstante, los bajos valores de solapamiento intra-sexual presentado por los machos en la gran mayoría de las sesiones de trampeo también señalarían a los machos como territoriales. A pesar de esto, en la primavera 2012, los machos casi quintuplicaron su solapamiento intra-sexual respecto al registrado en las otras sesiones de muestreo (Figura 25).

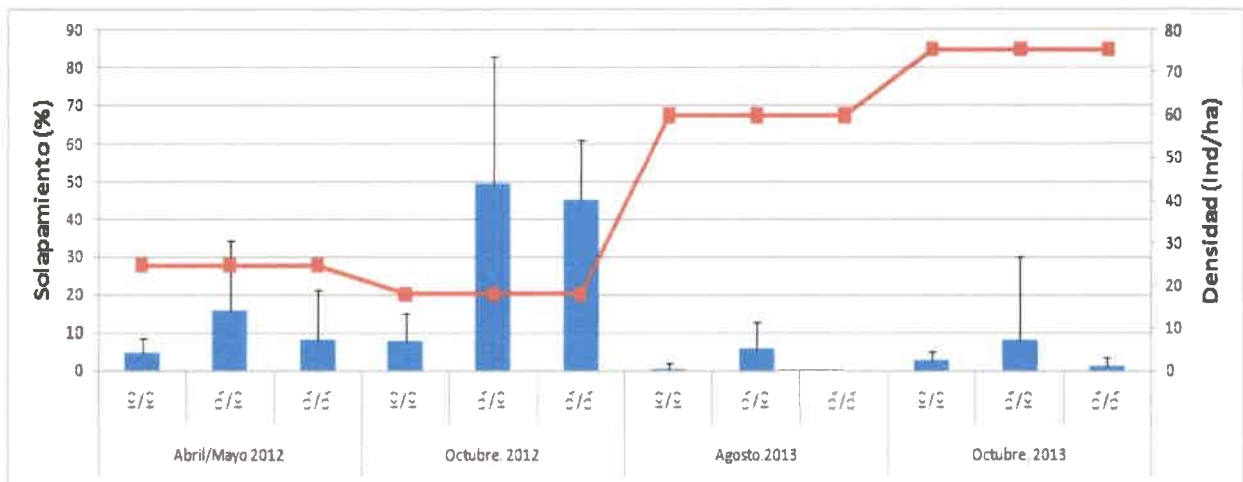


Figura 25: Solapamiento de áreas de acción (media + DE) de individuos adultos de *Oligoryzomys longicaudatus* en relación al tipo de solapamiento y sesión de trampeo entre Abril 2012 y Octubre 2013, en ambiente de arbustal, en el valle del lago Rivadavia, en la Provincia del Chubut-Argentina. En la línea roja se expresa la densidad poblacional (Ind/ha) correspondiente a cada sesión de trampeo.

3.3.5.5 Dispersión

A partir de las estimaciones realizadas mediante **CMR**, desde Octubre 2011 a Octubre 2013 en general se registraron bajos porcentajes de individuos residentes de ambos sexos de *O. longicaudatus*. Los machos residentes nunca superaron el 30%, (Figura 26); las hembras alcanzaron valores semejantes a los de los machos a excepción de Octubre 2012 y Febrero 2013, donde las residentes llegaron a representar el 75 y 35% de la población, respectivamente (Figura 27).

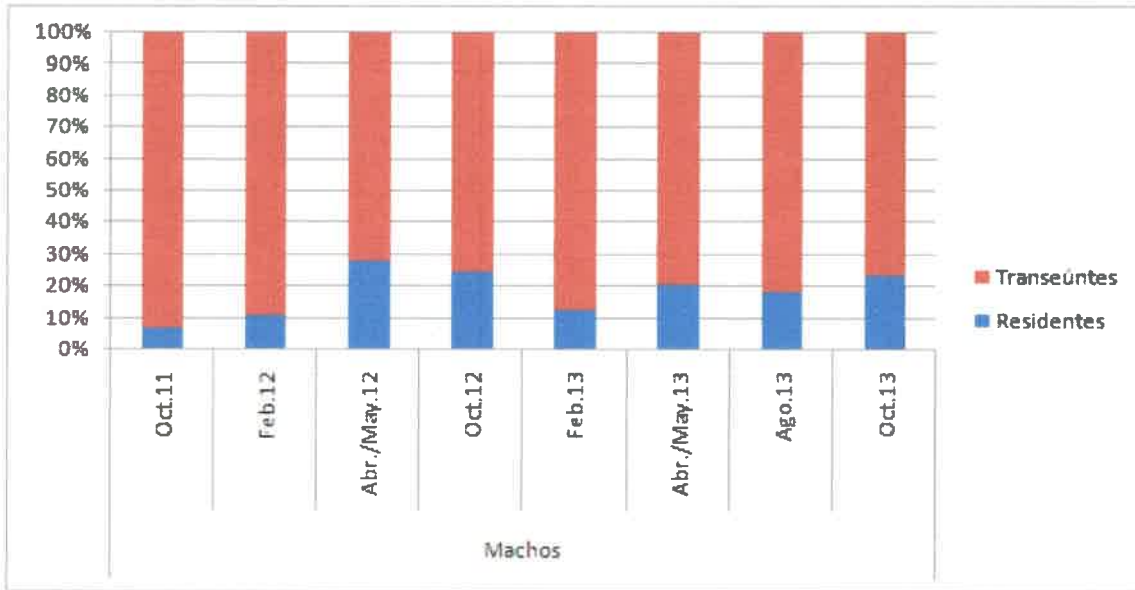


Figura 26: Porcentaje de machos de *Oligoryzomys longicaudatus* discriminados por su condición de residente o transeúnte, registrado en cada una de las sesiones de trampeo, entre Octubre 2011 y Mayo 2013, en ambiente de arbustal, en el valle del lago Rivadavia, en la Provincia del Chubut-Argentina.

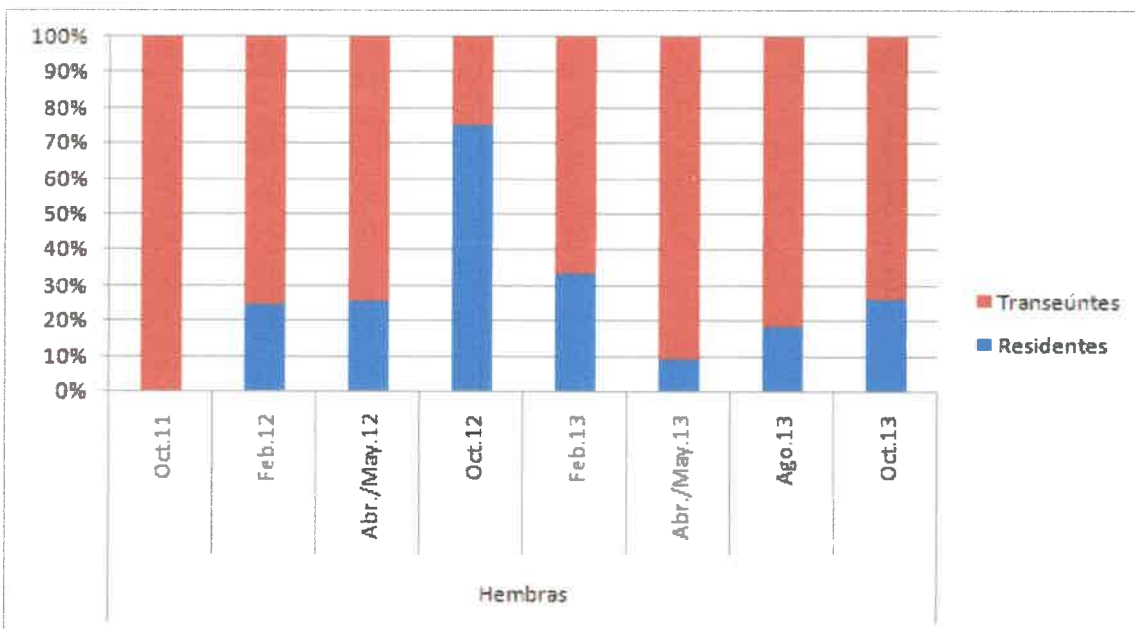


Figura 27: Porcentaje de hembras de *Oligoryzomys longicaudatus* discriminadas por su condición de residente o transeúnte, registrada en cada una de las sesiones de trampeo, entre Octubre 2011 y Mayo 2013, en ambiente de arbustal, en el valle del lago Rivadavia, en la Provincia del Chubut-Argentina.

Además, del total de individuos residentes capturados durante todo el período de estudio, solo un 39% (65 individuos) se capturaron en más de una sesión de trapeo. De los 65 individuos que fueron recapturados en dos o más sesiones de trapeo, 38 (58,5%) fueron machos y 27 (41,5%) hembras, registrándose el mayor porcentaje de permanencia en el sitio de estudio entre las sesiones de trapeo de Agosto y Octubre 2013 (36 individuos).

Con respecto a la composición genética de los grupos ecológicamente catalogados como residentes y transeúntes, los resultados obtenidos, indican que no existe diferencia genética entre los individuos con mayor índice de recaptura (residentes) y aquellos con menor índice (transeúntes) (Ortiz *et al. en preparación*). Los resultados obtenidos a través del índice de parentesco promedio (LRM= $-0,051 \pm 0,0715$), de acuerdo a lo propuesto por Lynch y Ritland (1999), indicarían que la población de *O. longicaudatus* muestreada en este estudio presenta una alta exogamia, evidenciando de esta manera alta dispersión y baja relación de parentesco entre los individuos que componen cada grupo (Ortiz *et al. en preparación*). En relación a esta baja relación de parentesco, este índice indica la probabilidad de que si se eligen dos individuos al azar dentro de una población, ellos tengan algún grado de identidad por descendencia, es decir, que compartan alelos por haber tenido un ancestro común. Debido a que el índice no es significativamente distinto de cero, no hay identidad por descendencia entre los individuos de esta población, evidenciando que los entrecruzamientos entre ellos son al azar, acreditando un alto flujo génico entre poblaciones o demes (Ortiz *et al. en preparación*).

En cuanto a las **DMR**, los análisis de MLG basados sobre el ΔAIC revelaron que la sesión de trapeo (considerando otoño 2012, primavera 2012 y 2013, e invierno 2013) y el sexo, fueron los factores más importantes que afectaron la distancia máxima recorrida en *O. longicaudatus* (Tabla 10). Dos modelos fueron los que presentaron soporte sustancial; uno que incluyó la sesión de trapeo y el otro el modelo aditivo que incluyó el sexo y la sesión de trapeo. Los coeficientes para el modelo que incluyó la sesión de trapeo se observan en la tabla 11 y los coeficientes para el modelo aditivo se presentan

en la tabla 12. En ambos casos se cumplieron con los supuestos respectivos de normalidad y homogeneidad de varianzas de los residuos.

Tabla 10: Selección del mejor modelo basado en la comparación del AIC de los modelos lineales generales (MLG) que describen la distancia máxima recorrida por *Oligoryzomys longicaudatus* durante el otoño (2012), la primavera (2012 y 2013) y el invierno (2013), en un ambiente de arbustal, en el valle del lago Rivadavia, en la Provincia del Chubut-Argentina. El mejor modelo es indicado en negrita. Los modelos son ordenados por el Δ AIC.

Variable respuesta	Modelo	AIC	Δ AIC
	Sesión de trampeo	1087.8604	0
Distancia máxima recorrida	Sexo+Sesión de trampeo	1088.0147	0.1543
	Sexo* Sesión de trampeo	1090.8621	3.002
	Nulo	1091.8168	3.9564
	Sexo	1092.6039	4.7435

Tabla 11: Coeficientes (β) para el modelo sesión de trampeo (MLG) del análisis de las distancias máximas recorridas de *Oligoryzomys longicaudatus* durante el otoño (2012), la primavera (2012 y 2013) y el invierno (2013), en un ambiente de arbustal, en el valle del lago Rivadavia, en la Provincia del Chubut-Argentina. Se observan los errores estándar (ES) y la significancia de los coeficientes; $P < 0,05$ son mostrados en negrita. El efecto de cada término en el modelo es probado. Los P-valores prueban la hipótesis nula que $\beta = 0$. Los términos con $P < 0,05$ tienen algún efecto distinguible.

Variable respuesta	Factores	β (ES)	t-valor	P-valor
	Intercepto	47.12 (7.965)	5.916	4.45 e-08
Distancia máxima recorrida (DMR) ₁	Octubre 2012	26.102 (15.482)	1.686	0.0949
	Agosto 2013	-21.587 (13.007)	-1.66	0.1001
	Octubre 2013	-12.436 (9.554)	-1.302	0.196

₁ Debido a que existe el término de intercepto, el primer nivel del factor sesión de trampeo (Abril 2012) es redundante.

Tabla 12: Coeficientes (β) para el modelo aditivo (sexo + sesión de trampeo) (MLG) del análisis de las distancias máximas recorridas de *Oligoryzomys longicaudatus* durante el otoño (2012), la primavera (2012 y 2013) y el invierno (2013), en un ambiente de arbustal, en el valle del lago Rivadavia, en la Provincia del Chubut-Argentina. Se observan los errores estándar (ES) y la significancia de los coeficientes; $P < 0,05$ son mostrados en negrita. El efecto de cada término en el modelo es probado. Los P-valores prueban la hipótesis nula que $\beta = 0$. Los términos con $P < 0,05$ tienen algún efecto distinguible.

Variable respuesta	Factores	β (ES)	t-valor	P-valor
	Intercepto	42.177 (8.760)	4.815	5.19 e-06
Distancia máxima recorrida (DMR) ₁	Machos	10.297 (7.731)	1.332	0.1859
	Octubre 2012	26.468 (15.426)	1.716	0.0893
	Agosto 2013	-22.136 (12.965)	-1.707	0.0908
	Octubre 2013	-13.093 (9.531)	-1.374	0.1725

₁ Debido a que existe el término de intercepto, el primer nivel del factor sexo (hembra) es redundante.

Los resultados obtenidos muestran que los machos recorren distancias mayores que las hembras. En la figura 28 se muestran los valores promedios de las **DMR** por cada sexo y para cada sesión de trampeo. En dicha figura se observa que, a medida que aumenta la densidad poblacional, se reducen las distancias máximas recorridas, siendo los machos los que más reducen sus **DMR** a medida que la densidad aumenta. Durante el estudio, los machos adultos mostraron una **DMR** de $102,5 \pm 36,34\text{m}$ en el mes de Octubre 2012, siendo que para las hembras adultas la **DMR** fue registrada en Febrero 2012, con un valor de $50 \pm 40,67\text{ m}$.

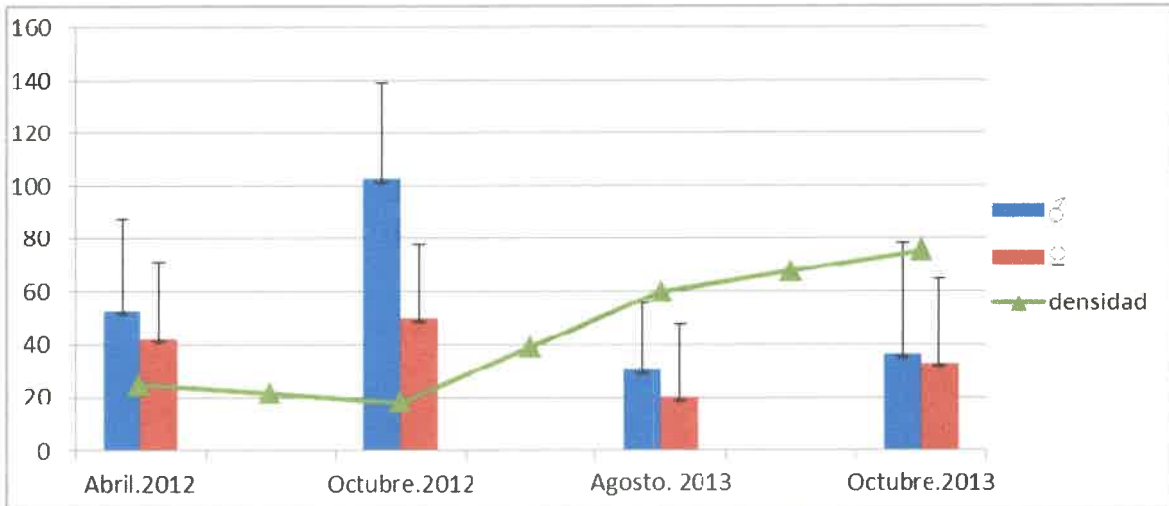


Figura 28: Distancias máximas recorridas (media + DE) de individuos adultos de *Oligoryzomys longicaudatus* en relación al sexo y a la sesión de trampeo entre Octubre 2011 y Octubre 2013, en ambiente de arbustal, en el valle del lago Rivadavia, en la Provincia del Chubut-Argentina. En línea verde se expresa la densidad poblacional (Ind/ha) correspondiente a cada sesión de trampeo.

3.3.5.6 Dimorfismo sexual

El análisis del largo corporal de individuos adultos de *O. longicaudatus*, a través de Modelos lineales (ML) basados sobre el ΔAIC , revelaron que el modelo sexo, y el modelo aditivo sexo y establecimiento de **aa**, fueron los factores más importantes en relación al largo corporal de los individuos (Tabla 13). Sin embargo, no se pudo continuar con la comparación estadística correspondiente debido a que los datos no cumplieron con los supuestos respectivos, aún después de haberlos transformado.

Tabla 13: Selección del mejor modelo basado en la comparación del AIC de los modelos lineales generales (MLG) que describen el dimorfismo sexual de *Oligoryzomys longicaudatus* durante todas las sesiones de trampeo (Octubre 2011, 2012 y 2013, Febrero 2012 y 2013, Abril/Mayo 2012 y 2013 y Agosto 2013), en un ambiente de arbustal, en el valle del lago Rivadavia, en la Provincia del Chubut-Argentina. El mejor modelo es indicado en negrita. Los modelos son ordenados por el Δ AIC.

Variable respuesta	Modelo	AIC	Δ AIC
	Sexo	6751.0369	0
	Sexo + Establecimiento de área de acción	6753.0249	1.9881
Dimorfismo sexual	Sexo * Establecimiento de área de acción	6753.9086	2.872
	Nulo	6843.0439	92.007
	Establecimiento de área de acción	6845.0178	93.981

En la figura 29 se grafican los largos corporales de machos y hembras que establecieron **aa**, no observándose diferencias claras.



Figura 29: Largo corporal (media + DE) de machos y hembras adultos de *Oligoryzomys longicaudatus* que establecieron áreas de acción durante las sesión de trapeo realizadas entre Abril 2012 y Octubre 2013, en ambiente de arbustal, en el valle del lago Rivadavia, en la Provincia del Chubut-Argentina.

Por otro lado, cuando se compararon a través de un ANOVA de una vía los largos corporales de los machos, en relación a si solapaban o no sus **aa** sobre hembras no se detectaron diferencias significativas ($F= 0,29$ g.l= 1, $p= 0,59$). En este caso, se cumplieron los supuestos de normalidad ($W= 0,98$, $p= 0,29$) y homogeneidad de varianzas residuales (Bartlett's K-squared= 0,18, $df= 1$, $p= 0,67$).

3.4 Discusión

Si bien Pearson (1983), Murúa *et al.* (1986) y Muñoz-Pedrero (2000) proponen que el periodo reproductivo de *O. longicaudatus* es fuertemente estacional, en la población de *O. longicaudatus* censada en este estudio se registraron hembras con evidencia de actividad reproductiva en el invierno (Figura 19). Esto coincidiría con lo observado por Argel (2005), Polop *et al.* (2010) y Polop (2011), quienes no encuentran marcada estacionalidad en la reproducción de esta especie en el hábitat de arbustal. Debido a esto, el análisis de los tamaños, solapamiento de las **aa** y movimientos de machos y hembras, no fueron discriminados por PR y PNR.

Los resultados del uso del espacio obtenidos mediante la técnica de CMR en un ambiente de arbustal, apoyan la hipótesis que propone un sistema de apareamiento poligínico para *O. longicaudatus*. Con respecto a la respuesta espacial relacionada con el incremento de la densidad poblacional, los resultados apoyan la hipótesis de una respuesta espacial de tipo disco elástico.

Los resultados obtenidos, evidenciaron que los machos presentan **taa** mayores que las hembras y a su vez que estos mantienen **aa** exclusivas respecto a la de otros machos. De acuerdo a lo propuesto por Emlen y Oring (1977), cuanto mayor sea el tamaño del **aa** de un macho, mayor será la proporción de hembras que ellos puedan monopolizar. Por otro lado, en la mayoría de los censos, los machos mostraron bajos valores de solapamiento intra-sexual (menores al 10%). Estos valores pondrían en evidencia la evitación de los machos a compartir el espacio intra-sexualmente durante el período de apareamiento. La territorialidad de los machos, considerada por varios autores como un rasgo típico de especies de roedores con sistema de apareamiento poligínico, reflejaría competencia entre machos por monopolizar hembras receptivas (Madison 1980, Gaulin y FitzGerald 1988, Ims 1988, Heske y Ostfeld 1990, Steinmann *et al.* 2006a, b, Waterman 2007, Wolff 2007).

La TSO desviada hacia las hembras que se registró durante el estudio, pondría de manifiesto que no todos los machos de la población participarían en la reproducción. Los bajos valores de TSO registrados indican la intensidad de

la selección intrasexual, característica de un sistema poligínico (Clutton-Brock y Parker 1992, Kvarnemo y Ahnesjö 1996, Mitani *et al.* 1996, Waterman 1998, Randall *et al.* 2002).

Con respecto a las **DMR** por los individuos, éstas presentaron diferencias sexuales, siendo mayores las de los machos. Esto estaría en relación con los mayores **taa** de este sexo, indicando que una mayor tasa de movimiento podría conducir al acceso y monopolización de un mayor número de hembras. En roedores poligínicos, las mayores distancias de movimiento de los machos reflejan una estrategia que maximiza el acceso a hembras, mientras que las menores distancias de movimiento de las hembras revelan un comportamiento territorial que podría estar dirigido a la protección de sus crías y/o del sitio de nidificación, de hembras potencialmente infanticidas (Wolff 1993, Bond y Wolff 1999, Steinmann *et al.* 2005, 2009, Wolff y Peterson 1998), o a la defensa del recurso alimentario (Ims 1987, Ostfeld 1985 y 1990).

Estos resultados apoyan la hipótesis que propone un sistema de apareamiento poligínico para *O. longicaudatus*. Los atributos de uso del espacio y la TSO sugieren una estrategia de apareamiento poligínica más que una promiscua. En el sistema poligínico se espera que la población exhiba diferencias sexuales en el uso del espacio, estableciendo los machos **aa** de mayor tamaño que las de las hembras, exclusivas respecto a otros machos y ampliamente solapadas sobre las **aa** de diferentes hembras. En este sistema, se observa la mayor varianza en el éxito reproductivo de los machos, ya que no todos participarían de la reproducción (Trivers 1972, Emlen y Oring 1977). En este sistema, en el cual también se espera que la dispersión de juveniles esté desviada hacia los machos (Stenseth y Lidicker 1992), y donde el mayor porcentaje de individuos transeúntes observado fueron machos, estaría apoyando que los machos sean el sexo dispersante.

Si bien las particularidades del uso del espacio y los valores de TSO obtenidos en este estudio son consistentes con características del sistema de apareamiento poligínico (Brandt 1985, 1989, Wolff 1993), en la primavera de 2012, se registró un alto valor de **Saa** macho-macho (> 45%). Esta excepción no invalida el sistema de apareamiento propuesto para *O. longicaudatus*. Si

bien Emlen y Oring (1977) describen tres sistemas de apareamiento principales, también proponen un alto grado de flexibilidad de los mismos tanto entre como dentro de poblaciones. Según Loughran (2007), Bryja *et al.* (2008), Stradiotto *et al.* (2009) y Bonatto *et al.* (2013), los sistemas de apareamiento pueden variar en relación a la densidad, abundancia de machos o hembras adultos en la población, disponibilidad de recursos, etc. Así, en muchas especies de roedores que han sido identificadas como promiscuas o poligínicas bajo ciertas circunstancias, en otras han sido consideradas como promiscuas-poligínicas (Wolff 1985, Wolff y Cicirello 1990, Wolff y Summerlin 1993, Carranza 1994, Wolff y Schaubert 1996, Wolff *et al.* 1994, 1996, Waterman 1998, 2007, Loughran 2007). De esta manera, los individuos de la población de *O. longicaudatus* adoptarían las estrategias más ventajosas según las condiciones ecológicas y sociales particulares. En la primavera 2012 la densidad poblacional registrada fue baja (18 ind/ha.), registrándose además, el mismo valor de TS y TSO (0,8). Esto indicaría que todos los machos participaron de la reproducción, y que entonces la competencia intra-sexual por el acceso a hembras habría sido mínima (Bond y Wolff 1999). Esto pondría en evidencia la flexibilidad del sistema de apareamiento de esta especie, el cual bajo ciertas condiciones variaría hacia una poliginia menos estricta.

Considerando los valores de solapamiento intrasexual, ambos sexos mostraron ser territoriales, a excepción de octubre 2012, donde los machos flexibilizaron su sistema de apareamiento. La territorialidad sería una estrategia para proveerse de recursos; en las hembras de espacios reproductivos exclusivos y alimento y en los machos por hembras (Wolff y Lidicker Jr. 1980, Wolff 1985, 1993, 1997, Wolff y Peterson 1998, Bond y Wolff 1999, Steinmann *et al.* 2005). Esto ha sido observado en otras especies de roedores con sistemas de apareamientos poligínico, tal como es el caso de *Peromyscus leucopus* y *P. maniculatus* (Metzgar 1971, Wolff *et al.* 1983, 1993, Brandt 1992).

Con respecto a la respuesta espacial de *O. longicaudatus* a la densidad poblacional, aún cuando los machos en general establecieron **aa** mayores que las hembras, esta diferencia fue significativa y mucho más evidente durante la

primavera 2012, momento en el cual se registró una baja densidad poblacional (18 ind/ha.). Por otro lado, cuando el número de individuos de la población aumentó los machos redujeron su **taa**. Según varios autores en algunas especies de roedores la disminución de tamaño de las áreas de acción conduciría a un menor grado de solapamiento (Getz 1961, Ostfeld *et al.* 1985, Boutin y Schweiger 1988, Erlinge *et al.* 1990, Lovallo y Anderson 1995, Fortier y Tamarin 1998, Koskela *et al.* 1999, Priotto *et al.* 2002, Luna y Baird 2004, Avila 2013, Schoepf *et al.* 2015). Considerando que en la sesión de trampeo en la cual se registró el mayor valor de densidad poblacional (primavera 2013), no se observó una diferencia sexual en cuanto al tamaño promedio de las **aa** se podría proponer que los machos de *O. longicaudatus* presentarían una respuesta espacial hacia el aumento de la densidad de tipo disco elástico o fusión. Estas similitudes en los tamaños promedios de **aa** se deberían a que los machos disminuyeron sus **aa** respecto a los valores alcanzados en densidades menores, y no a que las hembras aumentaron los suyos. Si bien las dos respuestas mencionadas anteriormente son diferentes, comparten entre ellas la disminución del **taa**. Por otro lado, teniendo en cuenta la disminución de los grados de solapamiento intrasexual de los machos podría sugerirse que la respuesta espacial de estos ante un aumento de densidad, se correspondería más con una de tipo disco elástico.

