

UCH-FC  
B. Ambiental  
D687a  
C.1



UNIVERSIDAD DE CHILE - FACULTAD DE CIENCIAS - ESCUELA DE PREGRADO

**ASOCIACIONES ENTRE ROEDORES ENDÉMICOS Y ESPECIES  
ARBUSTIVAS: EFECTO DEL SEXO Y ESTATUS DE INFECCIÓN EN  
LAS PREFERENCIAS**

Seminario de Título entregado a la Universidad de Chile en cumplimiento parcial de los  
requisitos para optar al Título de Biólogo con mención en Medio Ambiente

MARÍA ISABEL DONOSO PÁLYI

Director de Seminario de Título: Dra. Carezza Botto

Junio, 2013

Santiago – Chile



## INFORME DE APROBACION SEMINARIO DE TITULO

Se informa a la Escuela de Pregrado, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile que el Seminario de Título, presentado por la Srta. María Isabel Donoso Pályi

**“Asociaciones entre roedores endémicos y especies arbustivas: Efecto del sexo y estatus de infección en las preferencias”**

Ha sido aprobado por la Comisión de Evaluación, en cumplimiento parcial de los requisitos para optar al Título de Biólogo con Mención en Medio Ambiente.

*Dra. Carezza Botto*  
**Director Seminario de Título**

### Comisión de Evaluación

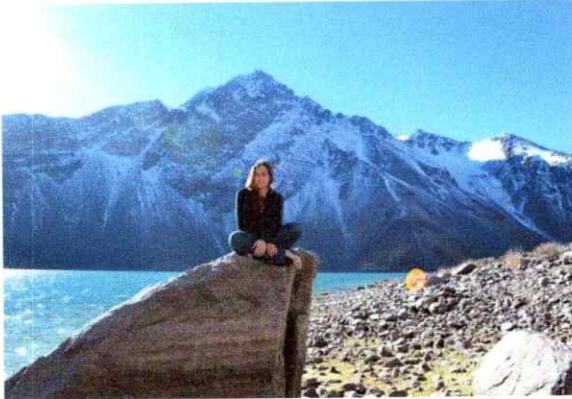
*Dr. Claudio Veloso*  
**Presidente Comisión**

*Dr. Ramiro Bustamante*  
**Evaluador**

Una firma manuscrita en negro que parece decir "Claudio Veloso".  
Una firma manuscrita en azul que parece decir "Ramiro Bustamante".  
Un sello circular con el texto "FACULTAD DE CIENCIAS", "BIBLIOTECA CENTRAL" y "U. DE CHILE" rodeado por dos estrellas.

Santiago de Chile, Junio de 2013.

## BIOGRAFÍA



María Isabel, conocida desde sus inicios como Chiki, nació en Santiago un 21 de Agosto en el seno de una familia numerosa, bajo el alero de la dominancia masculina, siendo siempre la princesa de la casa. Hija de

un de un gran académico forestal, a quien acompañó a cuanto viaje tuviese y fue el principal impulsor de su amor por la ciencia y naturaleza.

Cursó su educación básica en el colegio Raimapu, para pasar en media al colegio New Little College. En 2003 ingresó a Ingeniería Forestal, en la Universidad de Chile, después de un corto período y desencantada de la carrera decidió cambiarse, fue así como el año 2006 ingresó a Biología con mención en Medio Ambiente en la Universidad de Chile, siendo sus principales objetivos la conservación y la educación ambiental.

Con mucha dedicación y perseverancia, ha enfrentado todos los desafíos que la vida le ha puesto en el camino, saliendo airoso de todos ellos, siempre con una sonrisa que entregar a los demás. Gracias a su personalidad luchadora y bondadosa, ha sabido ganarse el cariño y admiración de sus más cercanos, y de esta forma, sin duda llegará a convertirse en una gran profesional.



Rocío, Claudio



*En memoria de Juancho y Erzsike.*

*Seguiré persiguiendo lo que los movía e hicieron parte de mí:*

*Buscar el cómo y cuidar a los desprotegidos.*

*Los amo...*



## AGRADECIMIENTOS

A todos los que formaron de alguna u otra forma parte de este Seminario de Título.

A mi comisión por poder llevar a cabo este seminario. A todos los que forman parte del laboratorio de Ecología Evolutiva, porque siempre fue ameno trabajar junto a Uds.

A la Profe Carezza por siempre brindar su ayuda con la mejor disposición, por compartir todos sus conocimientos, pero sobre todo por el cariño y apoyo más allá de lo académico.

A mis amigos: Karla, Lore, JP, Cristian, Juan, Benja, Vitoko, Claudio, Alex, Gabi por las charlas y noches de desvelo. Carito, Xio por ser simplemente las mejores y estar siempre ahí, ¡Las amo! Gusano, Pablo y Daniel por las palabras justas en el momento exacto y por todas las sonrisas que me han robado. Kanixo por su exquisita manera de poder sacarme de quicio y por el inmenso cariño que siempre me ha dado a pesar de las pataletas. Al regalo que me trajo este seminario: Patty, Pachy y Esteban, no hubiera sido lo mismo sin Uds., los quiero tanto! Ame, Nico, Mario, Cristian, Naty y Eddy por esa amistad que se mantiene a pesar de los diferentes caminos que hemos tomado. Pelao y familia, por estos más de 10 años de amor, alegría y apoyo, y por hacerme sentir una más de Uds.

A mi familia: a la Katurra, Pollo, Tio Pa' y Yanet por su preocupación y cariño; a la dulzura de mis pulguitas; a mis cuñadas; a Iko, Gonza y Guki, mis mosqueteros estropajosos, los quiero!; pero agradezco principalmente a mis papás y Achi, por su amor sin límites y constante, más allá de cualquier plano, a mi mamá por su tesón y noches en vela, a mi Achi por enseñarme el significado de incondicionalidad y a mi batracio por mostrarme el amor por la ciencia y por sus manos gigantes, que aún envuelven las mías y me muestran con ternura y firmeza el camino.

Este Seminario de Título fue financiado por el proyecto FONDECYT 11090086.

## ÍNDICE DE CONTENIDOS



Índice general.....	v
Índice de figuras.....	vii
Índice de tablas.....	viii
Resumen.....	ix
Abstract.....	x
Introducción.....	1
Hipótesis.....	6
Objetivos.....	7
Métodos.....	8
Área de estudio.....	8
Trampeo de micromamíferos y obtención de muestras de sangre.....	10
Detección de <i>T. cruzi</i> en muestras de sangre mediante PCR.....	11
Análisis estadístico.....	11
Resultados.....	13
Descripciones Generales.....	13
Asociación entre especies de micromamíferos y especies arbustiva.....	15
<i>Abrothrix olivaceus</i> .....	15
<i>Octodon degus</i> .....	16
<i>Phyllotis darwini</i> .....	17
Asociaciones específicas entre sexo de roedores y especies arbustivas.....	18
<i>Abrothrix olivaceus</i> .....	19
<i>Octodon degus</i> .....	19
<i>Phyllotis darwini</i> .....	21
	v

Asociaciones específicas entre estado de infección de roedores y especies arbustivas.....	22
<i>Abrothrix olivaceus</i> .....	23
<i>Octodon degus</i> .....	24
<i>Phyllotis darwini</i> .....	25
Discusión.....	27
<i>Abrothrix olivaceus</i> .....	27
<i>Octodon degus</i> .....	29
<i>Phyllotis darwini</i> .....	31
Síntesis.....	33
Conclusiones.....	35
Referencias.....	36

## ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Ubicación geográfica del sitio de estudio.....	8
Figura 2. Especies de micromamíferos capturados en la Reserva.....	9
Figura 3. Fotografías de las especies vegetales asociados a las trampas de captura de micromamíferos.....	14
Figura 4. Asociaciones entre <i>A. olivaceus</i> y las especies arbustivas <i>F. thurifera</i> y <i>H. stenophyllum</i> .....	16
Figura 5. Asociaciones entre <i>O. degus</i> y las especies arbustivas <i>B. incisifolia</i> , <i>F. thurifera</i> y <i>H. stenophyllum</i> .....	17
Figura 6. Asociaciones entre <i>P. darwini</i> y las especies arbustivas <i>F. thurifera</i> , <i>P. chilensis</i> , <i>B. marginalis</i> , <i>H. stenophyllum</i> y <i>S. polygamus</i> .....	18
Figura 7. Asociaciones entre ambos sexos de <i>A. olivaceus</i> y las especies arbustivas <i>F. thurifera</i> y <i>H. stenophyllum</i> .....	19
Figura 8. Asociaciones entre ambos sexos de <i>O. degus</i> y las especies arbustivas <i>B. incisifolia</i> , <i>F. thurifera</i> y <i>H. stenophyllum</i> .....	20
Figura 9. Asociaciones entre ambos sexos de <i>P. darwini</i> y las especies arbustivas <i>B. incisifolia</i> , <i>B. marginalis</i> , <i>F. thurifera</i> , <i>H. stenophyllum</i> , <i>P. chilensis</i> y <i>S. polygamus</i> .....	22
Figura 10. Asociaciones entre estado de infección con <i>T. cruzi</i> en <i>A. olivaceus</i> y las especies arbustivas <i>F. thurifera</i> , <i>H. stenophyllum</i> y <i>S. polygamus</i> .....	24
Figura 11. Asociaciones entre estado de infección con <i>T. cruzi</i> en <i>O. degus</i> y las especies arbustivas <i>B. incisifolia</i> , <i>F. thurifera</i> y <i>H. stenophyllum</i> .....	25
Figura 12. Asociaciones entre estado de infección con <i>T. cruzi</i> en <i>P. darwini</i> y las especies arbustivas <i>F. thurifera</i> y <i>H. stenophyllum</i> .....	26



## ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Especies de micromamíferos presentes en la zona de muestreo.....	13
Tabla 2. Descripción de las especies vegetales asociadas a las trampas de captura de micromamíferos.....	14
Tabla 3 Número de individuos capturados en 2010 y 2011 por especie y sexo.....	18
Tabla 4. Número de Individuos capturados 2010 y 2011 por especie y estado de infección con <i>T. cruzi</i> .....	23

## RESUMEN

La distribución de micromamíferos en el ambiente puede estar determinada por la vegetación disponible como recurso. Sin embargo, existe escasa información respecto a los factores que determinan las asociaciones entre plantas y micromamíferos en Chile. El objetivo de este estudio es examinar la ocurrencia de asociaciones específicas entre tres especies de roedores nativos (*Phyllotis darwini*, *Octodon degus* y *Abrothrix olivaceus*) y especies arbustivas de una zona semiárida de Chile, y determinar si este patrón varía dependiendo del sexo y estatus de infección con el protozoo *Trypanosoma cruzi*. Para esto, se realizaron muestreos en la Reserva Nacional Las Chinchillas en 2010 y 2011, utilizando captura-marcaje-recaptura. Para cada trampa se identificó la especie arbustiva asociada, y para cada micromamífero capturado se registró sexo, peso y estatus de infección. En general, para *Octodon degus* se sugiere consistentemente una asociación con los arbustos *Heliotropium stenophyllum* y *Bridgesia incisifolia*, y un rechazo por *Flourensia thurifera*. *Abrothrix olivaceus* se asociaría a *H. stenophyllum* y rechazaría *F. thurifera*, por otra parte, *Phyllotis darwini* presenta poca consistencia entre años, observándose en 2010 un uso aleatorio y en 2011 un uso no aleatorio de la comunidad de especies arbustivas presentes en la zona de estudio. Tanto *A. olivaceus*, *O. degus* y *P. darwini* no presentan cambios en sus preferencias dependiendo del sexo o su estatus de infección por el parásito *T. cruzi*.

## ABSTRACT

The distribution of small mammals in the environment can be determined by the vegetation availability as resource. In Chile, however, scarce information has been reported about the factors that determine the association between plants and small mammal species. The goal of this study is to examine the occurrence of specific associations between native rodents (*Phyllotis darwini*, *Octodon degus* and *Abrothrix olivaceus*) and shrub species from a Chilean semiarid area, and determine whether this pattern varies by sex and infection status with the protozoan *Trypanosoma cruzi*. To this end, in 2010 and 2011 rodent samplings were carried out at the Reserva Nacional Las Chinchillas, using capture-mark-recapture procedure. For each living trap was identified the associated shrub species, and for each captured small mammal the sex, weight and infection status were recorded. In general, for *Octodon degus* consistently suggests an association with the shrubs *Heliotropium stenophyllum* and *Bridgesia incisifolia*, and an avoided for *Flourensia thurifera*. *Abrothrix olivaceus* would be associated to *H. stenophyllum* and would avoided *F. thurifera*, on the other hand, *Phyllotis darwini* presents inconsistency between years, being observed in 2010 a random use and 2011 a nonrandom use of the community of shrubs species presents in the zone of study. *A. olivaceus*, *O. degus* and *P. darwini* species does not present changes in their preferences regardless sex and infection status by the parasite *T. cruzi*.

