

Suplemento: Infección por hantavirus en Chile

Biología de roedores reservorios de hantavirus en Chile*

ANGEL E. SPOTORNO O. (PhD)¹, R. EDUARDO PALMA V. (PhD, MSc)², y
J. PABLO VALLADARES F. (Lic. Biol)¹

BIOLOGY OF HANTAVIRUS RESERVOIR RODENTS IN CHILE

*The basic biology of the potential hantavirus reservoir rodents from Chile are reviewed. The taxonomy and systematics of five endemic **Muridae** species, the oryzomine *Oligoryzomys longicaudatus* (probably the primary reservoir), the akodontines *Abrothrix longipilis*, *Abrothrix olivaceus*, and the phyllotines *Loxodontomys micropus* and *Phyllotis darwini*, are updated with some recent modifications, as well as their features like external characters, geographic distribution, habitat, etology, feeding, ecology, and reproduction. Particular attention is given to the molecular phylogenetic relationships between rodent species and their groups, as well as with those of their hantavirus hosts. An association between the evolution of the two groups seems to emerge, suggesting co-evolution between rodent species and virus. This important hypothesis remains to be tested. Other relationships between rodent species and their viral hosts are discussed.*

Key words: Zoonosis, **Muridae**, Phylogeny- co-evolution.

INTRODUCCION

Los roedores silvestres, por su abundancia, diversidad y ubicuidad, son componentes importantes de casi todos los ecosistemas terrestres. Son también los reservorios naturales de muchas especies de microorganismos, los que a veces son traspasados por contacto y derrame (*spillover*) a otros mamíferos, particularmente a los emparentados filogenéticamente. Ocasionalmente llegan a ser patógenos en su nuevo

ambiente, produciéndose así zoonosis, o enfermedades de origen animal.

En las últimas dos décadas, la expansión geográfica y demográfica de la especie humana ha originado nuevos y crecientes contactos con animales silvestres y sus ambientes naturales. No es extraño entonces, la aparición de las llamadas enfermedades infecciosas emergentes (EIE), definidas como *aquellas enfermedades humanas reconocidas recientemente, que han surgido recién en la población, o que están*

¹ Laboratorio de Citogenética Evolutiva de Mamíferos, Programa de Genética Humana, ICBM, Facultad de Medicina, Universidad de Chile.

² Departamento de Ecología, Facultad de Ciencias Biológicas, Pontificia Universidad Católica de Chile.

* Financiado por Proyectos ICIDR AI-98-009, Hantavirus Ecology and Disease in Chile, Public Health Services, NIH, DHHS (USA), Fondecyt 1990156 (REP) y 1980711.

aumentando rápidamente en incidencia o rango geográfico¹ (para una lista seleccionada de EIE, sus organismos patógenos, huéspedes, geografía de surgimiento, impacto en poblaciones silvestres, factores asociados con surgimiento y referencias ver la Tabla 1; la lista completa está disponible en sitio Web www.sciencemag.org/feature/data/1041321.sh/).

Según trabajos muy recientes, del total de 1.709 patógenos descritos para la especie humana, casi la mitad (49%) son zoonosis.² Más aún, entre las 156 EIE reconocidas hoy, un alarmante 73% es de origen zoonótico. En Chile, la más recientemente documentada zoonosis es el síndrome pulmonar por hantavirus, una EIE tipo 1, es decir cuyo agente infeccioso, especie hospedera e incidencia o rango geográfico son simultáneamente surgentes, nuevos o en aumento.¹

Estos antecedentes obligan a considerar seriamente la biología general de los roedores silvestres, particularmente de aquellos que son potencialmente reservorios de hantavirus en Chile. El presente trabajo tiene precisamente este objetivo; lo haremos en una perspectiva general y evolutiva que abarca al conjunto de

especies relacionadas con hantavirus, los roedores de la familia *Muridae*. Especial atención daremos a las características biológicas y filogenéticas de aquellas especies de este grupo que, hasta ahora, han resultado ser seropositivas a hantavirus en Chile. Actualizaremos su taxonomía y sistemática básicas, las que han experimentado varios cambios recientes, también a sus caracteres distintivos externos, distribución geográfica y habitat, etiología conocida y alimentación, ecología, y reproducción. Estos datos resultan relevantes para comprender los orígenes y características de las zoonosis endémicas, su eventual surgimiento, y la formulación de medidas adecuadas de prevención y control.

Los roedores *Muridae*

Esta gran familia del Orden *Rodentia* presenta una gran diversidad, 1.326 especies y 281 géneros,³ agrupando entonces, a casi un tercio de las especies de mamíferos del mundo. Casi todos son de distribución geográfica restringida y en general endémicos (propios o exclusivos) en sus regiones y probablemente autóctonos

Tabla 1. Principales especies de roedores reservorios, hantavirus descritos, distribución, y las respectivas enfermedades en la especie humana (modificado de ref. 6)

Roedor reservorio principal	Hantavirus	Distribución	Enfermedad humana
<i>Rattus norvegicus</i>	Seul	Eurasia, mundial	FHSR leve
<i>Apodemus agrarius</i>	Hantaan	Asia rural	FHSR severa
<i>Apodemus flavicollis</i>	Dobrada-Belgrado	Balcanes	FHSR severa
<i>Clethrionomys glareolus</i>	Puumala	Escandinavia	FHSR leve
<i>Microtus fortis</i>	Khabarovsk	Rusia	nd
<i>Microtus pennsylvanicus</i>	Prospect Hill	E.U.A.	nd
<i>Microtus arvalis</i>	Tula	Europa	nd
<i>Reithrodontomys mexicanus</i>	Río Segundo	México	nd
<i>Reithrodontomys megalotis</i>	El Morro Canyon	México, E.U.A	nd
<i>Peromyscus maniculatus</i>	Sin Nombre	EUA (0)	SPH
<i>Peromyscus leucopus</i>	New York	E.U.A	SPH
<i>Sigmodon hispidus</i>	Blackcreek	E.U.A (SE)	SPH
<i>Oryzomys palustris</i>	Bayou	E.U.A. (S)	SPH
<i>Oligoryzomys microtis</i>	Río Mamoré	Bolivia	nd
<i>Oligoryzomys longicaudatus</i>	Andes	Argentina, Chile	SPH
<i>Calomys laucha</i>	por nombrar	Paraguay	

FHSR = Fiebre hemorrágica con síndrome renal. SPH = Síndrome pulmonar por hantavirus.
nd = no descrita.