Cabe destacar que los mayores valores de densidad registrados en Octubre 2013 (75 ind/ha), que contrastan notoriamente con aquellos registrados en otoño y primavera de 2012 (25 y 18 ind/ha, respectivamente), podrían deberse a variaciones en las condiciones climáticas (Lopez-Velez y Molina-Moreno 2005, Lima 2006). El año 2011 se caracterizó por ser un año seco, debido al fenómeno de la Oscilación del Sur-la Niña, mientras que el 2012, por el contrario, se caracterizó por ser muy lluvioso, característico de episodios del fenómeno de El Niño, según los registros del Servicio Meteorológico Nacional (Exp. N° 150.575). Los años lluviosos son favorables para las poblaciones de roedores debido al aumento de la productividad del lugar, que a su vez conduce a una mayor oferta de alimento (Lima 2006, Erdmann *et al.* 2008). Según algunos autores la mayor disponibilidad de alimento no justificaría el costo de mantener **aa** mayores, sin desmedro del

éxito reproductivo (Metzgar 1971, Harestad y Bunnell 1979, Van Horne 1982, Lindstedt *et al.* 1986, Gaston y Blackburn 1996, Herfindal *et al.* 2009, van Bees *et al.* 2011, Bonatto *et al.* 2012, 2013).

Si bien muchas de las características espaciales de *O. longicaudatus* apoyan un sistema poligínico para esta especie, contrariamente a lo esperado en este estudio no se encontraron diferencias sexuales en el tamaño corporal. La bibliografía predice un mayor grado de dimorfismo sexual en poblaciones con un sistema poligínico, ya que la selección intrasexual generalmente es intensa (Boonstra *et al.* 1993, Emlen y Oring 1977, Heske y Ostfeld 1990). En cambio, para poblaciones con sistema de apareamiento promiscuo, en el cual la selección postcópula es más intensa que la selección intrasexual preapareamiento, no se espera dimorfismo sexual sino un mayor tamaño relativo de testículos (Emlen y Oring 1977, Davies 1991, Shuster y Wade 2003, Waterman 2007). Para la población en estudio no se pudo relevar esta característica exomorfológica de machos debido a que en la gran mayoría de los individuos los testículos estaban en posición abdominal.

A partir de los resultados obtenidos en este estudio se concluye que: *i)* los machos y las hembras de *O. longicaudatus* usan el espacio en forma diferente, *ii)* que estas diferencias estarían en relación a sus estrategias reproductivas, *iii)* que la densidad poblacional afecta el uso del espacio, *iv)* que las hembras y los machos son territoriales intrasexualmente, *v)* que presenta un sistema de apareamiento social poligínico. En futuros estudios sería importante confirmar el sistema de apareamiento propuesto a través de estudios genéticos de paternidad.

Dado que *O. longicaudatus* es una especie de gran importancia en la salud pública, y que hasta el momento no se conocían aspectos tales como su comportamiento espacial, estrategia reproductiva y dimorfismo sexual, estos resultados representan una importante contribución al conocimiento de la biología de esta especie y sus implicancias en la dinámica poblacional como huésped del Virus Andes.

4 USO DEL ESPACIO Y SISTEMA DE APAREAMIENTO DE *OLIGORYZOMYS LONGICAUDATUS*: UN ESTUDIO DE RADIO TELEMETRÍA.

4.1 Materiales y métodos:

El estudio del uso del espacio de *O. longicaudatus*, a través de radiotelemetría, se llevó a cabo en la misma área de estudio ya descrita en el Capítulo 3 (Sección 3.1 "Materiales y Métodos").

4.2 Seguimiento de roedores por radio telemetría

La captura y el monitoreo de los roedores se llevó a cabo en los meses de Febrero, Abril y Octubre de 2013, colocando 9, 9 y 11 collares, respectivamente. Para la colocación de radiotransmisores se seleccionaron individuos adultos de *O. longicaudatus* (individuos de más de 28 g. de peso), procesados en el muestreo. Los collares se colocaron los últimos días de muestreo en **CMR**, para reducir la influencia del trampeo en el uso del espacio de los roedores localizados mediante radio-telemetría.

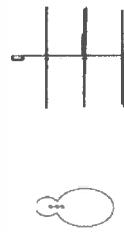
A estos animales se les colocó alrededor del cuello un radiotransmisor TXB-004B (Figura 30), cuyo peso promedio es de 1,4 gramos, con encendido-apagado magnético y con una vida útil de batería de aproximadamente 15 días (Telenax Wildlife Telemetry, Playa del Carmen, México). Debido a que el peso del transmisor no excedió el 5% del peso del animal, tal como lo sugieren White y Garrot (1990), éste no alteraría la movilidad y supervivencia del individuo (Johannsen *et al.* 1997). Los individuos fueron liberados en el mismo lugar donde se los capturó (Figura 30). La localización de cada uno de los transmisores fue registrada con la utilización de un receptor RX-TLNx y de una antena Yagi de 3 elementos (Telenax, México) (Figura 31). Cabe aclarar que en ningún caso los animales resultaron lastimados, y para evitar un mayor estrés, la manipulación de los individuos se realizó lo más rápido posible (tiempo de manipulación menor a 8 minutos). Los movimientos de los animales se registraron durante un periodo de 5 a 13 días, desde el atardecer hasta el

amanecer (dependiendo de las condiciones climáticas), con intervalos de 50 minutos entre registro de localizaciones sucesivas. Este intervalo se consideró suficientemente corto para seguir los movimientos de cada ratón (Wolton, 1985), pero lo suficientemente prolongado como para maximizar la independencia entre dos localizaciones sucesivas (Otis y White 1999, Rooney *et al.* 1998). Para cada individuo se obtuvo un mínimo de 15 localizaciones (Kenward y Hodder 1995). Para cada localización se registró la fecha, la hora, las condiciones meteorológicas, y la actividad del animal en el momento de la detección.

La ubicación espacial de los individuos se registró mediante un Geoposicionador Global Satelital (GPS Garmin etrex, con una precisión de aproximadamente 2 m) por observación directa (Figura 32). Esta técnica es la más simple y efectiva para obtener la posición del animal. La misma consiste en el seguimiento de la radio-señal transmitida hasta que el animal es detectado por el observador. El hecho que cuanto más intensa sea la señal emitida más próximo estará el individuo, facilitando la ubicación del animal (White y Garrot 1990). Además, a los collares se les colocó una cinta reflectiva, la cual facilitó la detección de los animales con una linterna de alto poder lumínico (Figura 30).



Figura 30: Radiotransmisor TXB-004B y colocación en individuos de *Oligoryzomys longicaudatus* entre Febrero y Octubre 2013, en ambiente de arbustal, en el valle del lago Rivadavia, en la Provincia del Chubut-Argentina.



Antena Yagi de 3 elementos,
con direccionalidad
(Telenax, México)



Figura 31: Elementos básicos utilizados durante la radio-telemetría: **Receptor RX-TLNX** con un rango de recepción de 148-174 MHz y 216-222 MHz, de alta sensibilidad -148 a -150 dBm. **Antena Yagi** de tres elementos con direccionalidad de detección.



Figura 32: Registro de algunas ubicaciones espaciales de los individuos de *Oligoryzomys longicaudatus* mediante observación directa, entre Febrero y Octubre 2013, en ambiente de arbustal, en el valle del lago Rivadavia, en la Provincia del Chubut-Argentina.

4.2.1 Uso del espacio

4.2.1.1 Área de Acción (aa)

Para el estudio de uso del espacio de *O. longicaudatus* se estimó el área usada para cada individuo (m^2) a través del Polígono Mínimo Convexo (**PMC**) considerando el 95% de las localizaciones (Harris *et al.* 1990). El **PMC** genera un área conservativa a través de la conexión de los puntos más lejanos registrados para un individuo, describiendo así la máxima extensión de área usada conocida (Powell y Mitchell 2012). Por convención se utiliza el 95% de los datos para realizar los análisis de área de acción. Si bien, no hay una razón clara para la elección de este valor, se considera que utilizando dicho porcentaje se eliminan los datos referentes a exploraciones realizadas por el

individuo, sin embargo esto no se ha probado (Powell 2000). Según Powell (2000), el uso del 95% puede ser aceptado ampliamente debido a que parece ser consistente con el también arbitrario valor de $p = 0,05$ para probar significatividad estadística.

4.2.1.2 Dispersión

La **DMR** es la máxima distancia que un animal recorre entre capturas sucesivas (Wilson y Anderson 1985, Jones 1989) y fue calculada considerando el sentido de movimientos de los individuos, a través de sus historias de capturas. Todos aquellos individuos que registraron al menos dos capturas, fueron incluidos en su estimación.

Teniendo en cuenta lo que proponen Lidiker (1975) y Bondrup-Nielsen (1985), en base a la historia de captura del individuo, se excluyeron los desplazamientos correspondientes a movimientos exploratorios (capturas registradas a una distancia igual o mayor al diámetro del **aa**, por fuera del perímetro del **aa** establecida).

Por otro lado, teniendo en cuenta las historias de captura, se realizó el seguimiento de las áreas utilizadas por los individuos a lo largo del monitoreo. De este modo, y siguiendo lo propuesto por Madison (1978), Bondrup-Nielsen (1984) y McShea y Madison (1992), se identificaron áreas de acción estables (una única área de acción definida y mantenida en el mismo espacio a lo largo del monitoreo) y áreas de acción disyuntivas (establecimiento de dos **aa** claramente definidas por estar espacialmente separadas).

4.2.2 Análisis estadístico

El cálculo de los **PMCs** fue realizado utilizando la biblioteca "adehabitatHR". Para evaluar la sensibilidad del método en relación a la proporción de radio-localizaciones utilizadas, se utilizó el 95%, 75%, 50% y 35% de los datos para cada individuo y se comparó, por medio de gráficos, la forma y proporción de las áreas de acción. Esto se realizó utilizando las bibliotecas "adehabitatHR" y

“raster” (Calenge 2011) del software R 3.0.3 (R Development Core Team 2009, www.r-project.org).

La comparación de las estimaciones de tamaño de área de acción obtenida a través de Captura, Marcado y Recaptura (CMR) y radio-telemetría se realizó gráficamente y por medio de un ANOVA de una vía, para cada sexo por separado, cuando el tamaño de muestra (“n”) lo permitió.

Los datos de **DMR** de los individuos de *O. longicaudatus* fueron analizados utilizando modelos lineales generales (MLG). Este modelo permitió examinar la relación entre la variable respuesta y las variables predictivas. En la Tabla 14 se observan, para cada variable respuesta, la unidad experimental y los factores fijos considerados en el análisis. El Criterio de Información de Akaike (AIC) fue usado como una medida de adecuación del modelo (menor AIC, mejor adecuación). La comparación del modelo se basó en las diferencias registradas entre los valores de AIC (ΔAIC). De esta manera, cuando los valores de ΔAIC resultaron mayores a dos unidades, el modelo con menor AIC fue considerado como la mejor descripción estadística de los procesos que generaron los datos. El supuesto de normalidad de los residuos fue testeado mediante la prueba de Shapiro Wilk y la homogeneidad de las varianzas residuales fue testeada mediante la prueba propuesta por Levene en 1960 (Crawley 2002). Cuando alguno de dichos supuestos no se cumplió se realizaron transformaciones a los datos. El análisis estadístico fue realizado utilizando el software R versión 3.0.3 biblioteca (nlme).

Tabla 14: Unidad experimental y factores fijos (con sus respectivos niveles) utilizados en el análisis estadísticos realizado para la distancia máxima recorrida de individuos radio-localizados.

Variable Respuesta	Unidad experimental	Factores Fijos
Distancia máxima recorrida	Individuo	1) Sexo: 2 niveles (Macho, Hembra) 2) Sesión de trampeo: 3 niveles (Febrero 2013, Abril/Mayo 2013 y Octubre 2013)

4.3 Resultados

Desde Febrero a Octubre de 2013 se registraron 695 radio-localizaciones para individuos de *O. longicaudatus*, correspondientes a 19 machos y 10 hembras (Figura 33).



Figura 33: Individuos de *Oligoryzomys longicaudatus* equipados con radiotransmisores en ambiente de arbustal en el valle del lago Rivadavia, en la Provincia del Chubut-Argentina, monitoreados durante Febrero, Abril y Octubre 2013. En líneas de puntos rojos se muestra el corte de las antenas por parte del roedor. En líneas de punto amarillo se muestra la liberación de un individuo con collar-

Durante Febrero, Abril y Octubre 2013, se obtuvieron entre 1 y 43 radio-localizaciones ($\bar{X}= 24.6 \pm 11.6$) por individuos, los cuales fueron seguidos entre 1 y 11 días ($\bar{X}= 6.8 \pm 2.8$). El tamaño de la muestra varió por diversos factores, tales como la interferencia generada por la vegetación, el corte de las antenas por parte de los roedores (tal como se señala en la figura 33 con el círculo

rojo), fallas del collar, alejamiento de los individuos fuera del rango de alcance de la antena, entre otras. Además, el periodo de seguimiento fue variable, debido a que no se capturaron individuos con el peso necesario para colocarles el radio-transmisor en un mismo momento, o a la muerte de los individuos monitoreados, y la pérdida de recepción, entre otros aspectos. De esta manera, de los 29 individuos equipados con radiotransmisores, 22 (13 machos y 9 hembras) fueron seguidos durante un tiempo suficiente para obtener al menos 15 radio-localizaciones y ser considerados en los análisis (Tabla 15).

Tabla 15: Duración del radio-seguimiento y número de localizaciones de los individuos de *Oligoryzomys longicaudatus* equipados con radiotransmisores en Febrero, Abril y Octubre 2013 en un ambiente de arbustal, en el valle del lago Rivadavia, en la Provincia del Chubut-Argentina.

Sesión de monitoreo	Densidad obtenida por CMR	Caravana	Sexo	Peso (gr.)	Duración		Localizaciones *	Observaciones
					Inicio	Fin		
Febrero, 2013	5.71 (ind/ha)	1850	M	29	11/02/2013	11/02/2013	1	Muerto
		1828	H	28	09/02/2013	20/02/2013	43	Considerado en el analisis
		1831	M	40	09/02/2013	12/02/2013	11	Perdio recepcion
		1852	H	29	11/02/2013	20/02/2013	39	Considerado en el analisis
		1853	M	38	11/02/2013	21/02/2013	40	Considerado en el analisis
		1861	M	42	12/02/2013	14/02/2013	5	Perdio recepcion
		1863	M	39	12/02/2013	21/02/2013	39	Considerado en el analisis
		1882	M	40	14/02/2013	21/02/2013	33	Considerado en el analisis
		714	H	40	09/02/2013	20/02/2013	40	Considerado en el analisis
Abri, 2013	16.82 (ind/ha)	1939	M	30	29/04/2013	—	—	Fallo collar
		1805	H	30	28/04/2013	07/05/2013	35	Considerado en el analisis
		1823	M	33	28/04/2013	07/05/2013	36	Considerado en el analisis
		1919	M	30	28/04/2013	07/05/2013	36	Considerado en el analisis
		1922	M	31	28/04/2013	07/05/2013	31	Considerado en el analisis
		1944	M	39	03/05/2013	07/05/2013	18	Positivo a Hantavirus
		1958	H	30	01/05/2013	02/05/2013	8	Muerto
		3202	H	28	03/05/2013	07/05/2013	22	Considerado en el analisis
3208	M	34	03/05/2013	07/05/2013	22	Considerado en el analisis		
Octubre, 2013	75.46 (ind/ha)	275	M	32	13/10/2013	18/10/2013	24	Considerado en el analisis
		293	M	34	12/10/2013	16/10/2013	13	Muerto
		3268	M	41	12/10/2013	17/10/2013	19	Considerado en el analisis
		3319	M	43	13/10/2013	18/10/2013	24	Considerado en el analisis
		3323	H	29.5	13/10/2013	18/10/2013	22	Considerado en el analisis
		349	H	28	12/10/2013	18/10/2013	24	Considerado en el analisis
		354	M	37	12/10/2013	18/10/2013	24	Considerado en el analisis
		829	H	34	12/10/2013	18/10/2013	24	Considerado en el analisis
		837	M	44	12/10/2013	18/10/2013	24	Considerado en el analisis
		913	H	30	12/10/2013	18/10/2013	24	Considerado en el analisis
987	M	45	12/10/2013	15/10/2013	7	Perdio collar		

* Sin tomar en cuenta la primer coordenada de captura

En la figura 34, se observa el tamaño de área de acción de machos y hembras de *O. longicaudatus*, obtenidos mediante **PMC**, con el 95% de los datos (Mohr 1947). Con respecto a los machos, el patrón general observado es diferente al registrado para hembras. Estos, en general, aumentaron sus **taa** conforme se obtuvieron mas datos (Figura 34 B y D), a excepción del mes de Octubre 2013 (Figura 34 F), donde se registró un comportamiento similar al hallado para las hembras. Con respecto a las hembras, en general su **taa** no aumentó conforme se obtuvieron más datos (Figura 34 A y C), a excepción del

mes de Octubre 2013 (Figura 34 E). En este último mes, la diferencia en **taa** estuvo dada por los movimientos realizados por una hembra entre dos áreas de actividad (Figura 35). En esta figura se observa un conjunto de ubicaciones registradas en un pedregal (**a**), y otro en el arbustal (**b**), distantes entre sí por 160 metros. Las actividades realizadas por la hembra en cada una de las áreas fueron diferentes: en el punto **a** siempre se la observó en cercanía o en el interior de una cueva; en el punto **b** fue observada alimentándose, específicamente de caña colihue, rosa mosqueta, y laura.

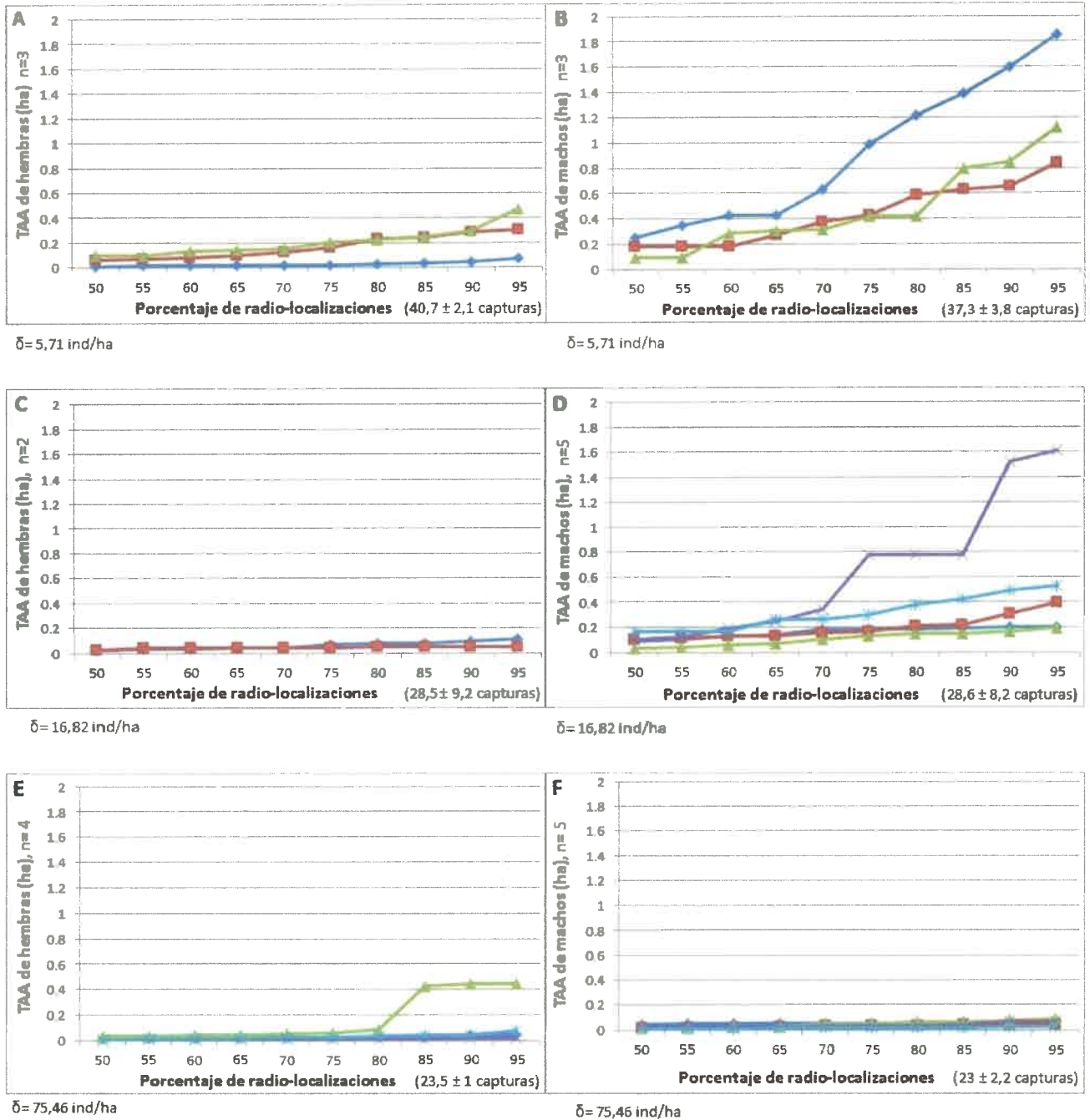


Figura 34: Tamaño de áreas de acción (TAA) expresado en hectáreas (ha), estimados mediante el PMC 95%, en función del porcentaje de radio-localizaciones de hembras (A, C y E), y machos (B, D y F) de *Oligoryzomys longicaudatus* equipados con radiotransmisores en ambiente de arbustal en el valle del lago Rivadavia, en la Provincia del Chubut-Argentina. Monitoreados durante Febrero (A, B), Abril (C y D) y Octubre (E y F) 2013.

Debajo de cada figura se presenta el valor de densidad poblacional correspondiente, obtenido mediante CMR.



Figura 35: Movimientos de una hembra de *O. longicaudatus* amamantando, registrado mediante radio-telemetría en el mes de Octubre de 2013 entre dos áreas de uso, separadas por 160m., en ambiente de arbustal en el valle del lago Rivadavia, en la Provincia del Chubut-Argentina. (a) Conjunto de ubicaciones registradas en un pedregal; (b) conjunto de ubicaciones registradas en el arbustal.

De las áreas de acción estimadas mediante radio-telemetría en verano, machos y hembras mostraron un **taa** promedio de $12707,3 \pm 5266,7 \text{ m}^2$ ($n=3$) y $2825,7 \pm 2019,1 \text{ m}^2$ ($n=3$), respectivamente (Figura 36). En otoño el tamaño fue de $5856,6 \pm 5904,2 \text{ m}^2$ ($n=5$) y $799,2 \pm 399,2 \text{ m}^2$ ($n=2$) para machos y hembras, respectivamente (Figura 37), y de $586,6 \pm 245,3 \text{ m}^2$ ($n=5$) y $461,7 \pm 326,7 \text{ m}^2$ ($n=3$) para machos y hembras, respectivamente en primavera (Figura 38). Cabe señalar, que el último valor promedio de **taa** correspondientes a hembras no incluye a aquella que se movió entre dos áreas definidas (Figura 35). De

incluirla, y considerando una única área total, este valor ascendería a $1465,5 \pm 2025,3$ ($n=4$) m^2 .

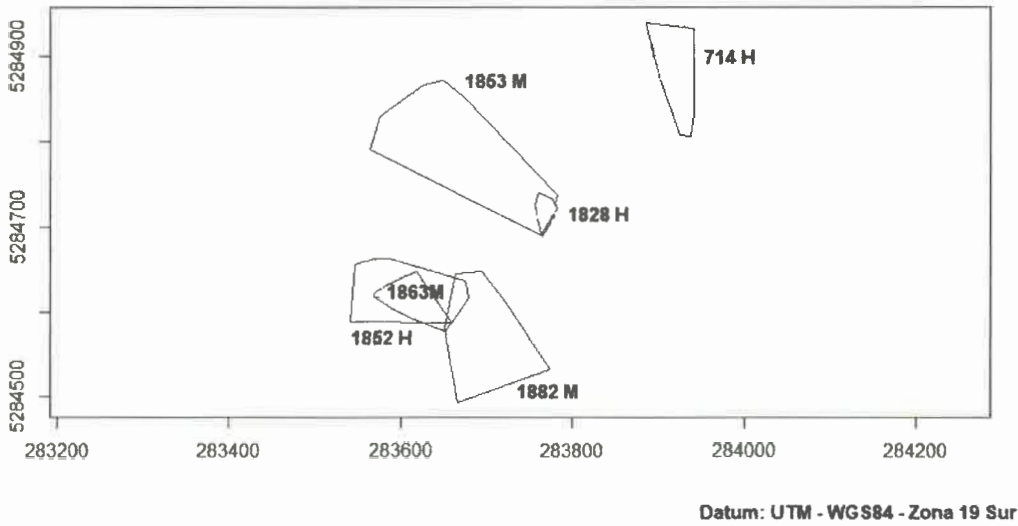
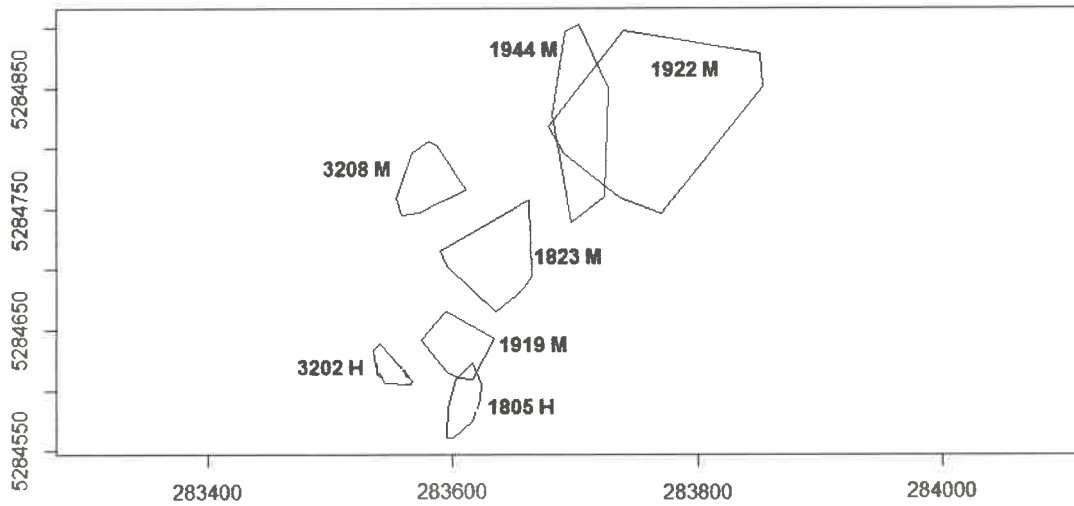
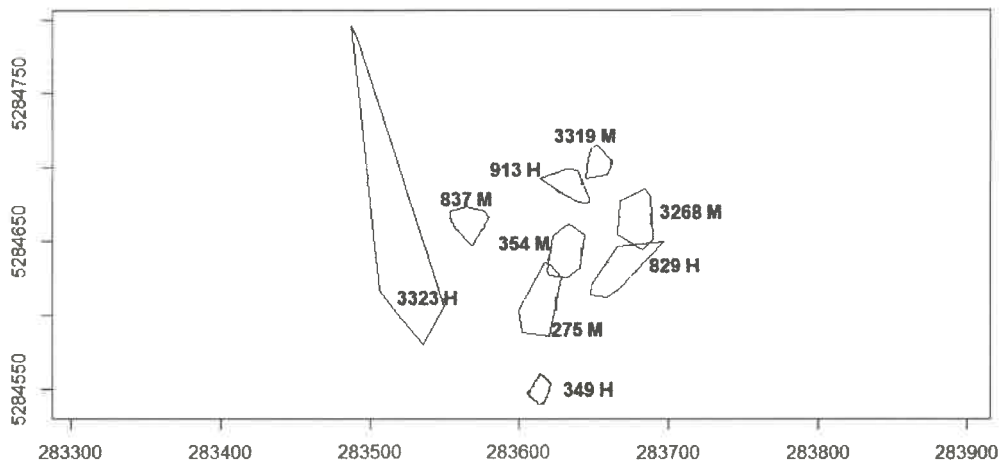


Figura 36: Tamaños relativos de áreas de acción de machos y hembras adultos de *Oligoryzomys longicaudatus* equipados con radiotransmisores, utilizando el método de PMC 95%, obtenidos en el mes de Febrero 2013, en ambiente de arbustal en el valle del lago Rivadavia, en la Provincia del Chubut-Argentina.



