

SELECTIVIDAD ALIMENTARIA DE *HOLOCHILUS VENEZUELAE* (CRICETIDAE) EN CULTIVOS DE ARROZ

FOOD SELECTIVITY OF *HOLOCHILUS VENEZUELAE* (CRICETIDAE) IN RICE-FIELDS

Angela M.G. Martino¹ y Marisol Aguilera

*Departamento de Estudios Ambientales. Universidad Simón Bolívar. Apartado Postal 89000,
Caracas 1080A, Venezuela*

RESUMEN

Se investigó la selectividad de la dieta de *Holochilus venezuelae* en campos de arroz de Venezuela. La selectividad fué estimada a través del índice de Vanderploeg y Scavia y con análisis de correlación realizados entre el porcentaje de cobertura (disponibilidad) y el porcentaje de material ingerido. *H. venezuelae* consumió 37% de las especies vegetales registradas en la zona de estudio. Los estimadores utilizados indicaron que *L. scabra* fué la especie preferida por *H. venezuelae*, a pesar de la presencia de otras especies en mayor abundancia. *Oryza sativa*, *Chloris radiata* y otras gramíneas presentaron valores de selectividad cercanos a 0, mientras que las Euphorbiaceas y Ciperáceas evidenciaron los valores de selectividad negativa más altos. Los resultados se discuten en base a la abundancia y disponibilidad de los recursos y a las características y aspectos nutricionales que pueden presentar estas plantas.

Palabras clave: Cricetidos, selectividad, ecología nutricional, *Holochilus*, sistemas agrícolas.

ABSTRACT

Diet selection of *Holochilus venezuelae* was studied through its food habits in rice fields in Venezuela. Selectivity was assessed with the Vanderploeg and Scavia selectivity index and with correlation analysis between availability (%) and food ingested (%). *H. venezuelae* consumed 37% of the plant species present in the study area. Both methods indicated that *L. scabra* was the grass species preferred by *H. venezuelae* regardless of presence and abundance of other species in the crop area. *Oryza sativa*, *Chloris radiata* and other grasses showed selectivity values near 0, while Euphorbiaceae and Cyperaceae showed the lowest negative selectivity values. The results are discussed in relation to abundance and availability of plant resources, and nutritional characteristics of plants.

Key words: Cricetids, selectivity, nutritional ecology, *Holochilus*, agrosystems.

1. Dirección actual: Universidad Nacional Experimental "Francisco de Miranda" (UNEFM), Centro de Investigaciones en Ecología y Zonas Áridas (CIEZA), Apdo. 7506. Coro, Edo. Falcón. Venezuela.

INTRODUCCION

La mayoría de los estudios realizados en mamíferos sobre la utilización del alimento generalmente se limitan a la descripción de los renglones ingeridos y no consideran la disponibilidad de recursos presentes en el habitat (Clark 1980). Este aspecto es importante ya que los individuos deben ser eficientes en la obtención de alimento para optimizar los beneficios tanto energéticos como nutritivos para crecimiento, reproducción y mantenimiento. Una de las primeras aproximaciones con la que se ha tratado de abordar este aspecto es a través de los estudios de selección de alimentos. A pesar de haberse realizado varios trabajos que involucran el desarrollo de modelos que permiten visualizar la selección y optimización de dietas (Emlem 1966, Pulliam 1974, Pyke et al 1977, Belovsky 1984), ellos requieren del conocimiento de aspectos bastante detallados de la dieta. Para solucionar este problema, la forma más fácil y frecuente de estudiar la selección ha sido a través de la utilización de índices de selección y/o preferencia (Jacobs 1974, Chesson 1978, Vanderploeg y Scavia 1979, Lechowicz 1982); éstos han sido particularmente utilizados en estudios de ictiología (Vanderploeg y Scavia 1979), manejo de fauna y cría de ganado (Loehle y Rittenhouse 1982, Fitzgerald et al. 1986).

