

UCH-FC
B. Ambiental
J 6 14
C. 1



UNIVERSIDAD DE CHILE – FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE PREGRADO

**EFEECTO DE LA INFECCIÓN CON *TRYPANOSOMA CRUZI* SOBRE EL USO DEL
ESPACIO DE DOS ESPECIES DE ROEDORES SILVESTRES DE CHILE
SEMIÁRIDO**

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

Carolina Andrea Jiménez Sánchez

Director(a) del Seminario de Título: Dra. Carezza Botto

Junio -2014

Santiago - Chile



INFORME DE APROBACIÓN SEMINARIO DE TÍTULO

Se informa a la Escuela de Pregrado de la Facultad de Ciencias, de la Universidad de Chile que el Seminario de Título, presentado por la Srta. Carolina Andrea Jiménez Sánchez

“Efecto de la infección con *Trypanozoma cruzi* sobre el uso de espacio de dos especies de roedores silvestres de Chile semiárido”

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

Dra. Carezza Botto

Director Seminario de Título

Firma manuscrita en azul de la Dra. Carezza Botto, sobre una línea horizontal.

Comisión de Evaluación

Dr. Claudio Veloso

Presidente Comisión

Firma manuscrita en azul del Dr. Claudio Veloso, sobre una línea horizontal.

Dr. Pedro Cattán

Evaluador

Firma manuscrita en azul del Dr. Pedro Cattán, sobre una línea horizontal.

Santiago de Chile, Junio de 2014

BIOGRAFÍA

Cuando naciste en Santiago una tibia tarde del 13 de Mayo de 1988 estábamos ansiosos de conocerte y de saber como serías, que gustos tendrías y qué harías a lo largo de tu vida. Los primeros 4 años estuviste en casa con tu hermano que llegó 2 años después que tú. Ya se notaba en ti la excelente memoria visual, la capacidad de observación del medio en especial del comportamiento de los animales, a los cuales lejos de tenerles miedo, eran objeto de tu interés descubriendo de manera silenciosa,



cosas imperceptibles al resto del mundo. Nos trasladamos a trabajar a Curicó donde cursaste la enseñanza básica y media, separándote claramente de tus compañeros por tus habilidades científicas-biológicas y ambientales que se manifestaron por la investigación autodidacta de las formas de vida, comportamiento y preservación de la vida natural. No fue sorpresa, entonces que decidieras estudiar una carrera que relacionara todo lo que tu valorabas con el interés de mantenerlo en tu diario vivir, así fue tu primera postulación la cual, a pesar de desconocer un poco de qué trataba, la apoyamos fuertemente entendiendo que era la que permitiría desarrollar tus habilidades y ser feliz en tu profesión. Ahora, al término de tu carrera, estamos muy felices, orgullosos de ti y sentimos que debido a tus virtudes, habilidades, valores y capacidades eres un excelente aporte a la sociedad, que es más de lo que esperábamos de ti.

Te deseamos de lo más profundo de nuestro corazón que tu vida profesional esté llena de éxitos personales que logren cambiar a lo menos tu entorno junto a la compañía de buenos amigos que encuentres en la universidad, quienes tienen las mismas metas a futuro.

Con cariño,
Tus Padres

AGRADECIMIENTOS

Agradezco profundamente a la profesora Carezza Botto, por abrirme las puertas de su laboratorio y "adoptarme" como su alumna tesista, ayudándome durante todo el tiempo que estuve trabajando en este Seminario de Título y todo lo relacionado a esta, siempre con la mejor disposición del mundo y con muchos consejos para mejorarla. Agradezco también a los miembros del laboratorio de la profesora, junto a las cuales fui a terreno y me enseñaron muchas cosas en varios aspectos del trabajo en terreno y, por supuesto agradezco a los integrantes de mi comité de evaluación Claudio Veloso y Pedro Cattán por sus comentarios y disposición para formar parte de este comité.

También le doy mis agradecimientos a Alina Candia, Esteban Oda, Fabián Carvajal y Roxana Cares por su tiempo e infinita sabiduría que compartieron conmigo al enseñarme a usar ciertos Softwares que fueron de gran utilidad en la realización y desarrollo de esta tesis.

Por último, y no por ello menos importante, agradezco desde lo más profundo de mi corazón a mis padres y mi hermano por apoyarme y siempre estar ahí para mí, yo no soy muy de palabras pero el solo hecho de estar cerca o escuchar sus voces por teléfono me ayudaba. Y por supuesto a mi gran grupito de amigos: a Alina, Diana, Patty, Tomás, Nikolas, Carlos, Manuel, Rox junto a los cuales compartí durante todos estos años en que estuve en la facultad.

Este Seminario de Título fue financiado por el proyecto FONDECYT 1190086. Se agradece además el apoyo del Programa U-Apoya, Universidad de Chile.

ÍNDICE DE CONTENIDOS

Índice general.....	iv
Índice de figuras.....	vi
Índice de tablas.....	vii
Resumen.....	1
Abstract.....	3
Introducción.....	5
Objetivos.....	10
Materiales y Métodos.....	11
Área de estudio.....	11
Trampeo de micromamíferos.....	13
Obtención de muestras de sangre.....	14
Detección de <i>T. cruzi</i> en muestras de sangre mediante PCR.....	14
Cálculo del área mínima de acción	15
Análisis estadístico de los datos.....	15
Resultados.....	17
Descripciones generales.....	17
Área mínima de Acción.....	19
<i>Octodon degus</i>	19
<i>Phyllotis darwini</i>	21
Capturas y recapturas.....	24
Discusión.....	27

<i>Octodon degus</i>	27
<i>Phyllotis darwini</i>	28
Conclusiones.....	33
Referencias.....	34
Anexo 1.....	39

ÍNDICE DE FIGURAS

v

Figura 1. Ubicación geográfica del sitio de estudio.....	
Figura 2. Fotografía de uno de los sectores de muestreo.....	12
Figura 3. Algunas especies de micromamíferos que habitan la Reserva Nacional Las Chinchillas.....	13
Figura 4. Promedio de área mínima de acción utilizado por <i>Octodon degus</i> por año y sexo en relación a su estado de infección.....	20
Figura 5. Promedio de área mínima de acción utilizado por <i>Phyllotis darwini</i> por año y sexo en relación a su estado de infección.....	23
Figura 6. Distribución del número de capturas-recapturas de <i>Octodon degus</i> para el año 2013 según estado de infección.....	25
Figura 7. Distribución del número de capturas-recapturas de <i>Phyllotis darwini</i> para el año 2013 según estado de infección.....	26

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Abundancia relativa de cada especie de roedor y número de ejemplares analizados por año de muestreo para cada especie.....	18
Tabla 2. Número de machos y hembras analizados por especie para cada año de muestreo.....	18
Tabla 3. Resultado del GLM para área mínima de acción de <i>Octodon degus</i> en 2012, considerando sexo y estado de infección como factores.....	19
Tabla 4. Resultado del GLM para área mínima de acción de <i>Phyllotis darwini</i> en 2010, considerando sexo y estado de infección como factores.....	21
Tabla 5. Resultado del GLM para área mínima de acción de <i>Phyllotis darwini</i> en 2012, considerando sexo y estado de infección como factores.....	22
Tabla 6. Promedio (± 1 EE) y rango de número de capturas-recapturas para ambas especies de roedores por estado de infección para cada año de muestreo.....	24
Tabla 7. Comparación de las distribuciones del número de capturas-recapturas entre roedores infectados y no-infectados mostrado por especie y año utilizando la prueba de Kolmogorov-Smirnov.....	25

RESUMEN

Alteraciones conductuales mediada por parásitos en sus respectivos hospederos han sido ampliamente documentadas y sugieren que aumentarían las probabilidades del parásito de encontrar a su hospedero definitivo para completar su ciclo de vida. Sin embargo, la evidencia que apoye este fenómeno bajo condiciones naturales es escasa y difícil de obtener. El protozoo *Trypanosoma cruzi*, agente causal de la Enfermedad de Chagas, es transmitido principalmente por insectos vectores a varias especies de mamíferos, tanto silvestres como domésticos, que se encuentren en zonas donde habitan estos artrópodos. A pesar que estudios previos muestran un alto nivel de infección en los hospederos y vectores en zonas semiáridas de Chile, se desconoce los posibles efectos conductuales que este protozoo podría ejercer sobre los reservorios silvestres. El objetivo principal de este estudio es examinar bajo condiciones naturales si existe alguna variación en el uso de espacio de dos especies de roedores (*Octodon degus* y *Phyllotis darwini*) al estar infectados por *T. cruzi*, evaluado durante cuatro años consecutivos en una zona hiperendémica de Chagas en Chile. Para ello se utilizó método de transectos de captura-marcaje-recaptura junto con toma de muestras de sangre para estas dos especies de roedores durante la estación de verano. No se detectaron diferencias significativas en el área mínima de acción para *O. degus* dependiendo de su estado de infección, lo cual apoya su condición de reservorio asintomático descrito en la literatura. En cambio para *P. darwini*, para algunos años se detectó modificación del área mínima de acción asociado a su estado de infección. También se encontraron diferencias significativas en la frecuencia de captura para ambas especies en uno de los años examinados. Es necesario complementar la evidencia correlacional encontrada en este estudio con

estudios experimentales que avalen estos resultados. La información obtenida en este tipo de estudios permite establecer las especies de mamíferos más sensibles a la infección por *T. cruzi* y sugerir las potenciales consecuencias epidemiológicas que tendría un aumento del uso de espacio de roedores infectados en término de propagación de la enfermedad relevante en aspectos de salud pública, y aportar en la elaboración de campañas de prevención.