## INTRODUCCIÓN

La abundancia, distribución y dinámica temporal de las poblaciones animales en el espacio son parámetros fundamentales para entender la coexistencia, funcionamiento y procesos de estructuración dentro de las comunidades ecológicas (Yahner 1988, Collins y col. 1991, Sagarin y col. 2006). Los organismos deben forrajear para obtener energía, la cual es utilizada en crecimiento, reproducción y mantención, sin embargo, la competencia, el riesgo de depredación, y limitaciones fisiológicas pueden influir sobre la preferencia o rechazo que un organismo pueda mostrar frente a un recurso (Yunger y col. 2002). Se ha descrito que la mayor mortalidad en micromamíferos se debe principalmente al efecto de los depredadores (Hughes y col. 1994, Younger 2002, Kelt y col. 2004), por lo cual parte de su sobrevivencia depende de la selección de buenos refugios. De esta forma, se ha sugerido que forrajear bajo arbustos permitiría una disminución en el riesgo de depredación (Kelt y col. 2004, Smit y col. 2008). Por otra parte, en diversos estudios se ha establecido que las interacciones ecológicas intra e interespecíficas juegan un papel fundamental en la estructura de las comunidades (e.g., Menge y Sutherland 1976, M'Closkey 1978), y que el uso diferencial de microhábitats minimizaría la competencia interespecífica entre especies simpátricas y permitiría la coexistencia estable dentro de las comunidades (González y Alberico 1993). Es por esto que para entender cómo las especies coexisten en una comunidad, y la dinámica temporal de un sistema, es necesario integrar todos los niveles y escalas ecológicas (Bissonette 1997, Younger 2002).

La selección de especies vegetales por parte de los herbívoros está limitada por su disponibilidad como recurso en el ambiente y por la capacidad digestiva de la especie en particular (Gutiérrez 1998, Granados-Sánchez y col. 2008). Las plantas tienen una gran

variedad de estructuras que pueden ser consumidas incluyendo raíces, tallos, hojas, flores y frutos, y con frecuencia una especie tendrá un cierto nivel de especialización en alguna estructura y en unas pocas especies vegetales. Sin embargo, las especies arbustivas no son sólo una fuente de alimento, sino que también pueden constituir microhábitats que proporcionan refugio a pequeñas especies de mamíferos (Gutiérrez 1998, Milstead y col. 2007). Lo que establece si una especie arbustiva puede ser utilizada como microhábitat está determinado por varios factores, tales como biomasa, concentración de defensas químicas o físicas en aquellas partes de la planta expuesta a depredadores, de las capacidades fisiológicas o conductuales presentes en los herbívoros, entre otros (Mazid y col. 2011). La teoría de selección de hábitat se basa en el hecho que los organismos biológicos utilizan ciertos microhábitats más frecuentemente que otros, y esta selección se basa en la calidad de cada microhábitat (Agüero 1989).

Evidencia experimental ha demostrado el papel de algunos micromamíferos sobre la distribución de algunas hierbas o plántulas de arbustos (Fuentes y Simonetti 1982, Weltzin y col. 1997), sin embargo, existe poca información sobre cómo la distribución de la vegetación afecta aquella de los micromamíferos y si estas asociaciones animal-planta pueden estar diferenciadas entre especies, sexo o estado de infección con patógenos. Los escasos estudios existentes se centran en la preferencia de forrajeo bajo formaciones vegetacionales o zonas abiertas frente a presencia-ausencia de depredadores y/o competencia interespecífica (Yunger y col. 2002, Kelt y col. 2004).

Se ha observado que en las especies que presentan dimorfismo sexual, machos y hembras a menudo difieren en sus afinidades sociales, requerimientos de forrajeo o diferencias en sus actividades, lo cual se denomina segregación sexual. Existen variados

trabajos en mamíferos ungulados y afroterios que hablan sobre la presencia de tales diferencias (Ruckstuhl y col. 2000, Evans y Harris 2012, Miranda y col. 2012). Sin embargo, Senior y colegas (2005) detectaron la presencia de este fenómeno en Gran Bretaña donde habita un murciélado insectívoro sin dimorfismo sexual, *Myotis daubentonii*, el cual en verano exhibe diferencia de forrajeo dependiendo del sexo.

La forma en que los parásitos inducen cambios fisiológicos, conductuales y morfológicos en los hospederos aumentando su probabilidad de transmisión hacia nuevos hospederos del parásito, ha atraído la atención de los parasitólogos y ecólogos del comportamiento (Poulin 1998, Moore 2002). Diversos estudios han descrito que los parásitos pueden modificar una amplia gama de rasgos en sus hospederos (Moore y Gotelli 1990, Hechtel y col. 1993, Mouritsen y Jensen 1994, Vance 1996, Botto-Mahan y col. 2006). Vyas y colegas (2007) estudiaron el cambio de comportamiento de un roedor asiático, el cual al encontrarse infectado por el parásito protozoario *Toxoplasma gondii* bloquea la aversión innata de ratas frente a la orina de gato, produciendo una atracción a la feromona. Como consecuencia, aumenta la probabilidad del roedor de ser depredado, sugiriendo manipulación adaptativa del comportamiento por *T. gondii* debido a que el parásito sólo se reproduce en el intestino del felino.

En América se han reportado más de 150 especies de mamíferos silvestres infectados con el parásito protozoario *Trypanosoma cruzi*, agente causal de la enfermedad de Chagas en humanos. En Chile, la prevalencia de este protozoo alcanza 61% en especies de mamíferos nativos, 50% en ganado caprino (*Capra hircus*), y 38% en poblaciones silvestres del conejo europeo (*Oryctolagus cuniculus*), siendo por lo tanto marsupiales y roedores nativos los principales reservorios (Barrento 1964, Ribeiro 1973,

Fernández y col. 1997, Rozas y col. 2007). No existen estudios que examinen los efectos de la infección por *T. cruzi* en la conducta de mamíferos, por lo cual se desconoce el efecto de este patógeno en la conducta de uso de espacio y/o de forrajeo de micromamíferos endémicos en Chile.

El orden Rodentia constituye más del 40% de todas las especies de la clase Mammalia, y Chile cuenta con un 23% más de roedores nativos comparado con otros países del continente (Muñoz y Yañez 2000). Dentro de la zona semiárida y mediterránea de nuestro país encontramos tres especies muy abundantes: *Phyllotis darwini*, roedor herbívoro que presenta hábitos nocturnos y que suele ocupar galerías abandonadas por *Spalacopus cyanus* (Cururo); *Octodon degus*, roedor colonial diurno que habita en galerías subterráneas o bajo arbustos, se alimenta de hierbas y hojas de arbustos, aunque también consume semillas; y *Abrothrix olivaceus*, roedor de actividad continua, que prefiere cuevas subterráneas en áreas protegidas, es principalmente herbívoro con bajo consumo de insectos y con una tendencia a la fungivoría en primavera (Meserve y Le Boulengé 1987, Kelt 2004, Muñoz y Yañez 2000). Un estudio publicado por Rozas y colaboradores (2007) señala que la infección por *T. cruzi* en estos roedores es de 71% en *A. olivaceus*, 61% en *O. degus* y 56% en *P. darwini*.

Estudios realizados en la Reserva Nacional Las Chinchillas sobre la infección de *T. cruzi* en micromamíferos de la zona (muestras de 1999 a 2011), han arrojado una gran oscilación en los estatus de infección entre años. Por ejemplo, los rangos en *A. olivaceus* van entre un 59% a 71%, *O. degus* desde un 24% a 70% y *P. darwini* de un 45% a 56%. Dentro de los estudios que describen efectos del protozoario en estos micromamíferos, sólo se ha podido determinar el efecto en *O. degus*, donde se ha observado que su

mortalidad no aumenta al encontrarse infectado y que individuos infectados provenientes de la naturaleza podrían vivir hasta dos años en cautiverio, por lo que ha sido considerado un reservorio asintomático (Rozas y col. 2005, 2007, Campos y col. 2010, Botto-Mahan y col. 2012). Por otra parte, se ha observado que tanto machos como hembras de *P. darwini* duplican su uso de espacio al encontrarse infectado por *T. cruzi*, en tanto la infección no afectaría esta variable en *O. degus* (Ramírez y col. 2011).

En este estudio, se capturó, marcó y determinó el estatus de infección por *T. cruzi* durante dos veranos consecutivos (2010 y 2011) en tres especies de micromamíferos silvestres en la Reserva Nacional Las Chinchillas: *Octodon degus*, *Abrothrix olivaceus* y *Phyllotis darwini* y se establece su asociación con las distintas especies arbustivas presentes en el sitio de estudio. Con esta información se abordan las siguientes preguntas: (1) ¿Existe una asociación específica de preferencia o rechazo entre estas especies de roedores nativos y especies arbustivas?, de ser así (2) ¿Difieren estas asociaciones dependiendo del sexo de la especie de roedor considerado?, y por último, (3) ¿Presentan cambios en el comportamiento de selección de microhábitat aquellos individuos infectados por el protozoo *T. cruzi*? Las respuestas a estas preguntas aportarán al conocimiento de historia natural de estas especies de roedores y su selección de microhábitat, considerando las interacciones intra e interespecíficas y efecto de un patógeno sanguíneo sobre esta selección. En términos aplicados, la información obtenida podría aumentar la probabilidad de captura de estas especies de roedores al identificar las preferencias de uso de especies vegetales, contribuyendo en el desarrollo de planes de manejo de poblaciones de estos roedores en riesgo de extinción local y específicamente en la selección de áreas consideradas en el rescate de fauna.



## HIPÓTESIS

H<sub>1</sub>. Dado que *Octodon degus* es el roedor de mayor tamaño corporal debiera presentar el mayor éxito competitivo, por lo tanto, se espera que muestre una asociación marcada y sostenida entre años con ciertas especies arbustivas, limitando las decisiones de forrajeo de los roedores *Phyllotis darwini* y *Abrothrix olivaceus*.

H<sub>2</sub>. Si *Phyllotis darwini* es el roedor menos competitivo y agresivo del sitio de estudio, se espera que esta especie no muestre ningún patrón de uso de las especies arbustivas siguiendo una conducta oportunista.

H<sub>3</sub>: Si el roedor *Octodon degus* es un reservorio asintomático del protozoo *Trypanosoma cruzi*, se espera no observar diferencias en las asociaciones específicas entre roedores infectados y no infectados con las especies arbustivas presentes en el sitio de estudio.

## OBJETIVOS

### OBJETIVO GENERAL

- Examinar el efecto de la composición arbustiva en la distribución de tres especies de micromamíferos presentes en una zona semiárida de Chile en dos años consecutivos.

### OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Capturar roedores silvestres en una zona semiárida de Chile y determinar las especies arbustivas asociadas a cada especie de roedor.
- Determinar molecularmente la infección con *Trypanosoma cruzi* en las especies de roedores capturadas.
- Examinar las posibles relaciones específicas entre especies de roedores, por sexo y estatus de infección, con especies arbustivas y determinar si existe consistencia temporal.

## MÉTODOS

### ÁREA DE ESTUDIO

Este estudio se llevó a cabo en un área protegida, la Reserva Nacional Las Chinchillas, situada a unos 300 km al norte de Santiago y 60 kilómetros al este de la costa del Pacífico ( $31^{\circ} 30' S$ ,  $71^{\circ} 06' O$ , Fig. 1). En esta zona el clima corresponde a un tipo mediterráneo-semiárido, con escasas precipitaciones principalmente concentradas entre junio y agosto. La precipitación media anual es de 185 mm, con amplia variación entre años, alternando largas sequías con años inusuales de alta precipitación, aparentemente asociados a eventos de El Niño (di Castri y Hajek 1976, Lima y Jaksic 1999). La vegetación es espinosa y representada principalmente por *Flourensia thurifera*, *Bahia ambrosioides* y *Porlieria chilensis* como las especies arbustivas más comunes (Medel y col. 2004). Esta Reserva es parte de una zona hiper-endémica de la enfermedad de Chagas en Chile (Schenone y col. 1995), cuyo ciclo silvestre de transmisión está compuesto por especies de mamíferos nativos, peridomésticos y poblaciones del vector endémico *Mepraia spinolai* (Botto-Mahan y col. 2005a).

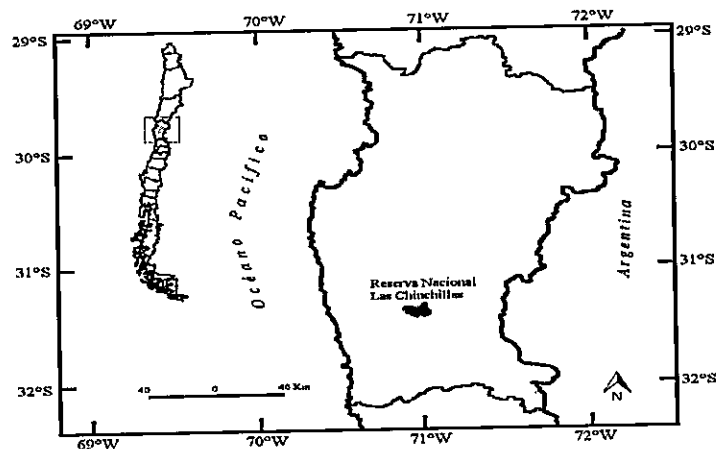


Figura 1. Ubicación geográfica del sitio de estudio (Reserva Nacional las Chinchillas, Región de Coquimbo, Chile.)

