



**UNIVERSIDAD DE CHILE**  
**FACULTAD DE CIENCIAS VETERINARIAS Y PECUARIAS**  
**ESCUELA DE CIENCIAS VETERINARIAS**

**Relación entre la prevalencia del virus Andes y diversidad de  
ensambles de roedores en Chile y el sur de Argentina**

**Isidora Fernanda Olguín Pinto**

Proyecto de Memoria para optar al  
Título Profesional de Médico  
Veterinario  
Departamento de Ciencias  
Biológicas Animales

**PROFESOR GUÍA: ANDRÉ VICTOR RUBIO CARRASCO**

Universidad de Chile

**SANTIAGO, CHILE**

**AÑO 2022**

## ÍNDICE

RESUMEN .....	1
ABSTRACT .....	2
INTRODUCCIÓN .....	3
REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA.....	5
<b>Virus Hanta</b> .....	5
<b>Virus Andes</b> .....	5
<b>Roedores y hantavirus</b> .....	6
<b>Rol de la diversidad de especies hospederas en la transmisión de hantavirus</b> .....	6
OBJETIVO GENERAL .....	9
OBJETIVOS ESPECÍFICOS .....	9
MATERIALES Y MÉTODOS.....	10
<b>Recopilación de datos</b> .....	10
<b>Análisis de riqueza y abundancia del ensamble de roedores</b> .....	10
<b>Análisis de diversidad taxonómica</b> .....	11
<b>Análisis de diversidad funcional</b> .....	11
<b>Análisis de diversidad filogenética</b> .....	12
<b>Análisis de datos</b> .....	13
RESULTADOS .....	14
<b>Diversidad taxonómica</b> .....	15
<b>Diversidad funcional</b> .....	16
<b>Diversidad filogenética</b> .....	17
<b>Relación entre diversidad de ensamblajes de roedores y seroprevalencia de virus Andes</b> .....	17
<b>Selección del modelo</b> .....	19

DISCUSIÓN.....	22
CONCLUSIONES .....	27
BIBLIOGRAFÍA .....	28
ANEXO N° 1 .....	34
ANEXO N°2.....	38
ANEXO N°3.....	40
ANEXO N° 4.....	41
ANEXO N°5 .....	45
<b>Figuras Diversidad taxonómica</b> .....	45
<b>Figuras Diversidad funcional</b> .....	47
<b>Figuras Diversidad filogenética</b> .....	49
ANEXO N°6.....	50

## RESUMEN

Se ha descrito el efecto de dilución como un fenómeno que se produce en ciertas enfermedades transmitidas por patógenos zoonóticos, como el virus hanta (familia Hantaviridae, género Orthohantavirus) en roedores silvestres. Este efecto se produce cuando una mayor diversidad de especies disminuye la transmisión de un patógeno. Sin embargo, este fenómeno ha sido analizado, en general, solo utilizando la riqueza/ diversidad de especies (diversidad taxonómica) y se ha prestado poca atención a otras medidas de diversidad biológica, como la diversidad funcional y filogenética. En esta Memoria el objetivo fue incorporar estas medidas de diversidad para analizar su relación con la prevalencia de anticuerpos contra un hantavirus presente en Chile y el sur de Argentina; el virus Andes, cuyo reservorio es el roedor *Oligoryzomys longicaudatus*. Para ello, se hizo una recopilación de literatura de estudios sobre virus Andes en roedores y se analizó la asociación entre seropositividad de virus Andes con diversas medidas de diversidad taxonómica, funcional y filogenética, mediante modelos lineales generalizados binomiales. Se pudo extraer información de 131 sitios donde se obtuvo datos de los ensambles de roedores. De todas las variables analizadas, solamente la riqueza de especies y el índice de media ponderada de la comunidad para el tamaño corporal arrojaron asociaciones estadísticamente significativas. La seropositividad de virus Andes tiende a aumentar significativamente a medida que disminuye la riqueza taxonómica de roedores y a medida que aumenta el promedio de tamaños corporales en el ensamble de roedores. Estos resultados confirman un efecto de dilución en el caso de la riqueza de especies y, por otro lado, sugieren que, a un mayor promedio de masa corporal del ensamble asociado a especies de mayor tamaño, aumenta la transmisión de virus Andes en los reservorios, posiblemente relacionado a efectos conductuales y/o fisiológicos que pueden producir las especies mayores y más agresivas sobre *O. longicaudatus*. Estudios futuros son necesarios para seguir avanzando en el conocimiento de esta relación y los mecanismos que subyacen el efecto de las distintas dimensiones de diversidad sobre la transmisión de patógenos.

**Palabras clave:** *Ensamble, Efecto de dilución, Diversidad taxonómica, Diversidad funcional, Diversidad filogenética, Virus Hanta.*

## **ABSTRACT**

The dilution effect has been described as a phenomenon that occurs in certain diseases transmitted by zoonotic pathogens, such as the hantavirus (family Hantaviridae, genus Orthohantavirus) in wild rodents. This effect occurs when higher species diversity decreases the transmission of a pathogen. However, this phenomenon has generally been analyzed only using species richness/diversity (taxonomic diversity) and little attention has been paid to other measures of biological diversity, such as functional and phylogenetic diversity. In this study, the objective was to incorporate these diversity measures to analyze their relationship with the prevalence of antibodies against a hantavirus present in Chile and southern Argentina; the Andes virus, whose reservoir is the rodent *Oligoryzomys longicaudatus*. To this end, a literature review of Andes virus studies in rodents was compiled and the association between Andes virus seropositivity with various measures of taxonomic, functional, and phylogenetic diversity were analyzed using binomial generalized linear models. Information from 131 sites were retrieved and data on rodent assemblages was obtained. Of all the variables analyzed, only species richness and the weighted mean community index for body size showed statistically significant associations. Andes virus seropositivity increases significantly when rodent taxonomic richness decreases, and when diversity of body sizes in the rodent assemblage increases. These results confirm a dilution effect in the case of species richness, and that at a higher average body mass of the assemblage associated with larger species, the transmission of Andes virus increases in the reservoirs, possibly related to behavioral and/or physiological effects that the larger and more aggressive species can produce on *O. longicaudatus*. Future studies are needed to further advance our understanding of this relationship and the mechanisms underlying the effect of different dimensions of diversity on pathogen transmission.

**Keywords:** *Assemblage, Dilution effect, Taxonomic diversity, Functional diversity, Phylogenetic diversity, Hanta virus.*

## INTRODUCCIÓN

Los hantavirus (familia Hantaviridae, género *Orthohantavirus*) son patógenos zoonóticos transmitidos por roedores y ampliamente distribuidos en el mundo (Milholland *et al.*, 2018). Producen dos síndromes diferentes en el ser humano: el síndrome renal de fiebre hemorrágica distribuido en Asia y Europa, y el síndrome cardiopulmonar por hantavirus (SCPH) en América (Jonsson *et al.*, 2010).

El aumento de la prevalencia de hantavirus en los roedores hospederos está asociado a un mayor riesgo de infección en humanos (Calisher *et al.*, 2011). Por lo tanto, es importante conocer los factores ecológicos que desencadenan el aumento de la transmisión y prevalencia de hantavirus en los roedores. Se ha reportado que la prevalencia de hantavirus y la abundancia de roedores infectados está asociada a diversos factores tales como el clima, la estructura del paisaje, alteración del hábitat y la composición y estructura de los ensamblajes de roedores (Khalil *et al.*, 2014; Rubio *et al.*, 2019).

En diversos estudios sobre hantavirus se ha reportado que los ambientes con mayor riqueza o diversidad taxonómica de roedores presentan una menor prevalencia de hantavirus (Khalil *et al.*, 2014). Esto sugiere que en muchos casos actúa el efecto de dilución, fenómeno que se produce cuando una mayor diversidad de especies disminuye la transmisión de patógenos (Keesing *et al.*, 2006). Sin embargo, el efecto de dilución en hantavirus no sería un fenómeno generalizado (Vadell *et al.*, 2020).

Recientemente, en los estudios acerca del rol de la biodiversidad sobre la transmisión de patógenos, se han incorporado medidas de diversidad que incorporan la relación evolutiva de las especies dentro de la comunidad (diversidad filogenética), y los rasgos de las especies presentes en una comunidad que afectan una determinada función (diversidad funcional) (Violle *et al.*, 2007; Chen y Zhou 2015; Parker *et al.*, 2015). Hasta la fecha, la diversidad filogenética ha sido incorporada en al menos un estudio de hantavirus (Millholland *et al.*, 2019), pero la diversidad funcional no ha sido evaluada para estos patógenos.

En Sudamérica, el agente etiológico más predominante del SCPH es el virus Andes u orthohantavirus de los Andes (ANDV), que tiene como principal reservorio al ratón colilargo (*Oligoryzomys longicaudatus*), el cual se distribuye en Chile y el sur de Argentina (Torres-

Pérez *et al.*, 2019). Para este hantavirus, la asociación entre la diversidad de ensamblajes de roedores y la prevalencia de infección no ha sido estudiada utilizando distintas dimensiones de la diversidad (taxonómica, funcional y filogenética), por lo que en esta Memoria de Título se analizará esta asociación, utilizando información extraída de la literatura sobre estudios de ANDV en roedores de Chile y Argentina.

## REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

### Virus Hanta

Los virus ARN representan un grupo importante de patógenos emergentes que afectan a humanos, incluidos varios virus que presentan como reservorios a los animales (Torres-Pérez *et al.*, 2019). Unos de los patógenos zoonóticos más ampliamente distribuidos son los Hantavirus, los cuales se encuentran en todos los continentes, excepto la Antártica (Jonsson *et al.*, 2010). Los hantavirus pertenecen al orden Bunyavirinae, familia Hantaviridae, género *Orthohantavirus* (Milholland *et al.*, 2018). Se replican en el citoplasma de las células hospederas y se componen de una envoltura lipídica esférica, cuatro proteínas virales y el genoma de ARN monocatenario de sentido negativo con tres segmentos (Jonsson *et al.*, 2010). Actualmente, se describen 60 *Orthohantavirus* reconocidos oficialmente por el Comité Internacional de Taxonomía de Virus. De éstos, al menos 22 son patógenos para los humanos (Milholland *et al.*, 2018).

La infección en el humano ocurre por la inhalación de partículas del virus, provenientes de la orina o excretas de roedores infectados. Esta infección puede producir dos enfermedades en el ser humano, las cuales se encuentran separadas según su distribución geográfica; la fiebre hemorrágica con síndrome renal, distribuida en Asia y Europa, y el síndrome cardiopulmonar por virus Hanta (SCPH), causado por los hantavirus distribuidos en América. Los principales virus en Europa y Asia que causan enfermedad son los virus Hantaan, Dobrava, Puumala y Seoul. En América, son el virus Andes, Sin Nombre y Laguna Negra (Jonsson *et al.*, 2010).

### Virus Andes

En Sudamérica, el mayor agente etiológico de SCPH corresponde al Andes Orthohantavirus o virus Andes linaje sur (ANDV) (Jonsson *et al.*, 2010; Torres-Pérez *et al.*, 2019). Este virus se distribuye en Chile y el sur de Argentina, y su reservorio principal es el roedor sigmodontino, *Oligoryzomys longicaudatus* (ratón colilargo) (Cricetidae) (Torres-Pérez *et al.*, 2019). *Oligoryzomys longicaudatus* es un roedor de tamaño pequeño y posee una cola notoriamente más larga que la longitud cabeza-cuerpo. Se distribuye desde el valle de Copiapó hasta aproximadamente los 50°S, hasta los Campos de Hielo Sur en Chile, y desde los 36°S hasta los 51° S sobre la ladera oriental de Los Andes, hasta la Estepa patagónica en

Argentina (Conicet, 2017). Habita una gran variedad de ambientes y presenta mayor abundancia en bosques templados y la Patagonia, con mayor preferencia por hábitats húmedos cerca de ríos y fuentes de agua. Se alimenta de frutos, semillas, hongos y artrópodos (Spotorno *et al.*, 2000). Además, se han documentado otros hospederos como *Abrothrix hirta* y *Abrothrix olivaceus*, pero se desconoce su rol en el mantenimiento y transmisión de ANDV (Torres-Pérez *et al.*, 2019). Estas especies coexisten con *O. longicaudatus* a lo largo de la mayor parte de su rango de distribución.

Los casos de SCPH en Chile se distribuyen en 11 regiones, desde la Región de Coquimbo hasta la Región de Aysén (MINSAL, 2019). Aunque se han reportado infecciones en humanos en una variedad de entornos, un mayor número de casos de SCPH tienden a estar asociados con personas que viven, trabajan o visitan áreas rurales donde se encuentra el ratón colilargo (Torres-Pérez *et al.*, 2019). Su tasa de letalidad se encuentra cercana a un 35% desde que se registraron los primeros casos en 1995 (MINSAL, 2019).