Datum: UTM - WGS84 - Zona 19 Sur

Figura 37: Tamaños relativos de las áreas de acción de machos y hembras adultos de *Oligoryzomys longicaudatus* equipados con radiotransmisores, utilizando el método de PMC 95%, obtenidos en el mes de Abril 2013, en ambiente de arbustal en el valle del lago Rivadavia, en la Provincia del Chubut-Argentina.



Datum: UTM - WGS84 - Zona 19 Sur

Figura 38: Tamaños relativos de las áreas de acción de machos y hembras adultos de *Oligoryzomys longicaudatus* equipados con radiotransmisores, utilizando el método de

PMC 95%, obtenidos en el mes de Octubre 2013, en ambiente de arbustal en el valle del lago Rivadavia, en la Provincia del Chubut-Argentina.

Durante este estudio ambos sexos registraron los mínimos valores de **taa** en Octubre 2013 y los máximos en el mes de Febrero 2013. Los machos mostraron un **taa** mínimo de 266 m² y máximo de 18568 m². Por otro lado, el valor mínimo registrado por las hembras fue de 172,5 m², mientras que el máximo resultó con un valor de 4718 m². En la tabla 16 se presentan los **taa** de cada individuo y los **TAA** promedio de machos y hembras de *O. longicaudatus*, por sesión de muestreo.

Tabla 16: Tamaños de áreas de acción de cada individuo (**Taa**), tamaños de áreas de acción promedio (**TAA**), desvío estándar (**DE**) y tamaño de muestra (**n**), de machos y hembras de *Oligoryzomys longicaudatus* obtenidos mediante radio-telemetría entre Febrero y Octubre 2013. Se indica también la densidad poblacional (Individuos por hectárea: Ind/ha.), obtenida por **CMR** correspondiente a cada sesión de muestreo.

Sesión de monitoreo	Densidad obtenida por CMR	Caravana	Sexo	Peso (gr.)	Duración		Localizaciones*	Taa individual (PMC 95%) (m ²)	TAA (m ²)	(DE)		
					Inicio	Fin						
Febrero. 2013	5.71 (Ind/ha)	1828	H	28	09/02/2013	20/02/2013	43	700	2.825,7	2.019,1		
		1852	H	29	11/02/2013	20/02/2013	39	3.059				
		714	H	40	09/02/2013	20/02/2013	40	4.718				
		1853	M	38	11/02/2013	21/02/2013	40	18.568				
		1863	M	39	12/02/2013	21/02/2013	39	8.370,5				
1882	M	40	14/02/2013	21/02/2013	33	11.183,5	12.707,3	5.266,8				
Abril. 2013	16.82 (Ind/ha)	1805	H	30	28/04/2013	07/05/2013			35	1.081,5	5.856,6	5.904,2
		3202	H	28	03/05/2013	07/05/2013			22	517		
		1823	M	33	28/04/2013	07/05/2013			36	3.926		
		1919	M	30	28/04/2013	07/05/2013			36	1.944		
		1922	M	31	28/04/2013	07/05/2013	31	16.119				
		1944	M	39	03/05/2013	07/05/2013	18	5.278,5				
3208	M	34	03/05/2013	07/05/2013	22	2.015,5	1.465,5	2.025,3				
Octubre. 2013	75.46 (Ind/ha)	349	H	28	12/10/2013	18/10/2013			24	172,5		
		829	H	34	12/10/2013	18/10/2013			24	816		
		913	H	30	12/10/2013	18/10/2013			24	396,5		
		3323**	H	29,5	13/10/2013	18/10/2013			22	4.477		
		275	M	32	13/10/2013	18/10/2013			24	874		
		3268	M	41	12/10/2013	17/10/2013			19	722,5		
		3319	M	43	13/10/2013	18/10/2013	24	266				
837	M	44	12/10/2013	18/10/2013	24	409,5	586,6	245,3				
354	M	37	12/10/2013	18/10/2013	24	661						

* Sin tomar en cuenta la primer coordenada de captura

** Hembra amamantando.

Con respecto a la sensibilidad del método utilizado para determinar el **aa**, en la figura 39 (a, b y c) se observa que las áreas y sus contornos disminuyen concéntricamente y que a su vez, las mismas exhiben bordes homogéneos contenidos uno dentro de otros a medida que se disminuye el porcentaje de radio-localizaciones utilizadas, exponiendo de esta manera que el método utilizado es consistente.

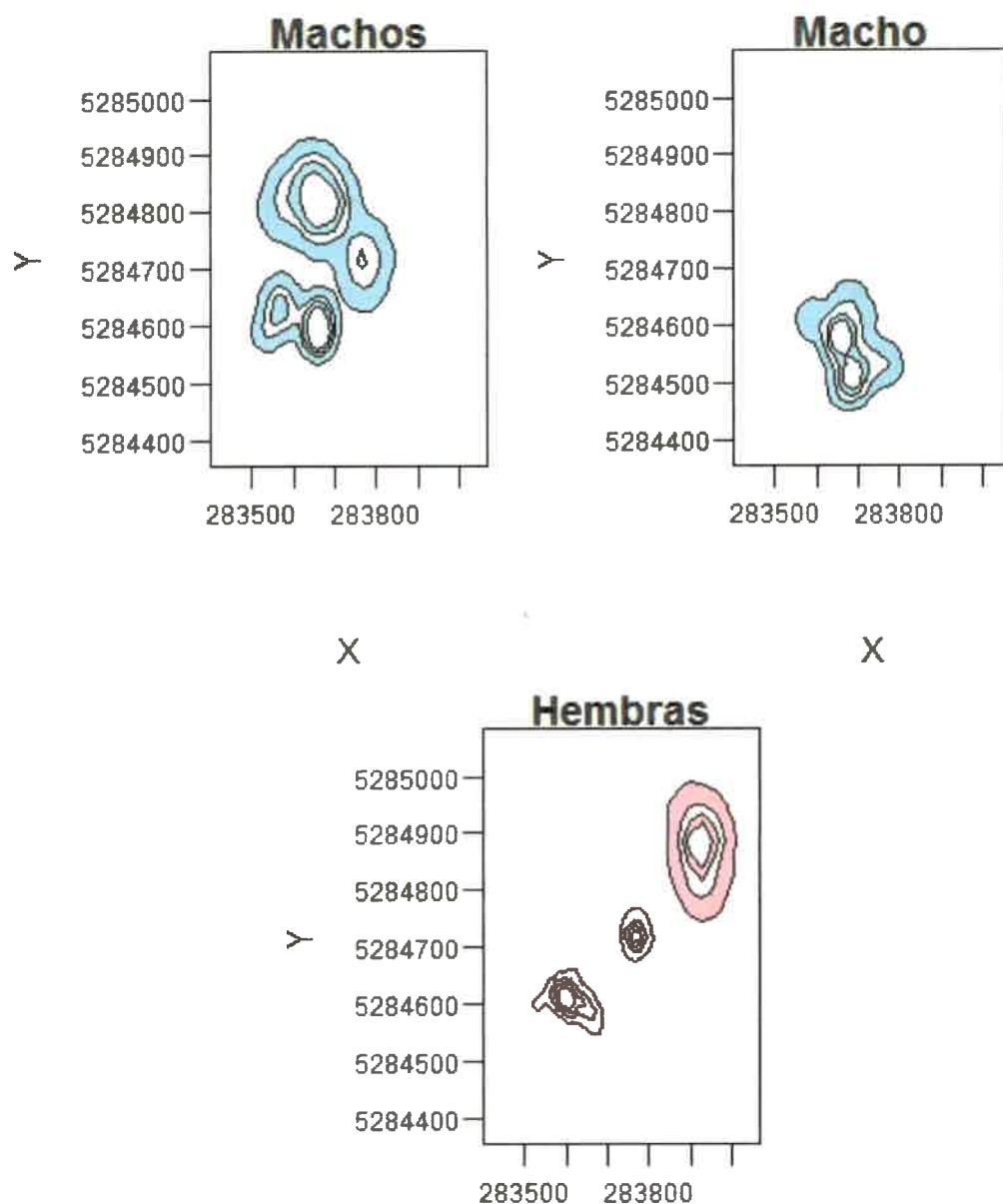


Figura 39-a: Evaluación del método utilizado para determinar el área de acción de los individuos de *O. longicaudatus* registrado mediante radio-telemetría en el mes de Febrero de 2013 en un ambiente de arbustal en el valle del lago Rivadavia, en la Provincia del Chubut-Argentina. En la figura puede observarse que los polígonos (método de Kernel), utilizando el 95, 75, 55 y 35% de las radio-localizaciones, son concéntricos de borde homogéneo y están contenidos uno dentro de otro, evidenciando la consistencia en la determinación del **aa** mediante el método empleado.

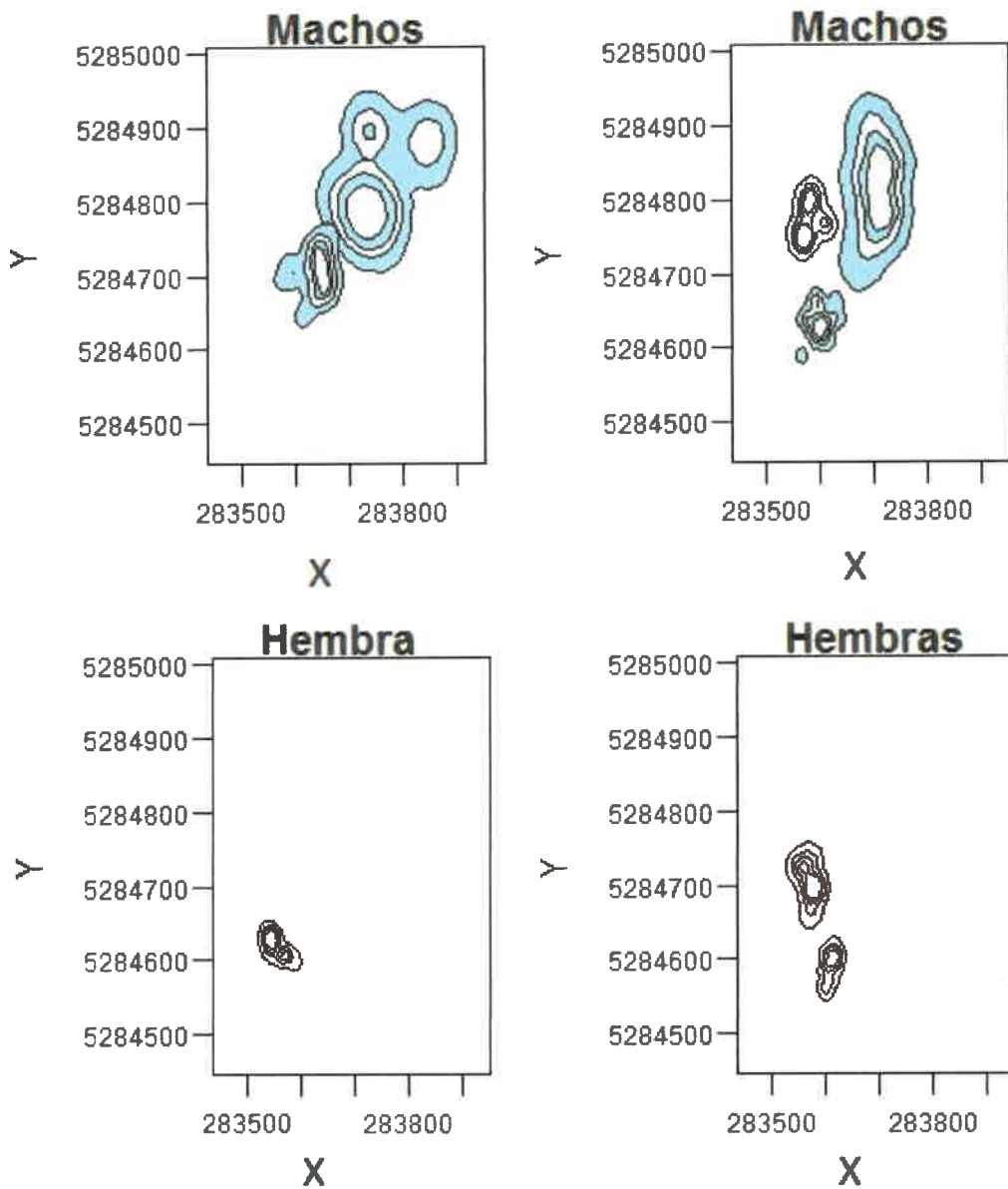


Figura 39-b: Evaluación del método utilizado para determinar el área de acción de los individuos de *O. longicaudatus* registrado mediante radio-telemetría en el mes de Abril de 2013 en un ambiente de arbustal en el valle del lago Rivadavia, en la Provincia del Chubut-Argentina. En la figura puede observarse que los polígonos (método de Kernel), utilizando el 95, 75, 55 y 35% de las radio-localizaciones, son concéntricos de borde homogéneo y están contenidos uno dentro de otro, evidenciando la consistencia en la determinación del **aa** mediante el método empleado.

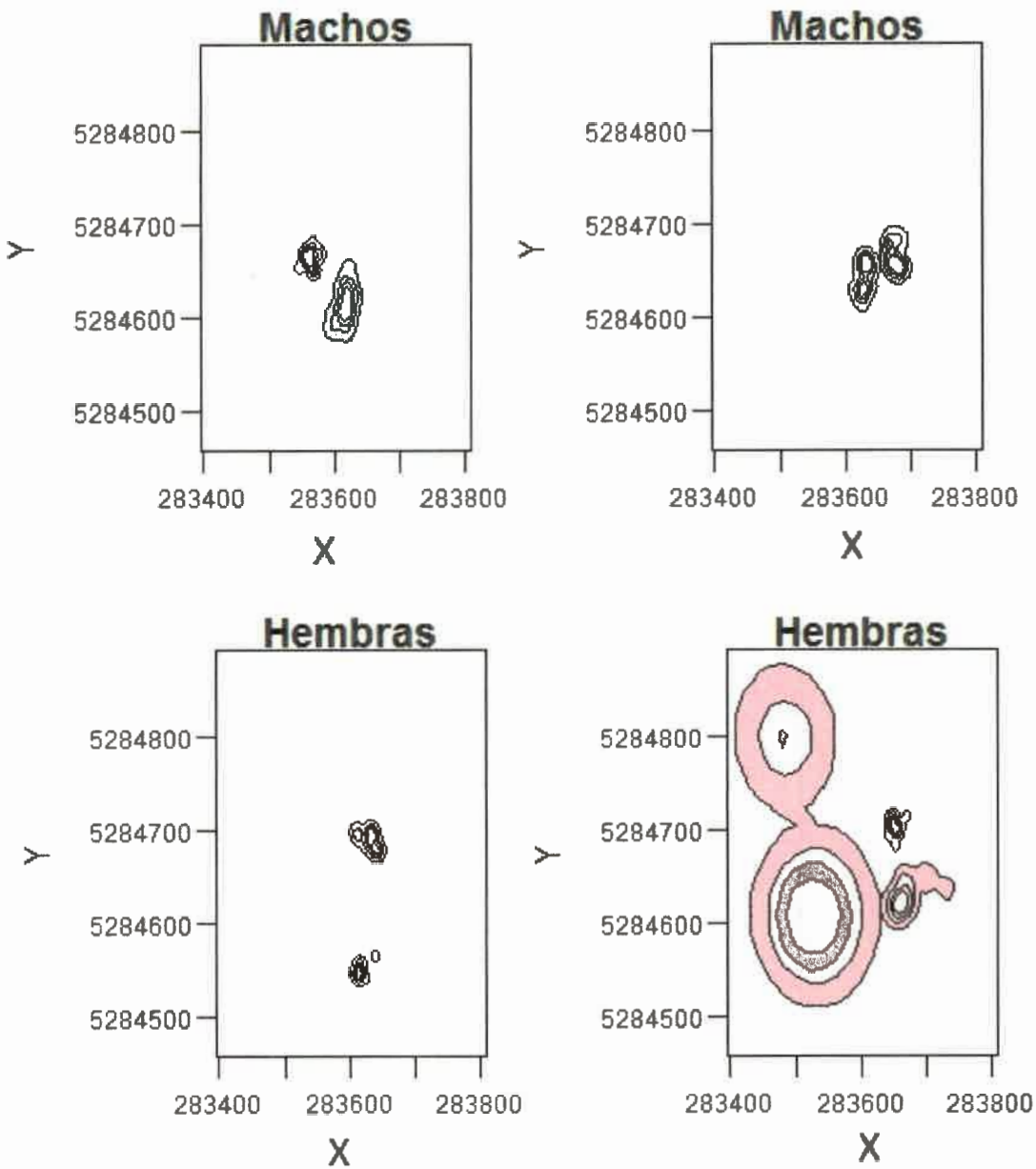


Figura 39-c: Evaluación del método utilizado para determinar el área de acción de los individuos de *O. longicaudatus* registrado mediante radio-telemetría en el mes de Octubre de 2013 en un ambiente de arbustal en el valle del lago Rivadavia, en la Provincia del Chubut-Argentina. En la figura puede observarse que los polígonos (método de Kernel), utilizando el 95, 75, 55 y 35% de las radio-localizaciones, son concéntricos de borde homogéneo y están contenidos uno dentro de otro,

evidenciando la consistencia en la determinación del aa mediante el método empleado.

De los animales observados mediante radio-telemetría, el 17,4% exhibió movimientos exploratorios (Figuras 40 a y b). Los individuos de *O. longicaudatus* que registraron estos movimientos fueron 3 machos y 1 hembra.



Figura 40-a: Movimientos de una hembra de *O. longicaudatus* registrado mediante radio-telemetría en el mes de Febrero de 2013 en ambiente de arbustal en el valle del lago Rivadavia, en la Provincia del Chubut-Argentina. En la imagen se identifica un movimiento exploratorio, punto 083.



Figura 40-b: Movimientos de un macho de *O. longicaudatus* registrado mediante radio-telemetría en el mes de Octubre de 2013 en ambiente de arbustal en el valle del lago Rivadavia, en la Provincia del Chubut-Argentina. En la imagen se identifica un movimiento exploratorio, punto 022.

Por otro lado, el 78,2% restante de los individuos no realizaron salidas exploratorias. En la figura 41, se muestra el rango de acción de un individuo de *O. longicaudatus* que no registró movimientos exploratorios.



Figura 42: Área de acción de tipo disyuntivo, de un macho adulto de *O. longicaudatus*, registrado mediante radio-telemetría en el mes de Febrero de 2013 en ambiente de arbustal en el valle del lago Rivadavia, en la Provincia del Chubut-Argentina. (A) área de acción previa, registrada durante los 3 primeros días del monitoreo; (B) área de acción posterior, registrada durante los últimos 7 días del monitoreo.

En cuanto a las **DMR** para los individuos radio-localizados, los análisis de MLG basados sobre el ΔAIC revelaron que la sesión de trampeo fue el factor más importantes que afectó la distancia máxima recorrida en *O. longicaudatus* durante verano, otoño y primavera 2013 (Tabla 17). El mejor modelo fue aquel que incluyó la sesión de trampeo, y este fue el único modelo con soporte sustancial. Los coeficientes para el mejor modelo se observan en la tabla 18.

Tabla 17: Selección del mejor modelo basado en la comparación del AIC de los modelos lineales generales (MLG) que describen la distancia máxima recorrida por *Oligoryzomys longicaudatus* durante el verano, otoño y primavera 2013, en un ambiente de arbustal, en el valle del lago Rivadavia, en la Provincia del Chubut-Argentina. El mejor modelo es indicado en negrita. Los modelos son ordenados por el Δ AIC.

Variable respuesta	Modelo	AIC	Δ AIC
	Sesión de trampeo	266.22	0
Distancia máxima recorrida	Sexo+Sesión de trampeo	268.25	2.03
	Sexo* Sesión de trampeo	269.67	3.45
	Nulo	270.27	4.05
	Sexo	272.26	6.04

Tabla 18: Coeficientes (β) para el mejor modelo lineal generalizado (MLG) del análisis de DMR de *Oligoryzomys longicaudatus* durante el verano, el otoño y la primavera 2013, en un ambiente de arbustal, en el valle del lago Rivadavia, en la Provincia del Chubut-Argentina. Se observan los errores estándar (ES) y la significancia de los coeficientes; $P < 0,05$ son mostrados en negrita. El efecto de cada término en el modelo es probado. Los P-valores prueban la hipótesis nula que $\beta = 0$. Los términos con $P < 0,05$ tienen algún efecto distinguible.

Variable respuesta	Factores	β (ES)	t-valor	P-valor
Distancia máxima recorrida radio-telemetía ,	Intercepto	5.1047 (0.2762)	18.481	1.33e-13 ***
	Abril. 2013	-0.4874 (0.3764)	-1.295	0.2108
	Octubre. 2013	-1.2027 (0.3566)	-3.373	0.0032 **

1, Debido a que existe el término de intercepto, el primer nivel del factor sesión de trampeo (Febrero) es redundante.

Durante el estudio los mayores valores de **DMR** registrados por machos y hembras (303 m y 427 m, respectivamente) fueron obtenidos en el mes de Febrero. Esto estaría en relación con los mayores **taa** observados para la misma sesión de trampeo y los bajos valores de densidad registrados. En la Figura 43 se observa que a medida que aumenta la densidad poblacional se reducen las distancias máximas recorridas. Además, en esta figura se puede ver que los machos son los que más reducen sus **DMR** a medida que la densidad aumenta.

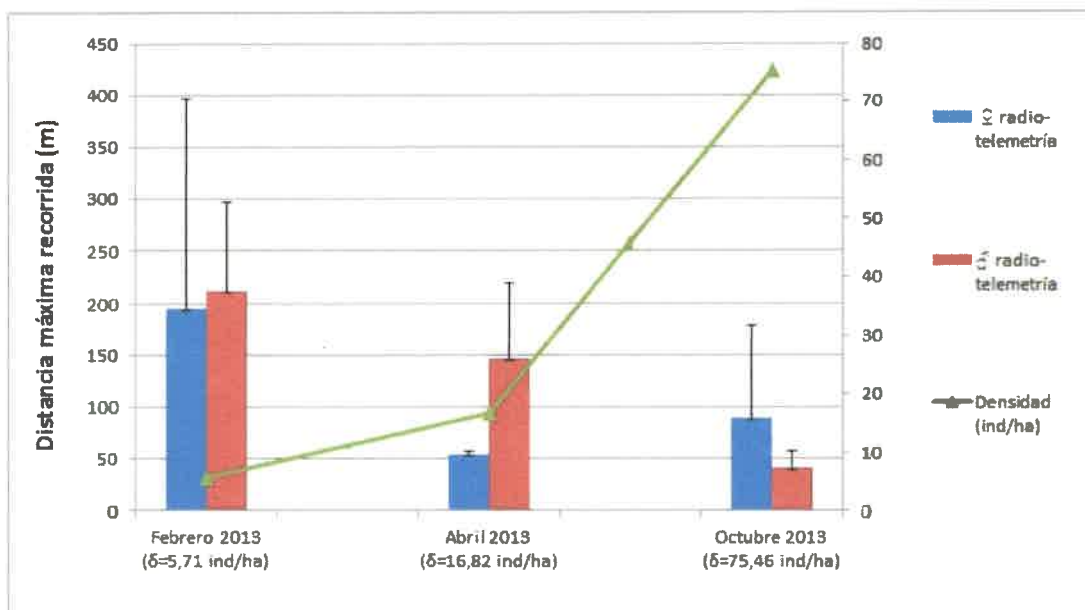


Figura 43: Distancias máximas recorridas (media + DE) de individuos adultos de *Oligoryzomys longicaudatus* radio-localizados, en relación al sexo y a la sesión de trampeo entre Febrero y Octubre 2013, en ambiente de arbustal, en el valle del lago Rivadavia, en la Provincia del Chubut-Argentina. En línea verde se expresa la densidad poblacional (Ind/ha.) correspondiente a cada sesión de trampeo.

4.3.1 Comparación de las estimaciones de tamaño de área de acción obtenidas a través de Captura, Marcado y Recaptura (CMR) y radio-telemetría.

Para comparar los **taa** estimados a través de **CMR** y radio-telemetría se graficaron las áreas de acción obtenidas mediante ambas técnicas (Figura 44, 45 y 46). En ellas se puede observar que, generalmente los **taa** estimados por la segunda técnica son mucho mayores que aquellos estimados por **CMR**. Esto se hace evidente en la figura 47, donde se observa que, durante las sesiones de muestreo con bajos valores de densidad, la radio-telemetría permitió evidenciar mayores distancias recorridas. Además, en esta figura se puede ver que la extensión de las áreas de acción de los machos es mucho mayor que el de las hembras, llegando al menos a cuadruplicarlas. Lamentablemente, el escaso número de áreas de acción estimadas por **CMR** dificulta una adecuada comparación.

Debido al escaso número de individuos recapturados durante los meses de Febrero y Abril mediante **CMR**, no se pudo realizar una comparación estadística de los tamaños registrados durante estos meses de muestreo. Sólo para el mes de Octubre 2013, además de la comparación gráfica, se realizó un ANOVA de una vía, para cada sexo por separado, no detectándose diferencias estadísticamente significativas en los **taa** de hembras ($F= 0,7345$ g.l= 25, $p= 0,3996$), ni de machos ($F= 1,404$ g.l= 36, $p= 0,2438$). En ambos casos se cumplió el supuesto de homogeneidad de varianza de los residuos (Bartlett's K-squared = 3,1883, g.l = 1, $p= 0,07416$), (Bartlett's K-squared =2,7588, g.l= 1, $p= 0,09672$), respectivamente. Sin embargo, no se cumplió el supuesto de normalidad de los residuos.

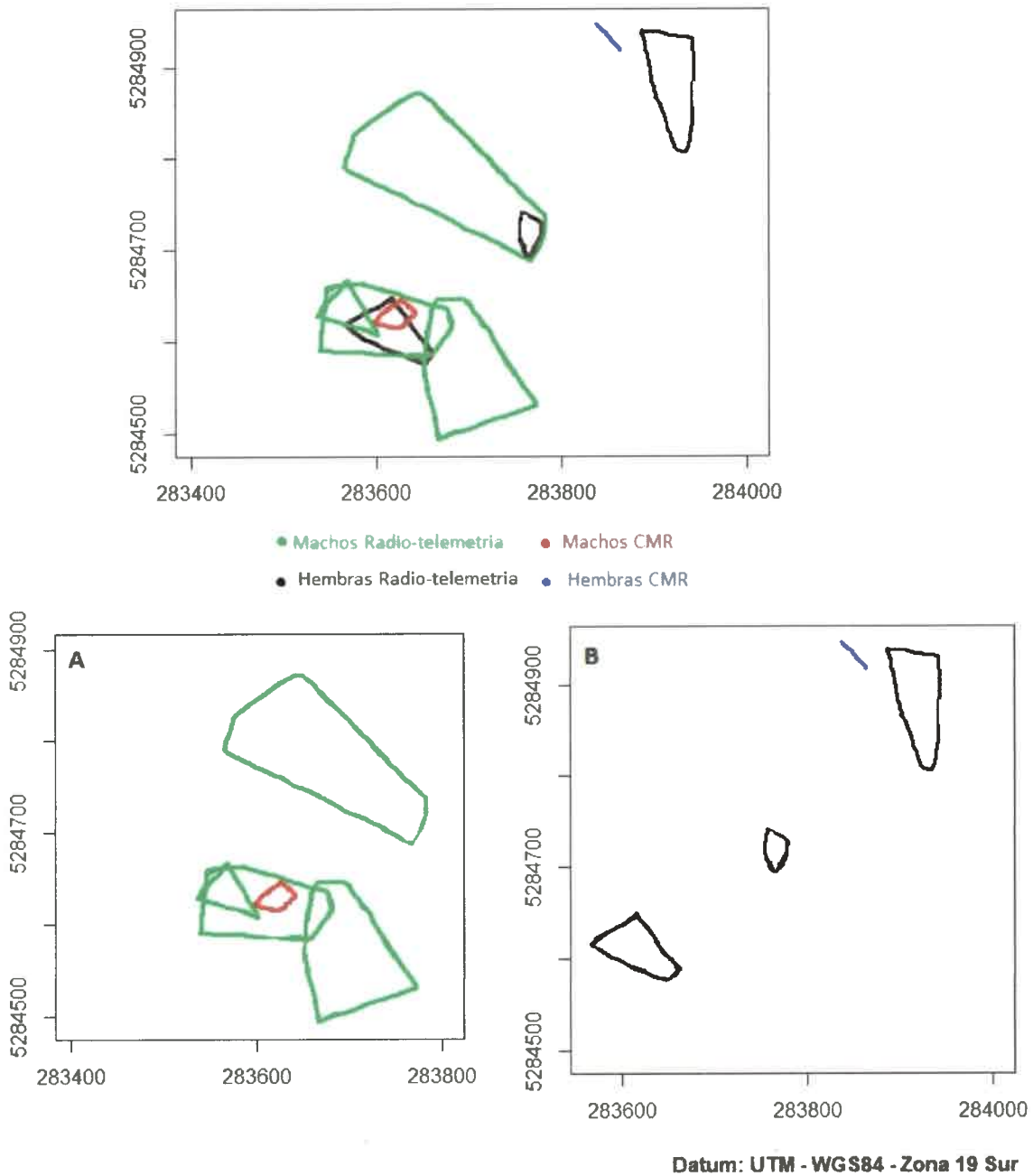


Figura 44: Tamaños relativos de las áreas de acción de machos y hembras adultos de *Oligoryzomys longicaudatus* obtenidas a través de CMR y radio-telemetría, utilizando el método de PMC 95%, en Febrero 2013, en ambiente de arbustal en el valle del lago Rivadavia, en la Provincia del Chubut-Argentina. (A) Taa relativos de machos (B) Taa relativo de hembras. Densidad 5,71 ind/ha., obtenida para este periodo mediante CMR.