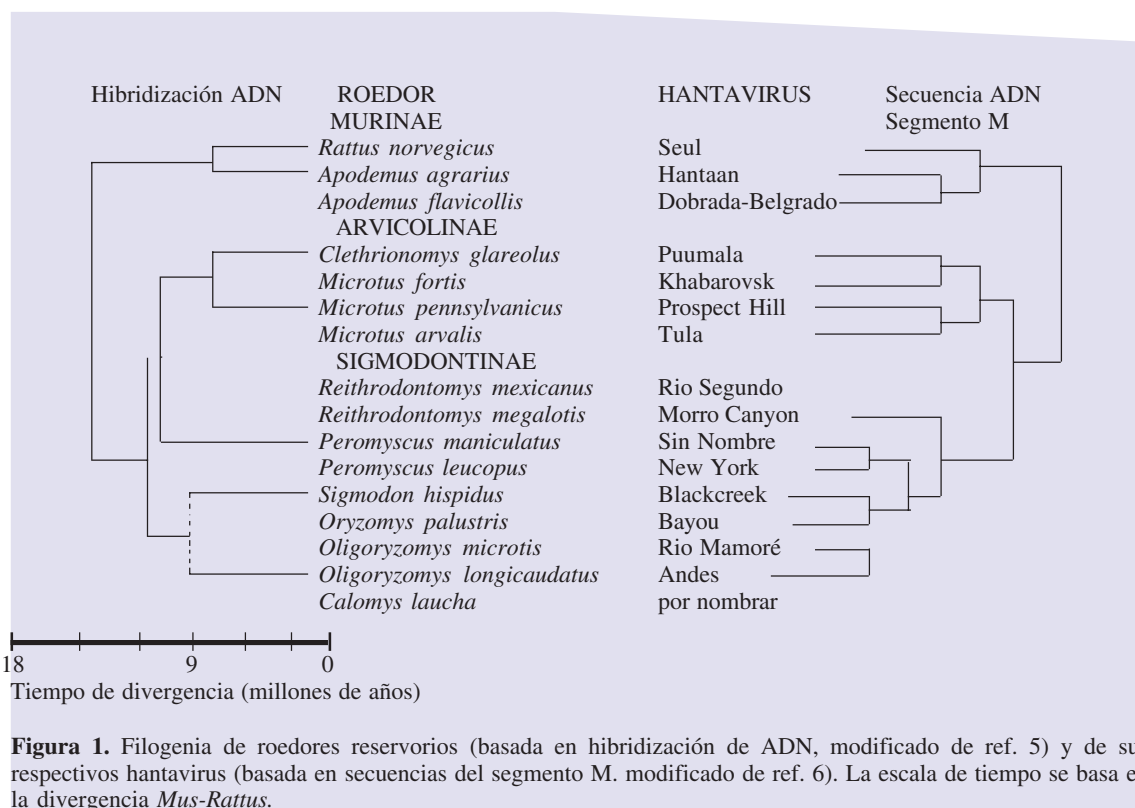
(que se han originado allí). El subgrupo más numeroso es el de los *Murinae*, con 122 géneros y 529 especies en Eurasia, África y Oceanía; a esta subfamilia pertenecen las conocidas tres especies de roedores comensales con la especie humana, que han llegado a ser cosmopolitas, y hasta abundantes, durante los últimos cinco siglos: la laucha (*Mus musculus*), la rata negra (*Rattus rattus*) y la rata noruega (*Rattus norvegicus*).

En las Américas, el subgrupo más importante de roedores es el de los *Sigmodontinae*, con 14 tribus, 79 géneros y 423 especies,³ seguido por los *Arvicolinae*, con 26 géneros y 143 especies. Precisamente a estas tres subfamilias pertenecen casi exclusivamente las especies identificadas como reservorios primarios de los hantavirus reportados en la literatura (Tabla 1).

En la biología de las especies es importante considerar sus relaciones filogenéticas, las que permiten determinar tanto sus orígenes como el grado de divergencia desde su último ancestro común; en algunos casos, incluso se puede esti-

mar el tiempo transcurrido desde el último ancestro común. Entre los estimadores filogenéticos que han demostrado ser más directos, robustos y confiables están los atributos del material genético.⁴ Ellos permiten, por ejemplo, confirmar si agrupaciones como las mencionadas arriba, basadas fundamentalmente en datos morfológicos, son en realidad naturales.

Las relaciones filogenéticas entre los grandes grupos de roedores mencionados no ha sido completamente aclarada, Pero hay algunos datos que consideraremos,⁵ en especial si se los compara con la filogenia propuesta para los hantavirus que cada una de ellas alberga.⁶ Ambas filogenias se comparan en la Figura 1. Como puede apreciarse, las relaciones filogenéticas de ambos grupos parecen ser bastante similares. Esta concordancia inmediatamente sugiere: que la asociación entre roedores y hantavirus es de larga data, y que los dos grupos no han evolucionado en forma independiente, es decir, la de uno parece haber influenciado la del otro.



Roedores sigmodontinos y hantavirus

Los sigmodontinos son los roedores más abundantes y característicos de Sudamérica, aunque algunos alcanzan a América Central y del Norte. Las tres tribus sudamericanas más diversas⁷ son: los orizomínos (tribu Oryzomyini, con 13 géneros y 110 especies), los akodontinos (tribu Akodontini con 10 géneros y 62 especies), y los más avanzados, los filotinos (tribu Phyllotini con 14 géneros y 45 especies).

Nuevamente, no es extraño que los roedores que hasta el momento han resultado seropositivos a hantavirus en Chile, pertenezcan precisamente a estos tres grupos mayores. En efecto, según los resultados del conjunto de muestreos más intensos para detectar hantavirus en roedores chilenos,⁸ se encontraron individuos seropositivos en las siguientes especies: un orizomino, *Oligoryzomys longicaudatus* (el de mayor prevalencia, muy probablemente el reservorio primario), dos akodontinos, *Abrothrix longipilis* y *Abrothrix olivaceus*, y dos filotinos: *Loxodontomys micropus* y *Phyllotis darwini*. Estas cinco especies están relacionadas

filogenéticamente. En efecto, hemos determinado las secuencias nucleotídicas para 514 pares de bases correspondientes a casi la mitad del gen para citocromo b del ADN mitocondrial para algunas especies de roedores chilenos,⁹ que se compararon con otras nuevas, y con otras disponibles en GenBank.¹⁰ Los resultados se muestran en la Figura 2.

A continuación presentamos algunos datos biológicos básicos para cada una de las especies chilenas seropositivas a hantavirus. Como podrá apreciarse, los nombres taxonómicos que identifican a algunas de estas especies han experimentado varios cambios recientes; incluso usaremos los datos moleculares nuevos (Figura 2) para sugerir la modificación en el contenido taxonómico de algunas de ellas (i.e. *Abrothrix longipilis*).

Oligoryzomys longicaudatus (Bennett, 1832)
Colilargo común

Características distintivas: Coloración dorsal café claro hasta tonos levemente más oscuros; ventralmente es de coloración grisácea. La