Los sitios de muestreo corresponden a laderas pedregosas, principalmente habitadas por especies de micromamíferos nativos, como el lauchón orejudo de Darwin (*Phyllotis darwini*, Cricetidae), ratón cola de pincel (*Octodon degus*, Octodontidae), el ratón oliváceo (*Abrothrix olivaceus*, Cricetidae), ratón colilargo (*Oligoryzomys longicaudatus*, Cricetidae), la rata chinchilla de Bennett (*Abrocoma bennetti*, Abrocomidae), y la yaca (*Thylamys elegans*, Didelphidae) (Botto-Mahan y col. 2005b; Fig. 2), cuya infección con *T. cruzi*, oscila entre 46 a 71% (Rozas y col. 2007). Sin embargo, los niveles de infección en estos mamíferos nativos varían en el tiempo, lo cual probablemente está asociado a las variaciones climáticas (Botto-Mahan y col. 2010). La vinchuca silvestre *Mepraia spinolai* es el vector más importante presente en la Reserva, donde la infección por *T. cruzi* puede alcanzar hasta un 46,2% en sus colonias (Botto-Mahan y col. 2005a).

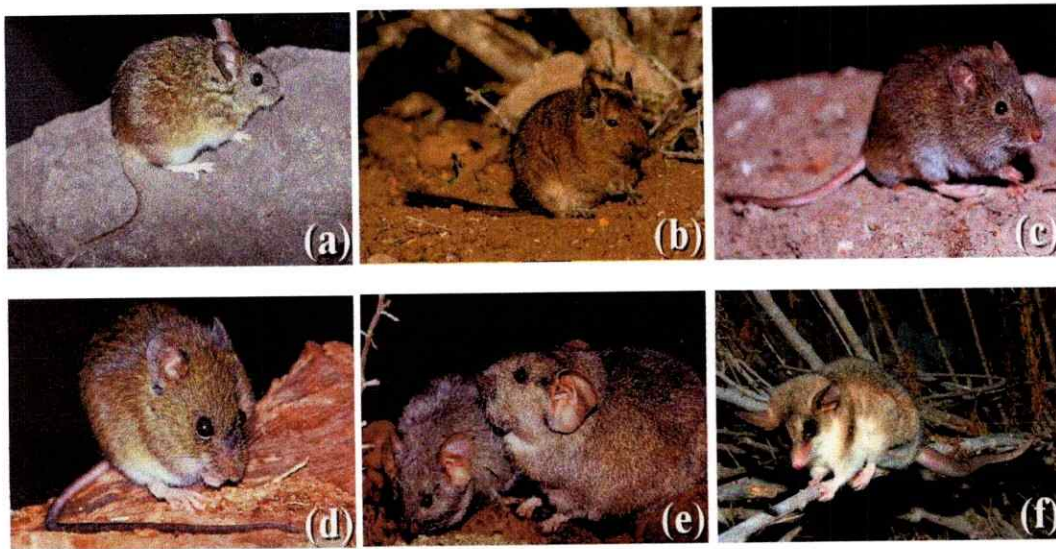


Figura 2. Especies de micromamíferos capturados en la Reserva (a) *P. darwini*, (b) *O. degus*, (c) *A. olivaceus*, (d) *O. longicaudatus*, (e) *A. bennetti*, y (f) *T. elegans*.

## TRAMPEO DE MICROMAMÍFEROS Y OBTENCIÓN DE MUESTRAS DE SANGRE

La captura de micromamíferos se realizó mediante la colocación de 300 trampas de captura viva (trampa de rejilla colapsable de 24 × 8 × 9 cm; FORMA: Products and Services, Santiago, Chile), cebadas con avena y provistas de algodón para el resguardo en noches frías. Las trampas fueron dispuestas en seis líneas de 50 trampas cada una, separadas 10 m una de la otra, cubriendo una superficie total de 3,39 hectáreas. La recolección de los animales se llevó a cabo durante cinco noches entre las 1900 - 0900 h durante el verano austral de 2010 y 2011. Para cada trampa, se registró la especie arbustiva asociada (Hoffmann 1998, CONAF 1996). Las abundancias de los micromamíferos se estimaron mediante el método de captura-marcaje-recaptura (Nichols y Pollock 1983, Hopkins y Kennedy 2004), usando la utilidad CAPTURE de MARK con estimador Jackknife (White y Burnham 1999). Se calculó la abundancia media ± un error estándar para cada año.

Cada animal capturado fue sexado, medido (largo total y largo cola) y pesado bajo anestesia a corto plazo con isofluorano (Lee 2006, Jekl y col. 2011). Siguiendo la recomendación de las 3Rs en la experimentación animal (Russell y Burch 1992, Goldberg, 2010), sólo a una fracción de los individuos capturados se les extrajo entre 0,2 a 1,0 ml de sangre mediante (i) punción de la vena safena con aguja 21G en el caso de *O. degus*, (ii) punción de la vena maseterina con aguja 21G para *P. darwini*, y (iii) extracción desde la vena yugular en el caso de *A. olivaceus*, utilizando una jeringa de tuberculina con aguja 27G (Morton y col. 1993, Johnson-Delaney 2006). Cada individuo fue marcado con crotales en ambas orejas con combinaciones únicas de números para su posterior identificación en caso de recaptura y así evitar pseudoreplicación. Luego de la

recuperación total de la anestesia, cada animal fue liberado en el punto exacto de captura. El procedimiento de extracción de sangre se llevo a cabo siguiendo las recomendaciones internacionales para extracción de sangre en mamíferos (Morton y col. 1993, Johnson-Delaney 2006) y autorizada por el Comité de Ética de la Facultad de Ciencias (Universidad de Chile), Servicio Agrícola y Ganadero resolución N° 7462 y N° 0048 (SAG), y Corporación Nacional Forestal resolución N° 61/2010 (CONAF).

#### DETECCIÓN DE *T. CRUZI* EN MUESTRAS DE SANGRE MEDIANTE PCR

El ADN genómico se extrajo a partir de muestras de sangre y se almacenó a -20°C (AXYGEN, AxyPrep Blood Genomic DNA Miniprep Kit, California, USA). El ensayo de PCR (reacción en cadena de la polimerasa) se realizó siguiendo el protocolo de Rozas y colegas (2005) utilizando los partidores 121 (5'-AAA TAA TGT ACG G (T/G) GAG ATG CAT GA-3') y 122 (5' GGG TTC GATTGG GGT TGG TGT-3) para amplificar la región variable del ADN presente en los minicírculos (Veas y col. 1991). Cada experimento incluyó controles positivo y negativo. Las muestras se analizaron por triplicado, y se consideró como diagnóstico final positivo cuando al menos dos de los tres ensayos mostraron resultados positivos. El producto de la PCR se analizó mediante electroforesis en gel de agarosa al 2% y se visualizó por tinción con bromuro de etidio, con un producto de 330 pb como indicativo de resultado positivo.

#### ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

Las asociaciones entre las especies de roedores (*P. darwini*, *O. degus* y *A. olivaceus*) y la comunidad de especies arbustivas se analizaron para cada año por medio

de pruebas generales de G de bondad de ajuste, con la disponibilidad relativa de cada una de las especies arbustivas para estimar los valores esperados en un proceso aleatorio (Sokal y Rolhf 1995). Luego, se realizaron pruebas de G *a posteriori* para determinar asociaciones específicas entre especies de roedores y cada especie de arbusto, aplicando la corrección de Bonferroni (Sokal y Rolhf 1995). Adicionalmente, se examinó el posible efecto del sexo (macho versus hembra) y estado de infección con *T. cruzi* (positivo versus negativo) en estas asociaciones, para cada una de las especies de mamíferos por separado, utilizando la misma prueba estadística.

## RESULTADOS

### DESCRIPCIONES GENERALES

En los dos años de muestreo, las especies de micromamíferos capturadas en la Reserva fueron *P. darwini*, *O. degus*, *A. olivaceus*, *A. bennetti*, *T. elegans* y *O. longicaudatus*. Debido a sus bajos números de capturas y estimaciones de abundancia, las tres últimas especies se dejaron fuera de los análisis estadístico posteriores (Tabla 1).

Tabla 1. Especies de micromamíferos presentes en la zona de muestreo. Se indica: capturas por especie, abundancias relativas y abundancias ( $\pm$  EE) estimadas en el programa MARK.

Especies de micromamíferos	Capturas		Abundancia relativa (%)		Abundancia $\pm$ EE	
	2010	2011	2010	2011	2010	2011
<i>P. darwini</i>	200	167	44,54	48,97	352 $\pm$ 35,5	223 $\pm$ 26,9
<i>O. degus</i>	190	138	42,32	40,47	275 $\pm$ 30,7	189 $\pm$ 28,0
<i>A. olivaceus</i>	40	28	8,91	8,21	69 $\pm$ 14,8	32 $\pm$ 6,0
<i>A. bennetti</i>	13	1	2,90	0,29	15 $\pm$ 4,5	5 $\pm$ 1,7
<i>T. elegans</i>	5	6	1,11	1,76	-	-
<i>O. longicaudatus</i>	1	1	0,22	0,29	-	-

En cuanto a la flora presente en la zona, las trampas de captura se asociaron a 18 especies de arbustos, pero para cumplir supuestos estadísticos, sólo se tomaron en cuenta las 10 especies vegetales más abundantes presentes en ambos años de muestreo (2010 - 2011), incluyendo: *Adesmia arborea* (Aa), *Baccharis marginalis* (Bm), *Bridgesia incisifolia* (Bi), *Colliguaja odorifera* (Co), *Eulychnia acida* (Ea), *Flourensia thurifera* (Ft), *Heliotropium stenophyllum* (Hs), *Ophryosporus paradoxus* (Op), *Porlieria chilensis* (Pc) y *Schinus polygamus* (Sp) (Fig. 3, Tabla 2).



Tabla 2. Descripción de las especies vegetales asociadas a las trampas de captura de micromamíferos. Se indican características fisionómicas y abundancia de cada especie en el sitio de estudio. Fronda +: pequeña, ++: mediana, +++: grande, ++++: muy grande.

Especies arbustivas	Familia	Altura máxima (m)	Fronda	Nº trampas Asociadas		Abundancia relativa	
				2010	2011	2010	2011
<i>A. arborea</i>	Fabaceae	1,5	++	8	12	0,008	0,007
<i>B. marginalis</i>	Asteraceae	3,0	++++	124	224	0,122	0,141
<i>B. incisifolia</i>	Sapindaceae	2,0	++	88	75	0,086	0,047
<i>C. odorifera</i>	Euphorbiaceae	1,5	++	28	37	0,028	0,023
<i>E. acida</i>	Cactaceae	4,0	+	12	14	0,012	0,009
<i>F. thurifera</i>	Asteraceae	2,0	+++	362	723	0,355	0,454
<i>H. stenophyllum</i>	Boraginaceae	1,5	++	230	250	0,226	0,157
<i>O. paradoxus</i>	Asteraceae	2,0	+++	26	15	0,025	0,009
<i>P. chilensis</i>	Zygophyllaceae	4,0	+++	120	182	0,118	0,114
<i>S. polygamus</i>	Anacardiaceae	4,0	++++	20	60	0,020	0,038

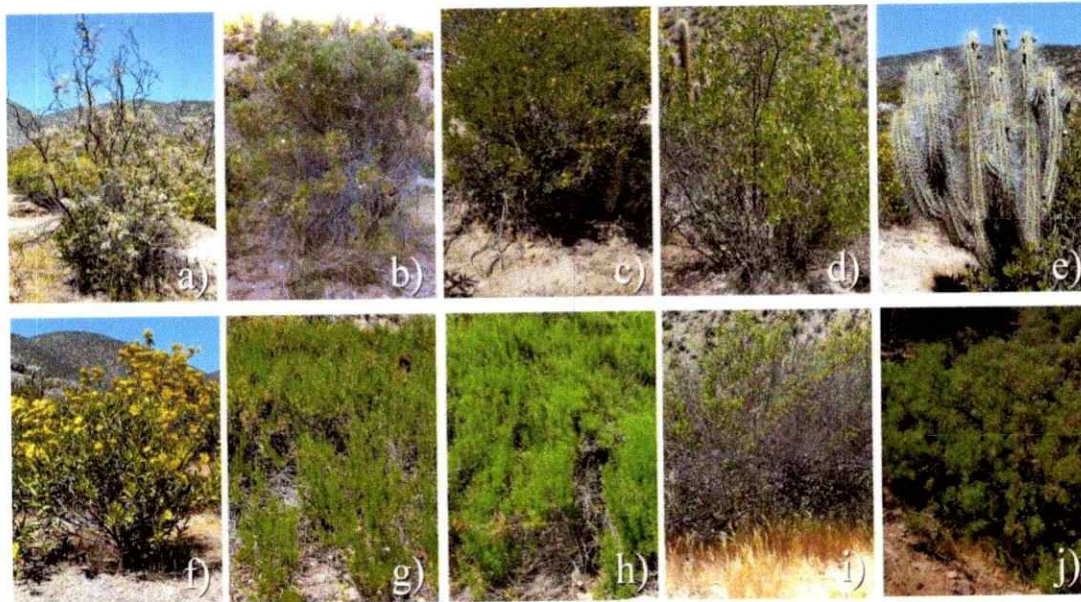


Figura 3. Fotografías de las especies vegetales asociados a las trampas de captura de micromamíferos: (a) *A. arborea*. (b) *B. marginalis*. (c) *B. incisifolia*, (d) *C. odorifera*, (e) *E. acida*, (f) *F. thurifera*, (g) *H. stenophyllum*, (h) *O. paradoxus*. (i) *P. chilensis*. (j) *S. polygamus*.