Palabras claves: *Trypanosoma cruzi*, *Octodon degus*, *Phyllotis darwini*, uso de espacio, alteraciones producida por parásitos.

ABSTRACT

Parasite-mediated behavioural changes in their hosts have been widely documented, suggesting that they can increase the parasite probabilities to find definitive hosts to complete its life cycle. However, field evidence supporting this phenomenon is scarce and difficult to obtain. The protozoan *Trypanosoma cruzi*, the causative agent of the Chagas disease, is mainly transmitted by insect vectors to several wild and domestic mammal species. Although previous studies have shown high levels of infection in hosts and vectors from semiarid zones of Chile, it is unknown if this protozoan affects the behaviour of wild mammal reservoirs. The main goal of this study is to examine, under natural conditions, the existence of space use alterations in two species of rodents (*Octodon degus* and *Phyllotis darwini*) when infected with *T. cruzi*, evaluated for four consecutive years in a hyperendemic area of Chagas disease in Chile. To this end, I used the method of capture-mark-recapture transects along with blood sampling for these two rodent species during the summer season. I did not detect statistically significant differences in the minimum action area of *O. degus* depending on its infection status, which supports its condition as asymptomatic reservoir previously described in the literature. On the other hand, for *P. darwini* in some years there were significant differences in the minimum action area depending on its infection status. In addition, I detected differences on the capture frequency for both species in one of the years under study. It is necessary to complement the correlational evidence detected in this study with experimental studies that support these results. The information obtained in this type of studies allows to establish the mammal species more susceptible to *T. cruzi* infection and enlighten regarding the potential epidemiological consequences of space use increases of infected rodents in

terms of disease spread with relevance on public health, specifically for the development of prevention campaigns.

Key words: *Trypanosoma cruzi*, *Octodon degus*, *Phyllotis darwini*, space use, parasite-mediated alteration.

INTRODUCCIÓN

Entre las múltiples adaptaciones que han adquirido los parásitos a lo largo de su historia evolutiva, está la capacidad de generar cambios fisiológicos, morfológicos y conductuales en sus hospederos, aumentando así su probabilidad de transmisión (Combes 1991, Poulin 2001). Las infecciones parasitarias que generan cambios fisiológicos se caracterizan por generar alteraciones en el funcionamiento de ciertos órganos o sistemas, que pueden desviar recursos energéticos del hospedero por medio de la competencia directa entre parásito-hospedero, o indirecta, a través de respuestas a la infección que son altamente costosas para el hospedero, como lo es la estimulación del sistema inmune (Orlowski y col. 2013). También se han descrito mecanismos de anulación o desactivación del sistema inmune, como el caso de la infección de *Trichobilharzia ocellata* en caracoles (de Jong-Brink y col. 1997), y de aumento en los niveles de ciertas hormonas, lo cual se traduce en la proliferación y propagación de una infección. Por ejemplo, la feminización registrada en roedores infectados con el endoparásito *Taenia crassiceps* torna más susceptible a los hospederos machos (Larralde y col. 1995), y en roedores *Rattus norvegicus* infectados con hantavirus aumenta la testosterona y agresividad (Easterbrook y col. 2007).

Infecciones parasitarias que generan cambios morfológicos son capaces de alterar el fenotipo que expresan sus hospederos o modificar algunas estructuras corporales. Por ejemplo, el pez *Fundulus heteroclitus* al estar parasitado por metacercarias de digeneos presenta modificación en sus branquias, generando ramificaciones extras que pueden ser parasitadas, lo que favorecería un aumento de la carga parasitaria (Bass y col. 2007). Algunas modificaciones morfológicas de

hospederos intermediarios (e.g., coloración, extremidades supernumerarias, entre otras) incrementan la probabilidad de transmisión a hospederos definitivos, pudiendo así completar su ciclo de vida. Un ejemplo notable es el caso descrito para ranas infectadas con tremátodos, las cuales desarrollan extremidades adicionales que dificultan el desplazamiento y facilitan que aves depreden a estos individuos por sobre otros (Sessions y col. 1990, Johnson y col. 1999, 2002).

Las alteraciones conductuales mediadas por parásitos han sido ampliamente documentadas (Poulin 1999, Moore 2002), en especial el cómo algunos parásitos pueden modificar la reacción de los hospederos intermediarios a determinados factores. Por ejemplo, roedores infectados con el protozoo *Toxoplasma gondii* no escapan al detectar el olor de la orina de felinos, por lo que se ve afectada su conducta antidepredatoria frente a la presencia de un potencial depredador y, en consecuencia, aumenta su probabilidad de ser consumido (Vyas y col. 2007). También se puede ver modificada la conducta de forrajeo, es decir, cómo los hospederos utilizan o se mueven en el espacio, o su reacción ante insectos vectores, como en el caso descrito por Day y Edman (1983), en el cual roedores infectados con el protozoario de la malaria, *Plasmodium* sp., se vuelven más letárgicos y no repelen las picadas de mosquitos. Diversos estudios sugieren que estos mecanismos aumentarían la probabilidad de encuentro del parásito con su hospedero definitivo, donde el parásito puede completar su ciclo de vida (Moore 1983, Dobson 1988, Gotelli y Moore 1992, Curtis 1993). Sin embargo, no se puede descartar que algunas de estas modificaciones descritas puedan ser mera consecuencia patológica de la infección, y de esta forma el cambio fenotípico sea considerado no-adaptativo para el

parásito como lo sugieren algunos autores (Poulin 1999, Moore 2002, Thomas y col. 2009).

El mal de Chagas es una enfermedad zoonótica causada por el protozoo *Trypanosoma cruzi*, el cual es transmitido por insectos triatominos (Hemiptera: Reduviidae) a varias especies de mamíferos, tanto silvestres como domésticos. En Chile, *Mepraia spinolai* es el principal vector silvestre de este parásito, el cual puede llegar a niveles de infección de 46% en algunas poblaciones de áreas endémicas (Botto-Mahan y col. 2005a); mientras que en mamíferos la prevalencia puede alcanzar un 61% en especies nativas (Rozas y col. 2007). Sin embargo, estos niveles de infección son susceptibles a grandes oscilaciones entre años para distintas especies de micromamíferos. Por ejemplo en *Abrothrix olivaceus* varía entre 59% y 71%, en *Octodon degus* entre 24% y 70%, y en *Phyllotis darwini* entre 45% y 56% (Rozas y col. 2007, Botto-Mahan y col. 2010). Estas variaciones suelen estar asociadas a fenómenos de cambios climáticos como el evento de El Niño, ya que al aumentar las precipitaciones, aumenta la productividad primaria y el número de micromamíferos, y por lo tanto aumentaría el número de hospederos susceptibles de ser infectados (Botto-Mahan y col. 2010).

En cuanto a las poblaciones del vector *M. spinolai*, ha sido publicado que en condiciones naturales este modifica su capacidad de desplazamiento por factores climáticos estacionales, siendo los meses de verano aquellos en los que posee un mayor ámbito de hogar (Botto-Mahan y col. 2005b). A nivel individual, se ha descrito que al estar infectado con *T. cruzi* este vector reduce el tiempo de ingesta de sangre, aumenta su voracidad incrementando el número de picadas efectivas, y reduce el tiempo a la defecación luego de alimentarse; todo esto puede traducirse en

un aumento en las probabilidades de transmisión del parásito a un hospedero definitivo y, eventualmente al ser humano (Botto-Mahan y col. 2006).

A pesar que estudios anteriores muestran un alto nivel de infección en los hospederos y vectores en sectores endémicos de Chagas, y que este protozoo es capaz de modificar algunos aspectos conductuales del vector, poco se sabe con respecto a los posibles efectos o consecuencias que la infección por *T. cruzi* podría tener en la conducta de uso de espacio y/o de forrajeo de micromamíferos endémicos de Chile, dado que estas conductas afectan directamente la sobrevivencia y éxito reproductivo de los individuos (Burt 1943). Dentro de los estudios que describen efectos de parásitos sobre la adecuación biológica de micromamíferos nativos, se ha evaluado el efecto en *O. degus*, donde su mortalidad no aumenta al encontrarse infectado con *T. cruzi*, y que individuos infectados provenientes de la naturaleza podrían vivir hasta dos años en cautiverio. De esta forma, este roedor ha sido considerado un reservorio asintomático de gran importancia para la transmisión de *T. cruzi* en el ciclo silvestre de la enfermedad (Campos y col. 2010, Botto-Mahan y col. 2012).

En este estudio se evalúa si la infección con *T. cruzi* afecta el uso de espacio de dos especies de roedores silvestres que habitan en un área hiper-endémica de la Enfermedad de Chagas en Chile semiárido, en cuatro años consecutivos (2010-2013), considerando el estado de infección y sexo como factores. *Phyllotis darwin* es una especie de la familia Cricetidae, muy abundante y con una amplia distribución geográfica en Chile (Regiones IV a IX). Es esencialmente herbívoro, de hábitos nocturnos y solitarios, que suele utilizar galerías abandonadas por otras especies de roedores como refugio (Muñoz-Pedrerros y Yañez 2009). *Octodon degus* corresponde

a una especie de la familia Octodontidae, endémica y muy abundante, y con una amplia distribución en Chile central (Regiones III a VI). Es de hábitos diurnos y gregario, suele forrajear semillas, raíces y cortezas bajo arbustos donde excava sus madrigueras familiares (Muñoz-Pedreros y Yañez 2009). Ambas especies están catalogadas como “preocupación menor” (LC) por la IUCN (2012). Estas especies fueron seleccionadas para esta investigación debido a su gran abundancia en la zona de estudio, la facilidad de captura y manejo, hábitos altamente contrastantes y por los altos niveles de infección por *T. cruzi* que puede presentar en condiciones naturales. Este estudio permitirá examinar, mediante evidencia correlacional, si de existir modificación en el uso de espacio, ésta es consistente en el tiempo o si se modifica de acuerdo a fluctuaciones ambientales que afectan las abundancias relativas y densidades de roedores nativos de la zona. Además, los resultados de este estudio aportará respecto a las potenciales consecuencias epidemiológicas que tendría un aumento del uso de espacio de roedores infectados, en término de propagación de la enfermedad con relevancia en aspectos de salud pública, específicamente para la elaboración de campañas de prevención.

OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL

- Examinar si el parásito protozoo *Trypanosoma cruzi* afecta el uso de espacio de dos especies de roedores de Chile semiárido, *Octodon degus* y *Phyllotis darwini*, considerando el sexo como factor.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Seguimiento de las especies *O. degus* y *P. darwini* durante los años 2010-2013 mediante captura, marcaje y recaptura de micromamíferos silvestres.
- Cálculo de la condición corporal de los individuos mediante caracterización de peso, tamaño y sexo de los roedores capturados.
- Determinación del estado de infección con *T. cruzi* de los roedores capturados mediante obtención de muestras de sangre y posterior análisis molecular, con técnica de PCR.
- Comparación del área mínima de acción de los roedores infectados y no infectados con *T. cruzi*, para ambas especies por separado.
- Comparación de las distribuciones del número de capturas-recapturas de los roedores infectados y no infectados con *T. cruzi*, para ambas especies por separado.

MATERIALES Y MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDIO

Las actividades de campo se realizaron en la Reserva Nacional Las Chinchillas, ubicada a 300 kilómetros al norte de Santiago y 60 km al este de la costa del Pacífico (31° 30' S, 71° 06' O, Fig. 1), cuya vegetación predominante corresponde a especies arbustivas y cactáceas (Medel y col. 2004). El lugar se caracteriza por un clima mediterráneo semiárido, con escasas precipitaciones concentradas en los meses de invierno. La precipitación media anual es de 185 mm, con una gran variación entre años, alternando largas sequías con años de alta precipitación, aparentemente asociados al fenómeno de El Niño (di Castri y Hajek 1976, Lima y Jaksic 1999). Esta Reserva forma parte de una de las zonas hiperendémicas de la Enfermedad de Chagas en Chile, la cual es principalmente transmitida por insectos triatomíneos a varias especies de mamíferos, tanto silvestres como domésticos, siendo *Mepraia spinolai* el vector endémico silvestre de mayor relevancia epidemiológica (Botto-Mahan y col. 2005a).

Los sectores de muestreo corresponden a taludes pedregosos (Fig. 2), habitados principalmente por micromamíferos silvestres nativos, como el lauchón orejado de Darwin (*Phyllotis darwini*, Sigmodontinae), el ratón cola de pincel (*Octodon degus*, Octodontidae), la yaca (*Thylamys elegans*, Didelphidae), el ratón oliváceo (*Abrothrix olivaceus*, Sigmodontinae), el ratón colilargo (*Olygoryzomys longicaudatus*, Sigmodontinae) y el ratón Chinchilla (*Abrocoma bennetti*, Abrocomidae) (Muñoz-Pedrerros y Yañez 2000, Botto-Mahan y col. 2005b; Fig. 3). En estas especies los niveles de infección con *T. cruzi* varían entre un 46% y 71% (Rozas y col. 2007), existiendo amplia fluctuación temporal (Botto-Mahan y col. 2010).

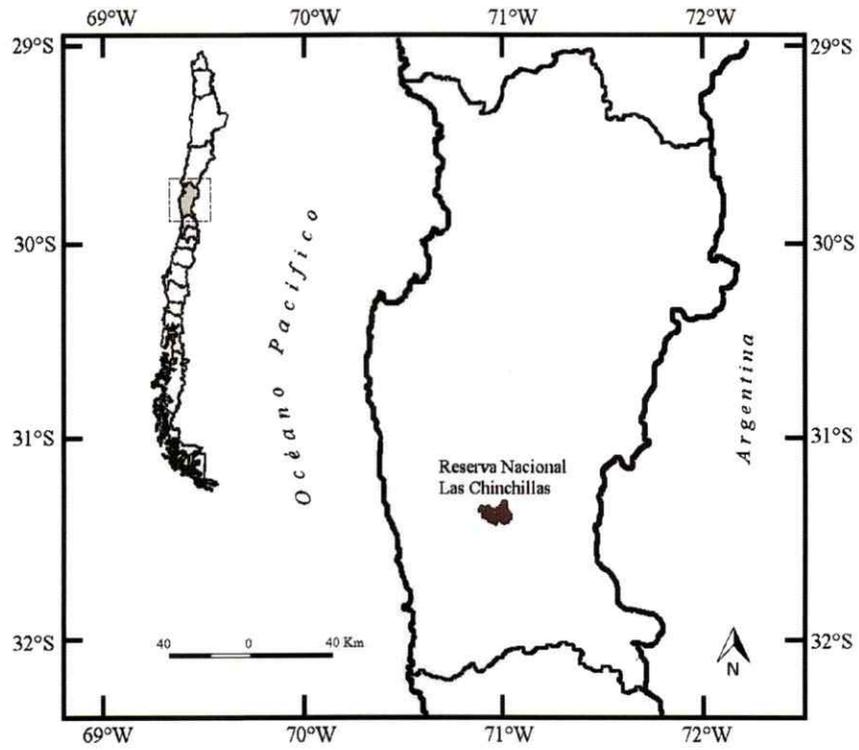


Figura 1. Ubicación geográfica del sitio de estudio (Reserva Nacional Las Chinchillas, Región de Coquimbo, Chile.) [Imagen cortesía de María Isabel Donoso]

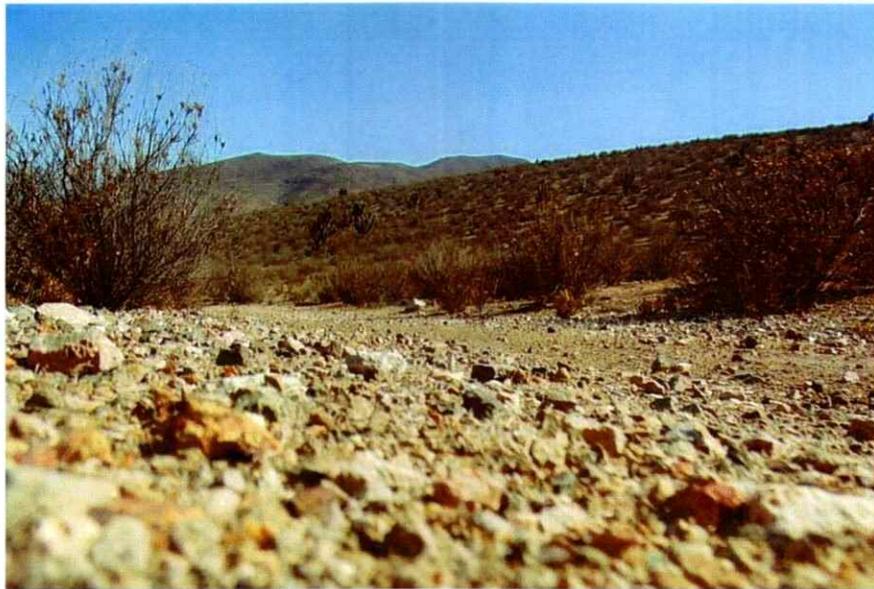


Figura 2. Fotografía de uno de los sectores de muestreo, Reserva Nacional Las Chinchillas, Región de Coquimbo, Chile.

TRAMPEO DE MICROMAMÍFEROS

La captura de micromamíferos se realizó mediante la colocación de 300 trampas de rejilla colapsables (medidas: 24 × 8 × 9 cm) en seis transectos de 50 trampas cada uno, separadas por 10 metros de distancia entre trampas, durante un periodo total de 5 días por transecto en los meses de Enero de 2010 a 2013. Las trampas fueron etiquetadas y georeferenciadas mediante uso de GPS. Se activaban a las 1900 h y se revisaban a las 0900 h del día siguiente, utilizando avena como cebo y algodón como refugio.