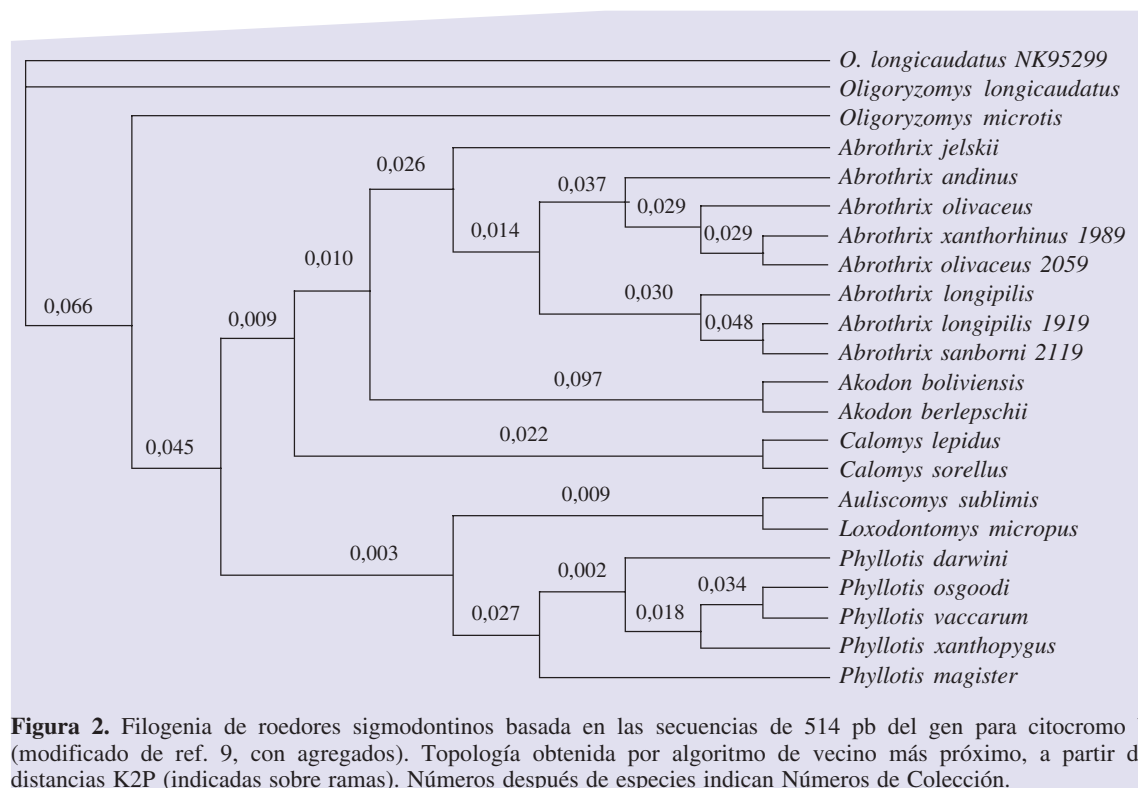


Figura 2. Filogenia de roedores sigmodontinos basada en las secuencias de 514 pb del gen para citocromo b (modificado de ref. 9, con agregados). Topología obtenida por algoritmo de vecino más próximo, a partir de distancias K2P (indicadas sobre ramas). Números después de especies indican Números de Colección.

cola es notoriamente más larga que la cabeza y el cuerpo, más que en cualquier otro roedor chileno (Figura 3); también es bicolor, ya que dorsalmente se observa una línea oscura en posición media a lo largo de este apéndice. Los valores promedio de las medidas estándar para 182 machos y 107 hembras corresponden a (en mm): longitud total del cuerpo y cola (LT) = 225,9; longitud de la cola (LCO) = 130; longitud de la pata con uña (LPU) = 28,3. Los valores promedio para hembras son: LT = 224,1; LCO = 128; LPU = 27,4. Esta especie debe ser separada de

Oligoryzomys magellanicus (Bennet, 1835)
Colilargo de la Patagonia

Características distintivas: Coloración dorsal café oscura. Cola más corta que la de *O. longicaudatus*, aunque levemente más larga que la cabeza y el cuerpo, y similar en coloración. Los valores promedio en las medidas estándar del cuerpo para 30 machos y 11 hembras son: machos: LT = 224; LCO = 117,8; LPU = 29; hembras: LT = 218; LCO = 114,5; LPU = 29. El peso de los adultos fluctúa entre 60 y 70 g.

Taxonomía y sistemática: Este género de pequeños roedores es comúnmente conocido como *rice rats* (ratas del arroz, aludiendo al habitat donde se lo colectó originalmente, lo que fue incorporado al nombre: *Oryza* es el nombre científico del arroz, *mys* = ratón, y *oligo* = pequeño). Hasta hace alrededor de una década se reconocían como un subgénero de *Oryzomys*, pero una revisión basada en la morfología externa, del cráneo, dientes y estómago, elevó su estatus taxonómico a nivel genérico.¹¹ Dichos estudios concluyen entonces que *Oligoryzomys* es un grupo monofilético (un grupo natural) y que es grupo hermano de otro género de roedores de más al norte de Sudamérica, *Microryzomys*. Actualmente, se reconocen 15 especies en el género,¹¹ con un rango de distribución que va desde México (e.g., *Oligoryzomys fulvescens*), hasta Argentina y Chile (*O. magellanicus*), abarcando así gran parte de Sudamérica y las Antillas Menores.

Dos especies de *Oligoryzomys* se reconocen actualmente en Chile, las cuales ganan estatus específico después de la revisión de la morfología externa, del cráneo, peneana, cromosómica y electroforética del grupo.^{12,13} Antes de dicho estudio, Osgood¹⁴ y Mann¹⁵ reconocían para Chile tres subespecies o razas geográficas de norte a sur: *O.I. longicaudatus* desde el Valle de Copiapó hasta el norte de la provincia de Concepción (río Bío-Bío); *O.I. philippii* desde esta última región hasta los 50° S, y en la zona de Magallanes y Tierra del Fuego *O.I. magellanicus*. El colilargo reportado para la provincia de Río Negro, Argentina, es igualmente reconocido como *O.I. longicaudatus*, aunque se diferencia genética-mente de su homónima chilena por el número fundamental (NF) de brazos cromosómicos. Mientras las dos formas a ambos lados de la Cordillera de los Andes presentan un $2n = 56$, el NF del taxón chileno es 70, y el del argentino es 68.¹² Tal cambio cromosómico se explica a través de una inversión pericéntrica.

Estudios posteriores, que comparan la morfología externa y del cráneo de *Oligoryzomys* a través de estadística multivariada y que incluyó representantes de varias poblaciones a lo largo de su rango de distribución, no evidenciaron una diferenciación morfológica entre las subespecies *longicaudatus* y *philippii*. Sin embargo, las poblaciones de *magellanicus*, para las mismas variables, mostraron una fuerte diferenciación respecto de las formas septentrionales. Por otro lado, *magellanicus* se diferencia de *longicaudatus* y *philippii* en la morfología del báculo (hueso peneano), el cual difiere significativamente en tamaño respecto de *longicaudatus* y *philippii*. Cromosómicamente, por otro lado, el cariotipo de las dos formas septentrionales está constituido por $2n = 56$, NF = 70,¹² mientras que el del taxón austral por $2n = 54$, NF = 70.¹³ Finalmente, aunque no disponible para las muestras de *O.I. magellanicus*, el análisis de variación alozímica para 10 proteínas enzimáticas codificadas por 15 presuntos *loci* génicos demostró altos valores de identidad genética (Nei) entre las poblaciones de *longicaudatus* y *philippii* (valores entre 0,841 y 0,999 entre 60 especímenes, de 10 localidades geográficas entre La Serena (IV

Región) y Puerto Ibáñez (XI Región), Estudios moleculares actualmente en etapa de ejecución, los cuales están secuenciando el gen mitocondrial citocromo b (1000 pb) entre 12 individuos representantes de similar cantidad de poblaciones entre la IV (La Serena) y XI (Aysén) regiones de Chile, no evidencian un patrón filogeográfico a lo largo del gradiente latitudinal. Esto estaría corroborando la alta movilidad o vagilidad que caracteriza a este taxón, tal como se reportó anteriormente mediante el uso de otros caracteres (ver arriba). En todo caso, la distancia molecular Kimura 2 parámetros entre un individuo de Bariloche y otro capturado en San Carlos de Apoquindo (Santiago, Región Metropolitana, espécimen NK 95299, (Figura 2) resultó ser 0,041, cifra relativamente baja que correspondería a sub-especies entre los sigmodontinos sudamericanos.¹⁰

Las evidencias aportadas por los caracteres morfológicos, cromosómicos y bioquímicos anteriormente mencionados, permitieron concluir que *longicaudatus* y *philippii* constituyen una sola especie.^{12, 13} El nombre que la designa es *Oligoryzomys longicaudatus*, ya que tiene prioridad por ser la especie tipo. *O. magellanicus*, por otro lado, constituiría la segunda especie del género en Chile, de ocurrencia en la zona más austral.