## ASOCIACIÓN ENTRE ESPECIES DE MICROMAMÍFEROS Y ESPECIES ARBUSTIVAS

Análisis globales considerando cada especie de roedor y todas las especies arbustivas juntas indican que en 2010 *O. degus* y *A. olivaceus* muestran capturas no aleatorias estadísticamente y marginalmente significativas, respectivamente, en la comunidad de especies arbustivas (*A. olivaceus*:  $G = 16,1$ ,  $P = 0,065$ ; *O. degus*:  $G = 39,1$ ,  $P < 0,001$ ; *P. darwini*:  $G = 11,6$ ,  $P = 0,236$ ). Sin embargo, análisis *a posteriori* indican que las dos especies de roedores, *O. degus* y *A. olivaceus*, son capturadas consistentemente menos de lo esperado por su abundancia relativa en la especie arbustiva *F. thurifera* y más de lo esperado en *H. stenophyllum*. En 2011, *O. degus*, *P. darwini* y *A. olivaceus* mostraron capturas no aleatorias estadísticamente o marginalmente significativas, en la comunidad de especies arbustivas en su conjunto (*A. olivaceus*:  $G = 16,3$ ;  $P = 0,061$ ; *O. degus*:  $G = 124,3$ ;  $P < 0,001$ ; *P. darwini*:  $G = 73,3$ ;  $P < 0,001$ ). Para este año, los análisis *a posterior* revelaron que las tres especies de micromamíferos consistentemente se capturaban en las especies arbustivas *H. stenophyllum* y *F. thurifera* más y menos de lo esperado por sus abundancias relativas, respectivamente. Los resultados específicos para cada especie y cada año se indican a continuación:

*Abrothrix olivaceus*. En los dos años de muestreo (2010:  $N = 36$ ; 2011:  $N = 27$ ), este roedor mostró el mismo patrón de captura no aleatoria en las especies arbustivas presentes en el sitio de estudio. Al obtener un valor marginalmente significativo ( $P \leq 0,07$ ) se realizaron análisis *a posteriori* para determinar la existencia de asociaciones específicas entre la especie de micromamífero y especie arbustiva. Los análisis *a posteriori* revelaron que para ambos años se observaron capturas de este micromamífero

asociadas a los arbustos *H. stenophyllum* y *F. thurifera* mayores y menores de las esperadas según sus abundancias relativas, respectivamente (Fig. 4a, b).

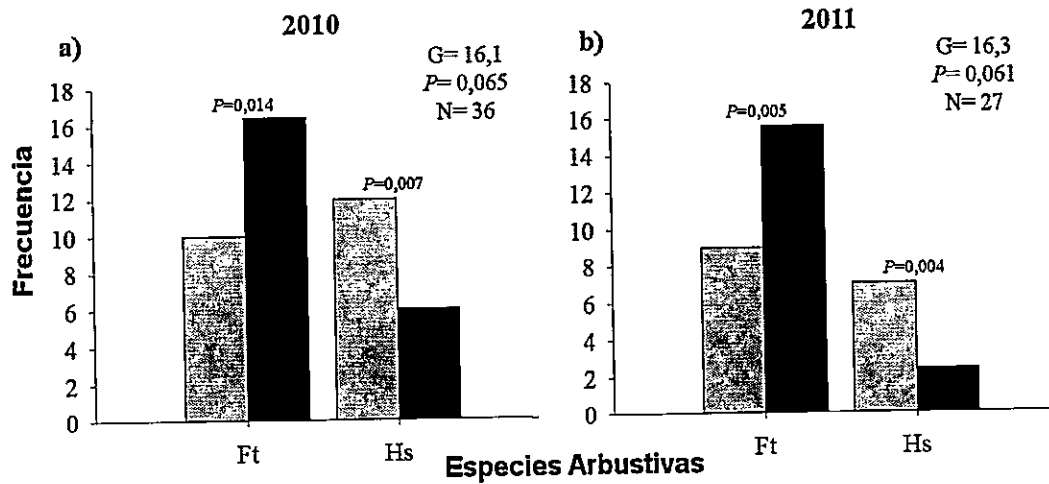


Figura 4. Asociaciones entre *A. olivaceus* y las especies arbustivas *F. thurifera* (Ft) y *H. stenophyllum* (Hs) para 2010 (a) y 2011 (b). Las barras grises y negras representan las frecuencias observadas y esperadas, respectivamente, y el valor de *P* asociado (significativo después de corrección de Bonferroni). Se indica los valores de *G*, *P* y *N* globales para su asociación con la comunidad de especies vegetales.

*Octodon degus*. En ambos años de muestreo (2010: *N* = 165; 2011: *N* = 133) se observaron capturas no aleatorias en las especies arbustivas. En 2010, los arbustos que mostraron frecuencias observadas significativamente distintas a las esperadas fueron *F. thurifera*, *B. incisifolia*, *H. stenophyllum*, detectándose menores capturas en la primera especie y más de las estimadas en las dos últimas según su abundancia relativa. En 2011, este roedor presentó resultados consistentes con el año previo (Fig. 5a, b).

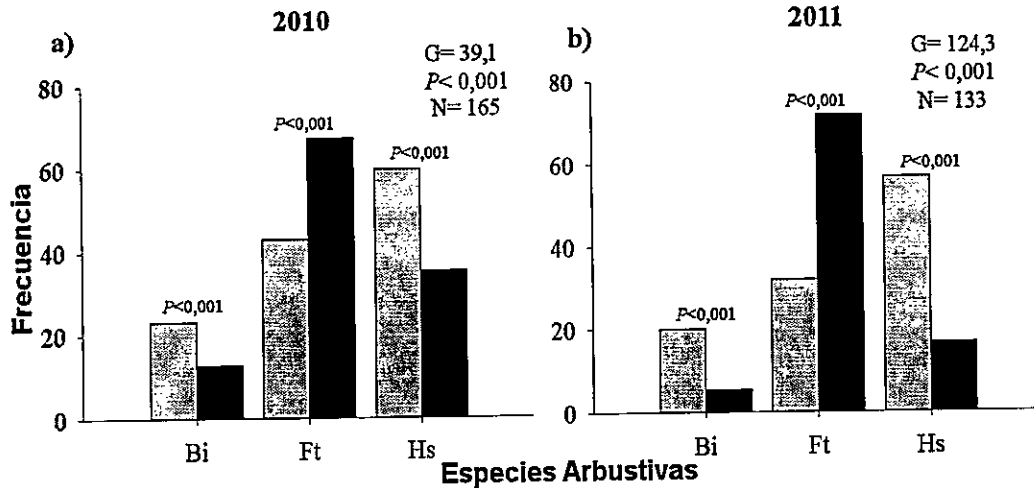


Figura 5. Asociaciones entre *O. degus* y las especies arbustivas *B. incisifolia* (Bi), *F. thurifera* (Ft) y *H. stenophyllum* (Hs) para 2010 (a) y 2011 (b). Las barras grises y negras representan las frecuencias observadas y esperadas, respectivamente, y el valor de *P* asociado (significativo después de corrección de Bonferroni). Se indica los valores de *G*, *P* y *N* globales para su asociación con la comunidad de especies vegetales.

*Phyllotis darwini*. En 2010, se observó capturas aleatorias en las especies arbustivas (N = 163). Por el contrario, en 2011 (N = 154), este roedor presentó capturas no aleatorias en las especies arbustivas. Análisis *a posteriori* revelaron que en este año se observaron más capturas en *B. marginalis*, *H. stenophyllum* y *S. polygamus*, y menos de las esperadas en *F. thurifera* según sus abundancias relativas (Fig. 6a, b).

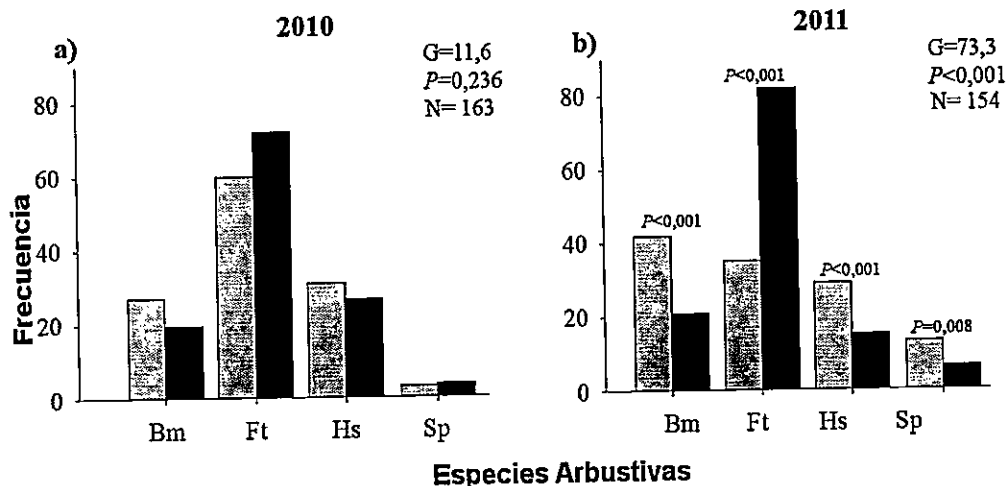


Figura 6. Asociaciones entre *P. darwini* y las especies arbustivas *B. marginalis* (Bm), *F. thurifera* (Ft), *H. stenophyllum* (Hs) y *S. polygamus* (Sp) para 2010 (a) y 2011 (b). Las barras grises y negras representan las frecuencias observadas y esperadas, respectivamente, y el valor de *P* asociado (significativo después de corrección de Bonferroni). Se indica los valores de *G*, *P* y *N* globales para su asociación con la comunidad de especies vegetales.

#### ASOCIACIONES ESPECIFICAS ENTRE SEXO DE ROEDORES Y ESPECIES ARBUSTIVAS

En la Tabla 3 se indica el tamaño muestral para cada año por especie de roedor y sexo.

Tabla 3. Número de individuos capturados en 2010 y 2011 por especie y sexo.

Especies de micromamíferos	2010		2011	
	Machos	Hembras	Machos	Hembras
<i>A. olivaceus</i>	30	3	14	8
<i>O. degus</i>	77	87	59	73
<i>P. darwini</i>	105	53	83	60

Las asociaciones para cada sexo por especie de roedor y las especies arbustivas del sitio de estudio se muestran a continuación:

*Abrothrix olivaceus*. Para ambos años, los análisis globales tanto para hembras como machos de esta especie indicaron capturas aleatorias en las especies arbustivas, sin embargo, se puede observar que en ambos años el número de capturas de hembras fue inferior que las de machos (Fig. 7a, b, c, d).