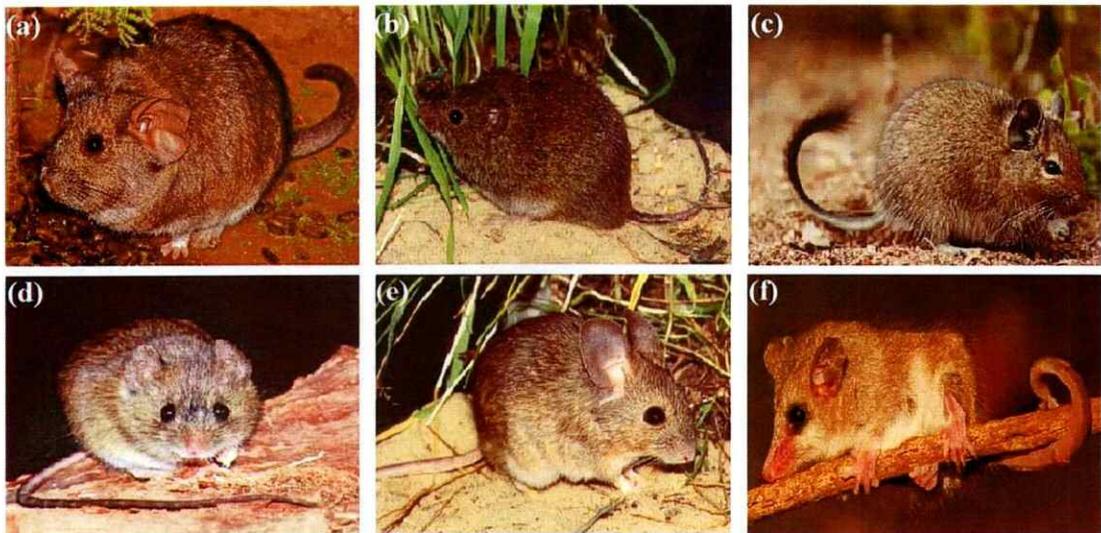


Figura 3. Algunas especies de micromamíferos que habitan la Reserva Nacional Las Chinchillas: (a) *Abrocoma bennetti*, (b) *Abrothrix olivaceus*, (c) *Octodon degus*, (d) *Oligoryzomys longicaudatus*, (e) *Phyllotis darwini* y (f) *Thylamys elegans*

OBTENCIÓN DE MUESTRAS DE SANGRE

Cada individuo capturado fue anestesiado con isoflurano y caracterizado según especie, sexo, trampa de captura y medidas corporales (peso, largo total y largo de cola). Siguiendo la recomendación de las 3Rs en la experimentación animal (Russell y Burch 1992, Golberg 2010), sólo a una fracción de los roedores capturados se les extrajo una muestra entre 0,2 ml a 1,0 ml de sangre, mediante dos técnicas dependiendo de la especie. Para *O. degus* se realizó una punción a la vena safena y para *P. darwini* una punción de la vena maseterina, ambos con aguja 21G. Finalmente, cada individuo fue marcado mediante crotales numerados con combinaciones únicas en ambas orejas para su posterior identificación en caso de recaptura y así evitar pseudoreplicación. Luego de la recuperación de la anestesia cada animal fue liberado en el punto exacto de captura.

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

A partir de las muestras de sangre se extrajo ADN genómico y se almacenó a -20 °C. El ensayo de PCR se realizó siguiendo el protocolo de Rozas y colegas (2007), 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. Cada experimento incluyó controles positivos y negativos. 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.

CÁLCULO DEL ÁREA MÍNIMA DE ACCIÓN

Para cuantificar el uso de espacio por parte de las dos especies de roedores se calculó el área mínima de acción. Esta medida corresponde al área utilizada por un individuo por año, basado en las coordenadas geográficas de cada trampa en la que el animal fue capturado. Ésta fue calculada mediante el método del mínimo polígono convexo con un área buffer de 5 m, incluyendo de esta forma a aquellos roedores que poseían al menos dos recapturas (i.e., tres o más capturas en total) dentro del mismo año. Para el caso de ejemplares con sólo una recaptura (i.e., dos capturas en total), se utilizó el área buffer como medida de área mínima de acción. En este estudio se incluyeron sólo los ejemplares de *O. degus* y *P. darwini* con caracterización completa. Para estos cálculos se utilizó el programa Microsoft Excel.

ANÁLISIS ESTADÍSTICO DE LOS DATOS

Se examinó el efecto de *T. cruzi* sobre el área mínima de acción de cada especie de roedor por separado, utilizando estado de infección (infectado y no infectado) y sexo (macho y hembra) como factores dentro de un Modelo Lineal Generalizado (GLM) con distribución normal e *identity link* (JMP Statistics v8.0.2). Se utilizó el número de capturas-recaptura(s) e índice corporal como covariables para cada modelo construido. Para cada individuo se calculó el índice corporal (IC) empleando la fórmula [peso(g)/largo sin cola²(cm)] (Stevenson y Woods 2006, Peig y Green 2009, 2010). Los datos obtenidos de área mínima de acción fueron sometidos a transformación Box-Cox para obtener distribución normal.

Además, se examinó si la infección con *T. cruzi* modificaba la distribución del número de capturas-recapturas de las dos especies de roedores bajo estudio para todos los años registrados. Para esto se utilizaron pruebas no paramétricas de Kolmogorov-Smirnov*.

RESULTADOS

DESCRIPCIONES GENERALES

En los cuatro años de muestreo se capturó un total de 985 roedores correspondientes a 517 *O. degus* y 468 *P. darwini*. De este conjunto de datos se seleccionaron aquellos que presentaran caracterización completa y al menos una recaptura (i.e., dos capturas en total). Considerando esto como filtro primario de los datos, se analizó un total 482 roedores correspondientes a 272 *O. degus* y 210 *P. darwini*. No se detectó variación interanual en el número de capturas de ambas especies (*O. degus*: $H = 6,85$, $P < 0,076$; *P. darwini*: $H: 1,42$, $P < 0,699$), pero sí se encontraron diferencias en la abundancia relativa de cada una de estas especies entre años de muestreo (*O. degus*: $\chi^2 = 112,29$, g.l. = 6, $P < 0,001$; *P. darwini*: $\chi^2 = 89,40$, g.l. = 6, $P < 0,001$), y en los porcentajes de infección con *T. cruzi* fluctuado entre 14-73% en *O. degus* ($\chi^2 = 100,67$, g.l. = 3; $P < 0,001$) y 15-60% en *P. darwini* ($\chi^2 = 62,21$, g.l. = 3; $P < 0,001$). La cantidad de roedores por año se presentan en la Tabla 1 y el área mínima de acción promedio para individuos infectados y no infectados por especie y año en el Anexo 1/Tabla 1A.

La proporción de machos y hembras capturados por año difirió significativamente para ambas especies (*O. degus*: $\chi^2 = 3,51$, g.l. = 3, $P < 0,001$; *P. darwini*: $\chi^2 = 5,91$, g.l. = 3, $P < 0,001$; ver Tabla 2).

Tabla 1. Abundancia relativa (AR) de cada especie de roedor* y número de ejemplares analizados por año de muestreo para cada especie. Se indica el número de infectados en paréntesis.

Año	Abundancia relativa (%)		Capturas totales		Número ejemplares analizados	
	<i>O. degus</i>	<i>P. darwini</i>	<i>O. degus</i>	<i>P. darwini</i>	<i>O. degus</i>	<i>P. darwini</i>
2010	40,3	46,4	93	78	62 (45)	53 (32)
2011	39,1	50,0	86	92	56 (15)	72 (11)
2012	61,2	30,9	210	78	113 (16)	45 (10)
2013	36,4	48,9	67	69	41 (30)	40 (23)
Total	-	-	456	317	272 (106)	210 (76)

* La diferencia para alcanzar el 100% corresponde a la abundancia relativa de los otros micromamíferos capturados.

Tabla 2. Número de machos y hembras analizados por especie para cada año de muestreo.

Año	<i>Octodon degus</i>		<i>Phyllotis darwini</i>	
	Machos	Hembras	Machos	Hembras
2010	33	29	26	27
2011	21	35	45	27
2012	58	55	24	21
2013	14	27	22	18
Total	126	146	117	93

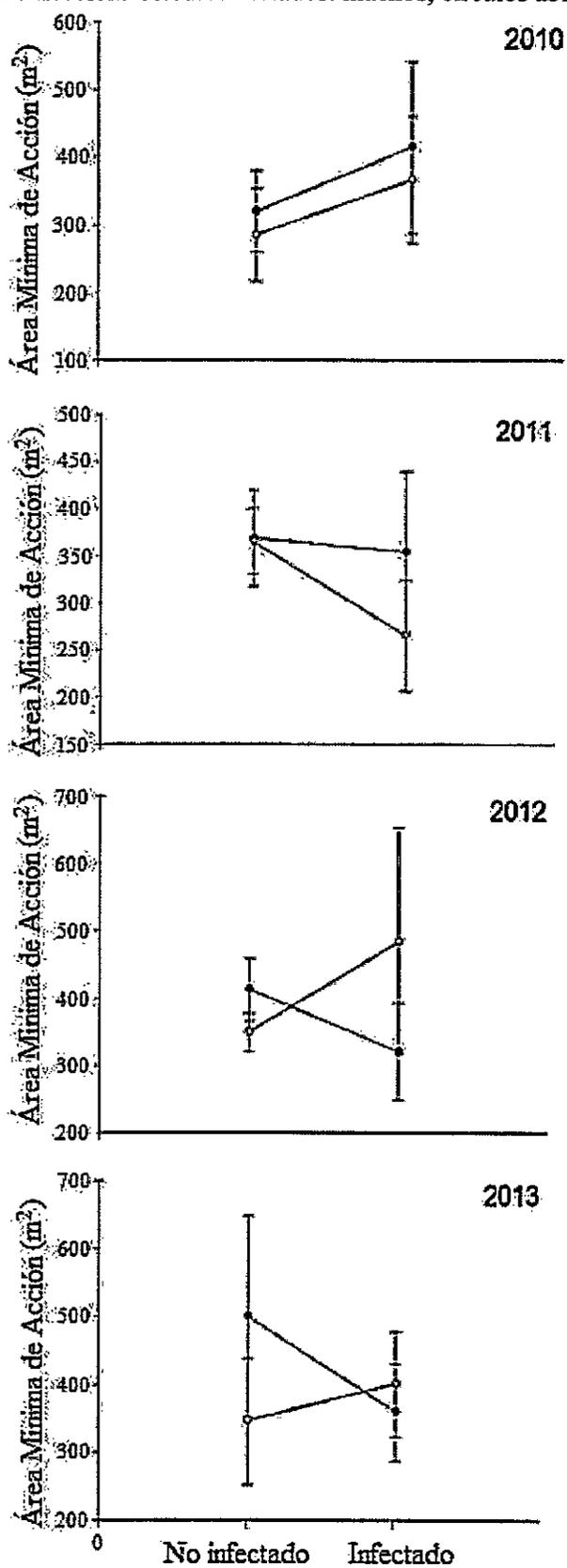
ÁREA MÍNIMA DE ACCIÓN

Octodon degus. Los valores promedios de área mínima de acción (± 1 EE) para cada año de estudio se muestran en la Fig. 4. Los resultados de los análisis estadísticos para esta especie no arrojan diferencias estadísticamente significativas en el uso de espacio, al considerar el sexo y estado de infección como factores ni su interacción, para los años 2010, 2011 y 2013 (Fig 4; ver Anexo 1/Tabla 2A para resultados de los GLM para cada año). Sin embargo, se encontró efecto significativo para la interacción entre estado de infección y sexo para el año 2012 (Tabla 3; Fig. 4).