Distribución: *Oligoryzomys longicaudatus* se distribuye desde el valle de Copiapó en la III Región de Chile, hasta aproximadamente los 50° S, siendo los Campos de Hielo Sur la barrera geográfica que la separa de su congénere de la zona austral.¹⁵ *Oligoryzomys magellanicus* se restringe a las zonas boscosas y estepas patagónicas en Magallanes y Tierra del Fuego, así como las islas de la XII Región al sur de los 50° S.¹²

Ecología: Datos acerca del ámbito de hogar (*home range*) de *O. longicaudatus* reportan rangos que fluctúan entre 320 y 480 m²,¹⁷ mayores que para aquellas especies con las cuales coexiste (e.g., *Abrothrix olivaceus*). *Oligoryzomys* es considerado muy versátil en la elección del hábitat (desde zonas boscosas hasta áreas ecotonales entre bosques y zonas arbustivas), aunque prefiere áreas húmedas. En la Patagonia ocurre ocasionalmente en zonas de bosque más bien denso, pero prefiere zonas

arbustivas. Respecto de las densidades poblacionales, se han reportado valores de 5,4 por hectárea para bosques patagónicos, mientras que en Chile central tales cifras oscilan entre 24 y 47 individuos por hectárea. Como lo sugiere su larga cola, *Oligoryzomys* es un buen trepador y saltador, algunas veces construye nidos en arbustos y árboles, o utiliza nidos abandonados de aves.

La dieta de *Oligoryzomys* se caracteriza por ser granívora durante las estaciones más secas, mientras que durante las estaciones húmedas consiste en flores y follaje y ocasionalmente algunos artrópodos. Durante el período de florecimiento de una caña muy común, llamada quila (*Chusquea quila*) se ha reportado un dramático incremento en las poblaciones del colilargo; lo mismo ocurre en Chile central en el año que sigue a lluvias abundantes. En cuanto al tamaño de la camada, fluctúa en promedio en alrededor de cinco individuos. Las hembras se reproducen cuando tienen tan solo unos pocos meses de edad y pueden tener hasta tres camadas al año entre noviembre y febrero.^{15, 18, 19} Ambos hechos son una clara indicación del alto potencial reproductivo de esta especie, que se expresa en la "ratadas" mencionadas anteriormente.

Antecedentes respecto a hantavirus: Hasta ahora, *O. longicaudatus* ha resultado ser la especie de sigmodontino con la más alta prevalencia para el hantavirus tanto en Argentina como en Chile. En este último país, ha sido la principal especie vectora del virus (otra ha sido *Abrothrix olivaceus*), según casos reportados a partir de mediados de la década del 90. Actualmente, existen registros de seropositividad para hantavirus en especímenes capturados entre la IV Región (e.g., Salamanca), hasta la XI Región (datos muy recientes no publicados).

Abrothrix longipilis (Waterhouse, 1837)
Ratón de pelo largo

Características distintivas: Roedor de tamaño mediano, cráneo grande, orejas de largo moderado (Figura 4) y cola más corta que la longitud cabeza-cuerpo (75%). Su peso es de 36,23 ± 7,10 g (n = 24). De largos pelos dorsa-

Figura 3. Ejemplar de *Oligoryzomys longicaudatus* de Valdivia, X Región de Los Lagos (Fotografía E. Palma).

Figura 4. Ejemplar de *Abrothrix longipilis* de Santiago, Región Metropolitana (Fotografía A. Spotorno).

Figura 5. Ejemplar de *Abrothrix olivaceus* de Santiago, Región Metropolitana (Fotografía A. Spotorno).

Figura 6. Ejemplar de *Loxodontomys micropus* de Valdivia, X Región de Los Lagos (Fotografía A. Spotorno).

Figura 7. Ejemplar de *Phyllotis darwini* de Santiago, Región Metropolitana (Fotografía A. Spotorno).

les, varía de color en un gradiente latitudinal en las distintas subespecies, pero en general es de color gris con visos café. Vientre de color gris sucio. Los valores promedios de las medidas estándares para 24 ejemplares, corresponden (en mm) a: longitud total del cuerpo y cola (LT) $189,83 \pm 12,58$; longitud de la cola (LCO) = $82,65 \pm 7,22$; longitud de la pata con uña (LPU) = $25,10 \pm 1,25$.^{20, 21}

Taxonomía y sistemática: Hasta 1986, habitualmente se incluía como perteneciente al género *Akodon*. Sin embargo, características cromosómicas, electroforéticas y morfológicas fundamentan su inclusión en el género *Abrothrix*,²² lo que ha sido corroborado por datos moleculares.^{10, 22} Proponemos ahora que debería incluirse como sinónimo de esta especie a *Abrothrix sanborni*, ya que las secuencias del gen para citocromo b de un espécimen de piel oscura sólo se diferencia en 0,005 unidades K2P de las de *A. longipilis*, lo que está muy lejos del 0,07 promedio para especies diferentes de akodontinos (Figura 2).

Distribución: La distribución de esta especie es bastante amplia, la que comienza en la IV Región con la subespecie *A. l. longipilis*. Hacia el sur se encuentra *A. l. hirta* en la base de los Andes de la VII Región y al SO de Mendoza y Neuquén. *A. l. apta* se distribuye desde la provincia de Talca hasta Aysén (XI Región) y en Neuquén y Sta. Cruz, Argentina. También en Argentina se encuentra *A.I. moerens*, y que probablemente pasa a Chile por la VIII y X regiones. *A.I. castaneus* en Isla Mocha, frente a la provincia de Arauco (IX Región). *A.I. suffusa* en Aysén (XI Región) y también representada en Argentina. *A.I. moerens* se encuentra en Neuquén y Río Negro, Argentina, probablemente pasa a Chile por la VIII y X regiones. *A. l. nubila* en la provincia de Nueva Esperanza y Magallanes (XII Región), Por último, *A.I. francei* en el norte y centro de la provincia de Tierra del Fuego (XII Región).^{15, 24}

