

Tesis Doctoral

Dinámica poblacional y seroprevalencia de hantavirus en pequeños roedores de tres áreas naturales protegidas del centro-este de Argentina

Vadell, María Victoria

2015-03-20

Este documento forma parte de la colección de tesis doctorales y de maestría de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir, disponible en digital.bl.fcen.uba.ar. Su utilización debe ser acompañada por la cita bibliográfica con reconocimiento de la fuente.

This document is part of the doctoral theses collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir, available in digital.bl.fcen.uba.ar. It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

Cita tipo APA:

Vadell, María Victoria. (2015-03-20). Dinámica poblacional y seroprevalencia de hantavirus en pequeños roedores de tres áreas naturales protegidas del centro-este de Argentina. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

Cita tipo Chicago:

Vadell, María Victoria. "Dinámica poblacional y seroprevalencia de hantavirus en pequeños roedores de tres áreas naturales protegidas del centro-este de Argentina". Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 2015-03-20.

EXACTAS UBA

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



UBA

Universidad de Buenos Aires



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales
Departamento de Ecología, Genética y Evolución

Dinámica poblacional y seroprevalencia de hantavirus en pequeños roedores de tres áreas naturales protegidas del centro-este de Argentina

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

Lic. María Victoria Vadell

Directora de tesis: Dra. Isabel E. Gómez Villafañe
Consejera de Estudios: Dra. María Busch

Lugar de trabajo: Departamento de Ecología, Genética y Evolución, IEGEBA(CONICET-UBA), Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires

Buenos Aires, 2015

Dinámica poblacional y seroprevalencia de hantavirus en pequeños roedores de tres áreas naturales protegidas del centro-este de Argentina

Algunas especies de roedores son nocivas para el hombre por ser transmisoras de enfermedades. El Síndrome Pulmonar por Hantavirus (SPH) es causado por virus cuyos principales reservorios son roedores de la subfamilia Sigmodontinae. En el presente trabajo se estudió la composición, abundancia, dinámica poblacional, uso de hábitat y seroprevalencia de hantavirus de la comunidad de pequeños roedores en los parques nacionales Pre Delta e Islas de Santa Fe (Entre Ríos y Santa Fe) y El Palmar (Entre Ríos), y en la Reserva Natural Otamendi (Buenos Aires). Se colocaron trampas de captura viva en forma estacional desde el 2007 hasta el 2011 y se relevó la vegetación alrededor de cada una de ellas. Se capturaron diez especies de roedores sigmodontinos. Las especies que presentaron anticuerpos para hantavirus fueron *O. nigripes* (El Palmar), *O. flavescens* (Pre Delta-Islas de Santa Fe) y *A. azarae* (Otamendi). Los individuos de mayor tamaño y los machos presentaron mayor probabilidad de tener anticuerpos. La seroprevalencia presentó variaciones a lo largo del tiempo y difirió entre ambientes en todas las áreas naturales estudiadas. Las variaciones en la abundancia relativa de los roedores estuvieron asociadas tanto con variables climáticas como vegetales y difirió según la especie y el área.

Palabras clave: áreas naturales protegidas, dinámica poblacional, hantavirus, roedores silvestres, ecología

Population dynamics and seroprevalence of hantavirus in small rodents in three protected natural areas in central-east Argentina.

Some species of rodents are hosts of zoonotic diseases and as such are detrimental to humans. One such disease is Hantavirus Pulmonary Syndrome (HPS) which is caused by specific hantavirus genotypes whose reservoirs are rodents of the Sigmodontinae subfamily. In this work we studied the composition, abundance, population dynamics, habitat use and seroprevalence of hantavirus in the small rodent community in Pre Delta National Park (and a portion of the adjacent Islas de Santa Fe National Park) in Entre Ríos and Santa Fe, El Palmar National Park in Entre Ríos, and Otamendi Natural Reserve in Buenos Aires. For this purpose, live-capture traps were seasonally set from 2007 to 2011 and the vegetation around them was surveyed. A total of ten species of sigmodontine rodents were captured. Hantavirus antibodies were found in *O. nigripes* in El Palmar, *O. flavescens* in Pre Delta and Santa Fe islands, and *A. azarae* in Otamendi. Males and large individuals of these species were more prone to carry hantavirus antibodies. Seroprevalence of hantavirus was not constant through out the study period and showed differences among environments in the three studied natural areas. Relative abundance of sigmodontine species was affected by both climatic and vegetation variables, and varied according to the species and the area.

Key words: protected natural areas, population dynamics, hantavirus, sylvan rodents, ecology

Índice:

Capítulo 1. Introducción

1.1. Introducción general	2
1.2. Estructura de la tesis	10

Capítulo 2. Uso de hábitat y dinámica espacio-temporal de la comunidad de roedores en áreas naturales protegidas

2.1. Introducción	12
2.2. Materiales y métodos	
2.2.1. Área de estudio	15
2.2.1.i. Parques Nacionales Pre Delta e Islas de Santa Fe	16
2.2.1.ii. Parque Nacional El Palmar	20
2.2.1.iii. Reserva Natural Otamendi	24
2.2.2. Captura de roedores	27
2.2.3. Relevamiento de la vegetación	31
2.2.4. Datos meteorológicos e hidrológicos	32
2.2.5. Análisis estadísticos	33
2.3. Resultados	36
2.3.1. Parque Nacional Pre Delta e Islas de Santa Fe	36
2.3.1.i. Comunidad de pequeños roedores	36
2.3.1.ii. Uso de hábitat a escala de macro hábitat	39
2.3.1.iii. Selección de hábitat a escala de micro hábitat	46
2.3.1.iv. Reproducción	51
2.3.1.v. Tamaño corporal	53
2.3.2. Parque Nacional El Palmar	54
2.3.2.i. Comunidad de pequeños roedores	54
2.3.2.ii. Uso de hábitat a escala de macro hábitat	59
2.3.2.iii. Selección de hábitat a escala de micro hábitat	64
2.3.2.iv. Reproducción	68
2.3.2.v. Tamaño corporal	69
2.3.3. Reserva Natural Otamendi	70
2.3.3.i. Comunidad de pequeños roedores	70
2.3.3.ii. Uso de hábitat a escala de macro hábitat	73
2.3.3.iii. Selección de hábitat a escala de micro hábitat	82
2.3.3.iv. Reproducción	89
2.3.3.v. Tamaño corporal	90
2.4. Discusión	94

Capítulo 3. Dinámica del sistema hantavirus-reservorio	
3.1. Introducción	104
3.2. Materiales y métodos	108
3.2.1. Captura de roedores	108
3.2.2. Análisis estadísticos	110
3.3. Resultados	111
3.3.1. Parque Nacional Pre Delta e Islas de Santa Fe	111
3.3.2. Parque Nacional El Palmar	116
3.3.3. Parque Nacional Otamendi	122
3.4. Discusión	127
Capítulo 4. Discusión general	136
Bibliografía	144
Anexo	158

Agradecimientos:

A Isabel, por ser mucho más que una excelente directora. Por el apoyo incondicional, la constancia, la experiencia y la amistad. Por enseñarme tanto, compartir tanto de todo y bancarme en los momentos más difíciles. Por las campañas (y también las vacaciones!) llenas de charlas, risas y mates.

A Regino, por ser mi “mentor” desde el comienzo. Por alentar siempre y contagiar entusiasmo. Por la ayuda en todo y por la confianza. Por hacer que el labo crezca siempre, desde lo académico y desde lo humano (aunque pelees!!).

A los dos juntos! Porque han sido todos estos años, y todavía son, mis referentes, o como me gusta pensarlos en chiste, un poco mi “papá y mamá biológicos” (sin que se ofendan los reales)! Y obvio, por todos los asados y fiestas llenos de cantos (no muy afinados, eso sí).

A Caro, por el aguante, sobre todo en estos últimos dos o tres años. Por estar siempre, ahí nomás en el labo de al lado, para tomar unos mates y para compartir millones de risas (y también llantos!). Por las muchas escapadas llenas de carpas, sol, picaduras, diluvios y baleys.

A mis amigos Gu y Sofi, Sole y Nacho, y Manu y Rafa. Por invitarme a ser parte de sus familias con toda la naturalidad que trae el quererse y compartir tanto. Por hacerme “tía” y “madrina” de sus hijos hermosos.

A Flopy, por entenderme siempre taaaaaaaan bien!

A Lu, Ceci y Co (bola 8!) por estar desde el principio de la carrera compartiendo (más de cerca o más de lejos) tantas charlas y risas, llenas de delta, de río, de arañas y de proyectos delirantes (y no tanto!).

A Gu y Osk, por haberme transmitido, quizás sin darse cuenta, ese gustito por la ciencia y la investigación que ahora tengo tan incorporado.

A toda la gente del labo 63, 104 y 14 (ahora un poco más lejos), los de antes, los nuevos y los de siempre, por la re buena onda de todos los días. Por los almuerzos, las ayudas de todo tipo, las charlas locas y las tortas!

A Rori, Dani, Jime, Vani y Nahue!!!! Por compartir tantas horas juntos con tantas risas, mates (y tererés!) y caramelos! Por hacer que todo el tiempo acá adentro sea tanto más lindo y disfrutable.

A todooooos los que me ayudaron en el campo, que fueron unos cuantos! Por ponerse al hombro tantas trampas y ratones!

A Male, mi primer asistida!!! Por tantas horas persiguiendo ratones y enredando hilitos.

A todo el personal de Pre Delta, El Palmar y Otamendi por hacer posible este trabajo. Por toda la asistencia y buena onda en el campo, incluyendo la ayuda con las capturas, las sacadas del barro con tractor, los

viajes en lancha, los mates con facturas, los asados, y tantas otras cosas. Por hacer que el trabajo en el campo, no sólo sea posible, sino sea también tan disfrutable y divertido!

A Rick, Kriss, Amy, Kevin, Stella, Bill, Nick y Vinnie, de Estados Unidos, por recibirme tan abiertamente, hacerme reír tanto, y tomar mates conmigo. Por las horas en el campo y todas las cosas aprendidas.

A todos los docentes y trabajadores de esta facultad, por todo lo que aprendí y crecí acá adentro. Y, plageando a Sole Fernández, a todos ellos por trabajar por una educación pública, universal, libre y gratuita.

A mis viejos y hermanos, por estar siempre, siempre a mano. Por todo ese cariño que de tan presente y constante uno hasta se olvida que está (pero que es tan importante).

A todo el resto de la gente que me estuvo acompañando todos estos años: a mis amigos de hockey sub-acuático y del taller de Bea, a Anouki (por tantas charlas) y a unos cuantos otros que me estaré olvidando.

A Walter, por llegar justo para llenar el fin de esta etapa de alegría y de sol.

Capítulo 1. Introducción

Capítulo 1. Introducción

1.1. Introducción general

Dentro del orden Rodentia, las especies comensales, como las del género *Rattus* y *Mus*, que habitan ciudades alrededor del mundo, son las más conocidas popularmente (Lund, 1994; Feng y Himsworth, 2014). Sin embargo, los roedores constituyen el orden más diverso de los mamíferos, perteneciendo a este grupo más del 42% de las especies de mamíferos (Wilson y Reeder, 2005). Se los encuentra presentes en todos los continentes con excepción de la Antártida, ocupando todo tipo de ambientes, desde desiertos y estepas hasta selvas, incluyendo agro-ecosistemas y ciudades (Eisenberg, 1989; Wilson y Reeder, 2005; Vadell *et al.*, 2014). Las diversas especies de roedores cumplen un rol fundamental como presas de aves, reptiles y mamíferos (Andersson y Erlinge, 1977), entre los que también se encuentra el ser humano que actualmente consume una gran variedad de especies de roedores en todo el mundo (Fiedler, 1990; Khiem y Van Chien, 2003; Barragán *et al.*, 2007). Al ser los roedores en su mayoría herbívoros y granívoros, limitan el crecimiento de poblaciones vegetales, y también participan en la dispersión de semillas (Price y Jenkins, 1987). Algunas de sus especies también son consideradas bio-ingenieras por su rol en la estructuración del ambiente y en la disposición de recursos para otras especies (Jones *et al.*, 1996; Dickman, 2003).

Debido a su gran diversidad, al pequeño tamaño de la mayoría de sus especies, a la gran variedad de ambientes que habitan y a la acotada distribución geográfica de muchas de sus especies, los roedores constituyen uno de los órdenes menos conocidos entre los mamíferos (Lidicker, 1989; Patterson, 2000). Sólo entre 1992 y 1998, se describieron 57 especies nuevas de mamíferos neotropicales, de las cuales el 60% son roedores (Patterson, 2000). La gran diversidad de roedores genera también que el conocimiento de los mismos se encuentre muy desequilibrado, con familias y géneros ampliamente estudiados, mientras que de otros se desconocen la mayoría de los aspectos de su biología e incluso su taxonomía no está claramente definida. La mayoría de las especies que son plaga en agro-ecosistemas han sido ampliamente estudiadas alrededor del mundo, y de ellas se tiene un amplio conocimiento de su ecología, taxonomía, fisiología y parasitología (Singleton *et al.*, 1999; Aplin *et al.*, 2003; Singleton *et al.*, 2003; Brown *et al.*, 2010; Jacob y Tkadlec, 2010; Leirs *et al.*, 2010; Witmer y Proulx, 2010). Otras, en cambio, generalmente especies endémicas, o especies

que se encuentran actualmente en muy bajas abundancias debido a la reducción de su hábitat se encuentran pobremente estudiadas y sólo se las conoce a partir de la captura de unos pocos ejemplares (IUCN, 2014). Se estima que muchas de estas especies, incluso aquellas especies de las que no se tienen datos suficientes para evaluar su estatus de conservación, afrontan un serio peligro de extinción. A nivel mundial, el 17,5% de las especies de roedores se encuentran en riesgo de extinción o recientemente extintas (IUCN, 2014). En Argentina se reconocen 36 especies de roedores amenazados, de los cuales cuatro se encuentran en peligro crítico (Ceballos y Simonetti, 2002).

Algunas especies de roedores representan un riesgo sanitario por ser transmisoras de enfermedades al ser humano y a sus animales de cría. Algunos ejemplos de estas enfermedades son la peste bubónica, la leishmaniasis, la salmonelosis, la fiebre hemorrágica argentina, la leptospirosis y los síndromes pulmonar y renal por hantavirus (Meerburg *et al.*, 2009). Los patógenos transmitidos por roedores presentan dos mecanismos posibles de dispersión, un mecanismo directo y otro indirecto. En el mecanismo directo, el contacto con el patógeno se produce a través de mordidas, del consumo de alimentos o agua contaminada con heces de roedores, o de la inhalación de partículas contaminadas en suspensión. Este es el mecanismo de transmisión de las bacterias del género *Salmonella* (Meerburg y Kijlstra, 2007), responsables de la salmonelosis, del virus Junín, responsable de la fiebre hemorrágica argentina, y de los virus del género *Hantavirus*, agentes etiológicos de los síndromes renal y pulmonar por hantavirus. En el mecanismo indirecto, el roedor funciona como un amplificador del agente etiológico que es transmitido a través de un vector, generalmente un artrópodo (Meerburg *et al.*, 2009). La bacteria *Yersina pestis*, el agente etiológico de la peste bubónica que es transmitido por pulgas (Stenseth *et al.*, 2008), los flavivirus causantes de Encefalitis que son transmitidos por un mosquito (Dantas-Torres *et al.*, 2012), y los parásitos del género *Leishmania*, transmitidos por flebótomos y responsables de las distintas formas de Leishmaniasis (Desjeux, 2004) son algunos de los agentes etiológicos de enfermedades humanas transmitidos mediante este mecanismo.

Los roedores participan en los ciclos de transmisión de patógenos que afectan al ser humano en distintos tipo de ambientes, tanto en las grandes ciudades, como en áreas rurales y en ambientes silvestres (Meerburg *et al.*, 2009). En ambientes muy antropizados, los roedores comensales, como las especies *Rattus norvegicus*, *R. rattus* y *Mus musculus*, son generalmente las principales especies implicadas en la transmisión, como en el caso de *Y. pestis* en ciudades, o de *Salmonella* spp. en granjas avícolas y

porcinas (Meerburg y Kijlstra, 2007; Stenseth *et al.*, 2008; Meerburg *et al.*, 2009). En ambientes naturales, en cambio, los patógenos se mantienen y transmiten al ser humano a través de especies silvestres, generalmente nativas. Una de las principales diferencias entre estas dos situaciones está relacionada con las estrategias de control y prevención. En el primer caso las medidas de prevención suelen involucrar intentos de erradicación de la especie transmisora, ya que se trata de especies exóticas e invasoras. Un ejemplo de esto es el caso de la plaga en centros urbano, donde las ratas y ratones comensales son su principal reservorio (Stenseth *et al.*, 2008). Por otra lado, cuando se trata de especies silvestres nativas, al no desearse la erradicación de estas de sus ambientes naturales, las medidas de prevención deberían apuntar a tender a disminuir el contacto entre la especie reservorio y el ser humano (Young *et al.*, 1998).

El éxito de las medidas de prevención de enfermedades zoonóticas depende en gran medida del conocimiento ecológico y biológico que se tenga de las especies hospedadoras (Mills y Childs, 1998; Mills, 1999). Dicho conocimiento debe provenir de estudios a corto, mediano y largo plazo que permitan identificar las especies involucradas en la transmisión, determinar su distribución geográfica, registrar prevalencias de infección en las poblaciones afectadas, y comprender los mecanismos de transmisión y sus asociaciones con variables ambientales, entre otros (Mills, 1999). El estudio ecológico integral de los componentes del ciclo de transmisión nos permite predecir la respuesta de las enfermedades ante cambios climáticos, cambios del paisaje u otros cambios naturales o antropogénicos; predecir la dispersión de las enfermedades en el tiempo y en el espacio; e intentar manejar a largo plazo la relación entre los hospedadores y sus patógenos (Mills, 1999).

Los roedores sigmodontinos (Cricetidae, Sigmodontinae) son uno de los grupos de mamíferos más diversificados de Sudamérica, con más de 380 especies y 80 géneros descritos hasta el momento (Eisenberg, 1989; Pardiñas *et al.*, 2010b). En Argentina se conocen más de 35 géneros y alrededor de 100 especies, de las cuales 29 son consideradas endémicas (Ceballos y Simonetti, 2002). Los parques nacionales Islas de Santa Fe, en el centro-este de Santa Fe, Pre Delta en el centro-oeste de Entre Ríos, El Palmar en el centro este de la misma provincia, y la Reserva Natural Otamendi, en el norte de la provincia de Buenos Aires están ubicados dentro del área de distribución descrita de 13 especies de sigmodontinos. Debido a las diferencias en su abundancia actual y en la diversidad de ambientes que ocupan, el conocimiento de la ecología de estas especies es muy variado. Algunas de ellas, como *Calomys laucha* y *Akodon*

azarae por ser abundantes y ser características de agro-ecosistemas pampeanos, donde se han realizado numerosos estudios en ecología de roedores, han sido ampliamente estudiadas (Busch y Hodara, 2010; Polop y Suárez, 2010a). Otras en cambio, como *Bibimys torresi*, son prácticamente desconocidas para la ciencia (D'Elía *et al.*, 2005). A continuación se presenta una breve reseña de la distribución geográfica y los ambientes habitados por cada una de estas especies:

Akodon azarae (Fisher, 1819), conocida como ratón de campo, es una especie emblemática del pastizal pampeano. Se distribuye desde el sudeste de Brasil, Uruguay y Paraguay hasta el río Negro, y por el oeste hasta el centro de la provincia de La Pampa, San Luis, Córdoba y sureste de Santa Fe. Es una especie ampliamente distribuida en pastizales naturales, comunidades ribereñas, bordes de campos cultivados, estepas, así como en baldíos, basurales y terraplenes de ferrocarril en áreas urbanas y suburbanas. Por su adaptación a distintos tipos de ambientes y tolerar un amplio rango de temperatura y humedad se la conoce como una especie generalista (Gómez Villafañe *et al.*, 2005; Pardiñas *et al.*, 2010b).

Bibimys torresi (Massoia, 1979), o ratón de hocico rosado, es una especie rara clasificada como casi amenazada de acuerdo a la Lista Roja de Especies Amenazadas (IUCN, 2014). Sus poblaciones se encuentran muy fragmentadas y su distribución se encuentra actualmente restringida al sector isleño del bajo delta del Paraná. Los pocos registros que se tienen de ella le atribuyen hábitos fosoriales y una estrecha relación con el agua, asociándola a ceibales, pastizales peri-selváticos, espadañales y pajonales (Gómez Villafañe *et al.*, 2005; Pardiñas *et al.*, 2010b).

Deltamys kempfi (Thomas, 1917), conocido como ratón del delta o isleño, se distribuye en el sudeste de Brasil, Uruguay, y en Argentina, en el sector del delta del Paraná y localidades ribereñas rioplatenses hasta los 35°S. Habita pajonales y cortaderas de zonas costeras e inundables. También se lo ha capturado en ambientes de transición entre selva marginal y pastizal pampeano (Gómez Villafañe *et al.*, 2005; Pardiñas *et al.*, 2010b).

Oxymycterus rufus (Fischer, 1814), u hocicudo rojizo, se distribuye desde el sudeste de Brasil, este de Paraguay, Uruguay y centro-este de Argentina, desde Misiones hasta las cercanías de Bahía Blanca, y por el oeste hasta el centro-sur de Córdoba y San Luis, y sur de Santa Fe. Habita pastizales húmedos con cobertura vegetal densa y elevada, en sitios húmedos o en las cercanías de cuerpos de agua (Gómez Villafañe *et al.*, 2005; Pardiñas *et al.*, 2010b).

Scapteromys aquaticus (Thomas, 1920), conocida como rata acuática o rata de pajonal, ha sido registrada mayormente en totorales y en pajonales altos, en terrenos bajos y anegadizos del delta del Paraná y el litoral rioplatense en la provincia de Buenos Aires (Gómez Villafañe *et al.*, 2005; Pardiñas *et al.*, 2010b). Su zona de distribución abarca el centro este de Argentina, en las eco-regiones Campos y Malezales, Chaco Húmedo, Delta e Islas del Paraná, Espinal, Esteros del Iberá y Pampa, Paraguay y el centro-oeste de Uruguay (Gómez Villafañe *et al.*, 2005; Pardiñas *et al.*, 2010b; Massa *et al.*, 2013).

Holochilus brasiliensis (Desmarest, 1819), rata colorada o rata nutria, es una especie anfibia que habita zonas húmedas ocupando cuerpos de agua dulce, tanto lénticos como lóticos y pajonales asociados a esos cuerpos de agua. Se distribuye por el sudeste de Brasil, Uruguay y centro este de Argentina (en las eco-regiones Campos y Malezales, Chaco Húmedo, Delta e Islas del Paraná, Espinal, Esteros del Iberá, Pampa y Paranaense) (Gómez Villafañe *et al.*, 2005; Pardiñas *et al.*, 2010b; Massa *et al.*, 2013).

Holochilus chacarius (Thomas, 1906), conocida como rata nutria chaqueña, habita ambientes ribereños y zonas inundables (Gómez Villafañe *et al.* 2005), su zona de distribución es Paraguay y noreste de Argentina (eco-regiones Chaco Húmedo, Chaco Seco, Delta e Islas del Paraná, Espinal, Pampa y Yungas) (Voglino *et al.*, 2004; Gómez Villafañe *et al.*, 2005; Pardiñas *et al.*, 2010b; Massa *et al.*, 2013).

Oligoryzomys flavescens (Waterhouse, 1837), colilargo chico o del plata, habita sabanas, bosques no muy densos, pastizales y matorrales. Se lo asocia a cuerpos de agua y a zonas húmedas. Es muy común en agro-ecosistemas pampeanos, donde suele establecerse en ambientes lineales poco perturbados (bordes y terraplenes ferroviarios), aunque también puede encontrarse cerca de las viviendas en ambientes urbanos y rurales (Gómez Villafañe *et al.* 2005). Su zona de distribución abarca el este de Paraguay, el sudeste de Brasil, Uruguay y desde el norte al centro sur de Argentina (eco-regiones Campos y Malezales, Chaco Húmedo, Chaco Seco, Delta e Islas del Paraná, Espinal, Esteros del Iberá, Montes de Llanuras y Mesetas, Pampa, Paranaense y Yungas) (Gómez Villafañe *et al.*, 2005; Pardiñas *et al.*, 2010b; Massa *et al.*, 2013)

Oligoryzomys nigripes (Thomas, 1917), conocido como colilargo grande o selvático presenta una amplia distribución, ocupando el litoral platense de la provincia de Buenos Aires, el Delta del Paraná, las provincias de Corrientes, Chaco, Formosa, Misiones, Santa Fe, todo Uruguay, Paraguay oriental y el litoral atlántico de Brasil. Habita pastizales, esterros, bosques riparios, espinales abiertos y arbustales. También en

tierras bajas inundables con estrato boscoso-arbustivo y con abundantes enredaderas (Gómez Villafañe *et al.*, 2005; Pardiñas *et al.*, 2010b).

Calomys laucha (Fischer, 1814), laucha o ratón de campo, es junto con *A. azarae* uno de los sigmodontinos de mayor abundancia dentro de la región pampeana en los agro-ecosistemas del nordeste de la provincia de Buenos Aires, registrada tanto en campos de cultivos como en pasturas naturales (Mills *et al.* 1991; Hodara 1998). La distribución de esta especie incluye el sur centro de Bolivia, norte y centro este de Argentina (Gómez Villafañe *et al.*, 2005; Barquez *et al.*, 2006; Pardiñas *et al.*, 2010b).

Calomys musculus (Thomas, 1913) presenta una amplia distribución que se extiende por las tierras bajas al este de los Andes desde Paraguay y Bolivia hasta la Patagonia. Habita bordes de campos cultivados, pastizales, estepas arbustivas y hábitats urbanos y periurbanos como baldíos, basurales y terraplenes de ferrocarril (Gómez Villafañe *et al.*, 2005; Barquez *et al.*, 2006; Pardiñas *et al.*, 2010b).

Calomys callidus (Thomas, 1916), conocida como laucha vespertina mesopotámica, habita pastizales, palmares y plantaciones de eucaliptos. Se encuentra distribuida en el centro este de Argentina, este de Paraguay (Gómez Villafañe *et al.*, 2005; Barquez *et al.*, 2006; Bonvicino *et al.*, 2010; Pardiñas *et al.*, 2010b).

Reithrodon typicus (Waterhouse, 1837), o rata conejo, presenta una zona de distribución que abarca las provincias de Entre Ríos y Corrientes (incluyendo las eco-regiones Delta e Islas del Paraná, Espinal y Pampa) en el centro este de Argentina, Uruguay y el extremo sur de Brasil. Se la ha encontrado habitando praderas herbáceas, pero existen pocos registros para esta especie en Argentina por lo que es poco lo que se conoce de su ecología (Barquez *et al.*, 2006; Pardiñas *et al.*, 2010b; Massa *et al.*, 2013).

En Argentina, algunas especies de roedores sigmodontinos son transmisores de hantavirus, virus causantes del Síndrome Pulmonar por Hantavirus (SPH), una enfermedad cardio-pulmonar severa que afecta a seres humanos (Singleton *et al.*, 2003; MacNeil *et al.*, 2011). El SPH se caracteriza por presentar un cuadro febril con mialgias, cefalea, tos y vómitos, que puede evolucionar en pocos días hacia una dificultad respiratoria grave seguida de muerte (Jenison *et al.*, 1995; Mir, 2010). Los roedores no son aparentemente afectados por el virus, y la transmisión al ser humano se produce principalmente a través de la inhalación de aerosoles liberados en las heces y orina de animales infectados, o por contacto directo con estos (Young *et al.*, 1998). Fuera de las células vivas los hantavirus no permanecen vivos durante mucho tiempo, y son

sensibles a la mayoría de los desinfectantes (ej: lavandina y detergente) y a la radiación ultravioleta (Kraus *et al.*, 2005). Hasta el momento no se han desarrollado vacunas ni tratamientos preventivos para el SPH, por lo que la prevención es la principal herramienta con la que se cuenta para evitar la enfermedad (MacNeil *et al.*, 2011).

Las especies de sigmodontinos reservorios de virus causantes de SPH en la Argentina son *O. longicaudatus*, *O. chacoensis*, *O. flavescens*, *O. nigripes* y *C. callosus* (Levis *et al.*, 1997; Levis *et al.*, 1998; Gonzalez Della Valle *et al.*, 2002; Levis *et al.*, 2004; Padula *et al.*, 2007; Palma *et al.*, 2012). Por otro lado, se encontraron en Argentina dos especies de sigmodontinos que presentan genotipos de hantavirus que hasta el momento no han sido asociados con casos humanos: *Necromys obscurus* (asociado al genotipo Maciel) y *Akodon azarae* (asociado al genotipo Pergamino) (Palma *et al.*, 2012). Estudios en zonas donde se presentaron casos humanos mostraron una seroprevalencia de hantavirus en roedores que varió entre 1,5 y 40%, dependiendo de la especie y el lugar (Calderón *et al.*, 1999; Cantoni *et al.*, 2001; Gonzalez Della Valle *et al.*, 2002; Vadell *et al.*, 2011).

En Argentina, el SPH cobró notoriedad en la primavera de 1996 a raíz de una serie de casos con alta tasa de mortalidad ocurridos en las localidades de El Bolsón y San Carlos de Bariloche, en la provincia de Río Negro (Lazaro *et al.*, 2000). Entre 1995 y 2009 más de 1000 casos de SPH fueron registrados en el país, con una letalidad de alrededor del 30% (Bellomo *et al.*, 2009). Los casos de SPH se concentran en cuatro regiones: a) noroeste (en las provincias de Salta, Jujuy y Tucumán), b) centro (en Buenos Aires, Córdoba, Santa Fe y Entre Ríos), c) patagonia (en Neuquén, Chubut, Río Negro y Santa Cruz), y d) noreste (Misiones) (Bellomo *et al.*, 2009; Martinez *et al.*, 2010; Ministerio de Salud, 2011). La región del noroeste y del centro son las que registran mayor cantidad de casos al año, siendo las provincias de Salta y Buenos Aires, respectivamente, las provincias más afectadas. En la región de cuyo no se han registrado casos humanos (Ministerio de Salud, 2011) ni se ha detectado la circulación del virus hasta el momento.

Uno de los lugares donde se favorece el contacto entre los roedores silvestres y el ser humano son las reservas y parques naturales debido al constante afluente de visitantes que reciben. Esto se puso en evidencia con la aparición en los últimos años de tres casos humanos, dos de los cuales fueron fatales, ocurridos en el Parque Nacional Calilegua (2007), en el Parque Nacional El Palmar (2007) y en el Parque Nacional Islas de Santa Fe (2008). Debido a que se tienen escasos registros sobre las especies de

roedores presentes en áreas protegidas, es importante realizar una descripción de las comunidades de roedores, identificando las especies presentes y estudiando su dinámica, así como también la dinámica del sistema virus-roedor en cada población estudiada.

En el año 2008, luego de la ocurrencia del caso de SPH en el Parque Nacional El Palmar, la Administración de Parques Nacionales mostró interés en que el Laboratorio de Ecología de Poblaciones (FCEN-UBA) y el Laboratorio de Hantavirus del INEI ANLIS “Dr. Carlos G. Malbrán” realicen los estudios necesarios para recaudar dicha información ecológica y parasitológica. A su vez, este estudio se vio favorecido por la existencia de un convenio entre la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y la entidad de Parques Nacionales (Expediente n° 00448523). De este modo, los conocimientos que se generaron tienen un fin básico de conocimiento y un fin aplicado inmediato en caso de ser necesario tomar medidas de control.

El objetivo general de este trabajo es estudiar la comunidad de pequeños roedores, su dinámica poblacional y la dinámica del sistema hantavirus-roedor en los parques nacionales Pre Delta (Entre Ríos), Islas de Santa Fe (Santa Fe) y El Palmar (Entre Ríos) y de la Reserva Natural Otamendi (Buenos Aires).

1.3. Estructura de la tesis

Esta tesis se encuentra organizada en cuatro capítulos. En el primer capítulo se presenta información introductoria sobre roedores, incluyendo aspectos de su ecología, enfermedades que transmiten al ser humano, medidas de prevención, y especies encontradas en el área de estudio. En el capítulo 2 se describe el estudio ecológico de la comunidad de roedores, el área de estudio incluyendo características de sus ambientes más representativos, la dinámica poblacional de las especies encontradas y el uso de hábitat a macro y micro escala en tres áreas naturales protegidas del centro-este de Argentina. En el capítulo 3 se desarrolla el estudio de la dinámica del sistema hantavirus-roedor, en el que se describe la seroprevalencia de hantavirus en cada ambiente y especie, y se buscan los factores que determinan la infección tanto a escala poblacional como individual. En el capítulo 4 se presenta la discusión general e integración de los principales resultados, la relevancia que tienen estos para el conocimiento de la ecología de roedores, y sus implicancias en la prevención del Síndrome Pulmonar por Hantavirus.

Capítulo 2. Uso de hábitat y dinámica espacio-temporal de la comunidad de roedores en áreas naturales protegidas

Capítulo 2. Uso de hábitat y dinámica espacio-temporal de la comunidad de roedores en áreas naturales protegidas

2.1. Introducción

Múltiples factores bióticos y abióticos actúan en conjunto modelando la distribución y abundancia de especies animales, y por lo tanto, el estudio de un único factor resulta insuficiente para entender a qué responden las estructuras de las poblaciones, los ensambles de especies y las comunidades (Polis, 1994). Estos factores influyen sobre la distribución de los organismos: a escala global establecen los límites de la distribución geográfica de las especies, mientras que a escala local producen un uso no aleatorio del espacio por parte de los individuos (Busch y Hodara, 2010). Los factores que más contribuyen a determinar la distribución geográfica de una especie son, juntos con los factores históricos, las características físicas y químicas del medio, particularmente la temperatura y la humedad, y los requerimientos propios de cada especie (Begon *et al.*, 1987). El clima opera en los organismos tanto directamente, provocando cambios fisiológicos en los procesos metabólicos y reproductivos de los individuos, como indirectamente, provocando cambios en el ecosistema que repercuten en la disponibilidad de alimento y refugio (Stenseth *et al.*, 2002). Los efectos indirectos se producen fundamentalmente a través de las interacciones entre los distintos niveles de las cadenas tróficas. Por ejemplo, un aumento en las precipitaciones puede ocasionar un aumento en la productividad vegetal que puede generar, a su vez, un aumento en la abundancia de los consumidores primarios.

El estudio del crecimiento y la declinación de algunas poblaciones, o la oscilación alrededor de una densidad promedio en conjunto con su asociación con variables ambientales nos acercan al entendimiento de las reglas o principios generales que los gobiernan (Berryman, 1999). Los cambios en abundancia pueden responder tanto a factores denso-dependientes como también a fenómenos denso-independientes, a veces ocasionales y al azar. El concepto de regulación implica la existencia de una densidad media aproximada alrededor de la cual una población fluctúa (Turchin, 1995).

La teoría de historias de vida estudia las diferentes inversiones en crecimiento, reproducción y supervivencia que definen las estrategias de vida de un organismo (Dobson y Oli, 2007). Su estudio busca explicar diferencias en las estrategias de

historias de vida tanto entre especies como entre poblaciones de la misma especie. En un enfoque interespecífico se debe considerar la limitante impuesta por el diseño del organismo, que es distinto para cada especie. Sin embargo, en el caso de un enfoque intraespecífico, esta limitación pierde importancia debido al alto grado de historia evolutiva en común entre poblaciones de la misma especie (Read y Harvey, 1989; Stearns, 1992). Por lo tanto, la existencia de estrategias de historia de vida distintas para una misma especie estaría reflejando la forma en la que las poblaciones responden y se adaptan a cambios en el ambiente (Dobson y Murie, 1987; Dobson y Oli, 2007).

El uso que hacen los individuos del espacio es un factor determinante del éxito reproductivo y la supervivencia de un individuo. El hábitat se caracteriza por proveer recursos como alimento, refugio, sitios de nidificación, parejas, por presentar depredadores, competidores, parásitos, patógenos, y por poseer determinadas condiciones que pueden ser más o menos favorables para la especie (Rosenzweig, 1981; Morris, 1987b; Busch y Hodara, 2010). Esto genera que un hábitat pueda ser favorable desde el punto de vista de las condiciones y disponibilidad de recursos pero ser desfavorable por la presencia de predadores o competidores (Fretwell, 1972). El estudio del uso y selección del hábitat nos acerca a la comprensión de las causas que determinan la abundancia y distribución espacial de los organismos. El término uso de hábitat puede ser definido como la presencia o la abundancia de individuos de una especie en un conjunto de ambientes. Vinculado a esto, podemos definir al macro hábitat de un organismo como el área mínima en la cual un individuo establece su área de acción (Morris, 1987a). La selección de hábitat, por otra parte, describe un fenómeno comportamental individual que involucra la elección por parte de un organismo entre opciones que conoce y que están disponibles dentro de su área de acción (Busch y Hodara, 2010). Este proceso suele ocurrir a escala de micro hábitat, el cual puede ser definido en función de aquellas variables ambientales que afectan directa o indirectamente el comportamiento de un individuo, determinando aquellas porciones de su área de acción que utilizará más intensamente (Morris, 1987a).

Las especies de pequeños roedores se caracterizan por presentar grandes fluctuaciones en sus abundancias poblacionales. Estas fluctuaciones son generalmente de dos tipos, una típicamente estacional y otra interanual, que se presenta más o menos definida de acuerdo a la especie. Las fluctuaciones estacionales están vinculadas a cambios en los recursos y condiciones ambientales, en especial en latitudes alejadas del ecuador (Fretwell, 1972; Begon *et al.*, 1987; Vadell *et al.*, 2014). Cuando las

condiciones climáticas son desfavorables, como en el caso del invierno, las bajas temperaturas y las heladas influyen en la abundancia de pequeños roedores, en forma directa, incrementando su mortalidad, y en forma indirecta reduciendo la disponibilidad de alimento, refugio y sitios de nidificación (Bonaventura *et al.*, 1991; Mills *et al.*, 1991; Cittadino *et al.*, 1994). Este patrón se observa principalmente en roedores que habitan áreas naturales o rurales, ya que los roedores que habitan ambientes urbanos suelen presentar reproducción continua, debido a que la temperatura y el alimento fluctúan de manera más amortiguada a lo largo del año (Gómez Villafañe y Busch, 2007; Vadell *et al.*, 2014). Por lo tanto, la época reproductiva de los roedores en ambientes silvestres de clima templado se encuentra sincronizada con las estaciones del año, comenzando generalmente en primavera y finalizando en otoño (Busch y Kravetz, 1992b; Mills *et al.*, 1992; Andreo *et al.*, 2009). Mientras que las razones generales subyacentes a los cambios estacionales son relativamente bien comprendidas y similares para las distintas especies, los factores y mecanismos que regulan las fluctuaciones interanuales no se comprenden en su totalidad y parecen diferir entre especies y ambientes (Polop y Suárez, 2010b).

Algunas especies se caracterizan por ser capaces de hacer uso de hábitats diversos (especies generalistas), presentando así una amplia área de distribución, mientras que otras sólo utilizan hábitats específicos (especies especialistas) debido a que tienen una menor tolerancia a ciertas condiciones bióticas y/o abióticas (Busch y Hodara, 2010). Dentro de las zonas determinadas por la distribución geográfica de cada especie, se encuentran variaciones en las condiciones a una escala menor que permiten el uso diferencial de hábitats por las distintas especies que coexisten, ya sea por sus diferentes requerimientos o por competencia interespecífica (Busch y Hodara, 2010).

Numerosos trabajos sobre uso y selección de hábitat han resaltado la importancia de la vegetación en la determinación de las características de la comunidad de pequeños roedores en el centro-este de Argentina, como la abundancia y distribución espacial y temporal de sus poblaciones (Busch *et al.*, 1997; Suárez y Bonaventura, 2001; Hodara y Busch, 2010). Sin embargo, la mayoría de estos trabajos fueron realizados en agroecosistemas y poco se conoce de los factores ambientales que influyen sobre la abundancia y distribución de pequeños roedores en áreas naturales.

El conocimiento acerca de la distribución espacial y temporal de los organismos permite comprender las condiciones y recursos específicos necesarios para cada especie y las interacciones de cada especie con su ambiente. Asimismo, el estudio de los

parámetros demográficos y reproductivos y de los efectos que distintas características ambientales tienen sobre éstos permite conocer y predecir el comportamiento de una población, así como también prever cómo la ocurrencia de un determinado cambio en el ambiente afectaría su dinámica.

Los objetivos particulares de este capítulo son:

- Determinar la composición de especies de pequeños roedores presentes en los distintos ambientes dentro de las áreas naturales estudiadas.
- Calcular la abundancia relativa de dichas especies en cada ambiente y época del año.
- Determinar la riqueza de pequeños roedores en los distintos ambientes
- Determinar la época reproductiva de cada especie en las áreas de estudio.
- Estudiar el uso y la selección de hábitat de las distintas especies de sigmodontinas.

2.2. Materiales y métodos

2.2.1. Área de estudio

El área de estudio de este trabajo comprende tres áreas naturales protegidas del centro-este de Argentina. Estas son el Parque Natural Pre Delta (Entre Ríos) en conjunto con dos islas del Parque Nacional Islas de Santa Fe (Santa Fe), el Parque Nacional El Palmar (Entre Ríos), y la Reserva Natural Otamendi (Buenos Aires; figura 2.1). Las dos islas del Parque Nacional Islas de Santa Fe se estudiaron en conjunto con el Parque Nacional Pre Delta debido a su cercanía y a que, debido a la reciente formación del primero, depende de la administración y el personal del Parque Nacional Pre Delta para su funcionamiento. Las tres áreas protegidas estudiadas reciben un constante afluente de visitantes que llegan tanto de los alrededores como de puntos alejados del país y del extranjero. Estas tres áreas protegidas dependen de la Administración de Parques Nacionales (APN).

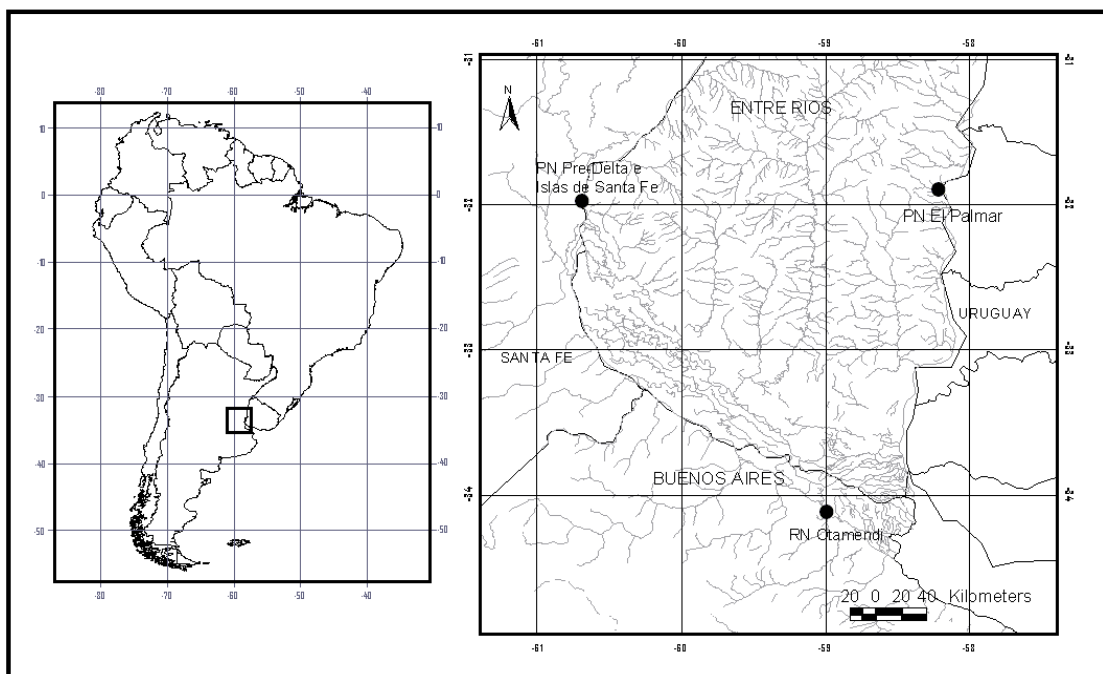


Figura 2.1. Ubicación del área de estudio dentro de Argentina (izquierda) y de las tres áreas naturales en las provincias de Buenos Aires y Entre Ríos (derecha).

2.2.1.i. Parques Nacionales Pre Delta e Islas de Santa Fe

Los parques nacionales Pre Delta ($32^{\circ}07'S$, $60^{\circ}38'O$) e Islas de Santa Fe ($32^{\circ}25'S$, $60^{\circ}47'O$) están ubicados en la llanura aluvial del río Paraná (Figura 2.1), formando parte de la eco-región denominada Islas y Delta del Paraná (Brown y Pacheco, 2006). El Parque Nacional Pre Delta está ubicado en el departamento de Diamante, en el centro-oeste de la provincia de Entre Ríos. Fue creado en el año 1991 y cuenta con una superficie total de 2.458 hectáreas. Está conformado por un área continental y un área de islas (Figura 2.2). Sus ambientes principales son las selvas en galería, los pajonales y los bosques mixtos. Recibe alrededor de 6.000 visitantes al año (Sistema Federal de Áreas Protegidas).

Unos meses después de que se comenzó el estudio en el Parque Nacional Pre Delta, falleció una persona que habitaba una isla cercana al parque al contraer SPH. Debido a ello y a su cercanía al parque Pre Delta (40 minutos de navegación) se decidió incluir a la isla Campo Rico y a la isla La Gallina en el estudio. En ese momento estas islas formaban parte del proyecto de creación del primer parque nacional de Santa Fe, el Parque Nacional Islas de Santa Fe, que fue finalmente creado en 2010. El parque está ubicado en el delta medio del Río Paraná ($32^{\circ}25'S$, $60^{\circ}47'O$), a 25 kilómetros de la ciudad de Gaboto (Santa Fe; Figura 1.2) y abarca 4.960 hectáreas distribuidas en ocho

islas. Debido a su reciente creación, la entrada al público aún no está habilitada y depende del personal del Parque Nacional Pre Delta para su funcionamiento. Debido a que cuando se comenzó el estudio no eran aún dos parques y a su dependencia administrativa y de gestión, se analizaron en forma conjunta, por lo que de aquí en adelante me referiré a estos dos parques como una misma área y lo haré bajo el nombre “Pre Delta e Islas”.

El área de Pre Delta e Islas tiene un clima templado-cálido húmedo (Kottek *et al.*, 2006), con temperaturas medias en verano de 23°C (con máximas superiores a los 40°C) y en invierno de 13°C (con eventuales heladas). El régimen pluviométrico varía entre 800 y 1.020 milímetros anuales, con precipitaciones concentradas entre enero y mayo (Rainer Cinti, 2005). El patrón hidrológico corresponde con un régimen pulsátil anual de inundación. La época de estiaje (bajante) se produce en agosto-septiembre, mientras que el pulso de inundación suele darse sobre fines del verano a principios del otoño (Neiff, 1999). La morfología del área es el resultado del accionar de una compleja dinámica hidrológica en la que intervienen diversos procesos fluviales que modelaron los bancos, islas y meandros del río Paraná y que confieren al área una alta variedad de ambientes (Malvárez y Malvárez, 1999; Franceschi *et al.*, 2010; Marchetti y Aceñolaza, 2011). La presencia del corredor fluvial del río Paraná permitió, además, la penetración de especies del linaje subtropical, chaqueño y paranaense, enriqueciendo la diversidad de flora y fauna de la zona (Quintana y Bó, 2010). Se conforma así un espectro de distintas comunidades vegetales, que es propio de esta región, donde predominan los ecosistemas de humedal debido a la importancia de las inundaciones (Malvárez y Malvárez, 1999).

Entre los ambientes encontrados en la zona se destacan los siguientes por ser los más representativos (Aceñolaza *et al.*, 2005):

- Bosque y pastizal de barranca: presenta especies tanto de la llanura de inundación propiamente dicha como especies del Espinal. Por su altura sobre el nivel del mar, es el único ambiente que no es alcanzado por las grandes crecientes. El bosque, alto y con densa cobertura vegetal, tiene una gran diversidad de especies arbóreas entre las que se destacan el viraró (*Ruprechtia laxiflora*), el canelón (*Myrsine laetevirens*), el ombú (*Phytolacca dioica*), el guaraniná (*Bumelia obtusifolia*), el arrayán (*Myrcianthes cisplatensis*), el ubajay (*Hexaclamys edulis*) y el ñangapirí (*Eugenia uniflora*) (Aceñolaza *et al.*, 2003; Aceñolaza *et al.*, 2008; Alonso,

2008). Su estrato más bajo está altamente degradado por sobre-pastoreo, y se encuentra invadido por especies leñosas exóticas como el ligustro (*Ligustrum lucidum*), la mora (*Morus* spp.), el paraíso (*Melia azederach*) y la morera de papel (*Broussonetia papyrifera*). El pastizal, por su parte, es muy rico en especies vegetales, con numerosas especies de gramíneas y latifoliadas y con dominancia de unas sobre otras dependiendo del grado de cobertura vegetal (Aceñolaza *et al.*, 2008). Dentro del área de Pre Delta e Islas, el bosque de barranca (Barranca; Figura 1.2) es el ambiente con menor representación (Aceñolaza *et al.*, 2005). Este ambiente estaba incluido en el diseño del muestreo pero a partir de febrero de 2009 se interrumpió su estudio debido al bajo número de capturas y a la incorporación de las islas Gallina y Campo Rico. No se incluyen los resultados en este trabajo.

- Selva en galería: se trata de bosques que se encuentran en los albardones de las márgenes de ríos y arroyos o en albardones internos, y varían en su diversidad vegetal de acuerdo a la altura del albardón. Algunas selvas en galería están constituidas mayormente por sauces (*Salix humboldtiana*), pero las hay también mixtas, en conjunto con alisos de río (*Tessaria integrifolia*). Acompañan con baja frecuencia otras especies como sangre de drago (*Croton urucurana*), canelón (*Myrsine laetevirens*) y ceibo (*Eritrina crista-galli*). En los albardones internos pueden encontrarse también bosques simples de timbó blanco (*Albizia inundata*), curupí (*Sapium haemospermum*) y ceibo (*E. crista-galli*). El estrato arbustivo y herbáceo es rico en especies con *Lippia alba*, *Urera aurantiaca*, *Aspilla silphioides* y *Cestrum guaraniticum* entre otras. Las comunidades que se encuentran en los albardones más altos presentan la mayor riqueza específica de las islas, ya que en ellas se conjugan especies típicas de los bosques de albardones marginales con ejemplares de laurel de río (*Nectandra angustifolia*), timbó blanco (*Albizia inundata*), ingá (*Inga verna*), canelón (*Myrsine laetevirens*) y más de 40 especies de sotobosque. Los bosques de albardones internos bajos son generalmente monoespecíficos de curupíes (*Sapium haemospermum*) o timbós blancos (*Albizia inundata*) con un sotobosque dominado por serrucheta (*Eryngium* spp.) (Aceñolaza *et al.*, 2005; Aceñolaza *et al.*, 2008; Alonso, 2008). La selva en galería es el ambiente más representado del área Pre

Delta e Islas. En esta tesis este ambiente se estudió en cuatro sitios: un bosque mixto del albardón no insular (bosque continental), la selva en galería del albardón marginal del arroyo La Azotea (“Selva en galería”) y las islas La Gallina y Campo Rico en la Isla Campo Rico (Figura 1.2).

- Arbustos y herbáceas altas de media loma: se encuentra en la porción más alta de las medias lomas, limitando con los bosques de los albardones. Incluyen los pajonales dominados por paja de techar (*Panicum prionitis*) y cortadera (*Cortaderia selloana*), los arbustales de carpinchera (*Mimosa pigra*), los chilcales de *Baccharis* spp. y los arbustales de vara negra (*Sesbania virgata*). Estos arbustales son comunidades muy variables en su composición específica y por lo general constituyen estadios de colonización de áreas degradadas por pastoreo e incendios, actividades antrópicas muy frecuentes en las islas antes de declararse estas áreas naturales protegidas (Aceñolaza *et al.*, 2008; Alonso, 2008). En esta tesis, se estudió este ambiente en una zona de pajonal (“Pajonal”) y en las márgenes de una laguna (“Laguna”) en el sector no insular del área de estudio. También está representado en las medias lomas de “La Gallina”, “Campo Rico” y “Selva en galería” (Figura 1.2).
- Herbáceas bajas: corresponde al área más baja las inmediaciones de las lagunas en el interior de las islas, y al área que queda expuesto durante los períodos de bajante del río. Es el área con mayor dinamismo ya que alterna períodos de inundación y tierra firme que impiden la instalación del pajonal o la subsistencia de plantas acuáticas sumergidas o flotantes. Son áreas colonizadas por *Alternanthera philoxeroides*, *Ludwigia peploides*, *Paspalum* spp., *Polygonum* spp. e *Hydrocotyle bonariensis* entre otras (Aceñolaza *et al.*, 2008; Alonso, 2008). Este ambiente está representado en los sectores más bajos de “La Gallina”, “Campo Rico” y “Selva en galería” (Figura 2.2).