Tabla 3. Resultado del GLM para área mínima de acción de *Octodon degus* en 2012, considerando sexo y estado de infección como factores, y número de capturas/recapturas (C/R) e índice corporal (IC) como covariables. EE: 1 error estándar del valor estimado.

Efecto	Estimado	EE	χ^2	P	g.l.
Sexo	28,24	23,87	1,39	0,238	1
Estado infección	-35,79	24,21	2,17	0,141	1
Sexo*Estado infección	-50,34	24,39	4,18	0,040	1
C/R	-	-	44,57	<0,001	3
IC	-183,57	223,82	223,82	0,412	1

Figura 4. Promedio de área mínima de acción utilizado por *Octodon degus* por año y sexo en relación a su estado de infección. Círculos cerrados: machos; círculos abiertos: hembras.



Phyllotis darwini. Los valores promedios de área mínima de acción (± 1 EE) para cada año de estudio se muestran en la Fig. 5. Los resultados de los análisis estadísticos para esta especie indican que en el año 2010 se encontró diferencias significativas en el área mínima de acción dependiendo del estado de infección (Tabla 4; Fig. 5), específicamente esta área aumentó al doble tanto en machos como hembras al estar infectados (Fig. 5). Este efecto de estado de infección también se observa en 2012 (Tabla 5; Fig. 5), sin embargo, no podemos descartar que para este último año el efecto detectado se deba al pequeño tamaño muestral en hembras infectadas con al menos una recaptura. Para los años 2011 y 2013 (Fig 5; ver Anexo 1/Tabla 3A para resultados de los GLM para cada año), no se detectan diferencias estadísticamente significativas en el uso de espacio, al considerar el sexo y estado de infección como factores ni su interacción.

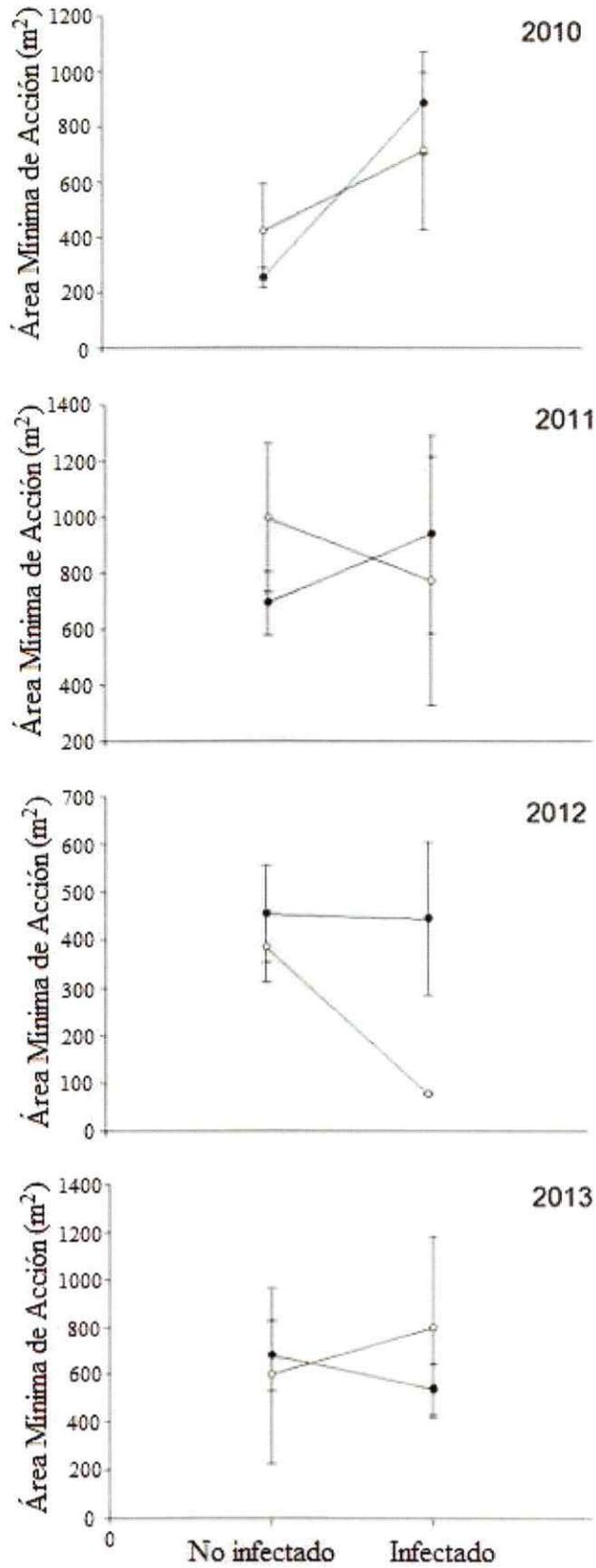
Tabla 4. Resultado del GLM para área mínima de acción de *Phyllotis darwini* en 2010, considerando sexo y estado de infección como factores, y número de capturas/recapturas (C/R) e índice corporal (IC) como covariables. EE: 1 error estándar del valor estimado.

Efecto	Estimado	EE	χ^2	P	g.l.
Sexo	-29,54	39,63	0,55	0,457	1
Estado infección	-89,82	39,32	4,98	0,025	1
Sexo*Estado infección	-1,31	38,01	0,01	0,972	1
C/R	-	-	13,62	0,003	3
IC	795,71	609,63	1,68	0,195	1

Tabla 5. Resultado del GLM para área mínima de acción de *Phyllotis darwini* en 2012, considerando sexo y estado de infección como factores, y número de capturas/recapturas (C/R) e índice corporal (IC) como covariables. EE: 1 error estándar del valor estimado.

Efecto	Estimado	EE	χ^2	P	g.l.
Sexo	-81,21	43,20	0,07	0,065	1
Estado infección	84,23	41,98	0,05	0,049	1
Sexo*Estado infección	81,31	44,48	0,07	0,072	1
C/R	-	-	4,41	0,220	3
IC	-12,78	564,98	0,98	0,982	1

Figura 5. Promedio de área mínima de acción utilizado por *Phyllotis darwini* por año y sexo en relación a su estado de infección. Círculos cerrados: machos; círculos abiertos: hembras.



CAPTURAS Y RECAPTURAS

Se realizaron pruebas de Kolmogorov-Smirnov para determinar si la infección con *T. cruzi* modificaba la distribución del número de capturas-recapturas para ambas especies de roedores por separado en los cuatro años de estudio.

El promedio de capturas para cada año (± 1 EE) y rango de capturas se presentan en la Tabla 6.

Tabla 6. Promedio (± 1 EE) y rango de número de captura-recapturas para ambas especies de roedores por estado de infección para cada año de muestreo. N= número de ejemplares.

Año	Especie	No infectado			Infectado		
		Promedio (EE)	Rango	N	Promedio (EE)	Rango	N
2010	<i>O. degus</i>	1,90 (0,22)	1-4	17	2,02 (0,12)	1-4	45
	<i>P. darwini</i>	2,07 (0,19)	1-4	21	2,17 (0,18)	1-5	32
2011	<i>O. degus</i>	2,10 (0,15)	1-4	41	2,21 (0,34)	1-6	15
	<i>P. darwini</i>	2,59 (0,16)	1-5	61	2,92 (0,45)	1-7	11
2012	<i>O. degus</i>	2,05 (0,11)	1-5	97	1,60 (0,21)	1-4	16
	<i>P. darwini</i>	1,74 (0,14)	1-5	35	2,08 (0,27)	1-4	10
2013	<i>O. degus</i>	1,48 (0,19)	1-3	11	2,38 (0,21)	1-5	30
	<i>P. darwini</i>	1,68 (0,25)	1-5	17	2,55 (0,23)	1-5	23

Los resultados de los análisis no arrojaron diferencias estadísticamente significativas en la distribución del número de capturas-recapturas según estado de infección para ninguna de las especies de roedor en los años 2010, 2011 y 2012 (Tabla 7). Sin embargo, para 2013 las distribuciones del número de capturas-recapturas cambió dependiendo del estado de infección para ambas especies de roedores, siendo aquellos individuos infectados los que presentaron mayor número de capturas-recapturas (Tabla 7).

Tabla 7. Comparación de las distribuciones del número de capturas-recapturas entre roedores infectados y no-infectados mostrado por especie y año utilizando la prueba de Kolmogorov-Smirnov (D).