Ecología: *A. longipilis* habita en una amplia gama de ecosistemas, pasando por sabanas y matorrales, bosques, roqueríos, pastizales, montañas y patagonia austral, no superando los 2.000 mts. sobre el nivel del mar (msnm). El ámbito de hogar de *A. longipilis* es mínimo en

invierno (1.636 m^2 , $n = 14$) y máximo en primavera (2.758 m^2 , $n = 15$).²⁴ Esta especie también tiene una actividad continua, se desenvuelve diariamente en el día y la noche, siendo mayor en el verano (38%), declinando hacia el otoño, hasta desaparecer en invierno. Con respecto a la estructura poblacional, *A. longipilis* se mantiene relativamente constante, sólo con incrementos y declinaciones graduales.²⁵

La dieta de *A. longipilis* es descrita como omnívora para el matorral esclerófilo de la zona central y bosque higrófilo templado del sur de Chile. En los bosques del sur de Chile también consume hongos, pero en menor medida (31%). Otros componentes de la dieta son artrópodos (16%), semillas (11%), larvas de insectos (10%) y frutos (5%). La fungivoría se explica por el aporte energético de las larvas presentes en los hongos.^{26 27}

La actividad reproductiva de esta especie, de acuerdo a machos escrotados, es entre octubre y abril, con las hembras preñadas o lactando entre diciembre y febrero, aún cuando se han encontrado hembras preñadas en marzo y octubre. Esta especie tiene dos ciclos reproductivos al año, y tienen en promedio $2,75 \pm 1,06$ ($n = 16$) fetos por útero.²¹

La depredación hacia esta especie es alta en invierno por *Pseudolopex griseus* en el sur de Chile, alcanzando 22%. Una proporción menor se observa en el puma (*Puma concolor*), que es sólo de 1,2%. En el norte chico se observa sólo en 0,29% en la dieta de *P. griseus* y *P. culpeus*.^{28, 29-32}

Abrothrix olivaceus (Waterhouse, 1837) Ratón oliváceo

Características distintivas: Roedor de tamaño pequeño, rostro corto, cola más corta que la longitud cabeza y cuerpo (80%), las orejas son cortas pero conspicuas (Figura 5) y pie moderadamente largo. Su peso es de $30,4 \pm 4,3 \text{ g}$ ($n = 399$). Color dorsal en general grisáceo con visos café-oliva, aunque se observa variación latitudinal, es decir, los ejemplares del norte son marcadamente más claros que los del extremo sur. Ventralmente es de color gris sucio. Los promedios de medidas estándares para 19 ejem-

plares corresponden (en mm) a: longitud total del cuerpo y cola (LT) = 170,26; longitud de la cola (LCO) = 34,05; longitud de la pata con uña (LPU) 22,87.^{21, 33, 34}

Taxonomía y sistemática: Al igual que con su especie congénere, se incluía como perteneciente al género *Akodon*. Características cromosómicas, electroforéticas y morfológicas fundamentan su inclusión en el género *Abrothrix*,²² lo que ha sido corroborado por datos moleculares.^{10,23} Se sinonimiza *A. xanthorhinus* con *A. olivaceus* por datos moleculares.³⁵ En la actualidad se reconocen cuatro subespecies, *A. o. olivaceus*, *A. o. pencanus*, *A. o. mochae*, *A. o. brachiotis*.

Distribución: Tiene una amplia distribución en Chile, *A. o. olivaceus* se distribuye desde la I Región hasta la provincia de Talca (VII Región) *A. o. pencanus* desde la provincia de Talca hasta la de Malleco y Cautín (IX Región); *A.o. mochae*, en la Isla Mocha (VIII Región) y *A. o. brachiotis*, desde la provincia de Valdivia (X Región) hasta la de Aysén (XI Región), incluyendo las islas del Archipiélago de Chiloé y de los Chonos. También se la encuentra en Argentina, al oeste de Neuquén, Río Negro y Chubut.^{20,21}

Ecología: Al igual que *A. longipilis*, *A. olivaceus* habita en una amplia gama de ecosistemas, desde el pedregoso desierto costero del norte de Chile, matorral espinoso en la zona central, hasta los lluviosos bosques templados del sur de Chile, En este último, lo hace en ambientes planos, con hojarasca profunda, con gran cobertura o abiertos. También se encuentra en arbustos y suelo desnudo o cubierto con escasa hierba. Generalmente no sobrepasa los 2.500 msnm. Con respecto a su distribución espacial, tiene un ámbito de hogar mínimo en invierno (área promedio 1.779 m²) y máximo en primavera (2.776 m²).²⁴ Además tiene una actividad continua, es decir, es diurno y nocturno, aunque esta característica varía dependiendo de la época del año, siendo máxima en verano (45%) y mínima en invierno 27%. También varía de acuerdo al hábitat, pues en el matorral siempre verde de Chile central y en el bosque higrófilo templado del sur de Chile se describe como crepuscular y nocturno. Su estructura

poblacional presenta un aumento considerable en verano hasta el comienzo del invierno y sufre gran declinación al final del invierno hasta primavera. Presenta un ciclo de mayor abundancia cada cinco años. Dentro de los factores asociados a la regulación en el número de esta especie, mencionaremos la composición de la edad de los individuos que inician la reproducción del año, la sobrevivencia diferencial de las cohortes y la dispersión de presaturación. Por otra parte, la heterogeneidad ambiental proporciona áreas de dispersión que son colonizadas anualmente.^{17, 25}

La dieta de esta especie está compuesta de insectos y cierta fungivoría en primavera. En otoño consume preferentemente vegetales (89%), de los cuales sólo el 3% corresponde a semillas o acículas de *Pinus radiata*; en esta época consume 11% de insectos. La principal dieta en invierno la componen los hongos (25%), disminuyendo la ingestión de vegetales e insectos. En verano aumenta el consumo de semillas, acículas e insectos. En general, se presenta como una especie omnívora.^{21,36}

A. olivaceus presenta siete meses de actividad reproductiva, con variaciones en el inicio de esta actividad, y de acuerdo a patrones latitudinales (agosto en los 30° 38'S; septiembre en los 33° 31'S y 36° 33'S y octubre en los 39° 38'S), aunque en la zona de Aysén se han encontrado machos con testículos abdominales de noviembre a marzo y ya en abril todos los machos presentan esta característica. Las hembras preñadas y lactantes se observan entre los meses de noviembre y abril, y presenta reposo sexual en los meses más rigurosos (abril-agosto), Puede alcanzar dos o tres ciclos reproductivos al año, con 4 a 6 fetos en cada gestación. La hembra da a luz en un nido poco elaborado, oculto bajo tierra o rocas, o entre las raíces de los árboles.^{20, 21}

Es una especie generalmente abundante en la dieta de los depredadores chilenos. Sin embargo, se observa una variación latitudinal, es decir, en el norte de Chile es una especie muy poco abundante en la dieta de los carnívoros y rapaces; por ejemplo, para el zorro *P. culpeus* y la rapaz *Athene cunicularia*, representa un 0 y 17,3% respectivamente. Por otra parte, para las dos especies de zorros, se ha documentado que

esta especie equivale sólo al 0,29% de la dieta al año. En la zona central, estudios en dieta realizados en *P. griseus* y *P. culpaeus*, muestran que *A. olivaceus* tampoco es parte importante en la dieta de zorros, llegando a sólo 3,8 y 6,2% anual. Por último, *A. olivaceus* corresponde a la presa más importante para el zorro chilla (*Pseudolopex griseus*) en el sur de Chile, llegando a alcanzar entre 31 y 56,3% de su dieta. Sin embargo, también en el sur, para el puma (*Puma concolor*) este roedor representa sólo el 2,4% de su dieta. Otro depredador es la culebra de cola larga, *Philodryas chamissonis* (2,6%) para la zona norte y centro de Chile.^{28-31, 36}