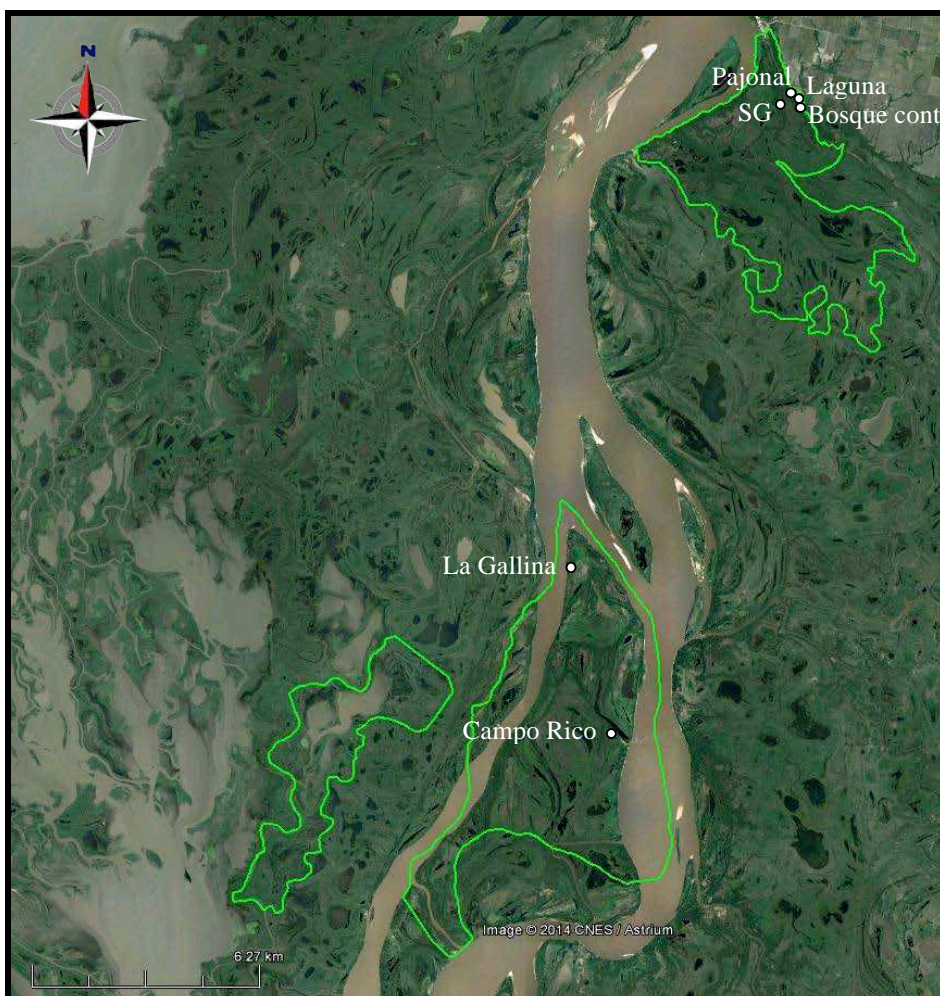


Figura 2.2. Ambientes estudiados en el área Pre Delta e Islas: La Gallina, Campo Rico, selva en galería (SG), bosque continental (Bosque cont.), pajonal, laguna. Se muestran en verde los límites de los parques nacionales Pre Delta (arriba) e Islas de Santa Fe (abajo). Imagen obtenida de Google Earth.

2.2.1.ii. Parque Nacional El Palmar

El Parque Nacional El Palmar ($31^{\circ}53'S$, $58^{\circ}16'O$; en adelante “El Palmar”) está ubicado en el departamento de Colón, en el centro-este de la provincia de Entre Ríos (Figura 2.1). Fue creado en 1966 con el objetivo de proteger las extensas sabanas de *Butia yatay* conocidas como El Palmar Grande de Colón, que estaban siendo intensamente modificadas por la actividad ganadera y minera. El Palmar limita al este con el río Uruguay y está surcado por varios arroyos, entre los cuales los más importantes son el arroyo El Palmar y el arroyo Los Loros (Figura 2.3). Con una superficie total de 8.500 hectáreas pertenece a la eco-región de Pampa, sub-región Pampa Mesopotámica (Bilenca y Miñarro, 2004; Brown y Pacheco, 2006). Tiene un

clima templado-calido húmedo (Kottek *et al.*, 2006) con una temperatura media en verano de 25°C (con máximas que rondan los 40°C) y en invierno de 11°C (con heladas eventuales). Las precipitaciones se encuentran alrededor de los 1400mm anuales, con picos en el verano (Rainer Cinti, 2005).

Se reconocen los siguientes ambientes predominantes (Ciccero y Balabusic, 1994):

- **Palmar:** es un ambiente caracterizado por la presencia de palmeras de *B. yatay* altas, con baja densidad de especies leñosas arbustivas asociadas, y con un estrato herbáceo denso o semi-denso dominado por los pastos *Schizachyrium microstachyum*, *Bromus auleticus*, las hierbas *Monnina cuneata*, *Plantago brasiliensis* y el sub-arbusto *Croton laureltyanus*. Los palmares se ubican generalmente alrededor de las cabeceras de cañadas afluentes de los arroyos, asociado a suelos bien drenados con depósitos de arena. De acuerdo a la densidad de los estratos arbóreo y arbustivo, se los clasifica en ralos (semi-densos) y abiertos (Ciccero y Balabusic, 1994; Ruiz Selmo *et al.*, 2007; Batista *et al.*, 2014). En esta tesis se estudió un sector de palmar semi-denso al que se denominó “Palmar ralo”.
- **Palmar-arbustal (o palmar denso):** es un ambiente constituido por árboles bajos que pueden presentarse tanto aislados como en manchones densos dominados por individuos jóvenes de *B. yatay* acompañados por algunos árboles nativos como *Sapium haematospermum* y *Schinus longifolius*. El estrato intermedio está dominado por los arbustos del género *Baccharis* y *Acanthostyles buniifolius*, a los que frecuentemente se agregan especies arbóreas como *Hexachlamys edulis*, *Allophylus edulis*, *Guettarda uruguensis* y *Maytenus ilicifolia*. El estrato herbáceo es relativamente continuo, dominado principalmente por diversas especies de pastos, entre las cuales la más abundante es *B. auleticus*. Los palmares-arbustales están ubicados en interfluvios primarios o partes altas de interfluvios secundarios (Ruiz Selmo *et al.*, 2007; Batista *et al.*, 2014). Este ambiente se relevó en un sector al que denominamos “Palmar-arbustal”.
- **Arbustal:** se trata de una estepa gramínea-arbustiva compuesta principalmente por individuos de *Baccharis dracunculifolia* y *B. articulata* en baja densidad, con la presencia aislada de alguna palmera o árbol bajo. El

estrato herbáceo es típicamente discontinuo y está dominado por los pastos *Trachypogon spicatus*, *Schizachyrium microstachyum*, *Schizachyrium salzmannii* y por el arbusto bajo *B. rufescens*. Esta comunidad aparece restringida a afloramientos naturales de arenisca y artificiales de canto rodado expuestos por la explotación minera, ubicados en interfluvios secundarios y en terrazas altas de los arroyos (Ciccero y Balabusic, 1994; Batista *et al.*, 2014). Se estudió este ambiente en un sector al que denominamos “Arbustal”.

- Selva en galería: se desarrolla a lo largo de las márgenes del río Uruguay y de los arroyos afluentes, como el arroyo El Palmar. Entre las leñosas predominan mirtáceas nativas pero es común también la presencia de exóticas como el ligustro (*Ligustrum lucidum*) y el paraíso (*Melia azedarach*) (Ruiz Selmo *et al.*, 2007). Entre las especies nativas se encuentran *Pouteria salicifolia*, *Myrcianthes cisplatensis*, *M. pungens*, *Blepharocalyx salicifolius*, *Marcia ramulosa*, *Eugenia uruguayensis*, *E. uniflora*, *Sebastiania commersoniana*, *S. brasiliensis*, *Allophylus edulis*, *Luehea divaricata*, *S. humboldtiana*, *Myrsine laetevirens*, *Ocotea acutifolia*, *Nectandra angustifolia*, *Hexachlamis edulis*, *Ruprechtia laxiflora*, *Scutia buxifolia*. Presenta un sotobosque sombrío, con escasa cobertura vegetal. Por su cercanía a los ríos y arroyos es uno de los ambientes más propenso a inundaciones (Ciccero y Balabusic, 1994; Ruiz Selmo *et al.*, 2007). En este trabajo se estudiaron dos sectores correspondientes a este ambiente, la “Selva en galería del arroyo Palmar” y la “Selva en galería del río Uruguay”
- Bosque xerófilo: agrupa las áreas dominadas por leñosas arbóreas, mayormente xerófilas como *Acacia caven*, *Schinus longifolia*, *Celtis tala*, *Prosopis affinis* y *Scutia buxifolia*, aunque también puede presentar especies no xerófilas como *E. uruguayensis*, *Blepharocalix salicifolius*, *Allophylus edulis*, *S. commersoniana*. Se encuentra severamente invadido por especies leñosas exóticas como el paraíso (*Melia azedarach*), el crataegus (*Pyracantha atalantoides*), la acacia negra (*Gleditsia triacanthos*), el ligustro (*Ligustrum lucidum*) y la ligustrina (*L. sinense*). En algunos sectores presenta un sotobosque denso y enmarañado, severamente invadido por densos matorrales de crataegus (Ruiz Selmo *et al.*, 2007). El bosque xerófilo fue estudiado en los ambientes denominados “Bosque de exóticas” y “Camping”.

- Pajonal: son pastizales hidrófilos con prevalencia de ciperáceas y gramíneas con alto porcentaje de cobertura vegetal en los estratos intermedio y herbáceo. Presentan altura, densidad y composición específica variables de acuerdo a la permanencia y profundidad de la napa de agua. El estrato intermedio está dominado por pastos altos como *Andropogon lateralis*, *Panicum glabripes*, *Paspalum quadrifarium* y *Typha* sp., acompañados por individuos de *Baccharis spicata*. El estrato herbáceo ocupa el espacio remanente entre las matas de pastos altos y arbustos y aparece dominado por pastos de menor porte como *Axonopus fissifolius* y *Paspalum nicorae* y por *Juncus microcephalus*. El estrato arbóreo está generalmente ausente, aunque muy ocasionalmente hay alguna palmera alta aislada. Este ambiente se presenta en las vías de escurrimiento sin cauce definido que tributan a los arroyos o en los paleo-cauces presentes en las terrazas altas (Ciccero y Balabusic, 1994; Batista *et al.*, 2014). Este ambiente no fue muestreado por tratarse de un ambiente que se encuentra casi permanentemente anegado.



Figura 2.3. Ambientes del Parque Nacional El Palmar: camping, selva en galería río Uruguay (SG Uruguay), selva en galería arroyo El Palmar (SG El Palmar), palmar ralo, palmar-arbustal, bosque exóticas, arbustal. Se muestra en verde el límite del parque. Imagen obtenida de Google Earth.

2.2.1.iii. Reserva Natural Otamendi

La Reserva Natural Otamendi ($34^{\circ}14'S$, $58^{\circ}53'O$) está ubicada al noreste de la provincia de Buenos Aires, en la localidad de Rómulo Otamendi en el partido de Campana (Figura 2.1). Por su cercanía con la ciudad de Buenos Aires, recibe un importante afluente de visitantes todos los años. Abarca 2.600 hectáreas pertenecientes a la eco-región de Pampa Ondulada, pero conserva a su vez ambientes propios de las regiones Islas y Delta del Paraná y Espinal (Haene *et al.*, 2003; Bilenca y Miñarro, 2004). Forma parte de la llanura aluvial del río Paraná, en la porción más baja de su delta. El régimen de inundaciones está determinado por la combinación del régimen hidrológico del río Paraná, de las mareas lunares y eólicas del río de La Plata y de las

precipitaciones locales (Kandus *et al.*, 2006). Sin embargo, debido a lo ancho del río en esta porción del delta, los pulsos hidrológicos del río Paraná que provocan cambios importantes en la altura del río en la sección superior del delta, no provocan grandes cambios en la sección inferior (Kandus *et al.*, 2006). Los vientos fuertes del sur-sureste, en cambio, pueden llegar a elevar el nivel del agua hasta 2,5m sobre el terreno en algunas zonas del bajo delta, provocando inundaciones que pueden durar desde pocas horas hasta varios días (Iriondo, 2004). El clima es templado cálido húmedo (Kottek *et al.*, 2006), con temperaturas medias de 23,4°C en el mes más cálido y de 10°C en el mes más frío, y precipitaciones anuales 1000 mm (Rainer Cinti, 2005).

La fisonomía de los principales ambientes de Otamendi se encuentra determinada principalmente por la altura del terreno, vinculada con la distancia a los ríos Paraná y Luján. De acuerdo a Haene et al. (2003), se diferencian seis unidades ambientales dentro de Otamendi:

- Selva en galería (o bosque ribereño): Se encuentra en los albardones marginales del río Paraná de las Palmas. Se trata de formaciones silvestres originarias y de nuevas comunidades surgidas a partir de cultivos abandonados, donde dominan las especies exóticas. Entre las especies nativas que los componen se encuentran el canelón (*Myrsine* sp.), el mataojo (*Pouteria salicifolia*), el sauce criollo (*S. humboldtiana*), el aliso de río (*T. integrifolia*), y el seibo (*Erythrina crista-galli*). A estos bosques se le suman especies exóticas con alta representación en la comunidad, como el ligustro (*L. lucidum*), el fresno americano (*Fraxinus pensylvannica*), el arce (*Acer negundo*) y diferentes especies de sauces exóticos (*Salix* spp.). Las selvas en galería ocupan el 3% de la superficie de Otamendi.
- Pajonal: Se trata de diversas comunidades de hierbas robustas que crecen en manchones sobre la terraza baja inundable. Predominan las totoras (*Typha* spp.), paja cortadera (*Scirpus giganteus*), junco (*Schoenoplectus californicus*) y espadaña (*Zizaniopsis bonariensis*). Ocupan el 63% de la superficie total de Otamendi.
- Pastizal salino: son formaciones de herbáceas con predominio de gramíneas, que se encuentran en la terraza baja, en suelos arcillosos y salinos. La unidad esta compuesta por cinco comunidades vegetales: Espartillar (*Spartina densiflora*-), Pastizal de pelo de chanco (*Distichlis spicata*), Pastizal de

Sporobolus pyramidatus y abrojo (*Xanthium cavanillesii*), Cortaderal (*Cortaderia selloana*), y Pajonal de serruchetas (*Eryngium sp.*). Ocupan en su conjunto el 23% de la superficie de Otamendi.

- Bosque de tala: es una formación con predominio de tala (*Celtis tala*) ubicada en la barranca de Otamendi. Posee dos comunidades principales, el Talar, con especies como el tala, el ombú (*Phytolaca dioica*), el chal-chal (*Allophylus edulis*) y algunas exóticas como la mora (*Morus sp.*) y el paraíso (*M. azedarach*), y el ligustral, (*L. lucidum*), que ocupa parte de la barranca más degradada y está compuesto mayormente por ligustro y arce. Ocupa cerca del 1% de Otamendi.
- Pastizal-chilcal de la pampa ondulada: se ubica en la terraza alta y pertenece a una zona muy degradada por su uso en otros tiempos para agricultura, ganadería y urbanización. Este pastizal está compuesto por flechillas (*Stipa tenuis* y *S. neesiana*), *Eryngium spp.*, chilcas (*Baccharis spp.*), y algunas especies invasoras como el paraíso, arce, ligustro y cardencha (*Dypsacus fullorum*). Representa el 6% del área total de Otamendi. Se muestrearon dos sectores dentro de este ambiente: el pastizal-chilcal propiamente dicho, y el pastizal pastoreado, un sector del pastizal-chilcal que fue, hasta hace pocos años, utilizado para la ganadería.
- Ambientes de aguas abiertas: Las aguas abiertas corresponden a espejos de agua sin vegetación arraigada en el fondo, como las lagunas, los canales y los ríos. Presentan vegetación flotante y sumergida, con predominio de helechitos de agua (*Azolla filiculoides*), repollitos de agua (*Pistia stratiotes*), y lentejas de agua (*Lemna minima*) entre otras. Representan el 5% del área total. Por tratarse de un ambiente acuático, no fue estudiado en la presente tesis.

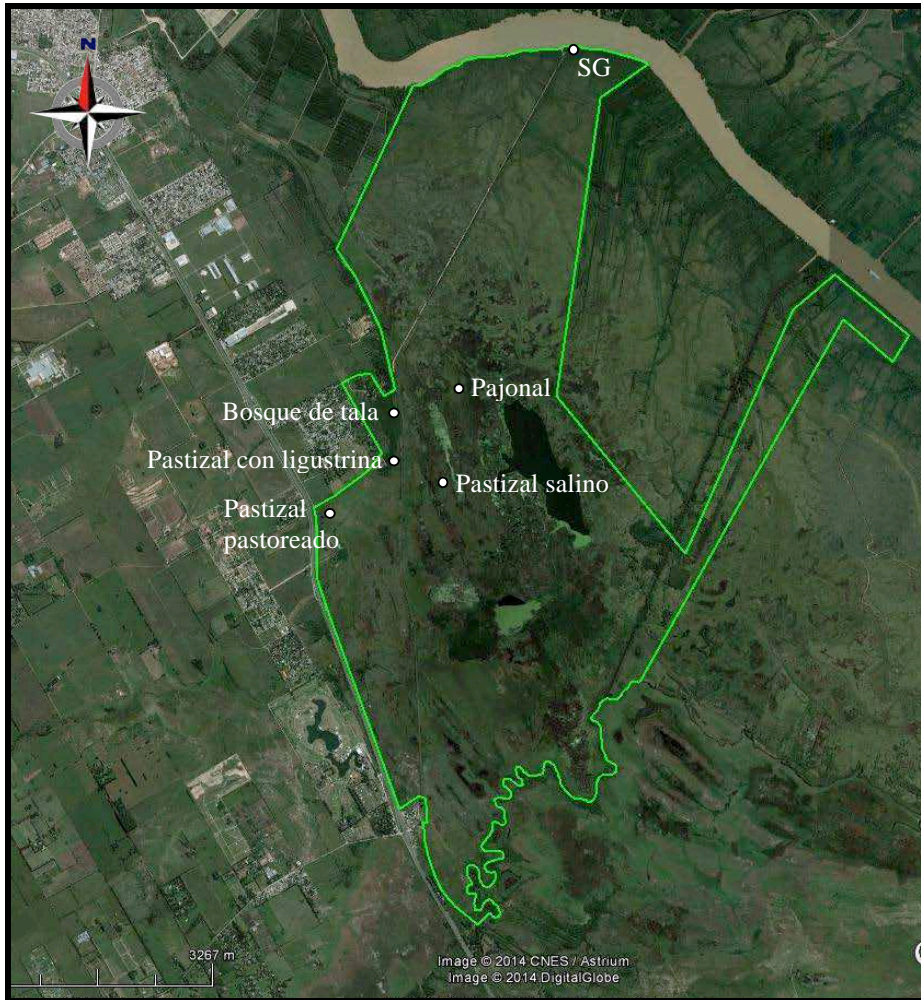


Figura 2.4. Reserva Natural Otamendi: selva en galería río (SG), bosque de tala, pajonal, pastizal con ligustrina, pastizal salino, y pastizal pastoreado. Se muestra en verde el límite del parque. Imagen obtenida de Google Earth.

2.2.2. Captura de roedores

Para llevar a cabo estos objetivos se estudiaron todos los ambientes de cada ANP, definidos sobre la base de la estructura y composición florística existente. Dentro de cada ambiente, se seleccionaron para el estudio aquellos sectores con mejor accesibilidad. En cada ANP se realizaron campañas estacionales de captura de roedores en todos los ambientes seleccionados durante aproximadamente cuatro años. Se utilizaron trampas de captura viva tipo Sherman (8×9×23cm) cebadas con avena, grasa y manteca de maní, y provistas de un trozo de algodón (para que el ratón pueda utilizar como aislante térmico). Las trampas se dejaron activas durante tres noches consecutivas y se revisaron diariamente por la mañana. Las mismas fueron colocadas en transectas de

entre 10 y 25 trampas, con un espacio de 10 metros entre trampas. Se colocaron aproximadamente 50 trampas en cada ambiente estudiado en una, dos o cuatro transectas (Tablas 2.1, 2.2 y 2.3). En cada campaña (salvo algunas excepciones en las que tuvo que implementarse alguna modificación) todos los ambientes fueron estudiados y las trampas se dispusieron siempre de la misma manera y en aproximadamente igual número (Tablas 2.1, 2.2 y 2.3). Los ratones capturados fueron anestesiados con isofluorano, determinados específicamente, pesados con balanza de precisión Ohaus[®] (precisión: 0,1g), y se clasificaron de acuerdo a su sexo (macho o hembra) y estado reproductivo (activo en el caso de machos con testículos en posición escrotal y hembras con vagina abierta, o inactivo en el caso de machos con testículos en posición abdominal y hembras con vagina cerrada). Se registró además el largo total y el largo de la cola con una regla (precisión: 1mm), y el largo de la oreja y el largo de la pata trasera con un calibre manual Stronger[®] (precisión: 0,1mm). Estas dos últimas medidas se tomaron para corroborar la determinación de la especie. Cada individuo capturado fue marcado con una caravana colocada en la oreja y liberado en el punto de captura el mismo día de su procesamiento. Se calculó el éxito de captura como: número de individuos capturados/ (número de trampas colocadas × número de noches en las que las trampas estuvieron activas) × 100. Los individuos capturados durante la misma campaña de captura fueron considerados una sola vez para el cálculo del éxito de captura. Este índice se calculó para cada área natural y para cada ambiente dentro de cada área, tanto para los sigmodontinos en general como para cada especie en particular. Los datos de las capturas no fueron discriminados por transecta, sino que se utilizaron en conjunto para el cálculo del éxito de captura.

El procesamiento de los animales fue realizado bajo las normas de higiene y seguridad establecidas para animales potencialmente transmisores de hantavirus (Mills *et al.*, 1995). Se utilizaron trajes Tybek[®], máscaras completas 3M[®] equipadas con filtros HEPA, doble par de guantes de latex y botas de goma. Todos los materiales de cirugía utilizados, los trajes, la mesa de procesar y el sector de manipulación de los roedores fueron desinfectados con una solución de sales cuaternarias (Dimanin-A[®]). Todo el material de descarte fue depositado en bolsas rojas que fueron descartadas como material patogénico por el Servicio de Higiene y Seguridad de la Facultad de Ciencias Exactas y Natural de la Universidad de Buenos Aires. Los animales fueron manipulados según las normas de la Ley Nacional 14.346 (Código Penal Argentino).

En Pre Delta e Islas se realizaron 12 campañas estacionales de captura de roedores, comenzando en julio de 2008 y finalizando en septiembre de 2011 (Tabla 2.1). Se muestrearon seis ambientes: la selva en galería del arroyo Las Mangas, el bosque continental, los márgenes de la laguna, el pajonal y los ambientes insulares denominados La gallina y Campo Rico. Estos dos últimos ambientes se incorporaron al diseño de muestreo en octubre de 2008, mientras que los márgenes de la laguna comenzaron a estudiarse en septiembre de 2009 (Tabla 2.1). En diciembre de 2009 no se colocaron trampas en el pajonal por estar inundado (Tabla 2.1). A partir de ese momento se produjo una crecida importante del río Paraná que mantuvo inundados durante varios meses todos los ambientes estudiados tanto en Pre Delta como en Islas de Santa Fe. Como consecuencia de esta subida del nivel de agua tuvimos que suspender una campaña de captura de roedores debido a que no estaba permitido el ingreso al parque.

Tabla 2.1. Ambientes estudiados durante cada campaña de captura de roedores realizada en los parques nacionales Pre Delta e Islas de Santa Fe. Se muestra el número de transectas de trampas colocadas en cada ambiente.

Fecha de campaña	Selva en galería	Bosque continental	Pajonal	Laguna	La Gallina	Campo Rico
Julio 2008	x	x	x			
Octubre 2008	x	x	x		x	x
Febrero 2009	x	x	x		x	x
Junio 2009	x	x	x		x	x
Septiembre 2009	x	x	x	x	x	x
Diciembre 2009	x	x		x	x	x
Mayo 2010	x	x	x	x	x	x
Agosto 2010	x	x	x	x	x	x
Diciembre 2010	x	x	x	x	x	x
Marzo 2011	x	x	x	x	x	x
Junio 2011	x	x	x	x	x	x
Septiembre 2011	x	x	x	x	x	x
N° de transectas	2	2	1	1	2	2

En El Palmar se realizaron 17 campañas estacionales de captura de roedores que comenzaron en abril de 2007 (en la primera campaña se estudió solamente el camping) y finalizaron en agosto de 2011 (Tabla 2.2). Se muestrearon siete ambientes: el camping, la selva en galería del río Uruguay, la selva en galería del arroyo El Palmar, el palmar ralo, el palmar arbustal, el bosque de exóticas y el arbustal. Debido a ciertas

dificultades técnicas, algunos ambientes no fueron estudiados en determinadas campañas (Tabla 2.2).

Tabla 2.2. Ambientes estudiados durante cada campaña de captura de roedores realizada en el parque nacional El Palmar. Se muestra el número de transectas de trampas colocadas en cada ambiente.

Fecha de campaña	Camping	Selva en galería Uruguay	Selva en galería El Palmar	Palmar ralo	Palmar arbustal	Bosque de exóticas	Arbustal
Abril 2007	x						
Octubre 2007	x	x	x	x	x		x
Noviembre 2007	x	x	x				
Febrero 2008	x	x	x	x	x	x	x
Mayo 2008	x	x	x	x	x	x	x
Septiembre 2008	x	x	x	x	x	x	x
Diciembre 2008	x	x	x	x	x	x	x
Marzo 2009	x	x	x	x	x	x	x
Julio 2009	x	x	x	x	x	x	x
Octubre 2009	x					x	
Enero 2010	x	x		x	x	x	x
Abril 2010	x	x	x	x	x		x
Julio 2010	x	x	x	x	x		x
Octubre 2010	x	x	x	x	x	x	x
Febrero 2011	x	x	x	x	x	x	x
Mayo 2011	x	x	x	x	x	x	x
Agosto 2011	x	x	x	x	x	x	x
Nº de transectas	2	2	2	2	2	2	2

En Otamendi se realizaron 15 campañas estacionales de captura de roedores que comenzaron en septiembre de 2007 y terminaron en noviembre de 2011 (Tabla 2.3). Se muestrearon seis ambientes dentro de la reserva: la selva en galería, el bosque de tala, el pajonal, el pastizal con ligustrina, el pastizal salino y el pastizal pastoreado. En junio de 2010 y julio de 2011 no se pusieron trampas en la selva en galería por encontrarse este ambiente inundado. En mayo de 2011 se interrumpieron los muestreos en el pastizal pastoreado debido a la falta de seguridad durante el acceso a ese ambiente.

Tabla 2.3. Ambientes estudiados durante cada campaña de captura de roedores realizada en la reserva natural Otamendi. Se muestra el número de transectas de trampas colocadas en cada ambiente.

Fecha de campaña	Selva en galería	Bosque de tala	Pajonal	Pastizal con ligustrina	Pastizal salino	Pastizal pastoreado
Septiembre 2007	x	x	x	x	x	x
Diciembre 2007	x	x	x	x	x	x
Mazo 2008	x	x	x	x	x	x
Julio-Agosto 2008	x	x	x	x	x	x
Abril 2009	x	x	x	x	x	x
Agosto 2009	x	x	x	x	x	x
Diciembre 2009	x	x	x	x	x	x
Marzo 2010	x	x	x	x	x	x
Junio 2010		x	x	x	x	x
Septiembre 2010	x	x	x	x	x	x
Noviembre 2010	x	x	x	x	x	x
Enero 2011	x	x	x	x	x	x
Abril 2011	x	x	x	x	x	x
Julio 2011		x	x	x	x	
Noviembre 2011	x	x	x	x	x	
Nº de transectas	2	2	4	2	4	4

2.2.3. Relevamiento de la vegetación

En simultáneo con los muestreos de roedores, se realizaron muestreos estacionales de vegetación a partir de junio de 2009 y hasta la finalización del estudio. Las variables vegetales se registraron utilizando un cuadrante de un metro por un metro colocado alrededor de cada trampa. Se relevaron las siguientes variables vegetales:

- Altura máxima de la vegetación (Altura; *variable continua*): altura máxima de la vegetación dentro del cuadrante.
- Cobertura verde de graminiformes (Gram verdes; *variable discreta*): porcentaje del cuadrante cubierto por la proyección de plantas graminiformes verdes de altura inferior a un metro.
- Cobertura seca de graminiformes (Gram secas; *variable discreta*): porcentaje del cuadrante cubierto por la proyección de plantas graminiformes secas de altura inferior a un metro.
- Cobertura verde de latifoladas (Lat verdes; *variable discreta*): porcentaje del cuadrante cubierto por la proyección de plantas latifoladas verdes de altura inferior a un metro.
- Cobertura seca de latifoladas (Lat secas; *variable discreta*): porcentaje del cuadrante cubierto por la proyección de plantas latifoladas secas de altura inferior a un metro.

-Suelo desnudo (SD; *variable discreta*): porcentaje del cuadrante sin cobertura vegetal.

Para la variable altura máxima se utilizaron cuatro categorías: menor a un metro, entre uno y dos metros, entre dos y tres metros, y mayor a tres metros. La altura de la vegetación se asignó a cada una de estas categorías utilizando como referencia la altura de mi persona con el brazo extendido (2 metros) y una vara de un metro de longitud. Para el resto de las variables vegetales utilizando seis categorías: 0%, entre 0% y 12,5%, entre 12,5% y 25%, entre 25% y 50%, entre 50% y 75%, y entre 75% y 100%. La asignación a cada una de estas categorías se realizó calculando el porcentaje aproximado del cuadrante cubierto por la vegetación considerada o por suelo descubierto.

2.2.4. Datos meteorológicos e hidrológicos

Considerando los conocimientos previos expuestos en la introducción se recopilaron variables meteorológicas e hidrológicas que se consideraron que podría influir en la presencia y abundancia de pequeños roedores. Las variables consideradas fueron las siguientes:

-Altura máxima del río (m; *variable continua*) en el mes previo a cada campaña (RioMax)

-Altura promedio del río (m; *variable continua*) en el mes previo a cada campaña (RioProm).

-Tiempo transcurrido desde la última inundación (TiempoIn; *variable discreta*): se registraron los meses transcurridos entre cada campaña de captura de roedores y la inundación ocurrida con anterioridad a esta. Las variables hidrológicas se basaron en datos aportados por Prefectura Naval Argentina para los puertos de Diamante (para el Parque Nacional Pre Delta), Colón (para el Parque Nacional El Palmar) y Zárate (para la Reserva Natural Otamendi). Se consideró como inundación a una altura del nivel del agua superior al nivel de alerta estipulado por Prefectura Nacional para cada puerto (Diamante: 5,30m, Colón: 7,10m, Zarate: 2,0m).

-Temperatura media mensual del mes previo a la campaña (T; *variable continua*)

- Temperatura media mensual registrada con 30 días de anticipación (T30; *variable continua*).
- Temperatura media mensual registrada con 60 días de anticipación (T60; *variable continua*).
- Temperatura máxima mensual del mes previo a la campaña (TMax; *variable continua*).
- Temperatura máxima mensual registrada con 30 días de anticipación (TMax30; *variable continua*).
- Temperatura máxima mensual con 60 días de anticipación (TMax60; *variable continua*).
- Temperatura mínima mensual del mes previo a la campaña (TMin; *variable continua*).
- Temperatura mínima mensual registrada con 30 días de anticipación (TMin30; *variable continua*).
- Temperatura mínima mensual registrada con 60 días de anticipación (TMin60; *variable continua*).
- Precipitación mensual acumulada registrada durante el mes previo a cada campaña (PP; *variable continua*).
- Precipitación mensual acumulada registrada con 30 días de anticipación (PP30; *variable continua*).
- Precipitación mensual acumulada registrada con 60 días de anticipación (PP60; *variable continua*).

Los datos de temperatura y precipitaciones fueron registrados por la estación meteorológica del Centro de Investigaciones Científicas y Transferencia de Tecnología a la Producción (CICyTTP) ubicada en Diamante (para el Parque Nacional Pre Delta), y las estaciones meteorológicas dependientes del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA) ubicadas en Concepción del Uruguay (para el Parque Nacional El Palmar) y en San Pedro (para la Reserva Natural Otamendi).

2.2.5. Análisis estadísticos

Para analizar el uso de hábitat por parte de pequeños roedores a micro y macro escala se realizaron regresiones logísticas mediante modelos lineales generalizados

(McCullagh y Nelder, 1989; Crawley, 2012) en el programa R versión 3.0.0 (R-Core-Team 2013) con los paquetes estadísticos lme4 (Barton, 2013) y MuMIn (Bates *et al.*, 2013), basándose en modelos pensados a priori. Cada uno de estos modelos consiste en una combinación de algunas de las variables previamente descritas. Se realizó un análisis de correlación múltiple (Zar, 1996) entre las variables explicatorias previo al modelado para evitar el uso de variables redundantes en los modelos.

A escala de macro hábitat se exploró la relación entre el éxito de captura (total y por especie) y las variables explicatorias mediante dos grupos de modelos candidatos: el meteorológico-hidrológicos y de vegetación. La variable respuesta (éxito de captura) se calculó utilizando los datos del total de las trampas colocados en cada oportunidad en cada ambiente (no se discriminó por transecta). Se realizaron modelos lineales generalizados utilizando la familia de distribución binomial y la función de enlace logit (McCullagh y Nelder, 1989; Crawley, 2012). Para confeccionar los modelos meteorológicos-hidrológicos (ver modelos candidatos en tablas 2.4, 2.10 y 2.16) se utilizaron las variables meteorológicas e hidrológicas previamente descritas, y se incluyeron además las estaciones del año (variable categórica, 4 niveles) y los ambientes de muestreo (variable categórica, 6 niveles para Pre Delta e Islas, 7 niveles para El Palmar, y 6 niveles para Otamendi). El número de niveles para estas dos últimas variables difirió entre análisis ya que en algunos casos se excluyeron niveles debido a falta de variabilidad en las observaciones. Para los modelos de vegetación se utilizaron las medias (o la mediana en el caso de la altura máxima de la vegetación) para cada ambiente de las variables vegetales descritas anteriormente. Se plantearon modelos nulos (sin variables explicatorias) tanto para el análisis meteorológico e hidrológico como para el análisis de vegetación. Estos modelos se utilizaron para poder tener una medida del ajuste de cada uno de los modelos (mediante la comparación de los valores de AIC de cada modelo candidato con el modelo nulo y el cálculo del peso de Akaike de cada modelo).

Debido a que el tamaño de los modelos candidatos (medido como el número de parámetros a ser estimado) tiene que estar relacionado con la cantidad de datos recolectados, se limitó la cantidad de parámetros al tamaño de la muestra (Burnham and Anderson 2002), resultando en una relación mínima de 5 observaciones por variable. Se utilizó la corrección para muestras chicas (AICc). Se calculó el índice de correlación entre las variables independientes (ver anexo) y se evitó la redundancia incorporando a los modelos sólo variables que no correlacionaran significativamente ($p > 0,05$) entre sí

(ver anexo). La selección de modelos se realizó en base a la de teoría de la información (Burnham and Anderson 2002). Debido a que los modelos para éxito de captura pueden presentar sobredispersión, se utilizó el criterio de Quasi-Akaike (QAIC) en aquellos casos en que el factor de dispersión fuera mayor a 1,5. Se utilizó además la corrección para muestras chicas (QAICc) (Burnham *et al.*, 2011). El modelo final se obtuvo promediando los modelos que presentaron un valor de QAICc menor al modelo nulo (Symonds and Moussalli 2011). Sólo las variables con parámetros distintos de cero fueron consideradas relevantes para explicar la abundancia de pequeños roedores. Se calculó además, para cada modelo, el peso de Akaike (w_i ; Symonds y Moussalli, 2011).

Para el análisis a micro escala se exploró la relación entre la presencia-ausencia de capturas (del total de las especies o por especie) en cada trampa y las variables vegetales relevadas en cada trampa. Los análisis fueron realizados para cada ambiente por separado. Al igual que en el análisis a macro escala, el tamaño de los modelos estuvo limitado al número de observaciones. Se evitó la redundancia entre variables incorporando, para cada ambiente, variables que no correlacionaran significativamente entre sí (ver anexo). Se realizaron modelos lineales generalizados utilizando la familia de distribución binomial y la función de enlace clog-log (Zuur 2009). Se utilizó esta función de enlace ya que considera que la variable dependiente tiene mayor cantidad de ceros (ausencia de capturas) que unos (presencia de capturas). La selección de modelos se basó en el criterio de información de Akaike (AIC) (Burnham and Anderson 2002). El modelo final se obtuvo a partir de realizar el promedio de los modelos que presentaron un valor de AIC menor al modelo nulo (Symonds and Moussalli 2011). Sólo las variables con parámetros distintos de cero fueron consideradas relevantes para explicar la presencia-ausencia de pequeños roedores.

Los modelos meteorológicos-hidrológicos fueron evaluados utilizando todos los datos de todas las campañas de capturas de roedores realizadas en cada parque (2008-2011 en Pre Delta e Islas, 2008-2011 en El Palmar y 2007-2011 en Otamendi). Para los modelos de vegetación a macro escala, así como para los modelos a micro escala, en cambio, se utilizaron los datos desde mediados de 2009, momento a partir del cual se empezaron a relevar las variables de vegetación.

Se estudió la época reproductiva de cada especie en cada área natural considerando posibles diferencias entre sexos. Para ello se comparó la proporción de individuos adultos reproductivamente activos de cada especie entre estaciones del año, controlando por el efecto del sexo mediante una prueba de Cochran-Mantel-Haenszel

(Quinn y Keough, 2002). Para ello se consideraron adultos a los ejemplares con largo corporal mayor a 75mm para *A. azarae*, 80 mm para *O. flavescens*, 96 mm para *O. nigripes*, 92 mm para *C. callidus*, 138 mm para *O. rufus*, 150mm para *S. aquaticus* y 89 mm para *D. kempfi* (Contreras *et al.*, 2003; Gómez Villafaña *et al.*, 2005; Bonvicino *et al.*, 2008). Además, se comparó el tamaño corporal de los individuos de cada especie entre estaciones del año mediante un Anova de un factor y comparaciones múltiples a posteriori (Quinn y Keough, 2002). Estos análisis se realizaron en el programa Infostat (Di Rienzo *et al.*, 2012).

2.3. Resultados

2.3.1. Parques nacionales Pre Delta e Islas de Santa Fe

2.3.1.i. Comunidad de pequeños roedores

Entre julio de 2008 y septiembre de 2011 se realizaron en Pre Delta e Islas un total de 512 capturas de pequeños mamíferos con un esfuerzo de captura total de 9471 trampas-noche. Se capturaron 453 ejemplares de roedores de las especies *O. rufus* (167), *O. flavescens* (160), *C. callidus* (68), *A. azarae* (42), *Holochillus. sp.* (15, incluyendo 3 *H. chacarius* determinados hasta el nivel de especie) y *Cavia aperea* (1). Además, se capturaron los marsupiales *Cryptonanus chacoensis* (10) y *Thylamys citellus* (5).

La máxima riqueza de especies sigmodontinas la tuvo el pajonal y los márgenes de la laguna, donde se capturaron todas las especies (5), seguidos por el bosque continental y la selva en galería (todas las especies excepto *Holochilus sp.*), y por último La Gallina y Campo Rico (*O. flavescens* y *Holochilus sp.*). *O. rufus* fue la especie dominante en el pajonal, los márgenes de la laguna y el bosque continental, mientras que *O. flavescens* fue la especie dominante en La Gallina y Campo Rico y *C. callidus* en la selva en galería (Figura 2.5).

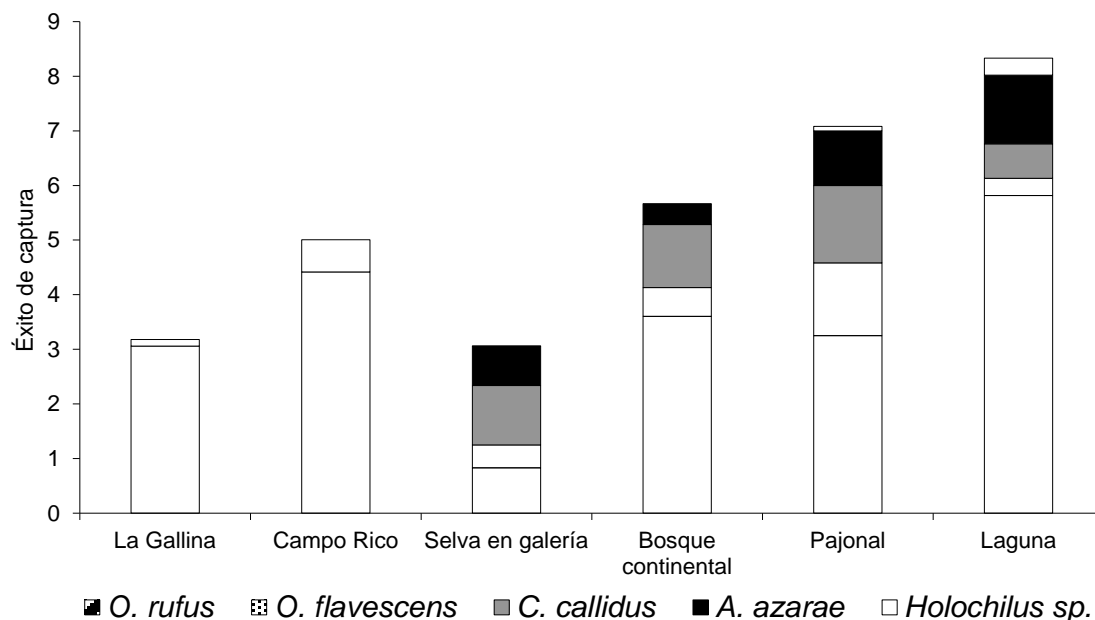
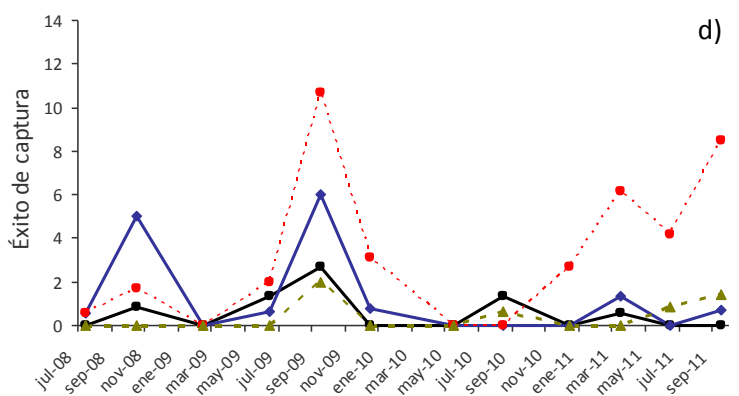
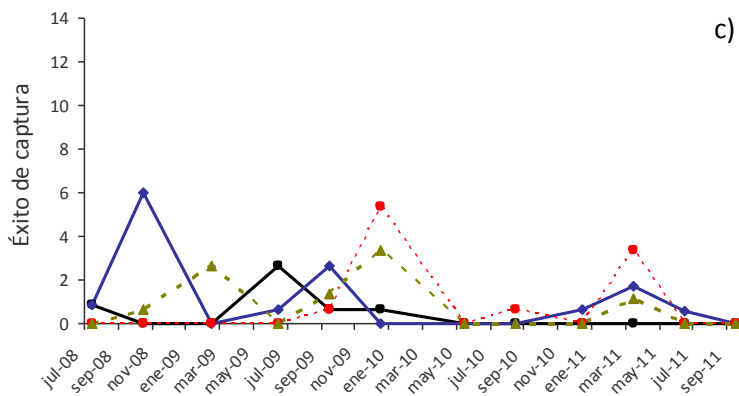
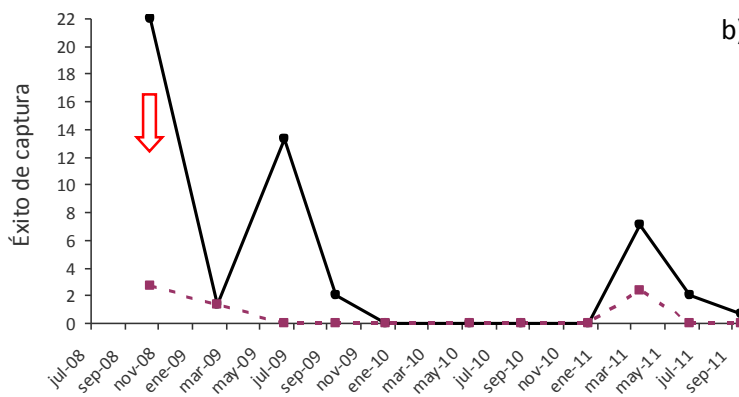
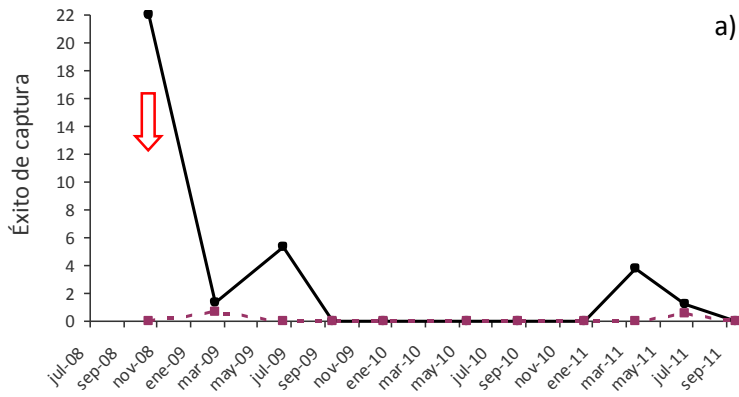


Figura 2.5. Éxito de captura de las distintas especies de sigmodontinos en cada ambiente estudiado en los parques nacionales Pre Delta e Islas de Santa Fe entre julio de 2008 y septiembre de 2011.

En octubre de 2008 se registró la máxima abundancia de roedores en las islas La Gallina y Campo Rico, siendo el total de los individuos capturados de la especie *O. flavescens* (Figura 2.6). Debido al gran riesgo potencial que esto representaba para los trabajadores del parque, considerando que ya se había confirmado la circulación de hantavirus en esas poblaciones, se decidió sacrificar todos los ejemplares capturados durante esa campaña. En la campaña que siguió a este evento de remoción se capturaron muy pocos ejemplares de esta especie en estos ambientes. Recién en junio de 2009 se observó un aumento de estas poblaciones, después de la cual volvieron a disminuir, no capturándose roedores en septiembre y diciembre de 2009 (en La Gallina y Campo Rico, respectivamente). No se observó un aumento de la abundancia de estas poblaciones hasta marzo de 2011 (Figura 2.6 a y b). *O. flavescens* también fue capturada en el resto de los ambientes de Pre Delta e Islas, sin embargo, en ninguno de estos resultó ser la especie dominante ni se registraron picos importantes de abundancia (Figura 2.6 b, c, d, e y f).



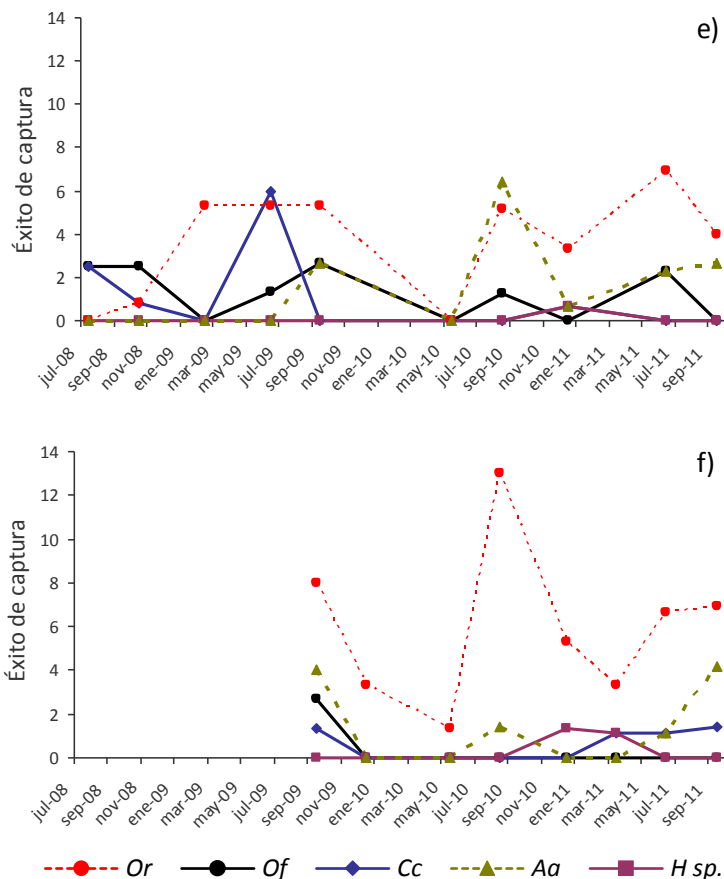


Figura 2.6. Éxito de captura de *O. rufus* (*Or*), *O. flavescens* (*Of*), *C. callidus* (*Cc*), *A. azarae* (*Aa*) y *Holochilus sp.* (*H sp.*) en a) La Gallina, b) Campo Rico, c) la selva en galería, d) el bosque continental, e) el pajonal y f) la laguna en los parques nacionales Pre Delta e Islas de Santa Fe. La flecha con borde rojo indica remoción de *O. flavescens*. Nótese la escala diferente del eje y usada en La Gallina y Campo Rico con respecto al resto de los ambientes.

2.3.1.ii. Uso de hábitat a escala de macro hábitat en Pre Delta e Islas

Todas las especies sigmodontinas:

Los mejores modelos meteorológicos-hidrológicos resultantes describen la abundancia de roedores sigmodontinos en Pre Delta e Islas como una función del tiempo transcurrido desde la última inundación y la estación del año (Tabla 2.4). Al promediar los modelos 4 y 8 este resultado se reafirma, observándose una asociación positiva entre la abundancia y el tiempo desde la última inundación, más acentuada en primavera y otoño que en invierno, mientras que en verano este efecto se presenta

negativo (Tabla 2.5). Los picos de abundancia de primavera, fines de invierno y principios de otoño (Figura 2.7) corresponden principalmente a aumentos en la abundancia de *O. flavescens* y *O. rufus*, las especies dominantes. La prácticamente ausencia de capturas en la campaña de mayo de 2010 (sólo se capturó un ejemplar de *O. rufus*) se corresponde con el mayor evento de inundación ocurrido durante el período estudiado (Figura 2.7). Este evento comienza a finales de 2009, llegando el nivel del agua a su valor máximo en febrero de 2010 (592mm).

Los resultados del análisis de vegetación sugiere que ninguna de las variables vegetales relevadas explica la abundancia de sigmodontinos en este parque (Tabla 2.4).

Tabla 2.4. Modelos candidatos meteorológicos-hidrológicos y de vegetación propuestos para explicar la abundancia relativa de pequeños roedores a escala de macro hábitat para todas las especies en conjunto (QAICc Todas) y para cada una de las especies por separado (QAICc *Or*, QAICc *Of*, QAICc *Cc*, y QAICc *Aa*) en los parques nacionales Pre Delta e Islas de Santa Fe. Se muestran los pesos de Akaike (w_i) de cada modelo. Los valores de QAICc menores al valor de QAICc de los modelos nulos se muestran en negrita. Los guiones indican que el

Modelos candidatos	Todas		<i>Or</i>		<i>Of</i>		<i>Cc</i>		<i>Aa</i>	
	QAICc	w_i	QAICc	w_i	QAICc	w_i	QAICc	w_i	QAICc	w_i
Modelos metereológicos										
0 <i>nulo</i>	141,47	0,00	68,44	0,09	34,81	0,28	71,37	0,01	56,41	0,48
1 Ambiente	143,55	0,00	64,07	0,83	37,80	0,06	76,11	0,00	61,21	0,04
2 Estación	146,08	0,00	74,64	0,00	39,21	0,03	77,05	0,00	60,13	0,07
3 TMax	143,51	0,00	70,71	0,03	37,01	0,09	73,12	0,00	58,70	0,15
4 TiempoIn	130,88	0,02	70,39	0,04	33,84	0,45	62,30	0,77	58,24	0,19
5 TMax+TiempoIn	144,05	0,00	72,81	0,01	38,66	0,04	64,78	0,22	60,68	0,06
6 Sitio+TMax+Sitio×TMax	155,88	0,00	-	-	51,85	0,00	-	-	-	-
7 Sitio+TiempoIn+Sitio×TiempoIn	144,92	0,00	-	-	48,78	0,00	-	-	-	-
8 Estación+TiempoIn+Estación×TiempoIn	123,20	0,98	-	-	38,10	0,05	-	-	-	-
9 Ambiente+Estación+TMax+TiempoIn+Ambiente×TMax+ +Ambiente×TiempoIn+Estación×TiempoIn	161,86	0,00	-	-	84,27	0,00	-	-	-	-
Modelos de vegetación										
0 <i>nulo</i>	74,06	0,47	56,36	0,44	64,00	0,00	38,45	0,50	54,00	0,20
1 Lat verdes	76,02	0,18	58,78	0,13	52,73	0,92	40,61	0,17	54,53	0,15
2 Gram verdes	75,90	0,19	57,39	0,26	66,03	0,00	40,59	0,17	56,37	0,06
3 Altura	76,32	0,15	58,57	0,15	65,77	0,00	40,85	0,15	52,01	0,53
4 Gram verdes+lat verdes+Altura	80,51	0,02	62,51	0,02	57,68	0,08	45,83	0,01	56,32	0,06
5 Ambiente+lat verdes+Ambiente×lat verdes	87,86	0,00	-	-	-	-	-	-	-	-
6 Ambiente+gram verdes+Ambiente×gram verdes	87,89	0,00	-	-	-	-	-	-	-	-
7 Ambiente+altura+Ambiente×altura	86,73	0,00	-	-	-	-	-	-	-	-
8 Ambiente+gram verdes+lat verdes+altura+Ambiente×lat verdes+ +Ambiente×gram verdes+Ambiente×altura	147,50	0,00	-	-	-	-	-	-	-	-

Tabla 2.5. Estimadores finales de las variables relevantes de los modelos finales que explican la abundancia relativa de roedores sigmodontinos a escala de macro hábitat en los parques nacionales Pre Delta e Islas de Santa Fe. Se muestran los valores para el estimador, el error estándar (EE) y el intervalo de confianza al 95% (IC 95%). Notar que en el intercepto se representa la categoría otoño.