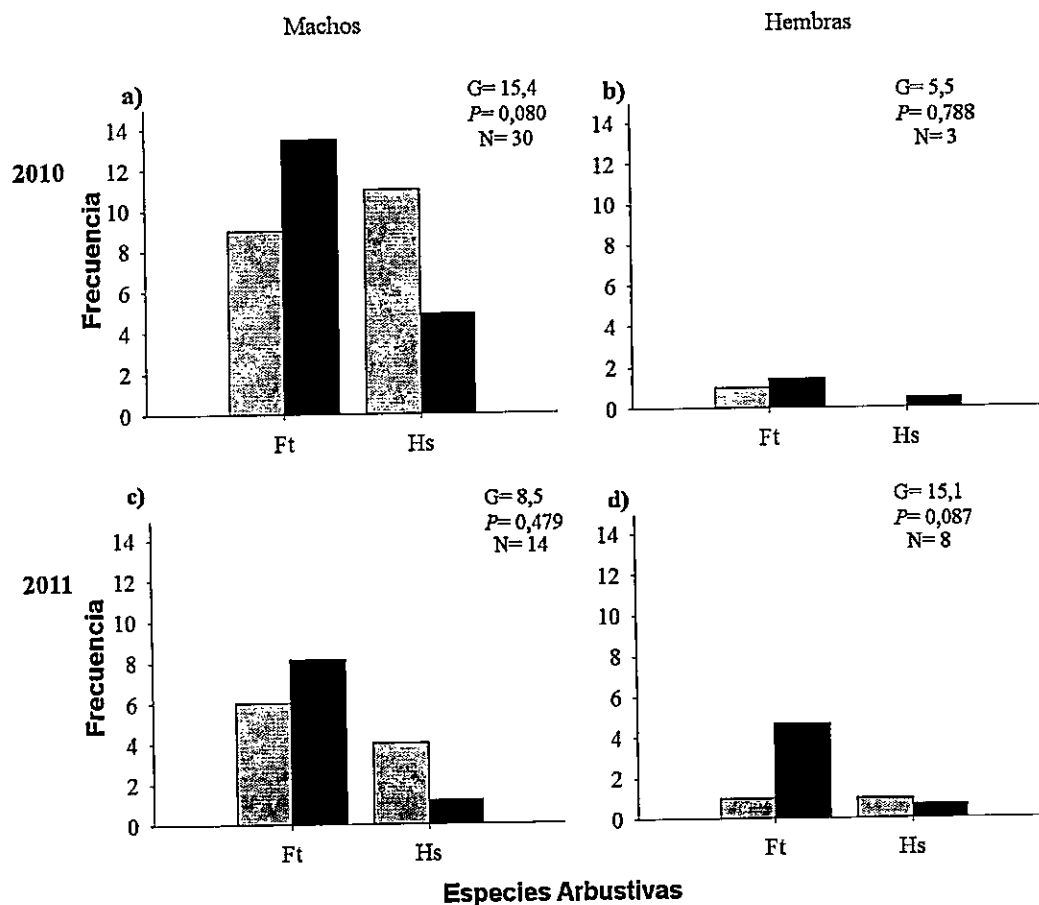


Figura 7. Asociaciones entre ambos sexos de *A. olivaceus* y las especies arbustivas *F. thurifera* (Ft) y *H. stenophyllum* (Hs): machos 2010 (a) y 2011 (c), hembras 2010 (b) y 2011 (d). Las barras grises y negras representan las frecuencias observadas y esperadas, respectivamente. Se indica los valores de G, P y N globales para su asociación con la comunidad de especies vegetales.

*Octodon degus*. Para ambos años machos como hembras presentaron capturas no aleatorias de las especies arbustivas. Tanto en 2010 como 2011, análisis *a posteriori*,

arrojaron que para machos de esta especie las capturas fueron mayores en *B. incisifolia* y *H. stenophyllum*, y menos en *F. thurifera* de las esperadas según sus abundancias relativas. Las hembras, para ambos años, mostraron menores capturas que las esperadas en *F. thurifera* y mayores en *H. stenophyllum* según sus abundancias relativas, y sólo en 2011, las hembras se capturaron en *B. incisifolia* más de lo esperado según su abundancia relativa (Fig. 8a, b, c, d).

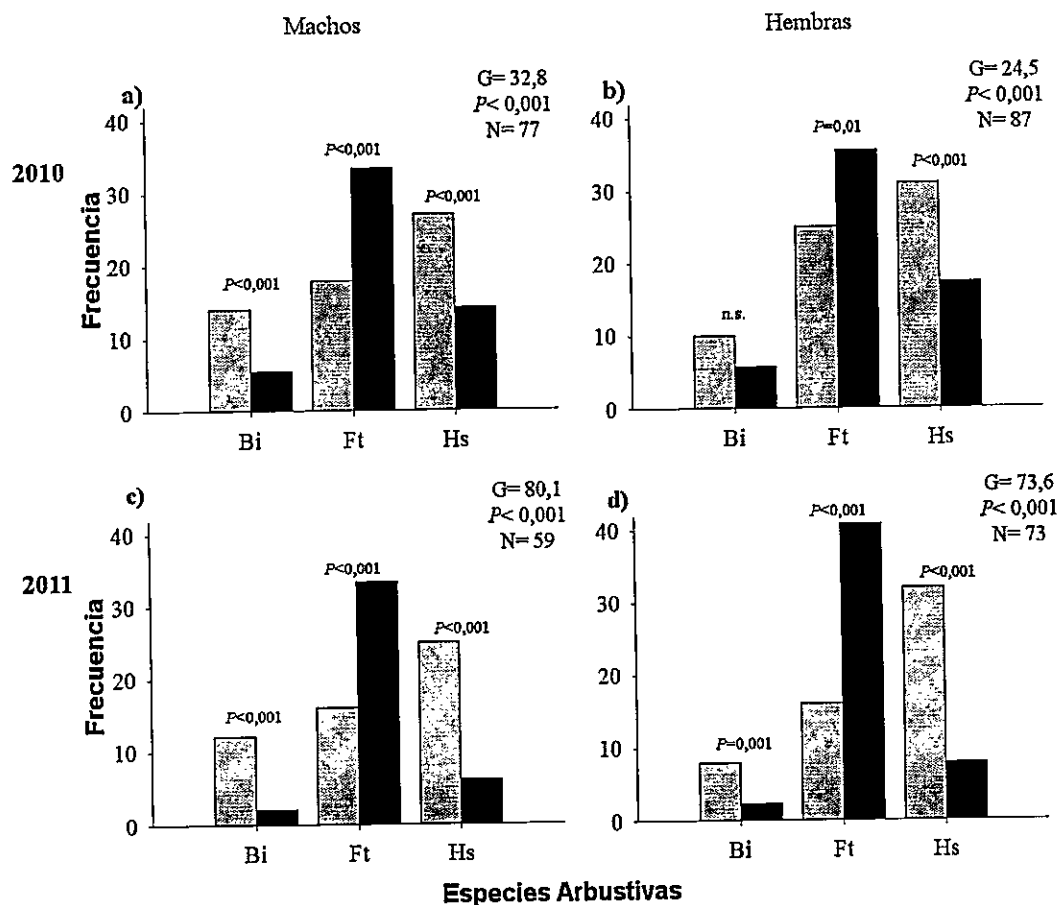


Figura 8. Asociaciones entre ambos sexos de *O. degus* y las especies arbustivas *B. incisifolia* (Bi), *F. thurifera* (Ft) y *H. stenophyllum* (Hs): machos 2010 (a) y 2011 (c), hembras 2010 (b) y 2011 (d). Las barras grises y negras representan las frecuencias observadas y esperadas, respectivamente, y el valor de  $P$  asociado (significativo después de corrección de Bonferroni) y asociaciones no significativas (n.s.). Se indica los valores de  $G$ ,  $P$  y  $N$  globales para su asociación con la comunidad de especies vegetales.

*Phyllotis darwini*. Machos y hembras difirieron en el patrón de uso de las especies arbustivas. En 2010, los machos presentaron capturas aleatorias en las especies arbustivas, lo cual fue consistente con los análisis *a posteriori*. Sin embargo, en 2011 los machos mostraron capturas no aleatorias en las especies arbustivas. Análisis *a posteriori* arrojaron que los machos en ese año fueron capturados más en *B. marginalis* y *H. stenophyllum*, y menos en *F. thurifera* de lo esperado según sus abundancias relativas. Para ambos años, las hembras mostraron capturas no aleatorias de las especies arbustivas. Análisis *a posteriori* muestran que en 2010 hubo menos capturas de hembras de las esperadas en *F. thurifera* y *P. chilensis*, y que en 2011 se mantiene sólo las menores capturas en *F. thurifera* pero se detectan mayores capturas en *B. incisifolia*, *H. stenophyllum* y *S. polygamus* de las estimadas según sus abundancias relativas (Fig. 9a, b, c, d).



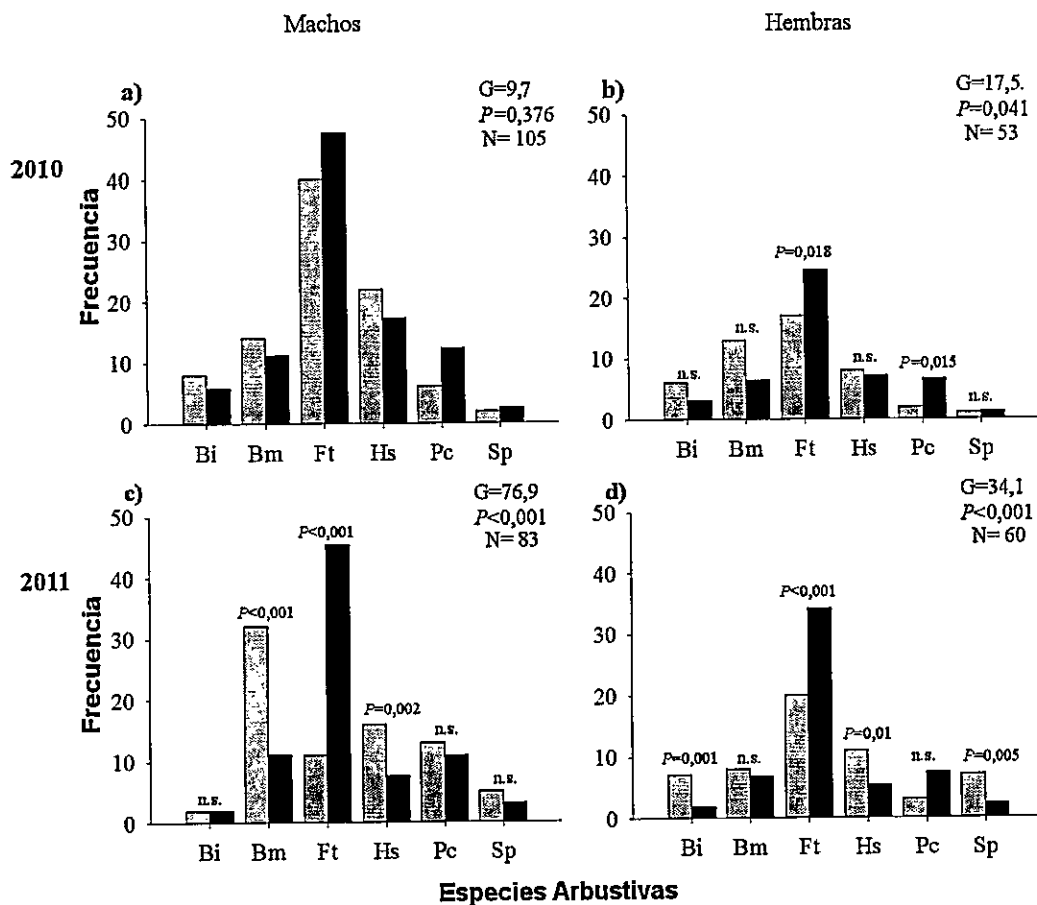


Figura 9. Asociaciones entre ambos sexos de *P. darwini* y las especies arbustivas *B. incisifolia* (Bi), *B. marginalis* (Bm), *F. thurifera* (Ft), *H. stenophyllum* (Hs), *P. chilensis* (Pc) y *S. polygamus* (Sp): machos 2010 (a) y 2011 (c), hembras 2010 (b) y 2011 (d). Las barras grises y negras representan las frecuencias observadas y esperadas, respectivamente, y el valor de *P* asociado (significativo después de corrección de Bonferroni) y asociaciones no significativas (n.s.). Se indica los valores de *G*, *P* y *N* globales para su asociación con la comunidad de especies vegetales.

#### ASOCIACIONES ESPECIFICAS ENTRE ESTADO DE INFECCIÓN DE ROEDORES Y ESPECIES ARBUSTIVAS.

En la Tabla 4 se indica el tamaño muestral para cada año por especie de roedor y estado de infección con *T. cruzi*.

Tabla 4. Número de individuos capturados en 2010 y 2011 por especie y estado de infección con *T. cruzi*.

Especies de micromamíferos	2010		2011	
	+ <i>T. cruzi</i>	- <i>T. cruzi</i>	+ <i>T. cruzi</i>	- <i>T. cruzi</i>
<i>A. olivaceus</i>	18	9	6	15
<i>O. degus</i>	63	27	23	67
<i>P. darwini</i>	53	37	11	93

A continuación se muestra los resultados obtenidos en las capturas en especies arbustivas para cada especie de roedores, dependiendo del estado de infección por el protozoo *T. cruzi*:

*Abrothrix olivaceus*. Sólo en 2010 los individuos infectados fueron capturados no aleatoriamente en las especies arbustivas. Análisis *a posteriori* mostraron que existe menos capturas de roedores infectados en *F. thurifera* de las esperadas según su abundancia relativa y más de las esperadas en *H. stenophyllum* según sus abundancias relativas para 2010 (Fig. 10 a, b, c, d).

