

EFECTO DE LAS INUNDACIONES ESTACIONALES SOBRE POBLACIONES DE PEQUEÑOS MAMIFEROS EN LOS LLANOS ALTOS OCCIDENTALES DE VENEZUELA

EFFECT OF SEASONAL FLOODING ON SMALL MAMMAL POPULATIONS IN HIGH WESTERN LLANOS OF VENEZUELA

Pascual J. Soriano * y Frank V. Clulow **

* *Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida 5101, VENEZUELA*

** *Biology Department, Laurentian University, Sudbury, Ontario, P3E 2C6, CANADA.*

RESUMEN

En un estudio sobre pequeños mamíferos terrestres empleando trampas de golpe, analizamos la estructura de las poblaciones de roedores en tres unidades fisiográfico-vegetacionales de los llanos altos occidentales de Venezuela: bancos (promontorios arenosos, no inundables), bajos (depresiones de suelos arcillosos, sometidas a inundación estacional) y una selva de galería intervenida. Los resultados muestran la misma composición de especies en los bancos y bajos (*Sigmodon alstoni* y *Zygodontomys brevicauda*); por el contrario, la selva de galería mostró ser más rica en especies (*S. alstoni*, *Z. brevicauda*, *Heteromys anomalus*, *Proechimys guyannensis*, *Marmosa robinsoni*, y *Monodelphis brevicaudata*). La abundancia mensual (capturas /100 trampas-noche) de *Sigmodon alstoni* en bancos y bajos, mostró tendencias opuestas durante el estudio (febrero-julio, 1976). La estructura (peso-edad) reveló un envejecimiento progresivo en ambas subpoblaciones, producido por una baja frecuencia de preñeces. Todo esto sugiere que *S. alstoni*, en el área estudiada, tiene una reproducción preferentemente estacional y, quizás realice movimientos de individuos entre bancos y bajos como respuesta a las inundaciones.

PALABRAS CLAVE: Poblaciones, Roedores, Sabanas, Inundación, *Sigmodon*, *Zygodontomys*.

ABSTRACT

A snap-trap study of terrestrial small mammal populations in three physiographic-vegetational units of the high western plains of Venezuela revealed similar species composition (consisting of *Sigmodon alstoni* and *Zygodontomys brevicauda*) in "bancos" (low wide ridges remaining dry through the year) and "bajos" (shallow swales subject to seasonal flooding) but a different composition, and greater number of species (*S. alstoni*, *Z. brevicauda*, *Heteromys anomalus*, *Proechimys guyannensis*, *Marmosa robinsoni*, and *Monodelphis brevicauda*) in the "selva de galería" (gallery forest subject to annual flooding); changes in relative abundance in each habitat at different times of the year may be attributed to individual movements related to seasonal flooding of the habitat. Weight class data and frequency of pregnancies suggest that *S. alstoni* breeds seasonally in this location.

KEY WORDS: Populations, Rodents, Savannas, Flooding, *Sigmodon*, *Zygodontomys*.

INTRODUCCION

En Venezuela, los llanos altos occidentales ocupan aproximadamente 95.000 km², que abarcan las partes planas de los estados Portuguesa y Cojedes, así como sectores de Barinas y Apure (Silva 1971). Esta región exhibe una marcada heterogeneidad ambiental donde se distinguen cuatro unidades de paisaje: selvas, sabanas secas, sabanas húmedas y esteros (Sarmiento et al., 1971; Silva et al. 1971). Las elevadas precipitaciones durante la estación lluviosa ponen de manifiesto tres unidades topográficas, las cuales son conocidas localmente como: bancos, bajíos y esteros; su comportamiento frente a la inundación fue descrito por Ramia (1967) y Sarmiento (1984). La combinación de los factores edáfico-climáticos, configuran condiciones singulares de hábitat en las dimensiones espacio-tiempo, las cuales nos inducen a esperar que se puedan distinguir dentro de cada unidad, comunidades particulares de pequeños mamíferos. Por otra parte, la inundación estacional de sectores de los llanos impone severas restricciones a la dinámica poblacional de los animales terrestres, las cuales deben reflejarse en respuestas adaptativas específicas.