	Estimador	EE	IC 95%	
Modelo metereológico				
Intercepto	-4,74	0,29	-5,31	a -4,16
Primavera	0,77	0,35	0,07	a 1,48
Verano	3,04	0,42	2,21	a 3,87
Invierno	0,87	0,36	0,15	a 1,59
TiempoIn	0,09	0,01	0,06	a 0,12
TiempoIn×Primavera	0,02	0,02	-0,01	a 0,06
TiempoIn×Verano	-0,18	0,03	-0,23	a -0,13
TiempoIn×Invierno	-0,04	0,02	-0,08	a -0,01

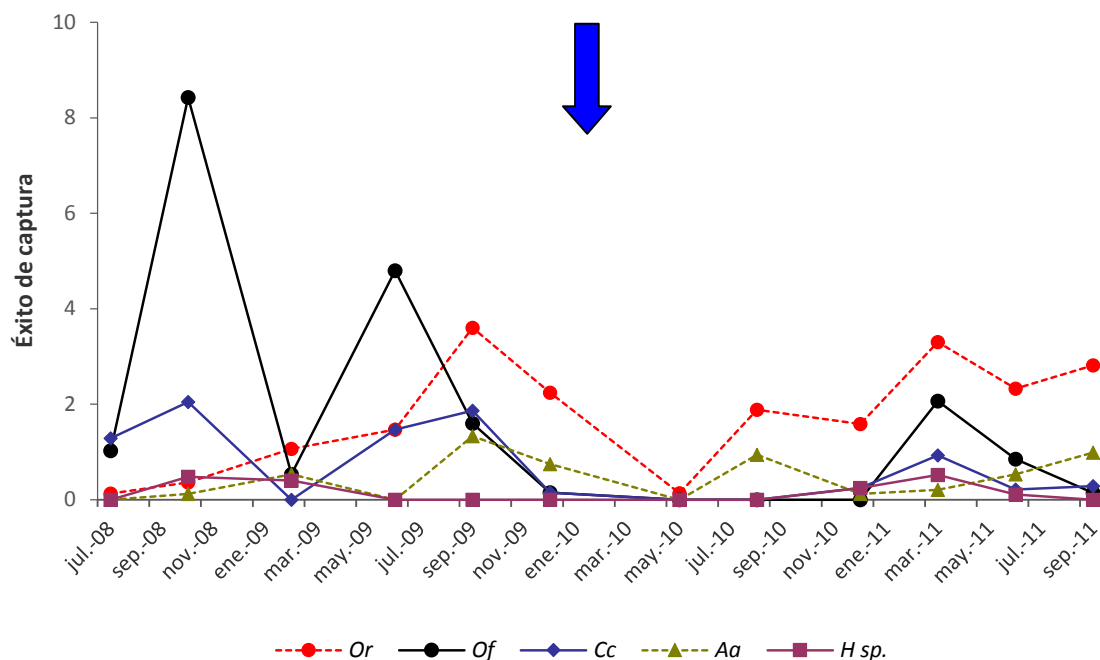


Figura 2.7. Éxito de captura de roedores sigmodontinos en los parques nacionales Pre Delta e Islas de Santa Fe. La flecha azul señala la mayor inundación registrada en todo el período estudiado.

Oxymycterus rufus:

Un modelo meteorológico-hidrológico de los seis propuestos para *O. rufus*, fue mejor que el nulo (Tabla 2.4). La selección del modelo 1 sugiere que la abundancia de esta especie difiere entre ambientes mientras que la temperatura máxima, el tiempo

transcurrido desde la última inundación y la estación del año no tendrían un efecto relevante en su abundancia en Pre Delta e Islas (Tabla 2.4). Cabe aclarar que los ambientes La Gallina y Campo Rico no fueron incluidos en el análisis porque ningún individuo de esta especie fue capturado en ellos, por lo que la especie no haría uso de estos ambientes (Figuras 2.5 y 2.6). La abundancia de esta especie fue mayor en los márgenes de la laguna, seguida por el bosque continental y el pajonal, siendo mínima en la selva en galería (Tabla 2.6; figura 2.5). A su vez, ninguna de las variables de vegetación propuestas estaría asociada a la abundancia de *O. rufus* a esta escala (Tabla 2.4). Tanto para el análisis meteorológico-hidrológico de esta especie como para el de vegetación, no pudieron evaluarse los modelos más complejos (que poseen un mayor número de variables) debido a no contar con el número de observaciones suficientes.

Tabla 2.6. Estimadores de las variables relevantes del modelo final que explican la abundancia relativa de *O. rufus* a escala de macro hábitat en los parques nacionales Pre Delta e Islas de Santa Fe. Se muestran los valores para el estimador, el error estándar (EE) y el intervalo de confianza al 95% (IC 95%). Notar que el intercepto muestra el estimador del bosque continental.

	Estimador	EE	IC 95%		
Modelo meteorológico					
Intercepto	-3,30	0,12	-3,54	a	-3,08
Selva en galería	-1,47	0,28	-2,04	a	-0,95
Pajonal	-0,09	0,20	-0,50	a	0,30
Laguna	0,52	0,21	0,10	a	0,91

Oligoryzomys flavescens:

Uno de los nueve modelos meteorológico-hidrológicos propuestos y dos de los cuatro modelos de vegetación propuestos para *O. flavescens* resultaron mejores que los correspondientes modelos nulos (Tabla 2.4). El mejor modelo meteorológico-hidrológico, el modelo 4, propone que el tiempo transcurrido desde la última inundación tiene un efecto positivo en la abundancia relativa de *O. flavescens* en Pre Delta e Islas (Tabla 2.4 y 2.7). Esta especie estuvo presente en todos los ambientes y su abundancia no difirió significativamente entre ellos (Figuras 2.5 y 2.6).

Los modelos de vegetación seleccionados (modelos 1 y 4) muestran a la abundancia de *O. flavescens* como función de la cobertura de latifolias y gramíneas verdes y de la altura de la vegetación (Tabla 2.4). El promedio de los modelos de vegetación, sin embargo, retiene únicamente a la cobertura de latifolias verdes,

mostrando un efecto negativo de esta variable en la abundancia de esta especie (Tabla 2.7).

Tabla 2.7. Estimadores de las variables relevantes del modelo final que explican la abundancia relativa de *O. flavescens* a escala de macro hábitat en los parques nacionales Pre Delta e Islas de Santa Fe. Se muestran los valores para el estimador, el error estándar (EE) y el intervalo de confianza al 95% (IC 95%).

	Estimador	EE	IC 95%		
Modelo meteorológico					
Intercepto	-5,08	0,20	-5,48	a	-4,71
TiempoIn	0,07	0,01	0,05	a	0,09
Modelo de vegetación					
Intercepto	-1,24	0,27	-1,79	a	-0,68
Lat verdes	-0,04	0,01	-0,05	a	-0,03

Calomys callidus:

Los mejores modelos meteorológicos-hidrológicos resultantes para *C. callidus* describen la abundancia de esta especie en función de la temperatura máxima y el tiempo transcurrido desde la última inundación (Tabla 2.4). El promedio de estos modelos, sin embargo, retiene únicamente al tiempo transcurrido desde la última inundación como variable explicatoria, mostrando una asociación positiva de esta variable con la abundancia de esta especie (Tabla 2.8). Esta especie no fue capturada en La Gallina y Campo Rico, mientras que no se observaron diferencias significativas en la abundancia de esta especie entre los ambientes donde estuvo presente (bosque continental, laguna, pajonal y selva en galería).

El resultado para el análisis de vegetación sugiere que las variables vegetales propuestas no se asocian con la abundancia de esta especie a escala de macro hábitat (Tabla 2.4). Al igual que para *O. rufus*, para esta especie no pudieron evaluarse los modelos más complejos (que poseen un mayor número de variables) debido a no contar con el número de observaciones suficientes.

Tabla 2.8. Estimadores de las variables relevantes del modelo final que explican la abundancia relativa de *C. callidus* a escala de macro hábitat en los parques nacionales Pre Delta e Islas de Santa Fe. Se muestran los valores para el estimador, el error estándar (EE) y el intervalo de confianza al 95% (IC 95%).

	Estimador	EE	IC 95%		
Modelo metereológico					
Intercepto	-5,88	0,51	-6,93	a	-4,84
TiempoIn	0,08	0,02	0,05	a	0,12

Akodon azarae:

A. azarae hizo uso de la selva en galería, el bosque continental, el pajonal y la laguna (Figura 2.5). Ningún modelo meteorológico-hidrológico candidato para esta especie resultó mejor que el modelo nulo (Tabla 2.4). Esto indicaría que la temperatura y el tiempo transcurrido desde la última inundación no tienen un efecto relevante en la abundancia de esta especie, y que las estaciones y los ambientes no explican las diferencias observadas en Pre Delta e Islas. Sin embargo, cabe aclarar que las islas no fueron incluidas en el análisis porque ningún individuo de esta especie fue capturado en ellas por lo que la especie no haría uso de estos ambientes (Figuras 2.5 y 2.6). Sólo el modelo de vegetación número 4 presentó un valor de QAICc menor que el nulo para esta especie (Tabla 3.1). Este modelo propone una asociación negativa entre la abundancia de *A. azarae* y la altura de la vegetación (Tabla 2.4 y 2.9). Para esta especie no pudieron evaluarse los modelos más complejos (que poseen un mayor número de variables) debido a no contar con el número de observaciones suficientes.

Tabla 2.9. Estimadores de las variables relevantes del modelo final que explican la abundancia relativa de *A. azarae* a escala de macro hábitat en los parques nacionales Pre Delta e Islas de Santa Fe. Se muestran los valores para el estimador, el error estándar (EE) y el intervalo de confianza al 95% (IC 95%).

	Estimador	EE	IC 95%		
Modelo de vegetación					
Intercepto	-1,95	0,54	-3,01	a	-0,89
Altura	-0,63	0,21	-1,07	a	-0,24

Holochilus sp:

Holochilus sp. hizo uso de los ambientes La Gallina, Campo Rico, el pajonal y la laguna (Figura 2.5). Se capturaron individuos en todas las estaciones del año excepto en

invierno (Figuras 2.5 y 2.6). Debido al bajo número de capturas no pudieron plantearse modelos de uso de hábitat para esta especie.

2.3.1.iii. Selección de hábitat a escala de micro hábitat en Pre Delta e Islas

Todas las especies sigmodontinas:

Se plantearon tres modelos para explicar la presencia-ausencia de roedores sigmodontinos en La Gallina a partir de las variables cobertura de gramíneas verdes y cobertura de latifoleadas secas. Ninguno de estos modelos explicó la presencia de pequeños roedores en este ambiente (Tabla 2.10).

Para Campo Rico los modelos candidatos incluyeron las mismas variables y, además, la cobertura de latifoleadas verdes. Cuatro de los siete modelos candidatos tuvieron un AIC menor que el modelo nulo (Tabla 2.10). Estos modelos describen la presencia-ausencia de sigmodontinos en función de la cobertura de gramíneas y latifoleadas verdes y de la cobertura de latifoleadas secas. Al promediar los modelos 1, 4, 5 y 7, la cobertura de gramíneas verdes fue la única variable que mantuvo su relevancia, asociándose negativamente con la presencia de pequeños roedores en Campo Rico (Tabla 2.11).

Dos modelos, con las variables altura de la vegetación y cobertura de latifoleadas verdes, fueron seleccionados para explicar la abundancia de pequeños roedores en la selva en galería (Tabla 2.10). Los resultados del promedio de estos dos modelos muestran una asociación positiva entre la cobertura de latifoleadas verdes y la presencia de pequeños roedores en este ambiente (Tabla 2.11).

Para el bosque continental, al igual que para la selva en galería, se propusieron modelos con las variables altura máxima de la vegetación y cobertura de latifoleadas verdes como variables explicatorias. El modelo 1, que propone explicar la abundancia de sigmodontinos en el bosque continental como función de la altura de la vegetación presentó un AIC levemente menor al del modelo nulo (Tabla 2.10). Sin embargo, de acuerdo al intervalo de confianza para el estimador, esta variable no se considera relevante.

Tabla 2.10. Modelos candidatos propuestos para explicar la presencia de pequeños roedores a escala de micro hábitat en los parques nacionales Pre Delta e Islas de Santa Fe. Se muestran los AIC para todas las especies (AIC todas) y para cada una de las especies por separado (AIC *Or*, AIC *Of*, AIC *Cc* y AIC *Aa*). Los valores de AIC menores al valor de los modelos nulos se muestran en negrita.

Modelos candidatos	Todas		<i>Or</i>		<i>Of</i>		<i>Cc</i>		<i>Aa</i>	
	AIC	w_i	AIC	w_i	AIC	w_i	AIC	w_i	AIC	w_i
La Gallina										
0 <i>nulo</i>	109,92	0,44	-	-	104,73	0,46	-	-	-	-
1 Gram verdes	110,83	0,28	-	-	105,87	0,26	-	-	-	-
2 Lat secas	111,83	0,17	-	-	106,56	0,18	-	-	-	-
3 Gram verdes + lat secas	112,78	0,11	-	-	107,75	0,10	-	-	-	-
Campo Rico										
0 <i>nulo</i>	199,58	0,03	-	-	195,70	0,04	-	-	-	-
1 Gram verdes	195,12	0,31	-	-	191,44	0,36	-	-	-	-
2 Lat secas	199,88	0,03	-	-	196,77	0,02	-	-	-	-
3 Lat verdes	200,04	0,03	-	-	196,37	0,03	-	-	-	-
4 Gram verdes + lat secas	195,92	0,21	-	-	192,87	0,17	-	-	-	-
5 Gram verdes + lat verdes	195,72	0,23	-	-	192,24	0,24	-	-	-	-
6 Lat secas + lat verdes	200,22	0,02	-	-	197,36	0,02	-	-	-	-
7 Gram verdes + lat secas + lat verdes	196,53	0,15	-	-	193,67	0,12	-	-	-	-
Selva en galería										
0 <i>nulo</i>	259,44	0,03	134,20	0,15	65,99	0,45	113,19	0,08	90,63	0,05
1 Altura	261,27	0,01	134,65	0,12	67,22	0,24	113,64	0,06	91,13	0,04
2 Lat verdes	253,19	0,69	132,09	0,43	67,55	0,20	109,84	0,43	85,76	0,56
3 Altura + lat verdes	255,12	0,26	132,83	0,30	68,78	0,11	109,89	0,42	86,69	0,35
Bosque continental										
0 <i>nulo</i>	500,06	0,28	404,01	0,20	101,17	0,51	172,24	0,41	93,17	0,30
1 Altura	500,01	0,29	405,68	0,09	103,09	0,20	173,32	0,24	92,62	0,40
2 Lat verdes	500,72	0,20	402,20	0,49	102,93	0,21	173,48	0,22	94,83	0,13
3 Altura + lat verdes	500,40	0,24	403,71	0,23	104,86	0,08	174,42	0,14	94,43	0,16
Pajonal										
0 <i>nulo</i>	259,56	0,06	183,87	0,19	64,68	0,25	96,23	0,00	101,95	0,11
1 Altura	255,85	0,35	181,77	0,53	66,58	0,10	84,73	0,43	98,42	0,62
2 Gram secas	259,06	0,07	185,68	0,08	63,40	0,47	96,40	0,00	103,85	0,04
3 Altura + gram secas	255,09	0,52	183,63	0,21	65,28	0,18	84,17	0,57	100,34	0,24
Laguna										
0 <i>nulo</i>	210,20	0,34	171,08	0,38	-	-	41,21	0,08	62,68	0,50
1 Gram verdes	211,84	0,15	173,08	0,14	-	-	37,08	0,65	64,68	0,18
2 Lat verdes	210,06	0,36	171,22	0,35	-	-	43,21	0,03	64,26	0,23
3 Gram verdes + lat verdes	211,88	0,15	173,19	0,13	-	-	39,08	0,24	66,26	0,08

Para el pajonal se construyeron modelos con las variables cobertura de gramíneas secas y altura máxima de la vegetación, y los tres candidatos propuestos tuvieron un AIC menor que el modelo nulo (Tabla 2.10). La presencia de pequeños roedores en este ambiente estuvo asociada en forma positiva con la cobertura de gramíneas secas y con la altura máxima de la vegetación (Tabla 2.11).

En los márgenes de la laguna, los modelos candidatos incluyeron las variables de cobertura de gramíneas y latifolias verdes. De los tres modelos propuestos para explicar la presencia de pequeños roedores en este ambiente, el modelo cuya variable

explicatoria es la cobertura de latifoleadas verdes presentó un valor de AIC levemente menor que el nulo (Tabla 2.10). Sin embargo, de acuerdo al intervalo de confianza para el estimador, esta variable no se considera relevante.

Tabla 2.11. Estimadores de las variables relevantes para el modelo final a escala de micro hábitat para todas las especies en conjunto en Pre Delta e Islas. Se muestran los valores para el estimador, el error estándar (EE) y los intervalos de confianza al 95% (IC 95%).

	Estimador	EE	IC 95%	
Campo Rico				
Intercepto	-1,70	0,25	-2,19	a -1,21
Gram verdes	-0,02	0,01	-0,05	a 0,00
Selva en galería				
Intercepto	-3,99	0,71	-5,37	a -2,60
Lat verdes	0,02	0,01	0,00	a 0,04
Pajonal				
Intercepto	-2,06	0,42	-2,88	a -1,23
Altura	0,33	0,13	0,07	a 0,59
Gram secas	0,01	0,01	0,00	a 0,03

Oxymycterus rufus:

Tanto para la selva en galería como para el bosque continental los modelos resultantes describen la presencia de *O. rufus* en función de la cobertura de latifoleadas verdes y la altura máxima de la vegetación (Tabla 2.10). El promedio de los modelos 2 y 3 para estos ambientes retuvo a la variable latifoleadas verdes, observándose una selección de parches con abundante cobertura de estas herbáceas por parte de esta especie (Tabla 2.12).

Dos de los tres modelos propuestos para el pajonal tuvieron valores de AIC menores que el modelo nulo para la especie *O. rufus*. Estos modelos describen la presencia de esta especie en función de la altura de la vegetación y de la cobertura de gramíneas secas (Tabla 2.10). El promedio de los modelos 1 y 3 sugiere que la presencia de esta especie estuvo asociada positivamente con la altura máxima de la vegetación en el pajonal (Tablas 2.10 y 2.12).

Ninguno de los modelos candidatos para explicar la presencia-ausencia de *O. rufus* en las márgenes de la laguna resultaron mejor que el modelo nulo (Tabla 2.10).

Tabla 2.12. Estimadores de las variables relevantes para el modelo final a escala de micro hábitat para *O. rufus* en los parques nacionales Pre Delta e Islas de Santa Fe. Se muestran los valores para el estimador, el error estándar (EE) y el intervalo de confianza al 95% (IC 95%).

	Estimador	EE	IC 95%		
Selva en galería					
Intercepto	-4,93	1,24	-7,37	a	-2,50
Lat verdes	0,02	0,01	0,00	a	0,05
Bosque continental					
Intercepto	-2,66	0,47	-3,59	a	-1,74
Lat verdes	0,01	0,01	0,00	a	0,02
Pajonal					
Intercepto	-2,82	0,51	-3,82	a	-1,83
Altura	0,36	0,18	0,01	a	0,72

Oligoryzomys flavescens:

La presencia-ausencia de *O. flavescens* en La Gallina, la selva en galería y el bosque continental no fue explicada por ninguna de las variables propuestas en los modelos candidatos (Tabla 2.10).

En Campo Rico, en cambio, cuatro de los siete modelos planteados para *O. flavescens* tuvieron valores de AIC menores que el modelo nulo. Estos modelos describen la presencia de esta especie en función de la cobertura de gramíneas verdes y de latifoleadas tanto verdes como secas (Tabla 2.10). El promedio de los modelos 1, 4, 5 y 7 retuvo a la variable cobertura de gramíneas verdes, sugiriendo la preferencia de esta especie por parches con baja cobertura de este tipo de vegetación.

En el pajonal, el modelo seleccionado mostró un uso selectivo por parte *O. flavescens* de parches con alta cobertura de gramíneas secas (Tablas 2.10 y 2.13).

En la laguna se capturaron sólo dos ejemplares de *O. flavescens* por lo que no se modeló su presencia-ausencia. Ambos ejemplares fueron capturados en invierno de 2009 en trampas contiguas ubicadas en parches con altura máxima de la vegetación entre 2 y 3 metros, más del 75% de cobertura de gramíneas verdes, menos del 12% de gramíneas verdes y de latifoleadas verdes, 0% de latifoleadas secas y 0% de suelo desnudo.

Tabla 2.13. Estimadores de las variables relevantes para el modelo final a escala de micro hábitat para *O. flavescens* en los parques nacionales Pre Delta e Islas de Santa Fe. Se muestran los valores para el estimador, el error estándar (EE) y el intervalo de confianza al 95% (IC 95%).

	Estimador	EE	IC 95%		
Campo Rico					
Intercepto	-1,72	0,25	-2,21	a	-1,23
Gram verdes	-0,02	0,01	-0,05	a	0,00
Pajonal					
Intercepto	-3,83	0,46	-4,89	a	-3,02
Gram secas	0,03	0,01	0,00	a	0,05

Calomys callidus:

En la selva en galería *C. callidus* seleccionó aquellos parches con mayor cobertura de latifoleadas verdes (Tablas 2.10 y 2.14).

Para el bosque continental no se seleccionó ningún modelo para esta especie.

Los modelos seleccionados para el pajonal incluyeron las variables altura de la vegetación y cobertura de gramíneas secas (Tabla 2.10). El promediado de estos modelos retuvo a ambas variables, y mostró una selección por parte de *C. callidus* de parches con vegetación alta y alto porcentaje de cobertura de gramíneas secas (Tabla 2.14).

Dos de los tres modelos propuestos para las márgenes de la laguna presentaron un AIC menor al del modelo nulo para la especie *C. callidus*. Estos modelos involucraron las variables gramíneas verdes y latifoleadas verdes (Tabla 2.10). El promedio de estos modelos no retuvo ninguna de estas variables (Tabla 2.14).

Tabla 2.14. Estimadores de las variables relevantes para el modelo final a escala de micro hábitat para *C. callidus* en los parques nacionales Pre Delta e Islas de Santa Fe. Se muestran los valores para el estimador, el error estándar (EE) y el intervalo de confianza al 95% (IC 95%).

	Estimador	EE	IC 95%		
Selva en galería					
Intercepto	-6,86	1,84	-10,47	a	-3,24
Lat verdes	0,04	0,01	0,00	a	0,08
Pajonal					
Intercepto	-6,18	1,14	-8,42	a	-3,93
Altura	1,11	0,32	0,48	a	1,74
Gram secas	0,02	0,01	0,00	a	0,05

Akodon azarae:

Dos de los tres modelos propuestos para la selva en galería presentaron valores de AIC menores al modelo nulo para *A. azarae*, sugiriendo que la altura de la vegetación y la cobertura de latifoleadas verdes son variables relevantes para esta especie (Tabla 2.10). Sin embargo, al promediar estos modelos, ninguna de estas variables queda retenida como relevante.

Los resultados para el bosque continental también sugieren a la altura de la vegetación como una variable asociada a la presencia de *A. azarae* (Tabla 2.10), sin embargo, al evaluar el intervalo de confianza de los estimadores de estas variables estas no quedan retenidas como relevantes.

Los dos modelos seleccionados para el pajonal señalaron a la altura de la vegetación y a la cobertura de gramíneas secas como variables importantes para *A. azarae* (Tabla 2.10). El promedio de estos modelos retuvo a la altura como variable relevante, mostrando un uso preferencial por parte de esta especie de parches de vegetación baja (Tabla 2.15).

No se seleccionó ningún modelo para *A. azarae* en las márgenes de la laguna (Tabla 2.10).

Tabla 2.15. Estimadores de las variables relevantes para el modelo final a escala de micro hábitat para *A. azarae* en los parques nacionales Pre Delta e Islas de Santa Fe. Se muestran los valores para el estimador, el error estándar (EE) y el intervalo de confianza al 95% (IC 95%).

	Estimador	EE	IC 95%	
Pajonal				
Intercepto	-1,15	0,76	-2,66	a 0,35
Altura	-0,84	0,40	-1,63	a -0,05

2.3.1.iv. Reproducción

Se observaron diferencias significativas en la actividad reproductiva entre estaciones del año para los machos de *O. flavescens*, *O. rufus* y *C. callidus* (*O. flavescens*: C-M-H₃= 17,92; p=0,0005; $\chi^2_3= 15,84$; p=0,001; *O. rufus* : C-M-H₃= 7,38; p=0,061; $\chi^2_3= 11,27$; p=0,010; *C. callidus*: C-M-H₂=7,07; p=0,018; $\chi^2_2=8,91$; p=0,012), pero no para las hembras (*O. flavescens*: $\chi^2_3= 3,15$; p=0,368; *O. rufus*: $\chi^2_3=$

0,09; $p=0,993$; *C. callidus*: $\chi^2_2= 2,12$; $p=0,347$; figura 2.8 a, b y c). No se observaron diferencias significativas en la actividad reproductiva de *A. azarae* entre estaciones del año (C-M-H₃= 7,67; $p=0,053$; figura 2.8.d). Las mayores proporciones de machos reproductivos se detectaron en primavera para todas las especies, salvo para *A. azarae* que fue en verano (Figura 2.8). No se detectó receso reproductivo en los machos para ninguna de las especies salvo *Holochilus* sp. que no presentó individuos reproductivos en otoño (Figura 2.8 e). *O. rufus* fue la única especie para la que se capturaron hembras reproductivas en todas las estaciones. No se capturaron hembras reproductivas de *O. flavescens* y *A. azarae* en invierno (Figura 2.8 b y d). No se realizó el análisis para *Holochilus* sp. debido al bajo número de capturas (Fig. 2.4 e).

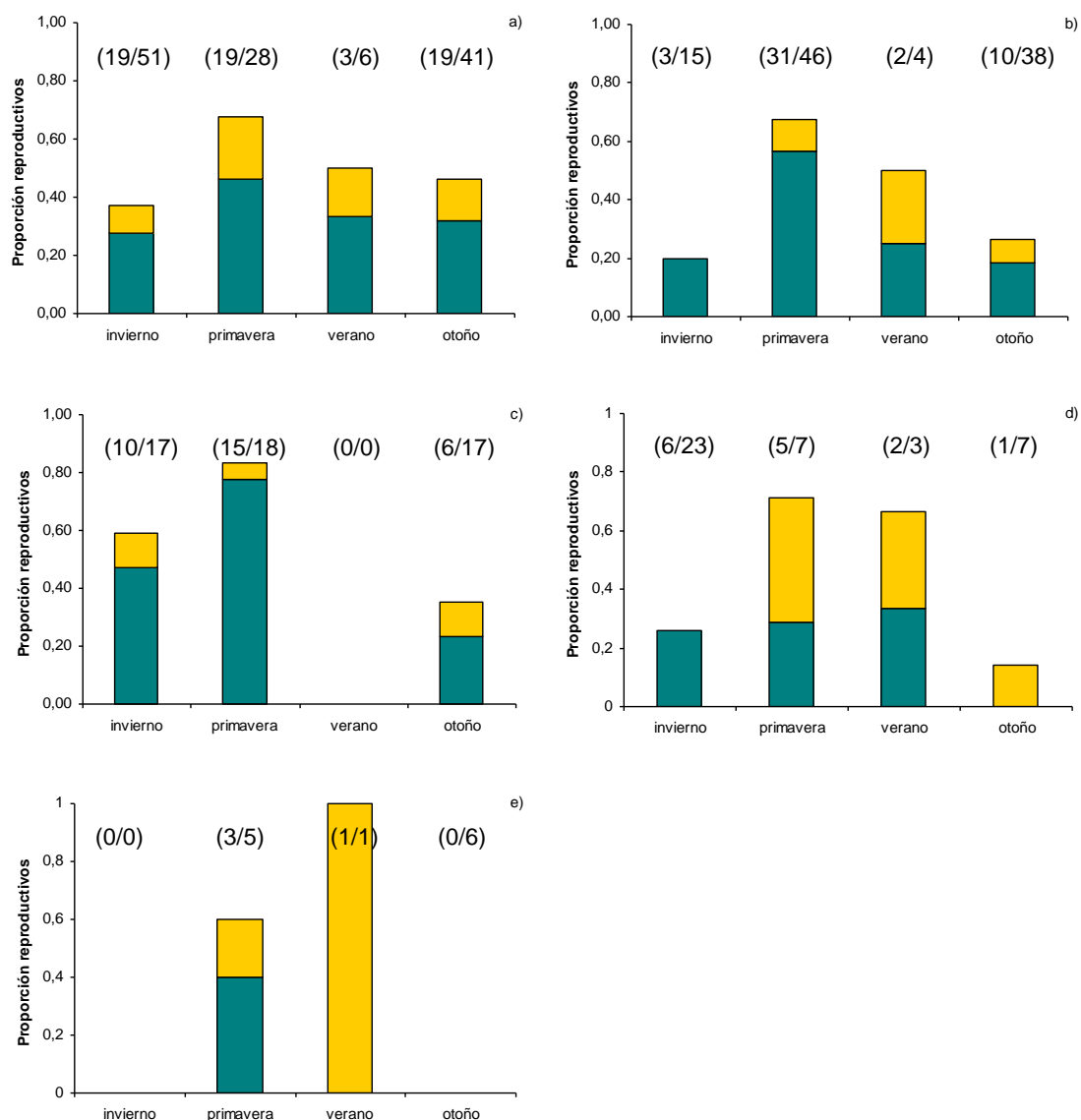


Figura 2.8. Proporción de adultos reproductivos de a) *O. rufus* (n=126), b) *O. flavescens* (n=103), c), *C. callidus* (n=52), d) *A. azarae* (n=40) y e) *Holochilus* sp. (n=12) por estación en Pre Delta e Islas. Se muestran los machos en verde y las hembras en amarillo. Los números entre paréntesis en los gráficos indican cantidad de activos y cantidad de capturados.

2.3.1.v. *Tamaño corporal*

El largo promedio de *O. rufus* fue significativamente mayor en primavera con respecto a otoño, mientras que no hubo diferencias para el resto de las estaciones ($F_{3; 158} = 5, 43; p=0,0014$; figura 2.9). El resto de las especies no presentó diferencias

significativas (*A. azarae*: $F_{3; 37} = 0,44$; $p = 0,726$; *C. callidus*: $F_{2; 67} = 0,79$; $p = 0,457$; *O. flavescens*: $F_{3; 157} = 1,56$; $p = 0,202$; figura 2.9).

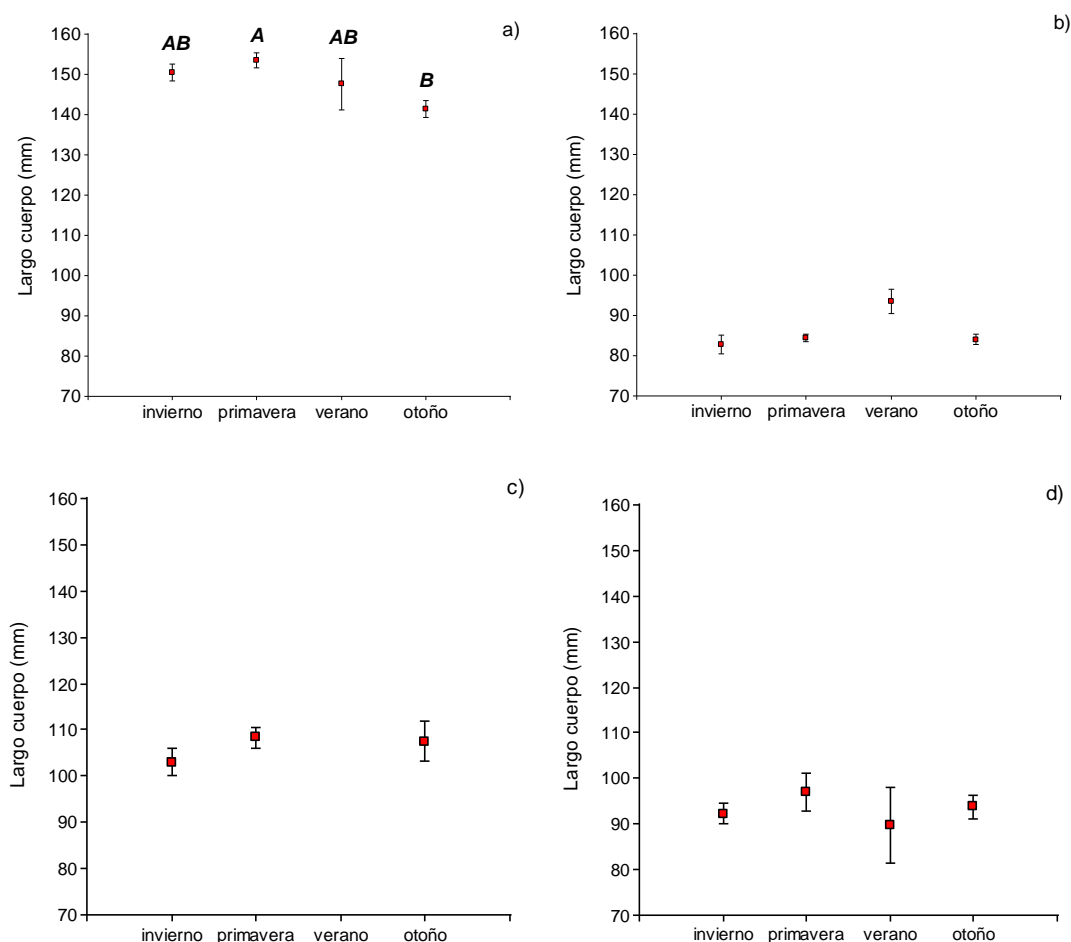


Figura 2.9. Largo corporal medio de a) *O. rufus* (n=163), b) *O. flavescens* (n=159), c) *C. callidus* (n=69) y d) *A. azarae* (n=42) en cada estación del año en Pre Delta e Islas. Se muestran las medias y los errores estándar. Las letras en imprenta muestran las diferencias significativas para *O. rufus*.

2.3.2. El Palmar

2.3.2.i. Comunidad de pequeños roedores en El Palmar

En El Palmar se capturaron entre abril de 2007 y agosto de 2011 un total de 172 roedores con un esfuerzo de captura de 13860 trampas-noche. Se capturaron las especies *O. nigripes* (86), *C. callidus* (54), *A. azarae* (21), *O. rufus* (10) y *C. laucha* (1). Se capturaron además ejemplares de la especie marsupial *Thylamys citellus* (28).

La riqueza de especies fue máxima (4 especies) en el camping y en el arbustal, y mínima (1 especie) en el palmar-arbustal y en la selva en galería del río Uruguay (Figura 2.10). Si bien en el camping y en el arbustal se capturaron cuatro especies de roedores distintas a lo largo del período estudiado, en ninguno de estos ambientes se capturaron estas cuatro especies en una misma campaña (Figura 2.11 a y g).

La abundancia de roedores sigmodontinos fue muy baja en todos los ambientes de El Palmar con excepción del camping (Figura 2.10). Todos los ambientes, presentaron períodos sin capturas sobre todo el palmar ralo y el palmar arbustal que presentaron períodos de al menos 36 meses en los que no se registraron capturas (Figura 2.11). Las mínimas abundancias se registraron en el palmar-arbustal donde, con un esfuerzo de captura de 1854 trampas-noche, sólo se capturaron 3 individuos a lo largo de 14 campañas de captura de roedores (Figura 2.11 e) y en el palmar ralo con capturas únicamente durante las dos primeras campañas (Figura 2.7 d). A escala de todo el parque se observaron una abundancia baja de pequeños roedores en invierno, con picos de abundancia principalmente en primavera-verano (Figura 2.12). Estos picos corresponden principalmente con picos en la abundancia de *O. nigripes*, la especie dominante (Figura 2.12). La abundancia de pequeños roedores no presentó grandes fluctuaciones interanuales (Figura 2.12).

Todos los roedores sigmodontinos capturados en el camping durante el 2007 fueron sacrificados y colectados debido al riesgo epidemiológico para los acampantes. A partir del 2008 sólo los *O. nigripes* capturados fueron sacrificados, con excepción de la campaña realizada en marzo de 2009 en la que también se sacrificaron ejemplares de *A. azarae* (1) y de *C. callidus* (1) (Figura 2.11 a). Además, se aplicó veneno para roedores entre diciembre de 2007 y marzo de 2008, y en abril de 2011 en el camping (Figura 2.11 a), y se tomaron medidas de ordenamiento de este ambiente que se mantuvieron durante todo el período de estudio.

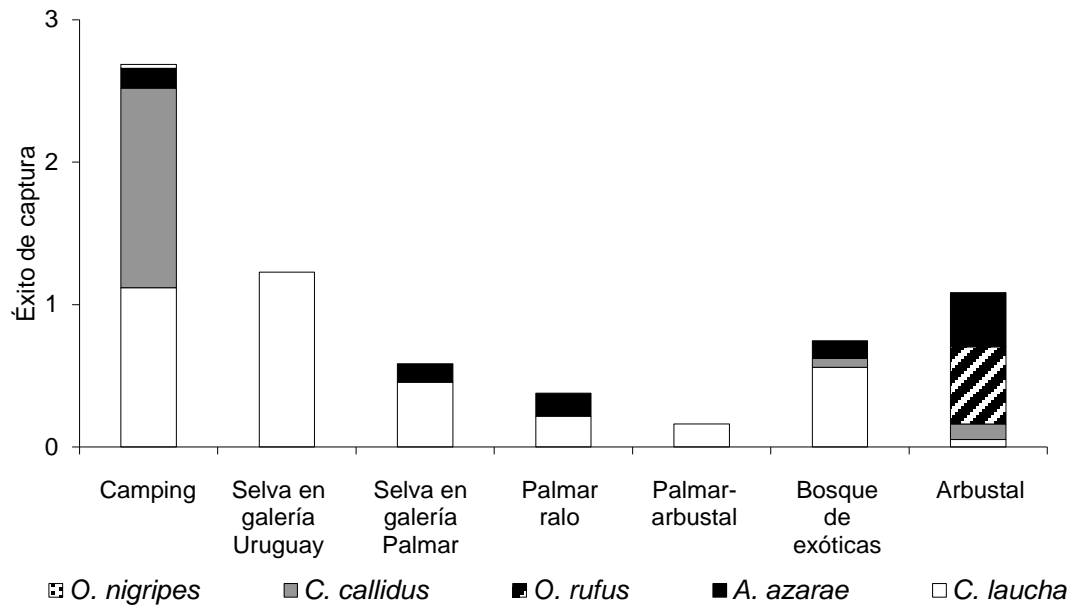
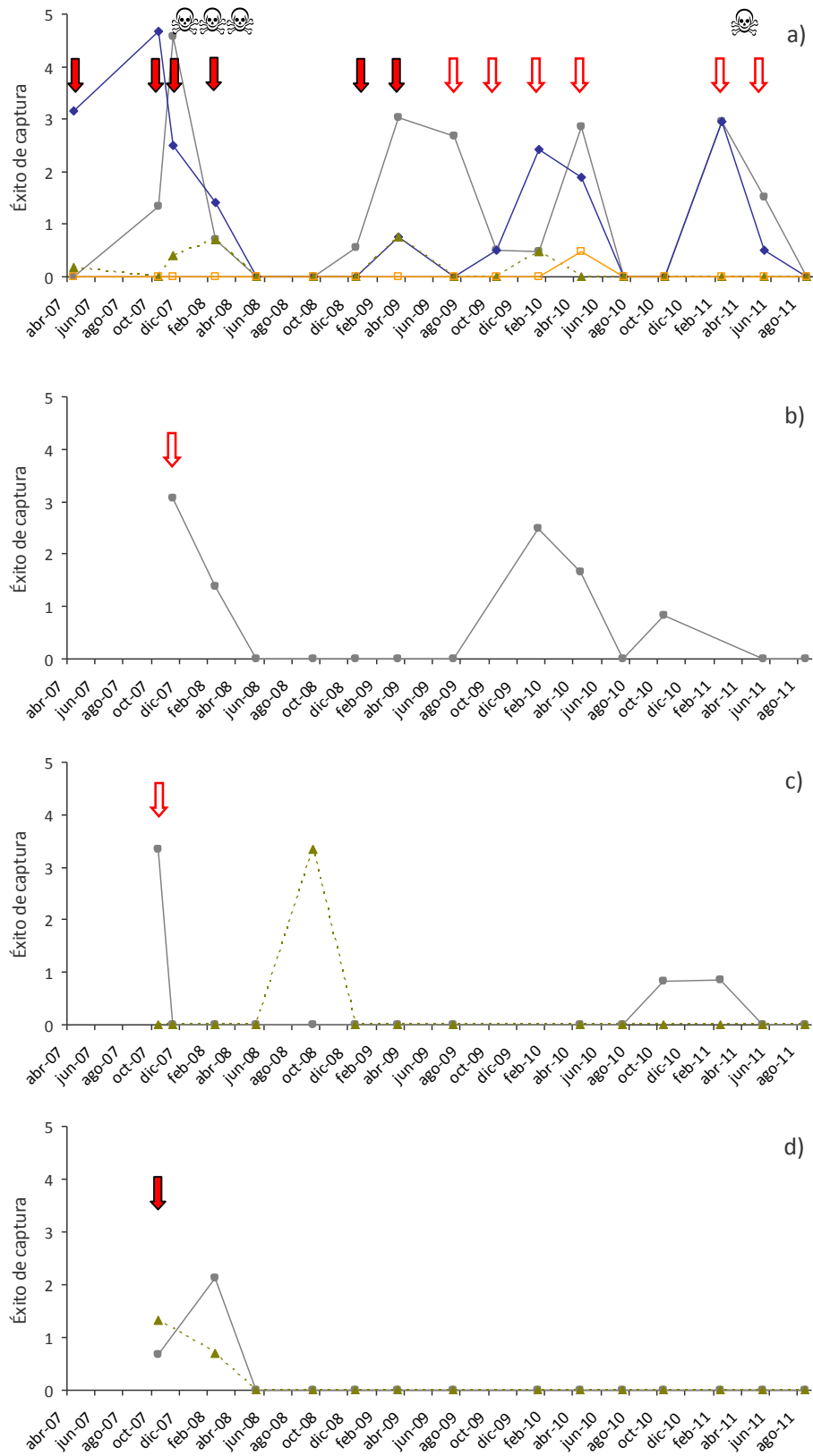


Figura 2.10. Éxito de captura de las distintas especies de sigmodontinos en cada ambiente estudiado en el Parque Nacional El Palmar entre octubre de 2007 y agosto de 2011.



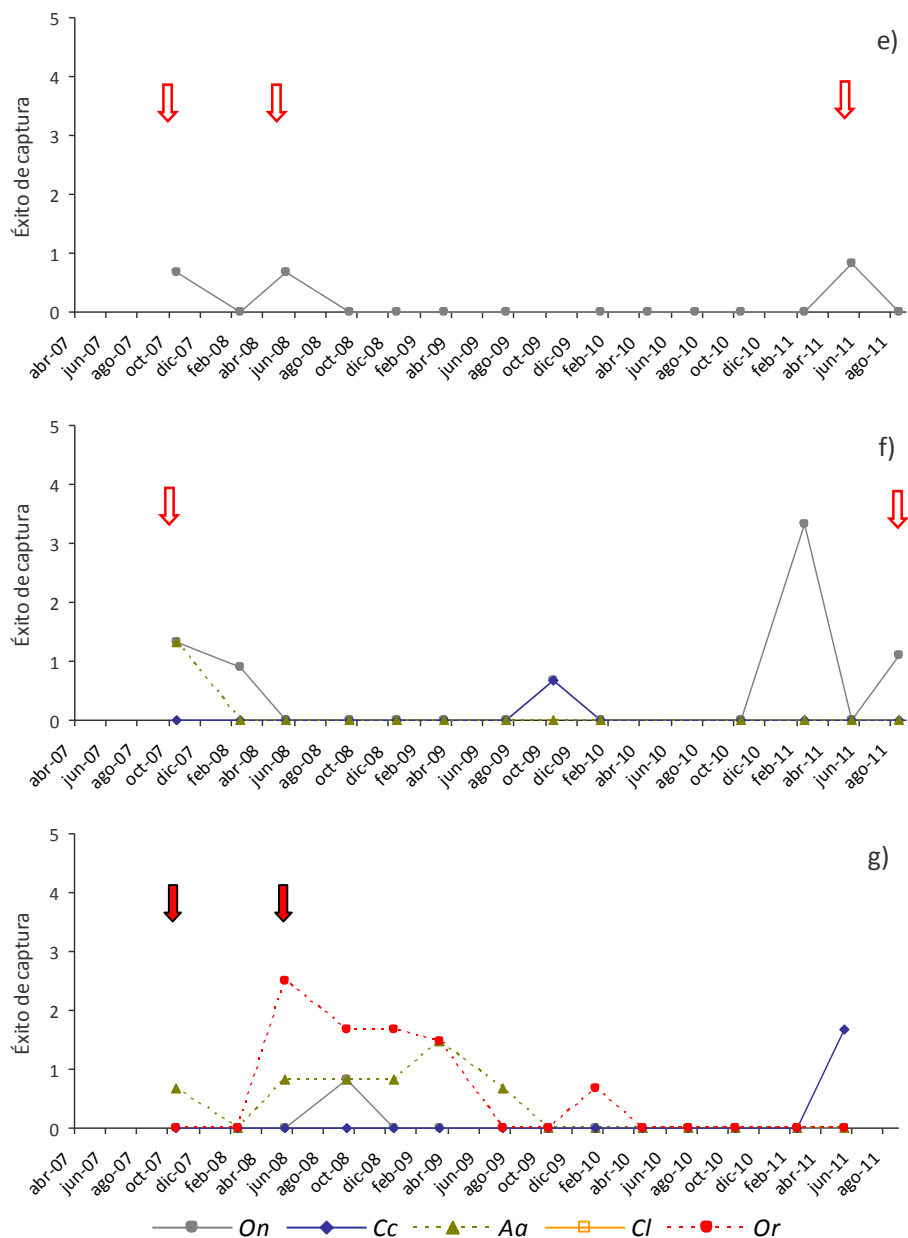


Figura 2.11. Éxito de captura de *O. rufus*, *O. flavescens*, *C. callidus*, *A. azarae* y *Holochilus* sp. en a) el camping, b) la selva en galería del río Uruguay, c) la selva en galería del arroyo El Palmar, d) el palmar ralo, e) el palmar-arbustal, f) el bosque de exóticas y, g) el arbustal en el Parque Nacional El Palmar. Las flechas indican remoción de sigmodontinos (relleno rojo) y remoción de *O. nigripes* (borde rojo). La calavera indica la aplicación de veneno.

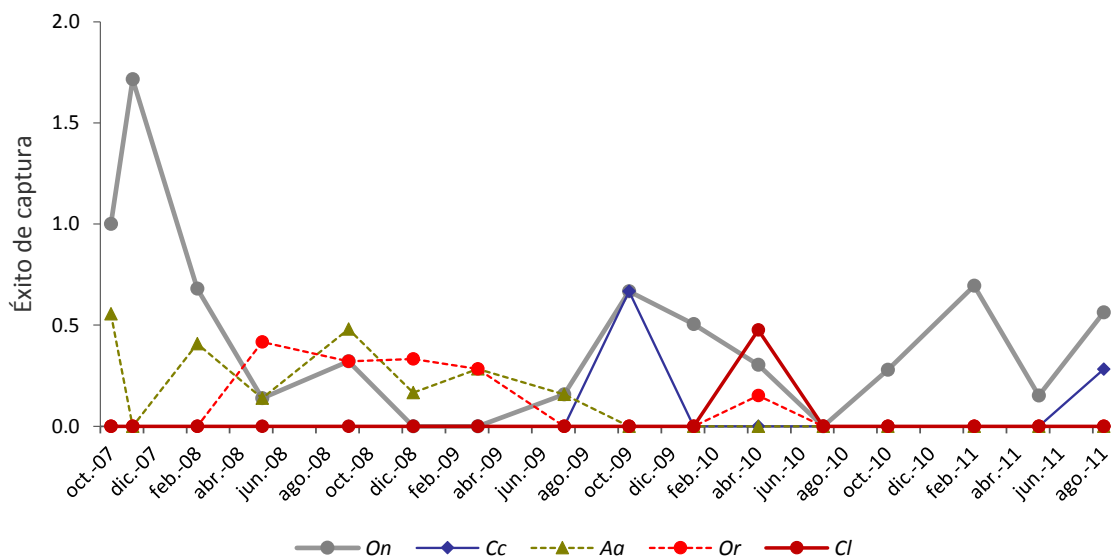


Figura 2.12. Éxito de captura de cada especie de roedores sigmodontinos en el Parque Nacional El Palmar. No se incluyen las capturas del camping por tener intervenciones que pueden modificar la dinámica temporal de los roedores que habitan en ese lugar.

2.3.2.ii. *Uso de hábitat a escala de macro hábitat en El Palmar*

Todas las especies sigmodontinas:

Los mejores modelos meteorológicos-hidrológicos describen la abundancia de sigmodontinos en El Palmar como una función del ambiente, la estación del año, las precipitaciones registradas con 30 días de anticipación y la temperatura máxima (Tabla 2.16). El modelo 1 y el 5, que presentan los menores QAICc, sugieren que la abundancia de roedores depende del ambiente en El Palmar (Tabla 2.16; figura 2.10). Además, el modelo 5 propone un efecto de las lluvias acumuladas dependiente del ambiente (Tabla 2.16). Al promediar los modelos 1, 2, 4, 5, 6 y 7 se observa una asociación con retardo de un mes entre la abundancia de sigmodontinos y las precipitaciones, dependiente de la estación del año y del ambiente (Tabla 2.17). El análisis de los estimadores de las pendientes muestra un efecto positivo de las precipitaciones en todas las estaciones del año en todos los ambientes, salvo en el arbustal y en la selva en galería del río Uruguay en invierno (Tabla 2.17).

De los modelos de vegetación candidatos sólo el modelo que incluye a la cobertura de gramíneas verdes presenta un valor de QAICc levemente menor al valor

del modelo nulo (Tabla 2.16). Este modelo sugiere una asociación negativa entre esta variable y la abundancia de sigmodontinos en El Palmar (Tabla 2.17).

Tabla 2.16. Modelos candidatos meteorológicos-hidrológicos y de vegetación propuestos para explicar la abundancia relativa de pequeños roedores a escala de macro hábitat en el Parque Nacional El Palmar. Se muestran los QAICc para todas las especies (QAICc Todas) y para cada una de las especies por separado (QAICc *Or*, QAICc *On*, QAICc *Cc*, y AICc *Aa*,) y los pesos de Akaike (w_i) para cada modelo. Los valores de QAICc o AICc menores al valor de QAICc o AICc de los modelos nulos se muestran en negrita.

Modelos candidatos	Todas		<i>On</i>		<i>Cc</i>		<i>Aa</i>		<i>Or</i>	
	QAICc	w_i	QAICc	w_i	QAICc	w_i	QAICc	w_i	QAICc	w_i
Modelos metereológicos										
0 <i>nulo</i>	185,64	0,00	115,96	0,04	39,08	0,21	48,02	0,02	24,36	0,47
1 Ambiente	157,51	0,67	113,04	0,18	-	-	-	-	-	0,00
2 Estación	184,01	0,00	116,32	0,03	-	-	53,39	0,00	-	0,00
3 TMax	185,68	0,00	117,01	0,02	42,00	0,05	49,39	0,01	25,84	0,23
4 Pp30	165,11	0,02	111,66	0,36	36,93	0,61	40,72	0,74	25,62	0,25
5 Ambiente+Pp30+Ambiente×Pp30	159,22	0,29	123,39	0,00	-	-	-	-	-	-
6 Ambiente+TMax+Ambiente×TMax	172,37	0,00	125,89	0,00	-	-	-	-	-	-
7 TMax+Pp30	164,29	0,02	112,34	0,26	39,96	0,13	43,09	0,23	28,80	0,05
8 Estación+Pp30+Estación×Pp30	171,45	0,00	114,17	0,10	-	-	53,96	0,00	-	-
9 Ambiente+Estación+TMax+Pp30+Ambiente×Estación+ +Ambiente×TMax+Ambiente×Pp30+Estación×Pp30	192,63	0,00	152,28	0,00	-	-	-	-	-	-
Modelos de vegetación										
0 <i>nulo</i>	51,91	0,30	45,41	0,37	25,86	0,37	-	-	-	-
1 Lat verdes	54,16	0,10	47,66	0,12	27,82	0,14	-	-	-	-
2 Lat secas	53,31	0,15	45,32	0,39	28,62	0,09	-	-	-	-
3 Gram verdes	51,27	0,41	47,99	0,10	25,83	0,38	-	-	-	-
4 Lat verdes+lat secas+gram verdes	55,61	0,05	51,46	0,02	32,91	0,01	-	-	-	-

Tabla 2.17. Estimadores de las variables relevantes de los modelos finales que explican la abundancia relativa de roedores a escala de macro hábitat en el Parque Nacional El Palmar. Se muestran el estimador, el error estándar (EE) y el intervalo de confianza para el 95% (IC 95%). Los niveles “Arbustal” e “Invierno” están incluidos en el intercepto.

	Estimador	EE	IC 95%		
Modelo meteorológico					
Intercepto	-3,67	0,45	-4,55	a	-2,78
Camping	-0,85	0,51	-1,86	a	0,16
Selva en galería Uruguay	-2,34	0,79	-3,91	a	-0,77
Selva en galería Palmar	-1,25	0,81	-2,87	a	0,37
Palmar ralo	-2,63	1,09	-4,80	a	-0,45
Palmar-arbustal	-2,29	1,27	-4,81	a	0,23
Bosque de exóticas	-1,66	0,86	-3,36	a	0,04
PP60	-0,01	0,01	-0,02	a	0,00
PP60×Camping	0,02	0,01	0,01	a	0,03
PP60×Selva en galería Uruguay	0,02	0,01	0,01	a	0,04
PP60×Selva en galería Palmar	0,01	0,01	-0,01	a	0,03
PP60×Palmar ralo	0,02	0,01	0,00	a	0,04
PP60×Pamar-arbustal	0,01	0,02	-0,02	a	0,04
PP60×Bosque de exóticas	0,02	0,01	0,00	a	0,04
Otoño	-1,48	0,83	-3,13	a	0,17
Primavera	-1,32	0,80	-2,91	a	0,27
Verano	-0,24	0,86	-1,94	a	1,46
PP60×Otoño	0,02	0,01	0,00	a	0,05
PP60×Primavera	0,03	0,01	0,00	a	0,05
PP60×Verano	0,02	0,01	-0,01	a	0,04
Modelos de vegetación					
Intercepto	-3,93	0,17	-4,28	a	-3,60
Gram verdes	-0,30	0,11	-0,54	a	-0,10

Oligoryzomys nigripes:

O. nigripes estuvo presente en todos los ambientes de este parque (Figura 2.10). Los modelos seleccionados para esta especie sugieren al ambiente, las precipitaciones ocurridas 30 días antes, la temperatura máxima y la estación del año como variables relevantes para explicar la abundancia de esta especie (Tabla 2.16). Sin embargo, el promedio de estos modelos retuvo solamente la variable ambiente. De acuerdo a este resultado, la abundancia relativa de *O. nigripes* difirió entre ambientes, siendo mayor en la selva en galería del río Uruguay, el camping y el bosque de exóticas, seguidos por la selva en galería del Palmar, el palmar ralo y el palmar-arbustal (Tabla 2.18 y figura 2.6). Los datos de esta especie en el arbustal no fue incorporada para este análisis debido al bajo número de capturas en este ambiente (Figura 2.10).