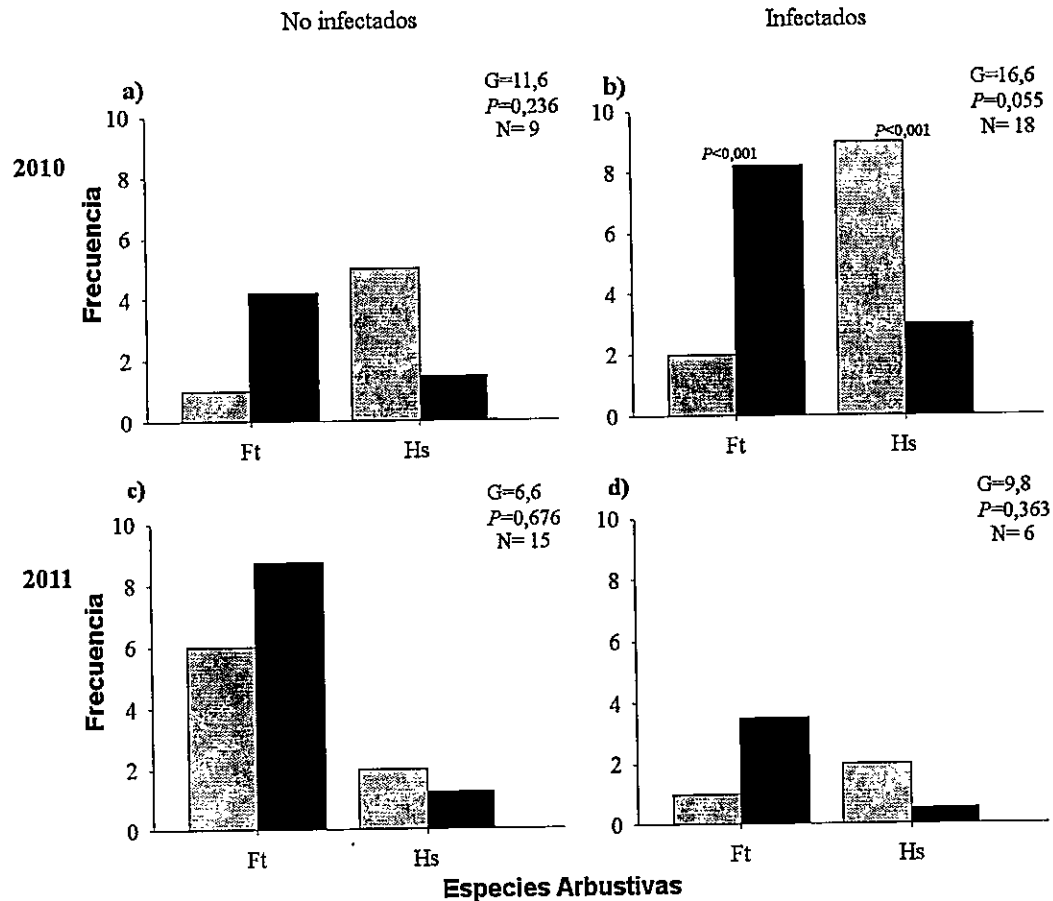


Figura 10. Asociaciones entre estado de infección con *T. cruzi* en *A. olivaceus* y las especies arbustivas *F. thurifera* (Ft) y *H. stenophyllum* (Hs): roedores no infectados 2010 (a) y 2011 (c), roedores infectados 2010 (b) y 2011 (d). Las barras grises y negras representan las frecuencias observadas y esperadas, respectivamente, y el valor de *P* asociado (significativo después de corrección de Bonferroni). Se indica los valores de *G*, *P* y *N* globales para su asociación con la comunidad de especies vegetales.

*Octodon degus*. Tanto en 2010 como 2011 los roedores infectados mostraron capturas no aleatorias en las especies arbustivas. Análisis *a posteriori*, mostraron capturas en *F. thurifera* menores y en *H. stenophyllum* mayores de las esperadas según sus abundancias relativas, y que sólo en 2011 se observaron además más capturas en *B. incisifolia* de las esperadas. Los individuos no infectados no mostraron consistencia entre años en las capturas en las especies arbustivas, siendo aleatorias en 2010 y no aleatorias en 2011. Sin

embargo, análisis *a posteriori* no mostraron diferencias entre infectados y no infectados para el mismo año (Fig. 11 a, b, c, d).

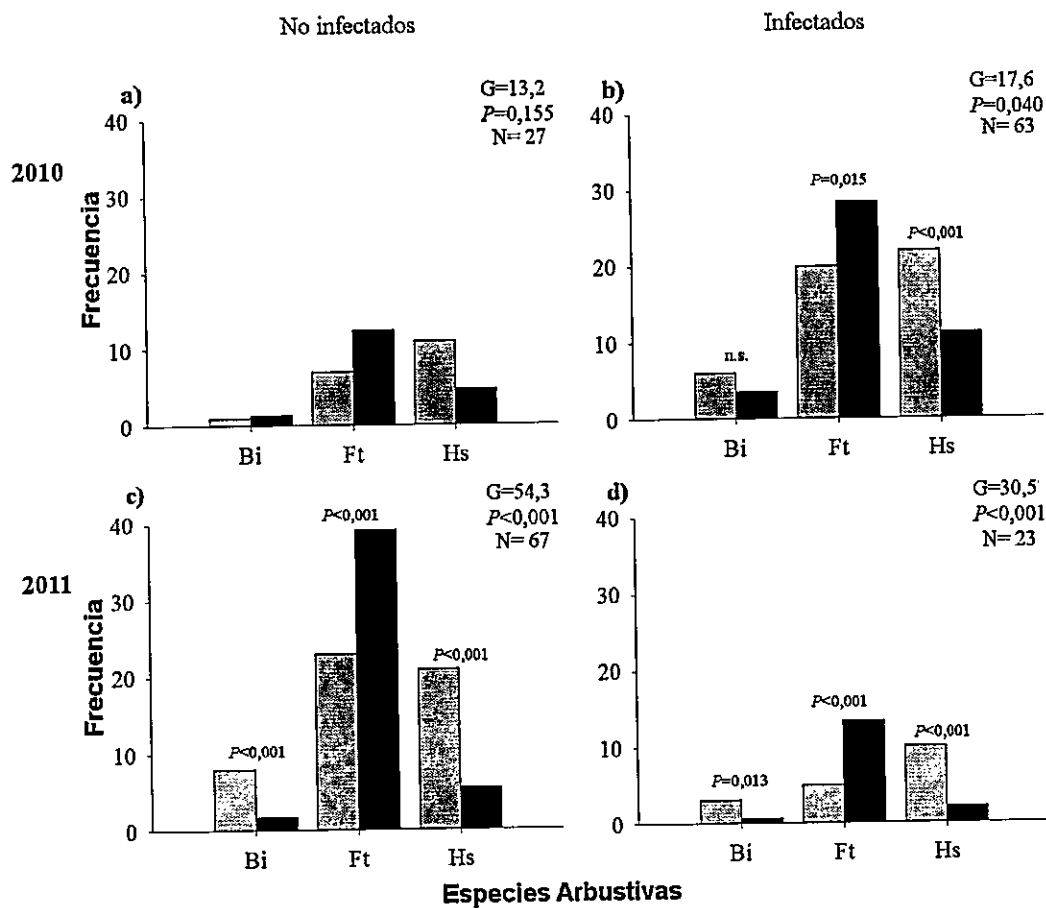


Figura 11. Asociaciones entre estado de infección con *T. cruzi* en *O. degus* y las especies arbustivas *B. incisifolia* (Bi), *F. thurifera* (Ft) y *H. stenophyllum* (Hs): roedores no infectados 2010 (a) y 2011(c), infectados 2010 (b) y 2011(d). Las barras grises y negras representan las frecuencias observadas y esperadas, respectivamente, y el valor de *P* asociado (significativo después de corrección de Bonferroni) y asociaciones no significativas (n.s.). Se indica los valores de *G*, *P* y *N* globales para su asociación con la comunidad de especies vegetales.

*Phyllotis darwini*. Los roedores infectados para ambos años mostraron capturas aleatorias en la comunidad de especies arbustivas. Para los roedores no infectados no hubo consistencia entre años. Para 2010 las capturas en las especies arbustivas fueron

aleatorias, sin embargo, en 2011 las capturas fueron no aleatorias en individuos no infectados, donde se observaron capturas en *F. thurifera* menos y en *H. stenophyllum* más de las esperadas según sus abundancias relativas (Fig. 12 a, b, c, d).

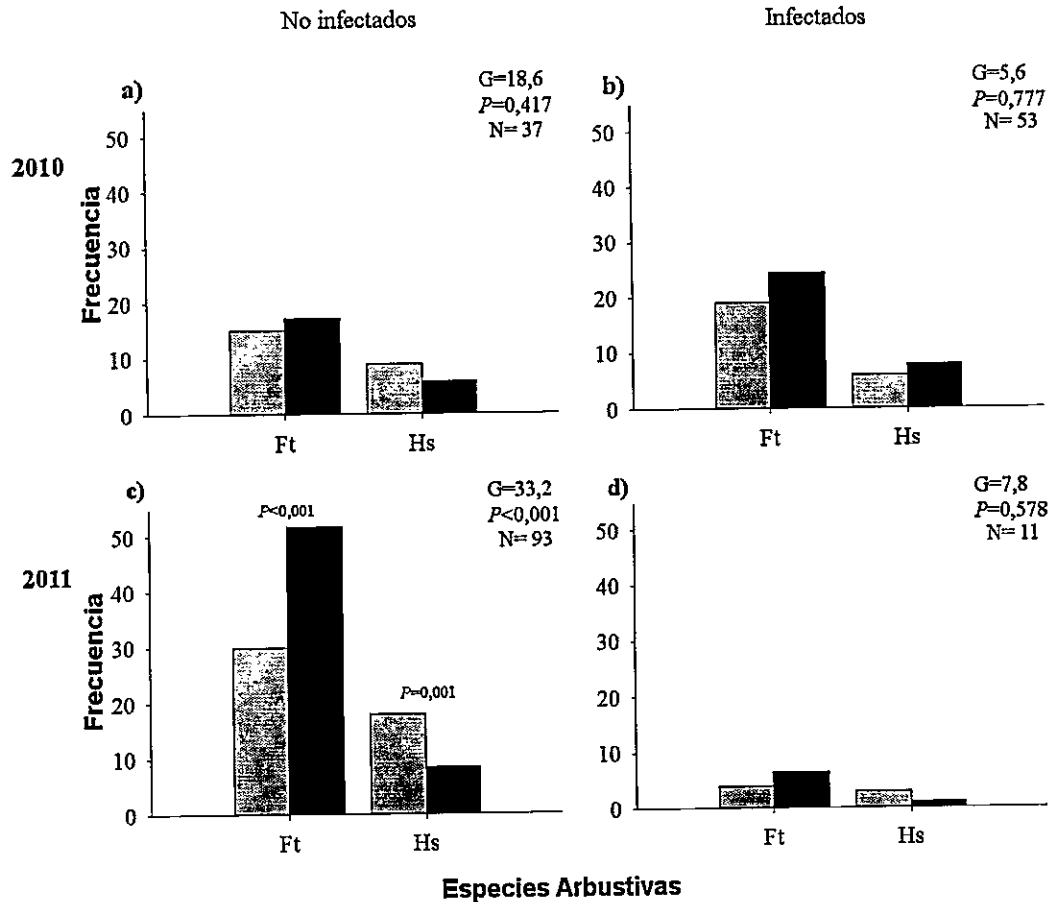


Figura 12. Asociaciones entre estado de infección con *T. cruzi* en *P. darwini* y las especies arbustivas *F. thurifera* (Ft) y *H. stenophyllum* (Hs): roedores no infectados 2010 (a) y 2011 (c), infectados 2010 (b) y 2011 (d). Las barras grises y negras representan las frecuencias observadas y esperadas, respectivamente, y el valor de *P* asociado (significativo después de corrección de Bonferroni). Se indica los valores de *G*, *P* y *N* globales para su asociación con la comunidad de especies vegetales.

## DISCUSIÓN

En el presente estudio se examinó la ocurrencia de asociaciones específicas entre tres especies de roedores nativos (*Phyllotis darwini*, *Octodon degus* y *Abrothrix olivaceus*) y especies arbustivas de una zona semiárida de Chile en dos años consecutivos, y se analizó si este patrón varía dependiendo del sexo del roedor y su estado de infección con el protozoo *Trypanosoma cruzi*.

### *Abrothrix olivaceus*

Este micromamífero ( $32,3 \pm 5,3\text{g}$ ) se encuentra ampliamente distribuido en Chile desde el extremo norte, en la Provincia de Arica ( $17^\circ 30' \text{ S}$ ), a la Provincia de Talca ( $71^\circ 40' \text{ S}$ ) y desde el nivel del mar hasta los 2.500 m s.n.m., por lo cual utiliza hábitats muy variados, pudiendo encontrarse en sabanas, matorrales, pastizales, bosque abierto y áreas pedregosas (Yunger y col. 2002, Muñoz y Yañez 2000).

Estudios previos donde se reportó la dieta de depredadores presentes en zonas semiáridas, arrojo que *A. olivaceus* presenta el menor porcentaje relativo de depredación comparado con *P. darwini* y *O. degus*, y su forrajeo es proporcionalmente mucho mayor bajo arbusto que en zonas abiertas respecto a las otras especies de roedores (Jaksic y col. 1993, Yunger y col. 2002, Kelt y col. 2004).