### **Roedores y hantavirus**

Los principales reservorios naturales de los hantavirus son los roedores, siendo los múridos (orden *Rodentia*; familia *Muridae*; subfamilias *Murinae*, *Arvicolinae* y *Sigmodontinae*), los reservorios más comunes (Jonsson *et al.*, 2010; Milholland *et al.*, 2018). Cada hantavirus está asociado a una o pocas especies de roedores que actúan como reservorios específicos en una región geográfica determinada (Jonsson *et al.*, 2010). Actualmente se han reconocido sobre mil especies de roedores asociados a diferentes hantavirus (Milholland *et al.*, 2018).

Los hantavirus se transmiten entre sus hospederos silvestres de forma horizontal y a través de la inhalación del virus en forma de aerosol liberado al medio ambiente, desde la saliva, la orina y las heces. También se transmiten durante el contacto intenso mediante mordeduras, acicalamiento y al compartir recursos alimenticios (Vadell *et al.*, 2020). En los hantavirus de América, la evidencia indica que el modo de transmisión más común entre roedores sería principalmente por contacto directo (Padula *et al.*, 2004).

### **Rol de la diversidad de especies hospederas en la transmisión de hantavirus**

En diversos estudios sobre hantavirus de Europa (virus Puumala) y América (e.g. virus Choclo y Sin nombre), se ha reportado que los ensambles en ambientes con mayor riqueza o diversidad taxonómica de roedores presentan una menor prevalencia de hantavirus (Suzán *et*

*al.*, 2009; Khalil *et al.*, 2014; Luis *et al.*, 2018). Esto sugiere que en muchos casos actúa el efecto de dilución, fenómeno que se produce cuando una mayor diversidad de especies disminuye la transmisión de patógenos (Keesing *et al.*, 2006).

El efecto de dilución en hantavirus se puede dar debido a que dentro de un ensamble de roedores existen especies competentes (i.e. alta habilidad para obtener y transmitir un patógeno) y otras especies poco o no competentes para la transmisión de hantavirus. Las especies no competentes pueden tener un rol importante en modular la transmisión de hantavirus en un ensamble de roedores, ya sea a través de la disminución de las frecuencias de encuentros entre individuos competentes, o a través de la regulación de las abundancias de las especies más competentes para hantavirus (Suzán *et al.*, 2009; Rubio *et al.*, 2017; Luis *et al.*, 2018). Además, la evidencia indica que generalmente cuando hay pérdida de especies de roedores en ambientes perturbados por actividades antrópicas (e.g. fragmentación de hábitat, cambios de uso de suelo), las especies que se pierden tienden a ser los hospederos menos competentes, mientras que las especies más competentes para hantavirus se mantienen en esos ambientes más empobrecidos en diversidad de especies (Rubio *et al.*, 2014).

La generalidad del efecto de dilución en diversos ambientes y patógenos es un tema actualmente en debate (Rohr *et al.*, 2019). Con respecto a hantavirus, un estudio reciente indica que no sería un fenómeno generalizado a nivel mundial (Vadell *et al.*, 2020).

A pesar de lo mencionado anteriormente, se debe tener en cuenta que la biodiversidad es un concepto que abarca no sólo la riqueza y diversidad de especies a nivel taxonómico, sino también abarca aspectos de función ecosistémica e historia evolutiva de las especies (Safi *et al.*, 2011). Con respecto a la relación entre la diversidad de especies y la transmisión de patógenos, la gran mayoría de los estudios se han centrado en la diversidad taxonómica, y hasta ahora se ha prestado poca atención a otras dimensiones de la diversidad biológica, tales como la diversidad filogenética y la diversidad funcional.

La diversidad funcional abarca la diversidad de rasgos funcionales de las especies presentes en una comunidad, considerando los rasgos que afectan una determinada función. Se define como rasgos a aquellas características morfológicas, fisiológicas, fenológicas y de comportamiento que tienen influencia sobre el rendimiento de los individuos y que se encuentran ligadas a funciones ecosistémicas (Violle *et al.*, 2007; Safi *et al.*, 2011)

Recientemente se ha sugerido la inclusión de la diversidad funcional para el estudio de la relación entre diversidad hospederos y transmisión de patógenos (Chen y Zhou, 2015; Parker *et al.*, 2015). Generalmente cuando se pierden especies por actividades humanas en un ambiente (e.g. actividades silvoagropecuarias), las especies que persisten en estos ambientes perturbados son las especies con rasgos de historia vida rápido, por ejemplo, temprana edad de maduración, gran tamaño de camada, (Gibb *et al.*, 2020; Mendoza *et al.*, 2020) y generalmente, en ambientes fragmentados, las especies que persisten suelen ser las de menor tamaño corporal (Keinath *et al.*, 2017). Estas especies invierten más energía en crecer y paralelamente menos energía para la defensa contra infecciones (Previtali *et al.*, 2012). Por lo tanto, en muchos casos estas especies presentan una alta capacidad reservoria para ciertos patógenos (Plourde *et al.*, 2017; Han *et al.*, 2020). Es por ello que incluir estas variables y características dentro del contexto de diversidad funcional y transmisión de patógenos es importante.

Adicionalmente, se describe la diversidad filogenética como una medida que evalúa las relaciones evolutivas de las especies presentes en una comunidad, a través de su filogenia (Safi *et al.*, 2011). Con respecto a la transmisión de patógenos, las especies reservorias más emparentadas filogenéticamente entre si tienden a compartir un mayor número de patógenos (Alberdy *et al.*, 2020). Estudios recientes plantean que ensamblajes con mayor diversidad filogenética tienden a tener una menor prevalencia de hantavirus (Milholland *et al.*, 2019). Es por esto que se sugiere que la estructura de los ensamblajes de roedores y la relación filogenética entre las especies hospederas son fuertes impulsores para el mantenimiento y la propagación de las infecciones por hantavirus (Milholland *et al.*, 2019). Sin embargo, la diversidad filogenética y la diversidad funcional de hospederos se han utilizado escasamente en estudios sobre hantavirus.

La presente Memoria de Título pretende evaluar la asociación entre la prevalencia de ANDV en ensamblajes de roedores, mediante la incorporación de distintas medidas de diversidad (taxonómica, filogenética y funcional), con el objetivo de determinar las implicancias que éstas pueden tener en la transmisión de ANDV en ensamblajes de roedores de Chile y Argentina.

## **OBJETIVO GENERAL**

Evaluar la asociación entre la seroprevalencia de virus Andes con distintas medidas de diversidad de ensamblajes de roedores en Chile y el sur de Argentina.

## **OBJETIVOS ESPECÍFICOS**

Determinar la relación que existe entre la seroprevalencia de virus Andes y la diversidad taxonómica de ensamblajes de roedores.

Determinar la relación que existe entre la seroprevalencia de virus Andes con la diversidad filogenética de ensamblajes de roedores.

Determinar la relación que existe entre la seroprevalencia de virus Andes con la diversidad funcional de ensamblajes de roedores.

## **MATERIALES Y MÉTODOS**

### **Recopilación de datos**

Se recopilaron publicaciones sobre estudios acerca de roedores y seroprevalencia de virus Andes en Chile y el sur de Argentina. Para ello, se realizó una búsqueda bibliográfica en la base de datos Web of Science, con los siguientes términos: “hantavirus” OR “Andes virus” AND “rodent” OR “small mammal” AND Chile OR Argentina).

Para la selección de artículos, se usaron algunos de los criterios de selección de datos utilizados en Milholland *et al.* (2019) y Vadell *et al.* (2020). En particular, que cada sitio de muestreo presente tenga un área de trampeo igual o menor a 5km<sup>2</sup>, con un esfuerzo de captura de roedores de al menos 200 noches/trampa, utilizando trampas tipo Sherman. Para la recopilación de datos, se incluyeron sólo los sitios que contaban con identidad geográfica (ubicación política, latitud y longitud), abundancia e identidad de cada especie capturada, además del número de individuos seropositivos, utilizando pruebas serológicas que detecten anticuerpos inmunoglobulina G (IgG) reactivos contra la proteína N de hantavirus. En estudios ecológicos sobre hantavirus, generalmente se utiliza la detección de anticuerpos como indicador de infección, ya que los hantavirus producen una infección crónica en los roedores reservorios (Clay *et al.*, 2009).

Una vez obtenida la selección de artículos, se compiló la siguiente información para cada uno de ellos: seropositividad de cada individuo de la especie *O. longicaudatus*, número de especies e individuos en cada sitio de muestreo, cantidad de noches de muestreo (noches/trampa) o esfuerzo de captura, además del tipo de hábitat en cada sitio de muestreo. Para esto último, la información se obtuvo según lo indicado en cada artículo, y en aquellos que no contaban con este dato, se obtuvo mediante la búsqueda de las coordenadas en Google Earth. Finalmente, se definieron 4 tipos de hábitats: bosque nativo, cultivo agrícola, plantación forestal y área peridoméstica, los cuales se incorporaron en el estudio debido a que los distintos hábitats puede tener un efecto en la transmisión del virus (Khalil *et al.*, 2014).

### **Análisis de riqueza y abundancia del ensamble de roedores**

Con los datos obtenidos en la búsqueda bibliográfica, se estimó: a) la riqueza de especies por cada sitio de muestreo, que corresponde al número de especies diferentes en una comunidad,

b) abundancia relativa de *O. longicaudatus*, como medida estandarizada de la abundancia de la especie *O. longicaudatus* por cada sitio de muestreo, y por último c) abundancia total estandarizada en noches-trampa, que corresponde a la abundancia de roedores de todas las especies en cada sitio de muestreo dividido en la cantidad de noches trampa (esfuerzo de captura).

### **Análisis de diversidad taxonómica**

Con los datos obtenidos en la búsqueda de literatura, se estimó la diversidad taxonómica del ensamble de roedores, utilizando los siguientes índices: a) Índice de Shannon-Wiener (H), el cual es una medida de la probabilidad de que un individuo escogido al azar de una muestra pertenezca a cierta especie, asumiendo que todas las especies están representadas en la muestra y evaluando la equidad con la que se presentan; b) Índice de Simpson, el cual demuestra la probabilidad de que dos individuos tomados al azar de una muestra sean de la misma especie, influenciado fuertemente por las especies más dominantes. Por último, c) Índice de equidad de Pielou, el cual mide la proporción de la diversidad observada con relación a la máxima diversidad esperada (Moreno, 2001).

Los análisis de diversidad taxonómica fueron realizados con el programa PAST v.3.01, utilizando los datos de abundancia de especies disponibles en el Anexo N°1.

### **Análisis de diversidad funcional**

Para evaluar la diversidad funcional, se seleccionaron rasgos relacionados con la capacidad de infección de las especies (Han *et al.*, 2020); a) Rasgos de historia de vida: Tamaño de la camada, número de camadas por año, edad de madurez sexual. b) Rasgos ecológicos: amplitud dietaria, nivel trófico y ámbito de hogar, y c) Rasgos morfológicos: Masa corporal. Estos datos fueron extraídos desde la base de datos PanTHERIA, la cual es una recopilación de datos sobre rasgos ecológicos, geográficos y de historia de vida de mamíferos (Jones *et al.*, 2009), disponibles públicamente y extraídos directamente desde el sitio web (<https://ecologicaldata.org/wiki/pantheria>). Se escogieron rasgos cuantitativos y cualitativos los cuales se encuentran descritos en el Anexo N°2.

Estos rasgos nos permiten evaluar la diversidad funcional mediante el uso de diversos índices que incluyen rasgos múltiples e índices que incluyen rasgos únicos. A continuación, se especifican los tres índices basados en rasgos múltiples que se utilizaron: a) Índice de riqueza funcional (FRic), que representa la cantidad de espacio funcional que ocupa un conjunto de especies (Mouchet *et al.*, 2010), b) Uniformidad funcional (FEve), descrita como la frecuencia de distribución de las abundancias de especies en el espacio de rasgos funcionales, y c) Dispersión funcional (FDis), que se define como la distancia media en el espacio de rasgos multidimensionales de especies individuales al centroide de todas las especies (Laliberté y Legendré, 2010).

Estos índices de diversidad funcional fueron escogidos porque consideran las abundancias de las especies que componen los ensamblajes (Anexo N°1) y permiten incluir variados atributos/rasgos funcionales. Los valores de rasgos funcionales por cada una de las especies se encuentran en el Anexo N°3.

Para la evaluación de índices basados en rasgos únicos se escogió el índice Media ponderada de la comunidad (CWM), la cual es una medida que representa el valor esperado de un rasgo en una muestra. Se seleccionaron solo los 3 rasgos más significativos para la capacidad de infección de especies, dos rasgos ecológicos: Amplitud dietaria y Nivel trófico y un rasgo morfológico: Masa corporal. Todos estos análisis de diversidad funcional fueron realizados con la paquetería FD de R.