De acuerdo con el modelo de vegetación, la abundancia de esta especie estuvo asociada positivamente a la cobertura de latifoleadas secas (Tabla 2.18).

Tabla 2.18. Estimadores de las variables relevantes de los modelos finales que explican la abundancia relativa de *O. nigripes* a escala de macro hábitat en el Parque Nacional El Palmar. Se muestran el estimador, el error estándar (EE) y el intervalo de confianza para el 95% (IC 95%). El intercepto del modelo meteorológico-hidrológico representa el camping.

	Estimador	EE	IC 95%		
Modelo metereológico					
Intercepto	-4,95	1,06	-7,06	a	-2,84
Selva en galería Uruguay	0,09	0,29	-0,49	a	0,67
Selva en galería Palmar	-0,91	0,41	-1,72	a	-0,09
Palmar ralo	-1,65	0,53	-2,70	a	-0,61
Palmar-arbustal	-1,94	0,60	-3,14	a	-0,75
Bosque de exóticas	-0,62	0,37	-1,36	a	0,12
Modelos de vegetación					
Intercepto	-4,98	0,26	-5,53	a	-4,50
Lat secas	0,36	0,14	0,07	a	0,64

Calomys callidus:

Esta especie hizo uso únicamente de dos ambientes de El Palmar: el camping y el bosque de exóticas (Figura 2.10). De los tres modelos meteorológicos-hidrológicos propuestos para evaluar la abundancia relativa de *C. callidus* sólo uno presentó un valor de QAICc menor al del modelo nulo (Tabla 2.16). Este modelo propone una asociación negativa y con retardo de un mes entre la abundancia de esta especie y las precipitaciones (Tabla 2.19). De manera similar, sólo uno de los cuatro modelos de vegetación candidatos fue seleccionado. Este modelo sugiere una asociación positiva de esta especie con la cobertura de gramíneas verdes (Tablas 2.16 y 2.19).

Tabla 2.19. Estimadores de las variables relevantes de los modelos finales que explican la abundancia relativa de *C. callidus* a escala de macro hábitat en el Parque Nacional El Palmar. Se muestran el estimador, el error estándar (EE) y el intervalo de confianza para el 95% (IC 95%).

	Estimador	EE	IC 95%		
Modelo metereológico					
Intercepto	-3,31	0,27	-3,87	a	-2,80
Pp30	-0,12	0,03	-0,18	a	-0,05
Modelos de vegetación					
Intercepto	-6,05	0,50	-7,13	a	-5,16
Gram verdes	1,23	0,46	0,32	a	2,13

Akodon azarae:

A. azarae hizo uso de todos los ambientes de El Palmar con excepción de la selva en galería del río Uruguay y el pastizal-arbustal (Figura 2.10). Al igual que para *C. callidus*, el único modelo meteorológico-hidrológico seleccionado sugiere que la abundancia de *A. azarae* se vio afectada negativamente por la temperatura máxima del mes anterior y las lluvias ocurridas con un mes de anterioridad (Tabla 2.16), siendo esta última la única relevante de acuerdo al intervalo de confianza de los estimadores (Tabla 2.20). Los modelos de vegetación no pudieron ser evaluados por falta de datos suficientes para esta especie.

Tabla 2.20. Estimadores de las variables relevantes de los modelos finales que explican la abundancia relativa de *A. azarae* a escala de macro hábitat en el Parque Nacional El Palmar. Se muestran el estimador, el error estándar (EE) y el intervalo de confianza para el 95% (IC 95%).

	Estimador	EE	IC 95%	
Modelo metereológico				
Intercepto	-4,66	0,70	-6,08	a -3,24
Pp30	-0,24	0,09	-0,43	a -0,05

Calomys laucha:

Se capturó *C. laucha* en una única oportunidad a lo largo del período estudiado (Figura 2.12). Esto ocurrió en otoño de 2010, cuando se capturó un solo ejemplar en el camping (Figura 2.11.a).

2.3.2.iii. Selección de hábitat a escala de micro hábitat en El Palmar

Todas las especies sigmodontinas:

La totalidad de los modelos propuestos para explicar la presencia de pequeños roedores en el camping de El Palmar fueron mejores que el modelo nulo (Tabla 2.21). De acuerdo al promedio de estos modelos, los roedores sigmodontinos seleccionaron parches con mayor cobertura de latifoleadas secas en este ambiente (Tabla 2.22).

En la selva en galería del río Uruguay ningún modelo candidato tuvo un AIC menor que el modelo nulo, sugiriendo que las variables altura de la vegetación y

cobertura de gramíneas secas no fueron variables relevantes para explicar la abundancia de sigmodontinos (Tabla 2.21).

En el bosque de exóticas se evaluaron modelos únicamente para la especie *O. nigripes*, debido al bajo número de capturas de otras especies, por lo que se explicará más adelante.

Ningún modelo candidato resultó mejor que el nulo en el arbustal, sugiriendo que la cobertura de latifoleadas secas y gramíneas verdes no parece explicar la abundancia de sigmodontinos en este ambiente (Tabla 2.21).

En la selva en galería del arroyo El Palmar, en el palmar ralo y en el palmar arbustal no se realizó el análisis a escala de micro hábitat por no contar con un número de capturas suficientes.

Tabla 2.21. Modelos candidatos propuestos para explicar la presencia de pequeños roedores a escala de micro hábitat en el Parque Nacional El Palmar. Se muestran los AIC para todas las especies (AIC todas) y para cada una de las especies por separado (AIC *On* y AIC *Cc*). Los valores de AIC menores al valor de los modelos nulos se muestran en negrita.

Modelos candidatos	Todas		<i>On</i>		<i>Cc</i>	
	AIC	w _i	AIC	w _i	AIC	w _i
Camping						
0 <i>nulo</i>	269,30	0,05	170,84	0,10	156,90	0,09
1 Gram verdes	268,67	0,07	168,37	0,35	158,83	0,04
2 Lat secas	265,14	0,42	170,14	0,14	153,04	0,64
3 Gram verdes + lat secas	264,98	0,46	168,05	0,41	155,03	0,24
Selva en galería Uruguay						
0 <i>nulo</i>	67,21	0,38	67,21	0,38	-	-
1 Altura	68,58	0,19	68,58	0,19	-	-
2 Gram secas	67,91	0,27	67,91	0,27	-	-
3 Altura + gram secas	69,03	0,15	69,03	0,15	-	-
Bosque de exóticas						
0 <i>nulo</i>	47,91	0,11	47,91	0,11	-	-
1 Lat secas	49,44	0,05	49,44	0,05	-	-
2 Gram verdes	46,73	0,21	46,73	0,21	-	-
3 Lat verdes	47,27	0,16	47,27	0,16	-	-
4 Lat secas+ gram verdes	47,69	0,13	47,69	0,13	-	-
5 Lat secas + lat verdes	48,44	0,09	48,44	0,09	-	-
6 Gram verdes + lat verdes	47,39	0,15	47,39	0,15	-	-
7 Lat secas + gram verdes + lat verdes	48,07	0,11	48,07	0,11	-	-
Arbustal						
0 <i>nulo</i>	62,62	0,46	-	-	-	-
1 Lat secas	64,43	0,19	-	-	-	-
2 Gram verdes	63,84	0,25	-	-	-	-
3 Lat secas+ gram verdes	65,70	0,10	-	-	-	-

Tabla 2.22. Estimadores de las variables relevantes para el modelo final a escala de micro hábitat para todas las especies en el el Parque Nacional El Palmar. Se muestran los valores para el estimador, el error estándar (EE) y el intervalo de confianza al 95% (IC 95%).

	Estimador	EE	IC 95%	
Camping				
Intercepto	-2.93	0.24	-3.40	a -2.47
Lat secas	0.19	0.07	0.05	a 0.32

Oligoryzomys nigripes:

En el camping, los tres modelos propuestos para *O. nigripes* tuvieron valores de AIC menores que el modelo nulo, sugiriendo la importancia de la cobertura de gramíneas verdes y de latifoleadas secas en la explicación de la presencia-ausencia de esta especie a escala de micro hábitat (Tabla 2.21). El promedio de estos modelos, sin embargo, no retuvo ninguna de estas variables.

En la selva en galería del río Uruguay ningún modelo candidato presentó un valor de AIC menor al del modelo nulo, sugiriendo que la altura de la vegetación y la cobertura de gramíneas secas no son relevantes en la explicación de la presencia-ausencia de esta especie a escala de micro hábitat (Tabla 2.21).

En la selva en galería del arroyo El Palmar se capturaron solamente dos ejemplares de esta especie, uno en primavera de 2010 y otro en verano de 2011. Estos se capturaron en parches con altura máxima de la vegetación mayor a 4 metros, menos de 12% de cobertura de gramíneas y latifoleadas verdes, sin gramíneas ni latifoleadas secas y más del 75% de suelo desnudo.

En el palmar ralo no se capturaron ejemplares de *O. nigripes* luego de comenzado el estudio de vegetación por lo que no se pudo estudiar la presencia-ausencia de esta especie a escala de micro hábitat.

En el palmar arbustal sólo se capturaron dos individuos de *O. nigripes*, uno sólo luego de comenzado el estudio de vegetación, por lo que no se pudo realizar el análisis a micro escala para esta especie en este ambiente. Este último ejemplar fue capturado en un parche con vegetación superior a los 3 metros de altura, con una cobertura de gramíneas verdes de entre 50% y 75%, con una cobertura de latifoleadas verdes de entre 25% y 50%, menos del 12% de cobertura de gramíneas y latifoleadas secas, y sin suelo desnudo.

En el bosque de exóticas, cuatro de los siete modelos candidatos presentaron AIC menores que el nulo (Tabla 2.21). Estos incluyeron las variables gramíneas y latifolneas verdes y latifolneas secas. El promedio de estos modelos, sin embargo, no retuvo ninguna de estas variables como relevantes para explicar la presencia-ausencia de *O. nigripes* a escala de micro hábitat en el bosque de exóticas.

En el arbustal no se realizaron modelos para *O. nigripes* debido a que no se capturaron individuos de esta especie durante el período en el que se realizó el relevamiento de vegetación.

Calomys callidus:

En el camping, dos de los cuatro modelos propuestos tuvieron AIC menores que el nulo para *C. callidus*. Estos modelos sugieren que la abundancia de esta especie está asociada con la cobertura de latifolneas secas y de gramíneas verdes (Tabla 2.21). El promedio de modelos mostró una asociación positiva entre la cobertura de latifolneas secas y la abundancia de *C. callidus* (Tabla 2.23).

En el arbustal se capturaron dos ejemplares de *C. callidus* en tres oportunidades durante invierno de 2011. Debido al bajo número no se realizó el análisis estadístico. Estos ejemplares se capturaron en parches con una altura de la vegetación entre 1 y 2 metros, cobertura de gramíneas verdes variable (entre 12% y 100%), entre 25% y 75% de cobertura de latifolneas verdes, menos de 12% de cobertura de gramíneas secas y menos de 25% de suelo desnudo.

Tabla 2.23. Estimadores finales de las variables relevantes para el modelo final a escala de micro hábitat para *C. callidus* en el Parque Nacional El Palmar. Se muestran los valores para el estimador, el error estándar (EE) y el intervalo de confianza al 95% (IC 95%).

	Estimador	EE	IC 95%	
Camping				
Intercepto	-3.87	0.31	-4.48	a -3.26
Lat secas	0.24	0.09	0.07	a 0.42

2.3.2.iv. Reproducción

Se observaron diferencias significativas en la proporción de machos reproductivos de *O. nigripes* entre las estaciones del año (C-M-H₃=19,66; p=0,000; $\chi^2_3=20,06$; p=0,000), pero no en hembras ($\chi^2_3= 3,96$; p=0,265), siendo mayor la proporción en otoño. *O. nigripes* no tuvo individuos reproductivos en invierno (Figura 2.13 a). No se observaron diferencias significativas en la actividad reproductiva de *A. azarae* ni de *C. callidus* entre estaciones tanto para machos (*A. azarae*: C-M-H₃= 7,28; p=0,063; $\chi^2_3= 5,25$; p=0,154; *C. callidus*: C-M-H₂=2,50; p=0,286; $\chi^2_2= 1,53$; p=0,131) como para hembras (*A. azarae*: $\chi^2_3= 5,63$; p=0,131; $\chi^2_2= 1,10$; p=0,576). *C. callidus* no fue capturado en otoño. No se realizó este análisis para *O. rufus* (Figura 2.13 d) ni para *C. laucha* por el bajo número de capturas.

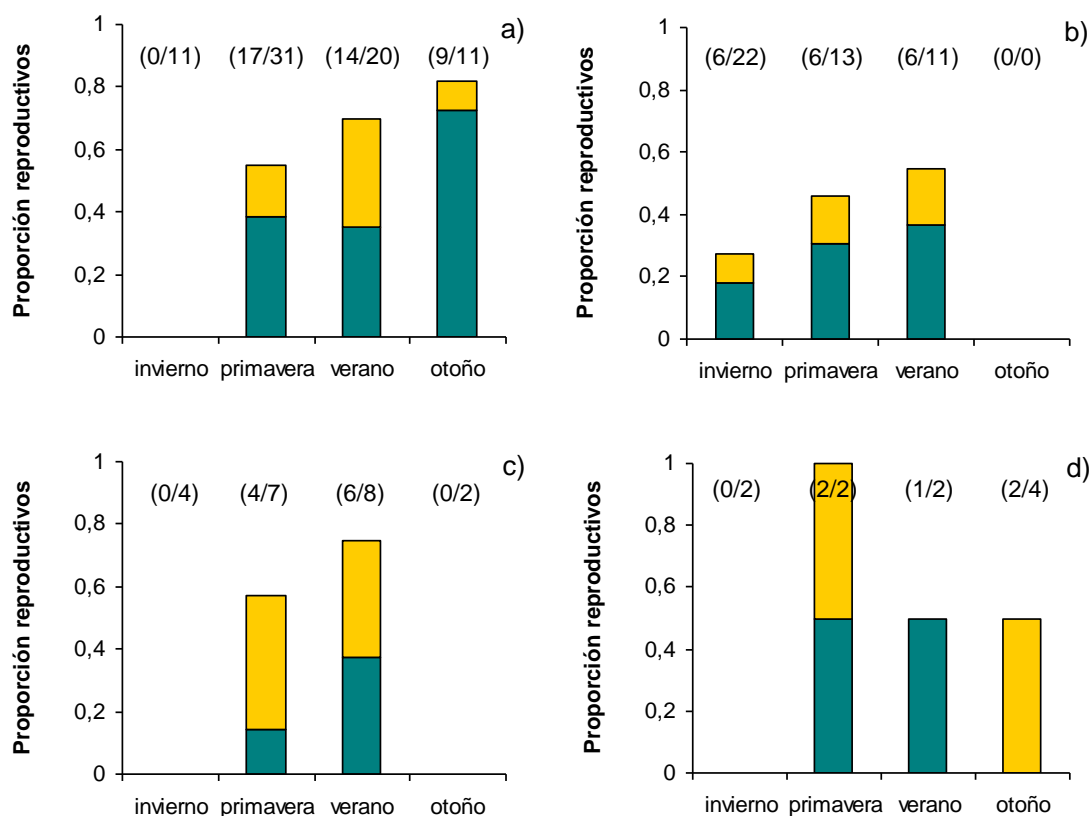


Figura 2.13. Proporción de adultos reproductivos de a) *O. nigripes* (n=73), b) *C. callidus* (n=46), c), *A. azarae* (n=21) y d) *O. rufus* (n=10) por estación en el Parque Nacional El Palmar. Se muestran los machos en verde y las hembras en amarillo. Los números entre paréntesis en los gráficos indican cantidad de activos y cantidad de capturados.

2.3.2.v. *Tamaño corporal*

El largo corporal promedio de *C. callidus* fue significativamente mayor en verano y otoño que en invierno ($F_{3; 50}=4,22$; $p=0,0098$; figura 2.14 b), a diferencia de *A. azarae* y de *O. nigripes* que no presentaron diferencias significativas entre estaciones del año (*A.a.*: $F_{3; 17}=1,22$; $p=0,332$; *O.n.*: $F_{3; 83}=1,22$; $p=0,309$; figura 2.14 a y c). No se comparó estadísticamente el largo corporal de *O. rufus* entre estaciones por falta de datos suficientes, pero se observa que la media para primavera es menor que para el resto de las estaciones (Figura 2.14 d).

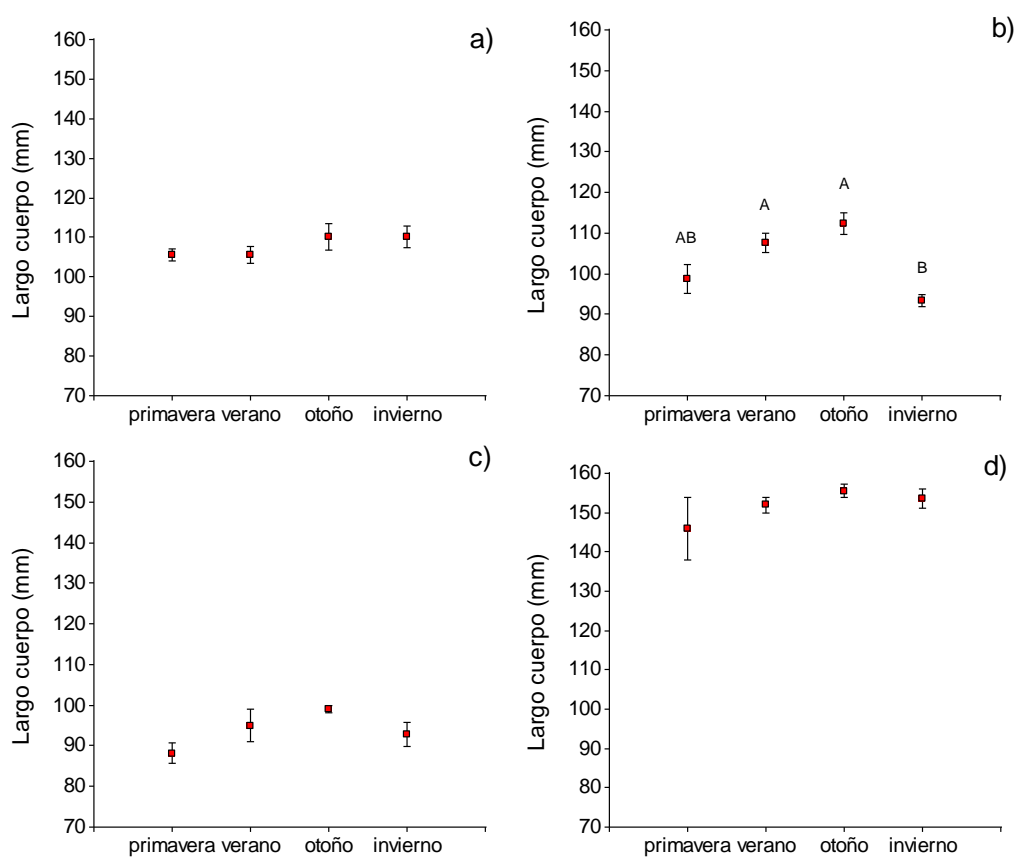


Figura 2.14. Largo corporal medio de a) *O. nigripes* (n=85), b) *C. callidus* (n=54), c) *A. azarae* (n=21), y d) *O. rufus* (n=10) en cada estación del año en el Parque Nacional El Palmar. Se muestran las medias y los errores estándar. Las letras en imprenta en el gráfico b) muestran las diferencias significativas para *C. callidus*.

2.3.3. Reserva Natural Otamendi

2.3.3.i. Comunidad de pequeños roedores en la Reserva Natural Otamendi

Entre septiembre de 2007 y noviembre de 2011 se realizaron 635 capturas de pequeños mamíferos en la Reserva Natural Otamendi con un esfuerzo de captura de 11.704 trampas-noche. Se capturaron 528 ejemplares de roedores de las especies *A. azarae* (159), *O. rufus* (165), *S. aquaticus* (121), *D. kempfi* (27), *O. flavescens* (27), *O. nigripes* (21), *C. laucha* (6), *Holochilus* sp. (1) y *Cavia aperea* (1). Se capturaron además las especies marsupiales *Lutreolina crassicaudata* (18) y *Cryptonanus chacoensis* (1). Se encontró además un individuo de la especie *Holochilus brasiliensis* muerto al pie de un árbol cercano a la intendencia del parque.

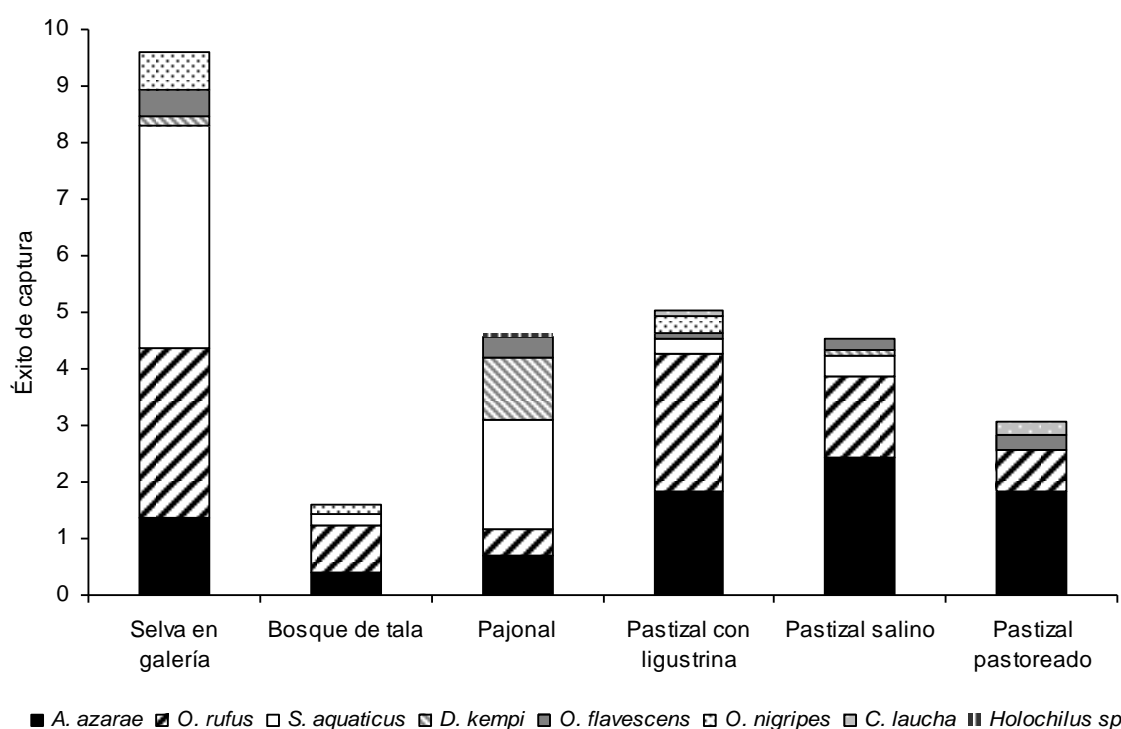
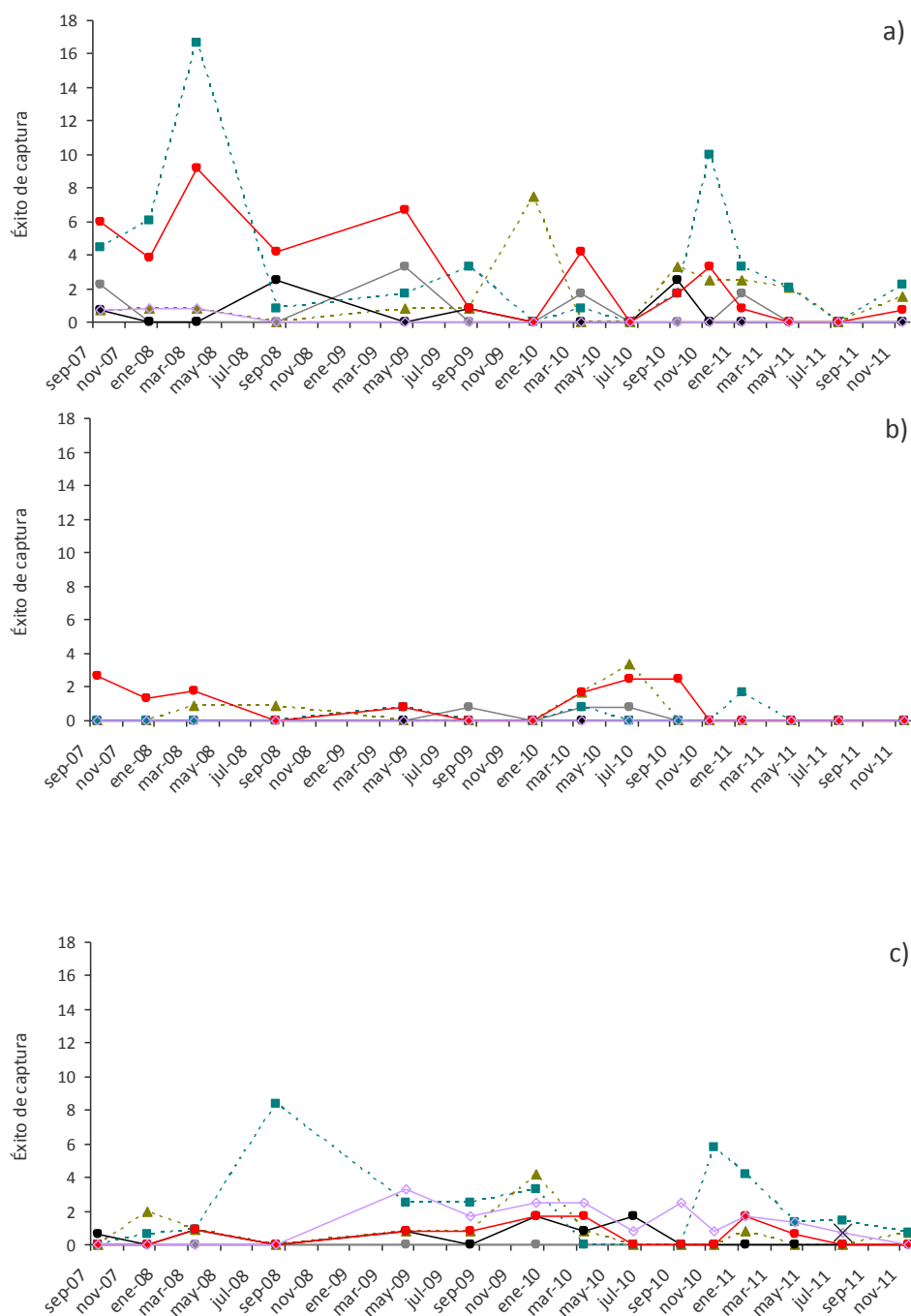


Figura 2.15. Éxito de captura de las distintas especies de sigmodontinos en cada ambiente estudiado en la Reserva Natural Otamendi entre Septiembre 2007 y Noviembre 2011.

La riqueza de especies sigmodontinas fue máxima en la selva en galería, en el pajonal y en el pastizal con ligustrina, y mínima en el bosque de tala y en el pastizal pastoreado (Figura 2.15). La especie dominante varió de acuerdo al ambiente. *A. azarae* fue la especie numéricamente dominante en el pastizal salino y en el pastizal

pastoreado, *O. rufus* fue dominante en el pastizal con ligustrina y en el bosque de tala, mientras que *S. aquaticus* lo fue en el pajonal y en la selva en galería (Figura 2.15).

La selva en galería fue el ambiente con mayor abundancia, prácticamente duplicando el valor del pastizal con ligustrina, el ambiente que le sigue en éxito de captura (Figura 2.11). En este ambiente, la abundancia de sigmodontinos presenta ciclos claros con máximos en verano y otoño, y mínimos en invierno (Figura 2.16 a). El bosque de tala es el ambiente con menor abundancia, con períodos de hasta siete meses en los que no se obtuvieron capturas (Figura 2.16 b).



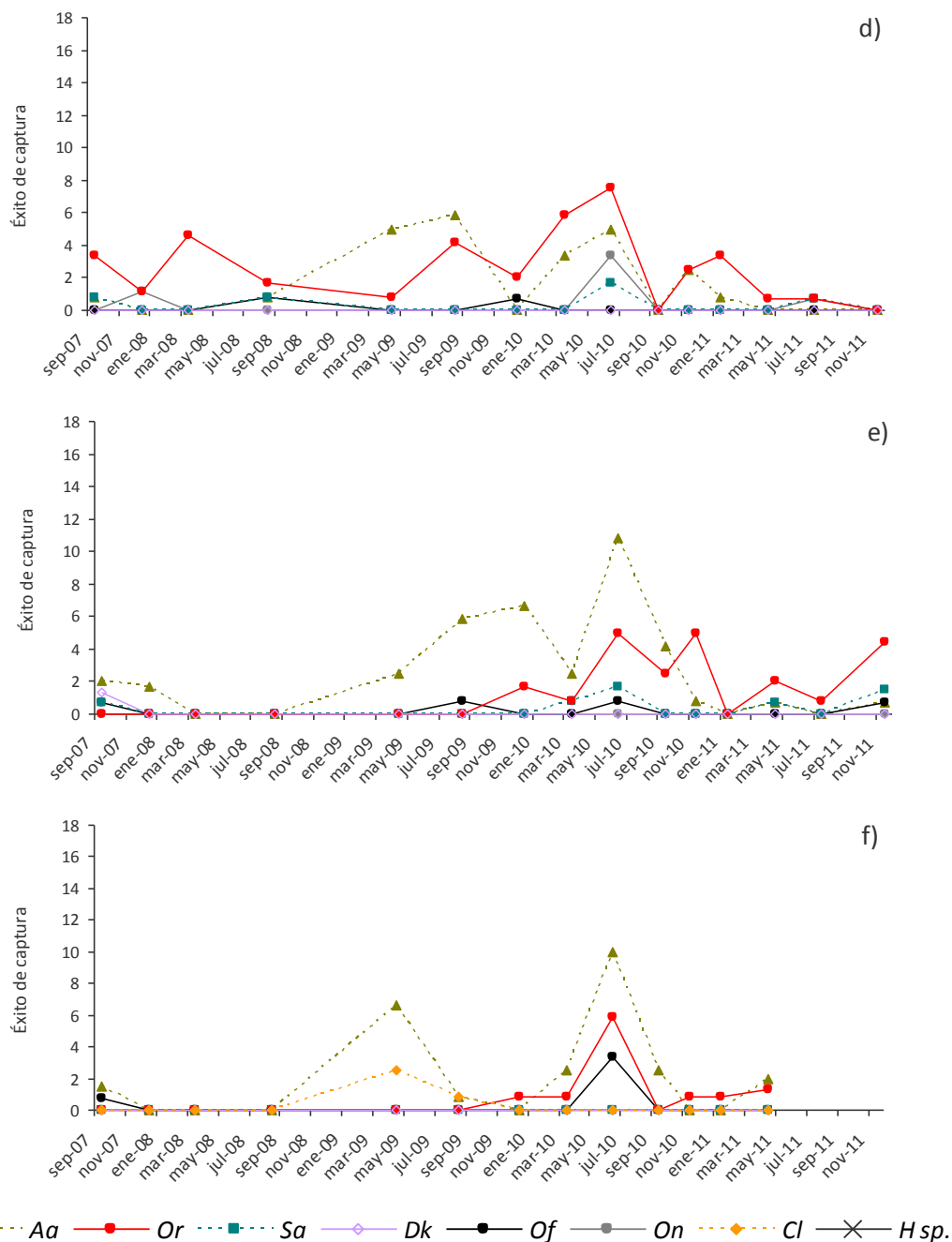


Figura 2.16. Éxito de captura de *A. azarae*, *O. rufus*, *S. aquaticus*, *D. kempfi*, *O. nigripes*, *C. laucha*, y *Holochilus sp.* en a) la selva en galería, b) el bosque de tala, c) el pajonal, d) el pastizal con ligustrina, e) el pastizal salino y f) el pastizal pastoreado en la Reserva Natural Otamendi.

A escala de toda la reserva se observaron grandes fluctuaciones inter-anales en la abundancia de sigmodontinos, principalmente para las especies *O. rufus* y *S. aquaticus* (Figura 2.17). Estas especies se presentaron en grandes abundancias durante 2007 y 2008, con un máximo en otoño de 2008, momento a partir del cual las

poblaciones comenzaron a decrecer en número y presentaron una fluctuación estacional menos pronunciada (Figura 2.17).

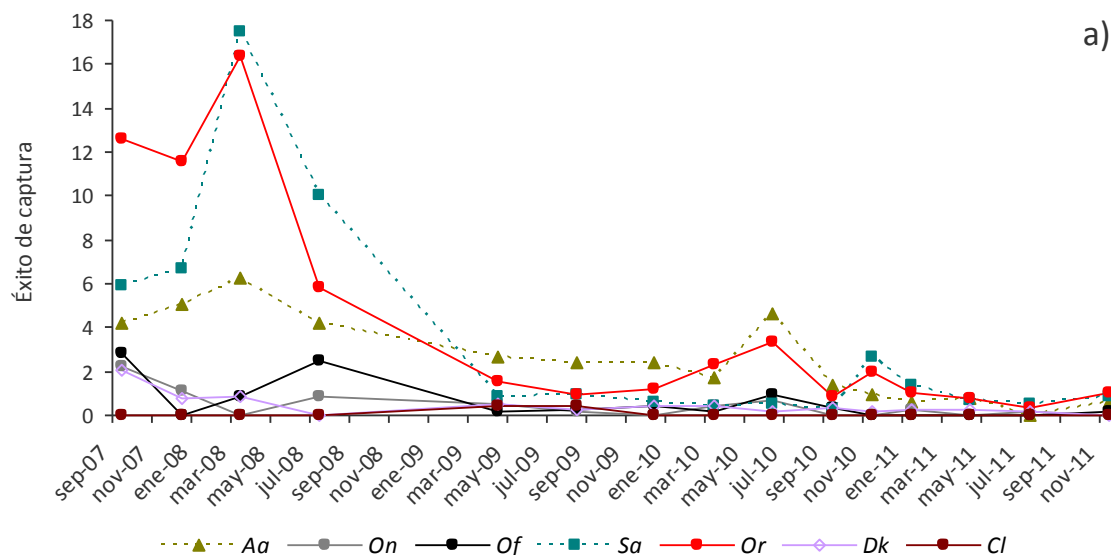


Figura 2.17. Abundancia relativa de roedores sigmodontinos en la Reserva Natural Otamendi.

2.3.3.ii. Uso de hábitat a escala de macro hábitat en la Reserva Natural Otamendi

Todas las especies sigmodontinas:

Los mejores modelos meteorológicos-hidrológicos resultantes describen la abundancia de especies sigmodontinas en Otamendi en función del ambiente, la estación del año, la temperatura máxima, las precipitaciones ocurridas 30 días antes y el tiempo transcurrido desde la última inundación. El modelo candidato con menor QAIC, el modelo 10, propone un efecto de la temperatura máxima dependiente del ambiente (Tabla 2.24). El análisis de los estimadores del modelo final muestra que la temperatura máxima tiene un efecto positivo en la abundancia de sigmodontinos en la selva en galería, el pajonal, el pastizal con ligustrina, mientras que en el resto de los ambientes el efecto es negativo (Tabla 2.25). El tiempo transcurrido desde la última inundación afecta negativamente a la abundancia de los sigmodontinos en todos los ambientes excepto en el pajonal donde se ve un efecto positivo (Tabla 2.25). La precipitación tiene un efecto positivo en la abundancia de roedores en todas las estaciones exceptuando al invierno donde no tiene un efecto (Tabla 2.25).

Los modelos de vegetación con menor QAIC asocian el porcentaje de suelo desnudo y la cobertura de latifolias verdes con la abundancia de sigmodontinos en Otamendi (Tabla 2.24). El promedio de estos modelos muestra una asociación negativa entre el porcentaje de suelo desnudo y la abundancia de sigmodontinos (Tabla 2.25).

Tabla 2.24. Modelos candidatos meteorológicos-hidrológicos y de vegetación propuestos para explicar la abundancia relativa de pequeños roedores a escala de macro hábitat en la Reserva Natural Otamendi. Se muestran los QAICc para todas las especies (QAICc Todas) y para cada una de las especies por separado (AICc *Aa*, QAICc *Or*, QAIC *Sa*, QAIC *Dk*, QAICc *Of* y QAICc *On*) y los pesos de Akaike (w_i) para cada modelo. Los valores de QAICc menores al valor de QAICc de los modelos nulos se muestran en negrita.

Modelos candidatos	Todas		<i>Aa</i>		<i>Or</i>		<i>Sa</i>		<i>Dk</i>		<i>Of</i>		<i>On</i>	
	QAICc	w_i	QAICc	w_i	QAICc	w_i	QAICc	w_i	QAICc	w_i	QAICc	w_i	QAICc	w_i
Modelos meteorológicos														
0 <i>nulo</i>	278,26	0,00	145,14	0,03	231,29	0,00	274,86	0,00	50,94	0,46	72,98	0,37	38,01	0,37
1 Ambiente	242,71	0,18	138,81	0,82	209,01	0,77	199,31	0,00	-	-	76,78	0,06	39,74	0,16
2 Estación	281,63	0,00	146,75	0,02	233,41	0,00	273,45	0,00	58,87	0,01	77,39	0,04	42,35	0,04
3 TMax	278,47	0,00	146,50	0,02	232,44	0,00	251,94	0,00	53,44	0,13	74,29	0,19	40,31	0,12
4 Pp30	279,57	0,00	146,93	0,01	233,32	0,00	262,71	0,00	52,38	0,22	74,52	0,17	39,80	0,15
5 TiempoIn	278,97	0,00	147,10	0,01	227,17	0,00	274,35	0,00	53,06	0,16	75,05	0,13	39,80	0,15
6 TMax+Pp30+TiempoIn	279,63	0,00	150,06	0,00	229,08	0,00	236,42	0,00	57,53	0,02	77,94	0,03	44,42	0,02
7 Ambiente+estación+TMax+Pp30+TiempoIn	252,02	0,00	146,20	0,02	214,27	0,06	180,61	0,91	-	-	89,29	0,00	53,54	0,00
8 Ambiente+TiempoIn+Ambiente×TiempoIn	247,07	0,02	149,29	0,00	213,07	0,10	204,18	0,00	-	-	-	-	-	-
9 Ambiente+Pp30+Ambiente×Pp30	252,69	0,00	152,55	0,00	218,68	0,01	197,24	0,00	-	-	-	-	-	-
10 Ambiente+TMax+Ambiente×TMax	239,70	0,80	145,02	0,04	213,91	0,07	185,13	0,09	-	-	-	-	-	-
11 Estación+TiempoIn+Estación×TiempoIn	288,28	0,00	152,60	0,00	238,11	0,00	259,84	0,00	-	-	-	-	-	-
12 Estación+Pp30+Estación×Pp30	277,38	0,00	146,73	0,02	229,79	0,00	249,28	0,00	-	-	-	-	-	-
Modelos de vegetación														
0 <i>nulo</i>	135,10	0,05	127,57	0,12	163,88	0,12	212,04	0,00	57,20	0,00	67,00	0,31	39,65	0,51
1 Lat verdes	137,11	0,02	129,15	0,05	161,57	0,38	202,40	0,00	55,99	0,00	66,90	0,33	42,07	0,15
2 SD	129,98	0,68	125,42	0,35	164,76	0,08	208,56	0,00	36,03	0,76	69,03	0,11	41,14	0,24
3 Lat verdes+SD	132,26	0,22	126,75	0,18	161,87	0,33	202,91	0,00	38,36	0,24	68,30	0,16	43,30	0,08
4 Ambiente+lat verdes+Ambiente×lat verdes	145,85	0,00	134,82	0,00	168,76	0,01	162,53	0,82	-	-	69,76	0,08	49,01	0,00
5 Ambiente+SD+Ambiente×SD	136,99	0,02	125,90	0,28	164,88	0,07	165,57	0,18	-	-	75,78	0,00	50,28	0,00
6 Estación+lat verdes+estación×lat verdes	141,03	0,00	132,08	0,01	172,43	0,00	-	-	-	-	-	-	-	-
7 Estación+SD+estación×SD	139,57	0,01	134,50	0,00	171,46	0,00	-	-	-	-	-	-	-	-
8 Ambiente+estación+lat verdes+SD+Ambiente×lat verdes+ +Ambiente×SD+estación×lat verdes+estación×SD	192,38	0,00	180,30	0,00	211,85	0,00	-	-	-	-	-	-	-	-

Tabla 2.25. Estimadores de las variables relevantes de los modelos finales que explican la abundancia relativa de roedores sigmodontinos a escala de macro hábitat en la Reserva Natural Otamendi. Se muestran los valores para el estimador, el error estándar (EE) y el intervalo de confianza al 95% (IC 95%). El intercepto representa los niveles “selva en galería” de la variable categórica ambiente e invierno de la variable categórica estación.

	Estimador	EE	IC 95%	
Modelo meteorológico				
Intercepto	-4.90	0.80	-6.50	a -3.30
Bosque de tala	1.66	1.40	-1.13	a 4.44
Pajonal	-0.70	1.14	-2.97	a 1.57
Pastizal con ligustrina	1.09	1.08	-1.06	a 3.24
Pastizal salino	3.56	1.06	1.46	a 5.66
Pastizal pastoreado	6.29	1.20	3.90	a 8.68
TMax30	0.09	0.03	0.04	a 0.15
TMax30×Bosque de tala	-0.12	0.05	-0.21	a -0.03
TMax30×Pajonal	0.00	0.04	-0.07	a 0.07
TMax30×Pastizal con ligustrina	-0.06	0.03	-0.13	a 0.01
TMax30×Pastizal salino	-0.15	0.03	-0.22	a -0.08
TMax30×Pastizal pastoreado	-0.25	0.04	-0.33	a -0.17
Otoño	0.31	0.12	0.06	a 0.56
Primavera	-0.06	0.14	-0.35	a 0.22
Verano	0.09	0.22	-0.34	a 0.53
TiempoIn	-0.04	0.01	-0.06	a -0.01
TiempoIn×Bosque de tala	-0.08	0.04	-0.15	a 0.00
TiempoIn×Pajonal	0.08	0.02	0.04	a 0.11
TiempoIn×Pastizal con ligustrina	0.02	0.02	-0.01	a 0.06
TiempoIn×Pastizal salino	0.03	0.02	0.00	a 0.07
TiempoIn×Pastizal pastoreado	0.02	0.02	-0.03	a 0.06
Pp60	0.00	0.00	-0.01	a 0.00
Pp60×otoño	0.02	0.00	0.01	a 0.03
Pp60×primavera	0.02	0.00	0.01	a 0.03
Pp60×verano	0.01	0.00	0.01	a 0.02
Modelos de vegetación				
Intercepto	-2.68	0.08	-2.85	a -2.52
SD	-0.13	0.03	-0.18	a -0.08

Akodon azarae:

A. azarae hizo uso de todos los ambientes de Otamendi. Los mejores modelos meteorológicos-hidrológicos resultantes describen su abundancia en función del ambiente y de la temperatura máxima del mes anterior. El mejor de los modelos candidatos, el modelo 1, involucra sólo el ambiente como variable explicatoria (Tabla 2.24). Sin embargo, ninguna de estas variables es retenida al promediar estos modelos. El modelado en función de variables vegetales sugiere la importancia de la cobertura de latifolias verdes, el porcentaje de suelo desnudo y el ambiente como variables de

importancia para *A. azarae* (Tabla 2.24). El promedio de los modelos 2, 3 y 5 muestran un efecto del porcentaje de suelo desnudo que varía de acuerdo al ambiente (Tabla 2.26), siendo negativo en el pastizal con ligustrina, el pastizal salino y el pastizal pastoreado, y positivo en el bosque de tala, el pajonal y la selva en galería (Tabla 2.26).

Tabla 2.26. Estimadores de las variables relevantes del modelo final que explica la abundancia relativa de *A. azarae* a escala de macro hábitat en la Reserva Natural Otamendi. Se muestran los valores para el estimador, el error estándar (EE) y el intervalo de confianza al 95% (IC 95%).

	Estimador	EE	IC 95%	
Modelos de vegetación				
Intercepto	-4,75	0,66	-6,08	a -3,42
Bosque de tala	-8,33	3,24	-14,85	a -1,82
Pajonal	-0,21	0,75	-1,72	a 1,29
Pastizal con ligustrina	1,53	0,76	0,00	a 3,06
Pastizal salino	1,83	0,69	0,44	a 3,21
Pastizal pastoreado	1,36	0,72	-0,08	a 2,80
SD	0,20	0,16	-0,11	a 0,52
SD×Bosque de tala	1,05	0,49	0,05	a 2,04
SD×Pajonal	-0,05	0,29	-0,64	a 0,54
SD×Pastizal con ligustrina	-0,45	0,20	-0,85	a -0,06
SD×Pastizal salino	-2,04	0,60	-3,24	a -0,85
SD×Pastizal pastoreado	-0,31	0,21	-0,73	a 0,11

Oxymycterus rufus:

O. rufus estuvo presente en todos los ambientes de Otamendi. Los modelos seleccionados para esta especie asocian su abundancia con el ambiente, la temperatura del mes anterior, las precipitaciones ocurridas 30 días antes, la estación del año y el tiempo desde la última inundación (Tabla 2.24). El promedio de los modelos seleccionados muestra que la precipitación influye en la abundancia de *O. rufus* de acuerdo al ambiente y a la época del año (Tabla 2.27). La precipitación tiene un efecto positivo en la abundancia de esta especie en todos los ambientes y estaciones, excepto en la selva en galería, el bosque de tala, el pastizal salino y el pastizal pastoreado en invierno (Tabla 2.27).

Tabla 2.27. Estimadores de las variables relevantes de los modelos finales que explican la abundancia relativa de *O. rufus* a escala de macro hábitat en la Reserva Natural Otamendi. Se muestran los valores para el estimador, el error estándar (EE) y el intervalo de confianza al 95% (IC 95%).

	Estimador	EE	IC 95%	
Modelo meteorológico				
Intercepto	-3,63	1,38	-6,35	-0,90
Bosque de tala	-0,23	1,66	-3,51	3,05
Pajonal	-3,13	2,09	-7,27	1,01
Pastizal con ligustrina	-0,20	0,92	-2,04	1,64
Pastizal salino	0,22	2,02	-3,74	4,18
Pastizal pastoreado	0,38	3,25	-5,99	6,75
Otoño	0,39	0,24	-0,08	0,86
Primavera	0,14	0,27	-0,40	0,69
Verano	0,58	0,39	-0,19	1,35
Pp30	0,00	0,00	-0,01	0,00
Pp30×Bosque de tala	0,00	0,00	-0,01	0,01
Pp30×Pajonal	0,01	0,00	0,00	0,02
Pp30×Pastizal con ligustrina	0,01	0,00	0,00	0,01
Pp30×Pastizal salino	0,00	0,00	-0,01	0,00
Pp30×Pastizal pastoreado	0,00	0,00	-0,01	0,01
Pp30×otoño	0,03	0,01	0,02	0,05
Pp30×primavera	0,03	0,01	0,01	0,04
Pp30×verano	0,02	0,01	0,01	0,04
Modelos de vegetación				
Intercepto	-4,54	0,24	-5,03	-4,05
Lat verdes	0,01	0,01	0,00	0,03

Scapteromys aquaticus:

S. aquaticus hizo uso de todos los ambientes con excepción del pastizal pastoreado. Todos los modelos meteorológicos-hidrológicos candidatos para explicar la abundancia de *S. aquaticus* presentaron un QAICc menor que el nulo. El modelo que obtuvo un QAICc menor incluyó al ambiente, la estación del año, la temperatura máxima del mes anterior, las precipitaciones ocurridas 30 días antes y el tiempo transcurrido desde la última inundación (Tabla 2.24). El promedio de estos modelos mostró una asociación de la temperatura máxima con la abundancia de *S. aquaticus* de acuerdo al ambiente, siendo positivo en la selva en galería, el bosque de tala y en el pajonal, y negativo en el pastizal con ligustrina y el pastizal salino (Tabla 2.28) y un efecto del tiempo transcurrido desde la última inundación, positivo en verano y negativo primavera, mientras que en otoño e invierno el efecto varía de acuerdo al ambiente (Tabla 2.28). Adicionalmente, el efecto de la precipitación es negativo en otoño en todos los ambientes, mientras que en el resto de las estaciones difiere su efecto de acuerdo al ambiente (Tabla 2.28).

Todos los modelos de vegetación candidatos para explicar la abundancia de *S. aquaticus* presentaron QAICc menores que el nulo. El que presentó el QAICc menor incluye al ambiente y a la cobertura de latifolias verdes como variables explicativas (Tabla 2.24). El promedio mostró que la abundancia de esta especie depende del ambiente que habita, siendo mayor en la selva en galería, el pajonal, el pastizal con ligustrina y el bosque de tala y menor en el pastizal salino (Tabla 2.28, figura 2.15).

Tabla 2.28. Estimadores de las variables relevantes de los modelos finales que explican la abundancia relativa de *S. aquaticus* a escala de macro hábitat en la Reserva Natural Otamendi. Se muestran los valores para el estimador, el error estándar (EE) y el intervalo de confianza al 95% (IC 95%). El intercepto representa los niveles selva en galería de la variable categórica ambiente e invierno de la variable categórica estación.

	Estimador	EE	IC 95%	
Modelo meteorológico				
Intercepto	-5,95	1,04	-8,02	a -3,88
Bosque de tala	-2,94	0,83	-4,60	a -1,27
Pajonal	-0,63	0,32	-1,26	a 0,00
Pastizal con ligustrina	-2,57	1,09	-4,72	a -0,42
Pastizal salino	-2,21	0,88	-3,94	a -0,49
Otoño	0,08	0,30	-0,52	a 0,69
Primavera	-0,04	0,31	-0,66	a 0,58
Verano	0,44	0,39	-0,34	a 1,22
TMax	0,12	0,03	0,05	a 0,19
Pp30	-0,01	0,00	-0,02	a -0,01
TiempoIn	-0,02	0,02	-0,05	a 0,01
TMax×Bosque de tala	0,12	0,20	-0,28	a 0,51
TMax×Pajonal	-0,06	0,06	-0,19	a 0,06
TMax×Pastizal con ligustrina	-0,38	0,12	-0,61	a -0,15
TMax×Pastizal salino	-0,29	0,09	-0,48	a -0,10
Pp30×Bosque de tala	0,02	0,01	0,01	a 0,03
Pp30×Pajonal	0,00	0,00	-0,01	a 0,01
Pp30×Pastizal con ligustrina	0,00	0,01	-0,02	a 0,02
Pp30×Pastizal salino	0,01	0,01	-0,01	a 0,02
TiempoIn×Bosque de tala	0,03	0,07	-0,12	a 0,18
TiempoIn×Pajonal	0,09	0,03	0,03	a 0,14
TiempoIn×Pastizal con ligustrina	-0,02	0,08	-0,18	a 0,14
TiempoIn×Pastizal salino	0,01	0,06	-0,11	a 0,13
Pp30×otoño	-0,02	0,01	-0,04	a 0,00
Pp30×primavera	0,01	0,01	-0,01	a 0,03
Pp30×verano	0,00	0,01	-0,02	a 0,01
TiempoIn×otoño	-0,01	0,04	-0,09	a 0,07
TiempoIn×primavera	-0,11	0,03	-0,18	a -0,04
TiempoIn×verano	0,52	0,15	0,22	a 0,83
Modelos de vegetación				
Intercepto	-3,68	0,64	-4,96	a -2,40
Bosque de tala	-3,61	2,01	-7,66	a 0,44
Pajonal	-0,01	0,71	-1,42	a 1,41
Pastizal con ligustrina	-3,56	2,50	-8,59	a 1,48
Pastizal salino	-2,24	1,02	-4,28	a -0,19

Deltamys kempii:

D. kempii hizo uso de tres de los seis ambientes de Otamendi: la selva en galería, el pajonal y el pastizal salino (Figura 2.15). Para esta especie no se seleccionaron modelos meteorológicos-hidrológicos.

Los modelos de vegetación sugieren la importancia de la cobertura de latifoleadas verdes, del porcentaje de suelo desnudo y del ambiente a escala de macro hábitat. No se evaluaron todos los modelos debido a que no se contaba con observaciones suficientes (Tabla 2.24). De acuerdo al promedio de los modelos de vegetación, el efecto del porcentaje de suelo desnudo tuvo un efecto negativo en la abundancia relativa de *D. kempfi* en la selva en galería y en el pajonal (los dos ambientes que se incluyeron en este análisis; Tabla 2.29).

Tabla 2.29. Estimadores de las variables relevantes del modelo final que explica la abundancia relativa de *D. kempfi* a escala de macro hábitat en la Reserva Natural Otamendi. Se muestran los valores para el estimador, el error estándar (EE) y el intervalo de confianza al 95% (IC 95%).

	Estimador	EE	IC 95%
Modelos de vegetación			
Intercepto	-4,13	0,25	-4,66 a -3,61
SD	-1,43	0,64	-2,79 a -0,07

Oligoryzomys flavescens y *O. nigripes*:

Para las especies *O. flavescens* y *O. nigripes*, ninguno de los modelos meteorológicos-hidrológicos propuestos explicó las variaciones en su abundancia, sugiriendo que el ambiente, la estación del año, la temperatura máxima y las precipitaciones ocurridas 30 días antes no son relevantes en la explicación de la abundancia de estas especies en Otamendi (Tabla 2.24). *O. flavescens* fue capturada en todos los ambientes con excepción del bosque de tala, mientras que *O. nigripes* no estuvo presente en el pajonal ni en el pastizal salino (Figura 2.15).