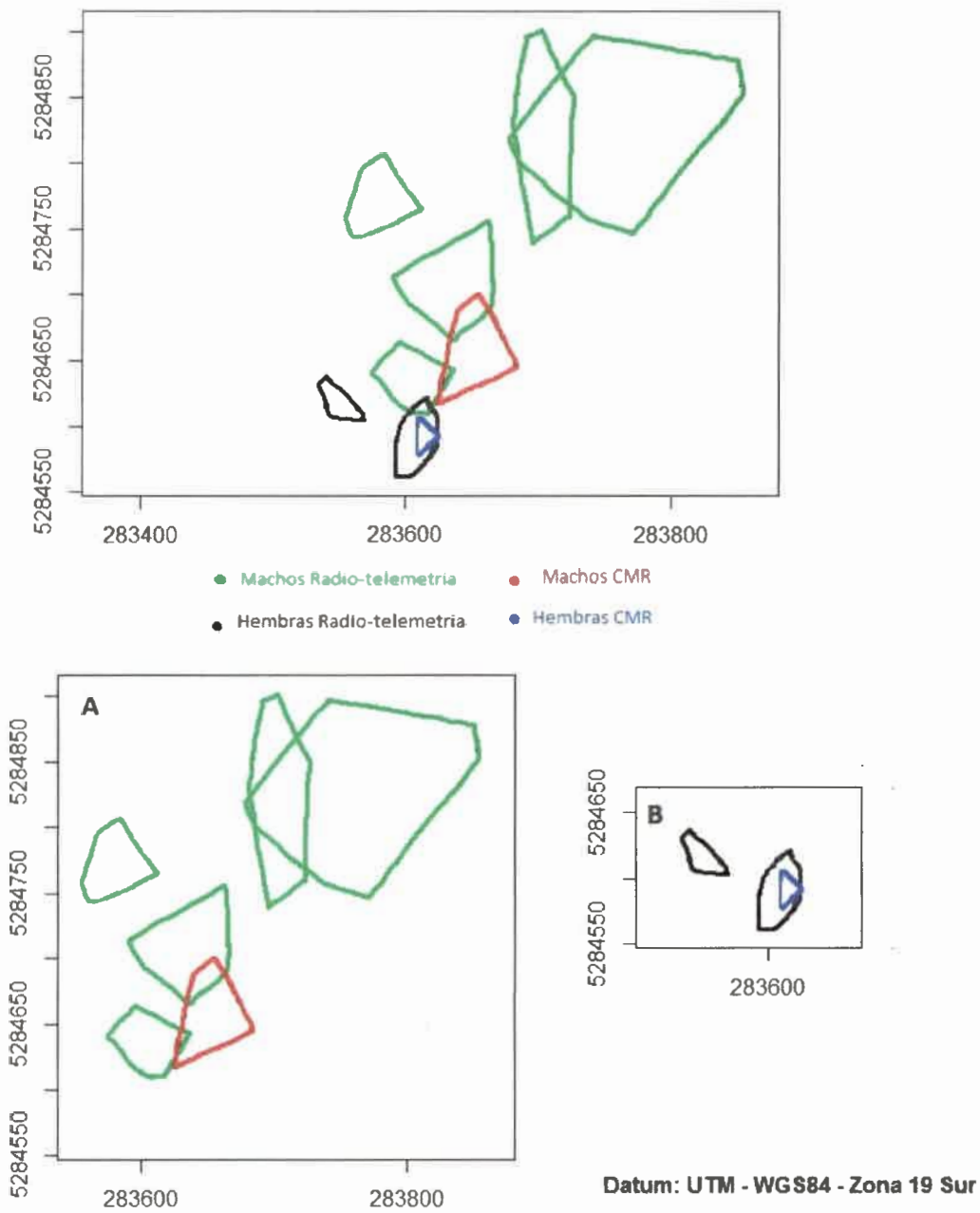


Figura 45: Tamaños relativos de las áreas de acción de machos y hembras adultos de *Oligoryzomys longicaudatus* obtenidas a través de CMR y radio-telemetría, utilizando el método de PMC 95%, en Abril 2013, en ambiente de arbustal en el valle del lago Rivadavia, en la Provincia del Chubut-Argentina. (A) Taa relativos de machos (B) Taa relativo de hembras. Densidad 16,82 ind/ha., obtenida para este periodo mediante CMR.

Por otro lado, para octubre 2013, con altos valores de densidad poblacional se puede observar que los **taa** obtenidos por ambas técnicas, guardan mayor similitud que aquellos registrados en sesiones anteriores con menor densidad (Figura 46).

En la figura 47 se presenta el resultado de la comparación de la estimación de los **taa** obtenidos por medio de ambas técnicas. En ella se puede observar que son los machos el sexo que mayor diferencia muestra entre ambas estimaciones; por ejemplo en el mes de Febrero 2013 el **taa** estimado a través de telemetría sextuplicó el valor obtenido por **CMR**. Estas diferencias son más marcadas en los meses de baja densidad, volviéndose mínimas a altas densidades.

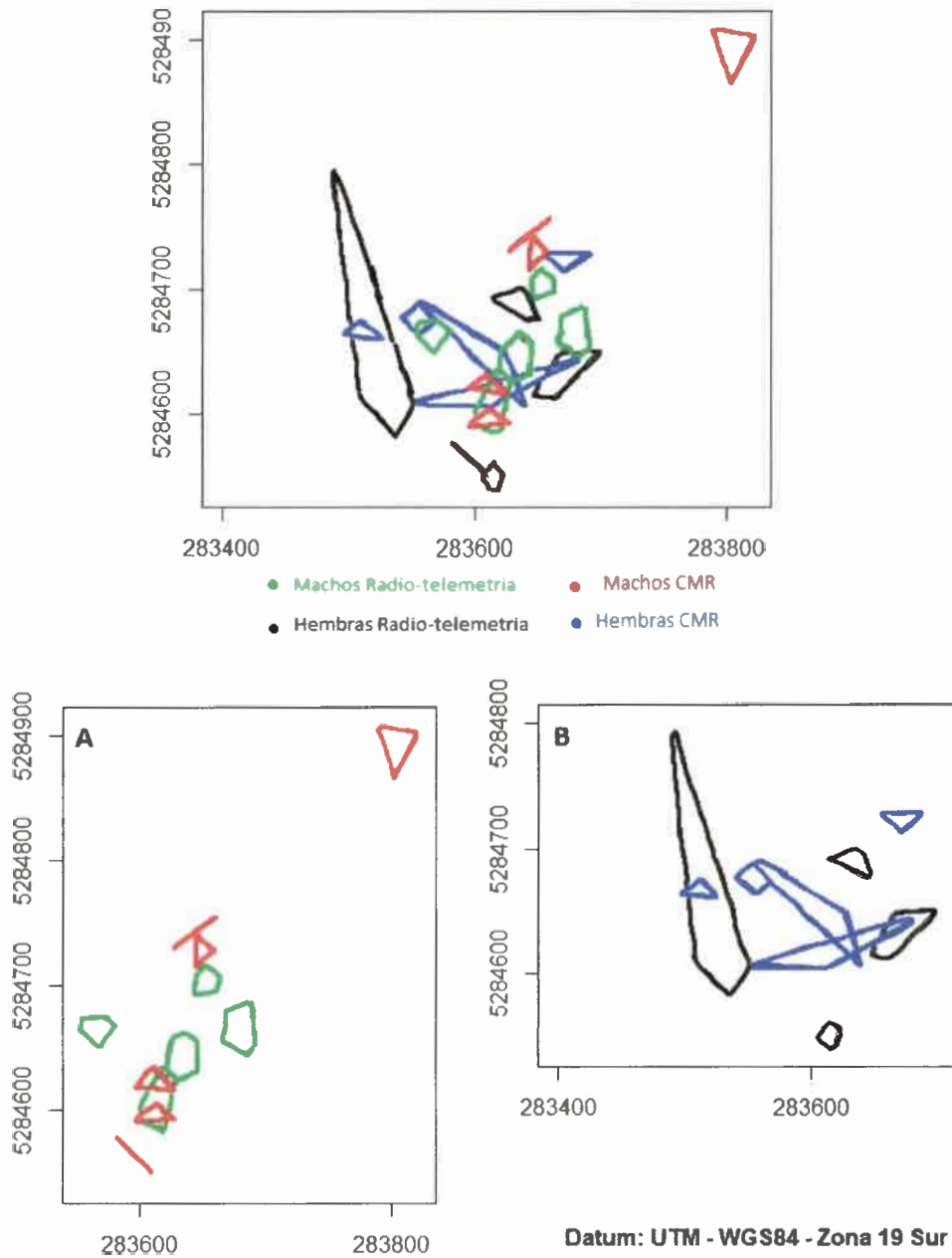


Figura 46: Tamaños relativos de las áreas de acción de machos y hembras adultos de *Oligoryzomys longicaudatus* obtenidas a través de CMR y radio-telemetría, utilizando el método de PMC 95%, en Octubre 2013, en ambiente de arbustal en el valle del lago Rivadavia, en la Provincia del Chubut-Argentina. (A) Taa relativos de machos (B) Taa relativo de hembras. Densidad 75,46 ind/ha., obtenida para este periodo mediante CMR.

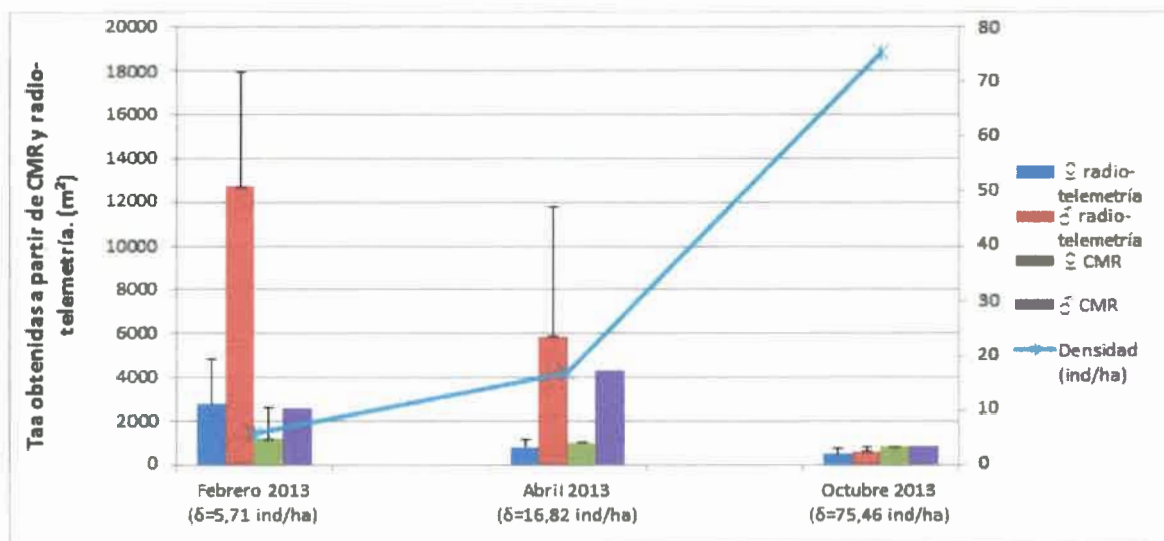


Figura 47: Tamaños de áreas de acción (media + DE) de individuos adultos de *Oligoryzomys longicaudatus* en relación al sexo y a la sesión de trampeo entre Febrero y Octubre 2013, en ambiente de arbustal, en el valle del lago Rivadavia, en la Provincia del Chubut-Argentina. En línea celeste se expresa la densidad poblacional (Ind/ha) correspondiente a cada sesión de trampeo.

4.4 Discusión

El estudio del uso del espacio es muy importante para conocer aspectos comportamentales y ecológicos de una especie. Este estudio presenta los primeros datos del uso del espacio de *O. longicaudatus* medidos mediante radio-telemetría. Los resultados obtenidos por esta técnica, apoyan la hipótesis que propone un sistema de apareamiento poligínico para *O. longicaudatus*. Con respecto a la respuesta espacial relacionada con el incremento de la densidad poblacional, los resultados apoyan la hipótesis de una respuesta espacial de tipo disco elástico o de fusión, no pudiendo discriminar entre ambas debido a que no se pudo obtener valores de solapamiento a través de esta técnica.

Los resultados obtenidos mostraron rangos de **aa** extremadamente variables a lo largo del estudio. Esta variabilidad estuvo dada por el sexo y la densidad poblacional. Si bien los machos presentaron generalmente **taa** mayores que las de las hembras, al igual que lo registrado por **CMR** (capítulo 3), a mayores valores de densidad poblacional no se observó una diferencia sexual en cuanto al tamaño promedio de las **aa**. Esta similitud en los tamaños promedios de **aa** se debería a que los machos disminuyeron sus **taa**, respecto a los valores alcanzados en densidades menores. La disminución en los **taa** de los machos de *O. longicaudatus* podría deberse a que estos presentan una respuesta espacial hacia el aumento de la densidad de tipo disco elástico o fusión.

La radio-telemetría también mostró que las hembras de *O. longicaudatus* mantienen **aa** exclusivas respecto a las de otras hembras, lo cual reforzaría la propuesta de territorialidad. Aún en el caso de la hembra que registró el mayor desplazamiento observado en este estudio (Figura 35), el análisis de las actividades realizadas en dos áreas muy distantes entre sí, permitió identificar dos áreas de acción exclusivas en lugar de una única más extensa y no exclusiva, de "todo propósito" (Brown y Orians 1970, Bondrup-Nielsen 1985). El uso exclusivo del espacio es uno de los criterios utilizados para definir territorialidad (Kaufmann 1983, Maher y Lott 1995). Sería necesario obtener datos sobre interacciones sociales entre hembras para determinar si el uso

exclusivo del espacio en este sexo refleja la defensa activa de un territorio o bien, si refleja un comportamiento alternativo tal como una evitación mutua o fidelidad al sitio de nidificación.

Por otro lado, de la totalidad de animales observados, el 17,4% presentó movimientos exploratorios (Figuras 40 a y b), de los cuales el 75% correspondió a machos. En especies de roedores, aquellos animales que presentan movimientos exploratorios son considerados por varios autores como potenciales dispersantes (Lidicker 1975, Krebs *et al* 1976, Bondrup-Nielsen 1985, Lidicker y Stenseth 1992), por lo que se podría proponer que en *O. longicaudatus*, la dispersión estaría desviada hacia los machos.

Existen pocos estudios que comparen diferentes métodos de estimación de **aa** en roedores. El cálculo del polígono convexo mínimo es el método más antiguo y usado para estimar el **taa** (White y Garrott 1990). Su practicidad consiste en que sólo se requiere conectar los puntos más extremos de la localización (la cual está dada por la latitud y la longitud) de los avistamientos o registro de los individuos para formar un polígono convexo (Kie *et al.* 1996), por lo que es una opción factible y útil para realizar comparaciones con otros estudios (Harris *et al.* 1990, White y Garrott 1990, Sterling *et al.* 2000). La discusión y comparación de los patrones de uso del espacio entre **CMR** y radio-telemetría se ve en parte limitada por el escaso número de áreas de acción estimadas por **CMR** en algunas sesiones de trampeo en este estudio. Teniendo en cuenta esta consideración, la primera observación que se destaca es que generalmente los **taa** estimados por radio-telemetría son mucho mayores que aquellos estimados por **CMR**. Varios autores sugieren que el método de **CMR** suele subestimar el **taa** (Sunquist *et al.* 1987, Bergstrom 1988, White y Garrott 1990, Kernohan *et al.* 2001, Ribble *et al.* 2002, Bradshaw y Bradshaw 2002, Leaver y Kelly 2008), debido a que no se asegura que el área muestreada cubra totalmente el área en el cual los animales realizan sus actividades diarias. Esta subestimación del **taa** por **CMR** estaría dada porque las trampas podrían restringir o alterar los movimientos de los roedores (Provencal *et al.* 1995). A su vez, la estimación del **taa** puede estar afectada por el tamaño de la grilla, la cantidad de trampas y la distancia entre las mismas, por el número de

capturas o por la proporción de individuos capturados a lo largo de la superficie de muestreo (Pires *et al.* 2009). En el primer dispositivo de muestreo utilizado en este estudio, tal como se muestra en la figura 21 (*capítulo 3, sección 3.3.5.2*), se presentaron algunas de estas limitaciones. Debido a esto, los datos de **taa** obtenidos por **CMR**, deben tomarse con precaución. Contrariamente, Whisson *et al.* (2007) no registraron diferencias significativas entre los dos estimadores de **taa** cuando el número de recapturas fue el óptimo. Sin embargo, estos autores concluyen que la telemetría sí fue un mejor estimador del patrón de uso del área de acción.

En nuestro estudio, la diferencia entre los dos métodos de estimación se hizo más evidente durante las sesiones de muestreo en las cuales los valores de densidad fueron bajos, donde la radio-telemetría permitió evidenciar la real magnitud de las distancias recorridas. Resultados similares han sido obtenidos por Ribble *et al.* (2002), quienes encontraron para dos especies de *Peromyscus* (*P. boylii* y *P. truei*) diferencias significativas entre ambas metodologías solo cuando las densidades de las poblaciones eran bajas. En función a los resultados obtenidos en este estudio y a los registrados por Ribbe *et al.* (2002), se propone que en el estudio del uso del espacio, independientemente de la técnica utilizada, es muy importante considerar las variaciones en los valores de densidad de la población en estudio.

En este estudio, los valores de **taa** obtenidos tanto con **CMR** como con radio-telemetría, con valores de densidad poblacional bajos, fueron superiores a los reportados, para la misma especie, en otros estudios de **CMR** en distintos hábitats (Contreras 1972, Gonzales *et al.* 2000, Argel *et al.* 2008, Piudo 2011, Monteverde 2013). Partes de estas diferencias pueden deberse a diferencias ecológicas entre las áreas de estudio. Sin embargo, los **taa** estimados en estudios anteriores también pueden haber sido influenciados por las características del dispositivo de muestreo. Los mayores valores de **taa** obtenidos por Murua *et al.* (1986), quienes utilizaron grillas de mayor tamaño (1,2ha), fueron similares a los obtenidos en este estudio por **CMR**. Según Contreras (1972), la distancia entre trampas tiene una importancia muy grande en los resultados obtenidos de **taa**. Este autor reportó que los **taa** obtenidos a

partir de grillas en donde las trampas estaban distanciadas entre sí por 8m, llegaban a ser hasta un 23% menor en comparación a la distancia utilizada convencionalmente de 10m. Teniendo en cuenta esto, Lira y dos Santos Fernandez (2009) encontraron, para un marsupial (*Philander frenatus*) en un área fragmentada de la Mata Atlántica, que cuando usaban múltiples y grandes grillas de capturas, las estimaciones del **taa** entre ambas metodologías eran equivalentes. Por lo tanto, los resultados obtenidos mediante **CMR** deberían ser considerados dentro del contexto de las limitaciones que presenta el método, del diseño empleado o sus limitaciones logísticas, y otras técnicas, tales como radio-telemetría, deberían utilizarse como suplemento (Barnett y Dutton 1995) o incluso como sustituto (Harris *et al.* 1990, Gurnell y Flowerdew 2006) para estudios de uso del espacio.

Con respecto a la radio telemetría, esta técnica permite obtener múltiples localizaciones de un mismo individuo. Además, se asume que el radio transmisor no afectaría el comportamiento del animal (White y Garrott 1990, Jacob y Rudran 2003). Cabe destacar que Berteaux *et al.* (1996) hallaron evidencias que indicarían que los radio-collares no influyen en los presupuestos energéticos del individuo que los porta en condiciones naturales. Por otro lado, una limitación importante de esta técnica es la escasa vida de los collares emisores apropiados para animales de pequeño tamaño como la especie en estudio. En esta misma línea, por limitaciones de peso de los collares-emisores utilizados sólo se pudieron marcar los individuos de mayor masa corporal (>28 g).

No obstante, más allá de las ventajas/desventajas de este método de estimación, en nuestro país, el costo del equipo de radio telemetría representa una importante limitante del número de individuos monitoreados (Jones y Sherman 1983, White y Garrott 1990). De este modo su implementación dependerá de la factibilidad económica de la que se disponga.

Una diferencia importante entre ambos métodos de estimación, es que en general las grillas de trampeo no permiten registrar desplazamientos extensos. Esto podría llevar a que, individuos considerados como transeúntes mediante **CMR**, fuesen residentes que han trasladado sus **aa** a otro sitio colindante,

como se detectó por telemetría (Figura 42). Así, este método puso en evidencia extensos movimientos realizados en un corto periodo de tiempo (una hora), permitiendo detectar desplazamientos exploratorios (Bondrup-Nielsen 1985, Lidicker 1992). Por último, hay que tener en cuenta que la interpretación del uso del espacio de *O. longicaudatus* a través de telemetría, se basó en general en un número reducido de animales y un corto período de monitoreo. En futuros estudios sería conveniente aumentar la duración del periodo de seguimiento y el número de individuos monitoreados, para profundizar el estudio de patrones de uso del espacio.

Para concluir, resaltamos la importancia de la radio-telemetría porque al ser la primera vez que se implementó en *O. longicaudatus*, permitió conocer los reales alcances de la misma para el estudio. De esta manera más allá de su confiabilidad como estimador del uso del espacio se resalta la ventaja del mínimo tiempo de manipulación que esta implica en relación a especies reservorios de enfermedades zoonóticas, comparado con las metodologías tradicionales.

5 PREVALENCIA DE INFECCIÓN PARA VIRUS ANDES

5.1 Materiales y métodos:

A todos los individuos capturados en grillas se le extrajo una muestra de sangre del seno retro-orbital para determinación serológica (véase capítulo 3; Sección "3.1.3 Procesamiento de los animales"; figura 11).

5.1.1 Procesamiento de muestras de sangre y determinación de anticuerpos

Las muestras de sangre fueron colocadas en tubos crioviales con la información del animal procesado (fecha, sitio de captura, especie, sexo, masa corporal y número de anillo) y luego remitidas al Instituto Nacional de Enfermedades Virales Humanas (INEVH), quienes realizaron la detección de anticuerpos IgG específicos para Hanta virus genotipo Andes mediante pruebas de de inmunoensayo enzimático (ELISA) de los sueros obtenidos de las muestras, para indicar la presencia de infección.

5.1.2 Análisis estadísticos

La proporción de individuos infectados fue expresada como porcentaje de seroprevalencia. Siendo la seroprevalencia el número de roedores en los cuales se detectó anticuerpos IgG específicos para Hanta virus genotipo Andes, mediante pruebas de ELISA, dividido por el número total de individuos analizados. La presencia de anticuerpos es considerada una medida de la proporción de individuos que han estado expuestos al virus y/o permanecen infectados.

Para valorar diferencias en *O. longicaudatus* entre sexo, condición de residente/transeúnte y sesión de trampeo en cuanto a seroprevalencia, se utilizó la prueba estadística Chi-cuadrado (Zar 1996). Además, para establecer qué variables estaban más asociadas a la condición de estar infectado o no, se utilizaron modelos lineales generalizados (MLG) (distribución binomial). En una primera instancia fueron evaluados todos los modelos aditivos posibles y el modelo nulo, utilizando el paquete para R MuMIn. Estos modelos permitieron examinar la relación entre cada variable respuesta y las variables predictivas. En la tabla 19 se observan, para cada variable respuesta, la unidad

experimental y los factores fijos considerados en cada análisis. Para medir el ajuste del modelo se utilizó el Índice de Información de Akaike corregido para muestras pequeñas (AICc). La comparación de modelos estuvo basada en diferencias en valores de AICc, así cuando los valores de $\Delta AICc$ fueron mayores que dos unidades, el modelo con menor AICc fue considerado como aquel que mejor describe el set de datos. También fueron calculados los pesos de cada modelo (w_i). Este valor es el peso de la evidencia de que el modelo i sea el mejor dentro del conjunto de modelos candidatos (Burnham y Anderson 2002). Todos los análisis fueron llevados a cabo utilizando el software R 3.0.2 (R Development Team 2013).

Tabla 19: Unidad experimental y factores fijos (con sus respectivos niveles) utilizados en el análisis estadísticos realizado para la Seroprevalencia de *O. longicaudatus*.

Variable Respuesta	Unidad experimental	Factores Fijos
Seroprevalencia	Individuo	<p>1) Sexo: 2 niveles (Macho, Hembra)</p> <p>2) Sesión de trampeo: 2 niveles (δ Alta y δ Baja)</p> <p>3) Lesiones: 2 niveles (Presencia, Ausencia)</p> <p>4) condición: 2 niveles (Residente, Transeúnte)</p>

5.2 Resultados

Durante el período comprendido entre Octubre 2011 y Octubre 2013 se analizaron 1115 muestras de sangre de individuos de las especies del ensamble. A partir de ella se detectó, mediante pruebas de ELISA, la presencia de anticuerpos IgG específicos para Hantavirus (genotipo Andes) en 98 individuos pertenecientes a 3 especies; de estos, 96 correspondieron a *O. longicaudatus*, 1 a *A. olivaceus* y 1 a *A. longipilis*. Estos resultados arrojan una prevalencia de infección del 8,79% para el área de estudio para todo el período, registrándose valores mínimos en primavera 2011 y verano 2013, y máximos en primavera 2013 (Figura 48). Cabe destacar que el alto valor de seroprevalencia registrado en Octubre 2013 (15%), que contrasta notoriamente con el resto de los valores obtenidos, coincide con el máximo valor de densidad poblacional registrada en este estudio (Figura 16, *Capítulo 3, sección "3.3.2 densidad poblacional de Oligoryzomys longicaudatus"*).