### **Análisis de diversidad filogenética**

Para el análisis de la diversidad filogenética, se utilizó el Índice de Faith, el cual evalúa la suma de las longitudes de rama que conectan a todos los pares de especies dentro de una comunidad, a lo largo de una filogenia (Faith, 1992). Para ello, se utilizaron los datos de presencia de especies por cada sitio muestreado (Anexo N° 4) junto con los datos de genes de ADN de cada especie de roedor (Upham *et al.*, 2019). Esta información se obtuvo desde el sitio web Vertlife.org (<http://vertlife.org/phylosubsets/>), la cual es una base de datos que recopila información a nivel de especie sobre atributos evolutivos y ecológicos clave.

Los análisis de diversidad filogenética fueron realizados con la paquetería “Picante”, “TidyR” y “Tidyverse” del programa R.

### **Análisis de datos**

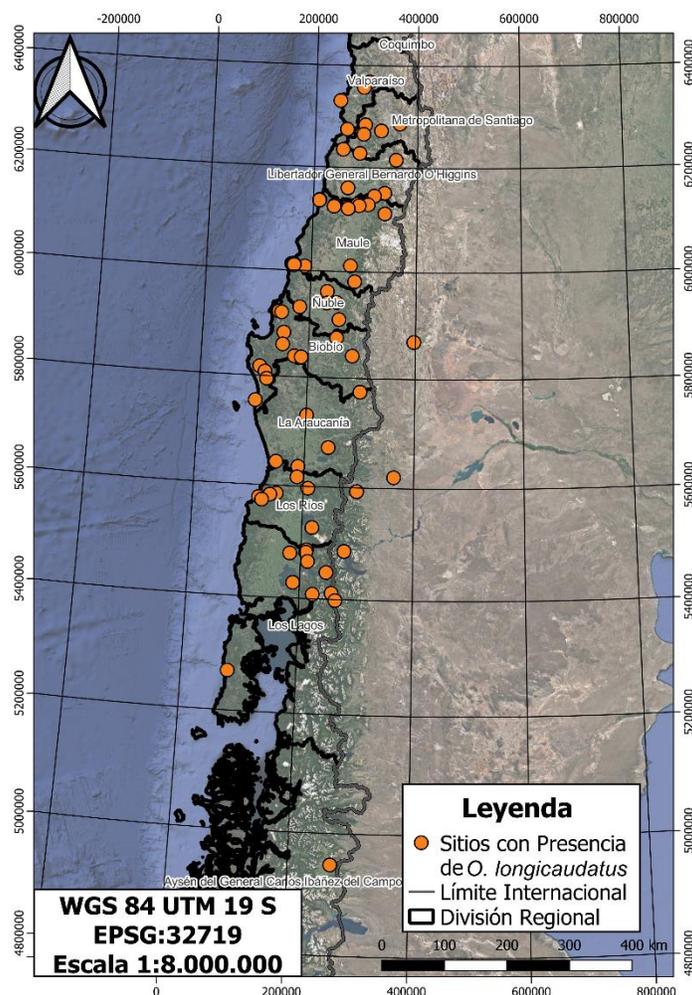
Para identificar las variables que pudieran explicar la seroprevalencia de Andes virus y cumplir con los tres objetivos específicos, se utilizaron modelos lineales generalizados (MLG) con distribución binomial con función de vínculo logit. Como variable dependiente se utilizó el resultado binario de seropositividad de cada individuo de la especie *O. longicaudatus* (0= seronegativo, 1= seropositivo). Las variables explicativas para analizar fueron todos los índices de diversidad de especies (taxonómica, funcional y filogenética), los índices de riqueza y abundancia del ensamble (riqueza de especies, abundancia relativa de *O. longicaudatus* y abundancia total estandarizada), y el tipo de hábitat.

El primer paso fue realizar MLG univariados por cada variable explicativa. Las variables que presentaron un valor  $p < 0.1$  en los modelos, fueron elegidas para realizar MLG multivariados. Antes de llevar a cabo los modelos multivariados, se examinaron las variables explicativas continuas en busca de colinealidad. Para ello, se realizó un análisis de correlación de Spearman para eliminar variables que estuvieran altamente correlacionadas entre sí ( $r > 0,8$ ). Para cada modelo multivariado se calculó el criterio de Información de Akaike ajustado al tamaño de la muestra (AICc). Los mejores modelos se basaron en los valores AICc más bajos (Burnham y Anderson, 2004).

Los MLGs se realizaron con las paqueterías “Tidyverse”, “MuMIn” y “Titanic” en el programa R.

## RESULTADOS

La búsqueda bibliográfica nos permitió incluir 3 artículos publicados durante los años 2001 y 2018 que satisfacían los criterios de selección de artículos (Piudo *et al.*, 2005; Rubio *et al.*, 2019; Torres-Pérez *et al.*, 2019). Estos artículos comprendían en su totalidad 131 sitios o ensambles de roedores distintos, distribuidos entre Chile y el sur de Argentina, desde Hijuelas, Valparaíso (-32.812, -71.089) hasta Cerro Negro, Coyhaique (-45.583, -71.089) en Chile, y desde Chos Malal (-37.320, -70.160), hasta Valle Los Alamos, Neuquén (-38.572, -68.024) en Argentina. Los ensambles de roedores se encontraron en plantaciones forestales (49 sitios), zonas peridomésticas (25 sitios), cultivos agrícolas (12 sitios) y hábitat nativo (45 sitios).



**Figura 1.** Mapa de distribución de sitios (131) con presencia de la especie *O. longicaudatus* (puntos naranjos) en un periodo de 17 años (2001-2018) basado en artículos realizados en Chile y el sur de Argentina.

Los sitios seleccionados contaban con un total de 1149 individuos de la especie *O. longicaudatus*, variando su abundancia entre los distintos ensambles de roedores. En total fueron 66 individuos *O. longicaudatus* seropositivos a virus Andes, resultando en una seroprevalencia de 5,7%.

Con respecto a la composición de roedores, éstos pertenecieron a tres familias: Cricetidae, Octodontidae y Muridae, pertenecientes a ocho géneros y 16 especies distintas: Ratón de pelo largo (*Abrothrix longipilis*), Ratón oliváceo (*Abrothrix olivaceus*), Ratón negruzco (*Abrothrix sanborni*), Ratón sedoso de Mann (*Abrothrix manni*), Ratón orejudo austral (*Loxodontomys micropus*), Ratón colilargo (*Oligoryzomys longicaudatus*), Orejudo de darwin (*Phyllotis darwini*), Ratón patagónico (*Akodon iniscatus*), Rata sedosa (*Eligmodontia typus*), Rata arborícola chilena (*Irenomys tarsalis*), Degú de brigdes (*Octodon bridgesi*), Ratón de hocico amarillo (*Abrothrix xanthorhinus*) y Ratón lanoso (*Abrothrix hirta*), descritas como especies nativas de Chile y Argentina. Las especies introducidas fueron el Ratón doméstico (*Mus musculus*), Rata gris (*Rattus norvegicus*) y Rata negra (*Rattus rattus*).

La abundancia bruta de roedores varió considerablemente entre 3 y 84, presentando un promedio de 27 individuos. Los valores de la abundancia estandarizada y la abundancia relativa de *O. longicaudatus* se presentan en las Figuras 1 y 2 del Anexo N°5.

### **Diversidad taxonómica**

Los sitios presentaron distintos niveles de riqueza y diversidad de especies. En promedio, la riqueza fue de 4 especies, con sitios que presentaban un máximo de 6 especies y un mínimo de 2 especies (Figura 3; Anexo N°5).

Los valores del índice de Shannon-Wiener (H) variaron entre 0,1 y 1,6 (Figura 4; Anexo N°5), mostrando una gran heterogeneidad de valores entre sitios, y alcanzando un promedio de 0,92. De igual modo, los valores del índice de Simpson variaron entre 0,1 y 0,8, con un promedio de 0,51 por cada sitio (Figura 5; Anexo N°5). Por último, los valores del índice de equidad por cada sitio estudiado estuvieron entre 0,2 y 1, con un promedio de 0,72 (Figura 6; Anexo N°5).

## Diversidad funcional

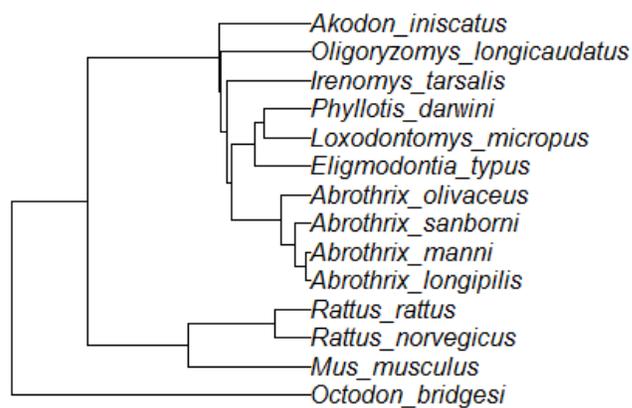
*Índices basados en rasgos múltiples:* La Dispersión funcional (FDis) varió entre 0,46 y 3,2, con un promedio de 1,7 (Figura 7; Anexo N°5), mientras que el Índice de Uniformidad funcional (FEve) fluctuó entre 0,42 y 0,9, con un promedio de 0,78 (Figura 8; Anexo N°5). Y, por último, el Índice de Riqueza funcional (FRic) tuvo una mayor variación, entre 0,23 y 10,9, con un promedio de 3,35 por cada ensamble de roedores (Figura 9; Anexo N°5).

La especie *Abrothrix manni* no pudo ser considerada dentro del análisis de diversidad funcional debido a que no se contaba con los datos de rasgos funcionales en la base de datos PanTHERIA. Tampoco pudo ser considerada la especie *Abrothrix xantorhinus*. debido a que se encontraba en sitios con abundancia < 3, siendo insuficiente para el análisis en diversidad funcional.

Con respecto a los *índices basados en rasgos únicos*, el indicador Nivel trófico tuvo valores entre 1,23 en sitios que contaban con la presencia de las especies *O. longicaudatus*, *A. xantorhinus* y *E. typus* y 2,5 en sitios con las especies *O. longicaudatus*, *M. musculus* y *R. rattus*. El promedio fue 1,9 (Figura 10, Anexo N°5). La Amplitud dietaria, a diferencia del Nivel trófico, fue muy variable, con valores entre 1,58 y 6,9, y un promedio de 5,4 por cada sitio analizado. El menor valor se encontró en un sitio con la presencia de las especies *O. longicaudatus*, *M. musculus* y *R. norvegicus*, y el mayor valor en sitios con la presencia de las especies *A. longipilis*, *O. longicaudatus*, *A. olivaceus*, *P. darwini* y *R. rattus* (Figura 11, Anexo N°5). Por último, la Masa corporal, tuvo un rango entre 2,9 con la presencia de *O. longicaudatus*, *P. darwini*, *A. xanturhinus* y *E. typus*, y 5 con las especies *O. longicaudatus* y *R. norvegicus*. El promedio fue de 3,5 por cada sitio analizado (Figura 12; Anexo N°5).

## Diversidad filogenética

Para este análisis se pudo incorporar a todas las especies de roedores (Figura 2), excepto a *Abrothrix xantorhinus* debido a que no se encontraban sus caracteres en la base de datos.



**Figura 2.** Árbol filogenético de especies presentes en los sitios incluidos en el estudio. Para la clasificación se utilizan secuencias génicas de ADN de cada una de las especies.

Los valores del índice de Faith variaron entre sitios, rondando entre 50 y 225, con un promedio de 127 (Figura 13, Anexo N°5). El mayor valor se encontró en un sitio que incluía las especies *A. longipilis*, *O. longicaudatus*, *A. olivaceus*, *P. darwini*, *R. rattus* y *O. bridgesi*. Y el menor valor se registró en sitios que contaban con la presencia de entre 2 a 3 especies de roedores, entre los cuales se encontraron: *A. longipilis*, *O. longicaudatus*, *A. olivaceus*, *A. hirta*, *L. micropus*.

## Relación entre diversidad de ensamblajes de roedores y seroprevalencia de virus Andes

Se realizaron 14 modelos lineales generalizados (MLGs) univariados (Tabla 1), y de acuerdo con los criterios mencionados previamente, las variables que se seleccionaron para los MLGs multivariados fueron riqueza de especies, Índice de Pielou y CWM de masa corporal (Tabla 1). Las tres variables seleccionadas no presentaron una alta correlación (Tabla 2), por lo que todas se mantuvieron para los análisis posteriores.

**Tabla 1.** Modelos lineales generalizados binomiales univariados. Las variables seleccionadas para los análisis multivariados se encuentran destacadas en negrita.