Año	Especie	D	P
2010	<i>O. degus</i>	0,117	0,933
	<i>P. darwini</i>	0,075	0,999
2011	<i>O. degus</i>	0,086	0,999
	<i>P. darwini</i>	0,154	0,948
2012	<i>O. degus</i>	0,171	0,276
	<i>P. darwini</i>	0,231	0,552
2013	<i>O. degus</i>	0,343	0,034
	<i>P. darwini</i>	0,392	0,008

Dentro de 2013, se encontró que para *O. degus* los individuos no infectados se capturaban en mayor frecuencia sólo una vez, y en el caso de los infectados dos veces (Figura 6). Para *P. darwini* se observó que los individuos no infectados se capturaban con mayor frecuencia sólo una vez y los infectados tres veces (Figura 7).

Figura 6. Distribución del número de capturas-recapturas de *Octodon degus* para el año 2013 según estado de infección.

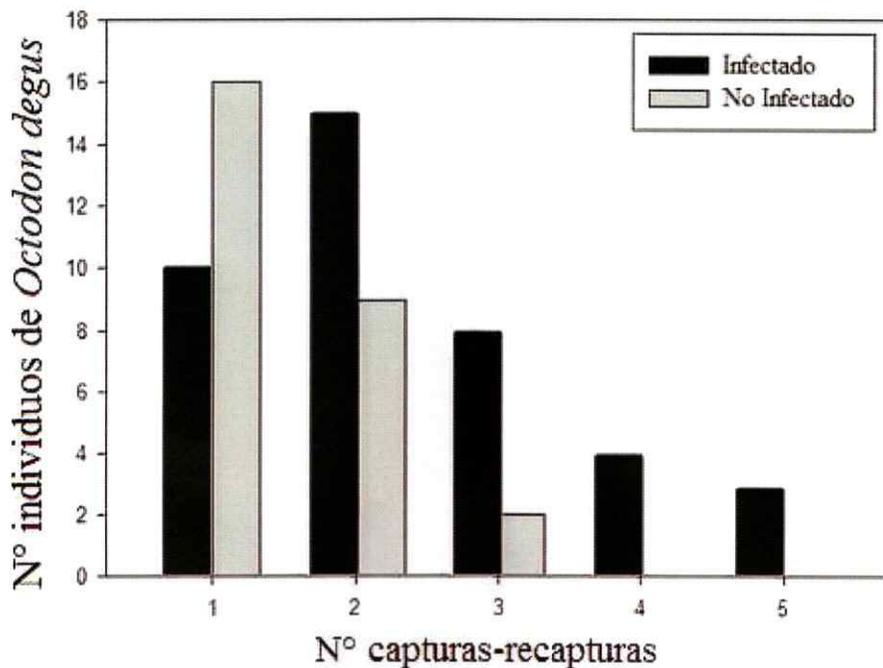
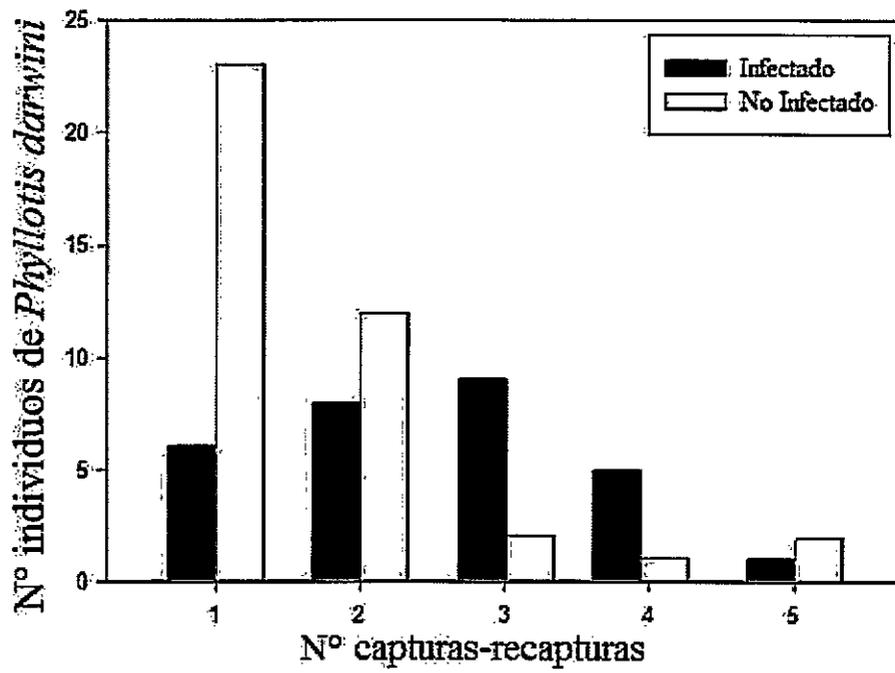


Figura 7. Distribución del número de capturas-recapturas de *Phyllotis darwini* para el año 2013 según estado de infección.



DISCUSIÓN

En este estudio, que abarcó un período de cuatro años de muestreo, se examinó si la infección por *Trypanosoma cruzi* afectaba el patrón de uso de espacio y si esta variación era dependiente del sexo, en dos especies de roedores silvestres nativos (*Octodon degus* y *Phyllotis darwini*) de Chile semiárido.

Octodon degus

Los resultados obtenidos muestran que globalmente *O. degus* no presenta grandes diferencias en ninguna de las variables medidas en el presente estudio, al considerar el efecto del estado de infección por *T. cruzi* y el sexo. Esto sería consistente con estudios previos en este micromamífero, que postulan a esta especie como un reservorio asintomático del ciclo silvestre de la Enfermedad de Chagas, debido a que su sobrevivencia no se vería afectada tanto en machos como hembras infectados (Botto-Mahan y col. 2012). Es probable que la ausencia de cambio en su área mínima de acción se pueda atribuir a su alto comportamiento social y al restringido desplazamiento lejos de sus madrigueras familiares que construye bajo arbustos, limitando así sus actividades diarias a un área reducida en que sólo se desplaza entre arbustos cercanos reduciendo así la depredación (Muñoz-Pedreras y Yañez 2009). Zunino y colegas (1992) también señalan que esta especie puede modificar su ámbito de hogar dependiendo de la estación del año, disponibilidad de recursos, localidad y época reproductiva. En su estudio también encontraron que el ámbito de hogar de *O. degus* no difiere entre sexos y que en la época en que se realizó el presente estudio (Enero) correspondería al período de mayor uso de

espacio por la disminución de los recursos alimenticios e hídricos disponibles, por lo que se ven obligados a explorar mayores espacios en búsqueda de alimento.

Ámbitos de hogar obtenidos por Agüero y Simonetti (1988) muestra que *O. degus* utilizaría un área mínima de $361.1 \pm 110.2 \text{ m}^2$ en una población de Santiago, siguiendo un método comparable al método de Mínimo Polígono Convexo. Por lo tanto, los valores obtenidos en nuestro estudio (336-409 m^2 ; ver Figura 4), son similares a los ya publicados, sugiriendo que en principio se puede descartar un efecto por estado de infección al utilizar esta aproximación metodológica.

Phyllotis darwini

Para esta especie de micromamífero, los resultados sugieren que el uso de espacio podría verse afectado por el estado de infección dependiendo del año de muestreo considerado, e independiente del sexo del individuo. Como se encontraron diferencias dependientes del año, se sugiere que las variables abióticas darían cuenta del cambio en el área mínima de acción. Esto es consistente con estudios previos que indican que las poblaciones de *P. darwini* fluctúan fuertemente con fenómenos climáticos a gran escala como el evento de El Niño (ENSO), el cual afecta de manera directa la productividad primaria del sistema, aumentando la cantidad del recurso limitante para las poblaciones de este roedor, el alimento (Lima y Jaksic 1999, Lima y col. 1999, 2006). Además, Lima y colegas en un estudio de 2001, el cual abarcó un período de 12 años de muestreo en la Reserva Nacional Las Chinchillas, describe y propone que el comportamiento competitivo y territorial de este roedor se vuelve menos frecuente en años con mayores niveles de precipitación, aumentando así el área normalmente utilizada por cada individuo. Esto último se correspondería con los resultados obtenidos para precipitación en el año 2011, pero no así para el 2012,

dato que para ambos años la cantidad de lluvia acumulada estuvo más cercana del promedio (ver Anexo 1/Tabla 4A: Precipitación anual). Por lo que el factor lluvia, al menos en estos cuatro años de muestreo, no sería un factor que por sí solo de cuenta de los resultados obtenidos, sino que habría un conjunto de variables en juego.

Comparaciones de ámbitos de hogar obtenidos por otros estudios muestran que *P. darwini* utiliza un área mínima de $135.3 \pm 27.5 \text{ m}^2$ en una población de la zona central de Chile (Agüero y Simonetti, 1988) y de 1.154 m^2 en una población en la zona sur de Chile con el método Mazurkiewicz (Muñoz-Pedrerros 1992), ambos métodos comparables con resultados de método de Mínimo Polígono Convexo, por lo que podemos detectar que los valores obtenidos en el presente estudio están dentro del rango de los valores publicados ($341\text{-}964 \text{ m}^2$; ver Figura 5). Se sugiere que la variación interanual de la precipitación afecta fuertemente el uso de espacio de esta especie por sobre otros factores como el estado de infección, que probablemente bajo ciertas condiciones ambientales jugaría un papel importante.