En roedores, los estudios de selectividad se han realizado con datos obtenidos directamente del campo (Clark 1980, 1982, Truszkowski 1982, Batzli y Pitelka 1983, Williams y Cameron 1986) o experimentalmente, tanto de laboratorio como de campo, en los cuales los animales

son expuestos a una serie de alternativas, cuantificándose su consumo (Thompson 1965, Drozd 1966, Gill 1977, Reichman 1977, Bergeron y Jodoin 1984, 1987), y, tratándose de establecer patrones de utilización del alimento. En roedores suramericanos es muy poco lo que se conoce sobre este aspecto, haciendo la salvedad de los estudios realizados por Murúa et al. (1980), Murúa y González (1981) en *Akodon olivaceus* y *Oryzomys longicaudatus*, Lacher et al. (1982) con *Kerodon rupestris*, así como los realizados con el roedor introducido *Rattus rattus* (Clark 1980, 1982).

Dentro de los roedores vivientes de Sur América, la familia Cricetidae es la que presenta mayor diversidad (Reig 1986). Una de sus especies, *Holochilus venezuelae*, ha acaparado doblemente nuestra atención; por un lado, desde el punto de vista evolutivo, por cuanto en ella se ha detectado un polimorfismo cromosómico que involucra cambios de tipo robertsoniano y presenta cromosomas supernumerarios (Aguilera y Pérez-Zapata 1989, Sanginés y Aguilera in press), y por otro lado, por su carácter de plaga de los arrozales de Venezuela (Aguilera 1985). Considerando que el arrozal, como sistema agrícola, presenta una baja diversidad, proporcionada por la presencia de malezas dentro del cultivo en determinados períodos de desarrollo del mismo, se quiso investigar a partir de datos de la dieta de *H. venezuelae*, obtenidos en estudios previos (Martino y Aguilera 1989), si la variación de la abundancia, a través del tiempo, de las especies vegetales distintas al arroz, influenciaba el comportamiento alimentario de este roedor, del cual se esperaba una estrategia alimentaria de tipo oportunista (Landry 1970).

MATERIALES Y METODOS

La zona de estudio está localizada en las cercanías de la ciudad de Acarigua (Edo. Portuguesa, Venezuela), en donde predominaban extensas zonas de cultivos de arroz. Para este estudio se escogieron tres fases de dicho cultivo: Fase I, de aproximadamente 30 días de edad; Fase II, de aproximadamente 60 días de edad y Fase III de aproximadamente 100 días de edad. En cada una de ellas se efectuaron, no simultáneamente, dos muestreos (a y b), para obtener los ejemplares. Los mismos fueron capturados con trampas de golpe dispuestas en una cuadrícula de 16 x 16 estaciones, cubriendo un área de 5,7 Ha, y dejados 5 días consecutivos en cada muestreo. El contenido estomacal de 202 animales recolectados fué procesado e identificado a través de la técnica de reconocimiento cuticular (Dusi 1949). El número de individuos analizados por muestreo varió entre 12 y 58, de acuerdo al número máximo de animales que pudieron ser capturados en cada uno de ellos.

Simultáneamente a la captura de los animales se realizaron muestreos de vegetación que permitieron estimar la cobertura vegetal existente en el área de estudio. Para ello se utilizó el método de los puntos de intercepción (Mueller-Dumbois y ElleMBERG 1974). Como el cultivo de arroz presentaba dos áreas netamente diferentes: el área cultivada (A) y el muro (B), se efectuaron muestreos diferentes; para el área cultivada se escogieron al azar 20 parcelas de 1m² cada una, mientras que para los muros se establecieron parcelas de 0,25 m²

distanciadas cada 10 m y distribuidas a lo largo de la transecta que formaba el mismo muro, muestreandose tantas parcelas como las que se consideraran necesarias para estabilizar la curva especie/área. Los valores de cobertura así obtenidos fueron considerados como indicativo de la disponibilidad potencial de alimento.