<b>Variable</b>	<b>Coefficiente</b>	<b>Error Estándar</b>	<b>Valor Z</b>	<b>Valor P</b>
Abundancia relativa <i>O. l</i>	0,07	0,55	0,13	0,89
Abundancia estandarizada	0,11	2,91	0,04	0,97
Riqueza funcional (FRic)	0,03	0,05	0,60	0,55
Dispersión funcional (FDis)	0,22	0,30	0,73	0,47
Uniformidad funcional (FEve)	-0,95	0,89	-1,07	0,28
CWM nivel trófico	-1,80	1,34	-1,34	0,18
CWM amplitud dietaria	-0,21	0,16	-1,32	0,19
<b>CWM masa corporal</b>	<b>1,69</b>	<b>0,46</b>	<b>3,69</b>	<b>&lt;0,01</b>
Índice de Shannon	-0,23	0,54	-0,43	0,67
<b>Índice de Pielou</b>	<b>1,73</b>	<b>0,84</b>	<b>2,06</b>	<b>0,04</b>
Índice de Simpson	0,27	1,03	0,26	0,79
<b>Riqueza de especies</b>	<b>-0,22</b>	<b>0,13</b>	<b>-1,68</b>	<b>0,09</b>
Índice de Faith	< -0,01	< -0,01	-0,58	0,56
Hábitat nativo	11,18	535,41	0,02	0,98
Hábitat agrícola	10,70	535,41	0,02	0,98
Hábitat forestal	10,16	535,41	0,02	0,99
Hábitat peridoméstico	10,56	535,41	0,02	0,98

**Tabla 2.** Coeficientes de correlación (r) según análisis de correlación de Spearman entre las tres variables independientes seleccionadas. CWM\_MC = Media ponderada de la comunidad de masa corporal; Equidad= Índice de equidad de Pielou.

	<b>Riqueza</b>	<b>Equidad</b>	<b>CWM_MC</b>
<b>Riqueza</b>	1	-0,44	0,26
<b>Equidad</b>	-0,44	1	0,29
<b>CWM_MC</b>	0,27	0,29	1

### Selección del modelo

De acuerdo con el criterio de información de Akaike (AIC), dos MLGs multivariados fueron los mejores modelos ya que obtuvieron una diferencia menor de puntos AIC ( $< 2$ ) (Burnham y Anderson, 2004). Ambos modelos incluyeron dos o las tres variables independientes analizadas (Tabla 3).

**Tabla 3.** Selección del modelo lineal generalizado. Enumeración de los modelos de forma decreciente según su valor de AIC. Riq= Riqueza de especies; Masa corporal= Media ponderada de la comunidad (CWM) de masa corporal; Equidad = Índice de equidad de Pielou.

	<b>df</b>	<b>logLik</b>	<b>AICc</b>	<b>Delta AICc</b>	<b>Peso</b>
Riq + Masa corporal	3	-244,10	494,2	0,00	0,57
Riq + Masa corporal + Equidad	7	-244,08	496,2	1,95	0,22
Equidad + Masa corporal	3	-245,74	497,5	3,29	0,11

Ambos modelos seleccionados presentaron una marcada significancia estadística para la variable Media Ponderada de la Comunidad (CWM) de masa corporal (Tabla 4 y Tabla 5). A medida que el promedio de la masa corporal del ensamble de roedores es mayor, aumenta la probabilidad de seropositividad de virus Andes en la especie reservoria *O. longicaudatus* (Figura 4). Por otro lado, la riqueza de especies solo fue estadísticamente significativa en el primer modelo (Tabla 4). Según estos resultados, a mayor riqueza de especies, menor es la seroprevalencia (Figura 4). A pesar de ello, el coeficiente de regresión en la Tabla 4 indica que la relación no es tan alta, a pesar de su significancia estadística. Esto también se ilustra en la Figura 4.

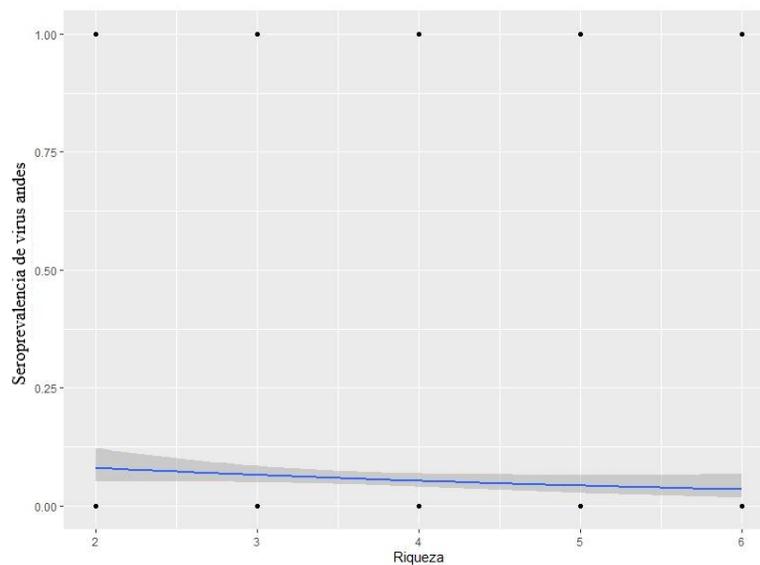
El segundo modelo incluyó el índice de equidad, pero este no fue significativo (Tabla 5).

**Tabla 4.** MLG con menor valor de AIC, que incluye 2 variables: Riqueza de especies y Media ponderada de la comunidad (CWM) de masa corporal. Significancia estadística  $\leq 0,05$ .

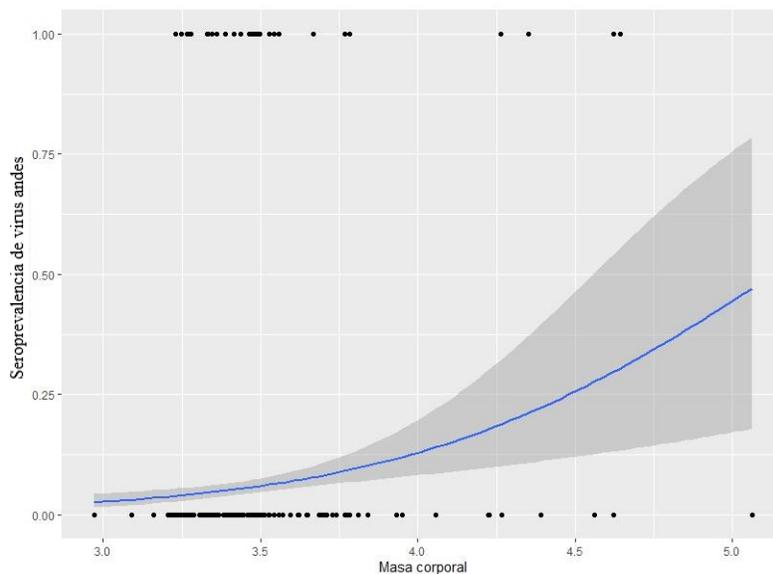
	<b>Coefficiente</b>	<b>Error estándar</b>	<b>Valor Z</b>	<b>Valor P</b>
Intercepto	-8,18	1,60	-5,10	< 0,01
Riqueza	-0,33	0,14	-2,31	0,02
CWM	1,89	0,47	4,06	< 0,01

**Tabla 5.** MLG con segundo menor valor de AIC, que incluye 3 variables: Riqueza de especies, Índice de equidad (equidad), y Media ponderada de la comunidad (CWM) de masa corporal. Significancia estadística  $\leq 0,05$ .

	<b>Coefficiente</b>	<b>Error estándar</b>	<b>Valor Z</b>	<b>Valor P</b>
Intercepto	-8,31	1,69	-4,92	< 0,01
Riqueza	-0,31	0,17	-1,76	0,08
Equidad	0,26	1,06	0,24	0,81
CWM	1,86	0,49	3,73	< 0,01



**Figura 3.** Probabilidad predictiva de la seropositividad de virus Andes en *O. longicaudatus* a medida que aumenta la riqueza de roedores en los ensambles, utilizando el modelo con menor AIC. El área sombreada indica el intervalo de confianza (95%) para la predicción. Los puntos con una probabilidad de seropositividad de 1 representan individuos seropositivos y los puntos con una probabilidad de seropositividad de 0 representan individuos seronegativos.



**Figura 4.** Probabilidad predictiva de la seropositividad de virus Andes en *O. longicaudatus* a medida que aumenta la Media Ponderada de la Comunidad (CWM) de masa corporal del ensamble de roedores, utilizando el modelo con menor AIC. El área sombreada indica el intervalo de confianza (95%) para la predicción. Los puntos con una probabilidad de seropositividad de 1 representan individuos seropositivos y los puntos con una probabilidad de seropositividad de 0 representan individuos seronegativos.

## DISCUSIÓN

La relación entre la diversidad de especies y la transmisión de patógenos ha sido bastante estudiada y aún se reconoce como un tópico muy relevante en el área de la ecología de enfermedades (Rohr *et al.*, 2020; Keesing y Ostfeld, 2021). A medida que avanza la investigación en esta temática, nuevas aproximaciones son exploradas, y una de ellas es el uso de otros índices de diversidad, considerando aspectos funcionales y filogenéticos (Chen y Zhou, 2015; Morris *et al.*, 2016; Huang *et al.*, 2019; Milholland *et al.*, 2019). En ese contexto, esta Memoria de Título usó, además de los índices de diversidad taxonómica, índices de diversidad funcional y filogenética para conocer la relación entre la prevalencia de anticuerpos contra virus Andes y la diversidad de ensamblajes de roedores, lo cual no había sido abordado previamente.

De acuerdo con los resultados utilizando las dimensiones taxonómica, funcional y filogenética de diversidad de roedores, la seropositividad de virus Andes tiende a aumentar significativamente a medida que disminuye la riqueza de roedores y a medida que aumenta la diversidad de tamaños corporales en el ensamblaje de roedores. Con respecto a la primera, esta asociación negativa entre riqueza de especies y prevalencia de Andes virus, si bien no fue tan marcada, sugiere que actúa el efecto de dilución. Resultados similares se han reportado en otros sistemas hantavirus-roedores, por ejemplo, en el sudeste asiático (Blasdell *et al.*, 2011), Europa (Khalil *et al.*, 2016) y Norte América (Clay *et al.*, 2009). Con respecto a otros estudios en virus Andes, Rubio *et al.* (2019) no encontró resultados significativos entre riqueza ni tampoco otros índices de diversidad de especies con la seroprevalencia en roedores de la Región de Maule. Sin embargo, los datos utilizados en esta Memoria incluyeron los datos de Rubio *et al.* (2019), lo que nos puede indicar que esta relación negativa entre riqueza de especies y prevalencia de Andes virus se puede encontrar incorporando un mayor número de sitios analizados que incluyen mayores gradientes de niveles de riqueza de especies. Por otra parte, en Argentina, Puido *et al.* (2011) realizó muestreos en sitios peridomésticos y sitios naturales donde tampoco encontró una asociación significativa entre diversidad de especies (índice de Shannon e índice de equitatividad), similar al resultado de este estudio. Al igual que con la riqueza de especies, distintos índices de diversidad taxonómica se han utilizado para analizar el efecto de dilución y existen resultados contrastantes a nivel global (Eleftheriou, 2021), lo que también ha sido encontrado

en estudios utilizando metaanálisis con datos de diversos ecosistemas y diversos sistemas hantavirus-roedores (Vadell *et al.*, 2020).

Cabe mencionar que la asociación negativa entre riqueza de especies y prevalencia de virus Andes que se encontró en esta Memoria no necesariamente indica una relación causa-efecto, ya que por el tipo de análisis no se puede profundizar en ello (Salkeld y Antolin, 2020). Se sugiere un potencial efecto de dilución, pero es necesario seguir investigando mecanismos subyacentes a esta relación, utilizando, por ejemplo, aproximaciones manipulativas de campo (Suzán *et al.*, 2009). Con este tipo de estudios experimentales se pueden realizar manipulaciones de la riqueza/diversidad de especies y ver el efecto que tiene sobre la tasa de infección. Estos tipos de estudios aún son escasos en la temática del efecto de dilución en distintos sistemas hospederos-patógenos (Keesing y Ostfeld, 2021).

En general la pérdida del efecto de dilución se da en ambientes donde existen perturbaciones humanas en los hábitats o cambios de uso de la tierra (Halliday *et al.*, 2020), donde en muchos casos disminuye la riqueza o diversidad de especies animales (Newbold *et al.*, 2015; Gibb *et al.*, 2020). En los hantavirus en particular, en muchas localidades del mundo se ha visto que estas perturbaciones humanas tienden a aumentar la abundancia de las especies reservorias, mientras que las especies no reservorias tienden a disminuir (Suzán *et al.*, 2009; Blasdel *et al.*, 2011; Rubio *et al.*, 2014; Mendoza *et al.*, 2020). Sin embargo, en algunas localidades donde se distribuye el virus Andes, el ensamble de especies no necesariamente sigue este patrón tan claro. Por un lado, el reservorio principal tiende a disminuir en ambientes antropizados como las plantaciones forestales de pino (Moreira-Arce *et al.*, 2016; Barceló *et al.*, 2021) y la riqueza no necesariamente disminuye en estas plantaciones u otros ambientes como sitios periurbanos (Piudo *et al.*, 2011; Rubio *et al.*, 2019). Por lo tanto, puede ser posible que con el virus Andes el cambio de uso de la tierra no sea una variable predictiva de aumento de la prevalencia en roedores. De hecho, en este estudio la variable hábitat no resultó significativa.