Casos de aumentos y disminuciones en el ámbito de hogar y uso del espacio por estación, disponibilidad de alimento, recursos hídricos e incluso grupo etario han sido descritos para múltiples especies de roedores en diversas partes del mundo (e.g., Bowers MA y col. 1990, Cavia y col. 2005, Schradin y col. 2010, Lovari y col. 2013, Ye y col. 2013, de Almeida y col. 2013), por lo que este comportamiento de modificación espacial es un fenómeno bastante usual entre estos mamíferos. En la mayoría de los casos, esto último puede asociarse a sus hábitos y comportamiento oportunista, es decir, que son capaces de alimentarse de lo que el ambiente les proporcione y utilizar refugios abandonados de otras especies. Con respecto a infecciones se han publicado casos en que roedores con otras enfermedades

disminuyen su ámbito de hogar, como en el caso de la especie *Peromyscus maniculatus* infectada con la cepa de Hantavirus Sin-Nombre (Amman y col. 2013). Por el contrario, otro caso es el reportado por Owen y colegas (2010) en la especie *Akodon montensis* infectada con otra cepa de Hantavirus, donde los roedores reaccionaban aumentando su ámbito de hogar. De este modo, el efecto de los parásitos sobre el uso de espacio de sus hospederos suele ser variado y dependiente no sólo de la especie hospedera en cuestión, sino también del tipo o cepa infectante.

Con respecto a la infección con *T. cruzi*, Schofield (2000) ha sugerido que mamíferos con mayor antigüedad en las Américas (marsupiales, armadillos, roedores octodóntidos, entre otros) han tenido una asociación con este parásito por más tiempo que aquellos introducidos desde el viejo mundo, permitiendo así un tiempo mínimo necesario para generar algún grado de co-evolución que conduciría a una virulencia atenuada. Si seguimos bajo esta misma hipótesis, Spotorno y colegas (2008) utilizando el ADN del Citocromo b, determinaron que la fecha aproximada de aparición del Sub-grupo de *T. cruzi* asociado a *M. spinolai* y pequeños mamíferos se habría originado hace unos 4,4 millones de años, mientras que Opazo (2005) utilizando como referencia el ARN mitocondrial señala que *O. degus* habría aparecido como especie hace unos 2,57 millones de años. Con respecto a *P. darwini* sólo ha sido publicado que como grupo *Phyllotis* se habría separado basalmente de su grupo hermano aproximadamente hace 3,0-5,1 millones de años, pero sus análisis no fueron concluyentes en cuanto a la filogenia dentro del grupo utilizando ADN de Citocromo b de los ejemplares muestreados (Steppan y col. 2007). Comparando los tiempos y edades de cada grupo podríamos suponer que han tenido un largo tiempo de interacción parásito-hospedero, lo que explicaría al menos en parte la baja o

aparentemente nula influencia directa del parásito en los individuos infectados de ambas especies.

Para el caso de *P. darwini* se podría suponer que habrían otros factores que influyen en el cambio de su uso de espacio y que estos de manera indirecta influirían en el efecto producido por *T. cruzi*, gatillando así un aumento en el área mínima de acción, similar al caso de los murciélagos infectados con rabia que ante una situación de estrés pueden desarrollar esta patología (Ronsholt y col. 1998). De esta manera se podría suponer que en el caso del año 2010 el factor más relevante fue el estrés ambiental producido por la falta de precipitación acumulada durante el 2009 y la disminución de la disponibilidad de alimento a consecuencia de esto, lo que habría producido que el efecto del parásito fuera detectable. En cambio para el año 2012 se observa un aumento en la cantidad de *O. degus* capturados (alrededor de 2,5 veces más), junto a una disminución en las capturas de *P. darwini* respecto al año anterior, lo que podría estar sugiriendo que esta última especie fue desplazada por *O. degus* probablemente por competencia por interferencia (e.g., disminución de recursos y/o refugios). Bajo este escenario estresante para *P. darwini* se gatillaría un efecto de la infección con *T. cruzi* sobre el uso de espacio, pero este efecto está sujeto, además a otras variables ambientales y bióticas, por lo que la variación oscila entre años, afectando tanto a individuos infectados como no infectados.

Entre algunas variables que no fueron medidas o cuantificadas en este estudio y que serían importantes de abordar en trabajos posteriores, está por ejemplo la carga parasitaria que presenta cada individuo. Específicamente, sería necesario examinar si existe un nivel umbral en la carga parasitaria que dé cuenta de la modificación del área mínima de acción en los ejemplares infectados. También la medición de

cobertura vegetal de cada año y la posible correlación que esta tiene con el uso de espacio de estas especies, y mediciones utilizando telemetría darían cuenta del ámbito de hogar y permitiría estimar mejor el movimiento de los individuos en el espacio. Además se sugiere evaluar estos resultados de campo bajo condiciones experimentales.

Para finalizar cabe destacar que la información obtenida en este tipo de estudios permite establecer las especies de mamíferos más sensibles a la infección con patógenos de importancia en salud pública y sugerir las potenciales consecuencias epidemiológicas que tendría un aumento del uso de espacio de los hospederos infectados en término de propagación de la enfermedad, y aportar en la elaboración de campañas de prevención.

CONCLUSIONES

Los resultados de este estudio indican que:

- *Octodon degus* no modifica su área mínima de acción cuando está infectado con *T. cruzi*, por lo que se puede apoyar su condición de reservorio asintomático descrito en la literatura.
- *Phyllothis darwini* modificaría su área mínima de acción dependiendo del estado de infección bajo condiciones de estrés o condiciones climáticas adversas, como baja precipitación o cantidad de alimento disponible.
- En ambas especies, el sexo no es un factor determinante en el uso de espacio. Probablemente para *O. degus* debido a su comportamiento gregario y filopátricos, y para *P. darwini* por sus hábitos oportunistas.

REFERENCIAS

- Agüero T y Simonetti JA. 1988. Home range assessment: a comparison of five methods. *Revista Chilena de Historia Natural* 61: 223-229.
- Amman BR, Manangan AP, Flietstra TD, Calisher CH, Carroll DS, Wagoner KD y Mills JN. 2013. Association between movement and Sin Nombre virus (Bunyaviridae: Hantavirus) infection in North American Deermice (*Peromyscus maniculatus*) in Colorado. *Journal of Wildlife Diseases* 49: 132-142.
- Bass CS, Khan S y Weis JS. 2007. Morphological changes to the gills of killifish associated with severe parasite infection. *Journal of Fish Biology* 71: 920-925.
- Botto-Mahan C, Ortiz S, Rozas M, Cattán PE y Solari A. 2005a. DNA evidence of *Trypanosoma cruzi* in the Chilean wild vector *Mepraia spinolai* (Hemiptera: Reduviidae). *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz* 100: 237-239.
- 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, Cattán PE, Canals M y Medel R. 2006. Chagas disease parasite induces behavioural changes in the kissing bug *Mepraia spinolai*. *Acta Tropica* 98: 219-223.
- 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.
- 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.
- Bowers MA, Welch DN y Carr TG. 1990. Home range size adjustments by the eastern chipmunk, *Tamias striatus*, in response to natural and manipulated water availability. *Canadian Journal of Zoology* 68: 2016-2020.
- Burt WH. 1943. Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *Journal of Mammalogy* 24: 346-352.
- Campos R, Botto-Mahan C, Ortiz S, Coronado X y Solari A. 2010. First report of 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.
- Cavia R, Gómez Villafañe IE, Cittadino EA, Bilenca DN, Miño MH y Busch M. 2005. Effects of cereal harvest on abundance and spatial distribution of the rodent

- Akodon azarae* in central Argentina. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 107: 95-99.
- Combes C. 1991. Ethological aspects of parasite transmission. *American Naturalist* 138: 866-880.
- Curtis LA. 1993. Parasite transmission in the intertidal zone: vertical migrations, infective stages, and snail trails. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 173: 197-209.
- Day JF y Edman JD. 1983. Malaria renders mice susceptible to mosquito feeding when gametocytes are most infective. *Journal of Parasitology* 69: 163-170.
- de Almeida AJ, Freitas MMF y Talamoni SA. 2013. Use of space by the neotropical caviomorph rodent *Thrichomys apereoides* (Rodentia: Echimyidae). *Zoologia* 30: 35-42.
- de Jong-Brink M, Hoek RM, Lageweg W y Smit AB. 1997. Schistosome parasites induce physiological changes in their snail hosts by interfering with two regulatory systems, the internal defense system and the neuroendocrine system. *Parasites and Pathogens: Effects on Host Hormones and Behavior*. Chapman and Hall, New York, pp 57-75.
- di Castri F y Hajek ER. 1976. *Bioclimatología de Chile*. Ediciones de la Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile.
- Dobson AP. 1988. The population biology of parasite-induced changes in host behavior. *Quarterly Review of Biology* 63:139-165.
- Easterbrook JD, Kaplan JB, Glass GE, Pletnikov MV y Klein SL. 2007. Elevated testosterone and reduced 5-HIAA concentrations are associated with wounding and hantavirus infection in male Norway rats. *Hormones and Behavior* 52: 474-481.
- Goldberg AM. 2010. The principles of humane experimental technique: is it relevant today? *ALTEX* 27:25-27.
- Gotelli NJ y Moore J. 1992. Altered host behaviour in a cockroach-acanthocephalan association. *Animal Behaviour* 43: 949-959.
- IUCN. 2012. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.2. <www.iucnredlist.org>. Descargada el 27 de marzo de 2013.
- Johnson PTJ, Lunde KB, Ritchie EG y Launer AE. 1999. The effect of trematode infection on amphibian limb development and survivorship. *Science* 284: 802-804.
- Johnson PTJ, Lunde KB, Thurman EM, Ritchie EG, Wray SN, Sutherland DR, Kapfer JM, Frest TJ, Bowerman J y Blaustein AR. 2002. Parasite (*Ribeiroia*

ondatrae) infection linked to amphibian malformation in the western United States. *Ecological Monographs* 72: 151-168.