Con los datos del alimento ingerido, identificados por Martino (1985), se calcularon los valores de selectividad a través del índice de selectividad de Vanderploeg y Scavia (1979):

$$E_i^* = [W_i - (1/n)]/[W_i + (1/n)]$$

donde E_i^* es el índice de selectividad definido entre -1 y +1, n es el número de renglones alimenticios y W_i es el coeficiente de selectividad el cual se calcula mediante la siguiente fórmula:

$$W_i = \frac{r}{\sum_i r_i/p_i}$$

donde r_i es la proporción del alimento i en la dieta, y P_i es la proporción del alimento i en el ambiente.

Adicionalmente se realizaron correlaciones entre el porcentaje de las especies en la dieta y el porcentaje de cobertura de las especies del área (Batzli y Pitelka 1983). La hipótesis nula utilizada fué que los animales ingirieron determinado renglón en forma directamente proporcional a su abundancia en el área de estudio; el valor de la pendiente de la recta representaba el índice de preferencia (IP) hacia la planta ingerida.

RESULTADOS

En el área de estudio se registraron 45 especies de plantas (Tabla 1), la mayoría de ellas se ubicaron en la zona de los muros de contención del cultivo, que representó aproximadamente el 3% del área que cubría la cuadrícula de trampeo. Dentro del cultivo propiamente dicho, además del arroz (*Oryza sativa*) se encontraron dos especies de Ciperáceas (*Cyperus iria* y *Fimbristilis miliacea*), cuatro especies de dicotiledóneas (*Ammania auriculata*, *Bacopa* sp., *Sphenochlea zeylanica* y *Rotala ramosior*), dos especies de monocotiledóneas acuáticas (*Limnocharis flava* y *Sagittaria planitiana*) y dos especies de gramíneas (*Echinochloa colonum* y *Leptochloa scabra*); todas ellas, a excepción de *F. miliacea*, no alcanzaron valores de cobertura mayores del 50% (Fig. 1). Sólo el 37% de las especies fueron ingeridas en algún momento por *H. venezuelae*; de éstas el 75% se localizaban en el muro de contención, 16% sólo en el área cultivada y 9% en ambos lugares (Tabla 1).

La mayoría de las especies consumidas por *H. venezuelae* presentaron valores de selectividad negativos (Tabla 2). Sin embargo, los valores de las correlaciones fueron muy variables entre las especies de plantas consideradas. De los resultados obtenidos con los índices de selectividad y las correlaciones se hace notar lo siguiente:

a. Para las Ciperáceas se presentan valores de fuerte selectividad negativa, que se reducen un poco cuando la planta se encuentra en mayor abundancia dentro del cultivo de arroz (Tabla 2, Fig. 1). Así mismo, se encontró una baja correlación ($r = 0,28$) con un valor de $IP = 0,05$.

También se obtuvieron valores de selectividad negativa con *Digitaria horizontalis* y las Euphorbiaceas.

b. *C. radiata*, *Eclipta alba*, *Echinochloa colonum* y *Eriochloa punctata* contaron con valores de selectividad variables y nunca muy altos (Tabla 2).

c. *L. scabra* evidenció siempre valores positivos de selectividad (Tabla 2) y más altos cuando se encontraba con cierta abundancia dentro del cultivo. A su vez, fué la especie que presentó el coeficiente de correlación positivo más elevado y estadísticamente significativo ($r = 0,96$, $p < 0,05$) obteniéndose un $IP = +1,11$, lo cual confirma una selectividad bastante alta hacia esta gramínea.

d. Las correlaciones indicaron que mientras existe una mayor presencia de arroz en el área de cultivo su importancia dentro de la dieta de los animales parece disminuir, obteniéndose un $IP = -0,10$ señalando una selectividad negativa con una correlación estadísticamente no significativa ($r = 0,10$); sin embargo los valores de E_i fueron casi todos positivos y de intervalos bajos a medios.

Finalmente, comparando los valores de selectividad obtenidos entre los diferentes fases del cultivo de arroz, se encontró mucha variabilidad y ningún patrón definido, lo que hace pensar que la edad del cultivo, con el consiguiente desarrollo de las malezas, no influye de una forma sistemática en la selectividad que presenta el animal hacia sus potenciales alimentos.