Con respecto a la diversidad funcional, ningún índice utilizando rasgos múltiples tuvo una asociación con la seroprevalencia. Los rasgos que se incluyeron fueron variables que particularmente se asocian a la capacidad reservoria y de transmisión de patógenos en roedores a nivel mundial (Plourde *et al.*, 2017; Han *et al.*, 2020). Para futuros estudios se

podría seguir analizando otros rasgos o realizar modificaciones al número de los rasgos utilizados, por ejemplo, quitando o aumentando rasgos incluidos en los índices de diversidad funcional. Actualmente son pocos los estudios que han utilizado la diversidad funcional en la relación patógenos-hospederos (Chen y Zhou, 2015), por lo que no existen muchas referencias de estudios que ayuden a establecer cuáles son los rasgos más indicados para incluir en esta temática.

El único indicador de la dimensión funcional que resultó ser estadísticamente significativo fue un índice basado en rasgos únicos; la media ponderada de la comunidad (CWM) de masa corporal, demostrando una asociación positiva con la seroprevalencia de virus Andes. A medida que aumenta el promedio de masa corporal del ensamble de roedores, la seropositividad de virus Andes se incrementa en los reservorios. En este caso, un factor que puede ser relevante es que los ensambles donde existe un mayor promedio de masa corporal se incluyen las especies introducidas del género *Rattus* (*R. norvegicus* y *R. rattus*). Estas especies son proporcionalmente mayor y mucho más pesadas que las especies nativas comunes en los ensambles estudiados como *O. longicaudatus*, *A. longipilis*, *A. hirta* y *A. olivaceus*. Se sabe que estas especies introducidas presentan conductas agresivas contra especies nativas (Rubio, datos no publicados), en algunos casos depredando o desplazándolas (Lobos *et al.*, 2005; Shepherd y Ditgen, 2012). Por lo tanto, una hipótesis es que estas especies de mayor tamaño pueden generar un efecto conductual en los reservorios de virus Andes, por ejemplo, aumentando sus movimientos para eludir a estos roedores y/o generando una mayor agregación de individuos en ciertos lugares, lo que aumentaría la probabilidad de contactos directos entre reservorios. Esta hipótesis también se ha postulado para el virus Sin Nombre, un hantavirus de Norte América. Clay *et al.* (2009) indica que la presencia de las ratas canguro (*Dipodomys* spp.), que son especies de mayor tamaño y peso que los reservorios del virus Sin Nombre (*Peromyscus maniculatus*), podrían generar un aumento de la frecuencia de encuentros intraespecíficos entre reservorios. Por lo tanto, este aumento de la frecuencia de encuentros entre las especies de menor tamaño podría estar generando el aumento de la transmisión y mantención de virus Andes en los ensambles de roedores.

Otra posibilidad es que la presencia de estas especies más grandes y más agresivas generen un aumento del estrés en los reservorios. El estrés puede generar depresión del sistema

inmunológico y conducir a un aumento de la replicación viral, junto con una mayor susceptibilidad a los virus (Brenner *et al.*, 1997), y consecuente aumento de la prevalencia en los roedores. Esto se ha estudiado en el roedor *Peromyscus maniculatus* y el virus Sin Nombre, donde individuos con mayor nivel de corticosterona fecal se asocia una mayor probabilidad de infección de este hantavirus (Eleftheriou *et al.*, 2021).

Por lo tanto, en estos ensambles de roedores las especies de mayor masa corporal como *Rattus spp.*, podrían considerarse “especies amplificadoras” (Clay *et al.*, 2009) ya que no poseen capacidad reservoria del virus, pero su presencia podría generar cambios conductuales/fisiológicos en los reservorios, lo cual aumentaría la probabilidad de infección con hantavirus. Sin embargo, se necesitan más estudios para probar estas hipótesis, lo cual no es posible con datos de estudios observacionales como los utilizados en esta Memoria. Por ejemplo, se pueden realizar estudios donde se midan las interacciones intra e interespecíficas de los roedores en ensambles con distintas composición y estructura de especies (Clay *et al.*, 2009; Dearing *et al.*, 2016; Rubio *et al.*, 2017) y/o estudios sobre estrés e inmunidad en estos ensambles de roedores (Eleftheriou *et al.*, 2021).

En cuanto a la diversidad filogenética, el índice Faith usado no arrojó una asociación estadística con la seroprevalencia de hantavirus. En el único estudio que también se ha incluido este índice, Milholland *et al.* (2019) encontraron una asociación negativa entre este la diversidad filogenética y la seroprevalencia, indicando que, a mayor diversidad, menos prevalencia. La diferencia de resultados se puede deber a que Milholland *et al.* (2019) utilizaron datos de diversos hantavirus en el mundo, por lo que los ensambles de roedores pudieron tener un mayor gradiente de niveles de diversidad filogenética, en contraste con los datos de esta Memoria que estaban acotados a ensambles de Chile y Argentina. De hecho, muchas de las especies nativas de este estudio son cricétidos y bastante relacionados filogenéticamente (Figura 2 y Anexo N°6). Esto se diferencia, por ejemplo, con ensambles de roedores de ambientes tropicales en América o Asia, o ambientes semiáridos de Norteamérica donde los ensambles se componen de un mayor número de familias, por ende, mayor distancia filogenética (Suzán *et al.*, 2009; Clay *et al.* 2009). Futuros estudios también deberían incluir otros índices de diversidad filogenética para evaluar si existen resultados contrastantes. Al menos a nivel de la diversidad taxonómica, en los estudios del efecto de

dilución se ha visto que existen resultados contrastantes utilizando distintos índices de diversidad de especies (Wood *et al.*, 2014; McCauley *et al.*, 2015).

El estudio abordado en esta Memoria de Título es una primera aproximación al análisis de la relación entre diversidad de hospederos y la transmisión del virus Andes en roedores, utilizando componentes funcionales y filogenéticos. Debido a que los datos fueron recopilados de la literatura, existieron ciertas limitantes de información, como, por ejemplo, la temporalidad de los datos de algunos sitios, una caracterización más detallada de los hábitats, la falta de información de medidas morfométricas, sexo y edad de los individuos capturados. Este tipo de información podría haber sido útil ya que pueden influir en la transmisión de hantavirus en roedores (Khalil *et al.*, 2014) y algunas de estas variables se podrían haber incluido en algunos de los análisis estadísticos o en ciertos índices de diversidad funcional. Sin embargo, los resultados arrojados en este estudio dan pie para seguir analizando cómo la composición de los ensamblajes puede influir en la transmisión del virus Andes, tomando en consideración distintos atributos que estos poseen.

## CONCLUSIONES

En este estudio se encontró una asociación negativa entre la riqueza de roedores y la seroprevalencia del virus Andes en el reservorio principal. Esto va en concordancia con la hipótesis del efecto de dilución que se ha visto que ocurre en otros sistemas hantavirus-roedores.

En este estudio se incorporaron además análisis de la diversidad funcional y filogenética. El único índice que obtuvo una asociación significativa con la seroprevalencia fue la media ponderada de la comunidad (CWM) de la masa corporal. Esta variable nos indica que los ensamblajes que presentan un mayor promedio de masa corporal tienden a presentar una mayor seroprevalencia en los roedores reservorios. Esto se puede deber a que las especies más pesadas (*Rattus* spp.) pueden producir efectos conductuales y/o fisiológicos en los reservorios de hantavirus, aumentando así la transmisión entre éstos.

Este es el primer estudio que aborda la diversidad funcional y filogenética en la investigación sobre la relación de la diversidad de ensamblajes de roedores y virus Andes. Estudios futuros son necesarios para seguir avanzando en el conocimiento de esta relación y los mecanismos que subyacen el efecto de las distintas dimensiones de diversidad sobre la transmisión de patógenos.

## **BIBLIOGRAFÍA**

**ALBERTY, G.; ESKEW, E.; ROSS, N.; OLIVAL, K.** 2020. Predicting the global mammalian viral sharing network using phylogeography. *Nat. Commun.* 11(1):1-9.

**BLASDELL, K.; COSSON, J.; HERBRETEAU, V.; DOUANGBOUPHA, B.; JITTAPALAPONG, S.; BUCHY, P.** 2011. Rodent-borne hantaviruses in Cambodia, Lao PDR, and Thailand. *EcoHealth* 8(4), 432-443.

**BRENNER, G.; MOYNIHAN, J.** 1997. Stressor-induced alterations in immune response and viral clearance following infection with herpes simplex virus-type 1 in BALB/c and C57BL/6 mice. *Brain Behavior. Immun.* 11(1): 9-23.

**BURNHAM, K.; ANDERSON, D.** 2004. Multimodel inference: understanding AIC and BIC in model selection. *Sociol. Methods. Res.* 33:261–304

**CALISHER, C.; MILLS, J.; DOTY, J.; BEATY, B.** 2011. The relative abundance of deer mice with antibody to Sin Nombre virus corresponds to the occurrence of hantavirus pulmonary syndrome in nearby. *Vector Borne Zoonotic Dis.* 11(5):577-582.

**CHEN, L.; ZHOU, S.** 2015. A Combination of Species Evenness and Functional Diversity Is the Best Predictor of Disease Risk in Multihost Communities. *Am. Nat.* 186(6):755–765.

**CLAY, C.; LEHMER, E.; JEOR, S.; DEARING, M.** 2009. Sin Nombre virus and rodent species diversity: a test of the dilution and amplification hypotheses. *PloS one* 4(7): e6467.

**CLAY, C.; LEHMER, E.; JEOR, S.; DEARING, M.** 2009. Testing mechanisms of the dilution effect: deer mice encounter rates, Sin Nombre virus prevalence and species diversity. *EcoHealth* 6(2): 250-259.

**ELEFThERIOU, A.** 2021. Links between interspecific competition and infectious disease: a mechanistic investigation with a directly-transmitted zoonotic system. PHD Thesis, University of Montana.

**ELEFThERIOU, A.; KUENZI, A.; LUIS, A.** 2021. Heterospecific competitors and seasonality can affect host physiology and behavior: key factors in disease transmission. *Ecosphere* 12(6): e03494.

**FAITH, D.** 1992. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biol. Conserv.* 61:1-10.

**FAUST, C.; DOBSON, A.; GOTTDENKER, N.; BLOOMFIELD, L.; MCCALLUM, H.; GILLESPIE, T.; PLOWRIGHT, R.** 2017. Null expectations for disease dynamics in shrinking habitat: dilution or amplification? *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 372(1722): 20160173.

**GIBB, R.; REDDING, D.; CHIN, K.; DONNELLY, C.; BLACKBURN, T.; NEWBOLD, T.; JONES, K.** 2020. Zoonotic host diversity increases in human-dominated ecosystems. *Nature* 584(7821): 398-402.

**HALLIDAY, F.; ROHR, J.; LAINE, A.** 2020. Biodiversity loss underlies the dilution effect of biodiversity. *Ecol. Lett.* 23 (11): 1611-1622.

**HAN, B.; O'REGAN, S.; PAUL SCHMIDT, J.; DRAKE, J.** 2020. Integrating data mining and transmission theory in the ecology of infectious diseases. *Ecol. Lett.* 23(8):1178-1188.

**HUANG, Z.; XU, C.; VAN LANGEVELDE, F.; MA, Y.; LANGENDOEN, T.; MUNDKUR, T.; BOER, W.** 2019. Contrasting effects of host species and phylogenetic diversity on the occurrence of HPAI H5N1 in European wild birds. *J. Anim. Ecol.* 88(7) 1044-1053.

**JONES, K.; BIELBY, J.; CARDILLO, M.; FRITZ, S.; O'DELL, J.; ORME, C.; SAFI, K.; SECHREST, W.; BOAKES, E.; CARBONE, C.** 2009. PanTHERIA: a species-level database of life history, ecology, and geography of extant and recently extinct mammals: Ecological Archives E090-184. *Ecology* 90:2648-2648.

**JONSSON, C.; MORAES FIGUEIREDO, L.; VAPALAHTI, O.** 2010. A Global Perspective on hantavirus ecology, epidemiology, and disease. *Clin. Microbiol. Rev.* 23(2): 412-441.