Larralde C, Morales J, Terrazas I, Govezensky T y Romano MC. 1995. Sex hormone changes induced by the parasite lead to feminization of the male host in murine *Taenia crassiceps* cysticercosis. *Journal of Steroid Biochemistry and Molecular Biology* 52: 575-580.

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

Lima M, Keymer JE y Jaksic FM. 1999. ENSO-driven rainfall variability and delayed density dependence cause rodent outbreaks in western South America: linking demography and population dynamics. *American Naturalist* 153: 476-491.

Lima M, Julliard R, Stenseth NC y Jaksic FM. 2001. Demographic dynamics of a Neotropical small rodent (*Phyllotis darwini*): feedback structure, predation and climatic factors.

Lima M, Previtali A 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.

Lovari S, Sforzi A y Mori E. 2013. Habitat richness affect home range size in a monogamous large rodent. *Behavioural Processes* 99: 42-46.

Medel 2004. Effects of vector behavior and host resistance on mistletoe aggregation. *Ecology* 85: 120-126

Moore J. 1983. Responses of an avian predator and its isopod prey to an acanthocephalan parasite. *Ecology* 64: 1000-1015.

Moore J. 2002. *Parasites and the behavior of animals*. Oxford University Press, Oxford, UK.

Muñoz-Pedrerros A. 1992. Ecología del ensamble de micromamíferos en un agroecosistema forestal de Chile central: una comparación latitudinal. *Revista Chilena de Historia Natural* 65: 417-428.

Muñoz-Pedrerros A y Yáñez JL. 2009. *Mamíferos de Chile*. Segunda edición. Ediciones CEA, Valdivia, Chile.

Opazo J. 2005. A molecular timescale for caviomorph rodents (Mammalia, hystricognathi). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 37: 932-937.

Orlofske SA, Belden LK y Hopkins WA. 2013. Larval wood frog (*Rana* [=Lithobates] *sylvatica*) development and physiology following infection with the trematode parasite, *Echinostoma trivolvis*. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A* 164: 529-536.

Owen RD, Goodin DG, Koch DE, Chu YK y Jonsson CB. 2010. Spatiotemporal variation in *Akodon montensis* (Cricetidae: Sigmodontinae) and hantaviral seroprevalence in a subtropical forest ecosystem. *Journal of Mammalogy* 91: 476-481.

Peig J y Green AJ. 2009. New perspectives for estimating body condition from mass/length data: the scaled mass index as an alternative method. *Oikos* 118: 1883-1891.

Peig J y Green AJ. 2010. The paradigm of body condition: a critical reappraisal of current methods based on mass and length. *Functional Ecology* 24: 1323-1332.

Poulin R. 1999. Phenotypic variability induced by parasites: Extent and evolutionary implications. *Parasitology Today* 15: 28-32

Poulin R. 2001. *Evolutionary ecology of parasites*. Princeton University Press, New Jersey, USA.

Ronsholt L, Sorensen KJ y Brusckke CJM. 1998. Clinically silent rabies infection in (zoo) bats. *Veterinary Record* 142: 519-520.

Rozas M, Botto-Mahan C, Coronado X, Ortiz S, Cattán PE y Solari A. 2007. Coexistence of *Trypanosoma cruzi* genotypes in wild and periodomestic mammals in Chile. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* 77: 647-653.

Russell WMS y Burch R. 1992. *The principles of humane experimental techniques*. Special edition published by Universities Federation for Animal Welfare (UFAW). Methuen & Co. London, UK.

Schofield CJ. 2000. *Trypanosoma cruzi* - the vector-parasite paradox. *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz* 95: 535-544.

Schradin C, Schmohl G, Rödel HG, Schoepf I, Treffler SM, Brener J, Bleeker M, Schubert M, König B y Pillay N. 2010. Female home range size is regulated by resource distribution and intraspecific competition: a long-term field study. *Animal Behaviour* 79: 195-203.

Sessions SK y Ruth SB. 1990. Explanation for naturally occurring supernumerary limbs in amphibians. *Journal of Experimental Zoology* 254: 38-47.

Spotorno A, Córdova L y Solari A. 2008. Differentiation of *Trypanosoma cruzi* I subgroups through characterization of cytochrome b gene sequences. *Infection, Genetics and Evolution* 8: 898-900.

Steppan SJ, Ramirez O, Banbury J, Huchon D, Pacheco V, Walker LI y Spotorno AE. 2007. A molecular reappraisal of the systematics of the leaf-eared mice *Phyllotis* and their relatives. En: Kelt DA, Lessa E, Salazar-Bravo JA y Patton JL (Eds.). The quintessential naturalist: honoring the life and legacy of Oliver P. Pearson. University of California Publications in Zoology 134: 799-826.

Stevenson RD y Woods Jr WA. 2006. Condition indices for conservation: new uses for evolving tools. Integrative and Comparative Biology 46: 1169-1190.

Thomas F, Guégan JF y Renaud F. 2009. Ecology and evolution of parasitism. Oxford University Press, Oxford, UK.

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. Proceedings of the National Academy of Sciences 104: 6442-6447.

Ye B, Shen L, Bao Y y Zhang X. 2013. Effect of age, sex and season on the maximum movement distance of *Niviventer confucianus* in Thousand Island Lake. Acta Ecologica Sinica 33: 3311-3317.

Zunino S, Saiz F y Yates LR. 1992. Uso del espacio, densidad de *Octodon degus* y oferta de recursos en Ocoa, Parque Nacional La Campana, Chile. Revista Chilena de Historia Natural 65: 343-355.

ANEXO 1

Tabla 1A. Área mínima de acción promedio (m²) calculada para las especies *Octodon degus* y *Phyllotis darwini* en cada año de muestreo por su estado de infección. Machos y hembras combinados.

Año	<i>Octodon degus</i>		<i>Phyllotis darwini</i>	
	Infectado	No infectado	Infectado	No infectado
2010	390,3	306,9	799,6	333,1
2011	294,8	366,7	878,1	806,8
2012	392,1	380,6	334,9	419,4
2013	388,1	416,0	651,0	640,3

Tabla 2A. Resultados de los GLMs para área mínima de acción de *Octodon degus*, considerando sexo y estado de infección como factores, y número de capturas/recapturas (C/R) e índice corporal (IC) como covariables. EE: 1 error estándar del valor estimado.

2010					
Efecto	Estimado	EE	χ^2	P	g.l.
Sexo	-13,09	28,10	0,22	0,641	1
Estado infección	-0,56	28,55	0,00	0,984	1
Sexo*Estado infección	6,11	28,50	0,05	0,830	1
C/R	-	-	0,54	0,763	2
IC	20,00	137,24	0,02	0,884	1

2011					
Efecto	Estimado	EE	χ^2	P	g.l.
Sexo	-21,06	25,68	0,67	0,413	1
Estado infección	39,40	25,63	2,31	0,128	1
Sexo*Estado infección	24,37	25,74	0,89	0,345	1
C/R	-	-	14,80	0,002	3
IC	-45,03	57,68	3,54	0,436	1

2013					
Efecto	Estimado	EE	χ^2	P	g.l.
Sexo	-25,79	34,45	0,56	0,455	1
Estado infección	51,97	35,96	2,04	0,153	1
Sexo*Estado infección	-52,78	34,54	2,27	0,131	1
C/R	-	-	12,52	0,005	3
IC	177,26	271,57	0,42	0,515	1

Tabla 3A. Resultados de los GLM para área mínima de acción de *Phyllotis darwini*, considerando sexo y estado de infección como factores, y número de capturas/recapturas (C/R) e índice corporal (IC) como covariables. EE: 1 error estándar del valor estimado.

2011					
Efecto	Estimado	EE	χ^2	P	g.l.
Sexo	65,20	79,15	0,68	0,411	1
Estado infección	-43,08	79,39	0,29	0,587	1
Sexo*Estado infección	-29,01	78,63	0,14	0,712	1
C/R	-	-	10,01	0,040	4
IC	2700,85	1145,20	5,36	0,021	1

2013					
Efecto	Estimado	EE	χ^2	P	g.l.
Sexo	-16,92	56,92	0,77	0,766	1
Estado infección	-4,40	56,98	0,94	0,938	1
Sexo*Estado infección	-65,41	52,30	0,22	0,215	1
C/R	-	-	11,41	0,009	3
IC	630,09	926,20	0,50	0,497	1

Tabla 4A. Temperatura máxima y mínima promedio, y precipitación (Pp) acumulada en los cuatro años de muestreo. Los valores indicados corresponden al año anterior del mes de muestreo (enero). Letras distintas indican diferencias significativas con $\alpha = 0,05$. EE: 1 error estándar del valor estimado. [Datos diarios cortesía de CONAF, Reserva Nacional Las Chinchillas].

Variable	2010	2011	2012	2013
T° máx. promedio (\pm EE)	25,31 \pm 0,26 ^a	24,43 \pm 0,25 ^{ab}	24,00 \pm 0,27 ^b	24,63 \pm 0,25 ^{ab}
T° mín. promedio (\pm EE)	7,69 \pm 0,18 ^a	7,01 \pm 0,18 ^b	6,78 \pm 0,20 ^b	7,80 \pm 0,18 ^a
Pp anual acumulada (mm)	60,2	100,8	174,8	46,0