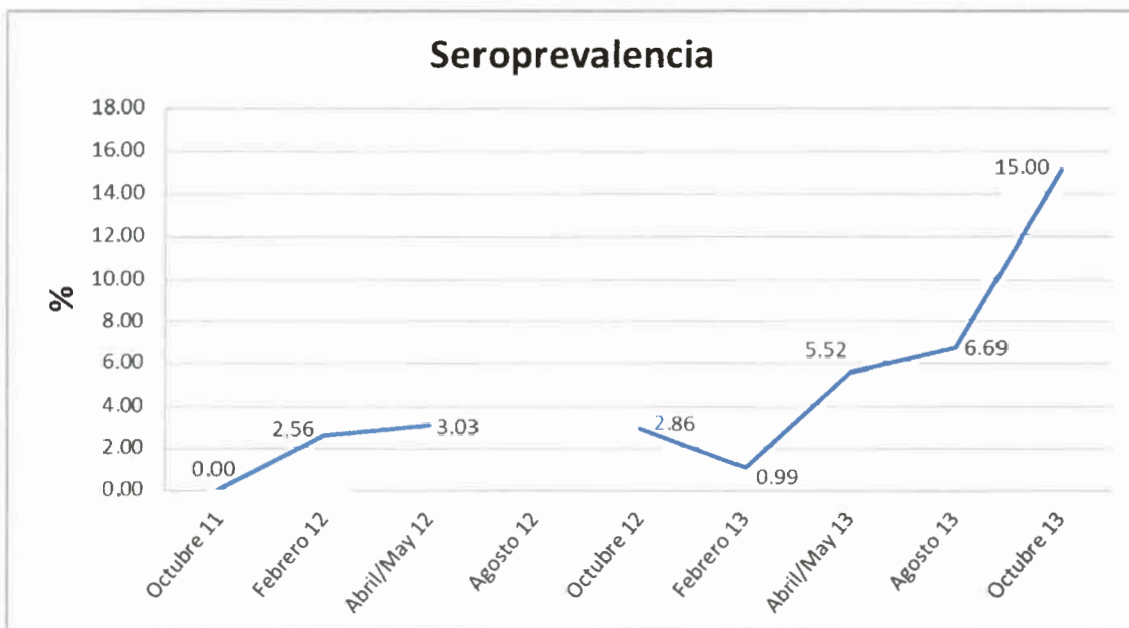


Figura 48: Seroprevalencia de anticuerpos IgG específicos para Hanta virus (genotipo Andes), detectados mediante pruebas de ELISA para el ensamble de roedores en ambiente de arbustal (valle del lago Rivadavia, en la Provincia del Chubut-Argentina), registrada en cada una de las sesiones de trampeo, desde Octubre 2011 a Octubre

2013, La ausencia de valores correspondiente a invierno 2012 se debe a que en dicha estación no se realizó muestreo.

Los análisis de MLG basados sobre el ΔAIC revelaron que el sexo y las lesiones fueron los factores, hallados en los 3 modelos más parsimoniosos, que estarían más relacionados con la Seroprevalencia positiva en *O. longicaudatus*. Además, la sesión de trampeo, incluida en el modelo 14, y la condición de residente/transeúnte presente en el modelo 8, también explicarían la seroprevalencia positiva de esta especie (Tabla 20). Los coeficientes para los 3 modelos más parsimoniosos se observan en la Tabla 20-a.

Tabla 20: Selección de modelos basados en la comparación del AIC de los modelos lineales generalizados (MLG) que describen la seroprevalencia de *Oligoryzomys longicaudatus*, en un ambiente de arbustal, en el valle del lago Rivadavia, en la Provincia del Chubut-Argentina. El mejor modelo es indicado en negrita. Los modelos son ordenados por el ΔAIC .

Modelo	(Intercept)	Lesiones	Residentes/ Transeúnte	Sexo	St	df	logLik	AICc	delta	weight
6	-4.168	+		+		3	-259.17	524.4	0.00	0.424
14	-4.107	+		+	+	4	-258.57	525.2	0.81	0.283
8	-4.204	+	+	+		4	-259.04	526.1	1.76	0.175
16	-4.143	+	+	+	+	5	-258.43	526.9	2.56	0.118
2	-3.343	+				2	-270.03	544.1	19.72	0.000
10	-3.281	+			+	3	-269.24	544.5	20.14	0.000
4	-3.380	+	+			3	-269.900	545.8	21.46	0.000
12	-3.319	+	+		+	4	-269.08	546.2	21.84	0.000
5	-3.681			+	+	2	-274.92	553.8	29.49	0.000
13	-3.617			+	+	3	-274.17	554.4	30.00	0.000
7	-3.732		+	+		3	-274.68	555.4	31.03	0.000
15	-3.670		+	+	+	4	-273.88	555.8	31.44	0.000
9	-2.540				+	2	-290.29	584.6	60.23	0.000
1	-2.605					1	-291.32	584.6	60.29	0.000
11	-2.600		+		+	3	-289.93	585.9	61.53	0.000
3	-2.660		+			2	-291.06	586.1	61.76	0.000

Tabla 20-a: Coeficientes (β) de los factores relacionados con la relación de la seroprevalencia de *Oligoryzomys longicaudatus*, de los modelos lineales generalizados (MLG) más parsimoniosos, en un ambiente de arbustal, en el valle del lago Rivadavia, en la Provincia del Chubut-Argentina. Se observan los errores estándar (ES) y la significancia de los coeficientes; $P < 0,05$ son mostrados en negrita. El efecto de cada término en el modelo es probado. Los P-valores prueban la hipótesis nula que $\beta = 0$. Los términos con $P < 0,05$ tienen algún efecto distinguible.

a) **Modelo 6 (serologia ~ lesiones + sexo + 1, family = binomial)**

Variable respuesta	Factores	β (ES)	t-valor	P-valor
Serologia	Intercepto	-4.1681 [█] 0.3098	-13.455	< 2e-16 ***
	Lesiones	1.3568 [█] 0.2496	5.435	5.48e-08 ***
	SexoM	1.3138 [█] 0.3141	4.183	2.88e-05 ***

b) **Modelo 14 (serologia ~ lesiones + sexo + st + 1, family = binomial)**

Variable respuesta	Factores	β (ES)	t-valor	P-valor
Serologia	Intercepto	-4.1071 [█] 0.3136	-13.098	< 2e-16 ***
	Lesiones	1.3516 [█] 0.2498	5.41	6.29e-08 ***
	Sexo Macho	1.3044 [█] 0.3143	4.15	3.33e-05 ***
	ST baja	-0.4112 0.3913	-1.051	0.293

c) **Modelo 8 (serologia ~ lesiones + residente + sexo + 1, family = binomial)**

Variable respuesta	Factores	β (ES)	t-valor	P-valor
Serologia	Intercepto	-4.2043 [█] 0.3189	-13.185	< 2e-16 ***
	Lesiones	1.353 [█] 0.2498	5.417	6.07e-08 ***
	Residente	0.1304 [█] 0.2591	0.503	0.6150
	Sexo Macho	1.3136 0.3141	4.181	2.90e-05 ***

Cuando se analizó la seroprevalencia por sexo, se observó que esta estuvo sesgada hacia los machos (86,7% de los individuos infectados) ($\chi^2= 49,6$, $gl= 1$, $p<0,001$). Con respecto a la seroprevalencia de los machos, cuando se analizaron según su condición de residente vs transeúntes, no se encontró asociación entre las variables ($\chi^2= 0,42$, $g.l= 1$, $p=0,52$). Cuando se lo discriminó por sesión de trapeo se encontró asociación entre las variables para los períodos de Agosto 2013 ($\chi^2= 10,62$, $g.l= 1$, $p=0,0011$) y Octubre 2013 ($\chi^2= 11,72$, $g.l= 1$, $p=0,0006$). En estos periodos mencionados la mayor seroprevalencia se dio en individuos transeúntes. En la figura 49 se presentan los porcentajes de *O. longicaudatus* con presencia y ausencia de anticuerpos IgG específicos para Hantavirus (genotipo Andes) discriminados por su condición de residente o transeúnte. En la misma, puede observarse que el número de animales transeúntes es mayor comparativamente con los residentes durante la mayoría de los períodos de muestreo. Cabe señalar que si bien en Octubre 2012 (con bajos valores de densidad poblacional) se observó un 100% de residentes, este porcentaje representa un único individuo.

Con respecto a la seroprevalencia de los machos, en la figura 50 se puede observar, que si bien el número de animales transeúntes positivos a lo largo de todo el período de muestreo, fue mayor comparativamente con los residentes, estos últimos aumentaron en los momentos de mayores valores de densidad poblacional.

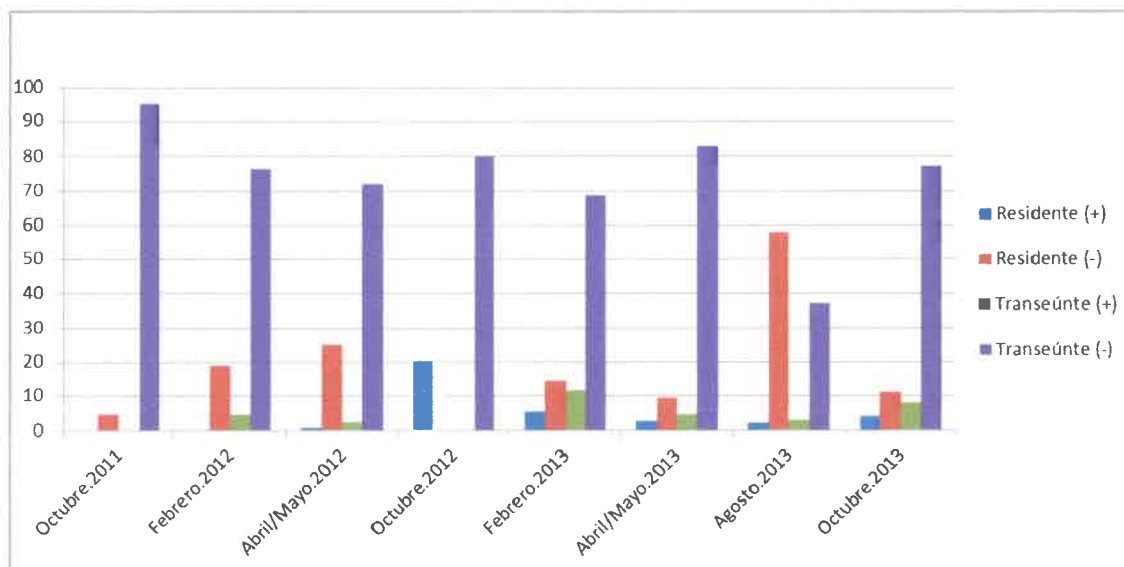


Figura 49: Porcentaje de *Oligoryzomys longicaudatus* con presencia de anticuerpos IgG específicos para Hanta virus (genotipo Andes) discriminados por su condición de residente o transeúnte, registrado en cada una de las sesiones de trampeo, entre Octubre 2011 y Mayo 2013, en ambiente de arbustal, en el valle del lago Rivadavia, en la Provincia del Chubut-Argentina. Los números dentro de las columnas representan la totalidad de individuos de cada condición.

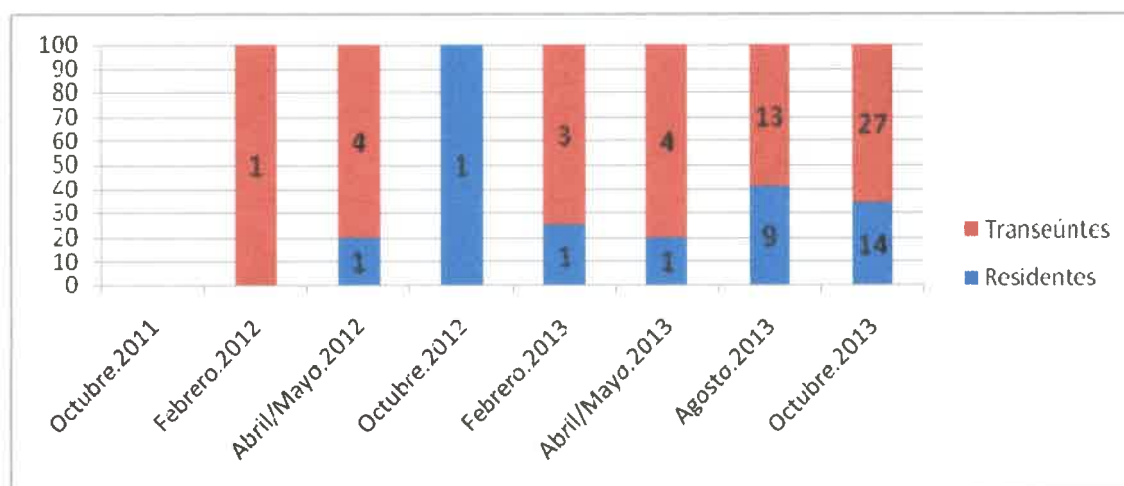


Figura 50: Porcentaje de machos de *Oligoryzomys longicaudatus* con presencia de anticuerpos IgG específicos para Hanta virus (genotipo Andes) discriminados por su condición de residente o transeúnte, registrado en cada una de las sesiones de trampeo, entre Octubre 2011 y Mayo 2013, en ambiente de arbustal, en el valle del

lago Rivadavia, en la Provincia del Chubut-Argentina. Los números dentro de las columnas representan la totalidad de individuos de cada condición.

En la tabla 21 se muestra el porcentaje de machos y hembras de *O. longicaudatus* con lesiones. De ella se desprende que el 44,32 % de los machos presentaron lesiones, mientras que solo 27,39% de las hembras lo registraron. Si bien en este trabajo no se realizaron estudios de agresividad intra-sexual, la ausencia de solapamiento entre áreas de acción de machos de *O. longicaudatus* en la mayoría de las estaciones muestreadas, y el alto porcentaje de machos con evidencias de lesiones, indicarían interacciones agonísticas entre los mismos.

Tabla 21: Porcentaje (%) de individuos (machos y hembras) de *Oligoryzomys longicaudatus* con lesiones capturados en ambiente de arbustal (valle del lago Rivadavia, en la Provincia del Chubut-Argentina), desde Octubre 2011 a Octubre 2013. La ausencia de valores correspondiente a invierno 2012 se debe a que en dicha estación no se realizó muestreo.

Sesión de trampeo	Seroprevalencia	Densidad (Ind/ha)	% de ♂ con lesiones	% de ♀ con lesiones	TS	TSO
Octubre 11	0.00	9.50	53.85	40.00		
Febrero 12	2.56	5.00	44.44	16.67		
Abril/May 12	3.03	24.69	24.00	17.72	0.92	0.50
Agosto 12						
Octubre 12	2.86	18.00	75.00	40.00	0.80	0.80
Febrero 13	0.99	5.71	50.00	20.00	0.79	
Abril/May 13	5.52	16.82	22.92	22.00	0.90	
Agosto 13	6.69	59.88	40.44	21.21	1.20	0.60
Octubre 13	15.00	75.46	43.93	24.56	1.37	0.48

Con respecto a las seroconversiones, el mayor registro se observó en machos, ocurriendo entre Agosto-October 2013 con un 85,7% del total registrado en este estudio (Tabla 22). La mayor ocurrencia de seroconversiones coincidió con el período de mayor valor de densidad

poblacional (59,88 ind/ha – 75,5 ind/ha), y donde las lesiones observadas en machos fueron superiores al 40%.

Tabla 22: Seroconversiones registradas para *Oligoryzomys longicaudatus* por sexo y edad en ambiente de arbustal (valle del lago Rivadavia, en la Provincia del Chubut-Argentina), desde Octubre 2011 a Octubre 2013.

Seroconversiones					
Sexo	Nº caravana	Febrero. 2013	Abril/Mayo. 2013	Agosto. 2013	Octubre. 2013
Hembra	1945		Subadulto (-)		Adulto (+) *
	1528			Adulto (-)	Adulto (+) *
	1800			Adulto (-)	Adulto (+)
Machos	1530			Adulto (-)	Adulto (+)
	1539			Adulto (-) *	Adulto (+) *
	1547			Adulto (-) *	Adulto (+) *
	1661			Adulto (-) *	Adulto (+) *
	1718			Adulto (-) *	Adulto (+) *
	1809	Juvenil (-)	Adulto (+)		
	2000		Adulto (-)	Adulto (-)	Adulto (+) *
	1490			Adulto (-) *	Adulto (+) *
	1554			Adulto (-)	Adulto (+)
	1695			Adulto (-)	Adulto (+)
1875	Adulto (-)	Adulto (+)			

* Indica presencia de heridas/lesiones al momento de la captura

Cabe señalar que el peso promedio registrado por los adultos seroconvertidos (capturados en Abril/Mayo y Octubre 2013) fue de 24,33±1,89 g (rango: 23-27 g) y de 37,68 ± 4,38 g (rango: 30-44 g), para hembras y machos, respectivamente.

Con respecto a la seroprevalencia y el uso del espacio, de los 29 animales observados mediante radio-telemetría, solo un individuo presentó anticuerpos IgG específicos para Hantavirus (genotipo Andes). De este individuo (macho adulto, de 39 gramos de peso, con presencia de lesiones), se

registraon 18 radio-localizaciones (caravana N° 1944, tabla 15, capítulo 4) a través del cual se pudo estimar, mediante el **PMC** 95%, un **taa** de de 5278,5m. En la figura 51 se muestra el rango de acción de este individuo, la cual al considerarse un **aa** estable, lo identifica como un residente.



Figura 51: Movimientos de un macho (39g de peso) de *O. longicaudatus*, con presencia de anticuerpos IgG específicos para Hanta virus (genotipo Andes), registrado mediante radio-telemetría en el mes de Abril de 2013, en ambiente de arbustal en el valle del lago Rivadavia, en la Provincia del Chubut-Argentina. Tamaño de área de acción estimado, mediante el método de **PMC** 95%, de 5278,5m obtenido a partir de 18 radiolocalizaciones.

Para comparar los **taa** entre los individuos con o sin anticuerpos estimados a través de **CMR** se graficaron los valores obtenidos por sexo (figura 50). Debido al escaso número de individuos recapturados con anticuerpos IgG específicos para Hantavirus (genotipo Andes), sólo se obtuvieron datos para el

mes de octubre 2013, y solo se pudo realizar una comparación estadística de los tamaños registrados para el sexo macho. Así, además de la comparación gráfica, se realizó un ANOVA de una vía, no detectándose diferencias estadísticamente significativas en los **taa** ($F= 0,1858$ g.l= 32, $p= 0,6695$). Se cumplió el supuesto de homogeneidad de varianza de los residuos (Bartlett's K-squared = 2,7311, g.l = 1, $p= 0,09841$), no cumpliéndose el supuesto de normalidad de los residuos.

En las figuras 52 se grafican los valores de **taa** de machos y hembras de *O. longicaudatus* con y sin anticuerpos IgG específicos para Hantavirus (genotipo Andes), obtenidas a partir de **CMR**. En el gráfico se puede observar que, generalmente los **taa** de los individuos con anticuerpos IgG son levemente menores que los que no presentan anticuerpos. Lamentablemente, el escaso número de áreas de acción estimadas dificulta una adecuada comparación.

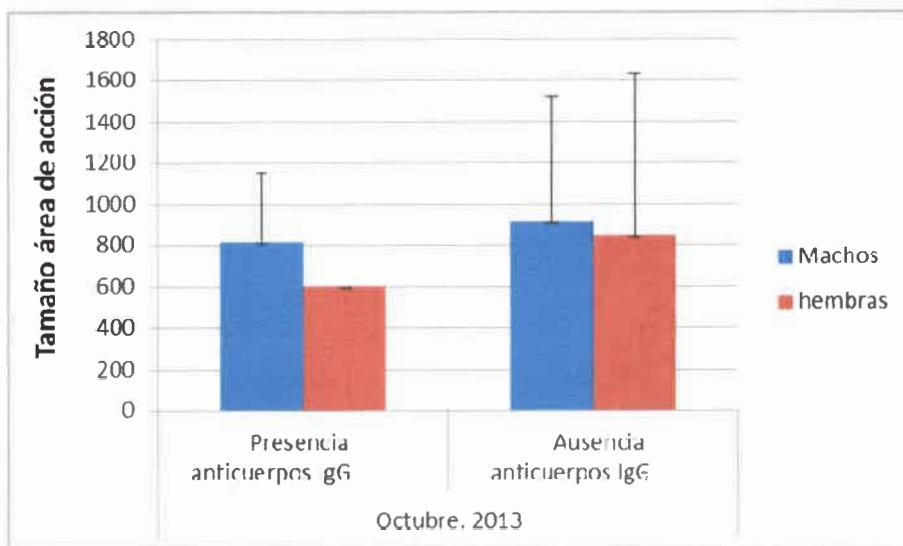


Figura 52: Tamaños de áreas de acción (media + DE) de individuos adultos de *Oligoryzomys longicaudatus* en relación al sexo y a la presencia/ausencia de anticuerpos IgG específicos para Hanta virus (genotipo Andes) para Octubre 2013, obtenido mediante CMR en ambiente de arbustal, en el valle del lago Rivadavia, en la Provincia del Chubut-Argentina.

5.3 Discusión

El valor de seroprevalencia promedio, para Hantavirus (genotipo Andes), registrado en este estudio alcanzó un 8,79%, con rangos que fueron desde 0 al 15%. Con respecto a la ausencia de seroprevalencia registrada en las muestras de Octubre 2011 (primavera), esta podría deberse al corte de la cadena de frío, debido a que las muestras de sangre fueron acondicionadas con nieve carbónica para su envío (llegando al INEVH a temperatura ambiente), a diferencia de las restantes muestras enviadas que fueron conservadas con hielo seco. Cabe mencionar que tanto en este estudio, como en estudios previos, se registraron valores de seroprevalencia en primavera, tanto para la misma área de estudio (Polop *et al.* 2010 y Polop 2011) como para otras áreas semejantes (Piudo *et al.* 2005). La cifra de seroprevalencia promedio hallada, se encuentra dentro del rango registrado por otros autores para roedores sigmodontinos de Argentina y otras áreas de América (3 al 15%) (Murúa *et al.* 1986, 1998, Lopez *et al.* 1997, Levis *et al.* 1997, Williams *et al.* 1997, Guthmann *et al.* 1997, Mills *et al.* 1998, Calderón *et al.* 1999, Meserve *et al.* 1999, Hjelle *et al.* 2000, Yahnke *et al.* 2001, Cantoni *et al.* 2001, Pearson 2002, Sage *et al.* 2003, Padula *et al.* 2004, Enría y Levis 2004, Spotorno *et al.* 2000, Palma *et al.* 2005, Torres-Pérez *et al.* 2004, Polop 2011).

De las tres especies del ensamble de roedores que presentaron anticuerpos IgG específicos para Hantavirus, *O. longicaudatus*, el principal reservorio (Murúa *et al.* 1986, 1998, Guthmann *et al.* 1997, Lopez *et al.* 1996, Cantoni *et al.* 2001, Calderón *et al.* 1999, Meserve *et al.* 1999, Spotorno *et al.* 2000, Pearson 2002, Sage *et al.* 2003, Padula *et al.* 2004, Enría y Levis 2004, Palma *et al.* 2005, Piudo *et al.* 2005, Polop 2011), resultó ser la especie con más alta seroprevalencia, siguiéndole con menos del 2%, *Abrothrix olivaceus* y *A. longipilis*, lo que concuerda con lo hallado por otros autores para la Patagonia Argentina y Chilena (Murúa *et al.* 1986, Toro *et al.* 1998, Meserve *et al.* 1999, Cantoni *et al.* 2001, Piudo *et al.* 2005, Polop 2011). La baja seroprevalencia encontrada en *A. olivaceus* y *A. longipilis*, podría deberse a que ambas especies se habrían infectado desde *O. longicaudatus*, lo que se conoce como un fenómeno de derrame ("spill-over") desde el huésped primario, tal como lo sugieren diversos autores (Pavletic *et al.* 1998, Toro *et al.* 1998,

Cantoni *et al.* 2001, Piudo *et al.* 2005, Polop 2011) y se constituyen en huésped secundario del virus.

Por otro lado, tal como lo ha sido reportado por diversos estudios, las diferencias estacionales y anuales en los valores observados de seroprevalencia en *O. longicaudatus* estarían asociadas a la densidad poblacional (Mills *et al.* 1997, Kuenzi *et al.* 1999, Piudo *et al.* 2005, Mills *et al.* 2007, Polop *et al.* 2010, Polop 2011). Esto ocurriría debido a que, a densidades elevadas aumenta el contacto entre individuos, incrementando por lo tanto, las posibilidades de transmisión del virus a roedores susceptibles, lo que conduciría a un potencial incremento en la prevalencia de infección (Biggs *et al.* 2000). Este mecanismo se ve respaldado por el modo de transmisión teórico, densidad-dependiente, también conocido como acción de masa (*mass action*) (Heesterbeek 2005).

Además, las variaciones temporales en la densidad poblacional de roedores han sido correlacionadas con diversos factores ambientales. Para *O. longicaudatus* se ha notificado en Chile y Argentina la existencia de explosiones de roedores (ratadas) a consecuencia de aumentos de las precipitaciones asociadas al fenómeno del Niño (Fuentes y Campusano 1985, Lima *et al.* 1999, Gutierrez *et al.* 2010) o al florecimiento de especies de *chusquea* (quilas) (Murua *et al.* 1996, Gallardo y Mercado 1999, Sanguinetti y García 2001, Sage *et al.* 2007), ambos fenómenos de características cíclicas. Los valores del índice de Oscilación Sur registrados para la zona de estudio por el Servicio Meteorológico Nacional (Figura 6) (Exp. N° 150.575), registran valores negativos los cuales estarían asociados al fenómeno El Niño, por lo que la densidad registrada en los meses de Agosto y Octubre 2013, podrían estar relacionadas con este factor ambiental. El fenómeno de El Niño, es conocido por afectar positivamente la densidad poblacional de los colilargos a través de un incremento en las precipitaciones y consiguiente incremento en la producción primaria (Murúa *et al.* 2003, Polop 2011, Andreo 2012, Andreo *et al.* 2012).

Los análisis de MLG basados sobre el ΔAIC revelaron que el sexo, las lesiones, la condición de residente/transeúnte y la sesión de trampeo (esta última relacionada con la densidad), fueron los factores que estuvieron más

asociados a la seroprevalencia en *O. longicaudatus*. En este estudio, se observó que la seroprevalencia estuvo sesgada hacia los machos. Estos resultados coincidirían con aquellos obtenidos por Levis *et al.* (1997), Toro *et al.* (1998), Ortiz *et al.* (2004), Piudo *et al.* (2005) y Polop *et al.* (2010), quienes encontraron que las poblaciones de esta especie muestran una mayor tasa de infección en machos que en hembras. Más aun, Polop *et al.* (2010) registraron que del 100% de los animales infectados de *O. longicaudatus*, el 84,1% eran machos. Este sesgo de la seroprevalencia hacia los machos, podría deberse a la manera en que usan el espacio y a las características propias de su sistema de apareamiento (sistema poligínico, según lo propuesto en el capítulo 3) que incluyen interacciones competitivas intra-sexuales. Además, la mayor tasa de movimiento de los machos aumentaría su probabilidad de contactarse con individuos infectados.

Si bien en este trabajo no se realizaron estudios de comportamiento territorial en machos (agresividad en relación a la defensa de un espacio determinado), el alto porcentaje de individuos registrados con evidencias de lesiones (Tabla 21), consideradas como indicadores de encuentros agresivos, indicarían interacciones agonísticas entre los mismos. La relación entre presencia de lesiones y la infección han sido observadas para diferentes especies: *Virus Sin Nombre*, en *Peromyscus spp.* (Mills *et al.* 1997), *Virus Seúl*, en *Rattus norvegicus* (Glass *et al.* 1988) y *Virus Junin* (un arenavirus), en *Calomys musculus* en Argentina (Mills *et al.* 1994). Por otro lado, otros estudios han sugerido que la asociación frecuente entre las heridas y la seroprevalencia podría ser el resultado de un fenómeno de post-infección (Glass *et al.* 1988, Calisher *et al.* 1999, Douglass *et al.* 2001, Hinson *et al.* 2004, Kallio *et al.* 2006). Douglass *et al.* (2007) propone que tanto las heridas como la seroconversión podrían relacionarse con una tercer variable, como es la densidad poblacional. Esta tercera variable podría incrementar, por un lado la transmisión, pero en este caso como un mecanismo independiente de la agresión, como por ejemplo, la contaminación viral del ambiente (spill-over) (Douglass *et al.* 2006) y por otro lado, podría incrementar la agresión, la cual no necesariamente se encuentre asociada a la infección, tal como puede observarse en nuestros resultados (tabla 22), donde si bien los individuos

seroconvertidos presentan lesiones, solo el 37,5% de ellas fueron registradas conjuntamente con la seroconversión.