**KEESING, F.; HOLT R.; OSTFELD, R.** 2006. Effects of species diversity on disease risk. *Ecol. Lett.* 9(4): 485-498.

**KEESING, F.; OSTFELD, R.** 2021. Dilution effects in disease ecology. *Ecol. Lett.* 24 (11): 2490-2505.

**KEINATH, D.; DOAK, D.; HODGES, K.; PRUGH, L.; FAGAN, W.; SEKERCIOGLU, C.; KAUFFMAN, M.** 2017. Un análisis global de los rasgos que predicen la sensibilidad de las especies a la fragmentación del hábitat. *Global Ecol. Biogeogr.* 26 (1): 115-127.

**KHALIL, H.; EVANDER, M.; MAGNUSSON, M.; OLSSON, G.; ECKE, F.** 2014. Dynamics and drivers of hantavirus prevalence in rodent populations. *Vector-Borne Zoonotic Dis.* 14(8): 537-551.

**KHALIL, H.; ECKE, F.; EVANDER, M.; MAGNUSSON, M.; HÖRNFELDT, B.** 2016. Declining ecosystem health and the dilution effect. *Sci. Rep.* 6(1):1-11.

**LALIBERTÉ, E.; LEGENDRÉ, P.** 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91(1): 299-305.

**LOBOS, G.; FERRES, M.; PALMA, R.** 2005. Presencia de los géneros invasores *Mus* y *Rattus* en áreas naturales de Chile: un riesgo ambiental y epidemiológico. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 78(1): 113-124.

**LUIS, A.; KUENZI, A.; MILLS, N.** 2018. Species diversity concurrently dilutes and amplifies transmission in a zoonotic host–pathogen system through competing mechanisms. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 115(31): 7979-7984

**MCCAULEY, D.; SALKELD, D.; YOUNG, H.; MAKUNDI, R.; DIRZO, R.; ECKERLIN, R.; HELGEN, K.** 2015. Effects of land use on plague (*Yersinia pestis*) activity in rodents in Tanzania. *Am. J. Trop. Med. Hyg.* 92(4): 776.

**MENDOZA, H.; RUBIO, A.; GARCÍA-PEÑA, G.; SUZÁN, G.; SIMONETTI, J.** 2020. Does land-use change increase the abundance of zoonotic reservoirs? Rodents say yes. *Eur. J. Wildl. Res.* 66(1): 1-5.

**MILHOLLAND, M.; CASTRO-ARELLANO, I.; SUZÁN, G.; GARCÍA-PEÑA, G.; LEE, T.; ROHDE, R.; MILLS, J.** 2018. Global diversity and distribution of hantaviruses and their hosts. *EcoHealth* 15(1):163-208.

**MILHOLLAND, M.; CASTRO-ARELLANO, I., GARCÍA-PEÑA, G.; MILLS, J.** 2019. The Ecology and Phylogeny of Hosts Drive the Enzootic Infection Cycles of Hantaviruses. *Viruses* 11(7):671

**MINISTERIO DE SALUD DE CHILE (MINSAL).** 2019. Casos reportados de hantavirus se elevan en 2019. [en línea]. Santiago, Chile. <<https://www.minsal.cl/casos-confirmados-de-hantavirus-se-elevan-en-2019/>> [consulta: 28-05-2020].

**MORENO, C.** 2001. Métodos para medir la biodiversidad. M&T–Manuales y Tesis SEA. Zaragoza, España. (1):42

**MORRIS, A.; GUÉGAN, J.; BENBOW, M., WILLIAMSON, H.; SMALL, P.; QUAYE, C.; GOZLAN, R.** 2016. Functional diversity as a new framework for understanding the ecology of an emerging generalist pathogen. *EcoHealth* 13(3):570-581.

**MOUCHET, M.; VILLÉGER, S.; MASON, N.; MOUILLOT, D.** 2010. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Funct. Ecol.* 24(4): 867-876.

**NEWBOLD, T.; HUDSON, T.; HILL, S.; CONTU, S.; LYSENKO, I.; SENIOR, R.; PURVIS, A.** 2015. Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature* 520(7545): 45-50.

**PADULA, P.; FIGUEROA, R.; NAVARRETE, M.; PIZARRO, E.; CADIZ, R.; BELLOMO, C.** 2004. Transmission study of Andes hantavirus infection in wild sigmodontine rodents. *J. Virol.* 78(21):11972-11979.

**PARKER, I.; SAUNDERS, M.; BONTRAGER, M.; WEITZ, A.; HENDRINKS, R.; MAGAREY, R.; SUITER, K.; GILBERT, G.** 2015. Phylogenetic structure and host abundance drive disease pressure in communities. *Nature* 520(7548):542-544.

**PIUDO, L.; MONTEVERDE, M.; CAPRIA, S.; PADILA, P.; CARMANCHAHI, P.** 2005. Distribution and abundance of sigmodontine rodents in relation to hantavirus in Neuquén, Argentina. *J. Vector Ecol.* 30(1): 119.

**PLOURDE, B.; BURGESS, T.; ESKEW, E.; ROTH, T.; STEPHENSON, N.; FOLEY, J.** 2017. Are disease reservoirs special? Taxonomic and life history characteristics. *PloS one* 12(7): e0180716.

**PREVITALI, M.; OSTFELD, R.; KEESING, F.; JOLLES, A.; HANSELMANN, R.; MARTIN, L.** 2012. Relationship between pace of life and immune responses in wild rodents. *Oikos*. 121(9): 1483-1492.

**ROHR, J.; CIVITELLO, D.; HALLIDAY, F.; HUDSON, P.; LAFFERTY, K.; WOOD, C.; MORDECAI, E.** 2020. Towards common ground in the biodiversity–disease debate. *Nat. Ecol. Evol.* 4 (1):24-33.

**RUBIO, A.; ÁVILA-FLORES, R.; SUZÁN, G.** 2014. Responses of small mammals to habitat fragmentation: epidemiological considerations for rodent-borne hantaviruses in the Americas. *EcoHealth* 11(4):526-533.

**RUBIO, A.; CASTRO-ARELLANO, I.; MILLS, J.; LIST, R.; AVILA-FLORES, R.; SUZAN, G.** 2017. Is species richness driving intra-and interspecific interactions and temporal activity overlap of a hantavirus host? An experimental test. *PLoS One* 12(11): e0188060.

**RUBIO, A.; FREDES, G.; SIMONETTI, J.** 2019. Exotic *Pinus radiata* Plantations do not Increase Andes Hantavirus Prevalence in Rodents. *EcoHealth* 16(4): 659-670.

**SALKELD, D.; ANTOLIN, M.** 2020 Ecological fallacy and aggregated data: a case study of fried chicken restaurants, obesity and Lyme disease. *EcoHealth* 17(1): 4-12.

**SAFI, K.; CIANCIARUSO, R.; LOYOLA, D.; BRITO, K.; ARMOUR-MARSHALL, K.; DINIZ-FILHO, J.** 2011. Understanding global patterns of mammalian functional and phylogenetic diversity. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 366(1577): 2536-2544.

**SHEPHERD, J.; DITGEN, R.** 2012. Predation by *Rattus norvegicus* on a native small mammal in an *Araucaria araucana* forest of Neuquén, Argentina. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 85(2): 155-159.

**SPOTORNO, A.; PALMA, E.; VALLADARES, J.** 2000. Biología de roedores reservorios de hantavirus en Chile. *Rev. Chil. Infectol.* 17(3): 197-210.

**SUZÁN, G.; ARMIÉN, A.; MILLS, J.; MARCÉ, E.; CEBALLOS, G.; ÁVILA, M.; YATES, T.** 2008. Epidemiological considerations of rodent community composition in fragmented landscapes in Panama. *J. Mammal.* 89(3): 684-690.

**SUZÁN, G.; MARCE, E.; GIERMAKOWSKI, J.; MILLS, J.; CEBALLOS, G.; OSTFELD, R.; ARMIEN, B.; PASCALE, J.; YATES, T.** 2009. Experimental Evidence for Reduced Rodent Diversity Causing Increased Hantavirus Prevalence. *PLoS One* 4(5):e5461

**TORRES-PÉREZ, F.; PALMA, R.; BORIC-BARGETTO, D.; VIAL, C.; FERRÉS, M.; VIAL, P.; MARTÍNEZ-VALDEBENITO, C.; PAVLETIC, C.; PARRA, A.; MARQUET, P.; MERTZ, G.** 2019. A 19 Year Analysis of Small Mammals Associated with Human Hantavirus Cases in Chile. *Viruses* 11(9):848.

**UPHAM, N.; ESSELSTYN, J.; JETZ, W.** 2019. Inferring the mammal tree: Species-level sets of phylogenies for questions in ecology, evolution, and conservation. *PLoS Biol.* 17 (12): e3000494.

**VADELL, M.; VILLAFANE, I.; CARBAJO, A.** 2020. Hantavirus infection and biodiversity in the Americas. *Oecologia* 192(1):169-177.

**VILLEGGER, S.; MASON, N.; MOUILLOT, D.** 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89(8), 2290-2301.

**VIOLLE, C.; NAVAS, M.; VILE, D.; KAZAKOU, E.; FORTUNEL, C.; HUMMEL, I.; GARNIER, E.** 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116:882-892.

**WOOD, C.; LAFFERTY, K.; DELEO, G.; YOUNG, h;H.; HUDSON, P.; KURIS, A.** 2014. Does biodiversity protect humans against infectious disease? *Ecology* 95(4): 817-832.

## ANEXO N° 1

Tabla de abundancia de especies de roedores por cada sitio muestreado entre los años 2001-2018 en Chile y el sur de Argentina. Datos utilizados para el cálculo de la diversidad funcional junto al Anexo 2, analizados con el paquete FD de R y para el cálculo del índice de Shannon-wiener, Simpson y Equidad de Pielou (diversidad taxonómica). A.i: *Abrothrix hirta*; A.l: *Abrothrix longipilis*; A.m: *Abrothrix manni*; A.o: *Abrothrix olivaceus*; A.s: *Abrothrix sanborni*; A.i: *Akodon iniscatus*; E.t: *Eligmodontia typus*; I.t: *Irenomys tarsalis*; L.m: *Loxodontomys micropus*; M.m: *Mus musculus*; O.b: *Octodon bridgesi*, O.l: *Oligoryzomys longicaudatus*; P.d: *Phyllotis darwini*; R.n: *Rattus norvegicus*; R.r: *Rattus\_rattus*.

Sitios	A.i	A.l	A.m	A.o	A.s	A.i	E.t	I.t	L.m	M,m	O.b	O.l	P.d	R.n	R.r
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	3	0
2	0	0	0	13	0	0	0	0	0	4	0	3	0	6	0
3	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	2	0	5	1
4	0	16	0	2	0	0	0	0	0	0	0	7	5	0	0
5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	2
6	0	0	0	5	0	0	0	0	0	6	0	1	0	0	0
7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	1	0	0	2
8	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
9	0	0	0	11	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0
10	0	0	0	14	0	0	0	0	0	0	0	6	6	0	5
11	0	1	0	3	0	0	0	0	0	0	0	8	0	2	0
12	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	5
13	0	0	0	3	0	0	0	0	0	1	0	2	0	2	0
14	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
15	0	0	0	9	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	1
16	0	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	8	0	0	0
17	0	3	0	24	0	0	0	0	0	0	0	37	0	2	0
18	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	3	0
19	0	2	0	9	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2
20	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	1
21	0	0	0	18	0	0	0	0	0	2	0	6	0	1	3
22	0	0	0	11	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0
23	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0
24	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	4	0	1	5
25	1	0	0	7	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0
26	0	0	0	7	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0
27	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	1	3

28	0	0	0	23	0	0	0	0	0	0	0	10	0	3	5
29	11	0	0	17	0	0	0	0	0	0	0	10	2	1	1
30	4	0	0	23	0	0	0	0	0	1	0	9	0	1	2
31	1	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	6	0	3	2
32	19	0	0	18	0	0	0	0	0	0	0	26	0	0	1
33	2	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	13	0	0	0
34	3	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	18	0	0	1
35	7	0	0	3	0	0	0	0	0	2	0	7	0	0	1
36	4	0	0	21	0	0	0	0	0	0	0	9	0	0	1
37	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	0	2	0
38	1	0	0	20	0	0	0	0	0	0	0	17	0	3	3
39	10	0	0	12	0	0	0	0	3	0	0	6	0	0	0
40	0	0	0	26	0	0	0	0	0	1	0	8	0	0	2
41	3	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	5	0	1	8
42	1	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	2	0	8	0
43	4	0	0	7	0	0	0	0	0	0	0	22	0	0	0
44	12	0	0	0	0	0	0	0	10	0	0	8	0	0	0
45	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0
46	0	0	0	6	0	0	0	0	0	2	0	1	0	0	0
47	4	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	23	0	1	2
48	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	20	0	1	11
49	5	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	1
50	5	0	0	7	0	0	0	0	0	0	0	58	0	0	0
51	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	21	0	1	2
52	5	0	0	20	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1
53	3	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	7	0	1	3
54	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	1
55	24	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	2	0	2	1
56	9	0	0	6	2	0	0	0	0	0	0	9	0	0	0
57	8	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	15	0	1	0
58	11	0	6	9	0	0	0	0	0	2	0	21	0	2	0
59	3	0	0	10	0	0	0	0	0	1	0	26	0	1	2
60	6	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0	20	0	1	0
61	8	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	3
62	1	0	1	11	0	0	0	0	1	0	0	32	0	0	0
63	1	0	0	11	0	0	0	0	1	0	0	3	0	0	1
64	1	0	0	16	0	0	0	0	0	0	0	8	0	0	0
65	12	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	37	0	0	0
66	0	0	0	29	7	0	0	0	0	0	0	7	0	1	0
67	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0
68	10	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1
69	0	0	0	14	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
70	2	0	0	35	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0