Datos sobre hantavirus: Ya en 1975, el profesor Guillermo Mann, mucho antes de que se conociera la relación de este roedor con la cepa Andes del hantavirus, pronosticó la posibilidad que esta especie pudiera tener alguna responsabilidad en la transmisión de enfermedades infecto-contagiosas, al decir: "Hasta aquí todavía no se ha materializado aparentemente la transmisión de enfermedades por su intermedio, pero en cualquier momento podría ser la causa de epidemias".¹⁵

Loxodontomys micropus (Waterhouse, 1837)
Pericote austral

Características distintivas: Especie de aspecto robusto. Orejas de largo mediano (Figura 6), ojos grandes, cola alrededor de 75% de la longitud cabeza-cuerpo, pelaje espeso y suave, de color café algo chocolate en el dorso y suavemente más claro en la zona ventral. El cráneo presenta crestas que limitan un espacio interorbital estrecho y cóncavo. Las corridas dentarias convergen rostralmente, a diferencia de las especies de *Phyllotis*. Los incisivos superiores son anchos y amarillos. Hay una serie de cuatro minúsculos forámenes a lo largo del paladar posterior. En los molares existe una fuerte inclinación frontal de las crestas externas del esmalte. El peso promedio es de 62,67 ± 10,08 g (n = 22). Los valores promedios de las medidas estándares para 22 ejemplares colectados en Aysén, corresponden (en mm) a: longi-

tud total del cuerpo y cola (LT) 224,50 ± 10,49 longitud de la cola (LCO) 56,13 ± 6,77; longitud de la pata con uña (LPU) 27,95 ± 0,87.^{20, 21}

Taxonomía y sistemática: Hasta 1976, esta especie era clasificada dentro del género *Phyllotis*.¹⁵ Sin embargo, mediante análisis cariotípicos, se incluyó en el género *Auliscomys*.³⁷ Posteriormente, Braun³⁸ la incluyó en el género *Loxodontomys*, en base a caracteres osteológicos, lo que fue confirmado por Steppan,³⁹ En Chile central, es reemplazada por *Loxodontomys pikumche*, especie nueva recientemente descrita.²³

Distribución: Andes del sur hasta la cordillera de Nahuelbuta e Isla de Chiloé. Latitudinalmente se le encuentra desde la VIII Región, hasta el extremo sur de Chile y Argentina.²⁰

Ecología: Ocupa una gran diversidad de hábitats, pero se la encuentra principalmente en el bosque higrófilo templado y en la estepa patagónica con cubierta de gramíneas. Se han capturado ejemplares en bosques de *Nothofagus dombeyi* y *N. pumilio* de la X Región de Chile. Particularmente en Aysén, prefiere praderas con exuberante vegetación, hojarasca suelta y abundante. Generalmente no sobrepasa los 3.000 msnm.

L. micropus presenta una distribución espacial de tipo cursorípeda. Es de hábitos principalmente nocturnos, aunque también tiene actividad diurna. Sus hábitos alimenticios son principalmente semillas (17%), frutos (28%), flores (20%), tejido vegetal (23%) y hongos (6%).

L. micropus comienza a reproducirse en primavera, etapa que es muy breve. Entre noviembre y diciembre muchos machos tienen sus testículos descendidos y la mayoría de las hembras están preñadas. Ya en febrero y marzo son pocos los individuos reproductivamente activos, y en abril prácticamente todas las hembras están apareadas o están lactando, tiempo en que declina la actividad sexual de la especie. Presenta dos ciclos reproductivos en el año, dando a luz a cinco crías por cada uno.²¹

Con respecto a sus depredadores, algunos estudios señalan que esta especie no es tan importante en la dieta de *Pseudalopex griseus*, ya que alcanza sólo 8,2% del total, muy por

debajo de *A. longipilis* con 22%. Sin embargo, esta especie es el roedor más importante en la dieta del puma (*Puma concolor*), ya que alcanza 15,7% del total, seguido de *A. olivaceus* con 2,4%.²⁸⁻³⁰

Phyllotis darwini (Waterhouse, 1837)

Lauchón orejudo de Darwin

Características distintivas: Especie de tamaño mediano, de aspecto robusto y cola larga, pabellones auriculares grandes y delgados (más de 20 mm). Ojos muy grandes (Figura 7), pelaje largo y sedoso, predominando los colores café. El dorso es de tonalidad bruna, con algunas pigmentaciones negras de acuerdo a la edad. En el centro de Chile predominan tonalidades anaranjadas. Zona ventral siempre de colores claros, ya sea blanco, amarillento u ocráceo. Ocasionalmente aparecen manchas blanco - amarillentas en la zona axilar. En el matorral esclerófilo de Santiago los adultos pesan $61,5 \pm 3,1$ g (n = 120). Los valores promedios de las medidas estándares para 25 ejemplares, corresponden (en mm) a: longitud total del cuerpo y cola (LT) $179,44 \pm 55,19$ longitud de la cola (LCO) $111,09 \pm 20,88$; longitud de la pata con uña (LPU) $27,22 \pm 2,17$.^{15, 20}

Taxonomía y sistemática: Hasta 1974, bajo este nombre se incluía un conjunto de subespecies que se extendía desde Lima, Perú hasta Tierra del Fuego; pero ese año se publicó demostración fehaciente (cromosómica, etológica y reproductiva) de que esta especie habita sólo en Chile central, estando aislada genética y reproductivamente del resto de las formas andinas⁴⁰.

Distribución: Desde Paposó, II Región hasta Concepción, VIII Región, en la costa y Valle Central hasta los contrafuertes cordilleranos, no por encima de los 2.000 msnm.

Ecología: El hábitat de *P. darwini* corresponde principalmente a la estepa de *Acacia cavén* (espino) y en la cordillera de los Andes, los matorrales xerofíticos, desde el nivel del mar hasta los 2.000 msnm. También se le encuentra en bosques y matorrales esclerófilos

siempre verdes y en rodales de *Pinus radiata* con manchas de matorral esclerófilo degradado, prefiriendo áreas con estrato arbustivo denso. A nivel del suelo, prefiere áreas cubiertas con troncos pequeños, desde el nivel del mar hasta los 300 msnm.²⁰ Con respecto a su distribución espacial, tiene un ámbito de hogar mínimo en otoño (área promedio 1.154 m^2) y máximo en verano (3.781 m^2).²⁴ Además tiene una actividad nocturna, aunque varía dependiendo de la localidad, haciéndose más crepuscular hacia Concepción. La densidad poblacional en el norte chico, está determinada por las precipitaciones. En la primavera de 1972, en Fray Jorge, IV Región, hubo un aumento considerable de las precipitaciones y su población aumentó hasta el extremo de ser considerada plaga. En Concepción, la densidad poblacional aumenta considerablemente entre otoño y primavera, y una baja densidad relativa en invierno e incluso verano. Es una especie esencialmente herbívora. En otoño su dieta está constituida por 100% de vegetales, especialmente de *P. radiata* y *Escallonia pulverulenta*. En primavera aparece una pequeña proporción de insectos. En el verano aumentó el consumo de insectos (10%) y el de semillas y vegetales.³³