En el caso de los modelos de vegetación para *O. flavescens*, sólo el que involucra a la cobertura de latifoleadas verdes presentó un valor de QAICc levemente menor al valor del modelo nulo (Tabla 2.24). Sin embargo, esta variable no resulta relevante.

Para *O. nigripes* no se seleccionó ningún modelo de vegetación, sugiriendo que la cobertura de latifoleadas verdes y el porcentaje de suelo desnudo (y sus variables correlacionadas) no son relevantes para esta especie a esta escala (Tabla 2.24).

2.3.3.iii. Selección de hábitat a escala de micro hábitat en Otamendi

Todas las especies sigmodontinas:

Los modelos candidatos seleccionados para la selva en galería proponen que la presencia de sigmodontinos en este ambiente se asocia con la cobertura de gramíneas secas y de latifoladas verdes (Tabla 2.30). El promedio de los mejores modelos muestra un mayor uso por parte de los sigmodontinos de parches con gran porcentaje de cobertura de gramíneas secas (Tabla 2.31).

Los modelos 1, 4, 5 y 7 para el bosque de tala presentaron valores de AIC menores al valor del modelo nulo, sugiriendo la importancia de la cobertura de gramíneas secas y de latifoladas verdes y secas (Tabla 2.30). El promedio de los modelos mostró una selección por parte de los sigmodontinos de parches con alto porcentaje de cobertura de latifoladas verdes (Tabla 2.31). Ningún modelo a escala de hábitat a escala de micro hábitat fue seleccionado para el pajonal, sugiriendo que la cobertura de latifoladas y de gramíneas secas no son variables relevantes para los sigmodontinos en este ambiente (Tabla 2.30). Los mejores modelos resultantes para el pastizal con ligustrina involucran a las variables altura de la vegetación y cobertura de latifoladas secas (Tabla 2.30). El promedio de los modelos 1 y 2 retiene solamente la variable altura, mostrando una mayor selección por parte de los sigmodontinos en parches con baja altura (Tabla 2.31). Los modelos seleccionados para el pastizal salino incluyen a las variables cobertura de latifoladas verdes y secas y cobertura de gramíneas verdes (Tabla 2.30). El promedio de los modelos 1, 4 y 5 retiene solamente la variable cobertura de latifoladas verdes, mostrando un mayor uso por parte de los sigmodontinos en parches con alto porcentaje de cobertura de estas plantas (Tabla 2.31). Los modelos con menor AIC resultantes proponen que la presencia de sigmodontinos en el pastizal pastoreado se relaciona con la cobertura de gramíneas verdes y la altura de la vegetación (Tabla 2.30). El promedio de estos modelos muestra una mayor selección por parte de los sigmodontinos de parches con alto porcentaje de cobertura de gramíneas verdes (Tabla 2.31).

Tabla 2.30. Modelos candidatos propuestos para explicar la abundancia de pequeños roedores a escala de micro hábitat en la Reserva Natural Otamendi. Se muestran los AIC para todas las especies (AIC todas) y para cada una de las especies por separado (AIC *On*, AIC *Or*, AIC *Of*, AIC *Sa*, AIC *Aa*, AIC *Dk* y AIC *Cl*) y los pesos de Akaike (w_i). Los valores de AIC menores al valor de los modelos nulos se muestran en negrita.

Modelos candidatos	Todas		<i>On</i>		<i>Or</i>		<i>Of</i>		<i>Sa</i>		<i>Aa</i>		<i>Dk</i>		<i>Cl</i>	
	AIC	w_i	AIC	w_i	AIC	w_i	AIC	w_i	AIC	w_i	AIC	w_i	AIC	w_i	AIC	w_i
Selva en galería																
0 <i>nulo</i>	371,32	0,01	78,08	0,50	165,81	0,28	45,63	0,19	224,31	0,00	143,47	0,32	-	-	-	-
1 Lat verdes	373,32	0,01	79,62	0,23	164,96	0,43	43,79	0,49	225,68	0,00	144,83	0,16	-	-	-	-
2 Gram secas	363,47	0,71	80,06	0,19	167,59	0,11	47,29	0,09	210,60	0,54	143,41	0,33	-	-	-	-
3 Lat verdes + gram secas	365,38	0,27	81,61	0,09	166,67	0,18	45,30	0,23	210,91	0,46	144,54	0,19	-	-	-	-
Bosque de tala																
0 <i>nulo</i>	148,38	0,06	-	-	98,87	0,19	-	-	57,42	0,00	57,42	0,35	-	-	-	-
1 Lat verdes	144,91	0,33	-	-	99,03	0,17	-	-	51,64	0,04	59,32	0,14	-	-	-	-
2 Lat secas	150,25	0,02	-	-	99,64	0,13	-	-	57,77	0,00	59,23	0,14	-	-	-	-
3 Gram secas	148,85	0,05	-	-	100,45	0,09	-	-	52,90	0,02	58,88	0,17	-	-	-	-
4 Lat verdes+lat secas	146,71	0,14	-	-	99,61	0,13	-	-	50,91	0,06	61,13	0,05	-	-	-	-
5 Lat verdes+gram secas	145,26	0,28	-	-	100,6	0,08	-	-	46,19	0,60	60,78	0,07	-	-	-	-
6 Gram secas+lat secas	150,72	0,02	-	-	100,02	0,11	-	-	54,73	0,01	60,87	0,06	-	-	-	-
7 Gram secas+lat secas+gram secas	147,20	0,11	-	-	99,89	0,11	-	-	47,83	0,27	62,76	0,02	-	-	-	-
Pajonal																
0 <i>nulo</i>	398,48	0,51	-	-	91,55	0,48	66,6	0,44	198,84	0,00	107,00	0,03	215,94	0,50	-	-
1 Lat secas	400,46	0,19	-	-	93,04	0,23	68,28	0,19	199,44	0,00	107,88	0,02	217,86	0,19	-	-
2 Gram secas	400,15	0,22	-	-	93,2	0,21	67,67	0,26	189,01	0,62	101,58	0,52	217,49	0,23	-	-
3 Lat secas + Gram secas	402,12	0,08	-	-	95,08	0,08	69,3	0,11	190,04	0,37	101,98	0,42	219,43	0,09	-	-
Pastizal con ligustrina																
0 <i>nulo</i>	345,56	0,00	48,11	0,10	241,08	0,00	-	-	-	-	191,64	0,07	-	-	-	-
1 Altura	333,58	0,65	44,82	0,52	227,78	0,61	-	-	-	-	187,09	0,66	-	-	-	-
2 Lat secas	346,66	0,00	48,92	0,07	241,75	0,00	-	-	-	-	193,64	0,03	-	-	-	-
3 Altura + lat secas	334,84	0,35	45,87	0,31	228,72	0,38	-	-	-	-	189,08	0,24	-	-	-	-
Pastizal salino																
0 <i>nulo</i>	343,05	0,11	-	-	209,50	0,10	-	-	47,43	0,29	230,29	0,15	-	-	-	-
1 Lat verdes	341,70	0,22	-	-	208,36	0,18	-	-	48,13	0,21	232,26	0,06	-	-	-	-
2 Lat secas	343,43	0,09	-	-	208,91	0,13	-	-	49,32	0,11	229,59	0,21	-	-	-	-
3 Gram verdes	344,20	0,06	-	-	211,43	0,04	-	-	49,13	0,13	230,05	0,17	-	-	-	-
4 Lat verdes+lat secas	341,62	0,23	-	-	207,21	0,32	-	-	49,93	0,08	231,49	0,08	-	-	-	-
5 Lat verdes+gram verdes	342,92	0,12	-	-	210,31	0,07	-	-	49,82	0,09	232,02	0,06	-	-	-	-
6 Gram verdes+lat secas	344,75	0,05	-	-	210,89	0,05	-	-	50,96	0,05	229,70	0,20	-	-	-	-
7 Gram verdes+lat secas+gram secas	343,09	0,11	-	-	209,21	0,12	-	-	51,51	0,04	231,64	0,08	-	-	-	-
Pastizal pastoreado																
0 <i>nulo</i>	249,2	0,21	-	-	86,22	0,43	-	-	-	-	188,88	0,29	-	-	45,97	0,30
1 Altura	250,29	0,12	-	-	87,81	0,20	-	-	-	-	188,59	0,33	-	-	46,00	0,29
2 Gram verde	248,34	0,32	-	-	87,33	0,25	-	-	-	-	189,71	0,19	-	-	46,64	0,21
3 Altura + gram verde	248,15	0,35	-	-	88,79	0,12	-	-	-	-	189,72	0,19	-	-	46,83	0,19

Tabla 2.31. Estimadores de las variables relevantes para el modelo final a escala de micro hábitat para todas las especies en la Reserva Natural Otamendi. Se muestran los valores para el estimador, el error estándar (EE) y los intervalos de confianza al 95% (IC 95%).

	Estimador	EE	IC 95%		
Selva en galería					
Intercepto	-1.63	0.17	-1.96	a	-1.30
Gram secas	0.18	0.05	0.08	a	0.28
Bosque de tala					
Intercepto	-4.16	0.48	-5.11	a	-3.22
Lat verdes	0.22	0.09	0.04	a	0.41
Pastizal con ligustrina					
Intercepto	-0.83	0.32	-1.46	a	-0.20
Altura	-0.42	0.11	-0.63	a	-0.20
Pastizal salino					
Intercepto	-2.27	0.29	-2.85	a	-1.70
Lat verdes	0.09	0.05	0.00	a	0.18
Pastizal pastoreado					
Intercepto	-2.38	0.34	-3.04	a	-1.71
Gram verde:	0.12	0.07	-0.02	a	0.26

Akodon azarae:

En la selva en galería el modelo candidato para *A. azarae* que incluye la cobertura de gramíneas secas, obtuvo un valor de AIC levemente menor al modelo nulo, sin embargo, esta variable no resultó relevante (Tabla 2.30). Para el bosque de tala ningún modelo fue seleccionado (Tabla 2.30). Los modelos 2 y 3 propuestos para el pajonal muestran una relevancia de la cobertura de latifoleadas y gramíneas secas para *A. azarae* en este ambiente (Tabla 2.30). El promedio de estos modelos mostró un mayor uso de parches con poca cobertura de gramíneas secas (Tabla 2.32). En el pastizal con ligustrina se seleccionó el modelo 1, que incluye la altura de la vegetación, y el modelo 3 que incluye, además de la altura, la cobertura de latifoleadas secas (Tabla 2.30). El promedio de estos dos modelos, mostró que *A. azarae* hace una mayor selección de parches con vegetación de baja altura (Tabla 2.32). Para el pastizal salino, los tres modelos resultantes incluyen a la cobertura de latifoleadas secas y a la cobertura de gramíneas verdes como variables relevantes (Tabla 2.30). El promedio de estos modelos, sin embargo, no retiene ninguna de estas variables. De los tres modelos candidatos propuestos para el pastizal pastoreado se seleccionó el modelo que tiene únicamente a la altura de la vegetación como variable explicatoria de la presencia de *A. azarae* en este ambiente (Tabla 2.30), pero esta variable no resultó relevante.

Tabla 2.32. Estimadores de las variables relevantes para el modelo final a escala de micro hábitat para *A. azarae* en la Reserva Natural Otamendi. Se muestran los valores para el estimador, el error estándar (EE) y el intervalo de confianza al 95% (IC 95%).

	Estimador	EE	IC 95%		
Pajonal					
Intercepto	-3.01	0.37	-3.73	a	-2.29
Gram secas	-0.38	0.17	-0.71	a	-0.05
Pastizal con ligustrina					
Intercepto	-1.73	0.47	-2.66	a	-0.79
Altura	-0.44	0.17	-0.76	a	-0.10

Oxymycterus rufus:

En la selva en galería se seleccionó un modelo candidato. Este vincula la presencia-ausencia de individuos de esta especie con la cobertura de latifoleadas verdes. Sin embargo, de acuerdo a los valores del intervalo de confianza del estimador, esta variable no resultó relevante.

Ningún modelo candidato explicó la presencia-ausencia de *O. rufus* en el bosque de tala, sugiriendo que la cobertura de latifoleadas verdes y secas y la cobertura de gramíneas secas no son variables relevantes para esta especie a escala de micro hábitat (Tabla 2.30).

En el pajonal, al igual que en el bosque de tala, ningún modelo fue seleccionado, indicando que la cobertura de latifoleadas y gramíneas secas no es relevante para explicar la presencia-ausencia de esta especie en este ambiente (Tabla 2.30).

Para *O. rufus* en el pastizal con ligustrina se seleccionaron los modelos 1 y 3 que incluyeron la altura y la cobertura de latifoleadas secas (Tabla 2.30). El promedio de estos modelos mostró una selección de parches con baja altura de la vegetación (Tabla 2.33).

Los mejores modelos resultantes para *O. rufus* en el pastizal salino incluyen a las variables cobertura de latifoleadas verdes y secas y cobertura de gramíneas verdes (Tabla 2.30). El promedio de los modelos 1, 2, 4 y 7 retiene solamente la variable cobertura de latifoleadas verdes, mostrando una selección por parte de esta especie de parches con mayor cobertura de estas plantas (Tabla 2.33).

Ningún modelo candidato explicó la presencia-ausencia de *O. rufus* en el pastizal pastoreado, sugiriendo que la altura de la vegetación y la cobertura de

gramíneas verdes no son variables relevantes para esta especie a escala de micro hábitat (Tabla 2.30).

Tabla 2.33. Estimadores de las variables relevantes para el modelo final a escala de micro hábitat para *O. rufus* en la Reserva Natural Otamendi. Se muestran los valores para el estimador, el error estándar (EE) y el intervalo de confianza al 95% (IC 95%).

	Estimador	EE	IC 95%		
Pastizal con ligustrina					
Intercepto	-1.02	0.38	-1.77	a	-0.26
Altura	-0.57	0.14	-0.84	a	-0.28
Pastizal salino					
Intercepto	-3.40	0.50	-4.37	a	-2.43
Lat verdes	0.12	0.06	0.00	a	0.25

Scapteromys aquaticus:

Los mejores modelos resultantes proponen que la presencia de *S. aquaticus* en la selva en galería se asocia con la cobertura de gramíneas secas y de latifoleadas verdes (Tabla 2.30). El promedio de los mejores modelos muestra una mayor selección por parte de los individuos de esta especie de parches con alto porcentaje de cobertura de gramíneas secas (Tabla 2.34).

Todos los modelos candidatos excepto el que incluye como única variable a la cobertura de latifoleadas secas presentaron valores del AIC menores al del modelo nulo para *S. aquaticus* en el bosque de tala (Tabla 2.30). El promedio de los 6 modelos seleccionados mostró que esta especie hace un mayor uso de parches con alto porcentaje de cobertura de latifoleadas, tanto verdes como secas (Tabla 2.34).

Los modelos 2 y 3 propuestos para el pajonal muestran una relevancia de la cobertura de latifoleadas y gramíneas secas para *S. aquaticus* en este ambiente (Tabla 2.30). El promedio de estos modelos mostró un mayor uso de parches con mayor cobertura de gramíneas secas (Tabla 2.34).

En el pastizal con ligustrina y en el pastizal pastoreado no se estudió la selección a escala de micro hábitat por el bajo número (o la ausencia) de capturas de esta especie (Figura 2.15).

Ningún modelo candidato explicó la presencia-ausencia de *S. aquaticus* en el pastizal salino, sugiriendo que la cobertura de latifoleadas verdes y secas y la cobertura de gramíneas verdes no son variables relevantes para esta especie a escala de micro hábitat (Tabla 2.30).

Tabla 2.34. Estimadores de las variables relevantes para el modelo final a escala de micro hábitat para *S. aquaticus* en la Reserva Natural Otamendi. Se muestran los valores para el estimador, el error estándar (EE) y el intervalo de confianza al 95% (IC 95%).

	Estimador	EE	IC 95%		
Selva en galería					
Intercepto	-2.92	0.34	-3.58	a	-2.25
Gram secas	0.30	0.07	0.17	a	0.44
Bosque de tala					
Intercepto	-7.62	1.56	-10.69	a	-4.55
Lat verdes	0.54	0.21	0.12	a	0.96
Lat secas	0.54	0.19	0.17	a	0.92
Pajonal					
Intercepto	-4.04	0.47	-4.96	a	-3.12
Gram secas	0.27	0.09	0.10	a	0.44

Deltamys kempii:

Se estudió la selección de micro hábitat de *D. kempii* únicamente en el pajonal debido a que solo se capturaron *D. kempii* en la selva en galería y en el pastizal salino antes del comienzo del estudio de la vegetación.

No se seleccionó ningún modelo para *D. kempii*, sugiriendo que la cobertura de latifoleadas y gramíneas secas no son variables relevantes para esta especie en el pajonal a escala de micro hábitat (Tabla 2.30).

Oligoryzomys flavescens:

Los modelos seleccionados para la selva en galería proponen que la presencia *O. flavescens* se relaciona con la cobertura de gramíneas secas y de latifoleadas verdes (Tabla 2.30). El promedio, sin embargo, de los mejores modelos no retuvo ninguna de estas variables.

Ningún modelo candidato explicó la presencia-ausencia de *O. flavescens* en el pajonal, sugiriendo que esta especie no realiza un uso diferencial en función de la cobertura de latifoleadas y gramíneas secas (Tabla 2.30).

En el pastizal con ligustrina se capturó un solo ejemplar de *O. flavescens* luego del comienzo del estudio de vegetación. Este individuo fue capturado en primavera de 2009 en un parche con vegetación de más de 3 metros de altura, menos de 12% de cobertura de gramíneas verdes, entre 25% y 50% de cobertura de latifoleadas verdes, sin gramíneas ni latifoleadas secas y menos de 12% de suelo desnudo.

En el pastizal salino sólo se tienen datos de micro hábitat de tres ejemplares capturados en invierno de 2009, otoño de 2010 y primavera de 2011. Estos individuos fueron capturados en parches con altura variable de la vegetación (entre menos de 1 metro y más de 3), cobertura de gramíneas verdes variable (entre 0% y 100%), cobertura de latifoleadas verdes entre menos de 12% y 50%, cobertura de gramíneas secas entre menos de 12% y 100%, cobertura de latifoleadas secas entre 0% y 12%, y sin suelo desnudo.

En el pastizal pastoreado se tienen datos de micro hábitat de dos ejemplares capturados en otoño de 2010. Estos individuos fueron capturados en parches con vegetación entre 1 y 2 metros de altura, con menos de 25% de cobertura de gramíneas verdes, entre 25% y 100% de cobertura de latifoleadas verdes, entre 0% y 25% de gramíneas secas, entre 12% y 50% de latifoleadas secas y entre 0% y 25% de suelo desnudo.

Oligoryzomys nigripes:

En la selva en galería ningún modelo explicó la presencia-ausencia de *O. nigripes*, sugiriendo que esta especie no realiza un uso diferencial en función de la cobertura de latifoleadas verdes o la cobertura de gramíneas secas (Tabla 2.30).

En el bosque de tala sólo se tienen datos de micro hábitat para un individuo capturado en otoño de 2010. Este ejemplar se capturó en un parche con vegetación superior a los 3 metros de altura, entre 50% y 75% de cobertura de gramíneas verdes, entre 12% y 25% de cobertura de latifoleadas verdes, sin cobertura de gramíneas y latifoleadas secas y entre 25% y 50% de suelo desnudo.

Para el pastizal con ligustrina hubo dos modelos que explicaron dicha variación, el modelo 1, que incluye la altura de la vegetación, y, el modelo 3, que incluye además de la altura, la cobertura de latifoleadas secas (Tabla 2.30). Sin embargo, el promedio de estos dos modelos no retuvo ninguna de estas variables.

En el pajonal, el pastizal salino y el pastizal pastoreado no se capturaron individuos de *O. nigripes* (Figura 2.15).

Calomys laucha:

En el pastizal con ligustrina se tienen datos de micro hábitat de sólo dos capturas de *C. laucha* por lo que no se realizó el análisis estadístico. Estos ejemplares fueron capturados en invierno de 2009 en parches con vegetación entre 1 y 2 metros de altura,

sin gramíneas verdes ni secas, entre 25% y 100% de cobertura de latifoleadas verdes, entre 12% y 50% de cobertura de latifoleadas secas y sin suelo desnudo.

Ninguno de los modelos candidatos para *C. laucha* explicaron la presencia de esta especie en el pastizal pastoreado, sugiriendo que la altura de la vegetación y la cobertura de gramíneas verdes no determinan la selección de micro hábitat de esta especie en el pastizal pastoreado (Tabla 2.30).

C. laucha no fue capturada en ningún otro ambiente de Otamendi (Figura 2.15).

2.3.3.iv. Reproducción

Se observó una asociación significativa entre la actividad reproductiva y la estación del año para machos y hembras de *A. azarae* (C-M-H₃= 28,18; p=0,000; machos: $\chi^2_3= 20,64$; p=0,0001; hembras: $\chi^2_3= 9,83$; p=0,020), *O. rufus* (C-M-H₃=19,36; p=0,000; machos: $\chi^2_3= 12,82$; p=0,005; hembras: $\chi^2_3= 12,79$; p=0,005) y *S. aquaticus* (C-M-H₃= 26,47; p=0,000; machos: $\chi^2_3= 18,14$; p=0,0004; hembras: $\chi^2_3= 10,07$; p=0,018). Primavera fue la estación del año con mayor proporción de individuos reproductivos de *A. azarae*, *O. rufus*, *S. aquaticus* y *D. kempfi* (Figura 2.18 a, b, c y d). También se encontraron diferencias significativas para machos de *O. nigripes* pero no para hembras (C-M-H₃= 12,85; p=0,005; machos: $\chi^2_3= 11,00$; p=0,012; hembras: $\chi^2_3= 0,31$; p=0,957). No se encontraron diferencias significativas para machos y hembras de *D. kempfi* (C-M-H₃= 4,88; p=0,181; machos: $\chi^2_3= 4,77$; p=0,189; hembras: $\chi^2_3= 1,33$; p=0,721) y *O. flavescens* (C-M-H₃= 2,85; p=0,415; machos: $\chi^2_3= 3,33$; p=0,343; hembras: $\chi^2_3= 3,00$; p=0,392;). La proporción de machos reproductivos fue máxima en primavera y verano (Figura 2.18 f).

Invierno fue la estación con menor proporción de individuos reproductivos para todas las especies excepto para *O. rufus* que tuvo su mínimo en otoño (Figura 2.18 b). No se capturaron individuos reproductivos de *O. nigripes* en invierno (Figura 2.18 f).

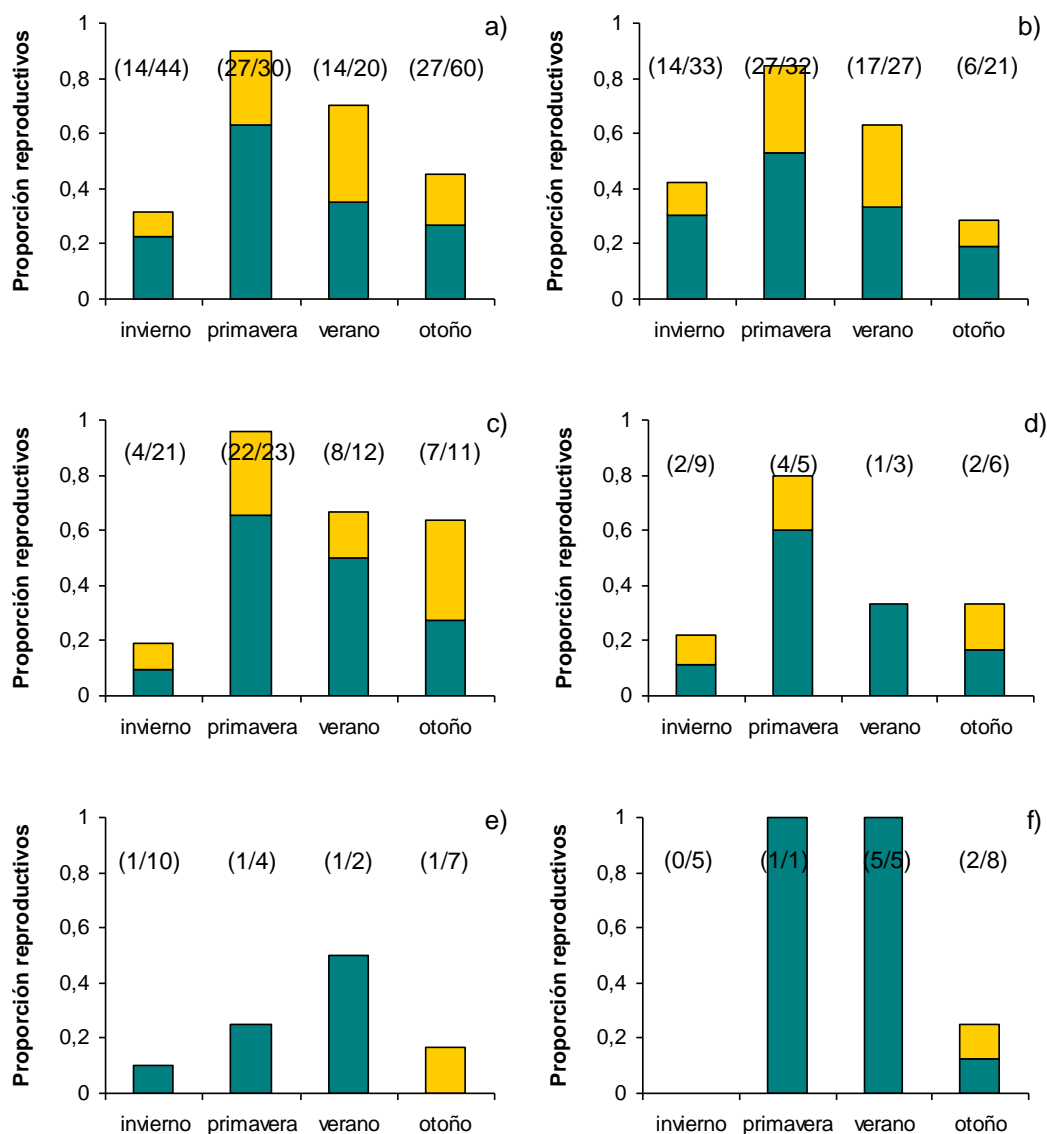


Figura 2.18. Proporción de adultos reproductivos de a) *A. azarae* (n=154), b) *O. rufus* (n=113), c) *S. aquaticus* (n=69), d) *D. kempfi* (n=23), e) *O. flavescens* (n=23) y f) *O. nigripes* (n=19) por estación en la Reserva Natural Otamendi. Se muestran los machos en verde y las hembras en amarillo. Los números entre paréntesis en los gráficos indican cantidad de activos y cantidad de capturados.

2.3.3.v. *Tamaño corporal*

El largo corporal de *A. azarae*, *O. rufus*, *S. aquaticus* y de *D. kempfi* difirió entre estaciones del año (*A. azarae*: $F_{3; 151} = 3,61$; $p=0,015$; *O. rufus*: $F_{3; 161} = 3,95$; $p=0,009$; *S. aquaticus*: $F_{3; 112} = 2,99$; $p=0,034$; *D. kempfi*: $F_{3; 23} = 3,23$; $p=0,041$), siendo mayor en primavera comparado con verano para *A. azarae*, mayor en primavera e invierno que en verano y otoño para *O. rufus*, mayor en primavera e invierno que en verano para *S.*

aquaticus y *D. kempi* (figura 2.19 a, b, c y d). *O. flavescens* y *O. nigripes* no presentaron diferencias significativas en el largo corporal entre estaciones (*O.f.*: $F_{3; 22} = 0,26$; $p=0,856$ y *O.n.*: $F_{3; 17} = 1,76$; $p=0,193$; figura 2.15 e y f).

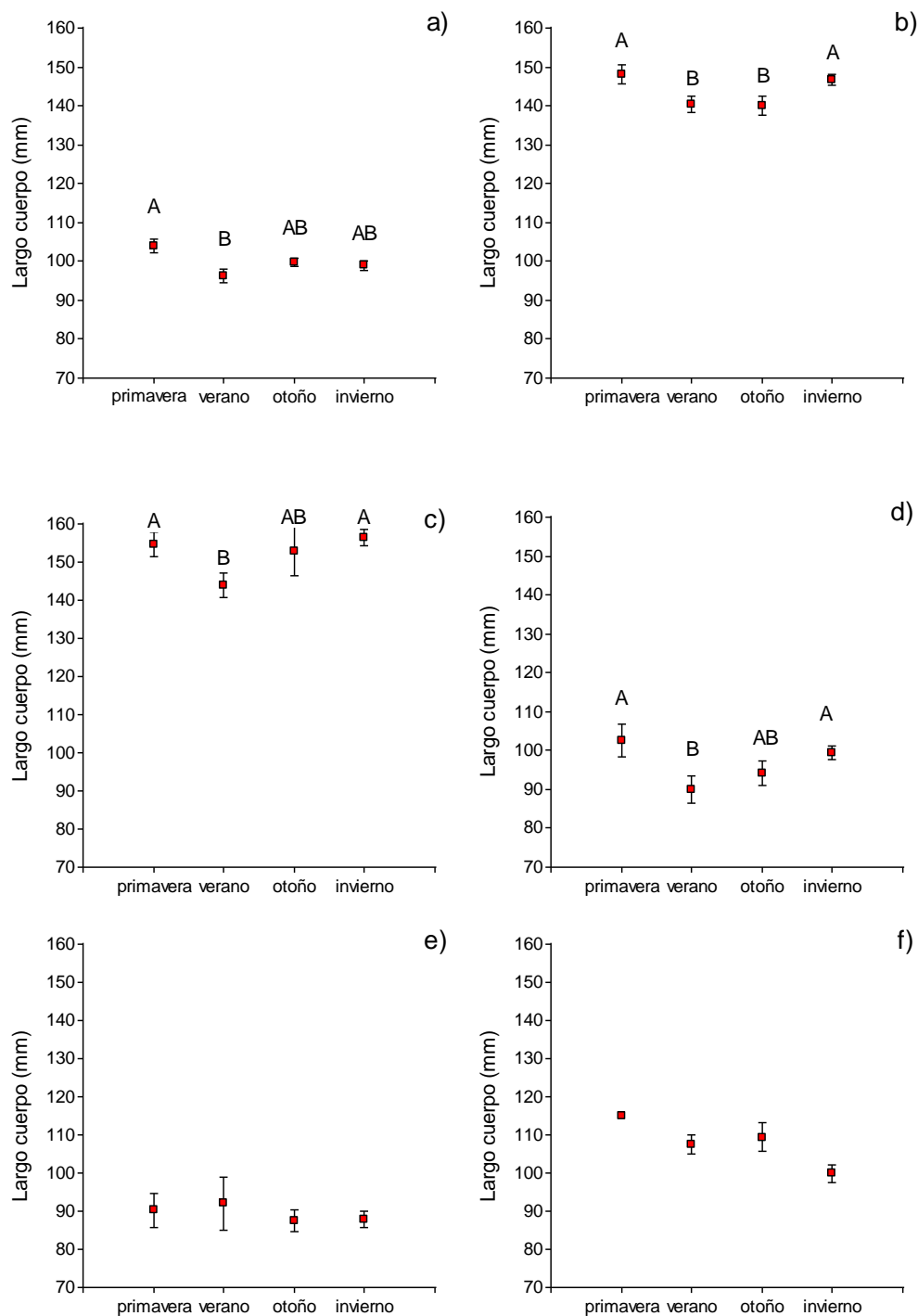


Figura 2.19. Largo corporal medio de a) *A. azarae*, b) *O. rufus*, c) *S. aquaticus*, d) *D. kempii*, e) *O. flavescens* y f) *O. nigripes* en cada estación del año en la Reserva Natural Otamendi. Se muestran las medias y los errores estándar. Las letras en imprenta de los gráficos a), b), c) y d) muestran las diferencias significativas en el largo medio entre estaciones ($p < 0,05$).

	Pre Delta					El Palmar					Otamendi					
	Tiempo In.	T. max.	Lat. v.	Gram. v.	Altura	T. max.	Pp30	Lat. v.	Lat. s.	Gram. v.	Tiempo In.	T. max.	Pp30	Lat. v.	S.D.	
Todas	↑ (salvo en verano)	no	no	no	no	no	↑ (salvo en invierno en Arb y en SG Uruguay)	no	no	↓**	↑ salvo Paj	↑ en SG, Paj y PL ↓ en PS, BT y PP	↓ Paj	↑ (salvo en invierno)	no	↓
Or	no	no	no	no	no	no	no	-	-	-	no	no	↑ (salvo en invierno en SG, BT, PS y PP)	↑	no	
Of	↑	no	↓**	no	no	-	-	-	-	-	no	no	no	no	no	
On	-	-	-	-	-	no	no	no	↑**	no	no	no	no	no	no	
Cc	↑**	no	no	no	no	no	↓	no	no	↑**	-	-	-	-	-	
Aa	no	no	no	no	↓**	no	↓	-	-	-	no	no	no	no	↑ en BT, Paj y SG ↓ en PL, PS y PP	
Sa	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	↑ en verano	↑ en SG, BT y Paj ↓ en PL y PS	↓ en otoño	no	no	
Dk	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	↓ en primavera	no	no	no	no	↓**

Figura 2.20. Resumen de los resultados del análisis de uso del macro hábitat en las tres áreas estudiadas. Las flechas indican asociación positiva (↑) y negativa (↓) con la abundancia de roedores. Se indica con asteriscos si no se evaluaron las interacciones con la estación del año (*) y con la estación del año y el ambiente (**). Los guiones indican que no se realizó el análisis.

	Todas	Or	Of	On	Cc	Aa	Sa	Dk
Pre Delta e Islas								
La Gallina	ninguna	-	ninguna	-----	-	-	-----	-----
Campo Rico	↓ gram v.	-	↓ gram v.	-----	-	-	-----	-----
Selva en galería	↑ lat v.	↑ lat v.	ninguna	-----	↑ lat v.	ninguna	-----	-----
B. continental	ninguna	↑ lat v.	ninguna	-----	ninguna	ninguna	-----	-----
Pajonal	↑ gram s. ↑ altura	↑ altura v.	↑ gram s.	-----	↑ gram s. ↑ altura	↓ altura	-----	-----
Laguna	ninguna	ninguna	-	-----	ninguna	ninguna	-----	-----
El Palmar								
Camping	↑ lat s.	ninguna	-----	ninguna	↑ lat s.	-----	-----	-----
Selva en galería Uruguay	ninguna	ninguna	-----	ninguna	-	-----	-----	-----
Bosque exóticas	ninguna	ninguna	-----	ninguna	-	-----	-----	-----
Arbustal	ninguna	-	-----	-	-	-----	-----	-----
Otamendi								
Selva en galería	↑ gram s.	ninguna	ninguna	ninguna	-----	ninguna	↑ gram s.	-
Bosque de tala	↑ lat v.	ninguna	-	-	-----	ninguna	↑ lat v. ↑ lat s.	-
Pajonal	ninguna	ninguna	ninguna	-	-----	↓ gram s.	↑ gram s.	ninguna
Pastizal con ligustrina	↓ altura	↓ altura	-	ninguna	-----	↓ altura	-	-
Pastizal salino	↑ lat v.	↑ lat v.	-	-	-----	ninguna	ninguna	-
Pastizal pastoreado	↑ gram v.	ninguna	-	-	-----	ninguna	-	-

Figura 2.21. Resumen de los resultados del análisis de selección del micro hábitat en las tres áreas estudiadas. Las flechas indican asociación positiva (↑) y negativa (↓) con la abundancia de roedores. Los guiones indican que no se realizó el análisis por el bajo número de capturas. Las líneas punteadas indican la ausencia de la especie en el área.

2.4. Discusión

La abundancia y composición de las comunidades de roedores sigmodontinos fue diferente en cada área natural estudiada. A su vez, dentro de cada área los roedores hicieron un uso diferencial de los ambientes, formando comunidades de distinta abundancia y composición específica.

La reserva Otamendi es el lugar que presentó la mayor riqueza y abundancia de especies. Dichas especies coinciden con las descritas anteriormente para la región del bajo delta del Paraná (Bonaventura *et al.*, 1991; Cueto *et al.*, 1995c; Suárez y Bonaventura, 2001; Gómez Villafañe *et al.*, 2005; Udrizar Sauthier *et al.*, 2005; Pardiñas *et al.*, 2010a), y para la reserva específicamente (Pereira *et al.*, 2003; Udrizar Sauthier *et al.*, 2005; Gómez Villafañe *et al.*, 2012). Entre las especies previamente descritas para esta reserva, *C. laucha* y *H. brasiliensis* son las únicas que se conocían únicamente por los restos encontrados en egagrópilas de lechuzas, y en el caso de *Holochilus* sp., también por avistajes en el campo (Pereira *et al.*, 2003). En este trabajo

se capturó un ejemplar de *Holochilus* sp. y se encontró un individuo muerto de *Holochilus brasiliensis* al pie de un árbol, comprobándose la presencia de esta especie en la reserva.

A pesar del gran esfuerzo de captura realizado tanto en Otamendi como en Pre Delta e Islas, la especie *B. torresi* no fue capturada durante el período muestreado. Ambas áreas se encuentran dentro de la distribución geográfica de esta especie, y en particular Otamendi, a pocos kilómetros del predio del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA Delta), su localidad tipo. Esta especie no ha sido capturada en las últimas décadas, y ha sido identificada en la dieta de estrigiformes sólo en un área muy reducida del bajo delta del río Paraná que aún se conserva con un bajo nivel de antropización (Teta *et al.*, 2006), no hallándose en islas más degradadas por el avance de la urbanización (Massa *et al.*, 2013). *B. torresi* está actualmente considerada una especie rara, y está incluida en la categoría “casi amenazada” de la Lista Roja de Especies Amenazadas (D'Elia y Pardiñas, 2008).

En Otamendi, los ambientes con mayor riqueza específica de sigmodontinos fueron el pastizal con ligustrina y la selva en galería, ambos con seis especies. Esto coincide parcialmente con lo descrito por Pereira y colaboradores (2003) quienes observaron que la selva en galería, el pajonal y el pastizal salino son los ambientes de Otamendi con mayor riqueza de mamíferos. El hecho que ningún ambiente presentara el total de las especies sugiere que las especies difieren en sus requerimientos y que ningún ambiente satisface las necesidades de todas ellas. En el pastizal con ligustrina, la especie que no está presente es *D. kempi*, una especie asociada a cuerpos de agua, mientras que en la selva en galería no encontramos a *C. laucha*, que es una especie que habita pastizales. Sin embargo, con excepción de estas dos especies, la gran riqueza de especies sigmodontinas presente parece mantenerse por la presencia de hábitats diferentes que satisfacen los requerimientos específicos tanto de especies características del delta y la selva marginal, como *D. kempi*, *S. aquaticus*, *H. brasiliensis* y *O. nigripes*, como por especies típicas de pastizales y agro-ecosistemas, como *A. azarae* y *C. laucha*. *A. azarae* fue capturada en todos los ambientes estudiados y fue la segunda especie más abundante. La captura de *C. laucha* únicamente en el pastizal con ligustrina y el pastizal pastoreado coincide con lo observado por otros autores, que asocian esta especie a pastizales y campos de cultivo (Gómez Villafañe *et al.*, 2005; Udrizar Sauthier *et al.*, 2005; Busch y Hodara, 2010). Por otro lado, en la selva marginal encontramos especies de neto abolengo brasilístico, como *S. aquaticus*. y *O. nigripes*, que encuentran en esta

zona su límite austral de distribución (Udrizar Sauthier *et al.*, 2005; Pardiñas *et al.*, 2010a).

En términos generales, la temperatura parece ser un factor clave para la abundancia de roedores en la reserva, provocando un aumento de la abundancia de roedores en la selva en galería, el pajonal y el pastizal con ligustrina, y su efecto contrario en el resto de los ambientes. Esto podría estar relacionado con las diferencias en cobertura de la vegetación entre estos ambientes. En particular, el pastizal pastoreado y el pastizal salino son ambientes con vegetación de baja altura y por lo tanto con mucha exposición a la radiación, lo que provoca que las temperaturas en esos ambientes sean mayores, sobre todo en los meses estivales, lo que provocaría un efecto directo de mortalidad sobre los individuos mientras que en el resto de los ambientes produciría un efecto indirecto de aumento de la cobertura vegetal y por consiguiente un aumento de recursos alimenticios y refugio. Se observó que la especie *A. azarae* hizo un uso de los ambientes de acuerdo a la cantidad de suelo desnudo existente. En el pajonal, el bosque de tala y la selva en galería se detectó una mayor abundancia cuando estos ambientes presentaban una mayor cobertura de suelo desnudo, en contraposición a los resultados de estudios realizados en agro-ecosistemas de las provincias de Córdoba y Buenos Aires donde se vio a esta especie asociada positivamente con la cobertura verde (Andreo *et al.*, 2009; Busch *et al.*, 2001; Mills *et al.*, 1991). En cambio, en el pastizal salino, el pastizal pastoreado y el pastizal con ligustrina se observó el efecto contrario. Esta diferencia en efectos podría estar vinculada a la diferencia en altura máxima de la vegetación que presentan estos dos grupos de ambientes, variable que está correlacionada positivamente con la cobertura de suelo desnudo. Los pastizales, al tener una baja altura, están típicamente más expuestos, mientras que en el pajonal, el bosque de tala y la selva en galería, la presencia de suelo desnudo no implica estar necesariamente al descubierto ya que la copa de árboles y plantas altas brinda refugio tanto de la radiación solar como de aves rapaces. Esto último es de importancia para esta especie dado que representa uno de los ítems frecuentes en la dieta de aves estrigiformes en la zona (Gonzalez Fischer *et al.*, 2012; Massa *et al.*, 2013).

A diferencia de lo observado por Andreo y colaboradores (2009) para *A. azarae* en el suroeste de la provincia de Córdoba, los resultados de nuestro estudio no muestran una marcada estacionalidad en sus densidades en la Reserva Natural Otamendi.

S. aquaticus, realizó un uso diferencial de los ambientes, presentando las mayores abundancias en la selva en galería y en el pajonal, ambientes que presentan alta

disponibilidad de agua, requerimiento fundamental para esta especie dado sus hábitos semi-acuáticos. A su vez, fue la única especie cuya abundancia mostró asociaciones con todas las variables meteorológicas-hidrológicas propuestas para la reserva Otamendi, que incluyen la temperatura máxima, las precipitaciones y el tiempo que pasó desde la última inundación registrada. El efecto de la temperatura máxima difirió de acuerdo al ambiente. En la selva en galería, el bosque de tala y el pajonal, ambientes húmedos y sombríos (a ras del suelo en el caso del pajonal), la temperatura máxima generó un efecto positivo en la abundancia, mientras que en el pastizal con ligustrina y el pastizal salino, que están más expuestos a la radiación solar, el efecto de la temperatura fue negativo. La cobertura de latifoleadas verdes y la cantidad de suelo desnudo no fueron variables relevantes para explicar la abundancia de esta especie a macro escala, sin embargo a escala de micro hábitat esta especie seleccionó parches con mucha vegetación en la selva en galería, el bosque de tala y el pajonal. La cobertura de la vegetación ya había sido señalada como relevante para esta especie por otros autores (Cueto *et al.*, 1995b).

La abundancia de *O. rufus* estaría determinada por la cobertura vegetal presente, siendo mayor en aquellos ambientes y momentos en que la cobertura de hierbas latifoleadas es mayor y después de que ocurren mayores precipitaciones, lo que estaría asociado también a un aumento de la cobertura vegetal o de recursos, dado que se produce el aumento con un mes de retardo.

O. nigripes estuvo presente en el pastizal con ligustrina, el bosque de tala y la selva en galería, con una mayor abundancia en la selva en galería, mientras que *O. flavescens* estuvo presente en todos los ambientes salvo en el bosque de tala, sugiriendo que ambas especies, aunque en mayor medida *O. nigripes*, hicieron un uso diferencial de los ambientes de Otamendi. Se han descrito hábitos arbóreos para estas especies, y algunos autores proponen que su cola y patas largas son adaptaciones a estos hábitos (Massoia y Fornes, 1965; Udrizar Sauthier *et al.*, 2010). Estas adaptaciones favorecerían la vida en ambientes con un estrato arbóreo-arbustivo, como es el caso del pastizal con ligustrina, el bosque de tala y la selva en galería.

El área de Pre Delta e Islas fue la segunda más rica y abundante en especies de sigmodontinos. En ella se capturaron todas las especies con distribución descrita para la zona, con excepción de *O. nigripes* y *S. aquaticus* (IUCN, 2014). Estas especies no están presentes o lo están en muy baja frecuencia en egagrópilas de *Tyto alba* colectadas en localidades cercanas al parque (Massa *et al.*, 2013), lo que avala los resultados de

nuestro trabajo. En Pre Delta e Islas, el bajo número de capturas de *Holochilus* sp. sugiere que se estaría sub-estimando la abundancia de *Holochilus* sp. por el método de captura, aunque en esta área, a diferencia de lo ocurrido en Otamendi, se lograron capturar varios ejemplares de este género. La ausencia de capturas puede estar relacionada con los hábitos alimenticios de este género, ya que se trata de un herbívoro estricto (Gómez Villafañe *et al.*, 2005) y podrían no resultar atraídos por el cebo, a base de manteca de maní y grasa, utilizado en este estudio, lo que produciría una sub-estimación de las densidades. Esta suposición coincide con el pequeño aumento que se observó en su abundancia durante abril de 2011, momento en el cual se documentaron una gran cantidad de ejemplares vivos y muertos a lo largo del delta medio del Río Paraná, evidenciando una explosión demográfica de esta especie (Courtalón, 2012). Además de esto, al menos dos individuos vivos fueron observados cerca del mediodía nadando y subiéndose a plantas de la familia Pontederiaceae en un arroyo cercano a Campo Rico (observación personal, M.V.Vadell). Se ha reportado la construcción de nidos en plantas de las familias Pontederiaceae, Alismataceae y Ciperaceae por parte de la especie *H. brasiliensis* en el este de Entre Ríos, a pocos kilómetros del Parque Nacional Pre Delta (Udrizar Sauthier *et al.*, 2010). Las especies del género *Holochilus* están asociadas a micro ambientes mésicos, tales como pajonales, sabanas inundables y selvas en galería a lo largo de cursos de agua (Pardiñas *et al.*, 2010b; Pardiñas *et al.*, 2013) ambientes encontrados tanto en Otamendi como en Pre Delta e Islas. Dos especies de este género, *H. brasiliensis* y *H. chacarius*, superponen su distribución en el área de Pre Delta e Islas (Pardiñas *et al.*, 2013). En este trabajo se confirmó la presencia de *H. chacarius* en el parque nacional Islas de Santa Fe mediante el reconocimiento de sus mandíbulas inferiores.

En este área protegida, las inundaciones resultaron ser un factor determinante en la abundancia de las todas las especies en su conjunto y en *O. flavescens* y *C. callidus* en particular, en las cuales las poblaciones fueron recuperando y aumentando su número a medida que pasó el tiempo. *O. flavescens* fue encontrada en alta abundancia en los ambientes insulares de Campo Rico y La Gallina, donde, con excepción de algunos individuos del género *Holochilus*, fue la única especie capturada. Como parte del delta medio del río Paraná, estas islas son de reciente formación y por lo tanto tienen una altura menor a la del área continental, siendo frecuentemente e intensamente inundadas con las crecidas del río Paraná. *O. flavescens* es conocido por ser un buen colonizador, por tener hábitos arbóreos y por su capacidad de nadar (Massoia y Fornes, 1965;

Udrizar Sauthier *et al.*, 2010), características que lo hacen estar bien adaptado a vivir en humedales (Suárez y Bonaventura, 2001). Individuos de esta especie fueron observados anidando en las ramas altas de árboles durante eventos de inundación en Pre Delta (Juan Manuel Acosta, comunicación personal). Sin embargo, si bien se reconoce a *O. flavescens* como una especie adaptada a ambientes inundables (Massoia y Fornes, 1967), las grandes crecidas del río Paraná, como las consideradas en este trabajo, generan inundaciones en las islas y áreas costeras que en algunos casos superan los 100 cm de altura sobre el terreno. Esto imposibilita el uso del suelo y el acceso a la vegetación del estrato más bajo por parte de los pequeños roedores durante varios días, semanas o incluso meses, de acuerdo a la intensidad de la inundación y a la altura del terreno. Las inundaciones de gran magnitud afectan negativamente las poblaciones de pequeños roedores a través de la destrucción de su hábitat, su efecto directo en la mortalidad de los individuos, y la migración de los sobrevivientes a ambientes no inundados (McCarley, 1959; Jacob, 2003).

A. azarae resultó generalista a escala de micro hábitat en todos los ambientes del Parque Nacional Pre Delta, a excepción del pajonal, donde seleccionó parches con menor altura de la vegetación. Esto concuerda con los resultados obtenidos para esta misma especie en Otamendi en este mismo trabajo donde se observó selección a escala de micro hábitat únicamente en el pajonal y en el pastizal con ligustrina. La falta de selección por parte de esta especie ya fue documentada en otros trabajos (Gómez Villafañe *et al.*, 2012; Maroli, 2013), y en particular en ambientes ricos para esta especie, sugiriendo que la selección ocurre solamente en hábitat pobres, como los campos de maíz en agro-ecosistemas de la provincia de Buenos Aires (Hodara y Busch, 2010). Bajo esta idea, el bosque continental, los márgenes de la laguna, el pajonal y el bosque ribereño de Pre Delta e Islas serían ambientes ricos para esta especie, siendo esta la razón para la falta de selección a escala de micro hábitat.

O. rufus hizo un uso diferencial de los distintos ambientes, presentando un mayor uso de las márgenes de la laguna, seguido por el bosque continental y el pajonal, siendo mínimo en el bosque ribereño. Esta diferencia en el uso de hábitat no parece deberse a diferencias en la fisonomía general de estos ambientes, siendo en su mayoría ambientes húmedos y con amplia disponibilidad de agua, ni tampoco a diferencias en la vegetación, ya que esta no fue una variable relevante a esta escala sino a alguna otra característica no evaluada.

El Palmar fue el área natural con menor riqueza específica. Su ensamble de roedores se compone de 5 especies y se asemeja al descripto para Pre Delta e Islas, compartiendo tres especies (*O. rufus*, *C. callidus* y *A. azarae*) y un género (*Oligoryzomys*). A pesar de estar descripta para el área, la especie *Reithrodon typicus* no fue capturada en todo el período estudiado. Esta especie ha sido encontrada, si bien en baja frecuencia, en egagrópilas de *T. alba* en una localidad cercana a este parque nacional (Massa *et al.*, 2013).

En El Palmar, la precipitación fue el factor principal que mostró una influencia positiva en la abundancia de sigmodontinos en prácticamente todos los ambientes y estaciones del año. Este efecto se deba probablemente a un aumento en la productividad primaria, generando una mayor disponibilidad de alimento para los roedores.

Este parque a pesar de presentar ambientes de selva en galería que parecerían ser favorables para especies típicas de selva marginal, como *S. aquaticus* y *H. brasiliensis*, sólo alberga a *O. nigripes* como especie característica de estos ambientes. Esta especie estuvo presente no sólo en la selva marginal sino en todos los ambientes de El Palmar, siendo la especie numéricamente dominante. En este trabajo no se capturaron ejemplares de *O. flavescens*, sin embargo, esta especie fue hallada en egagrópilas de un ejemplar de *Tyto alba* que poseía su nido cerca del camping (observación personal). Restos de *O. flavescens*, así como de *S. aquaticus* y *H. brasiliensis*, también fueron hallados en egagrópilas recolectadas en la localidad de Liebig a pocos kilómetros del parque (Massa *et al.*, 2013), señalando la presencia de estas especies en el área.

Coincidentemente con las otras áreas, *A. azarae* estuvo presente en selvas en galería, pajonales, pastizales y bosques de las tres áreas naturales, pudiendo considerarse una especie generalista, como ya ha sido observado por otros autores (Bilenca *et al.*, 1992; Bilenca y Kravetz, 1998).

Tres de las seis especies capturadas en Otamendi (*A. azarae*, *O. rufus* y *S. aquaticus*) presentaron indicios de reproducción continua, con tanto machos como hembras reproductivos durante todo el año. *O. rufus* también presentó indicios de reproducción continua en Pre Delta e Islas. En El Palmar, hubo machos y hembras reproductivos de *O. nigripes*, *C. callidus* y *A. azarae* en todas las estaciones del año en las que se los capturaron. A pesar de que en muchos casos la reproducción fue continua, la proporción de individuos reproductivos no se mantuvo constante a lo largo de todo el año. Primavera y verano fueron las estaciones con mayor actividad reproductiva en las tres áreas, en concordancia con lo observado por numerosos autores para roedores

sigmodontinos de agro-ecosistemas del centro de Argentina (Bilenca *et al.*, 1992; Bilenca y Kravetz, 1998). La estación con menor proporción de reproductivos fue invierno para todas las especies excepto *O. rufus* en Otamendi, y *A. azarae* y *C. callidus* en Pre Delta e Islas (con mínima reproducción en otoño). Este valor mínimo observado en otoño para algunas especies, en lugar de en invierno, es de extrañar teniendo en cuenta que se consideraron sólo a los individuos adultos para este análisis. El menor largo corporal observado en el verano para la mayoría de las especies sugiere que los nacimientos están concentrados en primavera y principios de verano. A pesar de esto, no se vio un pico claro de abundancia en otoño, sugiriendo que existen otros factores que influyen en la dinámica, compensando este pico de nacimientos mediante variaciones en la mortalidad o migración. Esto se observa también en la poca relevancia que tuvo la variable estación del año en los modelos que explican abundancia de sigmodontinos.