71	4	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	20	0	0	0
72	3	0	0	3	0	0	0	0	0	0	1	7	0	0	0
73	6	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	19	0	0	2
74	14	0	0	9	0	0	0	0	0	0	0	9	0	0	1
75	19	0	0	16	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	1
76	12	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0
77	2	0	0	9	0	0	0	0	0	0	0	2	7	0	0
78	0	0	0	13	0	0	0	0	0	0	0	1	10	0	0
79	0	0	0	18	0	0	0	0	0	0	0	10	2	0	0
80	3	0	0	29	0	0	0	0	0	0	1	14	1	0	2
81	2	0	0	47	0	0	0	0	0	0	0	10	2	0	0
82	4	0	0	47	0	0	0	0	0	0	0	9	1	0	1
83	3	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	21	0	0	0
84	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	7	0	0	0
85	1	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	21	0	0	2
86	7	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0
87	7	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
88	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	4	0	0
89	0	0	0	10	0	0	0	0	0	0	0	4	1	0	0
90	1	0	0	21	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	2
91	0	0	0	19	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0
92	2	0	0	36	0	0	0	0	0	0	0	5	2	0	0
93	1	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
94	3	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0	2	3	0	0
95	0	0	0	25	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0
96	2	0	0	37	0	0	0	0	0	0	0	3	1	0	0
97	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0
98	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2
99	4	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0
100	1	0	0	47	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1
101	3	0	0	53	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1
102	2	0	0	52	0	0	0	0	0	0	0	2	2	0	1
103	3	0	0	28	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
104	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	29	0	0	4
105	0	0	0	18	0	0	0	0	0	0	0	39	0	0	0
106	1	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	42	0	0	8
107	19	0	0	13	0	0	0	0	0	0	0	14	0	0	0
108	18	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	10	0	0	0
109	2	0	0	38	0	0	0	0	0	0	0	23	2	0	0
110	0	0	0	42	0	0	0	0	0	0	0	14	0	0	0
111	7	0	0	63	0	0	0	0	0	0	0	13	0	0	1
112	1	0	0	30	0	0	0	0	0	0	0	8	0	0	0
113	1	0	0	15	0	0	0	0	0	0	0	11	0	0	2

114	3	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	5
115	10	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0	10	0	0	0
116	16	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	3
117	0	0	0	19	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0
118	1	0	0	21	0	0	0	0	0	0	0	2	3	0	0
119	2	0	0	10	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1
120	1	0	0	13	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
121	2	0	0	35	0	0	0	0	0	0	0	12	0	0	0
122	5	0	0	11	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
126	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0
128	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0
129	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0

---

## ANEXO N°2

Tabla de rasgos funcionales seleccionados para determinar los índices de diversidad funcional basados en rasgos múltiples y rasgos únicos, tipos de rasgos, unidades de medida y descripción de cada uno de ellos. Datos obtenidos a través del sitio web PanTHERIA (<https://ecologicaldata.org/wiki/pantheria>). Los rasgos cualitativos fueron transformados a valores numéricos.

<b>Rasgo funcional</b>	<b>Tipo de rasgo</b>	<b>Unidades de medida</b>	<b>Descripción</b>
Amplitud dietaria	Cualitativo	Número de categorías de dieta.	Número de categorías dietéticas consumidas por cada especie. Categorías definidas como: vertebrado, invertebrado, fruta, flores/ néctar/ polen, hojas/ ramas/ corteza, semillas, pasto y raíces/tubérculos.
Nivel trófico	Cualitativo	Número de niveles.	Nivel trófico de cada especie medido usando cualquier medida dietética cualitativa o cuantitativa. Especies definidas como: (1) herbívoro (2) omnívoro y (3) carnívoro.
Masa corporal	Cuantitativo	Gramos	Masa de individuos adultos vivos o recién sacrificados estandarizado ( $\ln(\text{masa corporal}) = \text{especie} + \text{sexo}$ [dentro de órdenes]).
Tamaño de camada	Cuantitativo	Número de descendencia	Número de crías nacidas por camada por hembra (contadas antes del nacimiento, al nacer o después del nacimiento).
Rango de hogar	Cuantitativo	Kilómetros.	Tamaño del área dentro de la cual las actividades cotidianas de individuos o grupos (de cualquier tipo) están típicamente restringidas, estimada ya sea por observación directa, radiotelemetría, trampas o métodos no especificados.

Edad de madurez sexual	Cuantitativo	Días	Edad en la que los individuos son físicamente capaces de reproducirse por primera vez.
------------------------	--------------	------	--

### ANEXO N°3

Tabla de valores de rangos funcionales (amplitud dietaria, nivel trófico, masa corporal estandarizada, tamaño de camada, rango de hogar, edad de madurez sexual y ciclo de actividad) de cada una de las especies muestreadas, utilizados para el cálculo de diversidad funcional basado en rasgos múltiples y rasgos únicos. Datos obtenidos a través del sitio web PanTHERIA (<https://ecologicaldata.org/wiki/pantheria>). La especie *A. manni* no pudo ser considerada para el análisis debido a que la base de datos no proporciona estos rasgos.

	Amplitud Dietaria	Nivel trófico	Masa corporal	Tamaño camada	Amplitud de hogar	Edad de madurez sexual
<i>Abrothrix hirta</i>	7	2	3,66	3,7	0,0038	3,95
<i>Abrothrix longipilis</i>	7	2	3,66	3,7	0,0038	3,95
<i>Abrothrix olivaceus</i>	7	2	3,19	5,34	0,0004	5,14
<i>Abrothrix sanborni</i>	6	2	34,8	4,271	0,0036	3,84
<i>Akodon iniscatus</i>	3	2	3,36	4,757	0,0063	4,11
<i>Eligmodontia typus</i>	1	1	2,85	6,24	0,0087	4,02
<i>Irenomys tarsalis</i>	7	2	3,76	3,85	0,0042	4,06
<i>Loxodontomys micropus</i>	6	2	72,6	4,16	0,0049	4,23
<i>Mus musculus</i>	1	3	61,3	5,54	0,0005	4,17
<i>Octodon bridgesi</i>	3	1	5,09	3,01	0,0023	4,46
<i>Oligoryzomys longicaudatus</i>	4	2	3,31	4,77	0,0006	3,32
<i>Phyllotis darwini</i>	3	2	3,93	4,02	0,0027	4,04
<i>Rattus norvegicus</i>	1	1	177,25	8,99	0.0029	4,01
<i>Rattus rattus</i>	5	2	135,83	5,88	0.0023	4,75

#### ANEXO N° 4

Tabla que representa presencia o ausencia de especies en cada sitio en estudio (1 y 0, respectivamente). Datos utilizados para el cálculo del índice Faith (diversidad filogenética).

A.i: *Abrothrix hirta*; A.l: *Abrothrix longipilis*; A.m: *Abrothrix manni*; A.o: *Abrothrix olivaceus*; A.s: *Abrothrix sanborni*; A.i: *Akodon iniscatus*; E.t: *Eligmodontia typus*; I.t: *Irenomys tarsalis*; L.m: *Loxodontomys micropus*; M.m: *Mus musculus*; O.b: *Octodon bridgesi*, O.l: *Oligoryzomys longicaudatus*; P.d: *Phyllotis darwini*; R.n: *Rattus norvegicus*; R.r: *Rattus\_rattus*.

	A.l	A.o	A.s	A.m	L.m	O.l	P.d	M.m	R.n	R.r	A.i	E.t	I.t	O.b
1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0
2	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0
3	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0
4	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
5	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0
6	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0
7	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0
8	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
9	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0
10	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0
11	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0
12	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0
13	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0
14	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0
15	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0
16	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
17	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0
18	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0
19	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0
20	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0
21	0	1	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0
22	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
23	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0
24	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0
25	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
26	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
27	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0
28	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0
29	0	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0
30	0	1	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0

31	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0
32	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0
33	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
34	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0
35	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0
36	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0
37	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0
38	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0
39	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
40	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0
41	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0
42	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0
43	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
44	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
45	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
46	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0
47	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0
48	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0
49	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0
50	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
51	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0
52	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0
53	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0
54	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0
55	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0
56	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
57	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0
58	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0
59	0	1	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0
60	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0
61	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0
62	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
63	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0
64	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
65	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
66	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0
67	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
68	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0
69	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
70	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
71	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
72	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
73	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0

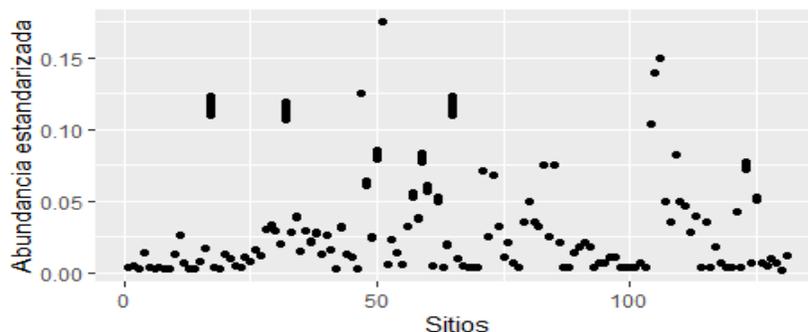
74	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0
75	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0
76	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
77	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
78	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
79	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
80	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1
81	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
82	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0
83	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
84	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
85	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0
86	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
87	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
88	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
89	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
90	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0
91	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
92	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
93	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
94	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
95	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
96	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
97	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
98	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0
99	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0
100	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0
101	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0
102	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0
103	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
104	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0
105	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
106	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0
107	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
108	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
109	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
110	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
111	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0
112	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
113	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0
114	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0
115	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
116	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0

117	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
118	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
119	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0
120	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
121	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
122	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
123	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
124	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
125	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
126	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0
127	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
128	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0
129	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0
130	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
131	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0

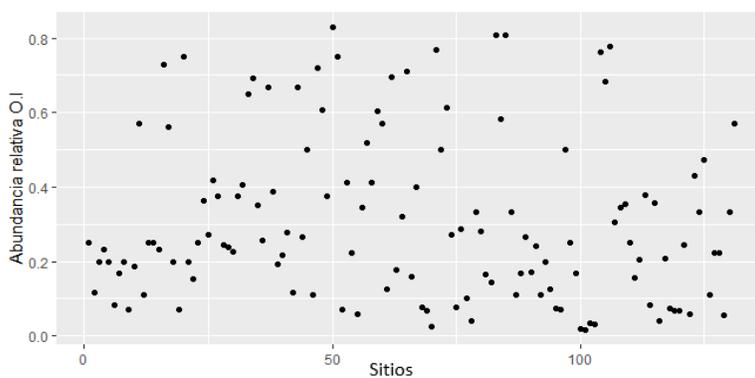
---

## ANEXO N°5

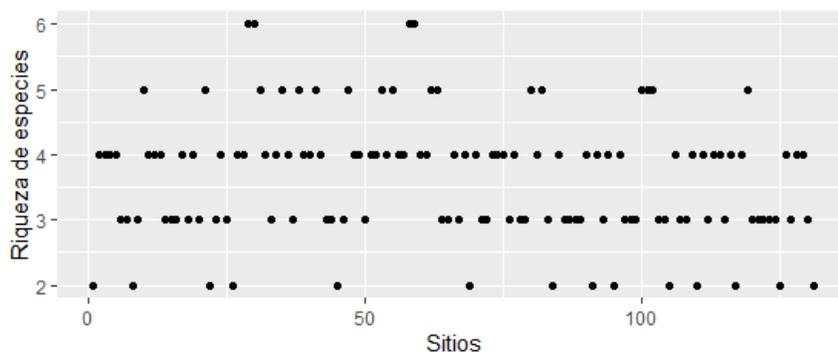
### Figuras Diversidad taxonómica



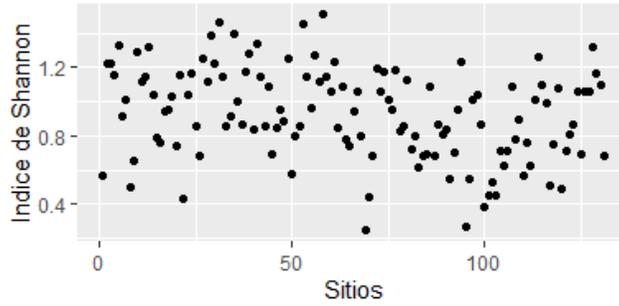
**Figura 1.** Dispersión de datos: Abundancia de especies de roedores estandarizada en el esfuerzo de captura (Abundancia/ noches trampa) por cada sitio de muestreo estudiado entre los años 2001-2018 en Chile y el sur de Argentina.