La información disponible sobre ecología de comunidades y poblaciones de pequeños mamíferos terrestres en sabanas venezolanas solamente abarca los llanos centrales, e incluye algunos aspectos de la biología poblacional y el papel del hábitat sobre la distribución y abundancia de roedores en sabanas naturales (Eisenberg et al. 1979, August 1983, O'Connell 1981, O'Connell 1982, August 1985, Vivas y Calero 1985, Vivas 1986) y, en agrosistemas (Agüero 1979, Cartaya y Aguilera 1984, 1985, Candellet, 1984). Sin embargo, para los llanos occidentales aún se carece de esta información básica. El objetivo del presente trabajo es realizar una primera caracterización de las poblaciones de roedores de pequeños mamíferos terrestres asociadas a tres de los tipos de unidades fisiográfico-vegetacionales más importantes en los llanos occidentales: bancos, ba-

jíos y selvas de galería (Soriano 1977). Igualmente, pretendemos apreciar la magnitud del efecto de las inundaciones recurrentes sobre algunas poblaciones de esas especies.

AREA DE ESTUDIO

Establecimos el área de estudio en la finca "Agropecuaria Las Matas", la cual está ubicada en el Estado Barinas a unos 40 km al SE de la ciudad de Barinas, entre los 8° 25'N y los 70° 3'W. Su altitud media es de 100 m. El clima muestra una isoterma anual, con temperaturas entre 26 y 28°C; la cual contrasta con un régimen de precipitaciones marcadamente estacional, que define una estación seca, entre noviembre-marzo y una estación lluviosa en abril-octubre, donde se concentra el mayor volumen de precipitaciones. Pertenece al sistema de relieve Toreños, descrito por Silva et al. (1971) y en ella están representadas las tres unidades fisiográfico-vegetacionales consideradas.

Los bancos ocupan los lugares más altos y están constituidos por suelos arenosos, permeables al agua. Su vegetación corresponde a una sabana pastizal, dominada por *Hyparrhenia rufa*, la cual cubre más del 90% del área, con presencia de *Axonopus purpusi*, *Paspalum stellatum*, *Setaria geniculata*, *Paspalum aff. plicatullum*, *Dichromena ciliata* y *Psidium aff. salutare*. La transición de la vegetación del banco a la del bajío ocurre de acuerdo al cambio topográfico; donde éste es brusco, simplemente se ponen en contacto los dos tipos, pero donde hay un cambio gradual, se presenta una franja de transición ocupada por "manchas" densas de *Imperata contracta* y macollas de *Andropogon bicornis*.

Los bajíos poseen suelos arcillosos, de escasa permeabilidad, por lo que en la estación lluviosa se inundan con una lámina de agua de varios centímetros de espesor, la cual persiste por tres o cuatro meses. Los bajíos presentan el microrelieve característico de microsuales, con montículos de unos 20 cm de alto; cada uno de ellos

está ocupado por *Andropogon bicornis*, asociado con *Sorghastrum parviflorum*; también se encontró *Paspalum stellatum*, *Setaria sp.*, *Paspalum sp.*, *Melochia sp.* La parte más baja está dominada por *Leersia hexandra* acompañada por *Reimannochloa acuta*, *Ludwigia sp.*, *Nimphaea rudgeana*, *Hydrolea spinosa*, *Echinodorus paniculatus*, *Eleocharis aff. interstincta* y *Cyperus sp.*

Las selvas de galería constituyen una unidad de vegetación que forma franjas continuas de ancho variable a ambos márgenes de los ríos y caños. La selva de galería estudiada, presenta un grado bastante avanzado de intervención antrópica. Su ancho promedio es de 200 m en cada margen del caño Guabina, el cual sólo lleva aguas en la época de lluvias. Esta selva está ubicada en posición topográfica de bajío. Como especies principales podemos citar: *Attalea maracaibensis*, *Roystonea sp.*, *Ceiba pentandra*, *Ficus sp.* y *Pythecellodium saman*.