Por último, la aplicación de veneno rodenticida en forma repetitiva en el camping de El Palmar durante fines de 2007 y principios de 2008 tuvo un efecto drástico en los cambios de abundancia de las poblaciones de roedores sigmodontinos, que llegaron a densidades no detectables posteriormente a la aplicación, y comenzaron su recuperación luego de ocho meses de la última aplicación. La segunda aplicación de veneno realizada en 2011 también redujo la abundancia a cero, pero dado que esta coincidió con el fin del estudio, no pudo evaluarse la recuperación de las poblaciones. Estos resultados indican que este método de control es, no sólo efectivo sino que sus efectos se prolongan en el tiempo, retrasando el crecimiento poblacional. Cabe aclarar, sin embargo, que este efecto prolongado pudo haber sido resultado del ordenamiento del ambiente en el camping que se realizó en conjunto con la aplicación de veneno y que probablemente redujo la capacidad de carga de este ambiente. Este ordenamiento incluyó la creación de un perímetro parqueado alrededor del área de acampe que no sólo causó una disminución en la disponibilidad de alimento y comida debido a la reducción en la biomasa vegetal, sino que dificultó la llegada de los roedores a fuentes de alimento provistas por el ser humano (por ejemplo, tachos de basura y restos de comida en parrillas y alrededores). Por otro lado, el sacrificio de todos los ejemplares capturados en La Gallina y Campo Rico en Pre Delta e Islas en octubre de 2008, si bien tuvo a principio un efecto también drástico en la abundancia de *O. flavescens*, sus poblaciones no llegaron a números no detectables en la campaña siguiente y sus poblaciones comenzaron a recuperarse en el siguiente otoño, aunque volvieron a caer en

invierno. Esta diferencia en recuperación con respecto a lo observado en el camping de El Palmar podría deberse justamente a que en estas islas no se realizó un ordenamiento del ambiente.

Capítulo 3. Dinámica del sistema hantavirus-reservorio

Capítulo 3. Dinámica del sistema hantavirus-reservorio

3.1. Introducción

Durante el siglo pasado ocurrieron dos brotes de enfermedades humanas cuyos agentes etiológicos eran desconocidos hasta el momento. El primero se registró durante la guerra de Corea (1950-1953) donde más de 3.000 soldados de ambos frentes se enfermaron de Fiebre Hemorrágica con Síndrome Renal (FHSR), conocida también como Fiebre Hemorrágica Coreana (Lee, 1974; Traub y Wisseman, 1978). El segundo ocurrió en 1993 en el sudoeste de Estados Unidos donde se registraron casos de una enfermedad respiratoria severa no identificada anteriormente (Nichol *et al.*, 1993) que luego fue conocida como Síndrome Pulmonar por Hantavirus (SPH). En 1978, a 25 años de la guerra de Corea, Ho Wang Lee y sus colaboradores identificaron al virus Hantaan (HTNV, familia Bunyaviridae) como el agente etiológico de la FHSR, y al roedor *Apodemus agrarius* (familia Muridae) como su principal reservorio (Lee *et al.*, 1978), descubrimiento que fue el puntapié inicial para el reconocimiento de muchos otros hantavirus en América, Asia, África y Europa (Guo *et al.*, 2013; Witkowski *et al.*, 2014).

Los hantavirus constituyen un género distintivo, *Hantavirus*, dentro de la familia Bunyaviridae. Son virus constituidos por ARN de cadena negativa con un genoma tripartito. Se mantienen en la naturaleza infectando en forma persistente roedores, soricomorfos y quirópteros, cada hantavirus asociado típicamente a una, o unas pocas especies (Guo *et al.*, 2013; Vaheri *et al.*, 2013; Plyusnin y Sironen, 2014; Yanagihara *et al.*, 2014; Zhang, 2014). La filogenia de los hantavirus aún no se encuentra resuelta, pero algunos autores reconocen tres grandes grupos filogenéticos de hantavirus: los que infectan roedores múridos (familia Muridae), entre los cuales se encuentran los responsables de la FHSR; los que infectan roedores cricétidos (familia Cricetidae), entre los que se incluyen los agentes etiológicos del SPH; y los que infectan quirópteros y soricomorfos, de los cuales se desconoce su patogenicidad (Vaheri *et al.*, 2013). Las relaciones filogenéticas de los hantavirus se asemejan a las de sus hospedadores, y en líneas generales cada variante de hantavirus es hospedada por una o unas pocas especies hospedadoras, sugiriendo la co-evolución entre el virus y el hospedador (Plyusnin y Sironen, 2014). Sin embargo, cada vez se reconocen más excepciones a esta regla, probablemente relacionadas con eventos de “cambio de hospedador” (host-switching)

ocurridos durante la evolución de los hantavirus (Nemirov *et al.*, 2002; Plyusnin, 2002; Vaheri *et al.*, 2013; Bennett *et al.*, 2014). Algunos autores incluso proponen que son estos eventos de cambios de hospedador, seguidos de un proceso de especiación del virus, y no la evolución conjunta, lo que genera la similitud entre la filogenia de los hantavirus y la de sus reservorios (Ramsden *et al.*, 2009). Se cree que estos cambios de hospedador ocurren a partir de numerosos eventos de infección transitoria en donde se infecta un individuo de una especie no hospedadora a partir de un reservorio natural, conocidos como eventos de derrame biológico (“spillover”, en inglés) (Parrish *et al.*, 2008).

Desde el descubrimiento del virus Sin Nombre (SNV), responsable del brote de SPH en el sudoeste de Estados Unidos en 1993, se han descubierto más de 30 genotipos de hantavirus en América, mayormente en Sudamérica (Jonsson *et al.*, 2010; Firth *et al.*, 2012). Las relaciones filogenéticas de estos virus no están completamente definidas y son muy pocos los hantavirus de este continente que han sido aislados y caracterizados completamente, existiendo aún cierta discrepancia en cuanto a su taxonomía. Además, los hantavirus de Sudamérica presentan una gran diversidad que refleja el gran fenómeno de radiación adaptativa de sus reservorios en esta parte del continente (Plyusnin y Elliott, 2011), de cuya taxonomía también existen discrepancias (González Ittig *et al.*, 2010). Algunas de las especies de hantavirus más conocidas del Nuevo Mundo son el virus Sin Nombre (SNV), hospedado por *Peromyscus maniculatus* en Norte América, y el virus Andes (ANDV), hospedado principalmente por el género *Oligoryzomys* en el cono sur (Bi *et al.*, 2008; Mills *et al.*, 2010; Firth *et al.*, 2012). Este último es el agente etiológico del SPH más importante de Sudamérica, y fue el primero en ser descrito para la región (Lopez *et al.*, 1996; Plyusnin y Elliott, 2011). Desde entonces, muchos nuevos genotipos han sido hallados en otras especies reservorio, aunque en algunos casos aún no está claro si se trata de variantes de especies descritas o de nuevas especies (Plyusnin y Elliott, 2011). En Argentina, se han identificado hasta el momento ocho genotipos patogénicos, todos ellos hospedados por roedores sigmodontinos: Oran (ORNV) en *O. chacoensis*, Bermejo (BMJV) en *O. flavescens*-west, Hu396494 en *O. flavescens*, Lechiguanas (LECV) en *O. flavescens*-east, Central Plata (sin abreviatura) en *O. flavescens* y Andes (ANDV) en *O. longicaudatus*, Juquitiba (JUQV) en *O. nigripes* y Laguna Negra (LANV) en *Calomys callosus* (Levis *et al.*, 1997; Levis *et al.*, 1998; Gonzalez Della Valle *et al.*, 2002; Levis *et al.*, 2004; Padula *et al.*, 2007; Palma *et al.*, 2012). Se conocen además, dos genotipos que no han

sido asociados a casos de SPH hasta el momento: el genotipo Pergamino (PRGV) en *Akodon azarae* y el Maciel (MACV) en *Necromys obscurus* (Palma *et al.*, 2012). También se ha confirmado la presencia del virus Seoul (SEOV), uno de los agentes etiológicos de la FHSR, en las ratas comensales *Rattus norvegicus* y *R. rattus*, aunque hasta el momento no se han registrado casos humanos de esta enfermedad en nuestro país (Cueto *et al.*, 2008).

La prevalencia del virus en poblaciones infectadas es mayor en machos que en hembras, y mayor entre adultos que entre juveniles (Glass *et al.*, 1998; Abbott *et al.*, 1999; Douglass *et al.*, 2007; Mills *et al.*, 2007; Polop *et al.*, 2010; Vadell *et al.*, 2011), sugiriendo que el mecanismo por el cual los hantavirus del Nuevo Mundo se mantienen en las poblaciones reservorio es principalmente horizontal. Este mecanismo ha sido demostrado mediante estudios experimentales para el virus Andes en *O. longicaudatus* (Padula *et al.*, 2004). Sin embargo, el mecanismo principal por el cual el hantavirus se transmite entre roedores aún no está claro, ni se conoce si es el mismo para todos los hantavirus del Nuevo Mundo. Algunos autores han propuesto que la transmisión del virus Sin Nombre ocurre principalmente a través de contacto directo por heridas infligidas entre individuos (Calisher *et al.*, 1999; Douglass *et al.*, 2001), mientras que los resultados de otros estudios sugieren que las heridas no están relacionadas con la adquisición del virus (Douglass *et al.*, 2007). Para algunas especies del género *Oligoryzomys* se ha sugerido que las agresiones no juegan un papel importante en la transmisión y se ha propuesto que la transmisión ocurre principalmente durante el invierno en los nidos comunales (Padula *et al.*, 2004; Palma *et al.*, 2012). La infección por hantavirus en roedores es aparentemente asintomática (Mills *et al.*, 2007; Jonsson *et al.*, 2010), aunque algunos autores han propuesto una disminución en la supervivencia como consecuencia de la infección por algunos genotipos (Kallio *et al.*, 2007; Luis *et al.*, 2012).

La incidencia de SPH varía mucho entre los distintos países de América, siendo mayor en Sudamérica que en Norteamérica, particularmente en el cono sur (MacNeil *et al.*, 2011). El índice de fatalidad del SPH es de alrededor del 40% (MacNeil *et al.*, 2011), sin embargo diversos autores han reportado diferencias regionales (Figueiredo *et al.*, 2009; Martínez *et al.*, 2010). Es probable que estas diferencias estén vinculadas a las propiedades patogénicas características de cada genotipo de hantavirus, sin embargo, no hay que descartar el efecto de otros factores tales como la historia de exposición al virus, el estatus inmunológico del paciente y la calidad de la atención médica en la zona

(MacNeil *et al.*, 2011). La ocurrencia de casos humanos en una determinada zona ha sido asociada no solo con la abundancia de las especies reservorio y la presencia del virus, sino con diversos factores tales como el uso de la tierra, la estructura de la vegetación, las características de los asentamientos humanos y su densidad poblacional (Busch *et al.* 2004; Muñoz Pedreros *et al.* 2007; Martínez *et al.* 2010). Los grupos de riesgo de contagio de SPH incluyen aquellas personas que por motivos laborales o recreacionales, o por características de su vivienda, tienen una mayor probabilidad de contacto con ratones infectados. El contagio comúnmente se produce dentro de ambientes poco ventilados donde el virus excretado con las heces se mantiene concentrado y activo por más tiempo. En nuestro país el grupo de riesgo lo conforman principalmente trabajadores y pobladores rurales que muchas veces viven y trabajan en condiciones que favorecen el contagio (tales como galpones y viviendas precarias donde conviven humanos y roedores). La mayor incidencia de SPH se da en hombres adultos (promedio de edad alrededor de 30 años) (Busch *et al.* 2004; Martínez *et al.* 2010).

Acá agregar algo del brote en el sur o/y de cómo comenzaron los estudios en Argentina. En la Argentina, los casos de SPH se concentran en cuatro regiones: a) noroeste (en las provincias de Salta, Jujuy y Tucumán), b) centro (en Buenos Aires, Córdoba, Santa Fe y Entre Ríos), c) patagonia (en Neuquén, Chubut, Río Negro y Santa Cruz), y d) noreste (Misiones) (Bellomo *et al.*, 2009; Martínez *et al.*, 2010; Ministerio de Salud, 2011). La región del noroeste y del centro son las que registran mayor cantidad de casos al año, siendo las provincias de Salta y Buenos Aires, respectivamente, las provincias más afectadas. En la región de cuyo no se han registrado casos humanos (Ministerio de Salud, 2011). Estudios en zonas donde se presentaron casos humanos mostraron seroprevalencias de hantavirus en roedores sigmodontinos muy fluctuantes en tiempo y espacio, con valores totales entre 2,7% y 13,5% (Calderón *et al.*, 1999; Cantoni *et al.*, 2001; Puerta *et al.*, 2006; Mills *et al.*, 2007; Polop *et al.*, 2010; Piudo *et al.*, 2011).

En base a lo aquí expuesto, se plantean las siguientes hipótesis (H) y predicciones (P):

H1) Las especies *O. flavescens*, *O. nigripes* y *A. azarae* son hospedadores de hantavirus en todas las áreas donde están presentes.

P1) Al menos un ejemplar de *O. flavescens*, *O. nigripes* y *A. azarae* presentará anticuerpos para hantavirus en cada una de las áreas estudiadas donde se encuentren presentes.

H2) Los machos de todas las especies hospedadoras tienen mayor probabilidad de contraer hantavirus que las hembras.

P2) La seroprevalencia de hantavirus en machos será mayor que en hembras de O. flavescens, O. nigripes y A. azarae en las tres áreas estudiadas.

H3) La probabilidad de presentar anticuerpos para hantavirus aumenta con la edad de los individuos de *O. flavescens*, *O. nigripes* y *A. azarae*.

P3) La probabilidad de que los individuos de O. flavescens, O. nigripes y A. azarae sean seropositivos para hantavirus estará asociado positivamente con el largo corporal de cada individuo.

En el presente capítulo se plantean los siguientes objetivos específicos:

- Determinar la seroprevalencia de hantavirus por especie de roedor en cada parque natural estudiados y en cada ambiente dentro de cada parque;
- Estudiar la asociación entre la seroprevalencia de hantavirus y la estación del año, el ambiente y la abundancia de la especie hospedadora;
- Estudiar la asociación entre la presencia /ausencia de individuos seropositivos y el largo corporal, el sexo, la actividad reproductiva y la condición física.

3.2. Materiales y métodos

3.2.1. Captura de roedores

Durante los muestreos de roedores realizados entre abril de 2007 y noviembre de 2011 (ver Materiales y métodos del capítulo 2) se le extrajo sangre (3 o 4 gotas) a cada ejemplar capturado mediante una pequeña incisión en el extremo de la cola con el fin de analizar la presencia de anticuerpos para hantavirus. La sangre de cada individuo fue vertida directamente en papeles absorbentes (tipo papel de filtro) previamente rotulados y almacenados en bolsitas plásticas. Los individuos capturados fueron liberados en su ambiente de captura, con excepción de algunos ejemplares de las especies *A. azarae* en Otamendi, *O. flavescens* en Pre Delta e Islas y *O. nigripes* en El Palmar que fueron sacrificados y conservados en un termo con nitrógeno líquido para poder confirmar el genotipo de hantavirus. Esto se realizó en las primeras campañas de muestreo en Pre Delta e Islas y en El Palmar debido a la reciente ocurrencia de casos humanos en esas

áreas, que generó la necesidad de cotejar el genotipo de hantavirus circulante en la población de la especie hospedadora con el presente en las personas infectadas. En El Palmar también se tomaron muestras a fines de 2011. En Otamendi, la secuenciación del genotipo se realizó a partir de muestras tomadas en agosto de 2010.

En el área de acampe de El Palmar y en los alrededores de la casa del puestero en Campo Rico en Pre Delta e Islas, los roedores de las especies *O. nigripes* y *O. flavescens* (respectivamente) fueron sacrificados durante todo el período estudiado para disminuir el riesgo de contagio de los acampantes y habitantes. En el primer muestreo realizado en La Gallina los ejemplares de *O. flavescens* capturados también fueron sacrificados. En el primer muestreo en El Palmar, realizado en abril de 2007, se sacrificaron y colectaron todos los individuos capturados (de todas las especies) en el área de acampe.

Una vez finalizado cada muestreo, las muestras fueron llevadas al Laboratorio de Referencia para el Diagnóstico en Investigación de Hantavirus del INEI-ANLIS Dr. Carlos G. Malbrán de la Ciudad Autónoma de Buenos Aires donde se realizaron los análisis de anticuerpos y la determinación del genotipo de hantavirus. El análisis para detectar anticuerpos se hizo mediante la técnica de ELISA, con la nucleoproteína recombinante del virus AND como antígeno siguiendo la técnica descrita por Padula y colaboradores (2000) que posee una sensibilidad y especificidad del 100%. El análisis para confirmar el genotipo de hantavirus se realizó extrayendo RNA de tejido pulmonar de ejemplares seropositivos y purificándolo utilizando para ello un kit RNAid (Bio 101). Se amplificaron segmentos S y M parciales utilizando la técnica de RT-PCR (PCR en tiempo real), seguido de una segunda ronda de PCR anidado. Se utilizaron oligonucleótidos específicos como cebadores. Los productos de la amplificación fueron analizados en geles de agarosa y secuenciados (Padula *et al*, 2000).

Para cada especie, ambiente y estación del año se calculó un índice de seroprevalencia (SP) como:

$$SP = (\text{número de individuos positivos} / \text{número de individuos analizados}) \times 100$$

Para aquellas especies que presentaron anticuerpos para hantavirus se calculó un índice de condición corporal como:

$$CC = \sqrt[3]{\text{peso} \div \text{largo}}$$

3.2.2. Análisis estadísticos

Para estudiar los factores asociados a la infección con hantavirus en roedores se realizaron regresiones logísticas mediante modelos lineales generalizados (McCullagh y Nelder, 1989; Nicholls, 1991; Crawley, 1993) en el programa R (R-Core-Team, 2013), basándose en modelos pensados a priori. Previamente se realizaron análisis de correlación múltiple (Zar, 1996) entre las variables explicatorias continuas para evitar el uso de variables redundantes en los modelos (ver anexo). Se realizaron dos tipos de análisis, uno a nivel de individuo donde se estudia la presencia-ausencia de anticuerpos para hantavirus en cada roedor capturado, y otro a nivel poblacional en el que se estudia la proporción de individuos con anticuerpos para hantavirus (seroprevalencia) en dicha población.

En el análisis a nivel poblacional se estudió la relación entre la seroprevalencia de hantavirus (variable dependiente) en *O. flavescens* (en Pre Delta e Islas), *O. nigripes* (en El Palmar) y *A. azarae* (en Otamendi) y la estación del año (variable categórica, 4 niveles), el ambiente (variable categórica, 3 niveles en Pre Delta e Islas, 4 niveles en El Palmar y 6 niveles en Otamendi) y la abundancia (variable independiente) de cada una de estas especies. Para este análisis se realizaron modelos lineales generalizados utilizando la familia de distribución binomial y la función link logit (Zuur, 2009). Se plantearon modelos nulos (sin variables explicatorias) que se utilizaron para poder tener una medida del ajuste de cada uno de los modelos.

Se calculó un factor de sobre-dispersión en base a los residuos de Pearson del modelo global y se calculó el AIC corregido para muestras chicas (AICc) (Zuur *et al.*, 2007). Se calculó además, para cada modelo, el peso de Akaike (w_i ; Symonds y Moussalli, 2011). Se plantearon todos los modelos posibles sin incluir interacciones debido a la restricción en el tamaño de los modelos por la cantidad de observaciones disponibles (ver modelos candidatos en tablas 3.3, 3.7 y 3.14). El modelo final se realizó a partir del promedio de los modelos que presentaron un valor de AICc menor al modelo nulo (Symonds y Moussalli, 2011). Sólo las variables con parámetros que difirieron de cero fueron consideradas relevantes para explicar la seroprevalencia presente en las diferentes especies.

A nivel individual se estudió la relación entre la presencia-ausencia de anticuerpos para hantavirus (variable dependiente) en *O. flavescens* (en Pre Delta e Islas), *O. nigripes* (en El Palmar) y *A. azarae* (en Otamendi) y las siguientes variables explicatorias: largo corporal (variable continua), sexo (variable categórica, 2 niveles),

actividad reproductiva (variable categórica, 2 niveles) y condición física (variable continua). Se utilizaron la familia de distribución binomial y la función link clog-log (Zuur, 2009) para realizar los análisis. Se plantearon modelos nulos (sin variables explicatorias) que se utilizaron para poder tener una medida del ajuste de cada uno de los modelos. La condición física y el peso no fueron incluidos en la regresión logística ya que presentan una asociación significativa con el largo para las tres especies estudiadas (ver anexo). Para los datos de Pre Delta e Islas, el sexo fue excluido del análisis debido a que únicamente los machos presentaron anticuerpos. Se propusieron nueve modelos candidatos por especie para El Palmar y Otamendi, y cuatro modelos candidatos para Pre Delta e Islas, además de un modelo nulo para evaluar el poder explicatorio relativo de cada modelo (ver modelos candidatos en tablas 3.5, 3.10 y 3.16). La selección de modelos se basó en el criterio de información de Akaike (AIC) (Burnham y Anderson, 2002). El modelo final se realizó promediando los modelos que presentaron un valor de AIC menor al modelo nulo (Symonds y Moussalli, 2011). Sólo las variables con parámetros que difirieron de cero fueron consideradas relevantes para explicar la presencia-ausencia de anticuerpos en pequeños roedores. Se calcularon también los pesos de Akaike (w_i) de cada modelo (Symonds y Moussalli, 2011).

3.3. Resultados

3.3.1. Parques nacionales Pre Delta e Islas de Santa Fe

Se detectaron anticuerpos para hantavirus en la especie *O. flavescens*. Esta especie fue la segunda especie más abundante (la más abundante fue *O. rufus*), representando el 35% de las capturas totales (160 individuos) de las cuales el 6,25% (10 individuos; tabla 3.1) presentaron anticuerpos para hantavirus, todos ellos machos (Tabla 3.1; figura 3.7). Esta especie fue capturada en todos los ambientes estudiados, aunque se capturaron individuos positivos sólo en La Gallina, Campo Rico y la selva en galería (Tabla 3.2). En Campo Rico se capturaron dos *O. flavescens* dentro de un galpón.

La seroprevalencia por hantavirus de todo el período estudiado fue mayor en la selva en galería, seguida por La Gallina, y por último Campo Rico, sin embargo, el ambiente no fue una variable relevante en el modelo final, sugiriendo que esas diferencias no resultaron significativas entre estos ambientes (ambientes donde la

seroprevalencia total fue distinta de cero). La seroprevalencia de hantavirus para estos tres ambientes fue explicada por la estación del año (Tabla 3.3). Esta fue significativamente mayor en primavera que en otoño, siendo las abundancias de invierno y verano intermedias pero no significativamente diferentes de las demás (Tabla 3.4).

La seroprevalencia por hantavirus se redujo a cero con la caída en la abundancia de *O. flavescens* registrada en marzo de 2009 en La Gallina y Campo Rico, y en noviembre de 2008 en la selva en galería. En La Gallina, la mayor seroprevalencia por hantavirus se registró en junio de 2009, justo después de esta caída, asociada a un leve aumento en la abundancia de la especie reservorio. A partir de esta fecha no se capturaron más individuos seropositivos en Pre Delta e Islas en los restantes dos años de muestreo (Figura 3.1). La abundancia de *O. flavescens* no contribuyó significativamente en la explicación de las diferencias en la seroprevalencia de hantavirus en Pre Delta e Islas registradas en los distintos ambientes (Tabla 3.2) y épocas del año.

Tabla 3.1. Número de capturas, éxito de captura de *O. flavescens* (*O.f.*), número de seropositivos y seroprevalencia por hantavirus total y por sexo para el conjunto de ambientes de los parques Pre Delta e Islas de Santa Fe.

Mes de captura	Nº de trampas-noche	Nº total de capturas	Nº de <i>O.f.</i> capturados	Éxito de captura de <i>O.f.</i>	% de <i>O.f.</i> hembras	Nº de <i>O.f.</i> seropos.	Seroprev. de hantavirus en hembras	Seroprev. de hantavirus en machos	Seroprev. total de hantavirus
Julio 2008	780	18	8	1,03	25,00	1	0,00	0,17	0,13
Octubre 2008	831	95	70	8,42	41,43	7	0,00	0,17	0,10
Febrero 2009	750	19	4	0,53	75,00	0	0,00	0,00	0,00
Junio 2009	750	58	35	4,67	42,86	2	0,00	0,10	0,06
Septiembre 2009	750	63	12	1,60	25,00	0	0,00	0,00	0,00
Diciembre 2009	669	22	1	0,15	100,00	0	0,00	0,00	0,00
Mayo 2010	750	1	0	0,00	0,00	0	0,00	0,00	0,00
Agosto 2010	744	24	3	0,40	0,00	0	0,00	0,00	0,00
Diciembre 2010	822	18	0	0,00	0,00	0	0,00	0,00	0,00
Marzo 2011	969	68	20	2,06	45,00	0	0,00	0,00	0,00
Junio 2011	921	38	8	0,87	37,50	0	0,00	0,00	0,00
Septiembre 2011	711	30	1	0,14	0,00	0	-	0,00	0,00
Total	9447	454	162	1,71	40,12	10	0,00	0,13	0,08

Tabla 3.2. Éxito de captura total (EC total), éxito de captura de *O. flavescens* (EC *O.f.*) y seroprevalencia por hantavirus por ambiente en los parques nacionales Pre Delta e Islas de Santa Fe.

Ambiente	EC total	EC <i>O.f.</i>	Seroprevalencia hantavirus	n° <i>O.f.</i> seropositivos
Gallina	3,18	3,06	0,12	6
Campo Rico	5,01	4,42	0,04	3
Selva en galería	3,06	0,42	0,13	1
Bosque continental	5,72	0,53	0,00	0
Pajonal	7,08	1,33	0,00	0
Laguna	8,33	0,31	-	0

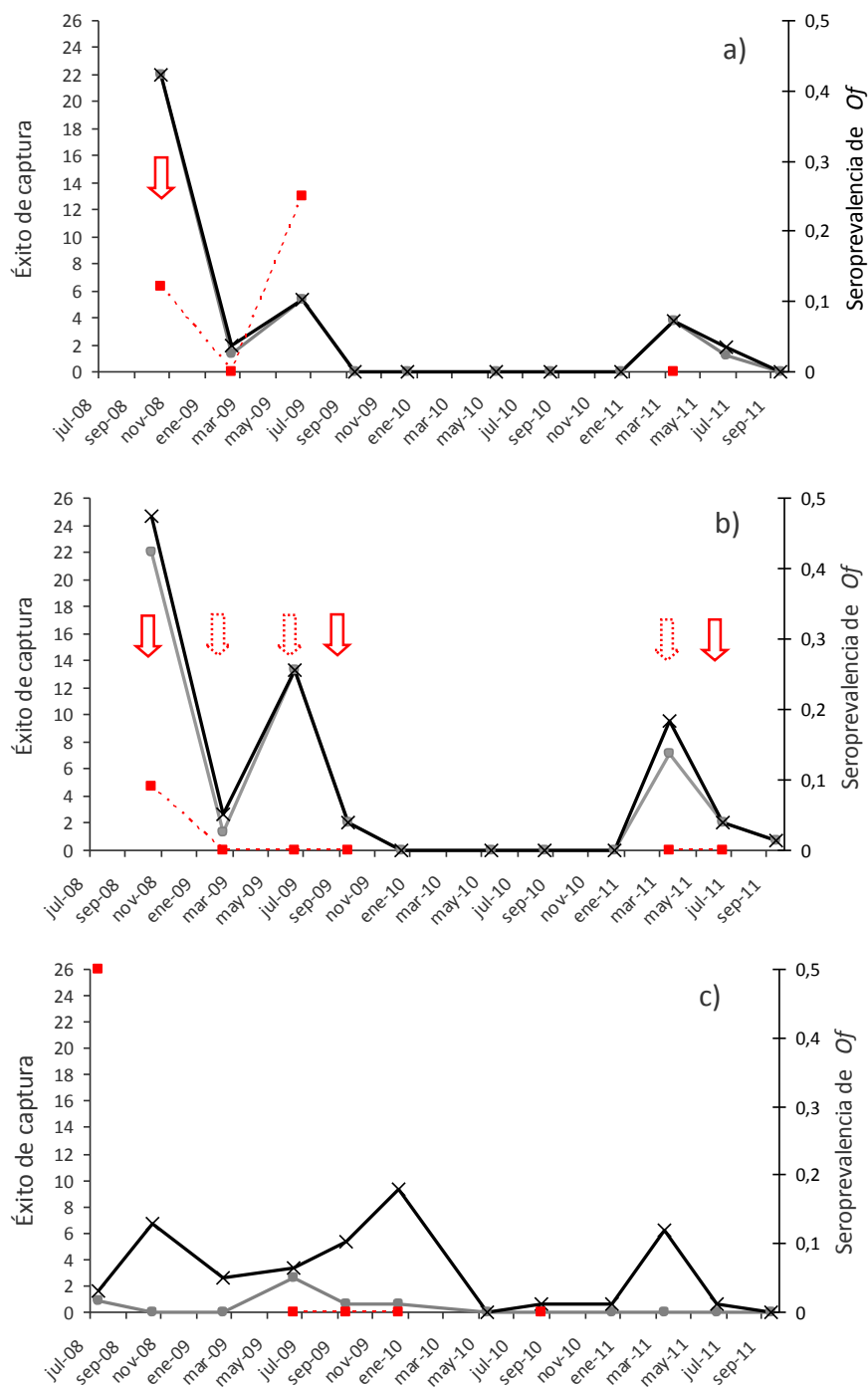


Figura 3.1. Éxito de captura total (línea negra) y de *O. flavescens* (línea gris) y seroprevalencia de *O. flavescens* (línea negra punteada) en a) La Gallina, b) Campo Rico y c) selva en galería en los parques nacionales Pre Delta e Islas de Santa Fe. La flecha con borde rojo indica remoción de *O. flavescens* (borde completo indica remoción de todos los individuos, borde punteado indica que se removieron sólo los individuos capturados cerca de la casa del puestero).

Tabla 3.3. Modelos candidatos propuestos para explicar la seroprevalencia de hantavirus en *O. flavescens* en los parques nacionales Pre Delta e Islas de Santa Fe. Se muestra el valor de AICc y el peso (w_i) para cada modelo candidato. Los valores de AICc menores al valor de AICc del modelo nulo se muestran en negrita.

Modelos candidatos	AICc	w_i
0 <i>nulo</i>	44,2	0,193
1 Abundancia <i>O.f.</i>	46,6	0,057
2 Estación	41,7	0,671
3 Abundancia <i>O.f.</i> + estación	46,4	0,063
4 Ambiente	49,9	0,011
5 Abundancia <i>O.f.</i> +ambiente	53,5	0,002
6 Estación+ambiente	52,3	0,003
7 Abundancia <i>O.f.</i> + estación+ambiente	60,5	0,000

Tabla 3.4. Estimadores de las variables relevantes del modelo de seroprevalencia de hantavirus en *O. flavescens* en los parques nacionales Pre Delta e Islas de Santa Fe. Se muestra el estimador, el error estándar y el intervalo de confianza al 95% para cada variable. El intercepto representa a la estación otoño.

	Estimador	EE	IC 95%	
Intercepto	-1,01	0,62	-2,34	- 0,32
Primavera	2,46	0,81	0,66	- 4,26
Verano	0,15	0,74	-1,50	- 1,81
Invierno	1,01	0,83	-0,84	- 2,86

El análisis a nivel individual muestra que los mejores modelos candidatos describen la probabilidad de que un *O. flavescens* tenga anticuerpos en función del largo corporal y la actividad reproductiva (Tabla 3.5). De acuerdo al promedio de estos modelos la probabilidad de tener anticuerpos aumenta con el largo corporal de los individuos hospedadores (Tabla 3.6; seropositivos: 92,78mm.; seronegativos: 83,92 mm.).

Tabla 3.5. Modelos candidatos propuestos para explicar la presencia-ausencia de anticuerpos para hantavirus en *O. flavescens* en los parques nacionales Pre Delta e Islas de Santa Fe. Se muestra el valor de AIC y el peso (w_i) para cada modelo candidato. Los valores de AIC menores al valor de AIC del modelo nulo se muestran en negrita.

Modelos candidatos	AIC	w_i
0 <i>nulo</i>	63,2	0,00
1 Largo	53,1	0,52
2 Actividad	62,0	0,01
3 Largo+actividad	54,3	0,26
4 Actividad+largo+actividad×largo	54,7	0,21

Tabla 3.6. Estimadores de las variables relevantes del modelo que explica la presencia-ausencia de anticuerpos para hantavirus en *O. flavescens* en los parques nacionales Pre Delta e Islas de Santa Fe. Se muestra el estimador, el error estándar y el intervalo de confianza al 95% para cada variable.

	Estimador	EE	IC 95%	
Intercepto	-17,62	5,47	-28,46	-6,78
Largo	0,17	0,06	0,06	0,29

Se detectó la presencia de genoma viral en 7 de 10 individuos analizados. El análisis filogenético de un fragmento del segmento S reveló una similitud del 99% con la cepa 22819 del genotipo Lechiguanas (AF482714).

3.3.2. Parque Nacional El Palmar

Se detectaron anticuerpos para hantavirus en la especie *O. nigripes*. Esta especie fue la más abundante, representó el 50% de las capturas totales y fue capturada en todos los ambientes. Sin embargo se capturaron individuos seropositivos en cuatro de los siete ambientes estudiados (Tabla 3.7). *O. nigripes* fue la única especie que presentó anticuerpos para hantavirus en El Palmar. Se capturaron un total de 86 individuos de esta especie, de los cuales 17,4% (15 individuos) presentaron anticuerpos para hantavirus (Tabla 3.8). Adicionalmente se capturaron tres individuos de la especie *O. nigripes* en ambientes peri-domésticos del parque en los que el personal sospechaba la presencia de roedores. El primero de estos fue capturado en enero de 2010 en el galpón de la división de Incendios, Comunicaciones y Emergencias (I.C.E.) de El Palmar, dentro de un tacho con avena guardada para alimentar a los caballos. Los dos restantes fueron capturados en el vivero de plantas autóctonas, en junio y agosto de 2011. El

ejemplar capturado en junio presentó anticuerpos para hantavirus. Estos individuos no fueron incorporados a los análisis estadísticos.

El ambiente con mayor seroprevalencia de hantavirus fue la selva en galería del río Uruguay, seguido del palmar ralo, el camping y, por último, el bosque de exóticas. En la selva en galería del arroyo Palmar, en el palmar-arbustal y en el arbustal no se capturaron individuos seropositivos (Tabla 3.7). Sin embargo, la variable ambiente no contribuyó a explicar las diferencias de seroprevalencia de hantavirus entre los ambientes donde hubo individuos con anticuerpos (Tabla 3.9).

Tabla 3.7. Éxito de captura total y de *O. nigripes*, y seroprevalencia de hantavirus por ambiente del Parque Nacional El Palmar.

Ambiente	EC total	EC <i>O.n.</i>	Seroprevalencia hantavirus	n° <i>O.n.</i> seropositivos
Camping	2,69	1,15	0,20	8
Selva en galería Uruguay	1,23	1,23	0,31	5
Selva en galería Palmar	0,59	0,46	0,00	0
Palmar ralo	0,38	0,22	0,25	1
Palmar-arbustal	0,16	0,16	0,00	0
Bosque de exóticas	0,81	0,60	0,11	1
Arbustal	1,08	0,05	0,00	0

Las mayores seroprevalencias de hantavirus se registraron en las primaveras de 2009 y 2010 (Tabla 3.8). En el área de acampe, la seroprevalencia de hantavirus fue máxima en la primavera de 2007, para luego disminuir a cero con la caída en la abundancia de *O. nigripes*. En verano de 2009 se observó otro aumento de la prevalencia acompañado de un aumento de la abundancia de esta especie hospedadora. En primavera de ese mismo año se observó un nuevo pico de prevalencia, esta vez, simultáneamente a una caída en la abundancia de *O. nigripes*. Recién en verano de 2011 reaparecen los individuos seropositivos, que aumentan hasta otoño, junto con una disminución en la abundancia de *O. nigripes*. En la selva en galería del río Uruguay, se capturaron individuos seropositivos en todas las oportunidades en las que se capturó la especie hospedadora, con una prevalencia máxima en primavera de 2010. En el bosque de exóticas y en el palmar ralo se capturaron individuos seropositivos únicamente en verano (2011 y 2008, respectivamente; figura 3.2). A pesar de que los datos sugieren que la seroprevalencia de hantavirus difiere entre estaciones, siendo mayor en primavera y verano con respecto a los meses más fríos, ningún modelo candidato que incluyera la variable estación fue seleccionado (Tabla 3.9). El único modelo

seleccionado propone a la abundancia de *O. nigripes* como la variable que explica la seroprevalencia de hantavirus en El Palmar (Tabla 3.9). Sin embargo, esta variable no fue retenida al promediar los modelos.

Tabla 3.8. Número de capturas, éxito de captura de *O. nigripes*, número de positivos y seroprevalencia de hantavirus total y por sexo en el Parque Nacional El Palmar.

Mes de captura	Nº de trampas-noche	Nº total de capturas	Nº de <i>O.n.</i> capturados	Éxito de captura de <i>O.n.</i>	% de hembras	Nº de <i>O.n.</i> seropos.	Seroprev. de hantavirus en hembras	Seroprev. de hantavirus en machos	Seroprev. total de hantavirus
Abril 2007	540	18	0	0,00	0,00	0	0,00	0,00	0,00
Octubre 2007	900	23	11	1,22	45,45	2	0,20	0,17	0,18
Noviembre 2007	648	25	18	2,78	33,33	2	0,00	0,17	0,11
Febrero 2008	876	12	6	0,68	60,00	1	0,25	0,00	0,17
Mayo 2008	870	5	1	0,11	0,00	0	-	0,00	0,00
Septiembre 2008	744	7	2	0,27	0,00	0	-	0,00	0,00
Diciembre 2008	780	4	1	0,13	100,00	0	0,00	-	0,00
Marzo 2009	837	10	4	0,48	75,00	1	0,00	1,00	0,25
Julio 2009	786	6	5	0,53	40,00	1	0,00	0,33	0,20
Octubre 2009	900	10	5	0,56	20,00	2	0,00	0,50	0,40
Enero 2010	801	11	5	0,62	80,00	1	0,00	1,00	0,20
Abril 2010	870	14	8	0,92	25,00	1	0,00	0,17	0,13
Julio 2010	900	0	0	0,00	0,00	0	-	-	-
Octubre 2010	837	2	2	0,24	50,00	1	0,00	1,00	0,50
Febrero 2011	855	13	9	1,05	33,33	2	0,00	0,33	0,22
Mayo 2011	855	5	4	0,47	25,00	1	0,00	0,33	0,25
Agosto 2011	861	7	5	0,58	20,00	0	0,00	0,00	0,00
Total	13860	172	86	0,62	40,00	15	0,06	0,25	0,17

Tabla 3.9. Modelos candidatos propuestos para explicar la seroprevalencia de hantavirus en *O. nigripes* en el Parque Nacional El Palmar. Se muestra el valor de AIC y el peso (w_i) para cada modelo candidato. Los valores de AIC menores al valor de AIC del modelo nulo se muestran en negrita.

Modelos candidatos	AIC	w_i
0 <i>nulo</i>	48,1	0,430
1 Abundancia <i>O.n.</i>	47,8	0,501
2 Estación	54,2	0,021
3 Abundancia <i>O.n.</i> + estación	54,4	0,019
4 Ambiente	55,5	0,011
5 Abundancia <i>O.n.</i> + ambiente	54,5	0,018
6 Estación+ambiente	62,6	0,000
7 Abundancia <i>O.n.</i> + estación+ambiente	62,3	0,000

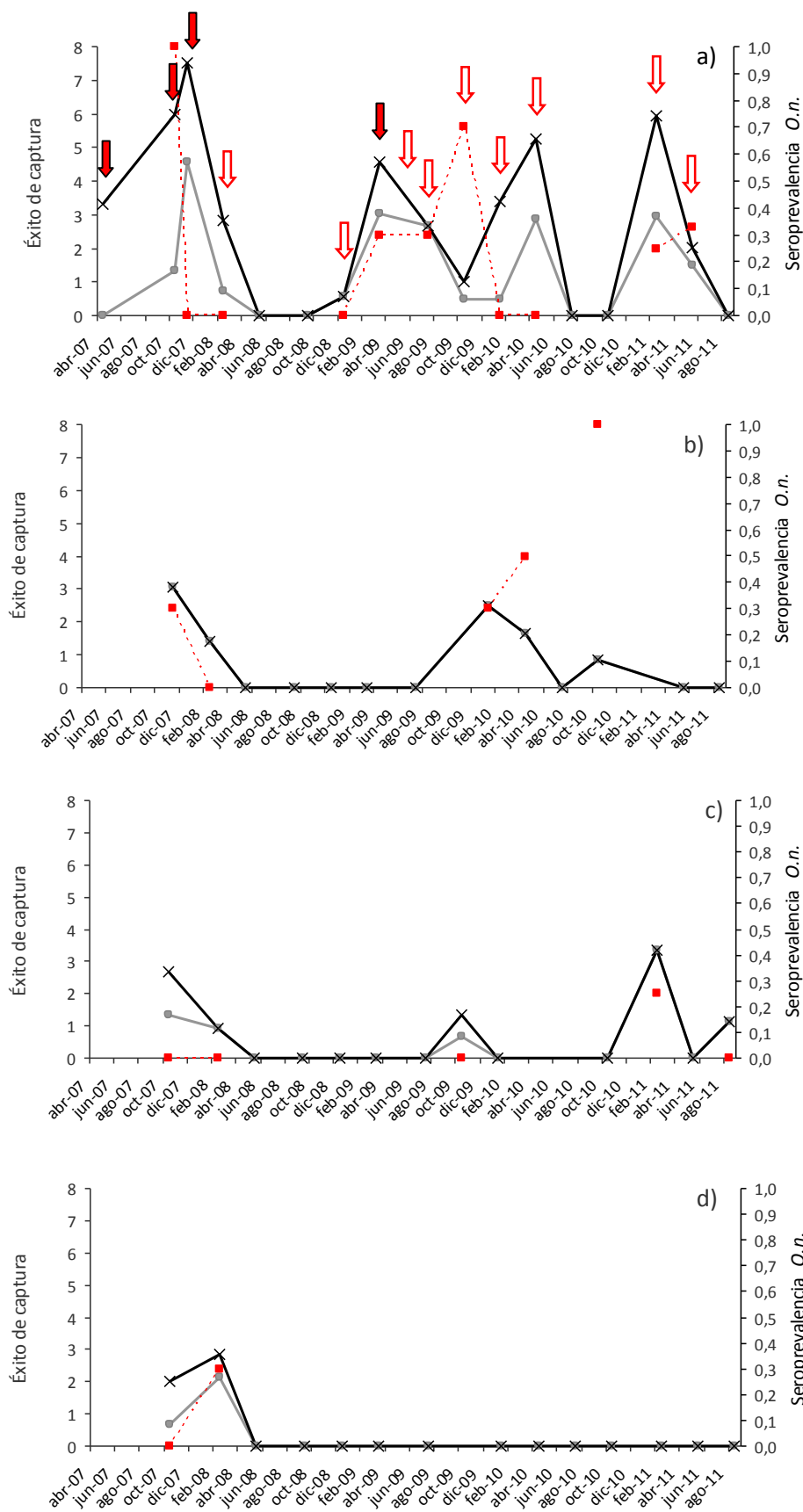


Figura 3.2. Éxito de captura total (cruz con línea negra) y de *O. nigripes* (circulo con línea gris) y seroprevalencia de hantavirus (cuadrado con línea roja punteada) en a) el

camping, b) la selva en galería del río Uruguay, c) el bosque de exóticas y d) el palmar ralo en el Parque Nacional El Palmar. Las flechas rojas indican remoción de todos los sigmodontinos (rellena) o de *O. flavescens* (vacías).

Todos los modelos candidatos propuestos para explicar la presencia-ausencia de anticuerpos para hantavirus en *O. nigripes* resultaron mejores que el modelo nulo (Tabla 3.10). Al promediar los modelos seleccionados se retuvieron las variables sexo y largo corporal. La probabilidad de tener anticuerpos es mayor en machos (como dan cuenta los valores de seroprevalencia total de machos y hembras; tabla 3.8) y aumenta con el largo corporal para ese sexo (Tabla 3.11; figura 3.3).

Tabla 3.10. Modelos candidatos propuestos para explicar presencia/ausencia de anticuerpos para hantavirus en los individuos de *O. nigripes* en el Parque Nacional El Palmar. Se muestra el valor de AIC y el peso (w_i) para cada modelo candidato. Los valores de AIC menores al valor de AIC del modelo nulo se muestran en negrita.

Modelos candidatos	AIC	w_i
0 <i>nulo</i>	76,2	0,00
1 Sexo	72,9	0,00
2 Largo	73,9	0,00
3 Actividad	75,6	0,00
4 Sexo+largo	70,2	0,01
5 Sexo+actividad	73,7	0,00
6 Largo+actividad	75,2	0,00
7 Sexo+largo+actividad	72,1	0,00
8 Actividad+largo+sexo+actividad×largo	70,4	0,01
9 Actividad+largo+sexo+sexo×largo	60,9	0,96

Tabla 3.11. Estimadores de las variables relevantes del modelo de presencia de anticuerpos de hantavirus en *O. nigripes* en el Parque Nacional El Palmar.

	Estimador	EE	IC 95%	
Intercepto	4,26	4,47	-4,64	- 13,17
Machos	-26,83	9,75	-46,22	- 7,44
Largo	-0,07	0,05	-0,16	- 0,02
Largo*machos	0,26	0,08	0,11	- 0,42

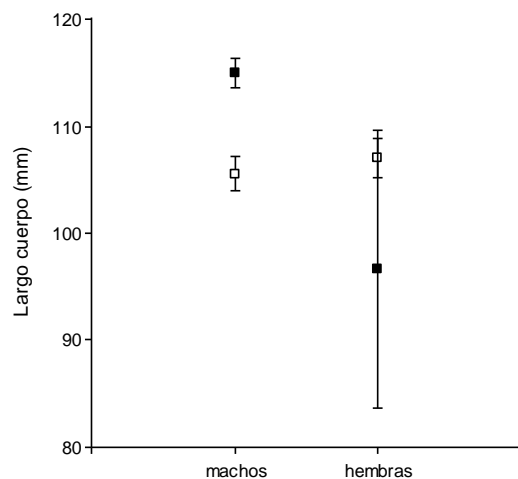


Figura 3.3. Largo corporal de individuos seropositivos (cuadrado negro) y seronegativos (cuadrado vacío) de *O. nigripes* en el Parque Nacional El Palmar según el sexo. Se muestran las medias y los errores estándar.

En noviembre de 2007 se colectaron 15 ejemplares de *O. nigripes* que fueron conservados en termo con nitrógeno líquido, tres de los cuales presentaron anticuerpos para hantavirus. Se detectó genoma viral en dos de los tres individuos seropositivos conservados. Mediante secuenciado y comparación filogenética se mostró que el genotipo viral presente en estos ejemplares era AND Lechiguanas. Debido a que este genotipo no es el que se asocia normalmente con *O. nigripes*, un fragmento grande del segmento S fue amplificado resultando en una similitud del 97% con la cepa 22819 (AF482714) del virus Lechiguanas. Para confirmar este resultado se secuenciaron también otros dos fragmentos del segmento M, obteniéndose un 92% y 91% de identidades máximas Gn y Gc, respectivamente, con la cepa Of22819 (AF028022) del virus Lechiguanas. Se confirmó la especie *O. nigripes* no sólo mediante morfología externa sino también mediante el secuenciado de un fragmento de ADN mitocondrial (386 pb) que mostró 95% de identidad con *O. nigripes* (GU185869) y 87% con *O. flavescens* (GU185880). Para confirmar estos resultados, y determinar si se trató de eventos de derrame o de cambio de hospedador, en mayo y agosto de 2011 se sacrificaron y conservaron en nitrógeno líquido 5 ejemplares más de *O. nigripes*, de los cuales uno presentó anticuerpos para hantavirus. De este individuo seropositivo también se aisló el genotipo viral AND Lechiguanas.

3.3.3. Reserva Natural Otamendi

Se detectaron anticuerpos para hantavirus en la especie *A. azarae*. Esta especie fue la segunda especie más abundante, representó el 25,09% de todos los roedores capturados, fue capturada en todos los ambientes y se capturaron individuos seropositivos en todos ellos (Tabla 3.12). Se capturaron un total de 156 individuos de *A. azarae*, de los cuales 23,7% (37 individuos) presentaron anticuerpos para hantavirus (Tabla 3.13). También se capturó un individuo seropositivo de la especie *D. kempi* de un total de 27 individuos capturados.

Dos de los modelos candidatos que incluyen al ambiente como variable explicatoria fueron seleccionados (Tabla 3.14). El modelo final señala una mayor seroprevalencia en la selva en galería, el bosque de tala, el pajonal, el pastizal salino y el pastizal pastoreado con respecto al pastizal con ligustrina (Tablas 3.12 y 3.15).

Tabla 3.12. Éxito de captura total (EC total), éxito de captura de *A. azarae* (EC *A.a.*), y seroprevalencia de hantavirus por ambiente en la Reserva Natural Otamendi.

Ambiente	EC total	EC <i>A.a.</i>	Seroprevalencia hantavirus	n° <i>A.a.</i> seropositivos
Selva en galería	9,59	1,36	0,35	7
Bosque de tala	1,60	0,40	0,25	2
Pajonal	4,63	0,69	0,38	5
Pastizal con ligustro	5,05	1,84	0,03	1
Pastizal salino	4,60	2,43	0,41	16
Pastizal pastoreado	3,08	1,82	0,28	9

Tabla 3.13. Número de capturas, éxito de captura de *A. azarae*, número de positivos y prevalencia de hantavirus total y por sexo en la Reserva Natural Otamendi.

Mes de captura	N° de trampas-noche	N° total de capturas	N° de <i>A.a.</i> capturados	Éxito de captura de <i>A.a.</i>	% de hembras	N° de <i>A.a.</i> seropos.	Seroprev. de hantavirus en hembras	Seroprev. de hantavirus en machos	Seroprev. total de hantavirus
Septiembre 2007	990	45	10	1,01	20,00	1	0,00	0,13	0,10
Diciembre 2007	942	34	7	0,74	0,00	3	0,00	0,43	0,43
Mazo 2008	837	45	3	0,36	66,67	0	0,00	0,00	0,00
Julio-Agosto 2008	867	29	5	0,58	60,00	0	0,00	0,00	0,00
Abril 2009	720	48	19	2,64	57,89	2	0,00	0,29	0,11
Agosto 2009	717	39	17	2,37	23,53	5	0,25	0,31	0,29
Diciembre 2009	667	31	13	1,95	53,85	2	0,00	0,33	0,15
Marzo 2010	771	41	13	1,69	41,67	5	0,40	0,43	0,42
Junio 2010	750	75	35	4,67	45,71	9	0,06	0,42	0,26
Septiembre 2010	891	28	12	1,35	25,00	7	0,00	0,78	0,58
Noviembre 2010	720	41	6	0,83	50,00	1	0,00	0,33	0,17
Enero 2011	760	28	5	0,66	40,00	1	0,00	0,33	0,20
Abril 2011	864	22	7	0,81	42,86	1	0,00	0,25	0,14
Julio 2011	543	9	0	0,00	-	-	-	-	-
Noviembre 2011	675	18	4	0,59	25,00	1	0,00	0,33	0,25
Total	10496	533	156	1,49	39,74	37	0,08	0,35	0,24

Se observaron valores altos de seroprevalencia de hantavirus en primavera de 2007, en verano de 2010 y a fines del invierno de ese mismo año (Tabla 3.13). Sin embargo, si bien dos de los modelos seleccionados incorporaron a la estación del año como variable relevante (Tabla 3.14), esta variable no quedó retenida en el modelo final.

Tabla 3.14. Modelos candidatos propuestos para explicar la seroprevalencia de hantavirus en *A. azarae* en la Reserva Natural Otamendi. Se muestra el valor de AIC y el peso (w_i) para cada modelo candidato. Los valores de AIC menores al valor de AIC del modelo nulo se muestran en negrita.

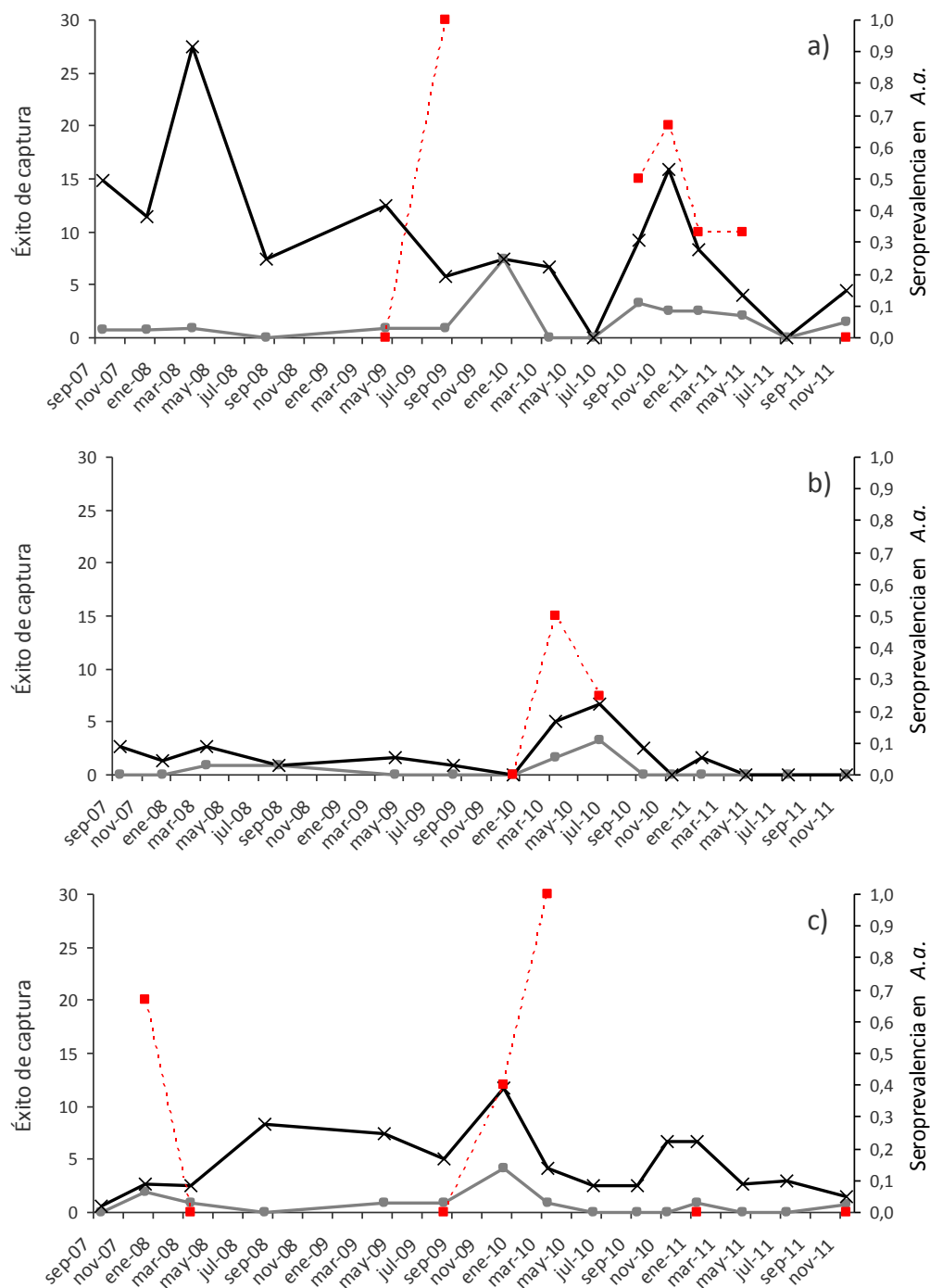
Modelos candidatos	AIC	w_i
0 <i>nulo</i>	98,1	0,005
1 Abundancia <i>O.n.</i>	100,0	0,002
2 Estación	99,1	0,003
3 Abundancia <i>O.n.</i> + estación	100,9	0,001
4 Ambiente	89,1	0,458
5 Abundancia <i>O.n.</i> + ambiente	89,8	0,324
6 Estación+ambiente	91,6	0,129
7 Abundancia <i>O.n.</i> + estación+ambiente	92,6	0,078

Tabla 3.15. Estimadores finales de las variables relevantes del modelo de seroprevalencia de hantavirus en *A. azarae* en la Reserva Natural Otamendi.