El período reproductivo varía latitudinalmente; por ejemplo, en Fray Jorge es entre agosto y febrero, y en Concepción entre septiembre y marzo, con camadas que varían entre cuatro y ocho crías. Esta especie es depredada por aves rapaces nocturnas (*Tyto alba*, *Athene cunicularia*), apareciendo frecuentemente en sus egagrópilas. También son frecuentes sus restos en fecas de zorros, por ejemplo en la Reserva Nacional Las Chinchillas, IV Región, donde se estima que 9,36% del total de la dieta correspondería a *P. darwini*. En los alrededores de Santiago, se estima 8,6% también para zorros.^{20, 31, 32}

DISCUSION

La invasión y evolución de los roedores sigmodontinos en América ha sido acompañada, y probablemente influenciada, por sus especies parásitas, entre ellos los hantavirus. La

concordancia general entre las filogenias de ambos grupos (Figura 1) así lo demuestra. Por otra parte, el grado de divergencia genético-molecular muestra que esta asociación ecológica es de larga data, específicamente unos 10 millones de años si consideramos los datos de hibridización de ADN para los sigmodontinos (Figura 1). Esta cifra coincide con otras basadas en electroforesis de proteínas.⁴¹ En todo caso, también es evidente que la asociación entre roedores y hantavirus se remontaría a tiempos previos a la llegada a tierras americanas (Figura 1).

La concordancia entre las filogenias de roedores reservorios y sus huéspedes hantavirus (Figura 1) también sugiere la no independencia entre la evolución de ambos grupos, y posiblemente la ocurrencia de co-evolución entre algunas de estas especies. Por lo menos, la evolución de la virulencia o la domesticación del hospedero por parte del huésped es una estrategia de largo plazo perfectamente plausible.⁴² Estas hipótesis deberían ser puestas a prueba con un diseño experimental adecuado.

La presencia de distintos hantavirus en distintas especies de roedores que pertenecen a grupos taxonómicos restringidos, es un hecho biológico de importancia. En efecto, la taxonomía, todavía considerada por muchos como una clasificación arbitraria de nombres y grupos, habitualmente está basada en la sistemática, el estudio científico de la diversidad biológica, uno de cuyos componentes sustantivos es la diversidad genética. En otras palabras, la taxonomía intenta construir (y nominar) grupos monofiléticos, es decir, que están emparentados filogenéticamente ya que descienden de un ancestro común cercano. Esta cercanía filogenética implica que comparten no sólo genes, sino también el producto de los genes, todo el conjunto de atributos biológicos propios que sustentan la construcción y el funcionamiento de los organismos. Por tanto, cercanía taxonómica implica cercanía biológica general. Por ejemplo, la adaptación de un patógeno a un hospedero particular implica una cierta facilidad para invadir también otros organismos emparentados filogenéticamente al hospedero de origen, si es que el virus ha desarrollado

maneras de evadir la detección por parte del hospedero. Esta agregación filogenética de los hospederos se puede apreciar claramente cuando se la compara con la de los hantavirus (Figura 1).

Adicionalmente, las especies cercanas filogenéticamente también tienden a estar cercanas geográficamente, lo que implica mayor probabilidad de contacto con el virus, con la consiguiente infección y derrame. Esto explica, en concreto, la presencia de seropositividad a hantavirus no sólo en una especie que es el reservorio primario, sino también en las varias otras especies emparentadas que conviven en el mismo hábitat.

El derrame hacia otras especies filogenéticamente lejanas, como es el caso de la especie humana por ejemplo, todavía no ha sido explicado. Sin embargo, la extraordinaria virulencia con que se desarrolla la enfermedad en estos casos es comprensible, tal vez por las grandes diferencias entre las proteínas del nuevo hospedero con respecto a las del original, lo que provocaría una mayor reacción del sistema inmunitario en el nuevo hospedero.

RESUMEN

Es revisada la biología básica de los roedores potencialmente reservorios de hantavirus en Chile. La taxonomía y sistemática de cinco especies de roedores *Muridae* endémicos, el orizomino *Oligoryzomys longicaudatus* (reservorio primario), los akodontinos *Abrothrix longipilis* y *Abrothrix olivaceus*, y los filotinos *Loxodontomys micropus* y *Phyllotis darwini*, son puestas al día con recientes modificaciones, así como sus caracteres externos, distribución geográfica, hábitat, etología, alimentación, ecología y reproducción. Especial atención se da a las relaciones filogenéticas entre especies de roedores sus grupos, así como con aquellas correspondientes a sus hantavirus huéspedes. Una asociación entre la evolución de ambos grupos parece emerger, sugiriendo co-evolución entre las especies de roedores virus. Esta importante hipótesis debería ser puesta a prueba. Son discutidas otras relaciones entre especies de roedores y sus huéspedes virales.