*Abrothrix olivaceus* presentó globalmente un patrón de uso no aleatorio de las especies arbustivas presentes en la zona de estudio, dada una captura significativamente mayor en *H. stenophyllum* y menor en *F. thurifera*, resultado que se repitió en ambos años de estudio. Sin embargo, al analizar las asociaciones específicas según sexo se observó un uso aleatorio de la comunidad de especies arbustivas, sin embargo, la baja

presencia de hembras en las capturas podría sugerir que los machos de la especie desplazan a las hembras evitando que estas forrajeen bajo los arbustos presentes en la zona. Esto último concuerda con que los machos de esta especie son más agresivos que las hembras, desplazando a estas últimas, sobre todo en épocas estivales (Muñoz y Yañez 2000).

El menor uso de lo esperado de *F. thurifera* según su abundancia relativa podría estar basado en las características alelopáticas y la actividad antialimentaria de este arbusto, que por una parte inhibe la germinación de semillas, lo que conlleva a una baja ocurrencia de plántulas, y por otra parte restringe casi totalmente la presencia de insectos bajo la fronda, lo que finalmente disminuye la oferta alimenticia para *A. olivaceus*, quien es principalmente herbívoro e insectívoro (Fuentes y col. 1987, Faini y col. 1997, Muñoz y Yañez 2000). Asimismo, a partir de observaciones de terreno (R. Cares, comunicación personal), se evidenció efectos irritantes del arbusto durante la toma de muestras, lo que otorga más robustez a la hipótesis que *F. thurifera* no es un refugio idóneo.

El mayor uso de *H. stenophyllum* según su abundancia relativa podría deberse a las propiedades de los flavonoides presentes en compuestos resinosos de este arbusto, donde cabe mencionar su capacidad de absorber radiación ultravioleta y la existencia de actividad antibacteriana, lo que concede a la resina características defensivas frente a ataques de fitopatógenos (Modak 1998). Es posible que estas cualidades sean una ventaja para los roedores que forrajean en ella, donde por una parte podría actuar como un filtro solar y por otra podría conferir protección antibacteriana por medio del consumo de alguna de las partes de este arbusto.

En cuanto al estado de infección por el parásito *T. cruzi*, los individuos no infectados usaron el espacio de forma aleatoria en ambos años de estudio. Por otra parte, en los individuos infectados en 2010, se observó un uso no aleatorio de la comunidad arbustiva, donde se pudo estimar un mayor número de capturas en *H. stenophyllum* y menor en *F. thurifera* de las esperadas según su abundancia relativa. Sin embargo, esto no fue consistente con el año siguiente, donde el uso del espacio fue aleatorio. Esto puede estar determinado porque se obtuvo un mayor número muestral para los individuos infectados en 2010 ( $N = 18$ ), mientras que los otros análisis se sustentan en un tamaño muestral menor ( $N \leq 15$ ). Cabe señalar que no existen estudios que demuestren algún efecto orgánico y/o conductual en *A. olivaceus* frente a *T. cruzi*. Adicionalmente, estudios han revelado que el coeficiente de captura de *A. olivaceus* es homogéneo sólo a fines del verano (marzo a mayo) e invierno (julio a septiembre), lo que pudiese estar afectando los resultados obtenidos, los cuales fueron recolectados la primera quincena de enero (Meserve y Le Boulengé 1987).

#### *Octodon degus*

Este roedor ( $140,9 \pm 20,9$  g) se encuentra distribuido en Chile desde la Provincia de Huasco ( $28^{\circ} 28' S$ ) hasta Rapel ( $35^{\circ} 00' S$ ), y desde el nivel del mar hasta los 1.800 m s.n.m. Vive en estepas de matorrales o zonas montañosas de la Cordillera de los Andes, aunque también es posible verlos en terrenos semi-pantanosos o cerca de los campos de cultivo, dada la proximidad de su alimento (Muñoz y Yañez 2000).

Este micromamífero forrajea bajo arbustos, pero relativo a las otras especies de roedores en este estudio, asigna más tiempo a buscar alimento en sectores abiertos. Lo



anterior sumado al hecho de ser el roedor más visible a causa de su tamaño corporal y hábito diurno, se traduce en que es la presa más consumida por depredadores de zonas semiáridas y mediterráneas de Chile, a pesar de sus técnicas de defensa donde un vigía alerta a la colonia a través de silbidos intermitentes al detectar depredadores. Es la especie de roedor más territorial en este estudio, por lo cual ejerce fuertes interacciones competitivas que probablemente podrían estar restringiendo las decisiones de forrajeo en *P. darwini* y *A. olivaceus*. Por lo anterior, ambas especies se alimentan mucho más bajo arbustos en ausencia de *O. degus*, pero a su vez presentan una ventaja frente a presiones provocadas por los depredadores los cuales prefieren a *O. degus* como presa (Jaksic y col 1993, Muñoz y Yañez 2000, Yunger y col. 2002, Kelt y col. 2004).

De acuerdo a Yunger y colaboradores (2002), en muchos grupos taxonómicos el tamaño de los individuos determina el éxito competitivo, por ende *O. degus* tendría la preferencia al escoger los mejores arbustos donde forrajear, lo que es consistente con que en ambos años comprendidos en el estudio (2010 – 2011) se observó un uso no aleatorio de las especies arbustivas, además de observarse una marcada preferencia por *B. incisifolia* y *H. stenophyllum*, y rechazo de *F. thurifera*, lo que es consistente con las propiedades de *H. stenophyllum* y *F. thurifera* señaladas anteriormente, y con que *B. incisifolia* a pesar de ser un arbusto con fronda intermedia es muy apetecible por caprinos, lo que también se podría dar en *O. degus*, que es herbívoro por excelencia alimentándose tanto de follaje como de tejido conectivo, raíces y semillas (Paton y col. 1999, Muñoz y Yañez 2000). La consistencia entre años podría estar basada en que *O. degus* es una especie social, muy filopátrica, que vive en familias y presenta una probabilidad de captura homogénea durante todo el año. Adicionalmente, es importante

destacar que en el presente estudio se obtuvo un elevado tamaño muestral para este roedor produciendo resultados muy robustos (Meserve y Le Boulengé 1987, Muñoz y Yañez 2000, Quirici y col 2011).

Para análisis *a posteriori* realizados según el sexo de los individuos, se observó que a pesar de mantener un uso no aleatorio de las especies arbustivas, en 2010 la preferencia por *B. incisifolia* habría sido determinada por los machos de esta especie. Botto-Mahan y colaboradores (2012) sugieren que *O. degus* es un reservorio óptimo de *T. cruzi*, ya que en condiciones naturales, al encontrarse infectado no disminuye su sobrevivencia, considerando a esta especie como asintomática frente al protozoo. Lo anterior es consistente con que en el presente estudio *O. degus* no mostró diferencias en sus preferencias y rechazos sobre distintas especies de arbustos dependiendo de su estado de infección con *T. cruzi*.

#### *Phyllotis darwini*

Este micromamífero exclusivamente herbívoro ( $58,2 \pm 13,7$ g), habita desde la Provincia del Choapa ( $31^{\circ} 10' S$ ) hasta la Región Metropolitana ( $34^{\circ} 19' S$ ), desde el nivel del mar hasta los 900 m s.n.m, presente en la estepa de espinos y en la Cordillera de los Andes en los matorrales xerofíticos (Muñoz y Yañez 2000, Yunger y col. 2002).

La preferencia de los depredadores frente a este roedor nocturno es menor que en *O. degus* y mayor que en *A. olivaceus*, lo cual puede deberse a que dentro de los tres micromamíferos considerados tiene un tamaño intermedio, lo mismo ocurre con su forrajeo, es proporcionalmente mucho mayor bajo arbustos que *O. degus* y mayor en zonas abiertas que *A. olivaceus* (Jaksic y col 1993, Yunger y col. 2002, Kelt y col. 2004).

Estudios de Lima y colaboradores (1999, 2006) han demostrado que la dinámica poblacional de *P. darwini* es altamente sensible frente a factores tanto bióticos como abióticos (e.g., lluvia, temperatura, depredadores, entre otros), lo que se puede ver reflejado en la poca consistencia en las preferencias entre años, posiblemente ocasionado por las oscilaciones de un año a otro tanto en la temperatura promedio anual, que bajó en 1,1° C (2009 = 16,9° C; 2010 = 15,8° C), como en la pluviosidad anual, que disminuyó un 12% entre años (2009 = 112,8 mm; 2010 = 100,8 mm). Sin embargo, también puede deberse a la competencia interespecifica con *O. degus* y/o con *A. olivaceus*, donde el primero presenta un tamaño corporal y poblacional mayor en el período de muestreo, y el último es más agresivo que *P. darwini*, pudiendo desplazar a este último de su territorio. Lo anterior podría definir a *P. darwini* como un micromamífero oportunista, el cual utiliza cualquier arbusto disponible para forrajear y refugiarse, donde su comportamiento depende de condiciones externas, por ejemplo, cuando las temperaturas son bajas se agrupa y construye nidos grupales, lo que concuerda con la inconsistencia de sus preferencias (Muñoz y Yañez 2000).

Lo mismo explicaría las diferencias en el patrón de uso de las especies arbustivas entre sexos. En tanto, para los roedores infectados para ambos años se mostró un uso aleatorio de la comunidad de especies arbustivas, lo cual fue consistente con análisis *a posteriori*. Para los roedores no infectados no hubo consistencia entre años, en 2010 el uso de las especies arbustivas fue aleatorio, sin embargo, en 2011 este uso fue no aleatorio prefiriendo *F. thurifera* menos y *H. stenophyllum* más de lo esperado, lo cual puede estar sesgado por el bajo número de individuos infectados capturados para este año (N = 11).

## *Síntesis*

Sabemos que en sistemas ecológicos es difícil generalizar, pero se puede observar que globalmente las tres especies de roedores consideradas en este estudio utilizaron *H. stenophyllum* más y *F. thurifera* menos según su abundancia relativa, lo cual pudiese estar determinado por sus compuestos químicos más que por sus características morfológicas.

Para poder llevar a cabo un estudio más acabado de las asociaciones entre micromamíferos de zonas semiáridas y especies arbustivas sería importante estudiar de forma más exhaustiva todas las conductas asociadas a la selección de microhábitats, como las interacciones de competencia, depredación, análisis demográficos de todas las especies interactuantes, así como otros factores bióticos y abióticos que pudiesen estar interfiriendo en sus preferencias.

La competencia intra-específica también es un factor determinante en las conductas de forrajeo, aún cuando existe escasa información acerca de la existencia de segregación sexual en mamíferos chilenos, *A. olivaceus* a pesar de presentar un bajo número de capturas, mostró segregación sexual por la baja captura de hembras. Para un futuro estudio sería interesante examinar si esta tendencia se mantiene con un tamaño de muestra mayor.

El efecto por infección con *T. cruzi* en roedores nativos, tanto conductual como fisiológico, es un tema que al igual que la segregación sexual no se ha abordado de manera exhaustiva en nuestro país, pero a partir de los resultados obtenidos se pueden tener indicios de qué especies de roedores pudiesen ser asintomáticos y cuales se encontrarían afectados por esta enfermedad infecciosa de transmisión vectorial.

Entender las interacciones presentes en un ecosistema, y particularmente las asociaciones específicas entre micromamíferos y especies arbustivas utilizadas como microhábitat, puede contribuir a desarrollar apropiados programas de restauración de sistemas ecológicos. De esta forma, determinar qué especies vegetales introducir, y en qué proporción, en un sistema perturbado para aumentar la probabilidad que poblaciones de roedores nativos se establezcan exitosamente es un aspecto crucial al momento de establecer planes y programas de reintroducción y recuperación de fauna en zonas perturbadas.

## CONCLUSIONES

- Globalmente se observa en los tres micromamíferos un uso mayor de *Heliotropium stenophyllum* y menor de *Flourensia thurifera* a lo esperado según sus abundancias relativas.
- *Octodon degus* utiliza de manera no aleatoria las especies arbustivas, muestra asociaciones marcadas y sostenidas entre años, observándose un uso mayor de *Heliotropium stenophyllum* y *Bridgesia incisifolia*, y menor de *Flourensia thurifera* a lo esperado según sus abundancias relativas.
- *Phyllotis darwini* presenta un uso aleatorio en 2010 y no aleatorio en 2011 de las especies arbustivas.
- *Abrothrix olivaceus* usa el espacio de manera no aleatoria en ambos años de este estudio.
- No se observan cambios en las asociaciones de *Abrothrix olivaceus*, *Octodon degus* y *Phyllotis darwini* con las especies arbustivas dependiendo del sexo de los individuos ni del estatus de infección del roedor con el parásito *Trypanosoma cruzi*.