En el presente estudio, el mayor registro de seroconversiones se obtuvo entre Agosto-October 2013, donde a su vez, se observó un aumento en el porcentaje de individuos adultos residentes, coincidente con los momentos de mayores valores de densidad poblacional. Cabe aclarar que, en general, la estructura etaria poblacional hallada en este estudio, se caracterizó por un predominio de individuos adultos, siendo la proporción de juveniles siempre muy baja. Este aumento de individuos adultos residentes con presencia de anticuerpos IgG específicos para hantavirus (genotipo Andes), apoyaría la hipótesis de que la mantención del hantavirus en las poblaciones reservorios ocurriría vía animales adultos residentes, que mantendrían la infección de la estación previa reintroduciendo el virus en animales susceptibles cada primavera (transestacional), tal como lo sugieren varios autores (Abbott *et al.* 1999, Calisher *et al.* 1999, Mills *et al.* 1999). La hipótesis implica que poblaciones reservorios residentes estables son necesarias para mantener la infección de hantavirus en un sitio (Calisher *et al.* 2001). Por otro lado, y teniendo en cuenta que los machos de *O. longicaudatus* son territoriales, el registro de un alto porcentaje de individuos transeúntes seropositivos, conjuntamente con la alta tasa de exogamia hallada por Ortiz *et al.* (*en preparación*), favorecerían un incremento en la tasa de contactos entre los individuos, y por tanto, aumentarían la probabilidad de difusión y dispersión del virus dentro la población, como así también entre aquellas poblaciones que se encuentran contiguas.

Respecto al peso corporal registrado para los individuos machos adultos de *O. longicaudatus* seroconvertidos ($37,68 \pm 4,38$ g) éste fue similar al reportado para esta misma especie por Polop *et al.* (2010) para la misma área de estudio, y por Piudo (2011) para ambientes similares. Piudo (2011) encontró que los machos adultos con masa corporal superior a 37 g, tenían una probabilidad mayor al 50% de presentar anticuerpos IgG específicos para Hantavirus (genotipo Andes), elevándose esta probabilidad al 80% en individuos con masa corporal mayor a 44 g. Esta correlación entre masa corporal y la probabilidad de presentar anticuerpos se ha planteado como un

factor de importancia en la transmisión potencial del virus en otros sistemas roedor-hantavirus (Mills *et al.* 1997, Douglass *et al.* 2001, Calisher *et al.* 2007).

Con respecto a la relación entre los individuos con o sin anticuerpos IgG y su uso del espacio, no se encontraron diferencias estadísticamente significativas, a pesar de esto, si se observa que generalmente los **taa** de los individuos con anticuerpos IgG son levemente menores que los que no presentan anticuerpos. Amman *et al.* (2013) reportaron que, los ratones (*P. maniculatus*) con anticuerpos positivos a *Virus Sin Nombre*, tenían **taa** significativamente más pequeños que los ratones a los que no se les detecto anticuerpos. Estos autores, sugieren que la infección por *Virus Sin Nombre* podría causar una reducción en la salud del huésped (Douglass *et al.* 2001, Luis *et al.* 2012) y la consiguiente disminución en el movimiento. Douglass *et al.* (2007) reportaron que los individuos machos de *P. maniculatus* recientemente infectado por el *Virus Sin Nombre*, ganaron menos peso durante el primer mes, que aquellos machos que no estaban infectados. Otra explicación, es la propuesta por Calisher *et al.* (2001), quienes sugieren que los animales más viejos son mucho más propensos a presentar anticuerpos positivos a *Virus Sin Nombre*, y a su vez estos animales se mueven distancias menores que los animales más jóvenes (tal vez porque establecen territorios en los microhábitats de mayor calidad). Los resultados de este estudio no permiten concluir sobre ninguna de estas hipótesis, por lo cual deberían ser puestas a prueba en estudios futuros.

Los resultados obtenidos en esta investigación apoyan la hipótesis de una transmisión horizontal, incrementando, por lo tanto, positivamente la prevalencia de la infección con la abundancia del roedor (Biggs *et al.* 2000). Es de destacar que este trabajo constituye el primer aporte al uso del espacio de individuos de *O. longicaudatus* en una población del Sur-Oeste de Argentina y su relación con la dinámica virus-huésped, contribuyendo a un mayor entendimiento de la dinámica virus-huésped-enfermedad.

6 CONCLUSIONES GENERALES

El estudio del uso del espacio es muy importante para conocer aspectos comportamentales y ecológicos de una especie. Este estudio presenta datos del uso del espacio de *Oligoryzomys longicaudatus*, utilizando dos métodos directos: Captura, Marcado y Recaptura y radio telemetría). Siendo a su vez, los datos obtenidos mediante esta última técnica, los primeros registrados para esta especie en Argentina.

Los resultados obtenidos a lo largo del estudio en un ambiente de arbustal, a través de ambas técnicas permitieron inferir un sistema de apareamiento poligínico para *O. longicaudatus*. Estos resultados del uso del espacio obtenidos revelaron que, en general, los machos reproductivamente activos presentaron áreas de acción mayores que las hembras, que las solapan ampliamente sobre el área de acción de varias de ellas, y que las mantienen exclusivas respecto a otros machos. Además, los machos registraron mayores distancias máximas recorridas, lo cual estaría en relación con los mayores tamaños de áreas de acción registrado en este sexo, indicando que una mayor tasa de movimiento podría conducir al acceso y monopolización del mayor número de hembras posibles. Este resultado, sumado al mayor porcentaje de transeúntes machos que de hembras, indicaría que los machos serían el sexo con más tendencia a dispersarse. Por otra parte, el registro de una tasa sexual operativa desviada hacia las hembras pondría de manifiesto que no todos los machos de la población participarían en la reproducción. De esta manera, los resultados obtenidos coincidieron con los esperados bajo la hipótesis de un sistema de apareamiento poligínico para *O. longicaudatus*.

Por otra parte, considerando que en la sesión de trampeo en la cual se registró el mayor valor de densidad poblacional (primavera 2013), no se observó una diferencia sexual en cuanto al tamaño promedio de las áreas de acción, y sumado a que además se registró una disminución de los grados de solapamiento intrasexual de los machos, estos resultados permitieron sugerir una respuesta espacial, ante un aumento de densidad para los machos, de tipo disco elástico.

Con respecto al Síndrome Pulmonar por Hantavirus, el valor de seroprevalencia promedio registrado en este estudio alcanzó a un 8.79%, con rangos que van desde el 0 a los 15%. Los análisis de los modelos lineales generalizados revelaron que el sexo, las lesiones, la condición de residente/transeúnte y la sesión de trampeo, esta última relacionada con la densidad, fueron los factores que estuvieron más asociados a la seroprevalencia en *O. longicaudatus*. De las tres especies del ensamble de roedores que presentaron anticuerpos IgG específicos para Hantavirus, *O. longicaudatus*, el principal reservorio. Los resultados obtenidos en esta investigación apoyarían la hipótesis de una transmisión horizontal, incrementando, por lo tanto, positivamente la prevalencia de la infección con la abundancia del roedor.

Los resultados obtenidos en esta investigación constituyen el primer aporte al uso del espacio de individuos de *O. longicaudatus* en una población del Sur-Oeste de Argentina. La información aportada, sobre la gran movilidad de estos roedores y de su sistema de apareamiento, es de vital importancia teniendo en cuenta que los mismos son el reservorio del virus Andes. Estos resultados, por lo tanto, contribuyen a un mayor entendimiento de la dinámica virus-huesped-enfermedad.

7 BIBLIOGRAFÍA

- Abbot KD, Ksiazek TG y Mills J. 1999. Long-term hantavirus persistence in rodent population in Central Arizona. *Emerging Infectious Diseases* 5: 8-18.
- Adler G., Endries M., Piotter S. 1997. Spacing patterns within populations of a tropical forest rodent, *Proechimys semispinosus*, on five Panamanian islands. *J Zool* 241:43–53.
- Allen G L. 1999. Spatial abilities, cognitive maps, and wayfinding. In: *Wayfinding Behavior: Cognitive Mapping and Other Spatial Processes* (Ed. By Colledge R C), 46-80. Baltimore, Maryland: The Johns Hopkins University Press.
- Alonzo SH, Warner RR. 2000. Female choice, conflict between the sexes and the evolution of male alternative reproductive behaviours. *Evol Ecol Res*, 2: 149-170.
- Amman B.R., Manangan A.P., Flietstra T.D., Calisher C.H., Carroll D.S., Wagoner JK.D., y Mills J.N. 2013. Association between movement and sin nombre virus (bunyaviridae: hantavirus) infection in north american deermice (*Peromyscus maniculatus*) in colorado. *J Wild Dis*; 49(1):132-142.
- Anderson M. 1994. *Sexual Selection*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- Anderson, P. K. 1989. Dispersal in rodents: a resident fitness hypothesis. *American Society of Mammalogists, Special Publication Number 9*.
- Andreo V, Provensal C, Polop F, Levis S, Pini N, Enría D y Polop J. 2012. Summer–autumn distribution and abundance of the hantavirus host, *Oligoryzomys longicaudatus*, in northwestern Chubut, Argentina. *Journal of Mammalogy*, 93(6):000–000, 2012 DOI: 10.1644/11-MAMM-A-201.1
- Andreo V. 2012. Variables ambientales en la dinámica espacial de *Oligoryzomys longicaudatus* (huésped del virus andes) en la región noroeste de chubut, argentina. Tesis de doctorado en Ciencias Biológicas, pp. 269.
- Argel F A. 2005. Características reproductivas estacionales de *Oligoryzomys longicaudatus*, *Abrothrix longipilis* y *Abrothrix olivaceus* en la localidad de Cholila (Chubut). Tesis para acceder al título de Licenciado en Ciencias Biológicas. Universidad Nacional de la Patagonia.
- Argel FA., Steinmann AR., Polop FJ y Priotto J. 2008. Comportamiento de espaciamento de *Oligoryzomys longicaudatus*: Estudio preliminar. XXII Jornadas Argentinas de Mastozoología. Villa Giardino, Cordoba, Argentina.

- Avila B. 2013. Efecto de la densidad en el uso del espacio y la actividad reproductiva del ratón de pastizal, *Akodon azarae*. Tesis de licenciatura en Ciencias Biológicas, 57 pp.
- Baguette M, y van Dyck H. 2007. Landscape connectivity and animal behavior: functional grain as a key determinant for dispersal. *Landscape Ecology* 22: 1117-1129.
- Baguette, M. 2003. Long distance dispersal and landscape occupancy in a metapopulation of the cranberry fritillary butterfly. *Ecography*, 26, 153–160.
- Barnett, A. and Dutton, J. 1995. Expedition Field Techniques: Small Mammals (Excluding Bats). Expedition Advisory Centre, London, 126 pp.
- Bárquez, R. M.; Díaz, M. M. y R. A. Ojeda, editores. 2006. Mamíferos de Argentina: sistemática y distribución. Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos, Tucumán. 359 pp.
- Batzli G.O. 1992. Dynamic of small mammals populations: a review. Pp 831-850, en *Wildllife 2001: populations*. D. R. Mc.Cullough y R. H. Barret, Editores. Elsevier Applied Science, London, United Kingdom, 1163 pág.
- Batzli G.O. y Henttonen H. 1993. Home range and social organization of the singing vole (*Microtus miurus*). *Journal of Mammalogy*, 74 (4): 868 - 878.
- Begg C.M., Begg K.S., Du Toit J.T. y Mills M.G.L., 2005. Spatial organization of the honey badger *Mellivora capensis* in the southern Kalahari: home-range size and movement patterns. *Journal of Zoology (London)* **265**: 23-35.
- Begon, M., Townsend, C. R y Harper, J.L. 2006: Ecology. From individuals to ecosystems. Blackwell Publishing, Oxford.
- Bellis, L., Martella, M. B., Navarro, J. L. y Vignolo, P. E. 2004. Home range of greater and lesser rhea in Argentina: relevance to conservation. *Biodiversity and Conservation* 13: 2589-2598.
- Belmar-Lucero S, Godoy P, Ferres M, Vial P y Palma E. 2009 Range expansión of *Oligoryzomys longicaudatus* (Rodentia, Sigmodontinae) in Patagonia Chile, and first record of hantavirus in the region. *Revista Chilena de Historia Natural*. 82:265-275.
- Bergallo HG, Magnusson WE. 2004. Factors affecting the use of space by two rodent species in Brazilian Atlantic forest. *Mammalian*, 68: 121-132.
- Bergstrom B.J., 1988. Home ranges of three species of chipmunks (*Tamias*) as assessed by radiotelemetry and grid trapping. *J. Mammal.* 69, 190–193.

- Bertrand M.R., De Nicola A.J., Beissinger S.R. y Swihart R.K. 1996. Effects of parturition on home ranges and social affiliations of female white-tailed deer. *The Journal of wildlife management*, 899-909.
- Biggs JR, Bennett KD, Mullen MA, *et al.* 2000. Relationship of ecological variables to Sin Nombre Virus antibody seroprevalence in populations of deer mice. *J Mammal* 81, 676 - 682.
- Bixler A. y Gittleman J.L., 2000. Variation in home range and use of habitat in the striped skunk (*Mephitis mephitis*). *Journal of Zoology (London)* **251**: 525-533.
- Blackburn T.M., Cassey P., Duncan R.P., Evans K.L. y Gaston K.J. 2004. Avian extinction and mammalian introductions on oceanic islands. *Science*, 305, 1955–1958.
- Blondel D V., Pino J., Phelps S M. 2009. Space use and social structure of long-tailed singing mice (*Scotinomys xerampelinus*). *Journal of Mammalogy*, 90 (3): 715 - 723.
- Bonato F. 2013. Sistema de apareamiento y efecto de la proporción de sexo sobre el comportamiento de espaciamento en roedores: *Akodon azarae* como modelo comportamental. Tesis de doctorado en Ciencias Biológicas, pp. 269.
- Bonato F., Gomez D., Steinmann A., Priotto J. 2012. Mating strategies of pampean mouse males. *Animal Biology*, 1 – 16.
- Bond, M. L. y J. O. Wolff. 1999. Does access to females or competition among males limit male home-ranges in a promiscuous rodent? *Journal of Mammalogy*, 80 (4): 1243 – 1250.
- Bondrup-Nielsen S. 1984. The role of habitat heterogeneity and female spacing behaviour in density regulation of *Clethrionomys gapperi*. Ph.D.Thesis, University of Alberta, Edmonton, Alberta, Canada.
- Bondrup-Nielsen S. 1986. Analysis of spacing behavior of females from a live-trapping study of *Clethrionomys gapperi*. *Annales Zoologici Fennici*, 23: 261 - 267.
- Bondrup-Nielsen S. e Ims R A. 1990. Reversed sexual size dimorphism in microtines: Are females larger than males or are males smaller than females?. *Evolutionary Ecology*, 4: 261 - 272.
- Bondrup-Nielsen, S. 1985: An evaluation of the effects of space use and habitat patterns on dispersal in small mammals. — *Annales Zoologici Fennici* 22: 373–383.

- Boonstra R., Xia X., Pavone L. 1993. Mating systems of the meadow vole, *Microtus pennsylvanicus*. Behavioral Ecology, 4: 83 - 89.
- Börger, L., Franconi, N., Ferretti, F., Meschi, F., De Michele, G., Gantz, A. *et al.* 2006 An integrated approach to identify spatiotemporal and individual-level determinants of animal home range size. The American Naturalist, 168, 471–485.
- Boutin S. y Schweiger S. 1988. Manipulation of intruder pressure in red squirrels (*Tamiasciurus hudsonicus*): effects on territory size and acquisition. Canadian Journal of Zoology, 66:2270-2274.
- Bowler D.E. y Benton T.G. 2005. Causes and consequences of animal dispersal strategies: relating individual behaviour to spatial dynamics. Biological Reviews, 80, 205–225.
- Bozinovic, F., Munoz, J.L.P. y Cruz-neto, A.P. 2007. Intraspecific variability in the basal metabolic rate: testing the food habits hypothesis. Physiological and Biochemical Zoology 80: 452–460.
- bozinovic, F., Rojas, JM, Broitman, BR. y Vasquez, R.A. 2009. Basal metabolism is correlated with habitat productivity among populations of degus (*Octodon degus*). Comparative Biochemistry and Physiology A 152: 560–564.
- Bradshaw, S.D., Bradshaw, F.J., 2002. Short-term movements and habitat use of the marsupial honey possum (*Tarsipes rostratus*). J. Zool. (Lond.) 258, 343–348.
- Brandt, C. A. 1985. The evolution of sexual differences in natal dispersal: a test of Green Wood's hypothesis in migrations: mechanisms and adaptive significance. Ed. M. A. Rankin. Supplement 27, pp: 389 - 96.
- Brandt, C. A. 1989. Mate choice and reproductive success of pikas. Animal Behaviour, 37: 118 - 132.
- Brandt, C. A. 1992. Social factors in immigration and emigration. In N. C. Stensth and W. Z. Lidicker, Jr. (eds). Animal dispersal-small mammals as a model. Chapman and Hall, Ltd., London.
- Braun, S. 1985. Home range and activity patterns of the giant kangaroo rat, *Dipodomys ingens*. Journal of Mammalogy 66: 1-12.
- Brown JL. 1983. Intersexual selection. Nature, 3: 302-472.
- Brown JL. y Orians GH. 1970. Spacing patterns in mobile animals Ann. Rev. Ecol.Syst., 1:259-262.

- Bruford ME, Hanotte O, Brookfield JFY y Burke T (1992) Single-locus and multilocus DNA fingerprinting. En: *Molecular Genetic Analysis of Populations, a practical approach*. Editado por Hoelzel AR, pp. 228. Oxford University Press.
- Bryja J, Patzenhauerová H, Albrecht T, Mosanský L, Stanko M, Stopka P. 2008. Varying levels of female promiscuity in four *Apodemus* mice species. *Behav Ecol Sociobiol*, 63: 251-260
- Bujalska G.1985. Regulation of female maturation in *Clethrionomys* species, with special reference to an island population of *C. glareolus*. *Annales Zoologici Fennici*, 22: 331-342.
- Burkart, R.; Chehébar, C.; Jorge, R.; Martín, G.; Molinari, R.; Neira, R; Ramilo, E.; Ruiz, L.;Uribelarra, D. 2011 Plan preliminar de manejo del Parque Nacional Los Alerces.
- Burnham K.P. y Anderson D.R. 2002. *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. Springer Science & Business Media.
- Burt, W. H. 1943. Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *Journal of Mammalogy* 24:346–352.
- Cabrera A. 1976. *Regiones Fitogeográficas Argentinas*. Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería. Tomo II.2ª Edición. Ed. ACME S.A.C.I. Bs. As.
- Cabrera AL y Willink A. 1980. Biogeografía de América Latina. Secretaria General de la Organización de los Estados Americanos, Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico. Monografía N° 13. 122 Pp.
- Calderón G., Pini N., Bolpe J., Levis S., Mills J., Segura E., Guthmann N., *et al.* 1999. Hantavirus reservoir hosts associated with peridomestic habitats in Argentina. *Emerging Infectious Diseases* 6, 792-797.
- Calenge C. 2011. Home Range Estimation in R: the adehabitatHR Package.
- Calisher C.H., Sweeney W.P, Mills J.N., Beaty B.J. 1999. Natural history of Sin Nombre virus in western Colorado. *Emerg. Infect. Dis.* 5: 126-134.
- Calisher CH, Mills JN, Sweeney WP, Choate JR, Sharp DE, Canestorp KM, Beaty BJ. 2001. Do unusual site-specific population dynamics of rodent reservoirs provide clues to the natural history of hantaviruses? *J Wildl Dis* 37:280–288.
- Calisher CH, Wagoner KD, Amman BR, Root JJ, Douglass RJ, Kuenzi AJ, Abbott KD, Parmenter C, Yates TL, Ksiazek TG, *et al.* 2007. Demographic

- factors associated with prevalence of antibody to Sin Nombre virus in deer mice in the western United States. *J Wildl Dis* 43:1–11.
- Cantoni G, Padula P, Calderón G, Mills J, Herrero E, Sandoval P, *et al.* 2001. Seasonal variation in prevalence of antibody to hantaviruses in rodents from southern Argentina. *Tropical Medicine and International Health*. 6: 811-846.
- Carbajo A.E. y U.F.J. Pardiñas. 2007. Spatial distribution model of a Hantavirus reservoir, the Long-Tailed Colilargo (*Oligoryzomys longicaudatus*) in Argentina. *Journal of Mammalogy* 88: 1555-1568.
- Carranza J. 1994. Capítulo 15: Sistemas de apareamiento y selección sexual. *Etología: Introducción a la Ciencia del Comportamiento*. Publicaciones de la Universidad de Extremadura, Cáceres, pp. 363-406. 1994.
- Chepko-Sade BD y Halpin ZT. 1987. *Mammalian dispersal patterns*. Universidad de Chicago, Press, Chicago, IL.
- Childs J. E., Ksiazek T.G., Spiropoulou C.F., Krebs J.W., Morzunov S., Maupin G.O., Rollin P.E., Sarisky J. y Enscore R.E. 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.
- Childs J.E., Glass G.E., Korch G.W. y LeDuc, J.W. 1988. The ecology and epizootiology of hantaviral infections in small mammal communities of Baltimore: a review and synthesis. *Bull. Soc. Vect. Ecol.*, 13: 113-122.
- Chuquenot, D., y W. Ruscoe. 2000. Mouse population in New Zealand forest: The role of population density and seedfall. *J. Anim. Ecol.* 69:1058–1070.
- Clobert J, Danchin E, Dhondt AA, y Nichols JD. 2001. *Dispersal*. Oxford, University Press. Great Britain.
- Clobert, J., Baguette, M., Benton, T., Bullock, J. y Ducatez, S. 2012 *Dispersal ecology and evolution*. Oxford University Press, Oxford.
- Clutton-Brock T.H. y Harvey P.H. 1978. Mammals, resources and reproductive strategies. *Nature* **273**, 191 – 195.
- Clutton-Brock T.H. y Parker G.A. 1992. Potential reproductive rates and the operation of sexual selection. *The Quarterly Review of Biology*, 67: 37-456.
- Clutton-Brock, T.H. 1989. Mammalian mating systems. *Proc. Royal Soc. London B.*, 236: 339-372.

- Coleman, J.C.; Downs, C.T. 2010. Does home range of the black-tailed tree rat (*Thallomys nigricauda*, Thomas 1882) change with season along an aridity gradient? *African Zoology* 45: 177-188.
- Contreras J.R. 1972. El home range en una población de *Oryzomys longicaudatus philippi* (Rodentia, cricetidae). *Physis-Tomo XXXI*, 83 pp 353-361. Buenos Aires.
- Coppa R.A. 2004. Rosa mosqueta ¿Recurso o plaga? *Carpeta Técnica INTA EEA Esquel*. Diciembre 2004.
- Corbalán VE y Ojeda RA. 2005. Áreas de acción en un ensamble de roedores del desierto del monte (Mendoza, Argentina). *Mastozoología Neotropical*. 12(2):145-152.
- Corriale MJ, Muschetto E, and Herrera EA. 2013 Influence of group sizes and food resources in home-range sizes of capybaras from Argentina. *Journal of Mammalogy*, 94(1):19–28.
- Crawley M C. 1969. Movements and home ranges of *Clethrionomys glareolus*. Schreber and *Apodemus sylvaticus* L. in North-East England. *Oikos*, 20: 310-319.
- Crawley MJ. 2002. *Statistical computing. An introduction to data analysis using S-plus*. Jhon Wiley and Sons, Inc., Chichester, United Kingdom.
- Cullingham, C.I., Pond, B.A., Kyle, C.J., Rees, E.E., Rosatte, R.C. y White, B.N. 2008. Combining direct and indirect genetic methods to estimate dispersal for informing wildlife disease management decisions. *Molecular Ecology*, 17, 4874–4886
- Damascos, M.A. (1992): La rosa mosqueta y la flora Andino-patagónica. *Ciencia hoy* 4:20.
- Darwin C. (1871) *The descent of man, and selection in relation to sex*. Appleton, New York. De la Cruz J., Dauria P., Vivas A., Polop J J. 1992. Estudios morfológicos del aparato reproductor de *Calomys venustus*. XXIX Congreso de la Asociación Rioplatense de Anatomía Comparada. Córdoba.
- Davies NB. 1991. Mating systems. In: *Behavioral ecology: an evolutionary approach*. (eds Krebs J R, Davies N B) Oxford, Blackwell
- del Valle H F, Labraga J C, Goergen J. 1995. Biozonas de la región patagónica. En: *Evaluación del estado actual de la desertificación en áreas representativas de la patagonia*. LUDEPA-INTA-GTZ. Río Gallegos-Trelew-Puerto Madryn-Bariloche. 37-55. Pp.

- del Valle, H. F. 1998. Patagonian soils: a regional synthesis. *Ecología Austral*, 8: 103-123.
- Delgado MM. y Penteriani V. 2008. Behavioral states help translate dispersal movements into the spatial distribution patterns of floaters. *The American Naturalist*. 172: 475-485.
- Dewsbury D.A. 1984. Aggression, copulation and differential reproduction of deer mice (*Peromyscus maniculatus*) in a seminatural enclosure. *Behaviour*, 91: 1 -23.
- Dieckman U, O'Hara B y Weisser W. 1999. The evolutionary ecology of dispersal. *Trends in Ecology y Evolution* 14 (3): 88-90.
- Dimitri M J.1974. Pequeña flora ilustrada de los Parques Nacionales Andino-patagónicos. Separata de anales de Parques Nacionales, tomo XIII. 112 Pp.
- Do Linh San E., Ferrari N. y Weber J. M. 2007. Socio-spatial organization of Eurasian badgers (*Meles meles*) in a low-density population of central Europe. *Canadian Journal of Zoology*, 85(9), 973-984.
- Douglass R J, Semmens W J, Matlock-Coolley S J, Kuenzi A J. 2006. Deer mouse movements in peridomestic and sylvan settings in relation to Sin Nombre virus antibody prevalence. *J Wild Dis*; 42 (4): 813-8.
- Douglass RJ, Calisher CH, Wagoner KD, Mills JN. 2007. Sin Nombre virus infection of deer mice in Montana: Characteristics of newly infected mice, incidence, and temporal pattern of infection. *J Wildl Dis* 43:12–22
- Douglass RJ, Wilson T, Semmens WJ, Zanto SN, Bond CW, Van Horn RC y Mills JN. 2001. Longitudinal studies of Sin Nombre virus in deer mouse dominated ecosystems of Montana. *Am J Trop Med Hyg* 65:33–41.
- Eccard JA, Jokinen I y Ylönen H. 2011 Loss of density-dependence and incomplete control by dominant breeders in a territorial species with density outbreaks. *BMC Ecology*, 11:16.
- Emlen ST., Oring L W. 1977. Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems. *Science*, 197: 215 – 223.
- Endries M.J. y Adler G.H. 2005. Spacing patterns of a tropical forest rodent, the spiny rat (*Proechimys semispinosus*), in Panama. *J Zool* 265:147–155
- Enria D. y Levis SC. 2004. Zoonosis virales emergentes: las infecciones por Hantavirus. *Revue Scientifique et technique Office International des Epizooties* 23: 595-611.