METODOLOGIA

Se realizó un muestreo mensual en cada unidad de relieve, desde la mitad de la estación seca (febrero) hasta la mitad de la estación lluviosa (julio) de 1976. En cada sitio de muestreo se colocaron entre 100 y 200 trampas de golpe (Victor) de dos a tres noches sucesivas. La separación de las trampas fue de diez pasos y se dispusieron en líneas paralelas conformando una cuadrícula, la cual cubrió entre una y dos hectáreas. Se usó como cebo una mezcla de avena en hojuelas, sardinas, mantequilla de maní y esencia de vainilla. Se evitó usar la misma área de muestreo en dos períodos sucesivos. Las trampas fueron cebadas y activadas cada tarde entre las 16-18 h; al día siguiente, fueron revisadas y desactivadas entre las 07-09 h. Los animales capturados se guardaron en bolsas individuales de polietileno; en cada caso, se anotó la posición de la trampa en la cuadrícula, la fecha y sitio de muestreo. Los animales fueron congelados en una mezcla de hielo y sal común, conservada en

una caja de material termoaislante. En el laboratorio, a cada animal se le asignó un número y se registró la posición de la trampa en la cuadrícula, fecha, identificación taxonómica, sexo, peso, longitud total, de la cola, de la pata trasera y de la oreja, así como las observaciones sobre condición reproductiva, las cuales consistieron, para las hembras, en apreciar la presencia y número de fetos por tuba, cicatrices en las tubas como señal de paridad y condición de las mamas como señal de lactancia. En los machos sólo se apreció si la posición de los testículos era inguinal o escrotal. Para el caso de *Sigmodon alstoni* se definieron cuatro clases de peso-edad, a partir de 20 g (peso mínimo obtenido en el campo) con intervalos de clase de 20 g lo cual permite discriminar claramente la categoría de no reproductores (20-40 g), pues las hembras capturadas grávidas o con señales de paridad (cicatrices en las tubas), sobrepasan los 45,7 g. Resultados no publicados, obtenidos en nuestro laboratorio, nos permiten establecer que los machos se muestran activos sexualmente por encima de los 50 g.

En la denominación de las especies hemos seguido la nomenclatura de Honacki et al. (1982). Todos los cráneos y las pieles en condiciones satisfactorias fueron depositadas en la Colección de Vertebrados de la Universidad de Los Andes, Mérida.

La aplicación del coeficiente de similaridad de Sorensen y el de Raabe (Southwood 1971) nos permitieron establecer, respectivamente, comparaciones entre las unidades consideradas en cuanto a sus composiciones específicas y las relaciones de dominancia de las especies. La hipótesis nula de la independencia entre los éxitos de captura en las diferentes unidades estudiadas, se contrastó efectuando pruebas de chi cuadrado (χ^2).

RESULTADOS Y DISCUSION

En el estudio coleccionamos 515 pequeños mamíferos con un esfuerzo de 6996 trampas-

noche, lo cual representa un éxito global del 7,26 %. En orden de importancia, capturamos cuatro especies de roedores: *Sigmodon alstoni* (Thomas), *Zygodontomys brevicauda* (Thomas), *Proechimys guyanensis* (Geoffroy) y *Heteromys anomalus* (Thomson); dos especies de marsupiales: *Marmosa robinsoni* (Bangs) y *Monodelphis brevicaudata* (Erxleben) y una especie de quiróptero: *Desmodus rotundus* (Geoffroy).

Los resultados de los muestreos en el banco y el bajo (Tabla 1), no acusan diferencias en las especies encontradas ni en sus relaciones de dominancia numérica. Los valores del coeficiente de similaridad de Sorensen ($SQ = 1,00$) y del coeficiente de similaridad de Raabe ($\%S = 98,7$) apoyan esta afirmación. Tales atributos, aunados al hecho de que los resultados de la prueba de χ^2 para la independencia de los éxitos de las trampas entre estos dos sitios, no arroja diferencias significativas ($0,25 < P < 0,1$), nos permite considerarlas como parte de una misma comunidad. Por el contrario, la selva de galería (Tabla 1), es marcadamente diferente al banco-bajo, no sólo en la composición de especies sino en las relaciones de dominancia numérica ($SQ = 0,33$ y $\%S = 14,7$ % respectivamente). Igualmente, los resultados de la prueba de χ^2 para los éxitos de las

trampas entre las comunidades de selva y banco-bajo arroja diferencias significativas ($P < 0,005$).