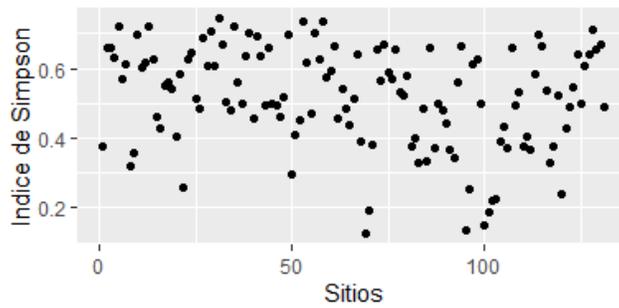
**Figura 2.** Dispersión de datos: Abundancia relativa de la especie *O. longicaudatus* por cada sitio de muestreo estudiado entre los años 2001-2018 en Chile y el sur de Argentina.



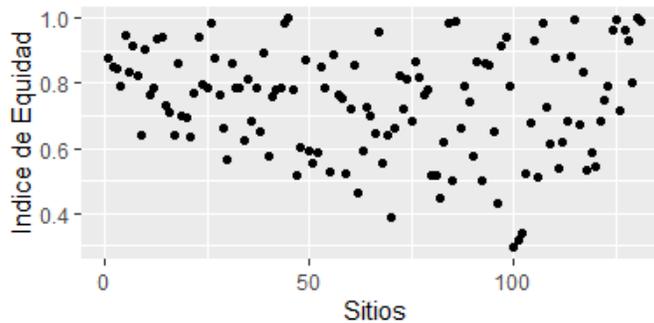
**Figura 3.** Dispersión de datos: Riqueza de especies de roedores por cada sitio de muestreo estudiado entre los años 2001-2018 en Chile y el sur de Argentina.



**Figura 4.** Dispersión de datos: Índice de Shannon-Wiener (H) por cada sitio de muestreo estudiado entre los años 2001-2018 en Chile y el sur de Argentina.

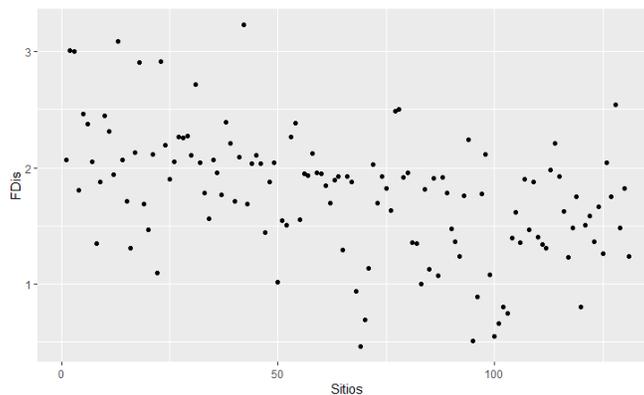


**Figura 5.** Dispersión de datos: Índice de Simpson por cada sitio de muestreo estudiado entre los años 2001-2018 en Chile y el sur de Argentina.

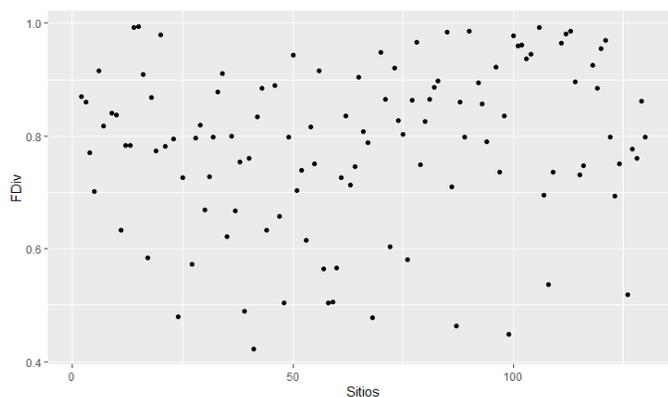


**Figura 6.** Dispersión de datos: Índice de Equidad de Pielou por cada sitio de muestreo estudiado entre los años 2001-2018 en Chile y el sur de Argentina.

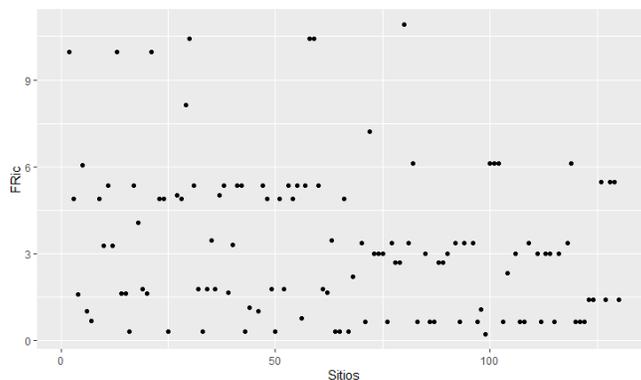
## Figuras Diversidad funcional



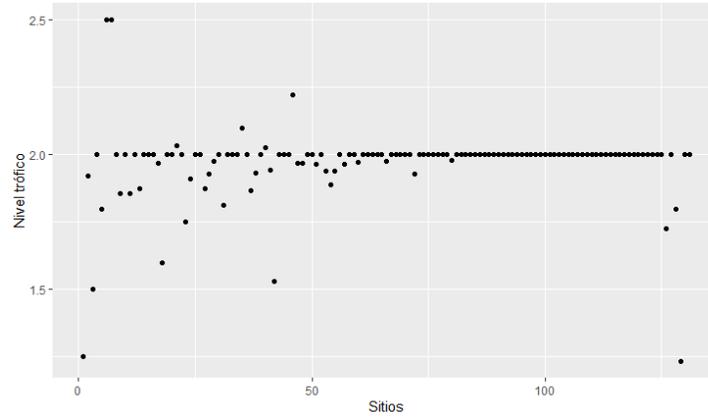
**Figura 7.** Dispersión de datos: Índice de dispersión funcional (FDIs) por cada sitio de muestreo estudiado entre los años 2001-2018 en Chile y el sur de Argentina.



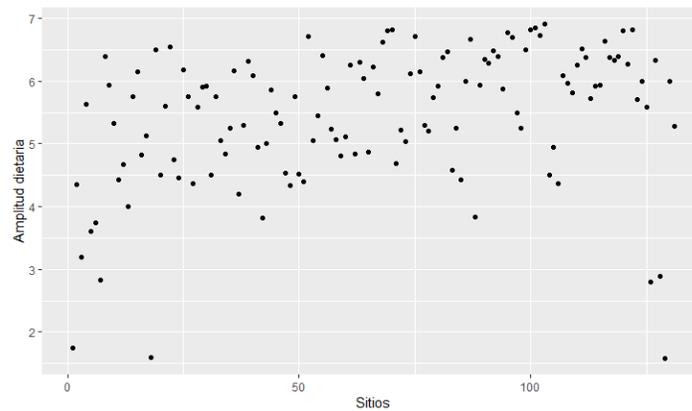
**Figura 8.** Dispersión de datos: Índice uniformidad funcional (FEve) por cada sitio de muestreo estudiado entre los años 2001-2018 en Chile y el sur de Argentina.



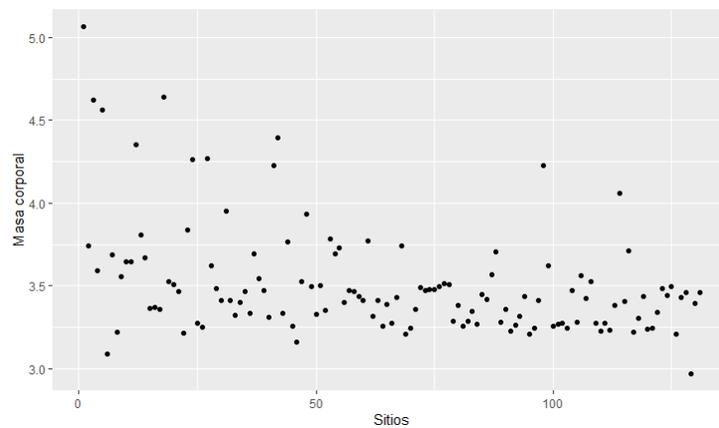
**Figura 9.** Dispersión de datos: Índice de riqueza funcional (FRic) por cada sitio estudiado entre los años 2001-2018 en Chile y el sur de Argentina.



**Figura 10.** Dispersión de datos: Valor medio ponderado (CWM) del rasgo nivel tráfico v/s sitios en estudio entre 2001 y 2018 en Chile y el sur de Argentina.

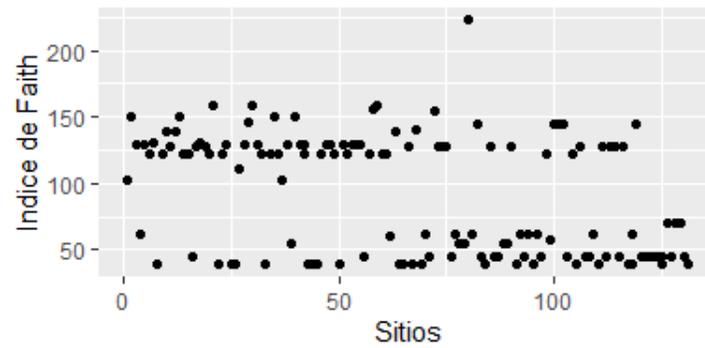


**Figura 11.** Dispersión de datos: Valor medio ponderado (CWM) del rasgo amplitud dietaria de cada sitio en estudio entre 2001 y 2018 en Chile y el sur de Argentina.



**Figura 12.** Dispersión de datos: Valor de índice media ponderada de la comunidad (CWM) del rasgo nivel masa corporal v/s sitios en estudio entre 2001 y 2018 en Chile y el sur de Argentina.

## Figuras Diversidad filogenética



**Figura 13.** Dispersión de datos: valor del Índice de Faith (P) por cada sitio en estudio entre 2001 y 2018 en Chile y el sur de Argentina.

## ANEXO N°6

Clasificación de especies de acuerdo con el nombre científico, nombre común, género, familia y capacidad reservoria de Andesvirus de los ensamblados de roedores reportados en la literatura publicada en un periodo de 18 años (2001-2018) en estudios realizados en Chile y el sur de Argentina.

Nombre científico	Nombre común	Género	Familia	Capacidad hospedera de virus Andes*
<i>Abrothrix longipilis</i>	Ratón de pelo largo	<i>Abrothrix</i>	Cricetidae	Si
<i>Abrothrix olivaceus</i>	Ratón oliváceo	<i>Abrothrix</i>	Cricetidae	Si
<i>Abrothrix sanborni</i>	Ratón negruzco	<i>Abrothrix</i>	Cricetidae	No
<i>Abrothrix manni</i>	Ratón sedoso de Mann	<i>Abrothrix</i>	Cricetidae	No
<i>Loxodontomys micropus</i>	Ratón orejudo austral	<i>Loxodontomys</i>	Cricetidae	Si
<i>Oligoryzomys longicaudatus</i>	Ratón colilargo	<i>Oligoryzomys</i>	Cricetidae	Si
<i>Phyllotis darwini</i>	Orejudo de Darwin	<i>Phyllotis</i>	Muridae	Si
<i>Mus musculus</i>	Ratón doméstico	<i>Mus</i>	Muridae	No
<i>Rattus norvegicus</i>	Rata gris	<i>Rattus</i>	Muridae	No
<i>Rattus rattus</i>	Rata negra	<i>Rattus</i>	Muridae	No
<i>Akodon iniscatus</i>	Ratón patagónico	<i>Akodon</i>	Cricetidae	No
<i>Eligmodontia typus</i>	Rata sedosa	<i>Eligmodontia</i>	Cricetidae	No
<i>Irenomys tarsalis</i>	Rata arborícola chilena	<i>Irenomys</i>	Cricetidae	No
<i>Octodon bridgesi</i>	Degú de brigdes	<i>Octodon</i>	Octodontidae	No
<i>Abrothrix xanthorhinus</i>	Ratón de hocico amarillo	<i>Abrothrix</i>	Cricetidae	No
<i>Abrothrix hirta</i>	Ratón lanoso	<i>Abrothrix</i>	Cricetidae	Si

\*Se describen como especies hospederas aquellas que han sido reportadas con presencia de anticuerpos contra virus Andes. Sin embargo, la única especie capaz de mantener y transmitir el virus es *O. longicaudatus*.