- Erdmann W., Schulz N. y Richter M. 2008. Efectos del fenómeno del Niño 1997-1998 en la vegetación del desierto de Sechura, Región Paita hasta el año 2008. *Arnaldoa*, 15(1): 63 – 86.
- Erlinge S, Agrell J, Nelson J, Sandell M. 1990. Social organization and population dynamics in a *Microtus agrestis* population. *Social Systems and Population Cycles in Voles*, Editorial Birkhäuser Verlag Basel, Boston, Berling. 229 pp.
- Erlinge S, Hoogenboom I, Agrell J, Nelson J y Sandell M. 1990. Density-related home-range size and overlap in adult field voles (*Microtus agrestis*) in southern Sweden. *Journal of Mammalogy*, 71:597-603.
- Farias, V., T.K. Fuller, F.A. Cervantes y C. Lorenzo. 2006. Home range and social behavior of the endangered Tehuantepec jackrabbit (*Lepus Flavigularis*) in Oaxaca, México. *J. of Mammal.*, 87 (4): 748-756.
- Fleming T.H. 1971. Population ecology of three species of Neotropical rodents. *Miscellaneous publications of the Museum of Zoology, University of Michigan* 143:1–77.
- Fortier, G. M., y Tamarin, R. H. 1998. Movement of meadow voles in response to food and density manipulations: a test of the food-defense and pup-defense hypotheses. *Journal of Mammalogy*, 79(1), 337-345.
- Fuentes ER, Campusano C. Pest outbreaks and rainfall in the semiarid region of Chile. *J of Arid Environments* 1985; 8: 67-72.
- Gaines MS y McClenaghan LR. 1980. Dispersal in small mammals. *Annual Review Ecology and Systematic* 11:163-196.
- Gallardo MH y CL. Mercado. 1999. Mast seeding of bamboo shrubs and mouse outbreak in Southern Chile. *Mastozoología Neotropical*6:103-111.
- Galliari C.A, Pardiñas U.F.J. y Goin F.J. 1996. Lista comentada de los mamíferos Argentinos. *Mastozoología Neotropical*, 3(1): 39-61
- Gaston K. J. 1994. *Rarity*. Chapman y Hall, London, UK.
- Gaston, K.J., Blackburn, T.M., 1996. Conservation implications of geographic range size–body size relationships. *Conserv. Biol.* 10, 638–646.
- Gaulin S. y FitzGerald R. 1988. Home range size as a predictor of mating systems in *Microtus*. *J. Mammal.*, 69: 311-319.
- Gaulin S. y Hoffman H. A. 1988. Evolution and development of sex difference in spatial ability. In: *Human Reproductive Behaviour: a Darwinian perspective*

- (Ed. By L. Betzig, M. B. Muldr y P. Turke), pp. 129 – 152. New York: Cambridge University Press.
- Gaulin, S.J.C. y Fitzgerald R.W. 1986. Sex differences in spatial ability: an evolutionary hypothesis and test. *Am. Nat.* 127, 74–88.
- Gerlach N.M., McGlothlin J.W., Parker P.G. y Ketterson E.D. 2012. Reinterpreting Bateman gradients: multiple mating and selection in both sexes of a songbird species. *Behavioral Ecology*, 23(5), 1078-1088.
- Getz LL. 1961. Home ranges, territoriality, and movement of the meadow vole. *J. Mammal.*, 42: 24-36.
- Giuggioli L, Abramson G, Kenkre VM, Parmenter RR, Yates TL (2006) Theory of home range estimation from mark-recapture measurements of animal populations. *J Theor Biol* 240:126–135
- Glass GE, Shields T, Cai B, Yates TL, Parmenter R. 2007. Persistently highest risk areas for Hantavirus pulmonary syndrome: potential sites for refugia. *Ecological Applications* 17: 129-139.
- Glass, G. E.; Childs, J. E.; Korch, G. W. y J. W. LeDuc. 1988. Association of intraspecific wounding with hantaviral infection in wild rats (*Rattus norvegicus*). *Epidemiol. Infect.*, 101: 459.
- Gliwicz J. 1997. Space use in the root vole: basic patterns and variability. *Ecography*, 20: 383-389.
- Gonzalez L, Murúa R, Jofre C. 1989. The effect of seed availability on population density of *Oryzomys* in southern Chile. *Journal of Mammalogy*, 70(2): 401-403.
- Gonzalez LA, Murúa R, Cofre C. 2000. Habitat utilization of two species in relation to population outbreaks in southern temperate forests of Chile. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 73(3): 489-495.
- González-Ittig RE, Salazar-Bravo J, Polop JJ and Gardenal CN (2008) Isolation and characterization of microsatellite markers in *Oligoryzomys longicaudatus* (Muridae, Sigmodontinae, *Oryzomini*), the natural reservoir of genotype Andes hantavirus. *Molecular Ecology*, 8, 1466-1468.
- Greenwood PJ. 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour*. 28: 1140-1162.
- Guichón M.L., Borgnia M., Righi C.F., Cassini G.H. y Cassini M.H. 2003. Social behavior and group formation in the coypu (*Mycocastor coypus*) in the Argentinean pampas. *J Mammal* 84:254–262.

- Gurnell J. y Flowerdew J.R. 2006. Live Trapping Small Mammals. A Practical Guide. The Mammal Society, London
- Gurnell J. y Gipps J.H.W., 1989. Inter-trap movement and estimating rodent densities. *J. Zool. (Lond.)* 217, 241–254.
- Guthmann N, Lozada M, Monjeau JA, Heinemann KM. 1997. Population dynamics of five sigmodontine rodents of northwestern Patagonia. *Acta Theriologica*. 42 (2), 143-152.
- Gutiérrez J.R., Meserve P.L., Kelt D.A., Engilis jr, A. Previtali A, Milstead B. y Jaksic F. Investigación de largo plazo en el Parque Nacional Bosque Fray Jorge: Veinte años estudiando el rol de los factores bióticos y abióticos en un matorral chileno semiárido *Revista Chilena de Historia Natural* 83: 69-98.
- Harestad, A. S. y Bunnell, F. L. 1979. Home Range and Body Weight: a Reevaluation. *Ecological Society of America. Ecology*, 60(2): 389-402.
- Harris, S., Cresswell, W.J., Forde, P.G., Trehwella, W.J., Woollard, T., Wray, S., 1990. Home range analysis using radio-tracking data: a review of problems and techniques particularly as applied to the study of mammals. *Mamm. Rev.* 20, 97–123.
- Hayes, L. D., Chesh, A. S., & Ebensperger, L. A. (2007). Ecological predictors of range areas and use of burrow systems in the diurnal rodent, *Octodon degus*. *Ethology*, 113, 155e165.
- Heesterbeek H 2005 The law of mass-action in epidemiology: a historical perspective. In *Ecological paradigms lost: routes of theory change* Cuddington K, Beisner B 81–105pp. Eds. Amsterdam, The Netherlands:Elsevier
- Herfindal I, Tremblay J-P, Hansen BB, Solberg EJ, Heim M, Sæther BE 2009 Scale dependency and functional response in moose habitat selection. *Ecography* 32:849–859. doi:10.1111/j.1600- 0587.2009.05783.x
- Herskovitz P. 1962. Evolution of Neotropical Cricetidae rodents (Muridae) with special reference to the Phyllotine group. *Fieldiana:Zoology* 46:1-524 pp.
- Heske E J., Ostfeld R S. 1990. Sexual dimorphism in size, relative size of testes, and mating system in North American voles. *Journal of Mammalogy*, 71: 510 - 519.
- Hestbeck J. B., Nichols J.D. y Malecki R. 1991. Estimates of movement and site fidelity using mark–resight data of wintering Canada geese. – *Ecology* 72: 523–533.

- Hidalgo-Mihart M.G., Cantú-Salazar L., González-Romero A. y López-González C.A. 2004. Historical and present distribution of coyote (*Canis latrans*) in Mexico and Central America. *Journal of Biogeography*, 31(12), 2025-2038.
- Hidalgo-Mihart, M.G. y Olivera-Gómez, L.D. 2008. Manual de técnicas para el estudio de la fauna, Primera Edición, Capítulo 8: Radiotelemetría de vida silvestre, publicado por Instituto de Ecología A.C. y Universidad Autónoma de Querétaro, Editores: Sonia Gallina, Carlos A. López González, pp.178-220
- Hinson ER, Shon SM, Zink MC, Glass GE y Klein SL. 2004. Wounding: the primary mode of Seoul virus transmission among male Norway rats. *Am J Trop Med Hyg.* 70 (3): 310-17.
- Hjelle B, Glass G. 2000. Outbreak of hantavirus infection in the Four Corner region of the United States in the wake of the 1997-1998 El niño southern oscillation. *J Infect Dis* ; 181: 1569-73.
- Horn HS. 1983. Some theories about dispersal. En: IR Swingland y PJ Greenwood (eds.). *The ecology of animal movement*. Pp 5-59. Oxford University Press, Oxford.
- Ims R.A. 1987. Responses in spatial organization and behaviour to manipulations of the food resource in the vole *Clethrionomys rufocanus*. *The Journal of Animal Ecology*, 585-596.
- Ims R.A. 1988. The potential for sexual selection in males: effect of sex ratio and spatiotemporal distribution of receptive females. *Evolutionary Ecology*, 2: 338- 352.
- Ims RA, Rolstad J, Wegge P. 1993. Predicting space use responses to habitat fragmentation: can voles *Microtus oeconomus* serve as an experimental model system (EMS) for capercaillie grouse *Tetrao urogallus* in boreal forest? *Biological Conservation*, 63:261-268.
- Jackson, C. H. N. 1933. On the true density of tsetse flies. *J. Anim. Ecol.* 2, 204-9.
- Jacob, A.A. y Rudran R. 2003. Radiotelemetria em estudos populacionais. In: Cullen, Jr., L., Rudran, R., Valladares- Padua, C.B. (Eds.), *Métodos de estudos em Biologia da Conservação e manejo da vida silvestre*. Editora da Universidade Federal do Paraná, Curitiba, pp. 285–342.
- Jaksic F.M. y Lima M. 2003. Myths and facts on ratadas: Bamboo blooms, rainfall peaks and rodent outbreaks in South America. *Austral Ecology* 28: 237-251

- Jenrich R. y Turner B., 1969. Measurement of noncircular home range. *Journal of Theoretical Biology*, 22: 227- 237.
- Jetz W., Carbone C., Fulford J. y Brown J.H. 2004. The scaling of animal space use. *Science*, 306(5694), 266-268.
- Johnson M. y Gaines M. 1990. Evolution of dispersal: theoretical models and empirical test using birds and mammals. *Annual Review of Ecology and Systematic* 21: 449-480.
- Jones C M, Braithwaite V A, Healy S D. 2003. The evolution of sex differences in spatial ability. *Behav. Neurosci.* 117: 403- 411.
- Jones E.N. y Sherman L.J. 1983. A comparison of meadow vole home ranges derived from grid trapping and radio- telemetry. *J. Wildl. Manage.* 47, 558–561.
- Jones WT. 1989. Dispersal distance and the range of nightly movements in Merriam's kangaroo rats. *Journal of Mammalogy* 70: 27-34.
- Kallio, E. R., Klingström, J., Gustafsson, E., Manni, T., Vaheri, A., Henttonen, H., y Lundkvist, Å. (2006). Prolonged survival of Puumala hantavirus outside the host: evidence for indirect transmission via the environment. *Journal of General Virology*, 87(8), 2127-2134.
- Kelt D.A. y Van Vuren D. 1999. Energetic constraints and the relationship between body size and home range area in mammals. *Ecology* 80:337–340
- Kelt DA., Meserve PL. y Lang BK. 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, 890-904.
- Kenward R.E. 2001. A manual for wildlife radio tagging. Academic Press, San Diego, California.
- Kenward, R E y Hodder, K H 1995 Range V: an analysis system for biological location data.- Institute for terrestrial Ecology, Dorset, UK.
- Kernohan, B.J., R.A. Gitzen y J.J. Millspaugh, 2001. Analysis of animal space use and movements. En: Radio tracking and animal populations, J. J. Millspaugh y J. M. Marzluff, (Eds.). USA: Academic Press, USA: pp: 125-166.
- Kie J.G., Baldwin J.A., y Evans C.J. 1996. CALHOME: a program for estimating animal home range. *Wildlife Soc. B.* 24(2): 342-344.

- Kjellander P., Gaillard J.M., Hewison M. y Liberg O. 2004. Predation risk and longevity influence variation in fitness of female roe deer (*Capreolus capreolus* L.). Proc. R. Soc. B 271(Suppl), S338–S340
- Kleiman D. 1977. Monogamy in mammals. Quarterly Review of Biology, 52: 36 - 69.
- Klemme I, Eccard JA, Ylönen H. 2006. Do female bank voles (*Clethrionomys glareolus*) mate multiply to improve on previous mates? Behav. Ecol. Sociobiol., 60: 415-412.
- Kokko H. y López-Sepulcre A. 2006. From individual dispersal to species ranges: Perspectives for a changing world. Science 313, 789–791.
- Koshev Y, Atanassov N, Kocheva M. 2005 relation between body mass and home range size of small mammals. proceedings of the balkan scientific conference of biology in plovdiv (bulgaria) from 19th till 21st of may 2005(eds B. Gruev, M. Nikolova and A. Donev), 2005 (p. 437–444).
- Koskela E, Mappes T y Ylönen H. 1997. Territorial behavior and reproductive success of bank vole *Clethrionomys glareolus* females. Journal of Animal Ecology, 66: 341-349.
- Koskela, E., Mappes, T., y Ylönen, H. 1999. Experimental manipulation of breeding density and litter size: effects on reproductive success in the bank vole. *Journal of Animal Ecology*, 68(3), 513-521.
- Krebs C J. 1978. A review of the Chitty hypothesis of population regulation. Canadian Journal of Zoology, 56: 2463 - 2480.
- Krebs C.J. 1996. Population cycles revisited. J Mammal, 77: 8-24.
- Krebs C.J. 2001. Ecology (5th edition). Benjamin-Cummings Pub Co, London.
- Krebs C.J., Wingate J, LeDuc J., Redfield JA, Taitt M. y Hilborn R. 1976. Microtus population biology: Dispersal in fluctuating population of *M. townsendii*. Canadian Journal of Zoology, 56: 2253 – 2262.
- Krebs J.C. 1999. Ecological Methodology. Addison Wesley Longman. Menlo Park, Nueva York. 620 p.
- Krohne DT, Dubbs BA, y Baccus R. 1984. An analysis of dispersal in an unmanipulated population of *Peromyscus leucopus*. *The American Midland Naturalist* 112(1): 146-156.
- Kuenzi AJ., Morrison ML., Swann DE., Hardy PC. y Downard GT. 1999. A longitudinal study of *Sin Nombre Virus* prevalence in rodents, Southeastern Arizona. Emerging Infectious Diseases 5, 113–117.

- Kvarnemo C y Ahnesjö I. 1996. The dynamics of operational sex ratios and competition for mates. *Trends Ecol. Evol.*, 11: 404-408.
- Lacey E. A., Wieczorek J. R. y Tucker P. K. 1997. Male mating behaviour and patterns of sperm precedence in Arctic ground squirrels. - *Anim. Behav.* 53: 767-779.
- Langlois J, Fahrig L, Merriam G y Artsob H. 2001. Landscape structure influences continental distribution of hantavirus in deer mice. *Landscape Ecology*, 16, 255-266.
- Larriou E, Herrero E, García M, Labanchi JL, Mancini S, Padula P, Cantoni G, Cavagion L, Alvarez E, Bruni M, Albarracín S y Arellano O. 2003. Seroprevalencia de hantavirus en roedores y casos humanos en el sur de la Argentina. *Revista Brasileira de Epidemiología.* 6, 237-251.
- Lázaro M., Cantoni GE., Calani LM., Resa AJ., Herrero ER., *et al.* 2007. Clusters of Hantavirus Infection, Southern Argentina. *Emerging Infectious Diseases* 13, 104-110
- Leaver, P.N. y M.J. Kelly, 2008. A critical review of home range studies. *Journal of Wildlife Management*, 72(1): 290-298.
- Lettink M. y Armstrong D.P. 2003. An introduction to using mark-recapture analysis for monitoring threatened species. Department of conservation technical series 28A: 5-32.
- Levis, S.; Morzunov, S.; Rowe, J.; Enría, D.; Pini, N.; Calderón, G.; Sabbatini, M. y S. St Jeor. 1998. Genetic diversity and epidemiology of hantaviruses in Argentina. *J. of Infectious Diseases* 177: 529-38.
- Levis, S.; Rowe, J. E.; Morzunov, S.; Enría, D. A.; St. Jeor, S. 1997. New hantaviruses causing hantavirus pulmonary syndrome in central Argentina. *The Lancet* 349: 998-999.
- Lidicker WZ y Stenseth NC. 1992. To disperse or not to disperse: who does it and why? In: Stenseth NC, Lidicker WZ, eds. *Animal dispersal: small mammals as a model*. London: Chapman y Hall, 21-36.
- Lidicker WZ. Jr. 1975. The role of dispersal in the demography of small mammals. In *Small Mammals*, F. B. Golley, K. Petruszewicz, and L. Ryszkowski (eds.). Cambridge University Press, Cambridge, London, New York, and Melbourne, pp. 103-128.
- Liedvogel M., Chapman B.B., Muheim R., y Akesson, S. 2013. The behavioural ecology of animal movement: reflections upon potential synergies. *Animal Migration*, 1, 39-46.

- Lima 2006. Los efectos ecológicos de las fluctuaciones climáticas. *Investigacion y Ciencia*. Julio. 46-52.
- Lima M, Marquet PA, Jaksic FM. El Niño events, precipitation and rodent outbreak are statistically associated in semiarid Chile. *Ecography* 1999; 22: 213-8.
- Lincoln, F. C. (1930). Calculating waterfowl abundance on the basis of banding returns. *Circ. U.S. Dep. Agric.* no. 118
- Lindstedt S.L., Miller B.J. y Buskirk S.W. 1986. Home range, time, and body size in mammals. *Ecology*, 413-418.
- Lira P.K., y dos Santos Fernandez F.A. 2009. A comparison of trapping-and radiotelemetry-based estimates of home range of the neotropical opossum *Philander frenatus*. *Mammalian Biology-Zeitschrift für Säugetierkunde*, 74(1), 1-8.
- Litvaitis, J. A. 1990. Differential habitat use by sexes of snowshoe hares (*Lepus americanus*). *Journal of Mammalogy* 71:520–523.
- Loiselle, B., y J. Blake. 1992. Population variation in a tropical bird community. *Bioscience* 42: 838–845.
- Lonner BN, Douglass RJ, Kuenzi AJ y Hughes K. 2008. Seroprevalence against Sin Nombre virus in resident and dispersing deer mice. *Vector Borne and Zoonotic Diseases* 8, 433–441.
- Lopez, N.; Padula, P.; Rossi, C.; Lazaro, M. E. y M. T. Franze-Fernandez. 1996. Genetic identification of a new hantavirus causing severe pulmonary syndrome in Argentina. *Virology* 219: 1-4.
- Lopez-Velez, R. y Molina Moreno, R. 2005. Cambio climático en España y riesgo de enfermedades infecciosas y parasitarias transmitidas por artrópodos y roedores. *Rev. Esp. Salud Publica* [online]. vol.79, n.2 [citado 2015-04-29], pp.
- Loretto, D., y Vieira, M. V. (2005). The effects of reproductive and climatic seasons on movements in the black-eared opossum (*Didelphis aurita* Wied-Neuwied, 1826). *Journal of Mammalogy*, 86, 287–293.
- Lott D. 1991. Intraspecific variation in the social systems of wild vertebrates. Cambridge University Press, Cambridge
- Loughran M F E. 2007. Social organization of the male field vole (*Microtus agrestis*): a case of transient territoriality? *Annales Zoologici Fennici*, 44: 97 - 106.

- Loughran MFE. 2007. Social organization of the male field vole (*Microtus agrestis*): a case of transient territoriality? *Ann Zool Fenn*, 44: 97-106
- Lovallo M.J. y Anderson E.M. 1996. Bobcat (*Lynx rufus*) home range size and habitat use in northwest Wisconsin. *American Midland Naturalist*, 241-252.
- Lovallo, M. J., y Anderson, E. M. 1995. Range shift by a female bobcat (*Lynx rufus*) after removal of neighboring female. *American Midland Naturalist*, 409-412.
- Lozada M, Guthmann N, y Baccala N. 2000. Microhabitat selection of five sigmodontine rodents in a forest-steppe transition zone in northwestern Patagonia. *Stud. Neotrop. Fauna y Environm.* 35, 85-90.
- Luis AD, Douglass RJ, Hudson PJ, Mills JN y Bjornstad ON. 2012. Sin Nombre hantavirus decreases survival of male deer mice. *Oecologia* 169:431-439. doi:10.1007/s00442-011-2219-2:1-9.
- Luna LD, Baird TA. 2004. Influence of density on the spatial behavior of female thirteen-lined ground squirrels, *Spermophilus tridecemlineatus*. *Southw Natural.* 49:350-358.
- Lurz P.W.W., Garson P.J. y Wauters L.A. 2000. Effects of temporal and spatial variations in food supply on the space and habitat use of red squirrels (*Sciurus vulgaris* L.). *J. Zool.* 251, 167-178.
- Lynch M, Ritland K. 1999. Estimation of pairwise relatedness sample sizes in both accuracy and precision. The upward with molecular markers. *Genetics* 152: 1753-1766.
- Mace G.M. y Harvey P.H. 1983. Energetic constraints on home-range size. *American Naturalist*, 120-132.
- Madison D M. 1980. Space use and social structure in meadow voles, *Microtus pennsylvanicus*. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 7: 65 - 71.
- Madison D M. 1985. Activity rhythms and spacing. In *Biology of New World Microtus*: 373-419. Tamarin, R. H. (ed.). The Special Publication N° 8; The American Society of Mammalogists.
- Madison, D.M. 1978. Movement indicators of reproductive events among female meadow voles as revealed by radiotelemetry. *Journal of Mammalogy*. Vol. 59: 835 - 843.
- McEachern MB, McElreath RL, Van Vuren DH, Eadie JM. 2009. Another genetically promiscuous 'polygynus' mammal: mating system variation in *Neotoma fuscipes*. *Anim Behav*, 77: 449-455

- McNab B.K. 1963. Bioenergetics and the determination of home range size. *American naturalist*, 133-140.
- McShea W J, Madison D M. 1992. Alternative approaches to the study of small mammal dispersal: insights from radiotelemetry. (pp: 320-330). *Animal Dispersal, small mammals as a model*. Editado por N. Stenseth y W. Lidicker. 1992. Chapman & may. 365 Pp.
- Meserve LP., Martínez, DR., Rau, JR., Murúa, R., Lang, B.K., Muñoz-Pedrerros, A. 1999. Comparative demography and diversity of small mammals in precordilleran temperate rainforest of southern Chile. *Journal of Mammalogy*, 80(3), 880-890.
- Meserve P,L., Lang B.K., Murúa R., Muñoz-Pedrerros A. y González L.A. 1991. Characteristics of a terrestrial small mammal assemblage in a temperate rainforest in Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 64: 157-169.
- Meserve PL, Douglas AK, Milstead WB Y Gutiérrez JR. 2004. Una investigación de largo plazo sobre interacciones de factores bióticos y abióticos del ecosistema semiárido del Parque Nacional Bosque Fray Jorge. Ediciones Universidad de La Serena, La Serena, Chile 7, 135-159.
- Meserve PL, Gutiérrez JR, Yungler JA, Contreras LC Y Jaksic FM. 1996. Role of biotic interactions in a small mammal assemblage in semiarid Chile. *Ecology* 77, 133-148.
- Meserve PL, Lang BK, Patterson BD. 1988. Trophic relationships of small mammals in Chilean temperate rainforest. 69(4):721-730.
- Meserve PL., Yungler JA., Gutierrez JR., Contreras LC., Milstead WB., Lang BK., Cramer KL., Herrera S., Lagos VO., Silva SI., Tabilo EL., Torrealba MA. y Jaksic FM. 1995. Heterogeneous responses of small mammals to an El Niño Southern Oscillation event in northcentral semiarid Chile and the importance of ecological scale. *Journal of Mammalogy*, 76: 580-595.
- Meserve, PL y We Glanz. 1978. Geographical ecology of small in the northern Chilean arid zone. *J of Biogeographic* 5:125-148
- Meserve, PL. 1981. Resource partitioning in a Chilean semi-arid small mammal community. *J Anim Ecol*, 50: 745-757.
- Metzgar L. H. 1971. Behavioral population regulation in the wood-mouse, *Peromyscus*. *American Midland Naturalist* 86: 434-448.
- Mikesic D.G. y Drickamer L.C., 1992. Factors affecting home-range size in house mice (*Mus musculus domesticus*) living in outdoor enclosures. *American Midland Naturalist* 127: 31-40.

- Millar J.S. 1975. Tactics of energy partitioning in breeding *Peromyscus*. *Can. J. Zool.*, 53: 967-976.
- Mills J. y Childs JE. 1998. Ecologic studies of rodent reservoirs: their relevance for human health. *Emerging Infectious Diseases*, 4, 529-537.
- Mills J.N., Ksiazek T.G., Ellis B.A., Rollin P.E., Nichols S.T., Yates T.L., Gannon W.L., Levi C.E., Engelthaler D.E., Davis T., Tanda T.D., Frampton J.W., Nichols C.R., Peters C., J. y Childs J.E. 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. *Am. J. Trop. Med. Hyg.*, 56: 273-284.
- Mills JN, Childs JE, Ksiazek TG y Peters CJ. 1995. Methods for Trapping and Sampling Small Mammals for Virologic Testing. U.S. Department of Health y Human Services. *Public Health Service (CDC)*. Atlanta, Georgia 30333.
- Mills JN, Yates T, Ksiazek TG, Peters, CJ y Childs JE. 1999. Long term studies of hantavirus reservoir populations in the southwestern United States: Rationale, Potential and Methods. *Emerg. Infect. Dis.* 5: 95-101.
- Mills JN. 2005. Regulation of Rodent-Borne viruses in the natural host: implications for human disease. *Archives of Virology*, 19, 45-57.
- Mills JN., Jechilds, DA. Enria, MD. Bowen, CJ. Peters, TG. Ksiazek y Jahrling PB. 1994. Oliveros virus: seroprevalence of a new arenavirus in rodents and humans in central Argentina. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* 51: 96-97.
- Mitani J.C., Gros-Louis J. y Richards A.F. 1996. Sexual dimorphism, the operational sex ratio, and the intensity of male competition in polygynous primates. *American Naturalist*, 966-980.
- Mohr CO. 1947. Table of equivalent populations of North American small mammals. *Amer Midl. Natur.* 37:223-449.
- Monjeau JA, Sikes RS, Birney EC, Guthmann N, Phillips CJ. 1997. Small mammal community composition within the mayor landscape divisions of Patagonia, southern Argentina. *Mastozoología neotropical*. 4(2):113-127.
- Monteverde MJ. 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. Tesis de doctorado en Ciencias Biológicas, pp. 205.
- Moorcroft PR, Lewis MA y Crabtree RL. 1999. Home range analysis using a mechanistic home range model. *Ecology* 80: 1656-1665.