El análisis anterior, indica que *S. alstoni* y *Z. brevicauda* son especies propias de sabanas; lo cual concuerda con los resultados obtenidos por Eisenberg et al. (1979), August (1983 y 1984) O'Connell (1981) y Vivas (1986) en sabanas de *Trachypogon* de los llanos centrales. Sin embargo, estos autores señalan a *Z. brevicauda* como la especie dominante en esas sabanas. Estimamos que la inversión en la dominancia encontrada en nuestro estudio, puede deberse al hecho particular de la gran cobertura (90 %) que exhibe *Hyparrhenia rufa* (gramínea introducida) en las sabanas estudiadas por nosotros, situación ésta que contrasta con la observada en las sabanas de *Trachypogon* estudiadas por los autores anteriormente citados en los llanos centrales, en las cuales existe un componente arbustivo importante, al igual que una mayor riqueza de especies de gramíneas. Aparentemente *S. alstoni* es capaz de hacer un uso más eficiente del ambiente en las sabanas de *Hyparrhenia*, donde *Z. microtinus* ocupa una posición marginal. El éxito ecológico de *S. alstoni* y *Z. brevicauda* en la sabana puede ser explicado primordialmente en razón de sus hábitos alimentarios herbívoro y omnívoro respecti-

TABLA 1. Número de ejemplares capturados por especie en las tres unidades estudiadas

ESPECIES	SITIOS		
	banco	bajo	selva
<i>Sigmodon alstoni</i>	201	157	8
<i>Zygodontomys brevicauda</i>	21	14	88
<i>Heteromys anomalus</i>			4
<i>Proechimys guyanensis</i>			10
<i>Marmosa robinsoni</i>			9
<i>Monodelphis brevicaudata</i>			2
<i>Desmodus rotundus</i>	1		
TOTAL	223	171	121
Esfuerzo (trampas-noche)	2398	2100	2498
Capturas/100 trampas-noche	9,3	8,1	4,8

vamente (O'Connell 1981). Por otra parte, consideramos que la severa intervención y lo estrecho de la selva de galería estudiada, pudo haber favorecido la entrada de *Z. brevicauda* y *S. alstoni*, de manera que aparecen como las especies más importantes en los muestreos, en virtud de una mayor amplitud trófica y la intromisión de especies de gramíneas de la sabana. En condiciones de no intervención, cabría esperar al menos la presencia de especies de los géneros *Rhipidomys* y *Oryzomys* (O'Connell 1982) y que *Z. brevicauda* y *S. alstoni* aparecieran sólo en los bordes de la selva.

Al analizar la abundancia relativa de las especies (Fig. 1) puede notarse que la población de *S. alstoni* muestra una tendencia descendente durante el período febrero-junio, con un incremento poblacional en julio. En el bajo parece ocurrir el fenómeno inverso, con máximo en mayo. Si omitimos el pico correspondiente a mayo en la población del banco (el cual discutiremos más adelante), podríamos decir que las tendencias de variación poblacional de *S. alstoni* en el banco y al bajo, son consistentemente opuestas.

Las estructuras de peso-edad de *S. alstoni* en el banco y el bajo (Fig. 2), muestran un estrechamiento progresivo de la base de las pirámides en el período enero-mayo, que culmina con una inversión de dicha estructura entre junio-julio. En relación con la población del bajo, la exigua captura de febrero y la inundación del área en julio nos impidieron construir estructuras de peso-edad para dichos muestreos; sin embargo, la tendencia de cambios de la forma de las pirámides se corresponde con la observada en el banco. La magnitud de la primera clase de peso (edad pre-reproductiva) está controlada fundamentalmente por la natalidad, las frecuencias de preñeces en el banco (Fig. 2), sugieren una clara depresión de natalidad durante el período de estudio; inclusive, las frecuencias ligeramente mayores registradas en el bajo, no parecen haber tenido repercusión sobre su estructura peso-edad. Por lo tanto, consideramos que la reduc-

ción de la natalidad es el factor determinante del estrechamiento progresivo de la base de las pirámides en la población banco-bajo. En base a estas consideraciones, el incremento poblacional observado en mayo en el banco, sólo es explicable como un artefacto del muestreo.