DISCUSION

Los resultados indican que *H. venezuelae* es una especie que no ingiere

Tabla 1. Especies registradas en el área de estudio indicando si fueron ingeridas por *H.venezuelae* (*) y su ubicación espacial dentro del cultivo: muro (B) y área cultivada (A).

Especies	Ubicación	Especies	Ubicación
Monocotiledóneas		Dicotiledóneas*	
Cyperaceae*		<i>Althemanthera sessilis</i>	B
<i>Cyperus ferax</i>	B	<i>Amaranthus dubius</i>	B
<i>Cyperus iria</i>	A	<i>Ammania auriculata</i>	A
<i>Cyperus rotundus</i>	B	<i>Bacopa</i> sp.	A
<i>Fimbristilis miliacea</i>	B y A	<i>Cucumis melo</i>	B
Graminae		<i>Eclipta alba</i> *	B
<i>Chloris radiata</i> *	B	<i>Heliotropium indicum</i>	B
<i>Cynodon dactylon</i> *	B	<i>Ipomoea asarifolia</i> *	B
<i>Echinochloa colonum</i> *	B y A	<i>Lindernia crustacea</i>	B
<i>Digitaria horizontalis</i> *	B	<i>Lindernia diffusa</i>	B
<i>Eleusine indica</i>	B	<i>Ludwigia erecta</i>	B
<i>Eriochloa punctata</i> *	B	<i>Merremia umbellata</i> *	B
<i>Hymenachne amplexiaculis</i> *	B	<i>Physalis angulata</i>	B
<i>Ischaemum rugosum</i> *	B	<i>Portulaca oleracea</i>	B
<i>Leptochloa scabra</i> *	B y A	<i>Scoparia dulcis</i>	B
<i>Oryza sativa</i> *	B y A	<i>Sphenochlea zeylanica</i>	A
<i>Panicum sonorum</i>	B	<i>Spilanthes uliginosa</i>	B
<i>Paspalum repens</i>	B	<i>Stemodia durantifolia</i>	B
<i>Sorghum halepense</i> *	B	<i>Rotala ramosior</i>	A
Otras		Euphorbiaceae*	
<i>Commelina</i> sp.	B	<i>Caperonia palustris</i>	B
<i>Sagittaria planitiana</i> *	A	<i>Euphorbia dioica</i>	B
<i>Limnocharis flava</i>	A	<i>E.glomerifera</i>	B
		<i>E. hirta</i>	B
		<i>E. hissipifolia</i>	B
		<i>E. heterophylla</i>	B

En los grupos Cyperaceae y Euphorbiaceae no fue posible reconocer que especie específica fué ingerida, por lo tanto se señala a todo el grupo como consumido.

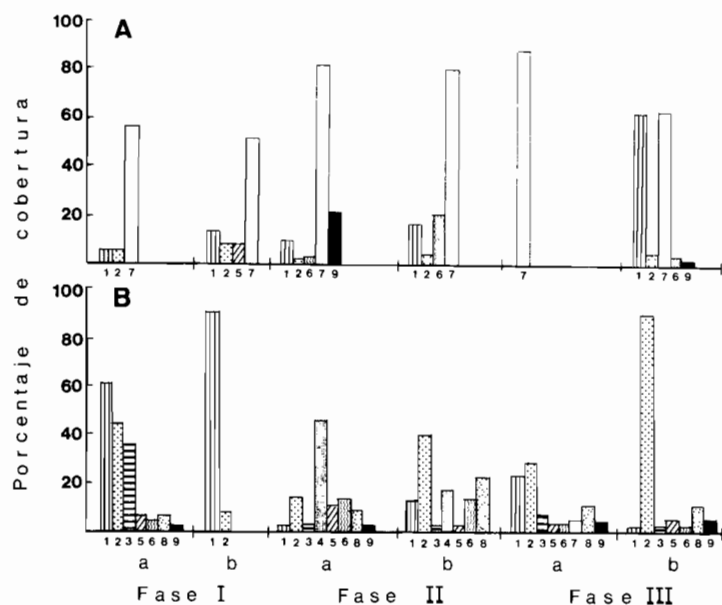
SELECTIVIDAD ALIMENTARIA DE *HOLOCHILUS venezuelae*