	Estimador	EE	IC 95%	
Intercepto	-0,89	0,71	-2,32	- 0,53
Bosque de tala	-0,38	0,98	-2,36	- 1,60
Pajonal	0,08	0,76	-1,46	- 1,63
Pastizal con ligustrina	-2,95	1,14	-5,26	- -0,65
Pastizal salino	0,27	0,60	-0,94	- 1,48
Pastizal pastoreado	-0,25	0,68	-1,62	- 1,12

En el pajonal las seroprevalencias de hantavirus registradas fueron altas pero no consistentes en el tiempo, el primer máximo registrado en el verano de 2008 junto con un pico en la abundancia de *A. azarae*, y el segundo en verano de 2010, justo después del siguiente pico (Figura 3.5). En el pastizal pastoreado, la prevalencia máxima ocurre en invierno de 2010, luego de un pico en la abundancia del reservorio. En el pastizal salino, la seroprevalencia de hantavirus toma los valores más altos entre el invierno del 2009 y la primavera del 2010, período en el que la abundancia de *A. azarae* es más alta. En la selva en galería, la prevalencia máxima se registró en invierno de 2009, mientras que en el bosque de tala, donde ocurre un único pico, se da en verano de 2010. En el

pastizal con ligustrina, se capturaron individuos seropositivos únicamente en la primavera de 2010 (Figura 3.5). Si bien hubo modelos seleccionados que explicaron la seroprevalencia de hantavirus en función de la estación del año y de la abundancia de *A. azarae* (Tabla 3.14), esta variable no fue retenida en el modelo final.



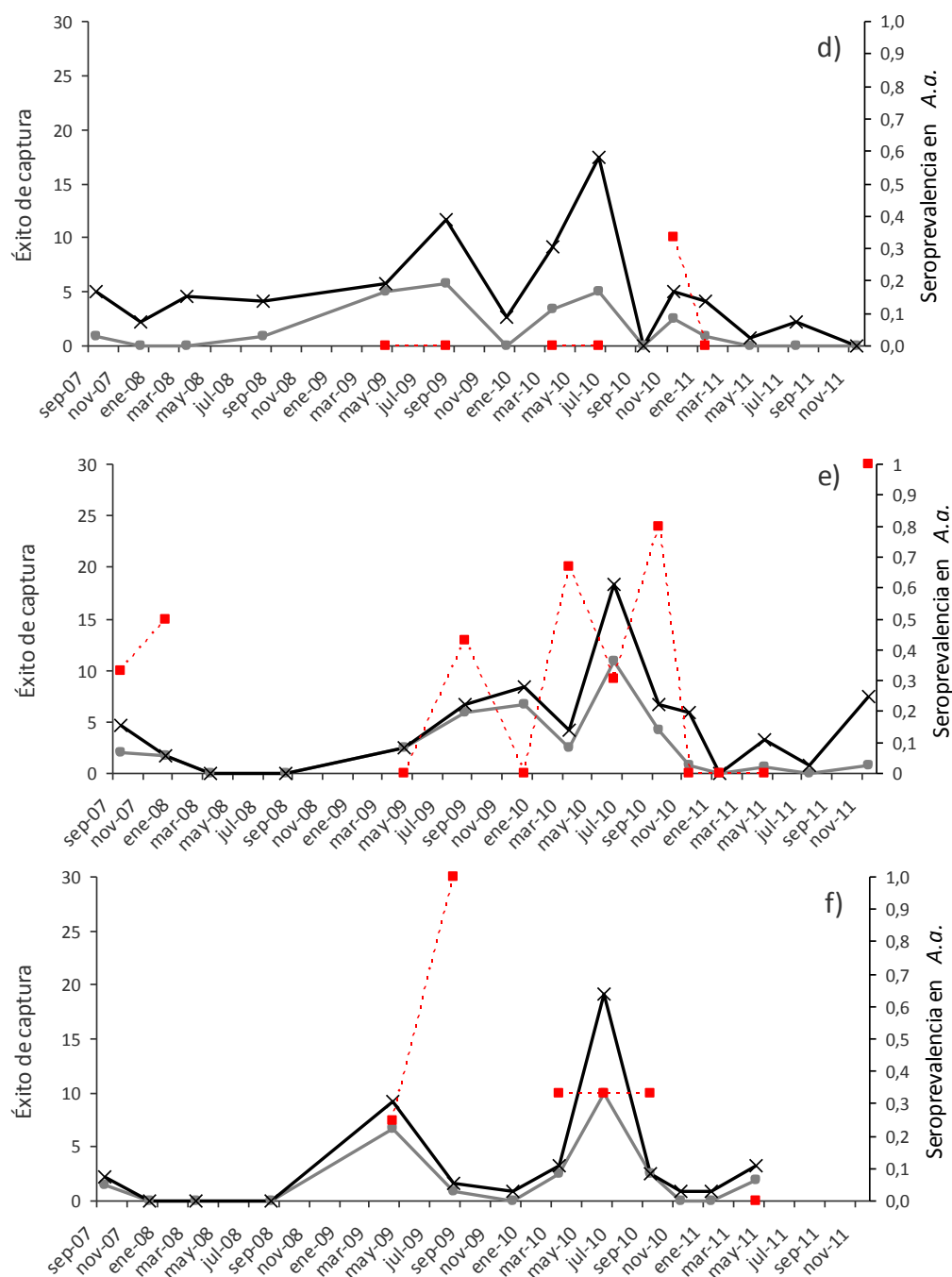


Figura 3.5. Éxito de captura total (cruz con línea negra) y de *A. azarae* (círculo con línea gris) y seroprevalencia de hantavirus (cuadrado rojo con línea punteada) en a) la selva en galería, b) el bosque de tala, c) el pajonal, d) el pastizal con ligustrina, e) el pastizal salino y f) el pastizal pastoreado en la Reserva Natural Otamendi.

Los modelos seleccionados para explicar la presencia-ausencia de anticuerpos en *A. azarae* incluyeron al sexo, el largo y la actividad reproductiva (Tabla 3.16). La seroprevalencia en machos (0,35) fue mayor que la de las hembras (0,08; tabla 3.13). Sin embargo, al promediar los modelos la variable actividad reproductiva no fue

retenida. Los individuos de *A. azarae* de mayor tamaño, y especialmente los machos, tienen mayor probabilidad de presentar anticuerpos (Tabla 3.17; figura 3.6).

Tabla 3.16. Modelos candidatos propuestos para explicar presencia-ausencia de anticuerpos para hantavirus en *A. azarae* en la Reserva Natural Otamendi. Se muestra el valor de AIC y el peso (w_i) para cada modelo candidato. Los valores de AIC menores al valor de AIC del modelo nulo se muestran en negrita.

Modelos candidatos	AIC	w_i
0 <i>nulo</i>	148,0	0,00
1 Sexo	130,3	0,00
2 Largo	129,5	0,00
3 Actividad	149,9	0,00
4 Sexo+largo	119,8	0,58
5 Sexo+actividad	132,1	0,00
6 Largo+actividad	131,4	0,00
7 Sexo+largo+actividad	121,7	0,21
8 Actividad+largo+sexo+actividad×largo	123,4	0,08
9 Actividad+largo+sexo+sexo×largo	122,6	0,12

Tabla 3.17. Estimadores finales de las variables relevantes del modelo de presencia de anticuerpos de hantavirus en *A. azarae* en la Reserva Natural Otamendi.

	Estimador	EE	IC 95%	
Intercepto	-9,87	2,35	-14,52	-5,22
Machos	1,56	0,54	0,50	2,63
Largo	0,08	0,02	0,03	0,12

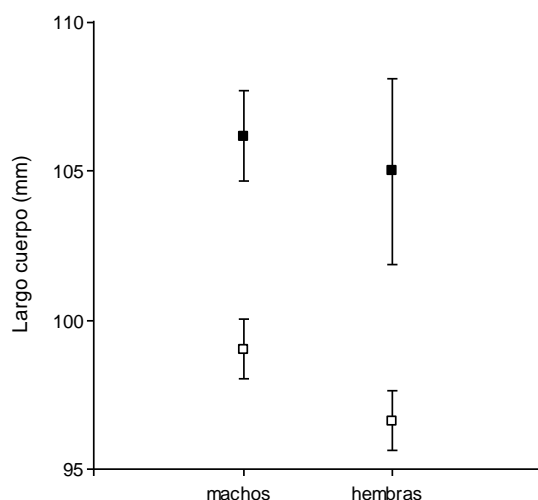


Figura 3.6. Largo corporal de individuos seropositivos (cuadrado negro) y seronegativos (cuadrado vacío) de *A. azarae* en la Reserva Natural Otamendi según el sexo. Se muestran las medias y los errores estándar.

Se sacrificaron 34 ejemplares de *A. azarae* durante la campaña de junio de 2010 que fueron conservados en un termo con nitrógeno líquido para poder confirmar el genotipo de hantavirus. Se detectó genoma viral en los nueve individuos seropositivos colectados. Se identificó al genotipo Pergamino a partir de un fragmento viral del segmento S, el cual tuvo una similitud del 97% con la cepa 14403, AF482717, previamente caracterizada. En la misma campaña se colectaron además siete ejemplares de *O. flavescens* y cinco de *O. nigripes*, pero ninguno de estos presentó anticuerpos para hantavirus.

3.4. Discusión

Esta investigación confirma la presencia de hantavirus de distintos genotipos en áreas protegidas del centro este de Argentina y su circulación en distintos tipos de ambientes florísticos, demostrando una gran apertura de nicho y de riesgo de transmisión de SPH. Por lo menos dos especies reservorio de hantavirus estuvieron presentes en cada una de las áreas protegidas estudiadas. Sin embargo, en cada área sólo una especie, la más abundante, presentó anticuerpos para hantavirus, y en cada área se trató de una especie distinta. Este resultado sugiere que la transmisión y la persistencia del virus no dependen únicamente de la presencia de una especie reservorio, sino también de ciertas características de la población y del ambiente. Distintos autores han propuesto que se requiere de cierta densidad umbral del hospedador para la circulación y persistencia de los hantavirus en una población (Boone *et al.*, 1998; Escutenaire *et al.*, 2002; Tersago *et al.*, 2010). Los resultados obtenidos para las tres especies hospedadoras en las tres áreas estudiadas, sin embargo, no apoyan esta hipótesis. En ninguna de estas áreas se encontró una relación entre la seroprevalencia y la abundancia de la especie reservorio, y, además, se detectó circulación del virus incluso a muy bajas abundancias, particularmente en El Palmar y en Otamendi. También se observó que, salvo en Otamendi, el virus no estuvo presente en todos los ambientes de las áreas protegidas donde se encuentra la especie reservorio. Esto se conoce con el término de focalidad espacial en la distribución del virus dentro de la población hospedadora, y ya fue descripto para otros sistemas hantavirus-roedor, tanto a escala regional como local (Glass *et al.*, 1988; Kuenzi *et al.*, 1999; Mills *et al.*, 2007; Olsson *et al.*, 2010; Polop *et al.*, 2010). Se han propuesto varias hipótesis para explicar esta distribución en parches,

entre las que se incluyen la baja densidad de los reservorios y la fragmentación de las poblaciones (Olsson *et al.*, 2010). Nuestros resultados no apoyan la primera de estas hipótesis ya que no se observó una asociación positiva entre la seroprevalencia de hantavirus y la abundancia de su reservorio en Pre Delta e Islas ni en El Palmar, encontrándose individuos positivos incluso en algunos ambientes con muy baja abundancia. Sería interesante estudiar la conectividad entre poblaciones para poder considerar la hipótesis acerca de la fragmentación de las mismas. Al margen de estas hipótesis, si consideramos que la transmisión del hantavirus entre roedores se da mediante mecanismos directos o indirectos que requieren del uso de un mismo espacio, es de esperar que los individuos infectados tengan una distribución agregada.

La aparición y desaparición a lo largo del tiempo de individuos seropositivos en todos los ambientes estudiados en las tres áreas podría deberse a la desaparición de individuos seropositivos y a la posterior reingresión del virus a través de la migración de individuos infectados provenientes de otros ambientes. Si bien en este trabajo la tasa de recaptura fue baja, en el pastizal con ligustrina de Otamendi se recapturó un ejemplar de *A. azarae* con anticuerpos para hantavirus que había sido capturado por primera vez en el pastizal salino (ubicado a aproximadamente 300 metros del otro ambiente), durante la campaña anterior. Sin embargo, la intermitencia del virus observada en algunos ambientes a lo largo del tiempo también podría deberse a que la seroprevalencia (o el número de individuos infectados) en la población toma valores tan bajos que impiden su detección. Meses después de la inundación ocurrida a fines de 2009 y que provocó una caída en la abundancia de *O. flavescens* en los ambientes isleños de Pre Delta e Islas, la población comenzó su recuperación, sin embargo no se capturaron individuos seropositivos en los siguientes casi dos años de muestreo. Se desconoce si dicha recuperación se debió a la migración desde otros terrenos cercanos o si se debe a la supervivencia de algunos individuos refugiados en la vegetación alta. Maroli (2013) documentó el uso vertical de la vegetación por parte de esta especie, tanto del estrato herbáceo y arbustivo, como del estrato arbóreo hasta los 2,5 metros de altura, sugiriendo la posibilidad de esta especie de refugiarse sobre los árboles durante una inundación.

Tanto en los *O. flavescens* capturados en Pre Delta e Islas como en los *O. nigripes* de El Palmar se determinó el genotipo Lechiguanas, a pesar de que este genotipo se conoce asociado únicamente a *O. flavescens* y nunca antes se había asociado a *O. nigripes* (Palma *et al.*, 2012). Esto puede ser el resultado de un evento de derrame biológico (spillover, en inglés) o el comienzo de un proceso de cambio de

hospedador (host-switch, en inglés) (Nemirov *et al.* 2002; Schlegel *et al.* 2009). La ausencia del genotipo Juquitiba, asociado a *O. nigripes*, sumado a la determinación en dos oportunidades distanciadas en el tiempo del genotipo Lechiguanas en esta especie, y su determinación en tres individuos distintos sugieren que estaríamos frente a un evento de cambio de hospedador y no ante casos de derrames biológicos aislados. A pesar de que no capturamos *O. flavescens* en El Palmar, su presencia en el área fue confirmada a partir de restos encontrados en egagrópilas de *Tyto alba* recolectadas dentro del parque (Gómez Villafañe, comunicación personal), demostrando la posibilidad de transmisión del genotipo Lechiguanas a partir de su reservorio original. Nuevas campañas de captura de roedores con un mayor esfuerzo de captura, sumado a la toma de más muestras de tejidos serían necesarias para poner a prueba esta hipótesis. Otro caso similar fue el del individuo seropositivo de la especie *D. kempi*, que no había sido descrita como reservorio de hantavirus, en la reserva natural Otamendi. Si bien *D. kempi* es una especie frecuentemente capturada en Otamendi, sólo un individuo de esta especie presentó anticuerpos para hantavirus durante los casi cuatro años de estudio, por lo que probablemente se trate de un caso aislado de derrame biológico. Los casos de derrame de hantavirus son comunes entre especies de roedores simpátricas y se ha propuesto que estos cumplen un rol importante en la evolución de los hantavirus, siendo parte del proceso por el cual un hantavirus se adapta a un nuevo hospedador (Ramsden *et al.*, 2009; Lin *et al.*, 2012; Zhang, 2014). *D. kempi* es una especie filogenéticamente muy cercana a *A. azarae* (D'elía *et al.*, 2003), lo que avala la propuesta de que los eventos de derrame de virus ocurren más frecuentemente entre especies cercanamente emparentadas (Streicker *et al.*, 2010).

En las tres áreas estudiadas los individuos de mayor edad mostraron mayor probabilidad de adquirir hantavirus a lo largo de su vida, sugiriendo la transmisión horizontal de este virus, como ha sido observado para distintos hantavirus alrededor del mundo (Escutenaire *et al.*, 2000; Padula *et al.*, 2004; Douglass *et al.*, 2007; Mills *et al.*, 2007; Polop *et al.*, 2010; Bagamian *et al.*, 2012). Estudios de transmisión realizados tanto a campo como en laboratorio mostraron la ausencia de transmisión vertical de hantavirus en roedores, probablemente mediada por el paso a las crías de anticuerpos maternos durante la gestación y la lactancia (Zhang *et al.*, 1988; Borucki *et al.*, 2000; Taruishi *et al.*, 2008). Estos anticuerpos los mantendrían inmunes durante las primeras semanas de vida (Botten *et al.*, 2002).

La significativamente mayor prevalencia registrada para los meses de primavera en Pre Delta e Islas sugiere que la dinámica de transmisión de hantavirus está asociada a la actividad reproductiva en estos parques. Es importante recordar, sin embargo, que este análisis se realizó con los datos de La Gallina y Campo Rico, los dos ambientes en los que se sacrificaron individuos. En Campo Rico particularmente, se sacrificaron *O. flavescens* en todas las campañas en las que se lo capturó, sacrificándose en varias de ellas la totalidad de individuos capturados. Esto sin duda tiene un impacto en el resultado del efecto de la estacionalidad en la dinámica del hantavirus dentro de la población reservorio. Por otro lado, en El Palmar y en menor medida en Otamendi, si bien las diferencias no son significativas, también se observan seroprevalencias altas en los meses cálidos (primavera y verano). En concordancia con los resultados obtenidos por numerosos autores, nuestros resultados muestran claramente que los machos tienen mayor probabilidad de infectarse que las hembras (Mills *et al.*, 1997; Torres-Pérez *et al.*, 2004; Calisher *et al.*, 2007; Mills *et al.*, 2010; Polop *et al.*, 2010). Algunos autores han propuesto que los encuentros agresivos entre individuos, particularmente machos, juegan un rol importante en la transmisión de hantavirus durante la época reproductiva, mientras que durante el invierno cobran más importancia los comportamientos de anidamiento comunal y acicalamiento mutuo (Escutenaire *et al.*, 2002; Tersago *et al.*, 2010). Sin embargo, este resultado también podría explicarse por la alta proporción de adultos en la primavera (sobre todo a comienzos de la primavera), dado que en esta época, el comienzo de la época reproductiva, la población se compone principalmente de individuos sobre-invernantes, es decir, aquellos adultos nacidos durante la primavera y el verano anterior que han sobrevivido al invierno. La mayor proporción de adultos hace que la seroprevalencia observada en la población sea mayor, dado que estos tienen mayor probabilidad de presentar anticuerpos que los juveniles. Los valores bajos de seroprevalencia, en cambio, se observan mayormente en otoño e invierno en los tres parques. La baja seroprevalencia en otoño podría estar vinculada con el reclutamiento de juveniles que ocurre en esa estación, generando un efecto de dilución por juveniles (Davis y Calvet, 2005). El efecto de dilución fue documentado para diferentes hantavirus (Niklasson *et al.*, 1995; Escutenaire *et al.*, 2000; Douglass *et al.*, 2001; Sauvage *et al.*, 2002; Mills *et al.*, 2007), así como también para otras enfermedades transmitidas por roedores (Davis y Calvet, 2005).

La seroprevalencia de hantavirus en Otamendi fue la más alta del área estudiada, con valores superiores a los reportados en trabajos realizados en el norte (Padula *et al.*,

2007), centro (Calderón *et al.*, 1999; Suárez *et al.*, 2003) y sur de Argentina (Calderón *et al.*, 1999; Polop *et al.*, 2010; Piudo *et al.*, 2011), en el sur de Brasil (Raboni *et al.*, 2012) y en cuatro estados de Estados Unidos (Calisher *et al.*, 2007). El Palmar, con una baja abundancia de la especie reservorio, también presenta valores altos de seroprevalencia. La alta seroprevalencia de hantavirus particularmente en El Palmar, donde circula un genotipo patogénico, es de relevancia para la salud pública debido al gran afluente de visitantes que recibe este parque todos los años. Las mayores seroprevalencias en este parque se detectaron en la zona de la selva en galería del río Uruguay, en el palmar ralo y en el camping, tres ambientes que son de acceso público. La selva en galería en particular, al ser un ambiente sombrío y con poca circulación de aire dado por el denso dosel del bosque, es un ambiente propicio para el contagio de hantavirus. Por otra parte, el camping, si bien es más abierto y se encuentra parqueizado, presenta el riesgo por la disponibilidad de comida que puede atraer roedores al interior de las carpas, donde el riesgo de contagio, en el caso de que se trate de un roedor infectado, es realmente alto. Vinculado a esto, el vivero y los galpones en Pre Delta e Islas y en El Palmar quizás fueron los ambientes de mayor riesgo de contagio, dado que son ambientes cerrados y frecuentemente utilizados por personas, y en los que se capturaron individuos del género *Oligoryzomys*. Si bien este trabajo no estaba enfocado al estudio de ambientes domiciliarios o peri-domiciliarios, las capturas de ejemplares de *O. nigripes* y *O. flavescens* en galpones y viveros indican que estas especies son afines a construcciones humanas. *O. longicaudatus*, otra especie de este mismo género ha sido caracterizado como una especie generalista de alta capacidad de adaptación a hábitats peri-domésticos (Monteverde, 2013). Estas características comportamentales en un género reservorio de hantavirus como es *Oligoryzomys* aumentan en gran medida el riesgo de contracción de SPH.

Luego del caso humano ocurrido en febrero de 2007 en el camping de El Palmar, y en conjunto con el comienzo de la investigación que se vuelca en esta tesis, se tomaron diversas medidas recomendadas por la Dra. Isabel Gómez Villafaña a fin de prevenir la ocurrencia de nuevos casos. Estas incluyeron la aplicación de veneno para roedores en dispositivos diseñados para el acceso exclusivo de pequeños roedores, la creación de un perímetro parqueizado que separa la zona de acampe del monte, y la eliminación de los montículos de ramas y troncos secos del área de acampe. Además, se comenzaron a colocar trampas huella (pequeñas plataformas con tiza en polvo donde queda registrado el paso de roedores) en forma mensual en los alrededores del camping,

con el fin de monitorear la población de roedores y evaluar la necesidad de aplicar veneno. Además, se sacrificaron todos los ejemplares de *O. nigripes* capturados en el camping durante todo el período estudiado. En 2010, luego de que se capturó un ejemplar de *O. nigripes* en el interior del galpón de la división de Incendios, Comunicaciones y Emergencias, Isabel Gómez Villafañe y yo diseñamos un folleto sobre prevención de SPH que se hizo circular entre todos los trabajadores del parque. Ese mismo año también dimos una charla sobre la investigación sobre hantavirus que estábamos llevando a cabo, y a la que asistieron trabajadores de El Palmar. El conjunto de estas medidas de prevención que involucró la toma de conciencia en cuanto al riesgo de contagio por parte de todo el personal del parque parecen haber contribuido a la ausencia de nuevos casos.

En 2007 personal del Instituto Malbrán realizó análisis serológicos a los trabajadores de El Palmar que tuvieran actividades laborales o participaran de programas que los pusiera en contacto con el ambiente natural. De un total de 47 personas analizadas, sólo una persona presentó anticuerpos para hantavirus (Maranta, 2008). Si bien se ha sugerido que la transmisión a humanos es un evento poco frecuente, y que por lo tanto, el riesgo de contagio para trabajadores en contacto potencial (tanto directo como indirecto) con roedores infectados es bajo (Vitek *et al.*, 1996; Fritz *et al.*, 2002; Fulhorst *et al.*, 2007), la presencia de especies reservorio en construcciones humanas representa un riesgo de contagio de SPH para los trabajadores de El Palmar y Pre Delta e Islas, como lo evidencian los casos humanos ocurridos en esas áreas. En particular, la forma de transmisión de los hantavirus y la labilidad de los mismos fuera de un hospedador, genera que los ambientes cerrados y sombríos, con poca ventilación sean los de mayor riesgo. Las tres construcciones donde se encontraron roedores, pero principalmente las de El Palmar, eran utilizadas cotidianamente por el personal del parque. El galpón de la división de Incendios, Comunicaciones y Emergencias (I.C.E.) se trataba de un ambiente amplio y ventilado, mientras que tanto el galpón de Campo Rico como el vivero de El Palmar eran ambientes sombríos y muy poco ventilados. Este último, a pesar de utilizarse con asiduidad, se caracterizaba por encontrarse muy descuidado y con una gran cantidad de objetos abandonados donde se encontraron nidos y heces de roedores.

En El Palmar, tanto el galpón del I.C.E. como el vivero se caracterizaban por poseer grandes cantidades de alimento disponible para roedores. En el galpón se almacenaba avena en tambores metálicos sin tapa, mientras que en el vivero, se

guardaban semillas de diversas plantas autóctonas. En la isla Campo Rico, en Pre Delta e Islas, el galpón donde se encontraron *O. flavescens* no era utilizado para almacenar alimento pero disponía de elementos adecuados para ser utilizado como refugio y para la construcción de nidos por roedores. Al igual que las construcciones en El Palmar, el galpón en Campo Rico era altamente permeable a la entrada de pequeños mamíferos y se encontraba en un ambiente silvestre, circundado, aunque no inmediatamente, de vegetación espontánea. El alimento, los objetos en desuso y la basura, así como la construcción humana en sí misma pueden aumentar la capacidad de carga de un ambiente ya que representan recursos y condiciones adicionales para los roedores (Levine *et al.*, 2008). Además, la disponibilidad de estos recursos introducidos artificialmente suele ser independiente de la estación del año, cobrando especial importancia en épocas desfavorables. Con excepción del ejemplar capturado en enero dentro del tambor con avena, los restantes cuatro ejemplares fueron capturados en meses de bajas temperaturas (junio, julio y agosto), sugiriendo que podrían estar usando estas construcciones principalmente en los meses fríos para refugiarse.

El conocimiento de los patrones asociados a los mecanismos de transmisión de los hantavirus es fundamental en la evaluación del riesgo de contracción de SPH. Los resultados aportados en este trabajo ponen de manifiesto la complejidad de estos mecanismos y la consecuente dificultad a la hora de predecir la dinámica del virus en las poblaciones de roedores. Sin embargo, los patrones de prevalencia de hantavirus observados en los parques nacionales Pre Delta e Islas de Santa Fe y en El Palmar pueden ser utilizados en el diseño de estrategias de prevención de esta enfermedad. Debido a que los guardaparques en estas áreas naturales deben realizar diversas tareas que implican un estrecho contacto con la flora y la fauna del lugar, tales como el control de especies vegetales exóticas, las quemadas controladas, el relevamiento de especies y el mantenimiento de senderos y caminos, éstas deberían planearse teniendo en cuenta la información expuesta en esta tesis, de forma tal de conocer y poder minimizar la exposición a los hantavirus. Por ejemplo, de ser posible, las tareas en los ambientes con mayor prevalencia del virus deberían ser realizadas en invierno, cuando la abundancia de las especies reservorios es mínima, y si el tipo de tarea lo amerita, con guantes y barbijo. Se recomienda, además, colocar mosquiteros y sellar aberturas por la que puedan acceder roedores en todas las viviendas y otras construcciones humanas dentro de las áreas naturales. En caso de que esto resulte imposible, como puede ser el caso de un galpón o un quincho abierto, mantener el lugar lo más ventilado y limpio posible, y

revisarlo regularmente en busca de rastros de roedores. Se sugiere, también, evitar dejar alimento, incluyendo alimento para animales de cría y domésticos, al alcance de roedores o en recipientes que no sean a prueba de ellos, así como también evitar acumular elementos como troncos u objetos en desuso en los alrededores de las construcciones humanas, ya que estos pueden ser usados como refugio. Se recomienda así mismo, la elaboración y puesta en marcha de proyectos educativos que apunten a la toma de consciencia en cuanto a la prevención de enfermedades transmitidas por roedores, orientado tanto a los trabajadores de las áreas naturales como a sus visitantes.

Capítulo 4. Discusión general

Capítulo 4. Discusión general

Las comunidades de pequeños roedores de los parques nacionales Pre Delta, Islas de Santa Fe y El Palmar, y de la reserva natural Otamendi estuvieron compuestas en su totalidad por especies silvestres nativas, señalando la importancia de estas áreas en la conservación de la fauna nativa. Las 10 especies de sigmodontinos encontradas incluyen todas las especies cuya distribución descrita abarca el área de estudio, con excepción de *Bibimys torresi* y *Reithrodon typicus*. Las distribuciones de estas abarcan una porción del área de estudio (la porción baja del delta del río Paraná en el caso de *B. torresi* y el este y centro de la provincia de Entre Ríos en el caso de *R. typicus*), sin embargo no han sido capturadas en la Reserva Natural Otamendi ni en el Parque Nacional El Palmar durante este estudio, y tampoco se ha descrito su captura en trabajos anteriores (Pereira *et al.*, 2003). La riqueza de especies sigmodontinas fue, con siete especies, particularmente alta para Otamendi, mientras que fue baja en el Parque Nacional Islas de Santa Fe, donde se capturaron únicamente dos especies. Esta baja riqueza podría deberse a la intensidad con la que los ambientes relevados en este parque son afectados por las crecidas de río Paraná. No obstante, es importante recordar que sólo se estudiaron dos ambientes, ambos costeros, por lo que es posible que no hayan quedado representados todos los ambientes y la diversidad real de roedores de este parque nacional. En Otamendi, la alta riqueza podría deberse a la gran diversidad de ambientes que satisfacen las necesidades de las distintas especies.

En las tres áreas estudiadas los roedores sigmodontinos hicieron un uso diferencial del hábitat, formando comunidades de distinta abundancia y composición específica. Haciendo un paralelo entre ambientes similares encontrados en las tres áreas, observamos que las comunidades de los bosques de las tres áreas estudiadas tuvieron en común a la especie *A. azarae*, además de otra especie que compartieron con una de las otras áreas (*O. rufus* en Otamendi y Pre Delta e Islas; *O. nigripes* en El Palmar y Otamendi; *C. callidus* en Pre Delta e Islas y El Palmar). La selva en galería, también representada en las tres áreas, presentó comunidades que tuvieron en común a *A. azarae*, y además, a *O. nigripes* en Otamendi y El Palmar, mientras que Otamendi y Pre Delta e Islas compartieron a *O. rufus* y a *O. flavescens*. Los pajonales de Otamendi y Pre Delta e Islas fueron los ambientes que compartieron un mayor número de especies, siendo estas *A. azarae*, *O. rufus* y *O. flavescens*. Por último, las comunidades de

pequeños roedores de los pastizales de El Palmar y Otamendi, en cambio, sólo tuvieron en común a la especie *A. azarae*.

La abundancia de pequeños roedores se vio afectada por factores ambientales tales como las crecidas del río, la temperatura y las precipitaciones, que produjeron los cambios de densidad a lo largo del tiempo, siendo estos más notorios que el efecto de las distintas estación del año, propuesto para explicar los cambios en abundancia de pequeños roedores en agro-ecosistemas (Kravetz *et al.*, 1981; Zuleta *et al.*, 1988). Por ejemplo, en Otamendi y en Pre Delta e Islas, los pequeños roedores mostraron una asociación fuerte con el tiempo transcurrido desde la última inundación. La influencia de estos factores probablemente sea la responsable de que no se vieran ciclos regulares claros con máximas en el verano tardío o en otoño y mínimas en invierno como se describe generalmente para especies sigmodontinas en agro-ecosistemas del centro de Argentina (Polop y Suárez, 2010a). Además, se observaron grandes fluctuaciones interanuales en la densidad de pequeños roedores en Otamendi, mientras que en Pre Delta e Islas y en El Palmar, las diferencias entre años no fueron tan acentuadas. Se han propuesto tanto mecanismos exógenos como endógenos para explicar estas fluctuaciones interanuales. Los resultado obtenidos por Andreo y colaboradores (2009) sugieren que la dinámica de *A. azarae* en agro-ecosistemas del centro de Argentina está regida principalmente por la competencia intraespecífica. En un estudio de la dinámica poblacional de *O. longicaudatus* en Chile, Murua y colaboradores (2003) también encontraron un fuerte efecto regulatorio por parte de la competencia intraespecífica, aunque también encontraron asociaciones con fluctuaciones climáticas a escala global. Los resultados de nuestro trabajo con respecto al efecto de las inundaciones en Pre Delta e Islas y en Otamendi sugieren la importancia de este factor exógeno en la abundancia de sigmodontinos.

Uno de los conocimientos más básicos que se necesitan para diseñar un programa de prevención de una enfermedad es el área endémica potencial, es decir, el área geográfica en la que puede ocurrir la enfermedad (Mills, 1999). Para enfermedades transmitidas por roedores, la máxima área endémica potencial es aquella definida por la distribución geográfica de la especie reservorio. En este trabajo se determinó la presencia de especies reservorio de agentes etiológicos de SPH en los parques nacionales Pre Delta, Islas de Santa Fe y El Palmar, y en la reserva natural Otamendi, señalando estas áreas naturales como lugares de posible ocurrencia del esta enfermedad. Además, se determinó la circulación de genotipos patogénicos de hantavirus en los

parques Pre Delta, Islas de Santa Fe y El Palmar, señalando estas áreas como de mayor probabilidad de ocurrencia de SPH. El conocimiento de las áreas endémicas potenciales tanto a escala regional como a escala local, las abundancias poblacionales y las prevalencias de infección nos permiten precisar aquellos ambientes con mayor riesgo, de forma de poder concentrar los esfuerzos de prevención en las áreas prioritarias (Mills, 1999). Los resultados de este trabajo indican que el camping y la selva en galería del río Uruguay del Parque Nacional El Palmar, y las islas La Gallina y Campo Rico del Parque Nacional Islas de Santa Fe son los ambientes con mayor riesgo de contraer SPH. En El Palmar, el riesgo sería mayor en ambientes con alto porcentaje de cobertura de latifolias secas, mientras que en Campo Rico estaría asociado con parches de vegetación con baja cobertura de gramíneas verdes. En las islas La Gallina y Campo Rico, si bien no se registraron más capturas de la especie reservorio luego de la crecida del río Paraná ocurrida a fines del 2009, las altas abundancias y seroprevalencias que se registraron durante las primeras campañas indican que se trata de ambientes propicios para esta especie, siendo esperable la recuperación de sus poblaciones.

El estudio de las características demográficas de las poblaciones de especies reservorios y de la dinámica de los hantavirus dentro de las mismas nos acercan a la comprensión de los mecanismos de transmisión. Los resultados de este estudio muestran que los individuos de mayor edad tienen una mayor probabilidad de presentar anticuerpos para hantavirus, sugiriendo una transmisión horizontal del virus. Los resultados de este trabajo muestran que existe focalidad tanto espacial como temporal en la distribución de hantavirus, pudiendo esta deberse a una desaparición del virus o a la presencia de este en tan baja prevalencia que lo haría indetectable. La captura de un ejemplar seropositivo en dos ambientes distintos en Otamendi sugiere la posibilidad de reintroducción del virus en ambientes donde el virus desaparece temporalmente.

Un conocimiento clave para poder predecir el riesgo relativo de SPH es la comprensión de las condiciones que llevan a un aumento de la transmisión de hantavirus y al incremento de la infección en poblaciones reservorio (Mills, 1999). La infección parece estar asociada con eventos que involucran la interacción entre individuos. Dado el mecanismo de transmisión horizontal propuesto para los hantavirus, se esperaba un aumento en la seroprevalencia con el aumento en la abundancia poblacional. Sin embargo, nuestros resultados muestran una ausencia de asociación entre seroprevalencia y abundancia poblacional. No obstante, la circulación de hantavirus sólo en la especie hospedadora numéricamente dominante, además de

presente en todos los ambientes, en las tres áreas estudiadas sugiere la existencia de una abundancia umbral necesaria para la presencia de un genotipo en una población. En Otamendi se encontraron individuos seropositivos de *A. azarae*, pero no de *O. flavescens* ni *O. nigripes*, en El Palmar se encontraron *O. nigripes* infectados, pero no *A. azarae*, mientras que en Pre Delta e Islas fue la especie *O. flavescens* la que presentó anticuerpos para hantavirus y no *A. azarae*. Sería interesante aumentar el esfuerzo de captura en estas áreas a fin de contrastar esta hipótesis frente a la posibilidad de una falta de detectabilidad por el bajo número de individuos de estas especies en las que no se encontró hantavirus.

Diversos autores han propuesto un efecto de la biodiversidad de roedores en la prevalencia de hantavirus (Yahnke *et al.*, 2001; Mills, 2006; Peixoto y Abramson, 2006; Clay *et al.*, 2009; Suzán *et al.*, 2009). Si bien los mecanismos aún no están claros, se postula que al disminuir la biodiversidad, disminuye la competencia interespecífica, disminuyendo la interacción (directa e indirecta) de individuos de la especie reservorio con individuos de otras especies lo que genera un aumento en la probabilidad de transmisión del virus. Este aumento en la transmisión se produciría mediante dos mecanismos independientes: el de regulación de la especie reservorio, y el de disminución de encuentros. En el primero, la disminución en la competencia genera un aumento en el fitness de la especie reservorio, llevando a un aumento de su abundancia. En el segundo, en cambio, la disminución en la competencia interespecífica genera un cambio comportamental en la especie reservorio que produce un aumento (denso-independiente) en la tasa de encuentros que pueden llevar a la transmisión del patógeno (es decir, entre individuos de la especie reservorio) (Keesing *et al.*, 2006; Clay *et al.*, 2009; Suzán *et al.*, 2009). En Pre Delta e Islas y en El Palmar las seroprevalencias más altas se registraron en ambientes con baja riqueza específica, con excepción de la selva en galería en Pre Delta e Islas, que si bien presenta la seroprevalencia total más alta del área, esta se basa en un muy bajo número de individuos. Diversos trabajos realizados en la provincia de Buenos Aires han señalado a *A. azarae* como especie dominante sobre *O. flavescens* (Busch y Kravetz, 1992a; Cittadino *et al.*, 1994; Cueto *et al.*, 1995a). La ausencia de hantavirus en *O. flavescens* en Otamendi podría responder al efecto de la competencia con *A. azarae*, especie abundante y presente en todos los ambientes de esta reserva.

Los hantavirus son virus de cadena corta de RNA lo que le confiere altas tasas de cambio evolutivo (Holmes y Drummond, 2007), hecho que facilitaría el proceso de

transmisión entre especies (Childs *et al.*, 2007). Las altas tasas de mutación, en conjunto con la existencia de múltiples genotipos, le confiere a los virus con RNA una enorme capacidad de adaptarse a ambientes cambiantes y a superar barreras de dispersión, tanto dentro de una especie hospedadora, como entre especies (Cleaveland *et al.*, 2007). En este trabajo, el hallazgo del genotipo Lechiguanas en la especie *O. nigripes*, es una evidencia de la capacidad de los hantavirus de adaptarse a nuevos hospedadores. La capacidad de dos genotipos distintos de infectar una misma especie da lugar a la posibilidad de ocurrencia de recombinación genética. Este proceso permite la combinación de información genética proveniente de diferentes genotipos, dando lugar a la aparición de variantes mejor adaptadas a un nuevo hospedador y variantes más virulentas (Parrish *et al.*, 2008). Es necesario profundizar el estudio en el área de forma de poder confirmar a *O. nigripes* como nuevo reservorio del genotipo Lechiguanas en El Palmar.

La infección por el genotipo Pergamino fue la de mayor prevalencia de este estudio. Hasta el momento no se han reportado casos de SPH asociados con este genotipo, y si bien es probable que esto se deba a su incapacidad de infectar seres humanos, también podría deberse a la falta de identificación de dichos casos. El SPH es una enfermedad cuyo diagnóstico acertado no es frecuente debido a la inespecificidad de sus primeros síntomas (Ministerio de Salud, 2012). La baja frecuencia de ocurrencia de casos, además, genera que los médicos sean propensos a confundirla con enfermedades más frecuentes como una gripe o un síndrome febril inespecífico. Sumado a esto, se trata de una enfermedad de principal ocurrencia en comunidades rurales o aisladas (Martínez *et al.*, 2010), donde el difícil acceso a centros de salud y en muchos casos la baja complejidad de los mismos genera que el diagnóstico acertado sea más improbable. Más aún, la presencia de especies reservorio simpátricas presenta la posibilidad de que, ante un caso de SPH confirmado a partir de serología, se asuma como responsable al agente etiológico presente en otro reservorio. La confirmación del agente etiológico de una enfermedad como el SPH requiere el aislamiento del virus tanto en el paciente como en un roedor capturado en la zona probable de contagio. Debido a la dificultad de obtener muestras aptas para aislar el virus tanto en el humano como en el roedor, esto no siempre es posible.

Como se mencionó anteriormente, la ausencia de casos de SPH por el virus Pergamino puede deberse a la imposibilidad actual de este genotipo de infectar seres humanos. Este escenario podría modificarse mediante un evento de derrame biológico

en el que el virus logra completar su ciclo infeccioso dentro de un individuo de una especie nunca antes infectada (Childs *et al.*, 2007). El proceso ecológico de emergencia de una nueva enfermedad zoonótica requiere la ocurrencia de al menos dos fenómenos: el contacto entre los patógenos, provenientes de la especie reservorio, y la especie susceptible, y el proceso de derrame biológico que involucra el ciclo de infección del virus dentro del nuevo hospedador (Childs *et al.*, 2007). La alta seroprevalencia de hantavirus del genotipo Pergamino y su circulación en todos los ambientes de la Reserva Natural Otamendi, sumado a la presencia de visitantes y a las características del área sugieren una alta probabilidad de contacto entre individuos de *A. azarae* infectados y seres humanos. La Reserva Natural Otamendi está emplazada en un ambiente semi-rural característico de las afueras de grandes centros urbanos, donde se alternan campos, quintas de hortalizas, granjas, casas de fin de semana, countries y clubes. Además, la reserva limita con dos pequeños poblados, el pueblo Rómulo Otamendi al oeste y un pequeño caserío de pescadores al norte. Sin embargo, si bien *A. azarae* habita en las cercanías de construcciones humanas en ambientes rurales, no es frecuente encontrarlo en el interior de viviendas, galpones o granjas de cría de animales (Miño *et al.*, 2007; Fraschina *et al.*, 2014), por lo que el contacto con los seres humanos y en particular el riesgo eventual de transmisión de hantavirus sería bajo en estos establecimientos.

Cabe señalar también la presencia de especies del género *Calomys* como potenciales hospedadores de hantavirus en el área de estudio. *C. laucha* y *C. callidus* son reservorios del genotipo patogénico Laguna Negra en Paraguay y Brasil, respectivamente (Yahnke *et al.*, 2001; Travassos da Rosa *et al.*, 2012). Si bien estas especies no presentan actualmente un riesgo epidemiológico en el área de estudio, son especies cuyas poblaciones e infección con hantavirus ameritan ser monitoreadas y consideradas en los diseños de medidas de prevención de SPH. En el Parque Nacional Pre Delta, la abundancia de *C. callidus*, y por lo tanto el potencial riesgo de circulación de hantavirus, aumenta con el tiempo transcurrido desde una inundación, y particularmente en la selva en galería de este parque esta especie es más frecuente en parches con mucha cobertura de latifolias verdes, mientras que en el pajonal selecciona parches de vegetación alta y con alto porcentaje de cobertura de gramíneas secas. En El Palmar, su abundancia disminuye con un mes de retardo al aumentar las precipitaciones, y es mayor en ambientes con alta cobertura de gramíneas verdes. En el camping de este parque esta especie frecuenta parches con alto porcentaje de cobertura de latifolias secas. *C. laucha* se caracterizó por ser particularmente especialista en el

uso de hábitat, utilizando solamente pastizales en Otamendi, y presentándose además, en muy bajo número. Esto indica un riesgo realmente bajo de circulación del genotipo Laguna Negra en Otamendi.

Algunas de las grandes epidemias de los últimos años, como el Síndrome Agudo Respiratorio Severo (SARS), el Ebola y la Influenza Humana, han surgido cuando un virus hospedado en un animal no humano incorporó al ser humano como hospedador, se adaptó a su hospedador y comenzó a ser transmitido entre seres humanos (Parrish *et al.*, 2008). Para que una enfermedad zoonótica cobre características de pandemia la circulación del patógeno debe mantenerse entre los seres humanos sin la ocurrencia de nuevas infecciones desde el hospedador animal. Para que esto suceda deben ocurrir cambios en el genotipo del patógeno que permitan la adaptación al nuevo hospedador (Childs *et al.*, 2007). La transmisión persona a persona de hantavirus fue documentada por primera vez para el virus Andes en 1996 en el sur de Argentina y Chile (Enria *et al.*, 1996; Wells *et al.*, 1997; Padula *et al.*, 1998). En un estudio prospectivo de casos de SPH ocurridos en Chile, Ferres y colaboradores (2007) observaron un 3,4% de casos de contagio entre personas, y determinaron que el riesgo de transmisión persona a persona es máximo para las parejas de personas infectadas que comparten un mismo hogar. Si bien este tipo de transmisión es raro y ha sido documentado únicamente para el genotipo Andes, la ocurrencia de este tipo de transmisión de hantavirus evidencia la capacidad de estos virus a adaptarse a nuevos hospedadores, y sugiere la potencialidad de una epidemia de SPH.

Bibliografía

Bibliografía

- Abbott, K D, Ksiazek, T G y Mills, J N** (1999). Long-term Hantavirus persistence in rodent populations in central Arizona. *Emerging infectious diseases* 5, 102-112.
- Aceñolaza, P, Sione, W, Kalesnik, F y Serafín, M** (2005). Determinación de unidades homogéneas de vegetación en el Parque Nacional Pre-Delta (Argentina). *Serie Misc. INSUGEO* 14, 81-90.
- Aceñolaza, P, Zamboni, L P, Sione, W y Kalesnik, F** (2008). Caracterización de la región superior del Complejo Litoral del Río Paraná: Grandes unidades de ambiente. *Serie Misc. INSUGEO* 17, 293-308.
- Aceñolaza, P G, Povedano, H E, Manzano, A S, de Dios Muñoz, J, Areta, J I y Virgolini, A L R** (2003). Biodiversidad del Parque Nacional Pre-Delta. *Miscelánea* 12, 169-184.
- Alonso, J** (2008). *Inventario de las aves del Parque Nacional Pre-Delta*. 1era. edición Administración de Parques Nacionales, Buenos Aires, 95.
- Andersson, M y Erlinge, S** (1977). Influence of predation on rodent populations. *Oikos* 29, 591-597.
- Andreo, V, Provencal, C, Scavuzzo, M, Lamfri, M y Polop, J** (2009). Environmental factors and population fluctuations of *Akodon azarae* (Muridae: Sigmodontinae) in central Argentina. *Austral ecology* 34, 132-142.
- Aplin, K P, Brown, P R, Jacob, J, Krebs, C J y Singleton, G R** (2003). *Field methods for rodent studies in Asia and the Indo-Pacific*. 1era. edición Australian Center for International Agricultural Research, Canberra, 223.
- Bagamian, K H, Towner, J S, Kuenzi, A J, Douglass, R J, Rollin, P E, Waller, L A y Mills, J N** (2012). Transmission ecology of Sin Nombre Hantavirus in naturally infected North American deer mouse populations in outdoor enclosures. *PloS one* 7, 1-10.
- Barquez, R M, Diaz, M M y Ojeda, R A** (2006). *Mamíferos de Argentina. Sistemática y Distribución*. 1era. edición SAREM, Tucumán.
- Barragán, F, Retana, O G y Naranjo, E J** (2007). The rodent trade of Tzeltal Indians of Oxchuc, Chiapas, Mexico. *Human Ecology* 35, 769-773.
- Barton, K** (2013). MuMIn: Multi-model inference. R package version 1.9.5. <http://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>
- Bates, D, Maechler, M y Bolker, B** (2013). lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and Eigen. R package version 0.999999-2. <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>
- Batista, W B, Rolhauser, A G, Biganzoli, F, Burkart, S E, Goveto, L, Maranta, A, Pignataro, A G, Morandeira, N S y Rabadán, M** (2014). Las comunidades vegetales de la sabana del Parque Nacional El Palmar (Argentina). *Darwiniana, nueva serie* 2, 5-38.
- Begon, M, Harper, J L y Townsend, C R** (1987). *Ecología, individuos, poblaciones y comunidades*. Edición Ediciones Omega, S.A., Barcelona, 863.
- Bellomo, C, Nudelman, J, Kwaszka, R, Vázquez, G, Cantoni, G, Weinzettel, B, Larrieu, E y Padula, P** (2009). Geographic expansion of hantavirus pulmonary syndrome in Argentina: The southernmost case report. *Medicina (Buenos Aires)* 69, 647-650.
- Bennett, S N, Gu, S H, Kang, H J, Arai, S y Yanagihara, R** (2014). Reconstructing the evolutionary origins and phylogeography of hantaviruses. *Trends in microbiology*, doi:10.1016/j.tim.2014.1004.1008.