Si consideramos en conjunto, las fluctuaciones poblacionales de *S. alstoni* en el banco y el bajo (Fig. 1), con las frecuencias de preñez y la estructura poblacional (Fig. 2); inferimos que la

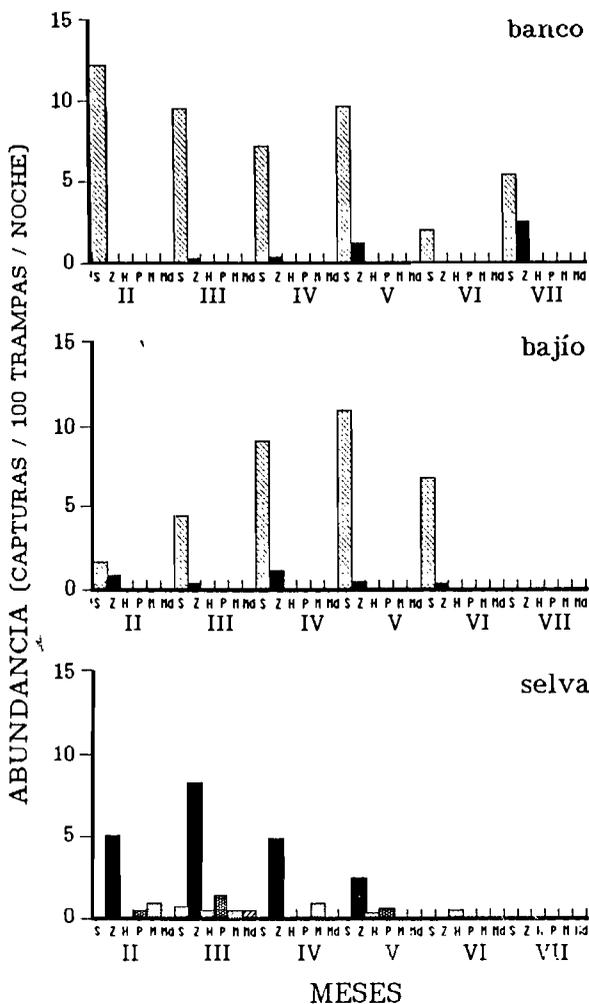


FIGURA 1. Abundancias relativas mensuales (capturas / 100 trampas-noche) de las especies en cada sitio de muestreo. Las letras bajo las barras codifican los nombres de las especies: S = *Sigmodon alstoni*, Z = *Zygodontomys brevicauda*, H = *Heteromys anomalus*, P = *Proechimys guyannensis*, M = *Marmosa robinsoni*, Md = *Monodelphis brevicaudata*. Los números romanos corresponden a los meses del año.

tendencia opuesta del comportamiento poblacional observado para *S. alstoni*, podría deberse al desplazamiento de animales desde el banco hacia el bajío durante el período febrero-mayo, y por analogía, suponemos cambios contrarios en el período junio-julio. A continuación, se resumen las interpretaciones del fenómeno observado:

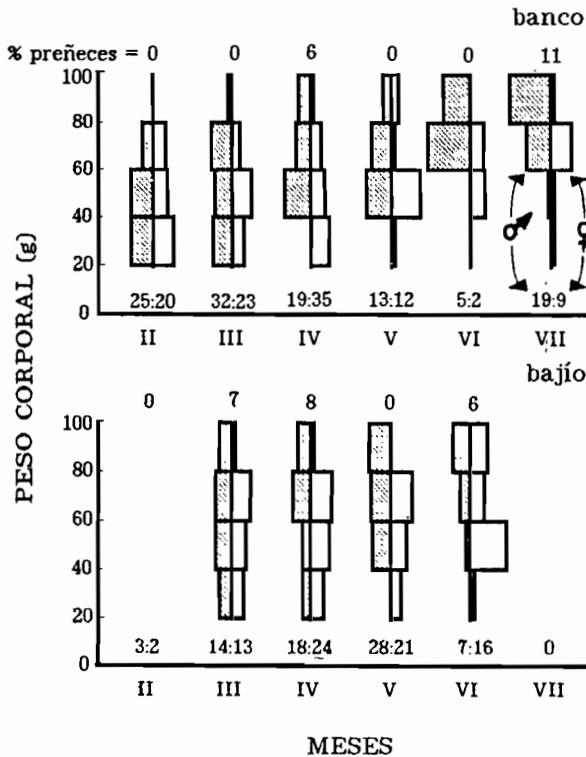


FIGURA 2. Estructuras peso-edad de *Sigmodon alstoni* en el banco y el bajío. Los valores bajo las barras representan, en cada caso, el número total de machos y hembras capturados en el período.

i) En febrero, el grueso de los efectivos de la población banco-bajío se encuentra en el banco, exhibiendo una estructura poblacional relativamente estable, como consecuencia de un período de reproducción que se extendió hasta los inicios de la estación seca. La baja frecuencia de preñeces observada en el período de estudio, nos sugiere que la estación reproductiva ocurre en el intervalo agosto-diciembre, de modo que la población concentra su mayor esfuerzo reproductivo en esa época, es decir, cuando la sabana presenta su mayor productividad (Sarmiento y Vera 1979).

ii) La reducción de los recursos en el banco, a consecuencia del aumento poblacional que produjo el período reproductivo antes mencionado y el progreso de la estación seca, conducen a los animales a la ocupación progresiva del bajío, en el cual se han ido reduciendo sus áreas inundadas, permitiendo así el acceso al alimento.

iii) El avance de la estación lluviosa, mejora gradualmente las condiciones ambientales del banco, al paso que se reinicia la inundación de las zonas más deprimidas del bajío; convirtiéndose así, en un factor de mortalidad y en un inductor de desplazamientos poblacionales desde el bajío hacia el banco.

En conclusión, la población de *S. alstoni* del área estudiada puede estar utilizando una estrategia de uso del hábitat bien ajustada a la estacionalidad de las precipitaciones. Sin embargo, queremos enfatizar que el parámetro de ese ajuste, debe ser la inundación del bajío como consecuencia de las precipitaciones, más que las precipitaciones *per se*; Sheppe (1972) observa estrategias similares en roedores de sabanas de Zambia.

El comportamiento poblacional de *Z. brevicauda* en la selva de galería (Fig. 1), muestra una tendencia similar a la de *S. alstoni* en el bajío, pero con cierto desfase en el tiempo. Por otra parte, se observa que simultáneamente con el inicio del descenso poblacional en la selva (marzo), surge un incremento progresivo en el banco, el cual se hace evidente en julio. En el bajío no es posible definir una tendencia clara de la población. A pesar de que el número de animales capturados en las colectas no permite construir las estructuras de peso-edad, es posible adelantar algunas interpretaciones de las tendencias observadas en espera de ulterior conformación:

En el banco, a medida que el nivel poblacional de *S. alstoni* desciende, ocurre el incremento de *Z. brevicauda*, posiblemente como resultado de su desplazamiento desde la selva (Fig. 1). De manera que *Z. brevicauda* ocupa el banco cuando

la abundancia de *S. alstoni* parece ser menor, y por consiguiente, las eventuales interacciones inter-poblacionales también pueden ser menores. Estimamos que a finales de la estación lluviosa la densidad de *S. alstoni* incrementa nuevamente como producto de su actividad reproductiva, lo cual obligaría a *Z. brevicauda* a replegarse nuevamente a la selva.

AGRADECIMIENTOS

Deseamos agradecer al Dr. Víctor Heredia C. y Don Manuel F. Concha por la generosa hospitalidad y facilidades que nos brindaron en el trabajo de campo. Al Dr. Mario Fariñas por la descripción de la vegetación. A Henry Marquina, Luis Padilla, María S. Yanes de P., Federico Arp, José B. Rodríguez, Enrique García, Víctor Delgado y Pablo García por su colaboración en el trabajo de campo. Al Dr. Osman Rosell por su ayuda en la realización de los cálculos estadísticos. El proyecto fue parcialmente realizado con las subvenciones C-58-76 (CDCHT-ULA) y A-5070 (NSERC) para F.V. Clulow.