FIGURA 1. Porcentaje de cobertura de las diferentes especies o grupos de plantas encontradas en el área de estudio. A: área cultivada; B: muro de contención. Los números representan las diferentes especies o grupos de plantas: (1) Ciperáceas, (2) Dicotiledóneas; Gramíneas: (3) *Chloris radiata*; (4) *Digitaria horizontalis*; (5) *Echinochloa colonum*; (6) *Leptochloa scabra*, (7) *Oryza sativa*; (8) Otras gramíneas; (9) Otras monocotiledóneas.

Tabla 2. Valores de E'_i calculados para las especies ingeridas por *H.venezuelae* en los diferentes cultivos de arroz muestreados.

Especies	Cultivos muestreados					
	Ia	Ib	IIa	IIb	IIIa	IIIb
Ciperaceae	-0,66	-0,95	-0,52	-0,90	-0,71	-0,28
Asteraceae:						
<i>Eclipta alba</i>	0,42	-0,60	-0,88			0,24
Euphorbiaceae	-0,99		-0,69	-0,98		
Graminae:						
<i>Cynodon dactylon</i>					0,46	
<i>Chloris radiata</i>	-0,98		0,47	0,55	-0,53	-0,51
<i>Echinochloa colonum</i>	0,32	-0,75		-0,70	-0,18	-0,48
<i>Eriochloa punctata</i>			0,15	-0,30	-0,80	-0,99
<i>Digitaria horizontalis</i>			-0,92	-0,94		
<i>Ischaemum rugosum</i>	-0,70			0,05	-0,90	
<i>Leptochloa scabra</i>	0,17		0,24	0,48	0,29	0,29
<i>Oryza sativa</i>	0,29	0,56	0,43	-0,11	0,24	0,39
<i>Sorghum halepense</i>					0,20	

indiscriminadamente todas las plantas que encuentra en su ambiente. Esto lo confirma el hecho de encontrar en su dieta sólo el consumo del 37% de las especies presentes. Un comportamiento similar ha sido registrado en *Microtus ochrogaster* y *Sigmodon hispidus* (Flehart y Olsen 1969), quienes restringen su dieta a las 10 especies más importantes de la zona donde habitan y de ellas consumen diferencialmente de un 40 a un 60%.

Así mismo se puede observar que ambos métodos definen las mismas tendencias de selectividad del animal, no obstante, el método de regresión requiere de un buen registro de información para la obtención de puntos con poca variación y así obtener una regresión confiable. Por otro lado, E_i sólo requiere de registros puntuales de ingesta lo cual hace más viable su uso en aquellos casos en los cuales la obtención de mayor información para reducir la variabilidad, sea dificultosa.

Las variaciones observadas en la selectividad que manifiesta *H. venezuelae* sobre los recursos alimentarios podrían ser explicados fundamentalmente bajo tres puntos de vista:

a. Abundancia y disponibilidad de los recursos: Emlen (1966) y Lawlor (1980) señalan que este factor influye en los cambios de selectividad de los organismos. Esto puede ser apreciado en los cambios de selectividad obtenidos en las Ciperáceas y en *L. scabra*; al aumentar un poco su abundancia dentro del área cultivada, también aumenta en forma significativa la ingesta por parte de *H. venezuelae*. Sin embargo, cuando estas especies se encuentran en un porcentaje importante en el muro (Fig. 1) esto no se ve reflejado en la dieta de los animales (Martino y Aguilera 1989). El factor que influiría en