- Morales J.M. y Ellner S.P. 2002. Scaling up animal movements in heterogeneous landscapes: The importance of behavior. *Ecology* 83, 2240–2247.
- Morrison JL, y Bohall Wood P. 2009. Broadening Our Approaches to Studying Dispersal in Raptors. *Journal of Raptor Research* 43 (2): 81-89.
- Muñoz-pedrerros A, Murúa A. y González I. (1990) Nicho ecológico de micromamíferos en un agroecosistema forestal de Chile central. *Revista Chilena de Historia Natural* 63: 267-277.
- Muñoz-Pedrerros A. 2000. Cap. 2: Orden Rodentia. En: Muñoz-Pedrerros A. y J. Yañez Valenzuela. *Mamíferos de Chile*. CEA Ediciones. Pg: 461.
- Murphy C. G. 1998. Interaction-independent sexual selection and the mechanisms of sexual selection. *Evolution*, 52: 8-18.
- Murúa R, Gonzalez LA y Meserve PL. 1986. Population Ecology of *Oryzomys longicaudatus philippii* (Rodentia: Cricetidae) in Southern Chile. *Journal of Animal Ecology*, Vol. 55, No. 1, pp. 281-293.
- Murúa R, Gonzalez Le, Gonzalez M, Jofre Yc. 1996 *Efectos del florecimiento del arbusto Chusquea quila Kunth (poaceae) sobre la demografía de poblaciones de roedores de los bosques templados fríos del sur chileno*. Concepción, Chile: Boletín de la Sociedad de Biología, Concepción; 50: 77-84.
- Murúa R, Navarrete M, Cadiz R, Figueroa R, et al. 2003. Hantavirus pulmonary syndrome: current situation among rodent reservoirs and human population in the Xth Region, Chile. *Revista Médica de Chile* 131: 169-176.
- Murúa R, y González L A. 1979. Distribución de roedores silvestres con relación al hábitat. *Anales del Museo de Historia Natural (Valparaíso)*. 12: 69-75.
- Murúa R, y González L A. 1982. Microhabitat selection in two Chilean Cricetid Rodents. *Oecologia*, 62: 12-15.
- Murúa R. 1996. Cap. 6: Comunidades de mamíferos del bosque templado de Chile. En: Armesto J. J.; C. Villagrán y M. K. Arroyo (Eds). *Ecología de los bosques nativos de Chile*. Ed. Universitaria Chile. 470 Pp.
- Murúa R. 1998. Ecología de los reservorios silvestres de Hantavirus en Chile. *Revista Chilena de Infectología*; 15: 79-83.
- Murúa R. y Gonzalez LA. 1981. Estudio de preferencias y hábitos alimentarios en dos especies de roedores cricétidos. *Medio Ambiente (Valdivia-Chile)*, 5, 115-124.

- Murúa R. y Gonzalez LA. 1982. Microhabitat selection in two Chilean cricetid rodents. *Oecologia*, 52, 12-15.
- Murúa R., González LA. Y Meserve PL. 1986. Population ecology of *Oryzomys longicaudatus philippii* (Rodentia: Cricetidae) in southern Chile. *Journal of Animal Ecology*, 55, 281-293.
- Murúa R., Gonzalez LA., Gonzalez M. y Jofre C. 1996. Efectos del florecimiento del arbusto *Chusquea quila* (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. y Briones, M. 2005. Abundance of the sigmodont mouse *Oligoryzomys longicaudatus* and patterns of tree seeding in Chilean temperate forest. *Mammalian Biology* 70:321-326.
- Nathan R., Getz W.M., Revilla E., Holyoak M., Kadmon R., Saltz D. y Smouse, P.E. 2008. A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 105(49), 19052-19059.
- Neilan BA, Leigh DA, Rapley E y McDonald BL (1994) Microsatellite genome screening: rapid non-denaturing, non-isotopic dinucleotide repeat analysis. *Biotechniques*, 17, 708-712.
- Newton I. 2003. The speciation y biogeography of birds. Academic press, London.
- Ophir AG, Phelps SM, Sorin AB, Wolff JO. 2008. Social but not genetic monogamy is associated with greater breeding success in prairie voles. *Amin. Behav.*, 75: 1143-1154.
- Orians G.H. 1969. On the Evolution of Mating Systems in Birds and Mammals. *The American Naturalist*, Vol. 103, No. 934, pp. 589-603
- Ortiz J C, Venegas W, Sandoval J A, Chandía P, Torres Perez F. 2004. Hantavirus en roedores de la Octava Región de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 77: 251-256.
- Ostfeld 1990, The ecology of territoriality in small mammals. *Trends in Ecology and Evolution* 5: 411–415.
- Ostfeld R S. 1985. Limiting Resources and territoriality in microtine rodents. *American Naturalist*, 126: 1 - 15.
- Ostfeld R S. 1986. Territoriality and mating system of California Voles. *Journal of Animal Ecology*, 55: 691 - 706.

- Ostfeld R S., Heske E J. 1993. Sexual dimorphism and mating systems in voles. *Journal of Mammalogy*, 74: 230 - 233.
- Ostfeld, R.S., Lidicker Jr., W.Z., Heske, E.J., 1985. The relationship between habitat heterogeneity, space use, and demography in a population of California voles. *Oikos* 45, 433–442.
- Otis D.L. y G.C. White. 1999. Autocorrelation of location estimates and the analysis of radiotracking data. *Journal of Wildlife Management* 63:1039–1044.
- Padula P., Figueroa R., Navarrete M., Pizarro E., Cadiz R., et al. 2004. Transmission Study of Andes Hantavirus Infection in Wild Sigmodontine Rodents. *Journal of Virology*, 11972-11979.
- Palma RE., Rivera Milla E., Salazar Bravo J., Torres Pérez F., Pardiñas UFJ., Marquet P., Spotorno AE., Meynard AP. y Yates TL. 2005. Phylogeography of *Oligoryzomys longicaudatus* (Rodentia: Sigmodontinae) in temperate South America. *Journal of Mammalogy*, 86, 191–200.
- Palma RE., Torres-Pérez F. y Boric-Bargetto D. 2007. The Ecology and Evolutionary History of *Oligoryzomys longicaudatus* in Southern South America. *Zoology*. 671-693.
- Pardiñas U.F.J., Teta P., Cirignoli S. y Podestá D.H. 2003. Micromamíferos (Didelphimorphia y Rodentia) de norpatagonia extra andina, Argentina: taxonomía alfa y biogeografía. *Mastozoología Neotropical*, 10: 69-113.
- Parker GA. 2006. Sexual conflict over mating and fertilization: an overview. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences*, 361: 235-259.
- Patterson B, Meserve P y Lang B. 1989. Distribution and abundance of small mammals along an elevational transect in temperate rainforests of Chile. *J. Mammal*. 70: 67-78.
- Patterson B, Meserve P y Lang B. 1990. Quantitative habitat associations of small mammals along an elevational transect in temperate rainforests of Chile. *J. Mammal*. 71: 620-633.
- Patterson TA., Thomas L., Wilcox C., Ovaskainen O and Matthiopoulos J. 2008 State–space models of individual animal movement. *Trends in Ecology and Evolution* Vol.23 No.2 87-94.
- Pavletic C, Ellis B, Murua R *et al.* 1998. An outbreak of infection by hantavirus pulmonar syndrome related to a rodent eruption in southern Chile. *The*

- Fourth International Conference HFRS and Hantavirus, Atlanta, Georgia, 115.
- Pearson OP. 1983. Characteristics of a mammalian fauna from forests in Patagonia, Southern Argentina. *Journal of Mammalogy*. 64(3):476-492.
- Pearson OP. 2002. Perplexing outbreak of mice in Patagonia, Argentina. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 37: 187-200.
- Pearson OP. y Pearson AK. 1982. Ecology and biogeography of the southern rainforests of Argentina. Special Publication Pymatuning Laboratory of Ecology, 6, 129-142.
- Pelliza Sbriller A y Sepúlveda-Palma L. 2007. La rosa mosqueta, el colilargo patagónico y el Hantavirus. Desde la patagonia difundiendo saberes. 5, 18-22.
- Pires, A. S., Fernandez, F. A. S., Feliciano, B. R. and Freitas, D. 2009. Use of space by *Necromys lasiurus* (Rodentia, Sigmodontinae) in a grassland among Atlantic Forest fragments. *Mammalian Biology* 75: 270-276.
- Piudo L, Monteverde MJ, Gonzales Capria S, Padula P y Carmanchahi P. 2005. Distribution and abundance of sigmodontine rodents in relation to hantavirus in Neuquén, Argentina. *Journal of Vector Ecology*. 30(1): 119-125.
- 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 de doctorado en Ciencias Biológicas, pp. 105.
- Polop F. 2011. Dinámica del sistema Virus-Huésped-Enfermedad en Hantavirus para Cholila (Chubut). Tesis de doctorado en Ciencias Biológicas, pp. 238.
- Polop FJ, Provencal MC, Pini N, Levis SC, Priotto JW, Enría D, *et al.* 2010. Temporal and Spatial Host Abundance and Prevalence of Andes Hantavirus in Southern Argentina. *EcoHealth*. 7(2): 176-184.
- Polop FJ, Sepúlveda L, Pelliza Sbriller A, Polop JJ. y Provencal MC. 2014. Food habits of *Oligoryzomys longicaudatus* (Rodentia) in a steppe-forest transitional area of Argentinean Patagonia. *Ecología Austral* 24: 304-310.
- Porcasi X, Calderon G, Lamfri M, Gardenal N, Polop J, Sabbatini M y Scavuzzo M. 2005. The use of satellite in modeling population dynamics and prevalence of infection in the rodent reservoir of Junin virus. *Ecological Modelling*, 185, 437-449.

- Powell R.A. y Mitchell M.S. 2012. What is a home range? *Journal of Mammalogy* 93(4):948-958.
- Powell, R. A. 2000. Animal Home Ranges and Territories and Home Range Estimators. pp 65-110 en L. Boitani y T. K. Fuller, eds. *Research Techniques in Animal Ecology; Controversies and Consequences*. USA: Columbia University Press
- Priotto J, Steinmann A, Polop J. 2002. Factors affecting home range size and overlap in *Calomys venustus* (Muridae: Sigmodontinae) in Argentine agroecosystems. *Z. Säugetierkunde*, 67: 97-104.
- Priotto J, Steinmann A, Provencal M, Polop J. 2004. Juvenile dispersal in *Calomys venustus* (Muridae: Sigmodontinae). *Acta Oecologica*, 25: 205-210
- Priotto JW y Steinmann AR. 1999. Factors affecting home range size and overlap in *Akodon azarae* (Muridae: Sigmodontinae) in natural pasture of Argentina. *Acta Theriologica*. 44: 37-44.
- Provencal M.C., Priotto J.W., Steinmann A. y Polop J.J. 1995. Captura diferencial respecto al tipo de trampa en especies de cricétidos silvestres de Argentina. *Mastozoología Neotropical* 2 (1): 23-29. (ISSN:0327-9383).
- Pusenius J. y Viitala J. 1993. Demography and regulation of breeding density in the field vole, *Microtus agrestis*. *Annales Zoologici Fennici*, 30:133-142.
- Pusenius J. Ylonen H. 1994. The effects of confinement on demography and spacing behaviour in the bank vole *Clethrionomys glareolus*. *Ann. Zool. Fenn.*, 31: 335-341.
- Quirici V, Castro RA, Ortiz Tolhuysen L, Chesh AS, Burger JR, Miranda E, Cortés A, Hayes LD, Ebensperger LA (2010) Seasonal variation in the range areas of the diurnal rodent *Octodon degus*. *J Mammal* 91:458–466
- Ramos 1999. Rasgos estructurales del territorio argentino, Evolucion tectonica de la Argentina. Instituto de geología y recursos minerales. *Geología Argentina capítulo 24 anales* 29 (24): 715-784, Buenos Aires.
- Randall JA, Hekkala ER, Cooper LD, Barfield J. 2002. Familiarity and flexible mating strategies of a solitary rodent, *Dipodomys ingens*. *Anim. Behav.*, 64: 11-21.
- Relyea R.A., Lawrence R.K. Y Demarais S. 2000. Home range of desert mule deer: testing the body-size and habitat-productivity hypotheses. *The Journal of wildlife management*, 146-153.

- Ribble, D.O., Wurtz A.E., Mcconnelle.K., Buegge J.J, y Welch K.C. 2002. "A comparison of home ranges of two species of *Peromyscus* using trapping and radiotelemetry data." *Journal of Mammalogy* 83.1: 260-266.
- Ricklefs R. 1998. Invitación a la ecología. La economía de la naturaleza. Editorial Médica Panamericana, Buenos Aires, Argentina.
- Rivrud, I.M., Loe, L.E. y Mysterud, A. (2010) How does local weather predict red deer home range size at different temporal scales? *Journal of Animal Ecology*, 79, 1280–1295.
- Rodrigues F.H.G. y Monteiro-Filho E.L.A., 2000. Home range and activity patterns of pampas deer in Emas National Park, Brazil. *Journal of Mammalogy* 81: 1136-1142.
- Ronce O. 2007. How does it feel to be like a rolling stone? Ten questions about dispersal evolution. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 38, 231–253.
- Rooney S.M., Olfe A.W y Hayden T.J. 1998. Autocorrelated data in telemetry studies: time to independence and the problem of behavioural effects. *Mammal Review* 28:89–98.
- Sage, R. D., O. P. Pearson, J. Sanguinetti, and A. K. Pearson. 2007. Ratada 2001: a rodent outbreak following the flowering of bamboo (*Chusquea culeou*) in southwestern Argentina. Pp. 177–224 En: The quintessential naturalist: honoring the life and legacy of Oliver P. Pearson (D. A. Kelt, E. P. Lessa, J. Salazar-Bravo, and J. L. Patton, eds.). University of California Publications in Zoology 134.
- Sage, RD, Pearson, OP., Sanguinetti, J., Pearson, AK. 2007. Ratada 2001: a rodent outbreak following the flowering of bamboo (*chusquea culeou*) in southwestern Argentina. In: Kelt, DA., Lessa, EP., Salazar-Bravo, J., Patton, JL, eds., 177-224.
- Sanguinetti, J. y L. García. 2001. Floración masiva de *Chusquea culeou* en el Parque Nacional Lanín. Eventuales consecuencias ecológicas, su vinculación con las actividades humanas, y necesidades de Manejo y Monitoreo. Informe a la APN.
- Santos Biloni J. 1990. Árboles Autóctonos de la Argentina. Ed. Tipográfica. Editora Argentina. Buenos Aires.
- Sanz, J. J. (2002). Evolución de los sistemas de apareamiento. In *Evolución: la base de la biología* (pp. 271-282). Proyecto Sur.

- Schlichter T, Laclau P. 1998. Ecotono Estepa-bosque y plantaciones en la Patagonia norte. *Ecología Austral*, 8: 285-296.
- Schloss C.A., Nunez T.A. y Lawler J.J. 2012. Dispersal will limit ability of mammals to track climate change in the Western Hemisphere. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109, 8606–8611.
- Schoepf I., Schmohl G., König B., Pillay N. y Schradin C. 2015. Manipulation of population density and food availability affects home range sizes of African striped mouse females. *Animal Behaviour*, 99, 53-60.
- Schooley, R.L. y Branch, L.C. 2006 Space use by round-tailed muskrats in isolated wetlands. *J. of Mammal.*, 87 (3): 495-500.
- Schradin, C. y Pillay, N. 2006. Female striped mice (*Rhabdomys pumilio*) change their home ranges in response to seasonal variation in food availability. *Behavioral Ecology* 17: 452–458.
- Schwagmeyer PL. 1994. Competitive mate-searching in thirteen-lined ground squirrels (Mammalia, Sciuridae): potential roles of spatial memory. *Ethology*, 98, 265-276
- Shenbrot GI, BR Krasnov y KA Rogovin. 1999. Spatial ecology of desert rodent communities. Springer Verlag, Berlín.
- Shier DM, Randall JA. 2004. Spacing as a predictor of social organization in kangaroo rats (*Dipodomys heermanni arenae*). *J. Mammal.*, 85: 1002-1008.
- Shier DM, Randall JA. 2004. Spacing as a predictor of social organization in kangaroo rats (*Dipodomys heermanni arenae*). *J. Mammal.* 85: 1002-1008.
- Shuster SM, Wade MJ. 2003. Mating systems and strategies. Princeton University Press, Princeton
- Silva RB., Vieira EM., Izar P. 2008. Social monogamy and biparental care of the neotropical southern bamboo rat (*Kannabateomys amblyonyx*). *J Mammal* 89:1464–1472
- Sommaro L V., Steinmann A R., Chiappero M B., Priotto J W. 2010. Effect of high density on the short term *Calomys musculus* spacing behaviour: A fencing experiment. *Acta Oecologica*, 36: 343 - 348.
- Southwood TRE. 1966. *Ecological Methods*. Methunen and Co. Ltd. London.
- Spotorno OAE, Palma VRE, Valladares FJP. 2000. Biología de roedores reservorio de hantavirus en Chile. *Revista Chilena de Infectología*. 17 (3):197-210.

- Spritzer M D, Meikle D B, Solomon N C. 2005b. Female choice based on male spatial ability and aggressiveness among meadow voles. *Anim. Beba.* 69, 1121-1130.
- Spritzer M D, Solomon N C, Meikle D B. 2005a. Influence of scramble competition for mates upon the spatial ability of male meadow voles. *Anim. Behav.* 69, 375-386.
- Spritzer M D. 2003. Spatial ability, dominance rank, and sexual selection among meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*). Ph. D. thesis, Miami University.
- Steinberg, E.K. y Kareiva, P.M. 1997. Challenges and opportunities for empirical evaluation of "spatial theory". In *Spatial Ecology: The Role of Space in Population Dynamics and Interspecific Interactions* (Tilman, D. y Kareiva, P.M., eds), p. 368, Princeton University Press.
- Steinmann A. 2013. *Ecología comportamental: una introducción al estudio del comportamiento animal*. - 1a ed. - Río Cuarto: UniRío Editora. Universidad Nacional de Río Cuarto
- Steinmann A., Priotto J., Castillo E., Polop J. 2005. Size and overlap of home range in *Calomys musculinus* (Muridae: Sigmodontinae). *Acta Theriologica*, 50 (2): 197 - 206.
- Steinmann A., Priotto J., Sommaro L., Polop J. 2006. Spacing behaviour of juveniles corn mice, *Calomys musculinus* at the beginning of the breeding period, in absence of adult males. *Acta Oecologica*, 29: 305 - 310.
- Steinmann AR, Priotto JW, Polop J. 2009. Territorial behaviour in corn mice, *Calomys musculinus* (Muridae: Sigmodontinae), with regard to mating system. *J. Ethol.*, 27: 51-58.
- Stenseth NC. 1983. Causes and consequences of dispersal in small mammals. Pp. 63-101, en *The ecology of animal movement* (IR Swingland y PJ Greenwood eds.), Oxford University Press, Oxford.
- Stenseth, N. y W. Lidicker Jr. 1992. *Animal Dispersal. Small mammals as a model*. Chapman & Hall. 365. Pp.
- Sterling EJ, NGA Nguyen y PJ Fashing (2000) Spatial patterning in nocturnal prosimians: a review of methods and relevance to studies of sociality. *American Journal of Primatology* 51: 3-19.
- Stickel L. 1954. A comparison of certain methods of measuring ranges of small mammals. *Journal of Mammalogy*, 35: 1 - 5.

- Stickel LF. 1968. Dispersal of the old field mouse. In *Biology of Peromyscus*, J. A. King (ed.). The American Society of Mammalogists, Provo, Utah, pp. 373-411.
- Stradiotto A, Cagnacci F, Delahay R, Tioli S, Nieder L, Rizzoli A. 2009. Spatial organization of the yellow-necked mouse: effects of density and resource availability. *J Mammal*, 90: 704-714
- Sunquist, M.E., Austad, S.N., Sunquist, F., 1987. Movement patterns and home range in the commun opossum (*Didelphis marsupialis*). *J. Mammal.* 68, 173-176.
- Swihart R.K., Slade N.A. y Bergstrom B.J. 1988. Relating body size to the rate of home range use in mammals. *Ecology*, 393-399.
- Tamarin RH. 1980. Dispersal and population regulation in rodent population. Pp 117-133, en *Biosocial mechanisms of population regulation* (MN Cohen, RS Malpass y HS Klein, eds.), Yale University Press, New Haven, Connecticut.
- Terborgh J. 1974. Preservation of natural diversity: The problem of extinction-prone species. *Bio-Science* 24: 153-169.
- Terborgh, J., y B. Winter. 1980. Some causes of extinction. Pp. 119-133 in Soule, M. E., y B. A. Wilcox (eds.). *Conservation biology: An evolutionary ecological perspective*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Toro J., Vega JD., Khan AS., Mills JN., Padula P., Ferry W., Yadón Z., Valderrama R., Ellis BA., Pavletic C., *et al.* 1998. An outbreak of hantavirus pulmonary syndrome, Chile. *Emerging Infectious Diseases*, 4, 687-694.
- Torres-Pérez F., Navarrete-Droguett J., Aldunate R., Yates T.L., Mertz G.J., Vial P.A., Ferrés M., Marquet P.A. y Palma RE. (2004) Peridomestic small mammals associated with confirmed cases of human Hantavirus disease in southcentral Chile. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* 70: 305-309.
- Trakhtenbrot A., Nathan R., Perry G. y Richardson D.M. 2005. The importance of long-distance dispersal in biodiversity conservation. *Diversity and Distributions*, 11(2), 173-181.
- Trivers RL. 1972. Parental investment and sexual selection. In: B. Campbell (Ed.), *Sexual selection and the descent of man*. Chicago, USA, pp. 136-179.
- Trivers RL. 1974. Parent-offspring conflict. *American Zoologist*, 14: 249-264.

- Turchin, P. 1998. Quantitative analysis of movement: measuring and modeling population redistribution in animals and plants (Vol. 1). Sunderland: Sinauer Associates.
- van Beest, F.M., Rivrud, I.M., Loe, L.E., Milner, J.M. y Mysterud, A. 2011 What determines variation in home range size across spatiotemporal scales in a large browsing herbivore? *Journal of Animal Ecology*, 80, 771–785.
- Van Horne 1982. Niches of Adult and Juvenile Deer Mice (*Peromyscus maniculatus*) In Seral Stages of Coniferous Forest. *Ecology* 63:992–1003.
- Vandenbergh, J. G 1983. Pheromonal regulation of puberty. In *Pheromones and reproduction in mammals*, ed. J. G. Vandenbergh, 95–112. New York: Academic Press.
- Vázquez L.B., Cameron G.N. y Medellín R.A. 1999. Hábitos alimentarios y biología poblacional de dos especies de roedores en el occidente de México. *Rev. Mex. De Mastozoología*, 4: 5-21.
- Wang M. y Grimm V. 2007. Home range dynamics and population regulation: an individual-based model of the common shrew *Sorex ayaneus*. *Ecol. Modell.*, 205, 397–409.
- Waterman J. 1998. Mating tactics of male Cape ground squirrels, *Xerus inauris*: consequences of year-round breeding. *Anim Behav* 56:459–466
- Waterman J. 2007. Cap: Male Mating Strategies in rodents. En: *Rodent Societies. An Ecological, Evolutionary Perspective.* (eds Wolff J O and Sherman P W). University of Chicago Press
- Waterman J. 2007. Male mating strategies in rodents. Pp 27-41 in *Rodent societies: an ecological and evolutionary perspective* (J O Wolff and P W Sherman, eds.). University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Whisson D.A., Quinn J.H., Collins K.C. 2007. Home range and movements of roof rats (*Rattus rattus*) in an old-growth riparian forest, California. *Journal of Mammalogy* 88 (3): 589-594.
- White E, Sahota R and Edes S (2002) Rapid microsatellite analysis using discontinuous polyacrylamide gel electrophoresis. *Genome*, 45, 1107-1109.
- White G.C. y Garrot R.A. 1990. Analysis of wildlife radio-tracking data. Academic Press, San Diego, USA.
- Williams J., Bryan R., Mills J., Palma E., Vera I., Peters, C., Zaki S., Khan A. y Ksiazek T. 1997. An outbreak of hantavirus pulmonary syndrome in western Paraguay. *Am. J. Trop. Med. Hyg.*, 57, 274282.

- Willis E. 1974. Populations and local extinctions of birds on Barro Colorado Island, Panamá. Ecol. Monogr. 44: 153–169.
- Wilson E. 1975. Sociobiología: La nueva síntesis. Ed. Omega. Barcelona. 667 Pp.
- Wilson K.R. y Anderson D.R. 1985. Evaluation of two density estimators of small mammal population size. Journal of Mammalogy 66: 13–21.
- Wolff J O. 1993. Why are female small mammals territorial? Oikos, 68: 364-370.
- Wolff J O y Cicirello D M. 1990. Mobility versus territoriality: alternative reproductive strategies in white-footed mice. Anim. Behav. 39: 1222-1224.
- Wolff J O y Summerlin C T. 1993. Agonistic behavior in organized and disorganized cotton rat populations. Science, 160: 98-99.
- Wolff J O, Edge W D y Bentley R. 1994. Reproductive and behavioral biology of the gray-tailed vole. J. Mammal. 75: 873-879.
- Wolff J O, Manning T A, Meyers S M, Bentley R. 1996. Population ecology of the "gray-tailed" vole, *Microtus canicaudus*. Northwest Science, 70: 334-340.
- Wolff J O. 1985. The effects of density, food and interespecific interference on home range size in *Peromyscus leucopus* and *Peromyscus maniculatus*. Canadian Journal of Zoology, 63: 2657 - 2662.
- Wolff J O. 1997. Population regulation in mammals: an evolutionary perspective. J. Anim. Ecol. 66: 1-3.
- Wolff J O. 2003. Density-dependence and the socioecology of space use in rodents. In: Singleton G R., Hinds L A., Krebs C., Spratt D. (Eds.), Rats, Mice and People: Rodent Biology and Management. Australian Centre for International Agricultural Research, Canberra, pp. 124 - 130.
- Wolff J O., Edge W D., Bentley R. 1994. Reproductive and Behavioural biology of the gray-tailed vole. Journal of Mammalogy, 75 (4): 873 - 879.
- Wolff J O., Macdonald D W. 2004. Promiscuous females protect their offspring. Trends in Ecology and Evolution, 19: 127 - 134.
- Wolff J O., Sherman P W. 2007. Rodent Societies as Model systems. In: J.O. Wolff y P.W. Sherman (Eds.), Rodent Societies: An ecological and evolutionary perspective, pp. 3-7. The University of Chicago Press, United States of America.

- Wolff J.O. 1999. Behavioral Model Systems. In Landscape Ecology of Small Mammals. Gary W. Barret and John D. Peles, editors. Springer, pp 11 - 40.
- Wolff JO., Freeberg MH., Dueser RD. 1983. Intra- and interspecific territoriality in two sympatric species of *Peromyscus* (Rodentia: Cricetidae). Behaviour of Ecology and Sociobiology, 12: 237 - 242.
- Wolff, J. O. y A. S. Dunlap. 2002. Multi- male mating, probability of conception, and litter size in the prairie vole (*Microtus ochrogaster*). Behavioural Processes, 58: 105 - 110.
- Wolff, J. O. y E. M. Schaubert. 1996. Space use and juvenile recruitment in graytailed voles in response to intruder pressure and food abundance. Acta Theriologica, 41: 35 - 43
- Wolff, J. O. y W. Z. Lidicker. 1980. Population ecology of the taiga voles, *Microtus xanthognathus*, in interior Alaska. Canadian Journal of Zoology, 58: 1800 -1812
- Wolff, J. O. y Peterson J. A. 1998. An offspring-defense hypothesis for territoriality in female mammals. Ethology; Ecology and Evolution, 10: 227 - 239.
- Wolff, J. O.; Dunlap, A. S. y E. Ritchhart. 2001. Adult female prairie voles and meadow voles do not suppress reproduction in their daughters. Behavioural Processes, 55: 157 - 162.
- Wolff, J.D., 1985. The effects of density, food and interspecific interference on home range size in *Peromyscus leucopus* and *Peromyscus maniculatus*. Can.J.Zool. 63, 2657-2662.
- Wolff, J.O. 2007. Social biology of rodents. Integrative Zoology, 2: 193 - 204.
- Wolff, J.O. y Summerlin.C.T. 1993. Agonistic behavior in organized and disorganized cotton rat populations. Science, 160: 98 - 99.
- Wolton, R.J., 1985. The ranging and nesting behavior of wood mice, *Apodemus sylvaticus* (Rodentia: Muridae), as revealed by radio-tracking. Journal of Zoology 206, 203-224.
- Yahnke C, Meserve P, Ksiazek T, Mills J. 2001. Patterns of infection with Laguna Negra virus in wild populations of *Calomys laucha* in the central Paraguayan Chaco. Am J Trop Med Hyg ; 65: 768-76.
- Zar JH. 1996. Biostatistical analysis. Third ed. Prentice-Hall, Upper Saddle River, New Jersey, USA, 662pp.