LITERATURA CITADA

- Agüero, D. 1979. Análisis reproductivo de una población de *Holochilus brasiliensis* (Rodentia-Cricetidae) en cultivos de arroz del Estado Portuguesa. *Agronomía Tropical* 28 (2): 101-116.
- August, P.V. 1983. The role of habitat complexity and heterogeneity in structuring tropical mammal communities. *Ecology* 64: 1495-1507.
- August, P. V. 1984. Population ecology of small mammals in the Llanos of Venezuela. Special Publication of The Museum, Texas Technical University 22: 71-104.
- Candellet, F. 1984. Estudio del tamaño poblacional y establecimiento de los criterios de edad de roedores plaga de arroz (*Oryza sativa*) en el estado Portuguesa. Tesis de Licenciatura, Univ. Simón Bolívar, Caracas.
- Cartaya, E.J., y M. Aguilera. Area de acción de *Holochilus venezuelae* (Rodentia, Cricetidae) en un cultivo de arroz. *Acta Científica Venezolana* 35:162-163.
- Cartaya, E.J., y M. Aguilera. 1985. Estudio de la comunidad de roedores plaga en un cultivo de arroz. *Acta Científica Venezolana* 36: 250-257
- Eisenberg, J.F., M.A. O'Connell & P.V. August, 1979. Density, productivity and distribution of mammals in two Venezuelan habitats, p. 187-207. In: J.F. Eisenberg (Ed.), *Vertebrate ecology in the northern neotropics*. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Honacki, J.H., K.E. Kinman, y J.W. Koepl, (Eds). 1982. *Mammal species of the world*. Allen Press, Lawrence, Kansas.
- O'Connell, M.A. 1981. Population ecology of small mammals from northern Venezuela. Ph. D. thesis, Texas Tech Univ., Lubbock.
- O'Connell, M.A. 1982. Population biology of North and South American grassland rodents: a comparative review, p. 167-185. In: M.A. Mares, y H.H. Genoways (Eds.). *Mammalian Biology in South America*, Spec. Publ. Ser., Pymatuning Lab. Ecol., Univ. Pittsburgh, Vol. 6.
- Ramía, M., 1967. Tipos de sabanas en los llanos de Venezuela. *Boletín Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 27: 264-288.
- Sarmiento, G., M. Monasterio, y J. Silva. 1971. Reconocimiento ecológico de los llanos occidentales. I. Las unidades ecológicas regionales. *Acta Científica Venezolana* 22: 52-71.
- Sarmiento, G., y M. Vera. 1979. Composición, estructura, biomasa y producción de diferentes sabanas en los llanos de Venezuela. *Boletín Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 136: 5-41.
- Sarmiento, G. 1984. The ecology of neotropical savannas. Harvard Univ. Press, New York.
- Sheppe W. 1972. The annual cycle of small mammals populations on Zambian forest. *Journal Mammalogy* 53: 445-460.
- Silva, J. 1972. Influencia de los procesos pedogenéticos en la diferenciación de comunidades y en el comportamiento de las especies en los llanos occidentales de Venezuela. Trabajo de Ascenso, Univ. de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- Silva, J., M. Monasterio, G. Sarmiento. 1971. Reconocimiento ecológico de los llanos occidentales. II. El norte del Edo. Barinas, *Acta Científica Venezolana* 22: 61-72.

- Soriano, P.J. 1977. Caracterización y variaciones estacionales en una comunidad de pequeños mamíferos de los llanos occidentales de Venezuela. Tesis de Licenciatura, Univ. de Los Andes, Mérida.
- Southwood, T. R. E. 1971. Ecological Methods. Chapman y Hall, London.
- Vivas A.M. y A.C. Calero. 1985. Algunos aspectos de la ecología poblacional de los pequeños mamíferos de la Estación Biológica de Los Llanos. Boletín Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales 143: 79-99.
- Vivas, A.M. 1986. Population Biology of *Sigmodon alstoni* (Rodentia: Cricetidae) in the Venezuelan Llanos. Revista Chilena de Historia Natural 59: 179-192.