este último fenómeno podría ser la disposición espacial del recurso. En el muro las plantas están concentradas en un área muy pequeña (ver Resultados) así que la disponibilidad potencial de estas plantas se ve drásticamente disminuida. Por otro lado, si las mismas especies se ubican en la zona cultivada, aunque el porcentaje de cobertura sea menor que el del arroz, esas plantas resultan estar más disponibles, por cuanto los animales permanecen más tiempo en el área cultivada que en los muros (Cartaya y Aguilera 1985; obs. personales). Los muros son zonas en las cuales los animales se encuentran más expuestos al ataque de sus depredadores, pues su cobertura no es permanente al ser desmalezados periódicamente, ésta sería una razón más para evitar dicha zona como lugar de alimentación. Thompson (1965) encontró que *Microtus ochrogaster* no ingiere grandes cantidades de trebol blanco, aún cuando en experimentos controlados de selección, éste sea un alimento solicitado; parece ser que esta especie crece en zonas muy expuestas para el animal y él sólo se alimenta de esta planta cuando existe alguna cubierta de protección (ej. la nieve).

b. Estado fisiológico de la planta y su fenología: Puede influir en la variabilidad de las preferencias hacia algunas especies, (ej. *C. radiata*, ver Tabla 2). Una variable ligada a la fenología de las plantas es la edad, muy en particular en las plantas de ciclo de vida muy corto, como lo son las que se encuentran en cultivos de arroz. La edad de la planta (o de sus partes) implica una variación del contenido total de proteína y fibra crudas. Una relación alta de proteína/fibra es indicio de la buena calidad de esa

planta como alimento para un herbívoro y es bien conocido que las hojas y brotes jóvenes tienen una relación proteína/fibra más alta que las hojas y/o tejidos maduros (Van Soest 1978). Este factor puede ser importante en la variabilidad de selección de algunas especies consumidas, muy en especial dentro de las gramíneas.

Por otro lado, se conoce que existen durante el ciclo de vida de las plantas y/o estacionalmente cambios en las concentraciones de nitrógeno y proteínas (Mattson 1980), carbono (Mooney 1972) y compuestos secundarios (Dement y Mooney 1974, McKey 1974) debido a diferentes condiciones ambientales (Del Moral 1972, Mattson 1980). Estos factores determinan un cambio en la palatabilidad de las plantas. El comportamiento alimentario de *Microtus pennsylvanicus* está determinado por el contenido de proteínas y la fenología de las plantas (Bergeron y Jodoin 1987). En cuanto a este aspecto, se ha registrado que *Cynodon dactylon* bajo condiciones de déficit hídrico suele acumular ácido cianogénico (Blohm 1962); *Sorghum halepense* y especies relacionadas presentan altas concentraciones del ácido cianogénico dhurrin en las partes vegetativas (cuando está retoñando) y en las semillas (Blohm 1962; Seigler y Price 1976). Esto indica que deberían tomarse en cuenta los estados fisiológicos y fenológicos de la planta para correlacionarlos con la selectividad del alimento.

c. La palatabilidad del alimento: Se define como la "interpretación" animal del sentido del gusto (Emlen 1977); está relacionada con las características físico-químicas que posee el alimento y que influyen de alguna manera en su mayor o menor consumo. Según Emlen (1977),

la palatabilidad es un mecanismo mediante el cual los animales seleccionan sus alimentos de manera de maximizar el valor neto, por unidad de tiempo, de lo que ingieren. Westoby (1974) apunta en cuanto a esto, que el alimento tiene dos tipos de propiedades: las sensoriales y las nutricionales. En relación a las primeras, éstas son detectables antes de la ingestión del alimento (Chapman y Bleaney 1979) y son las únicas que pueden inducir al organismo a decidirse por su ingestión. Entre ellas podemos citar a la textura y a las características organolépticas del mismo. La textura está principalmente caracterizada por el tipo y cantidad de tricomas y/o espinas que recubren la superficie de las plantas (Levin 1973), mientras que las características organolépticas están relacionadas con el sabor que algunas sustancias puedan conferirles al alimento.