BIBLIOGRAFIA

- 1.- DASZAK P, CUNNINGHAM A A, HYATT A D. Emerging infectious diseases of wildlife threats to biodiversity and human health. *Science* 2000; 287: 443-9.
- 2.- ENSERINCK M. Malaysian researchers trace nipah virus outbreak to bats. *Science* 2000; 289: 518-9.
- 3.- MUSSER G G, CARLETON M D. Order Rodentia. D E Wilson y D M Reeder (Eds.). *Mammal species of the world - a taxonomic and geographic reference*. Second edition. Washington D.C., USA, Smithsonian Institution Press, 1993; 501-756.
- 4.- HILLIS D, MORITZ C, MABLE B. Molecular systematics. Sinauer, Sunderland Massachusetts, second edition pp 1-16.
- 5.- CATZEFLIS F M, DICKERMAN A W, MICHAUX J, KIRSCH J A. DNA hybridization and rodent phylogeny. In *Mammals phylogeny - Placentals*. Szalay, F, M Novacek and M McKenna eds. Springer-Verlag, 1993; 159-72.
- 6.- SCHMALJOHN C, HJELL E B. Hantaviruses - a global disease problem. *Emerg Infect Dis* 1997; 3 (2): 1-11.
- 7.- REIG O A. Diversity pattern and differentiation of High Andean rodents. In Vuilleumier F y M Monasterio eds, *High altitude tropical biogeography*, 1986; Oxford University Press, New York pp 404-39.
- 8.- MINISTERIO DE SALUD. Hantavirus: la respuesta de Chile. 1997; Ministerio de Salud, Chile, Santiago. 251 pp.
- 9.- SPOTORNO A E, WALKER L I, FLORES S V et al. Evolución de los filotinos (*Rodentia, Muridae*) en los Andes del sur. *Rev Chilena de Historia Natural* 2000 (en prensa).
- 10.- SMITH M F, PATTON J L. Phylogenetic relationships and radiation of sigmodontine rodents in South America: Evidence from cytochrome b. *J Mammalian Evolution* 1999; 6 (2): 89-127.
- 11.- CARLETON M D, MUSSER G G. Systematic studies of oryzomyine rodents (*Muridae, Sigmodontinae*) - A synopsis of *Microroryzomys*. *Bull Am Mus Nat Hist* 1989; 191: 1-83.
- 12.- PALMA R E. Sistemática evolutiva del género *Oryzomys* Baird (*Rodentia: Cricetidae*), en Chile. M. Sc. Tesis, Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile, 1987.
- 13.- GALLARDO M H, PALMA E. Systematics of *Oryzomys longicaudatus* (*Rodentia Muridae*) in Chile. *J Mammalogy* 1990; 71: 333-42.
- 14.- OSGOOD W H. The mammals of Chile. *Field Mus Nat Hist* 1943; 30: 1-268.
- 15.- MANN G. Los pequeños mamíferos de Chile, marsupiales, quirópteros, edentados y roedores. *Gayana Zoológica* 1978; 40: 1-342.
- 16.- GALLARDO M H, PATTERSON B D. Chromosomal differences between two nominal subspecies of *Oryzomys longicaudatus* Bennett. *Mamm Chrom Newsl* 1985; 25: 49-53.
- 17.- MURUA R, GONZALEZ L A, MESERVE P L. Population ecology of *Oryzomys longicaudatus philippii* (*Rodentia-Cricetidae*) in Southern Chile. *J Anim Ecol* 1986; 55: 281-93.
- 18.- GREER J K. Mammals of Malleco province, Chile. *Publ Mus Michigan State Univ Biol Ser* 1966; 3: 9-162.
- 19.- PEARSON O P. Characteristics of a mammalian fauna from forests in Patagonia, southern Argentina. *J Mammalogy* 1983; 64; 476-92
- 20.- MUÑOZ-PEDREROS A. Orden Rodentia. En *Mamíferos de Chile*. CEA Eds. Andrés Muñoz-Pedros y José Yáñez Valenzuela eds, 2000 pp 73-187.
- 21.- KELT D A. The natural history of small mammals from Aysén Region, southern Chile. *Rev Chilena Historia Natural* 1994; 67 (2): 83-207.
- 22.- SPOTORNO A E, ZULETA C, CORTES A. Evolutionary systematics and heterochrony in *Abrothrix* species (*Rodentia, Cricetidae*) - *Evolución Biológica* 1990; 4: 37-62.
- 23.- SPOTORNO A E, COFRE H, MANRIQUEZ G et al. Una nueva especie de *Loxodontomys*, otro mamífero filotino en los Andes de Chile central. *Rev Chilena de Historia Natural* 1998; 71: 359-73.
- 24.- MUÑOZ-PEDREROS A, MURUA R E, GONZALEZ L. Nicho ecológico de micromamíferos en un agroecosistema forestal de Chile central. *Rev Chilena de Historia Natural* 1990; 63 (3): 267-77
- 25.- MESERVE P L, LANG B K, MURUA R E, MUÑOZ-PEDREROS A, GONZALEZ L A. Characteristics of a terrestrial small mammal assemblage in a temperate rainforest in Chile. *Rev Chilena de Historia Natural* 1991; 64 (1): 157-69.
- 26.- MURUA R E, GONZALEZ L A, JOFRE C. Experimental foods preference of two southern Chilean rodents. *J Mammalogy* 1980; 61: 13840.
- 27.- MURUA R E, GONZALEZ L A. Regulation of numbers in two Neotropical rodent species in southern Chile. *Rev Chilena de Historia Natural* 1986; 59 (2): 193-200.
- 28.- MARTINEZ D R, RAU J R, MURUA R E, TILLERIA M S. Depredación selectiva de roedores por zorros chillas (*Pseudolopex griseus*) en la pluviselva valdiviana, Chile. *Rev Chilena de Historia Natural* 1993; 66 (4): 419-26.
- 29.- RAU J, TILLERIA M, MARTINEZ D, MUÑOZ A. Dieta del *Felis concolor* (*Carnivora, Felidae*) en áreas silvestres protegidas del sur de Chile. *Rev Chilena de Historia Natural* 1991; 64 (1): 139-44.
- 30.- RAU J, MARTINEZ D, LOW J, TILLERIA M. Depredación por zorros chillas (*Pseudolopex griseus*) sobre micromamíferos cursoriales, escansoriales y arborícolas en un área silvestre protegida del sur de Chile. *Rev Chilena de Historia Natural* 1995; 68: 333-40.
- 31.- DURAN J C, CATTAN P E, YAÑEZ J. Food habits of foxes (*Canis sp.*) in the Chilean national chinchilla reserve. *J Mammalogy* 1987; 68 (1): 179-81.
- 32.- JAKSIC F M, SCHALATTER R P, YAÑEZ J. Feeding ecology of central Chilean foxes, *Dusicyon*

- culpeus* and *Dusicyon griseus*. J Mammalogy, 1980; 61 (2): 254-60.
- 33.- MUÑOZ-PEDREROS A. Ecología del ensamble de micromamíferos en un agroecosistema forestal de Chile central, una comparación latitudinal. Rev Chilena de Historia Natural 1992; 65 (4): 417-28.
- 34.- MESERVE P L, SHADRICK E J, KELT D A. Diets and selectivity of two Chilean predators in the northern semi-arid zone. Rev Chilena de Historia Natural 1987; 60 (1): 93-9.
- 35.- PEARSON O P, SMITH M F. Genetic similarity between *Akodon olivaceus* and *Akodon xanthorhinus* (Rodentia: Muridae) in Argentina. J Zool Lond 1999; 247: 43-52.
- 36.- GREENE H W, JAKSIC F M. The feeding behavior and natural history of two Chilean snakes, *Philodryas chamissonis* and *Tachymenis chilensis* (Colubridae). Rev Chilena de Historia Natural 1992; 65 (4): 485-93.
- 37.- SPOTORNO A E. Análisis taxonómico de tres especies altiplánicas del género *Phyllotis* (Rodentia-Cricetidae). An Mus Hist Nat (Valparaíso) 1976; 9: 141- 61.
- 38.- BRAUN J K. Systematic relationships of the Tribe *Phyllotini* (Muridae: Sigmodontinae) of South America. Special Publication Oklahoma Museum of Natural History, Norman 1993; 50 pp.
- 39.- STEPPAN S J. Revision of the Tribe *Phyllotini* (Rodentia-Sigmodontinae), with a phylogenetic hypothesis for the Sigmodontinae. Fieldiana Zoological Series 1995; 80: 1-12.
- 40.- WALKER L I, SPOTORNO A E, ARRAU J. Cytogenetic and reproductive studies of two nominal subspecies of *Phyllotis darwini* and their experimental hybrids. J Mammalogy 1984; 65 (2): 220-30.
- 41.- SPOTORNO A E, WALKER L I. Origen y evolución de los mamíferos chilenos. En mamíferos de Chile. CEA Eds. Andres Muñoz-Pedrerros y José Yañez Valenzuela eds, 2000; Pags. 217-27.
- 42.- LEDERBERG J. Infectious history. Science 2000; 288: 287-93.

Agradecimientos: Al Sr. Eric Rivera-Milla por su colaboración en la secuenciación de *Oligoryzomys* y al Sr. Juan Oyarce O., en los trabajos de terreno y laboratorio.

Correspondencia :
Angel A. Spotorno O. Ph.D.
Fax (56-2) 737 3158
Email: aspotorn@machi.med.uchile.cl