- Berryman, A A** (1999). *Principles of population dynamics and their application*. 1era. edición Stanley Thornes Ltd, Cheltenham, 371.
- Bi, Z, Formenty, P B H y Roth, C E** (2008). Hantavirus infection: a review and global update. *Journal of infection in developing countries* 2, 3-23.
- Bilenca, D y Miñarro, F** (2004). *Identificación de Áreas Valiosas de Pastizal en las pampas y campos de Argentina, Uruguay y sur de Brasil*. 1era. edición Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires.
- Bilenca, D N y Kravetz, F O** (1998). Seasonal variations in microhabitat use and feeding habitats of the pampas mouse *Akodon azarae* in agroecosystems of central Argentina. *Acta Theriologica*, 43, 195-203.
- Bilenca, D N, Kravetz, F O y Zuleta, G A** (1992). Food habits of *Akodon azarae* and *Calomys laucha* (Cricetidae, Rodentia) in agroecosystems of central Argentina. *Mammalia*, 56, 371-383.
- Bonaventura, S M, Piantanida, M J, Gurini, L B y Sánchez López, M I** (1991). Habitat selection in population of cricetine rodents in the region Delta (Argentina). *Mammalia* 55, 339-354.
- Bonvicino, C R, Oliveira, J y Gentile, R** (2010). A new species of *Calomys* (Rodentia: Sigmodontinae) from eastern Brazil. *Zootaxa* 2336, 19-25.
- Bonvicino, C R, Oliveira, J d y D'Andrea, P S** (2008). *Guia dos roedores do Brasil, com chaves para gêneros baseadas em caracteres externos*. 1era. edición Centro Pan-Americano de Febre Aftosa - OPAS/OMS, Rio de Janeiro, 120.
- Boone, J D, Otteson, E W, McGwire, K C, Villard, P, Rowe, J E y St Jeor, S** (1998). Ecology and demographics of hantavirus infections in rodent populations in the Walker River Basin of Nevada and California. *The American journal of tropical medicine and hygiene* 59, 445-451.
- Borucki, M K, Boone, J D, Rowe, J E, Bohlman, M C, Kuhn, E A, DeBaca, R y Jeor, S C S** (2000). Role of maternal antibody in natural infection of *Peromyscus maniculatus* with Sin Nombre virus. *Journal of Virology* 74, 2426-2429.
- Botten, J, Mirowsky, K, Ye, C, Gottlieb, K, Saavedra, M, Ponce, L y Hjelle, B** (2002). Shedding and intracage transmission of Sin Nombre hantavirus in the deer mouse (*Peromyscus maniculatus*) model. *Journal of Virology* 76, 7587-7594.
- Brown, A D y Pacheco, S** (2006). Propuesta de actualización del mapa ecorregional de la Argentina. En *La situación ambiental argentina*. 1era. edición. (editores: A Brown, U Martínez Ortíz, M Acerbi y J Corcuera) Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires, 587.
- Brown, P R, Singleton, G R, Pech, R P, Hinds, L A y Krebs, C J** (2010). Rodent outbreaks in Australia: mouse plagues in cereal crops. En *Rodent Outbreaks: Ecology and Impacts*. 1era. edición. (editores: G R Singleton, S R Belmain, P R Brown y B Hardy) International Rice Research Institute, Los Baños, 225-238.
- Burnham, K P y Anderson, D R** (2002). *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. 2da. edición Springer, New York.
- Burnham, K P, Anderson, D R y Huyvaert, K P** (2011). AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: some background, observations, and comparisons. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65, 23-35.
- Busch, M, Alvarez, M R, Cittadino, E A y Kravetz, F O** (1997). Habitat selection and interspecific competition in rodents in pampean agroecosystems. *Mammalia* 1, 167-184.
- Busch, M y Hodara, K** (2010). Uso y selección de hábitat y competencia interespecífica en roedores sigmodontinos de la región pampeana. En *Biología y*

- Ecología de Pequeños Roedores en la Región Pampeana de Argentina*. 1era. edición. (editores: J Polop y M Busch) Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba,
- Busch, M y Kravetz, F O** (1992a). Competitive interactions among rodents (*Akodon azarae*, *Calomys laucha*, *C. musculinus* and *Oligoryzomys flavescens*) in a two-habitat system. I. Spatial and numerical relationships. *Mammalia* 56, 45-56.
- Busch, M y Kravetz, F O** (1992b). Competitive interactions among rodents (*Akodon azarae*, *Calomys laucha*, *C. musculinus* and *Oligoryzomys flavescens*) in a two-habitat system. II. Effect of species removal. *Mammalia* 56, 542-544.
- Busch, M, Miño, M H, Dadon, J R y Hodara, K** (2001). Habitat selection by *Akodon azarae* and *Calomys laucha* (Rodentia, Muridae) in pampean agroecosystems. *Mammalia* 65, 29-48.
- Calderón, G, Pini, N, Bolpe, J, Levis, S, Mills, J, Segura, E, Guthmann, N, Cantoni, G, Becker, J y Fonollat, A** (1999). Hantavirus reservoir hosts associated with peridomestic habitats in Argentina. *Emerging Infectious Diseases* 5, 792-797.
- Calisher, C H, Sweeney, W, Mills, J N y Beaty, B J** (1999). Natural history of Sin Nombre virus in western Colorado. *Emerging Infectious Diseases* 5, 126-134.
- Calisher, C H, Wagoner, K D, Amman, B R, Root, J J, Douglass, R J, Kuenzi, A J, Abbott, K D, Parmenter, C, Yates, T L y Ksiazek, T G** (2007). Demographic factors associated with prevalence of antibody to Sin Nombre virus in deer mice in the western United States. *Journal of Wildlife Diseases* 43, 1-11.
- Cantoni, G, Padula, P, Calderón, G, Mills, J, Herrero, E, Sandoval, P, Martínez, V, Pini, N y Larrieu, E** (2001). Seasonal variation in prevalence of antibody to hantaviruses in rodents from southern Argentina. *Tropical Medicine & International Health* 6, 811-816.
- Ceballos, G y Simonetti, J** (2002). *Diversidad y Conservación de Mamíferos Neotropicales*. 1era. edición CONABIO, Mexico.
- Ciccero, P y Balabusic, A** (1994). Plan de manejo del Parque Nacional El Palmar, Administración de Parques Nacionales, Argentina.
- Cittadino, E A, Carli, P D, Busch, M y Kravetz, F O** (1994). Effects of food supplementation on rodents in winter. *Journal of Mammalogy*, 75, 446-453.
- Clay, C A, Lehmer, E M, Jeor, S S y Dearing, M D** (2009). Testing mechanisms of the dilution effect: deer mice encounter rates, Sin Nombre virus prevalence and species diversity. *EcoHealth* 6, 250-259.
- Cleaveland, S, Haydon, D y Taylor, L** (2007). Overviews of pathogen emergence: which pathogens emerge, when and why? En *Wildlife and Emerging Zoonotic Diseases: The Biology, Circumstances and Consequences of Cross-Species Transmission* edición. (editores: J E Childs, J S Mackenzie y J A Richt) Springer, New York, 85-111.
- Contreras, J R, Teta, P y Andrade, A** (2003). Comentarios sobre el estatus de *Calomys callosus* (Rengger) y nuevos datos sobre la distribución de micromamíferos en el noroeste de la provincia de Corrientes. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, nueva serie* 5, 73-78.
- Courtalón, P** (2012). La invasión de roedores en la autovía Rosario-Victoria (Argentina) durante el evento de inundación de otoño 2011. Jornadas Argentinas de Mastozoología, Buenos Aires, Sarem.
- Crawley, M J** (1993). *GLIM for Ecologists*. 1era. edición (J H Lawton y G E Lidens). Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Crawley, M J** (2012). *The R book*. 2da. edición John Wiley & Sons, West Sussex.
- Cueto, G R, Bilenca, D N y Kravetz, F O** (1995a). Interspecific social relationships in three murid rodent species of central Argentina, after fasting and unlimited food. *Behaviour* 132, 811-820.

- Cueto, G R, Cavia, R, Bellomo, C, Padula, P J y Suárez, O V** (2008). Prevalence of hantavirus infection in wild *Rattus norvegicus* and *R. rattus* populations of Buenos Aires City, Argentina. *Tropical Medicine & International Health* 13, 46-51.
- Cueto, V, Cagnoni, M y Piantanida, M** (1995b). Habitat use of *Scapteromys tumidus* (Rodentia: Cricetidae) in the delta of the Paraná River, Argentina. *Mammalia* 59, 25-34.
- Cueto, V R, Piantanida, M J y Cagnoni, M** (1995c). Population demography of *Oxymycterus rufus* (Rodentia: Cricetidae) inhabiting a patchy environment of the delta of the Paraná River, Argentina. *Acta Theriologica* 40, 123-123.
- Childs, J E, Richt, J A y Mackenzie, J S** (2007). Introduction: Conceptualizing and Partitioning the Emergence Process of Zoonotic Viruses from Wildlife to Humans. En *Wildlife and Emerging Zoonotic Diseases: The Biology, Circumstances and Consequences of Cross-Species Transmission*. 1era. edición. (editores: J E Childs) Springer, New York, 1-31.
- D'elía, G, González, E y Pardiñas, U** (2003). Phylogenetic analysis of sigmodontine rodents (Muroidea), with special reference to the akodont genus *Deltamys*. *Mammalian Biology-Zeitschrift fur Säugetierkunde* 68, 351-364.
- D'Elía, G, Pardiñas, U F y Myers, P** (2005). An introduction to the genus *Bibimys* (Rodentia: Sigmodontinae): Phylogenetic position and alpha taxonomy. En *Mammalian Diversification: From Chromosomes to Phylogeography (A Celebration of the Career of James L. Patton)* edición. (editores: E Lacey y P Myers) University of California Publications in Zoology Berkley, 211-246.
- D'Elia, G y Pardiñas, U F J** (2008). "*Bibimys torresi*. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.2." Consultada en Octubre de 2014, de www.iucnredlist.org.
- Dantas-Torres, F, Chomel, B B y Otranto, D** (2012). Ticks and tick-borne diseases: a One Health perspective. *Trends in Parasitology* 28, 437-446.
- Davis, S y Calvet, E** (2005). Fluctuating rodent populations and risk to humans from rodent-borne zoonoses. *Vector-Borne & Zoonotic Diseases* 5, 305-314.
- Desjeux, P** (2004). Leishmaniasis: current situation and new perspectives. *Comparative immunology, microbiology and infectious diseases* 27, 305-318.
- Di Rienzo, J, Casanoves, F, Balzarini, M, Gonzalez, L, Tablada, M y Robledo, C** (2012). InfoStat versión 2012. G InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- Dickman, C R** (2003). Positive effects of rodents on biota in arid Australian systems. *Aciar Monograph Series* 96, 69-74.
- Dobson, F S y Murie, J O** (1987). Interpretation of intraspecific life history patterns: evidence from Columbian ground squirrels. *The American Naturalist* 129, 382-397.
- Dobson, F S y Oli, M K** (2007). Fast and slow life histories of mammals. *Ecoscience* 14, 292-300.
- Douglass, R J, Calisher, C H, Wagoner, K D y Mills, J N** (2007). Sin Nombre virus infection of deer mice in Montana: characteristics of newly infected mice, incidence, and temporal pattern of infection. *Journal of Wildlife Diseases* 43, 12-22.
- Douglass, R J, Wilson, T, Semmens, W J, Zanto, S N, Bond, C W, Van Horn, R C y Mills, J N** (2001). Longitudinal studies of Sin Nombre virus in deer mouse-dominated ecosystems of Montana. *The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* 65, 33-41.
- Eisenberg, J F** (1989). *Mammals of the Neotropics*. 1era. edición The University of Chicago Press, Chicago, 449.

- Enria, D, Padula, P, Segura, E L, Pini, N, Edelstein, A, Posse, C R y Weissenbacher, M C** (1996). Hantavirus pulmonary syndrome in Argentina. Possibility of person to person transmission. *Medicina Buenos Aires* 56, 709-711.
- Escutenaire, S, Chalon, P, De Jaegere, F, Karelle-Bui, L, Mees, G, Brochier, B, Rozenfeld, F y Pastoret, P P** (2002). Behavioral, physiologic, and habitat influences on the dynamics of Puumala virus infection in bank voles (*Clethrionomys glareolus*). *Emerging Infectious Diseases* 8, 930-936.
- Escutenaire, S, Chalon, P, Verhagen, R, Heyman, P, Thomas, I, Karelle-Bui, L, Avsic-Zupanc, T, Lundkvist, Å, Plyusnin, A y Pastoret, P P** (2000). Spatial and temporal dynamics of Puumala hantavirus infection in red bank vole (*Clethrionomys glareolus*) populations in Belgium. *Virus Research* 67, 91-107.
- Feng, A Y y Himsworth, C G** (2014). The secret life of the city rat: A review of the ecology of urban Norway and black rats (*Rattus norvegicus* and *Rattus rattus*). *Urban Ecosystems* 17, 149-162.
- Ferres, M, Vial, P, Marco, C, Yañez, L, Godoy, P, Castillo, C, Hjelle, B, Delgado, I, Lee, S y Mertz, G** (2007). Prospective evaluation of household contacts of persons with hantavirus cardiopulmonary syndrome in Chile. *The Journal of Infectious Diseases* 195, 1563-1571.
- Fiedler, L A** (1990). Rodents as a food source. Proceedings of the Fourteenth Vertebrate Pest Conference.
- Figueiredo, L T, Moreli, M L, de Sousa, R L, Borges, A A, de Figueiredo, G G, Machado, A M, Bisordi, I, Nagasse-Sugahara, T K, Suzuki, A y Pereira, L E** (2009). Hantavirus pulmonary syndrome, central plateau, southeastern, and southern Brazil. *Emerging Infectious Diseases* 15, 561-567.
- Firth, C, Tokarz, R, Simith, D B, Nunes, M R, Bhat, M, Rosa, E S, Medeiros, D B, Palacios, G, Vasconcelos, P F y Lipkin, W I** (2012). Diversity and distribution of hantaviruses in South America. *Journal of Virology* 86, 13756-13766.
- Franceschi, E A, Torres, P S y Lewis, J P** (2010). Diversidad de la vegetación durante su recuperación tras una creciente extraordinaria del Río Paraná Medio (Argentina). *Revista de Biología Tropical* 58, 707-716.
- Fraschina, J, León, V A y Busch, M** (2014). Role of landscape scale in the distribution of rodents in an agroecosystem of Argentina. *Journal of Agricultural Science* 6, 22-35.
- Fretwell, S D** (1972). Populations in a seasonal environment. *Monographs in population biology*, 5, 1-217. 5, 1-217.
- Fritz, C L, Fulhorst, C F, Enge, B, Winthrop, K L, Glaser, C A y Vugia, D J** (2002). Exposure to rodents and rodent-borne viruses among persons with elevated occupational risk. *Journal of occupational and environmental medicine* 44, 962-967.
- Fulhorst, C F, Milazzo, M L, Armstrong, L R, Childs, J E, Rollin, P E, Khabbaz, R, Peters, C y Ksiazek, T G** (2007). Hantavirus and arenavirus antibodies in persons with occupational rodent exposure, North America. *Emerging Infectious Diseases* 13, 532-538.
- Glass, A G, Childs, J E, Korch, G W y LeDuc, J W** (1988). Association of intraspecific wounding with hantaviral infection in wild rats (*Rattus norvegicus*). *Epidem. Inf.* 101, 459-472.
- Glass, G E, Livingstone, W, Mills, J N, Hlady, W G, Fine, J B, Biggler, W, Coke, T, Frazier, D, Atherley, S y Rollin, P E** (1998). Black Creek Canal virus infection in *Sigmodon hispidus* in southern Florida. *The American journal of tropical medicine and hygiene* 59, 699-703.
- Gómez Villafañe, I E y Busch, M** (2007). Spatial and temporal patterns of brown rat (*Rattus norvegicus*) abundance in poultry farms. *Mammalian Biology* 72, 364-371.

- Gómez Villafaña, I E, Expósito, Y, San Martín, Á, Picca, P y Busch, M** (2012). Rodent diversity and habitat use in a protected area of Buenos Aires province, Argentina. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83, 762-771.
- Gómez Villafaña, I E, Miño, M H, Cavia, R, Hodara, K, Courtalón, P, Suárez, O V y Busch, M** (2005). *Guía de roedores de la provincia de Buenos Aires*. 1era. edición (C Sharp). LOLA, Buenos Aires, 100.
- Gonzalez Della Valle, M, Edelstein, A, Miguel, S, Martinez, V, Cortez, J, Cacace, M L, Jurgelenas, G, Estani, S S y Padula, P** (2002). Andes virus associated with hantavirus pulmonary syndrome in northern Argentina and determination of the precise site of infection. *The American journal of tropical medicine and hygiene* 66, 713-720.
- Gonzalez Fischer, C, Baldi, G, Codesido, M y Bilenca, D** (2012). Seasonal variations in small mammal-landscape associations in temperate agroecosystems: a study case in Buenos Aires province, central Argentina. *Mammalia* 76, 399-406.
- González Ittig, R E, Salazar Bravo, J, Barquez, R M y Gardenal, C N** (2010). Phylogenetic relationships among species of the genus *Oligoryzomys* (Rodentia, Cricetidae) from Central and South America. *Zoologica Scripta* 39, 511-526.
- Guo, W-P, Lin, X-D, Wang, W, Tian, J-H, Cong, M-L, Zhang, H-L, Wang, M-R, Zhou, R-H, Wang, J-B y Li, M-H** (2013). Phylogeny and origins of hantaviruses harbored by bats, insectivores, and rodents. *PLoS pathogens* 9, doi: 10.1371/journal.ppat.1003159.
- Haene, E, De Francesco, V, Ostrosky, C y Di Giacomo, A** (2003). La Reserva Natural Otamendi. Descripción General. En *Fauna de Otamendi. Inventario de los animales vertebrados de la Reserva Natural Otamendi. Partido de Campana, Provincia de Buenos Aires, Argentina*. edición. (editores: E Haene y J Pereira) Aves Argentinas/AOP, Buenos Aires, 5-16.
- Hodara, K y Busch, M** (2010). Patterns of macro and microhabitat use of two rodent species in relation to agricultural practices. *Ecological Research* 25, 113-121.
- Holmes, E C y Drummond, A J** (2007). The Evolutionary Genetics of Viral Emergence. En *Wildlife and Emerging Zoonotic Diseases: The Biology, Circumstances and Consequences of Cross-Species Transmission* edición. (editores: J E Childs, J S Mackenzie y J A Richt) Springer, New York, 51-66.
- Iriondo, M n** (2004). The littoral complex at the Paraná mouth. *Quaternary International* 114, 143-154.
- IUCN** (2014). "The IUCN Red List of Threatened Species." Consultada en Noviembre de 2014.
- Jacob, J** (2003). The response of small mammal populations to flooding. *Mammalian Biology-Zeitschrift fur Saugetierkunde* 68, 102-111.
- Jacob, J y Tkadlec, E** (2010). Rodent outbreaks in Europe: dynamics and damage. En *Rodent Outbreaks: Ecology and Impacts* edición. (editores: G R Singleton, S R Belmain, P R Brown y B Hardy) International Rice Research Institute, Los Baños, 207-224.
- Jenison, S, Hjelle, B, Simpson, S, Hallin, G, Feddersen, R y Koster, F** (1995). Hantavirus pulmonary syndrome: clinical, diagnostic, and virologic aspects. *Seminars in respiratory infections* 10, 259-269.
- Jones, C G, Lawton, J H y Shachak, M** (1996). Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69, 373-386.
- Jonsson, C B, Figueiredo, L T M y Vapalahti, O** (2010). A global perspective on hantavirus ecology, epidemiology, and disease. *Clinical microbiology reviews* 23, 412-441.

- Kallio, E R, Voutilainen, L, Vapalahti, O, Vaheri, A, Henttonen, H, Koskela, E y Mappes, T** (2007). Endemic hantavirus infection impairs the winter survival of its rodent host. *Ecology* 88, 1911-1916.
- Kandus, P, Quintana, R D y Bo, R** (2006). *Patrones de paisaje y biodiversidad del Bajo Delta del Río Paraná. Mapa de ambientes*. 1era. edición Buenos Aires, 48.
- Keesing, F, Holt, R D y Ostfeld, R S** (2006). Effects of species diversity on disease risk. *Ecology letters* 9, 485-498.
- Khiem, N T y Van Chien, H** (2003). Market study of meat from field rats in the Mekong Delta. En *Rats, mice and people: rodent biology and management* edición. (editores: G R Singleton, L A Hinds, C J Krebs y D M Spratt) Australian Centre for International Agricultural Research, Camberra, 543-547.
- Kottek, M, Grieser, J, Beck, C, Rudolf, B y Rubel, F** (2006). World map of the Koppen-Geiger climate classification updated. *Meteorologische Zeitschrift* 15, 259-263.
- Kraus, A, Priemer, C, Heider, H, Krüger, D y Ulrich, R** (2005). Inactivation of Hantaan virus-containing samples for subsequent investigations outside biosafety level 3 facilities. *Intervirology* 48, 255-261.
- Kravetz, F O, Busch, M, Percich, R E, Manjon, M C, Marconi, P N y Torres, M P** (1981). Ecología de *Calomys laucha* (Rodentia, Cricetidae) en el departamento de río cuarto (Córdoba). I. Dinámica de la Población. *Ecología, Argentina*, 6, 15-22.
- Kuenzi, A J, Morrison, M L, Swann, D E, Hardy, P C y Downard, G T** (1999). A longitudinal study of Sin Nombre virus prevalence in rodents, southeastern Arizona. *Emerging Infectious Diseases* 5, 113-117.
- Lazaro, M E, Resa, A J, Barclay, C M, Calanni, L, Samengo, L, Martínez, L, PADULA, P J, PINI, N, LASALA, M B y ELSNER, B** (2000). Síndrome pulmonar por hantavirus en el sur andino argentino. *Medicina (Buenos Aires)* 60, 289-301.
- Lee, H W** (1974). Korean hemorrhagic fever. Seoul, Korea University.
- Lee, H W, Lee, P W y Johnson, K M** (1978). Isolation of the etiologic agent of Korean hemorrhagic fever. *Journal of Infectious Diseases* 137, 298-308.
- Leirs, H, Sluydts, V y Makundi, R** (2010). Rodent outbreaks in sub-Saharan Africa. En *Rodent Outbreaks: Ecology and Impacts* edición. (editores: G R Singleton, S R Belmain, P R Brown y B Hardy) International Rice Research Institute, Los Baños, 269-280.
- Levine, J R, Fritz, C L y Novak, M G** (2008). Occupational risk of exposure to rodent-borne hantavirus at US forest service facilities in California. *The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* 78, 352-357.
- Levis, S, Garcia, J, Pini, N, Calderon, G, Ramirez, J, Bravo, D, Jeor, S S T, Ripoll, C, Bego, M y Lozano, E** (2004). Hantavirus pulmonary syndrome in northwestern Argentina: circulation of Laguna Negra virus associated with *Calomys callosus*. *The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* 71, 658-663.
- Levis, S, Morzunov, S P, Rowe, J E, Enria, D, Pini, N, Calderon, G, Sabattini, M y St Jeor, S C** (1998). Genetic diversity and epidemiology of hantaviruses in Argentina. *Journal of Infectious Diseases* 177, 529-538.
- Levis, S, Rowe, J E, Morzunov, S, Enria, D A y Jeor, S S** (1997). New hantaviruses causing hantavirus pulmonary syndrome in central Argentina. *The Lancet* 349, 998-999.
- Lidicker, W Z** (1989). Rodents: A World Survey of Species of Conservation Concern. Introduction. *Occasional Papers of the IUCN Species Survival Commission (SSC)*.
- Lin, X-D, Wang, W, Guo, W-P, Zhang, X-H, Xing, J-G, Chen, S-Z, Li, M-H, Chen, Y, Xu, J y Plyusnin, A** (2012). Cross-species transmission in the speciation of the currently known murinae-associated hantaviruses. *Journal of Virology* 86, 11171-11182.

- Lopez, N, Padula, P, Rossi, C, Lázaro, M E y Franze-Fernández, M T** (1996). Genetic identification of a new hantavirus causing severe pulmonary syndrome in Argentina. *Virology* 220, 223-226.
- Luis, A D, Douglass, R J, Hudson, P J, Mills, J N y Bjørnstad, O N** (2012). Sin Nombre hantavirus decreases survival of male deer mice. *Oecologia* 169, 431-439.
- Lund, M** (1994). Commensal Rodents. En *Rodent Pests and their control* edición. (editores: A P Buckle y R H Smith) Cab International, Cambridge, 21.
- MacNeil, A, Nichol, S T y Spiropoulou, C F** (2011). Hantavirus pulmonary syndrome. *Virus Research* 162, 138-147.
- Malvárez, A I y Malvárez, A** (1999). El Delta del Río Paraná como mosaico de humedales. *Tópicos sobre humedales subtropicales y templados de Sudamérica*, 35-54.
- Maranta, A** (2008). Informe sobre Hantavirus en El Palmar, Parque Nacional El Palmar.
- Marchetti, Z Y y Aceñolaza, P G** (2011). Vegetation communities and their relationship with the pulse regime on islands of the Middle Parana River, Argentina. *Iheringia, Serie Botanica* 66, 209-225.
- Maroli, M** (2013). Determinación de movimientos diarios y selección de microhábitats de pequeños roedores en la Reserva Natural Otamendi, Buenos Aires. Departamento de Ecología, Genética y Evolución. Buenos Aires, Universidad de Buenos Aires.
- Martínez, V P, Bellomo, C M, Cacace, M L, Suárez, P, Bogni, L y Padula, P J** (2010). Hantavirus pulmonary syndrome in Argentina, 1995–2008. *Emerging Infectious Diseases* 16, 8.
- Massa, C, Teta, P y Cueto, G R** (2013). Effects of regional context and landscape composition on diversity and composition of small rodent assemblages in Argentinian temperate grasslands and wetlands. *Mammalia*, 1-12.
- Massoia, E y Fornes, A** (1965). Nuevos datos sistemáticos, biológicos y etoecológicos de *Oryzomys (Oligoryzomys) delticola* Thomas (Rodentia-Cricetidae). *Delta del Paraná, Investigaciones Agrícolas* 4.
- Massoia, E y Fornes, A** (1967). El estado sistemático, distribución geográfica y datos etoecológicos de algunos mamíferos neotropicales (Marsupialia y Rodentia) con la descripción de *Cabreramys*, género nuevo (Cricetidae). *Acta Zoológica Lilloana* 23, 407-430.
- McCarley, H** (1959). The effect of flooding on a marked population of *Peromyscus*. *Journal of Mammalogy*, 57-63.
- McCullagh, P y Nelder, J A** (1989). *Generalized Linear Models*. 2da. edición (C a Hall). Chapman and Hall, London.
- Meerburg, B G y Kijlstra, A** (2007). Role of rodents in transmission of *Salmonella* and *Campylobacter*. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 87, 2774-2781.
- Meerburg, B G, Singleton, G R y Kijlstra, A** (2009). Rodent-borne diseases and their risks for public health. *Critical reviews in microbiology* 35, 221-270.
- Mills, J N, Yates, T L, Childs, J E, Parmenter, R R, Ksiazek, T G, Rollin, P E y Peters, C** (1995). Guidelines for working with rodents potentially infected with hantavirus. *Journal of Mammalogy* 76 (3), 716-722.
- Mills, J N** (1999). The role of rodents in emerging human disease: examples from the Hantavirus and Arenaviruses. En *Ecologically-based Rodent Management* (editores: G R Singleton, L A Hinds, H Leirs y J X Zhang) Australian Centre for International Agricultural Research, Canberra, 134-160.
- Mills, J N** (2006). Biodiversity loss and emerging infectious disease: an example from the rodent-borne hemorrhagic fevers. *Biodiversity* 7, 9-17.

- Mills, J N, Amman, B R y Glass, G E** (2010). Ecology of hantaviruses and their hosts in North America. *Vector-Borne and Zoonotic Diseases* 10, 563-574.
- Mills, J N y Childs, J E** (1998). Ecologic studies of rodent reservoirs: Their relevance for human health. *Emerging Infectious Diseases* 4, 529-537.
- Mills, J N, Ellis, B A, McKee Jr, K, Calderon, G E, Maiztegui, J I, Nelson, G O, Ksiazek, T G, Peters, C J y Childs, J E** (1992). A longitudinal study of Junin virus activity in the rodent reservoir of Argentine hemorrhagic fever. *The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* 47, 749.
- Mills, J N, Ellis, B A, McKee, K T, Maiztegui, J I y Childs, J E** (1991). Habitat associations and relative densities of rodent populations in cultivated areas of central Argentina. *Journal of Mammalogy* 72, 470-479.
- Mills, J N, Ksiazek, T G, Ellis, B A, Rollin, P E, Nichol, S T, Yates, T L, Gannon, W L, Levy, C E, Engelthaler, D M y Davis, T** (1997). Patterns of association with host and habitat: Antibody reactive with Sin Nombre virus in small mammals in the major biotic communities of the southwestern United States. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* 56, 273-284.
- Mills, J N, Schmidt, K, Ellis, B A, Calderón, G, Enría, D A y Ksiazek, T G** (2007). A longitudinal study of hantavirus infection in three sympatric reservoir species in agroecosystems on the Argentine pampa. *Vector-Borne and Zoonotic Diseases* 7, 229-240.
- Ministerio de Salud, A** (2011). Situación de Hantavirus en Argentina 2011. P d l N Ministerio de Salud. Buenos Aires, Ministerio de Salud, Presidencia de la Nación: 15.
- Ministerio de Salud, A** (2012). Enfermedades Infecciosas: Hantavirus. Guía para el equipo de salud. Buenos Aires, Ministerio de Salud, Presidencia de la Nación. 10: 43.
- Miño, M H, Cavia, R, Villafañe, I E G, Bilenca, D N y Busch, M** (2007). Seasonal abundance and distribution among habitats of small rodents on poultry farms. A contribution for their control. *International Journal of Pest Management* 53, 311-316.
- Mir, M A** (2010). Hantaviruses. *Clinics in Laboratory Medicine* 30, 67-91.
- Monteverde, M** (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. Buenos Aires, Universidad de Buenos Aires. doctorado.
- Morris, D W** (1987a). Ecological scale and habitat use. *Ecology* 68, 362-369.
- Morris, D W** (1987b). Tests of density-dependent habitat selection in a patchy environment. *Ecological Monographs* 57, 269-281.
- Murúa, R, González, L A y Lima, M** (2003). Population dynamics of rice rats (a Hantavirus reservoir) in southern Chile: feedback structure and non linear effects of climatic oscillations. *Oikos* 102, 137-145.
- Neiff, J J** (1999). El régimen de pulsos en ríos y grandes humedales de Sudamérica. *Tópicos sobre humedales subtropicales y templados de Sudamérica* 1, 99-150.
- Nemirov, K, Henttonen, H, Vaheri, A y Plyusnin, A** (2002). Phylogenetic evidence for host switching in the evolution of hantaviruses carried by *Apodemus* mice. *Virus research* 90, 207-215.
- Nichol, S T, Spiropoulou, C F, Morzunov, S, Rollin, P E, Ksiazek, T G, Feldmann, H, Sanchez, A, Childs, J, Zaki, S y Peters, C J** (1993). Genetic identification of a hantavirus associated with an outbreak of acute respiratory illness. *Science* 262, 914-917.
- Nicholls, A O** (1991). Examples of the use of Generalised Linear Models in Analysis of Survey Data for Conservation Evaluation. En *Nature conservation: Cost effective biological surveys and data analysis* edición. (editores: C R Margules y M P Austin) CSIRO Australia, East Melbourne, 54-63.

- Niklasson, B, Hornfeldt, B, Lundkvist, A, Bjorsten, S y Leduc, J** (1995). Temporal dynamics of Puumala virus antibody prevalence in voles and of nephropathia epidemica incidence in humans. *The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* 53, 134-140.
- Olsson, G E, Leirs, H y Henttonen, H** (2010). Hantaviruses and Their Hosts in Europe: Reservoirs Here and There, But Not Everywhere? *Vector-Borne and Zoonotic Diseases* 10, 549-561.
- Padula, P, Edelstein, A, Miguel, S, Lopez, N, Rossi, C y Rabinovich, R** (1998). Hantavirus pulmonary syndrome outbreak in Argentina: molecular evidence for person-to-person transmission of Andes virus. *Virology* 241, 323-330.
- Padula, P, Rossi, C, Della Valle, M, Martínez, P, Colavecchia, S, Edelstein, A, Miguel, S, Rabinovich, R D y Segura, E L** (2000). Development and evaluation of a solid-phase enzyme immunoassay based on Andes hantavirus recombinant nucleoprotein. *Journal of Medical Microbiology* 49, 149-155.
- Padula, P, Figueroa, R, Navarrete, M, Pizarro, E, Cadiz, R, Bellomo, C, Jofre, C, Zaror, L, Rodriguez, E y Murúa, R** (2004). Transmission study of andes hantavirus infection in wild sigmodontine rodents. *Journal of Virology* 78, 11972-11979.
- Padula, P, Martínez, V P, Bellomo, C, Maidana, S, San Juan, J, Tagliaferri, P, Bargardi, S, Vazquez, C, Colucci, N y Estévez, J** (2007). Pathogenic hantaviruses, northeastern Argentina and eastern Paraguay. *Emerging Infectious Diseases* 13, 1211-1214. .
- Palma, R E, Polop, J J, Owen, R D y Mills, J N** (2012). Ecology of rodent-associated hantaviruses in the Southern Cone of South America: Argentina, Chile, Paraguay and Uruguay. *Journal of wildlife diseases* 48, 267-281.
- Pardiñas, U F, Teta, P, Voglino, D y Fernández, F J** (2013). Enlarging rodent diversity in west-central Argentina: a new species of the genus *Holochilus* (Cricetidae, Sigmodontinae). *Journal of Mammalogy* 94, 231-240.
- Pardiñas, U F J, Teta, P y Bilenca, D** (2010a). Análisis biogeográfico de los roedores sigmodontinos de la provincia de Buenos Aires. En *Biología y ecología de pequeños roedores en la región pampeana de Argentina*. 1 edición. (editores: M Busch y F J Polop) Universidad Nacional De Córdoba, Córdoba, 21.
- Pardiñas, U F J, Teta, P y D'Elía, G** (2010b). Roedores sigmodontinos de la región pampeana: historia evolutiva, sistemática y taxonomía. En *Biología y ecología de pequeños roedores en la región pampeana de Argentina* edición. (editores: F J Polop y M Busch) Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, 27.
- Parrish, C R, Holmes, E C, Morens, D M, Park, E-C, Burke, D S, Calisher, C H, Laughlin, C A, Saif, L J y Daszak, P** (2008). Cross-species virus transmission and the emergence of new epidemic diseases. *Microbiology and Molecular Biology Reviews* 72, 457-470.
- Patterson, B D** (2000). Patterns and trends in the discovery of new Neotropical mammals. *Diversity and Distributions* 6, 145-151.
- Peixoto, I D y Abramson, G** (2006). The effect of biodiversity on the hantavirus epizootic. *Ecology* 87, 873-879.
- Pereira, J, Haene, E y Babarskas, M** (2003). Mamíferos de la Reserva Natural Otamendi. *Temas de Naturaleza y Conservación* 3, 115-139.
- Piudo, L, Monteverde, M J, Walker, R S y Douglass, R J** (2011). Rodent community structure and Andes virus infection in sylvan and peridomestic habitats in Northwestern Patagonia, Argentina. *Vector Borne and Zoonotic Diseases* 11, 315-324.
- Plyusnin, A** (2002). Genetics of hantaviruses: implications to taxonomy. *Archives of Virology* 147, 665-682.

- Plyusnin, A y Elliott, R M** (2011). *Bunyaviridae: molecular and cellular biology*. 1era. edición Horizon Scientific Press, Norfolk, 213.
- Plyusnin, A y Sironen, T** (2014). Evolution of hantaviruses: Co-speciation with reservoir hosts for more than 100MYR. *Virus Research*, 22-26.
- Polis, G A** (1994). Food webs, trophic cascades and community structure. *Australian Journal of Ecology* 19, 121-136.
- Polop, F J, Provensal, M C, Pini, N, Levis, S C, Priotto, J W, Enría, D, Calderón, G E, Costa, F y Polop, J J** (2010). Temporal and spatial host abundance and prevalence of Andes hantavirus in southern Argentina. *EcoHealth* 7, 176-184.
- Polop, F J y Suárez, O V** (2010a). Ecología de poblaciones de roedores sigmodontinos de la zona central de Argentina. En *Biología y Ecología de Pequeños Roedores en la Región Pampeana* edición. (editores: F J Polop y M Busch) Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, 289-324.
- Polop, J y Suárez, O** (2010b). Ecología de poblaciones de roedores sigmodontinos en la zona central de Argentina. En *Biología y Ecología de Pequeños Roedores en la Región Pampeana de Argentina* edición. (editores: M Busch y J Polop) Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, 289-327.
- Price, M y Jenkins, S H** (1987). Rodents as Seed Consumers and Dispersers. En *Seed dispersal* edición. (editores: D Murray) Academic Press, London, 191.
- Puerta, H, Cantillo, C, Mills, J, Hjelle, B, Salazar-Bravo, J y Mattar, S** (2006). Hantavirus del nuevo mundo: Ecología y epidemiología de un virus emergente en latinoamérica. *Medicina (Buenos Aires)* 66, 343-356.
- Quinn, G P y Keough, M J** (2002). *Experimental Design and Data Analysis for Biologists*. 1era. edición Cambridge University Press, Cambridge, 537.
- Quintana, R D y Bó, R F** (2010). Caracterización general de la región del Delta del Paraná. En *Endicamientos y terraplenes en el Delta del Paraná: Situación, efectos ambientales*. 1era. edición. (editores: D E Blanco y F M Méndez) Fundación para la Conservación y el Uso Sustentable de Humedales, Buenos Aires, 5.
- R-Core-Team** (2013). R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna.
- Raboni, S M, Delfraro, A, de Borba, L, Teixeira, B R, Stella, V, de Araujo, M R, Carstensen, S, Rubio, G, Maron, A y Lemos, E R** (2012). Hantavirus infection prevalence in wild rodents and human anti-hantavirus serological profiles from different geographic areas of South Brazil. *The American journal of tropical medicine and hygiene* 87, 371-378.
- Rainer Cinti, R** (2005). *Guía visual Parques Nacionales de Argentina*. 1era. edición (R Rainer Cinti). Administración de Parques Nacionales, Buenos Aires, 256.
- Ramsden, C, Holmes, E C y Charleston, M A** (2009). Hantavirus evolution in relation to its rodent and insectivore hosts: no evidence for codivergence. *Molecular biology and evolution* 26, 143-153.
- Read, A y Harvey, P H** (1989). Life history differences among the eutherian radiations. *Journal of Zoology* 219, 329-353.
- Rosenzweig, M L** (1981). A theory of habitat selection. *Ecology* 62, 327-335.
- Ruiz Selmo, F, E, Minotti, P G, Scopel, A y Parimbelli, M** (2007). Análisis de la heterogeneidad fisonómico-funcional de la vegetación del Parque Nacional El Palmar y su relación con la invasión por leñosas exóticas. En *Teledetección - Hacia un mejor entendimiento de la dinámica global y regional* edición. (editores: Ed. Martin, Buenos Aires, 978-987.

- Sauvage, F, Penalba, C, Vuillaume, P, Boue, F, Coudrier, D, Pontier, D y Artois, M** (2002). Puumala hantavirus infection in humans and in the reservoir host, Ardennes region, France. *Emerging Infectious Diseases* 8, 1509-1511.
- Singleton, G R, Hinds, L A, Krebs, C J y Spratt, D M** (2003). *Rats, mice and people: Rodent biology and management*. 1era. edición ACIAR Monograph No. 96, Canberra, 564.
- Singleton, G R, Hinds, L A, Leirs, H y Zhang, Z** (1999). *Ecologically-based Rodent Management*. 1era. edición Australian Center for International Agricultural Research, Canberra, 494.
- Stearns, S** (1992). *The evolution of life histories*. 1era. edición Oxford University Press, New York, U.S.A., 249.
- Stenseth, N C, Atshabar, B B, Begon, M, Belmain, S R, Bertherat, E, Carniel, E, Gage, K L, Leirs, H y Rahalison, L** (2008). Plague: past, present, and future. *PLoS medicine* 5, 9-13.
- Stenseth, N C, Mysterud, A, Ottersen, G, Hurrell, J W, Chan, K-S y Lima, M** (2002). Ecological effects of climate fluctuations. *Science* 297, 1292-1296.
- Streicker, D G, Turmelle, A S, Vonhof, M J, Kuzmin, I V, McCracken, G F y Rupprecht, C E** (2010). Host phylogeny constrains cross-species emergence and establishment of rabies virus in bats. *Science* 329, 676-679.
- Suárez, O, Cueto, G, Cavia, R, Villafañe, I, Bilenca, D, Endelstein, A, Martínez, P, Miguel, S, Bellomo, C, Hodara, K, Padula, P y Busch, M** (2003). Prevalence of infection with hantavirus in rodent populations of central Argentina. *Mem Inst Oswaldo Cruz* 20, 727-732.
- Suárez, O V y Bonaventura, S M** (2001). Habitat use and diet in sympatric species of rodents of the low Paraná delta, Argentina. *Mammalia* 65, 167-176.
- Suzán, G, Marcé, E, Giermakowski, J T, Mills, J N, Ceballos, G, Ostfeld, R S, Armién, B, Pascale, J M y Yates, T L** (2009). Experimental evidence for reduced rodent diversity causing increased hantavirus prevalence. *PloS one* 4, 1-7.
- Symonds, M R y Moussalli, A** (2011). A brief guide to model selection, multimodel inference and model averaging in behavioural ecology using Akaike's information criterion. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65, 13-21.
- Taruishi, M, Yoshimatsu, K, Hatsuse, R, Okumura, M, Nakamura, I y Arikawa, J** (2008). Lack of vertical transmission of Hantaan virus from persistently infected dam to progeny in laboratory mice. *Archives of virology* 153, 1605-1609.
- Tersago, K, Verhagen, R y Leirs, H** (2010). Temporal Variation in Individual Factors Associated with Hantavirus Infection in Bank Voles During an Epizootic: Implications for Puumala Virus Transmission Dynamics. *Vector-Borne and Zoonotic Diseases*, 33-40.
- Teta, P, Malzof, S, Quintana, R y Pereira, J** (2006). Presas del Ñacurutú (*Bubo virginianus*) en el bajo delta del Río Paraná (Buenos Aires, Argentina). *Ornitología Neotropical* 17, 441-444.
- Torres-Pérez, F, Navarrete-Droguett, J, Aldunate, R, Yates, T L, Mertz, G J, Vial, P A, Ferrés, M, Marquet, P A y Palma, R E** (2004). Peridomestic small mammals associated with confirmed cases of human hantavirus disease in southcentral Chile. *The American journal of tropical medicine and hygiene* 70, 305-309.
- Traub, R y Wisseman, C L** (1978). Korean hemorrhagic fever. *The Journal of infectious diseases*, 267-272.
- Travassos da Rosa, E S, Medeiros, D, Nunes, M R, Simith, D B, de S Pereira, A, Elkhoury, M R, Santos, E D, Lavocat, M, Marques, A A y Via, A V** (2012).

Molecular epidemiology of Laguna Negra virus, Mato Grosso State, Brazil. *Emerging Infectious Diseases* 18, 982-985.

Turchin, P (1995). Population regulation: old arguments and a new synthesis. *Population dynamics: new approaches and synthesis*. Academic Press, San Diego, California, USA, 19-40.

Udrizar Sauthier, D E, Abba, A M, Pagano, L G y Pardiñas, U F (2005). Ingreso de micromamíferos brasílicos en la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Mastozoología Neotropical* 12, 91-95.

Udrizar Sauthier, W O, Abba, A M y Udrizar Sauthier, D E (2010). Nidos de *Oligoryzomys* sp. y *Holochilus brasiliensis* (Rodentia, Cricetidae) en el este de la provincia de Entre Ríos, Argentina. *Mastozoología neotropical* 17, 207-211.

Vadell, M, Bellomo, C, San Martín, A, Padula, P y Gómez Villafañe, I (2011). Hantavirus ecology in rodent populations in three protected areas of Argentina. *Tropical Medicine & International Health* 16, 1342-1352.

Vadell, M, Villafañe, I G y Cavia, R (2014). Are life-history strategies of Norway rats (*Rattus norvegicus*) and house mice (*Mus musculus*) dependent on environmental characteristics? *Wildlife Research* 41, 172-184.

Vaheri, A, Strandin, T, Hepojoki, J, Sironen, T, Henttonen, H, Mäkelä, S y Mustonen, J (2013). Uncovering the mysteries of hantavirus infections. *Nature Reviews Microbiology* 11, 539-550.

Vitek, C R, Ksiazek, T G, Peters, C y Breiman, R F (1996). Evidence against infection with hantaviruses among forest and park workers in the southwestern United States. *Clinical infectious diseases* 23, 283-285.

Vogliano, D, Pardiñas, U F J y Teta, P (2004). *Holochilus chacarius chacarius* (Rodentia, Cricetidae) en la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Mastozoología Neotropical* 11, 243-247.

Wells, R M, Estani, S S, Yadon, Z, Enria, D, Padula, P, Pini, N, Mills, J, Peters, C y Segura, E (1997). An unusual hantavirus outbreak in southern Argentina: person-to-person transmission? Hantavirus Pulmonary Syndrome Study Group for Patagonia. *Emerging Infectious Diseases* 3, 171-174.

Wilson, D E y Reeder, D M (2005). *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference*. 2da. edición John Hopkins University Press, Baltimore, 2142.

Witkowski, P T, Klempa, B, Ithete, N L, Auste, B, Mfune, J K, Hoveka, J, Matthee, S, Preiser, W y Kruger, D H (2014). Hantaviruses in Africa. *Virus Research* 187, 34-42.

Witmer, G y Proulx, G (2010). Rodent outbreaks in North America. En *Rodent Outbreaks: Ecology and Impacts* edición. (editores: International Rice Research Institute, Los Baños, 253-268.

Yahnke, C J, Meserve, P L, Ksiazek, T G y Mills, J N (2001). Patterns of infection with Laguna Negra virus in wild populations of *Calomys laucha* in the central Paraguayan chaco. *The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* 65, 768-776.

Yanagihara, R, Gu, S H, Arai, S, Kang, H J y Song, J-W (2014). Hantaviruses: Rediscovery and new beginnings. *Virus Research* 187, 6-14.

Young, J, Mills, J, Enria, D, Dolan, N, Khan, A y Ksiazek, T (1998). New world hantaviruses. *British Medical Bulletin* 54, 659-673.

Zar, J R (1996). *Biostatistical Analysis*. 3era. edición Printice Hall, New Jersey, 662.

Zhang, X-K, Takashima, I y Hashimoto, N (1988). Role of maternal antibody in protection from hemorrhagic fever with renal syndrome virus infection in rats. *Archives of Virology* 103, 253-265.

Zhang, Y-Z (2014). Discovery of hantaviruses in bats and insectivores and the evolution of the genus *Hantavirus*. *Virus Research* 187, 15-21.

Zuleta, G A, Kravetz, F O, Busch, M y Percich, R E (1988). Dinámica poblacional del ratón del pastizal pampeano (*Akodon azarae*) en ecosistemas agrarios de Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* 61, 231-244.

Zuur, A F (2009). *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. 1era. edición (A Zuur, E Ieno, N J Walker, A A Saveliev y G M Smith). Springer, Nueva York.

Zuur, A F, Ieno, E N y Smith, G M (2007). *Analysing ecological data*. 1era. edición (M Gail, K Krickeberg, J Samet, A Tsiatis y W Wong). Springer, Nueva York, 672.

Anexo

Tabla 1. Correlación entre variables meteorológicas e hidrológicas relevadas en el Parque Nacional Pre Delta y el Parque Nacional Islas de Santa Fe. Por debajo de la diagonal principal se muestran los valores de los coeficientes de Pearson, y por arriba de la diagonal, los p-valores (en negrita los $p < 0,05$).

	Tiempoln	T	T30	T60	TMax	TMax30	TMax60	TMin	TMin30	TMin60	PP	PP30	PP60	Río Max	Río Prom
Tiempoln	1	0,37	0,34	0,17	0,26	0,63	0,5	0,17	0,12	0,28	0,54	0	0	0	0
T	-0,11	1	0	0	0	0	0	0	0	0,34	0	0	0	0,41	0,43
T30	-0,12	0,81	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,8	0,75	0,73
T60	-0,18	0,42	0,82	1	0,14	0,02	0	0	0	0	0,03	0	0,12	0,96	0,8
TMax	0,14	0,84	0,64	0,19	1	0	0	0	0	0,56	0	0,13	0,32	0,78	0,85
TMax30	0,06	0,87	0,76	0,3	0,89	1	0	0	0	0,85	0	0,29	0,07	0,84	0,82
TMax60	-0,09	0,79	0,86	0,76	0,45	0,65	1	0	0	0	0	0	0,06	0,65	0,56
TMin	-0,17	0,97	0,82	0,46	0,77	0,87	0,81	1	0	0,21	0	0	0	0,32	0,35
TMin30	-0,2	0,68	0,92	0,86	0,46	0,54	0,8	0,71	1	0	0	0	0,5	0,02	0,02
TMin60	-0,14	0,12	0,59	0,93	-0,07	-0,02	0,53	0,16	0,73	1	1	0	0,03	0,93	0,74
PP	0,08	0,81	0,68	0,27	0,69	0,77	0,57	0,82	0,56	0	1	0,2	0,42	0,99	0,52
PP30	-0,45	0,43	0,6	0,65	0,19	0,13	0,53	0,37	0,7	0,64	0,16	1	0,13	0,03	0,02
PP60	-0,39	0,36	0,03	-0,2	0,13	0,23	0,23	0,41	0,09	-0,27	0,1	0,19	1	0	0
Río Max	-0,57	0,1	0,04	0,01	-0,04	-0,03	0,06	0,13	0,3	0,01	0	0,28	0,46	1	0
Río Prom	-0,59	0,1	0,04	0,03	-0,02	-0,03	0,07	0,12	0,29	0,04	-0,08	0,29	0,48	0,98	1

Tabla 2. Correlación entre variables de vegetación relevadas en el Parque Nacional Pre Delta y el Parque Nacional Islas de Santa Fe. Por debajo de la diagonal principal se muestran los valores de los coeficientes de Pearson, y por arriba de la diagonal, los valores de p (en negrita los $p < 0,05$).

	Altura máx.	Gram verdes	Lat verdes	Gram secas	Lat secas	SD
Altura máx.	1	0,75	0,21	0,71	0,43	0,56
Gram verdes	-0,05	1	0,29	0,23	0,53	0,05
Lat verdes	0,18	-0,15	1	0	0	0
Gram secas	-0,05	0,17	-0,48	1	0,71	0,16
Lat secas	0,11	-0,09	-0,42	0,05	1	0
SD	-0,08	-0,27	-0,59	-0,2	0,44	1

Tabla 3. Correlación entre variables morfométricas de *O. flavescens* capturados en el Parque Nacional Pre Delta y el Parque Nacional Islas de Santa Fe. Por debajo de la diagonal principal se muestran los valores de los coeficientes de Pearson, y por arriba de la diagonal, los p-valores (en negrita los $p < 0,05$).

	Largo	Cond. física	Peso
Largo	1	0	0
Cond. física	-0,25	1	0
Peso	0,72	0,4	1

Tabla 4. Correlación entre variables meteorológicas e hidrológicas relevadas en el Parque Nacional El Palmar. Por debajo de la diagonal principal se muestran los valores de los coeficientes de Pearson, y por arriba de la diagonal, los p-valores (en negrita los $p < 0,05$).

	Río Max	Tiempoln	TMax	TMax30	TMax60	TMin	TMin30	TMin60	PP	PP30	PP60	Río Prom	Río Min
Río Max	1	0,01	0	0	0	0	0	0	0,1	0,01	0,67	0	0
Tiempoln	-0,27	1	0,72	0,08	0,78	0,64	0,02	0,03	0,06	0,61	0,03	0,63	0,27
TMax	-0,38	-0,04	1	0	0	0	0	0	0	0,91	0,38	0,02	0,06
TMax30	-0,59	0,18	0,72	1	0	0	0	0	0	0,52	0,46	0	0
TMax60	-0,52	0,03	0,54	0,86	1	0	0	0	0	0,1	0,04	0	0
TMin	-0,5	0,05	0,79	0,81	0,72	1	0	0	0	0,05	0,56	0,04	0,06
TMin30	-0,39	-0,24	0,54	0,63	0,76	0,71	1	0	0	0	0	0,02	0,02
TMin60	-0,62	0,22	0,44	0,63	0,73	0,5	0,31	1	0	0,13	0	0	0
PP	-0,16	-0,19	0,5	0,55	0,59	0,78	0,57	0,46	1	0	0,96	0,43	0,51
PP30	0,25	-0,05	-0,01	-0,07	0,17	0,2	0,48	-0,15	0,36	1	0	0	0
PP60	0,04	-0,22	0,09	0,08	0,21	0,06	0,6	-0,31	-0,01	0,58	1	0,04	0,02
Río Prom	0,73	-0,05	-0,24	-0,48	-0,37	-0,21	-0,23	-0,49	0,08	0,58	0,21	1	0
Río Min	0,7	0,11	-0,19	-0,4	-0,35	-0,19	-0,24	-0,5	0,07	0,57	0,23	0,96	1

Tabla 5. Correlación entre variables de vegetación relevadas en el Parque Nacional El Palmar. Por debajo de la diagonal principal se muestran los valores de los coeficientes de Pearson, y por arriba de la diagonal, los p-valores (en negrita los $p < 0,05$).

	Altura máx.	Gram verdes	Lat verdes	Gram secas	Lat secas	SD
Altura máx.	1	0	0,2	0	0,34	0
Gram verdes	-0,78	1	0,34	0	0,73	0
Lat verdes	-0,18	0,13	1	0,65	0,59	0,04
Gram secas	-0,65	0,57	-0,06	1	0,29	0
Lat secas	0,13	-0,05	0,08	0,15	1	0,81
SD	0,81	-0,76	-0,28	-0,65	0,03	1

Tabla 6. Correlación entre variables morfométricas de *O. nigripes* capturados en el Parque Nacional El Palmar. Por debajo de la diagonal principal se muestran los valores de los coeficientes de Pearson, y por arriba de la diagonal, los p-valores (en negrita los $p < 0,05$).

	Largo	Cond. física	Peso
Largo	1	0,01	0
Cond. física	-0,3	1	0
Peso	0,69	0,46	1

Tabla 7. Correlación entre variables meteorológicas e hidrológicas relevadas en la Reserva Natural Otamendi. Por debajo de la diagonal principal se muestran los valores de los coeficientes de Pearson, y por arriba de la diagonal, los p-valores (en negrita los $p < 0,05$).

	Río Prom	Río Max	Río Min	Tiempoln	T	T30	T60	TMin	TMin30	TMin60	PP	PP30	PP60
Río Prom	1	0	0	0,06	0,01	0	0,05	0,15	0,02	0	0,05	0	0,41
Río Max	0,64	1	0	0	0	0,4	0,24	0,01	0,77	0	0,62	0	0,63
Río Min	0,96	0,51	1	0,11	0,01	0	0,01	0,03	0,02	0	0,03	0	0,24
Tiempoln	-0,21	-0,4	-0,17	1	0,32	0,17	0,01	0,55	0,14	0,24	0	0,66	0,04
T	-0,27	-0,53	-0,26	0,11	1	0	0,54	0	0	0,15	0,83	0,94	0,2
T30	0,35	-0,09	0,34	0,15	0,4	1	0	0	0	0	0	0	0,03
T60	0,21	0,13	0,29	-0,28	0,07	0,5	1	0	0	0	0,39	0,03	0
TMin	0,16	-0,27	0,24	0,07	0,64	0,74	0,48	1	0	0,11	0	0,01	0,03
TMin30	0,26	0,03	0,25	-0,16	0,44	0,84	0,72	0,71	1	0	0	0	0
TMin60	0,47	0,43	0,5	-0,13	-0,15	0,49	0,7	0,17	0,59	1	0,6	0	0,07
PP	0,21	-0,05	0,23	0,33	-0,02	0,64	0,09	0,58	0,32	0,06	1	0,17	0,09
PP30	0,72	0,43	0,74	0,05	-0,01	0,36	0,24	0,28	0,4	0,38	0,15	1	0,08
PP60	0,09	0,05	0,13	-0,22	-0,14	0,24	0,5	0,24	0,43	0,2	0,19	0,19	1

Tabla 8. Correlación entre variables de vegetación relevadas en la Reserva Natural Otamendi. Por debajo de la diagonal principal se muestran los valores de los coeficientes de Pearson, y por arriba de la diagonal, los p-valores (en negrita los $p < 0,05$).

	Altura máx.	Gram verdes	Lat verdes	Gram secas	Lat secas	SD
Altura máx.	1	0	0,93	0	0,02	0
Gram verdes	-0,5	1	0	0	0	0
Lat verdes	0,01	-0,43	1	0	0,02	0,62
Gram secas	-0,37	0,43	-0,57	1	0,27	0
Lat secas	0,29	-0,46	0,3	-0,14	1	0,03
SD	0,71	-0,68	0,06	-0,5	0,27	1

Tabla 9. Correlación entre variables morfométricas de *A. azarae* capturados en la Reserva Natural Otamendi. Por debajo de la diagonal principal se muestran los valores de los coeficientes de Pearson, y por arriba de la diagonal, los p-valores (en negrita los $p < 0,05$).

	Largo	Peso	Cond. física
Largo	1	<i>0</i>	<i>0</i>
Peso	0,51	1	<i>0</i>
Cond. física	-0,59	0,39	1