## REFERENCIAS

- Agüero T. 1989. Patrones de uso del espacio por micromamíferos ¿Un artefacto de técnica? Tesis de Magister, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago.
- Barreto MP. 1964. Reservatórios do *Trypanosoma cruzi* nas Américas. Revista Brasileira de Malariologia e Doenças Tropicais 16: 527–552.
- Bissonette JA. 1997. Wildlife and landscape ecology: effects of pattern and scale. Springer-Verlag, New York, USA.
- Botto-Mahan C, Cattán PE y Medel R. 2006. Chagas disease parasite induces behavioural changes in the kissing bug *Mepraia spinolai*. Acta Tropica 98: 219–223.
- Botto-Mahan C, Cattán PE, Canals M y Acuña M. 2005b. Seasonal variation in the home range and host availability of the blood-sucking insect *Mepraia spinolai* in wild environment. Acta Tropica 95: 160–163.
- Botto-Mahan C, Ortiz S, Rozas M, Cattán P y Solari A. 2005a. DNA evidence of *Trypanosoma cruzi* in the Chilean wild vector *Mepraia spinolai* (Hemiptera: Reduviidae). Memórias do Instituto Oswaldo Cruz 100: 237–239.
- Botto-Mahan C, Bacigalupo A, Correa JP, Oda E y Solari A. 2012. Field assessment of *Trypanosoma cruzi* infection and host survival in the native rodent *Octodon degus*. Acta Tropica 122: 164–167.
- Botto-Mahan C, Campos R, Acuña-Retamar M, Coronado X, Cattán PE y Solari A. 2010. Temporal variation of *Trypanosoma cruzi* infection in native mammals in Chile. Vector-Borne and Zoonotic Diseases 10: 317–319.
- Campos R, Botto-Mahan C, Ortiz S, Coronado X y Solari A. 2010. Temporal fluctuation of infection with different *Trypanosoma cruzi* genotypes in the wild rodent *Octodon degus*. American Journal of Tropical Medicine and Hygiene 83: 380–381.
- Collins SL y Glenn SM. 1991. Importance of spatial and temporal dynamics in species regional abundance and distribution. Ecology 72: 654–64.
- CONAF. 1996. Documento de Trabajo N° 233. Plan de Manejo Reserva Nacional Las Chinchillas. Unidad de Gestión Patrimonio Silvestre. Corporación Nacional Forestal Región de Coquimbo, Ministerio de Agricultura, República de Chile.
- di Castri F y Hajek ER. 1976. Bioclimatología de Chile. Ediciones de la Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile.

Erazo S, Delporte C, Negrete R, Garcia R, Zaldivar M, Iturra G, Caballero E, López JL y Backhouse N. 2006. Constituents and biological activities of *Schinus polygamus*. Journal of Ethnopharmacology 107: 395–400.

Evans K y Harris S. 2012. Sex differences in habitat use by African elephants (*Loxodonta africana*) in the Okavango Delta, Botswana: is size really the deciding factor? African Journal of Ecology 50: 277–284.

Faini F, Labbe C, Salgado I y Coll J. 1997. Chemistry, toxicity and antifeedant activity of the resin of *Flourensia thurifera*. Biochemical Systematics and Ecology 25: 189–193.

Fernández CD, Murta SM, Ceravolo IP, Krug LP, Vidigal PG, Steindel M, Nardi N y Romanha AJ. 1997. Characterization of *Trypanosoma cruzi* strains isolated from chronic chagasic patients, triatomines and opossums naturally infected from the State of Rio Grande do Sul, Brazil. Memórias do Instituto Oswaldo Cruz 92: 343–351.

Fuentes ER y Simonetti JA. 1982. Plant patterning in the Chilean matorral: are the roles of native and exotic mammals different? En: Conrad CE y Oechel WC (eds). Proceedings of the Symposium on Dynamics and Management of Mediterranean-type Ecosystems: 227-233. U. S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Southwest Forest and Range Experiment Station, Berkeley, California, General Technical Report PSW-58, USA.

Fuentes E, Espinoza G y Gajardo G. 1987. Allelopathic effect of the Chilean matorral shrub *Flourensia thurifera*. Revista Chilena de Historia Natural 60: 57-62.

Goldberg AM. 2010. The principles of humane experimental technique: is it relevant today? ALTEX 27: 25–27.

González MA y Alberico M. 1993. Selección de hábitat en una comunidad de mamíferos pequeños en la Costa Pacífica de Colombia. Caldasia 17: 313–324.

Granados-Sánchez D, Ruiz P y Barrera H. 2008. Ecología de la herbivoría. Ciencias Forestales y del Ambiente, Universidad Autónoma Chapingo, México 14: 51–64.

Gutiérrez G. 1998. Estrategias de forrajeo. En R Ardila, W López, AM Pérez, R Quiñones y F Reyes (eds.). Manual de Análisis Experimental del Comportamiento, Madrid, España.

Hechtel LJ, Johnson CL y Juliano SA. 1993. Modification of antipredator behavior of *Caecidotea intermedius* by its parasite *Acanthocephalus dirus*. Ecology 74: 710–713.

Hoffmann A. 1980. Flora silvestre de Chile, zona central: una guía para la identificación de las especies vegetales más frecuentes. Ediciones Fundación C. Gay, Santiago, Chile.



Hopkins HL y Kennedy ML. 2004. An assessment of indices of relative and absolute abundance for monitoring populations of small mammals. *Wildlife Society Bulletin* 32: 1289–1296.

Jekl V, Hauptman K y Knotek Z. 2011. Diseases in pet degus: a retrospective study in 300 animals. *Journal of Small Animal Practice* 52: 107–112.

Hughes JJ, Ward D y Perrin MR. 1994. Predation risk and competition affect habitat selection and activity of Namib Desert gerbils. *Ecology* 75: 1397–1405.

Jaksic FM, Meserve PL, Gutiérrez JR y Tabilo E. 1993. The components of predation on small mammals in semiarid Chile: preliminary results. *Revista Chilena de Historia Natural* 66: 305–321.

Johnson-Delaney CA. 2006. Common procedures in hedgehogs, prairie dogs, exotic rodents, and companion marsupials. *Veterinary Clinics of North America: Exotic Animal Practice* 9: 415–435.

Kelt DA, Meserve PL, Nabors LK, Forister ML y Gutiérrez JR. 2004. Foraging ecology of small mammals in semiarid Chile: the interplay of biotic and abiotic effects. *Ecology* 85: 383–397

Lee TM. 2006. *Octodon degus*: A diurnal, social, and long-lived rodent. *ILAR Journal* 45: 14–24.

Lima, M y Jaksic FM. 1999. El Niño events, precipitation patterns and rodent outbreaks are statistically associated in semiarid Chile. *Ecography* 22: 213–218.

Lima M, Previtali MA y Meserve PL. 2006. Climate and small rodent dynamics in semi-arid Chile: the role of lateral and vertical perturbations and intra-specific processes. *Climate Research* 30: 125–132.

Mazid M, Khan TA y Mohammad F. 2011. Role of secondary metabolites in defense mechanisms of plants. *Biology and Medicine* 3: 232–249.

M'Closkey RT. 1978. Niche separation and assembly in four species of Sonoran Desert rodents. *American Naturalist* 112: 683–694.

Medel R, Vergara E, Silva A y Kalin-Arroyo M. 2004. Effects of vector behavior and host resistance on mistletoe aggregation. *Ecology* 85: 120–126.

Menge BA y Sutherkand JP. 1976. Species diversity gradients: synthesis of the roles of predation, competition and temporal heterogeneity. *American Naturalist* 110: 351–369.

Meserve PL y Le Boulengé LE 1987. Population dynamics and ecology of small mammals in the northern Chilean semi-arid region. En: Patterson B y Timm RM (eds).

Fieldiana Zoology New Series 39: 413–431.

Milstead WB, Meserve PL, Campanella A, Previtali MA, Kelt DA y Gutiérrez JR. 2007. Spatial ecology of small mammals in north-central Chile: role of precipitation and refuges. *Journal of Mammalogy* 88: 1532–1538.

Miranda M, Sicilia M, Bartolomé J, Molina-Alcaide E, Gálvez-Bravo L y Cassinello J. 2012. Foraging sexual segregation in a Mediterranean environment: Summer drought modulates sex-specific resource selection. *Journal of Arid Environments* 85: 97–104.

Modak B. 1998. Química de los exudados resinosos de algunas especies del género *Heliotropium*. Tesis de Doctorado. Facultad de Química y Biología, Universidad de Santiago de Chile, Chile.

Moore J. 2002. *Parasites and the behavior of animals*. Oxford University Press, New York, USA.

Moore J y Gotelli NJ. 1990. A phylogenetic perspective on the evolution of altered host behaviours: a critical look at the manipulation hypothesis. En: Barnard CJ y Behnke JM (eds.), *Parasitism and Host Behaviour*. Taylor y Francis, London, UK.

Morton DB, Abbot D, Barclay R, Close BS, Ewbank R, Gask D, Heath M, Mattic S, Poole T, Seamer J, Southee J, Thompson A, Trussell B, West C y Jennings M. 1993. Removal of blood from laboratory mammals and birds. *Laboratory Animal* 27: 1–22.

Mouritsen KN y Jensen KT. 1994. The enigma of gigantism: effect of larval trematodes on growth, fecundity, egestion and locomotion in *Hydrobia ulvae* (Pennant) (Gastropoda: Prosobranchia). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 181: 53–66.

Muñoz-Pedrerros A. y Yáñez JL. 2000. *Mamíferos de Chile*. Ediciones CEA, Valdivia, Chile.

Nichols JD y Pollock KH. 1983. Estimation methodology in contemporary small mammals capture-recapture studies. *Journal of Mammalogy* 64: 253–260.

Paton D, Osorio R, Le Floc'H E, Azócar P y Portilla L. 1999. Analysis of a multivariate model for detecting browsing pressure by goats in the arid zone of Northern Chile. Application to *Bridgesia incisifolia* (Bert. ex Cambess) shrublands. *Journal of Arid Environments* 43: 197–204

Poulin R y Thomas F. 1999. Phenotypic variability induced by parasites: extent and evolutionary implications. *Parasitology Today* 15: 28–32.

Quirici V, Faugeron S, Hayes L y Ebersperger L. 2011. The influence of group size on natal dispersal in the communally rearing and semifossorial rodent, *Octodon degus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65: 787–798.

- Ramírez PA, Botto-Mahan C, Bacigalupo A, Correa JP, Oda E y Solari A. 2011. Efecto de la infección con *Trypanosoma cruzi* sobre el uso del espacio de dos especies de roedores silvestres. *Biological Research*. LIV Reunión Anual de la Sociedad de Biología de Chile, Puerto Varas, Chile R-167.
- Ribeiro R. 1973. Novos reservatórios do *Trypanosoma cruzi*. *Revista Brasileira de Biología* 33: 429–537.
- Rozas M, Botto-Mahan C, Coronado X, Ortiz S, Cattán P y Solari A. 2005. Short report: *Trypanosoma cruzi* infection in wild mammals from a chagasic area of Chile. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* 73: 517–519.
- Rozas M, Botto-Mahan C, Coronado X, Ortiz S, Cattán P y Solari A. 2007. Coexistence of *Trypanosoma cruzi* genotypes in wild and peridomestic mammals in Chile. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* 77: 647–653.
- Ruckstuhl KE y Neuhaus P. 2000. Sexual segregation in ungulates: a new approach. *Behavior* 137: 361–377.
- Russell WMS y Burch R. 1992. The principles of humane experimental technique. Special edition published by Universities Federation for Animal Welfare (UFAW). Methuen & Co. London, UK.
- Sagarin RD, Gaines SD y Gaylord B. 2006 Moving beyond assumptions to understand abundance distributions across the ranges of species. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 524–530.
- Schenone H, Contreras MC, Salinas P, Sandoval L, Rojas A y Villarroel F. 1995. Epidemiology of Chagas' disease in Chile. Frequency of *Trypanosoma cruzi* human infection by age groups and regions. *Boletín Chileno de Parasitología* 50: 84–86.
- Senior P, Butlin R y Altringham J. 2005. Sex and segregation in temperate bats. *Proceedings of the Royal Society B* 272: 2467–2473.
- Sokal RR y Rohlf FJ. 1995. *Biometry. The principles and practice of statistics in biological research*. WH Freeman and Co. New York, USA.
- Smit C, Den Ouden J y Díaz M. 2008. Facilitation of *Quercus ilex* recruitment by shrubs in Mediterranean open woodlands. *Journal of Vegetation Science* 19: 193–200.
- Vance SA. 1996. Morphological and behavioural sex reversal in mermithid-infected mayflies. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Science* 263: 907–912.
- Veas F, Breniere SF, Cuny G, Brengues C y Solari A. 1991. General procedure to construct highly specific kDNA probes for clones of *Trypanosoma cruzi* for sensitive

detection by polymerase chain reaction. *Cellular and Molecular Biology Letters* 37: 73–84.

Vyas A, Kim SK, Giacomini N, Boothroyd JC y Sapolsky RM. 2007. Behavioral changes induced by *Toxoplasma* infection of rodents are highly specific to aversion of cat odors. *Proceeding of the National Academy of Sciences, USA* 104: 6442–6447.

Weltzin J, Archer S y Heitschmidt R. 1997. Small-mammal regulation of vegetation structure in a temperate savanna. *Ecology* 78: 751–763

White GC y Burnham KP. 1999. Program MARK: Survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46: 120–138.

Yahner RH. 1988. Changes in wildlife communities near edges. *Conservation Biology* 2: 333-39.

Yunger JA, Meserve PL y Gutiérrez JR. 2002. Small mammal foraging behavior: mechanisms for coexistence and implication for population dynamics. *Ecological Monographs* 72: 561–577.