En la dieta de *H. venezuelae* estuvieron ausentes o se encontraron en cantidades bajísimas plantas que poseía tricomas y/o espinas (Martino y Aguilera 1989) como son las Euphorbiaceas y algunas Scrophulariaceas (*Stemodia durantifolia*, *Lindernia crustacea*); así mismo, la cáscara del arroz está recubierta por tricomas grandes y duros, que unidos a la dureza y fibrosidad de la estructura, parecen no hacerla muy palatable a los animales. De hecho, su aparición en la dieta es muy baja.

Las propiedades nutricionales son detectables luego de la ingestión del alimento (Westoby 1974). En muchos casos estas propiedades son modificadas por sustancias que si llegan a ser ingeridas por el organismo, sobrepasando ciertos límites de tolerancia mínima, pueden manifestarse a través de malestar,

detrimento de las condiciones fisiológicas del organismo o la misma muerte (Freeland y Janzen 1974). Una amplia revisión sobre las sustancias tóxicas más frecuentemente encontradas en las plantas lo ofrecen Rosenthal y Janzen (1979). La variedad de compuestos secundarios que se encuentran reportados en esta revisión para plantas dicotiledóneas y Ciperáceas, hace pensar que este aspecto es uno de los que pudo haber influido en la baja selectividad que se observó hacia las plantas pertenecientes a estos grupos presentes en el área de estudio.

Por otro lado, las gramíneas resultan ser el grupo de plantas que poseen menos compuestos secundarios (Culvenor 1970), presentándose en unas pocas especies o manifestándose en condiciones de stress (Blohm 1962, Culvenor 1973, Hegarty 1973, Gibbs 1974). Este grupo fué el más consumido por *H.venezuelae*, sin embargo los valores de selectividad no fueron positivos para todas las especies (Tabla 2). Es posible que la relación proteína/fibra cruda que presentaban estas plantas en un momento dado, pudo haber influido en este aspecto; por ej. *O. sativa*, que es la gramínea predominante debería presentar valores de E'_i muy altos en los cultivos de menor edad, dado que la planta es joven, con respecto a los obtenidos. Posiblemente, como para calcular E'_i se consideró el valor de ingestión de toda la planta y no de sus partes por separado, se hayan obtenido unos resultados que parecen discriminar muy poco lo que sucede. Si se disgregara este valor por partes de la planta ingeridas, posiblemente se observaría un descenso en la selectividad del tallo y un aumento de la selectividad de las semillas a medida que avanza la edad del cultivo,

tal como se encontró en los valores obtenidos de porcentaje de consumo en los análisis de dieta (Martino y Aguilera 1989).

Estudios de la ecología nutricional en otros roedores, como *Microtus pennsylvanicus*, indican que esta especie escoge su alimento tratando de maximizar el contenido de proteínas y minimizar el contenido de compuestos secundarios (Bergeron y Jodoin 1987). Los resultados obtenidos en este estudio nos indican que posiblemente *H.venezuelae* se comporte de manera similar. Experimentos de selectividad del alimento realizados *in vivo* en el laboratorio, junto con presencia y cuantificación de compuestos secundarios en las plantas existentes en los arrozales con determinaciones de toxicidad, contenidos calóricos y de fibras permitirán evaluar mejor este aspecto.

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas (CONICIT) por haber financiado parte de este trabajo y a los evaluadores por sus valiosos comentarios para mejorar el manuscrito.

LITERATURA CITADA

- AGUILERA, M. 1985. Especies plagas, p.147-158. *En*: Aguilera, M. (ed.), El Estudio de los Mamíferos en Venezuela: Evaluación y Perspectivas. ASOVEM, Fondo Editorial Acta Científica Venezolana, Caracas, Venezuela.
- AGUILERA, M y PEREZ-ZAPATA, A. 1989. Cariología de *Holochilus venezuelae* (Rodentia, Cricetidae). Acta Científica Venezolana 40: 198-207.

- BATZLI, G.O. y PITELKA, F.A. 1983. Nutritional ecology of microtine rodents: food habits of lemmings near Barrow, Alaska. *Journal of Mammalogy* 64: 648-655.
- BELOVSKY, G.E. 1984. Herbivore optimal foraging: a comparative test of three models. *American Naturalist* 124: 97-115.
- BERGERON, J.M. y JODOIN, L. 1984. Impact de 12 plantes communes de milieu ouvert sur les variations de poids corporel et de poids d'organes internes du campagnol des champs (*Microtus pennsylvanicus*). *Oecologia (Berlin)* 71: 510-517.
- BERGERON, J.M. y JODOIN, L. 1987. Defining "high quality" food resources of herbivores: the case of meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*). *Oecologia (Berlin)* 71: 510-517.
- BLOHM, H. 1962. Poisonous plants of Venezuela. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- CARTAYA, E. y AGUILERA, M. 1985. Estudio de la comunidad de roedores plaga en un cultivo de arroz. *Acta Científica Venezolana* 36: 250-257.
- CLARK, D.A. 1980. Age and sex-dependent foraging strategies of small mammalian omnivore. *Journal of Animal Ecology* 49: 549-563.
- CLARK, D.A. 1982. Foraging behaviour of a vertebrate omnivore (*Rattus rattus*): meal structure, sampling, and diet breadth. *Ecology* 63: 763-772.
- CULVENOR, C.C.J. 1970. Toxic plants - a reevaluation. *Search* 1: 103-110.
- CULVENOR, C.C.J. 1973. Alkaloids, p. 375-446. *En: Butler G.W. y Bailey R.W. (eds.), Chemistry and Biochemistry of Herbage, Vol I. Academic Press, New York.*
- CHAPMAN, R.F. y BLANEY, W.M. 1979. How animals perceive secondary compounds, p. 161-199. *En: Rosenthal, G.A. y Janzen, D.H. (eds.), Herbivores: Their interactions with secondary plant metabolites, Vol I. Academic Press, USA.*
- CHESSON, J. 1978. Measuring preference in selective predation. *Ecology* 59: 211-215.
- DEL MORAL, R. 1972. On the variability of chlorogenic acid concentration. *Oecologia (Berlin)* 9: 289-300.
- DEMENT, W.A. y MOONEY, H.A. 1974. Seasonal variation in the production of tannins and cyanogenic glycosides in the chaparral shrub, *Heteromeles arbustifolia*. *Oecologia (Berlin)* 15: 65-76.
- DROZDZ, A. 1966. Food habits and food supply of rodents in the beech forest. *Acta Theriologica* 11: 353-384.
- DUSI, J.L. 1949. Methods for the determination of food habits by plant microtechniques and histology and their application to cottontail rabbit food habits. *Journal of Wildlife Management* 13: 295-298.
- EMLÉN, J.M. 1966. The role of the time and energy in food preferences. *American Naturalist* 100: 611-617.
- EMLÉN, J.M. 1977. *Ecology: an evolutionary approach. Second Edition, Addison-Wesley Publishing Company, USA.*
- FITZGERALD, R.D.; HUDSON, R.J. y BAILEY, A.W. 1986. Grazing preferences of cattle in regenerating aspen forest. *Journal of Range Management* 39: 13-18.
- FLEHARTY, R. Y OLSEN, N. 1969. Summer food habits of *Microtus ochrogaster* and *Sigmodon hispidus*. *Journal of Mammalogy* 50: 475-486.
- FREELAND, W.J. y JANZEN, D.H. 1974. Strategies in herbivory by mammals: the role of plant secondary compounds. *American Naturalist* 108: 269-289.
- GIBBS, R.D. 1974. *Chemotaxonomy of flowering plants. McGill-Queen's University Press, Montreal.*
- GILL, A. 1977. Food preferences of the California vole. *Microtus californicus*. *Journal of Mammalogy* 58: 229-233.
- HEGARTY, M.P. y PETERSON, P. J. 1973. Free aminoacids, bound aminoacids, amines and uroids, p. 1-62. *En: Butler G.W. y Bailey R.W. (eds.), Chemistry and Biochemistry of Herbage, Vol I. Academic Press, New York.*
- JACOBS, J. 1974. Quantitative measurement of food selection. *Oecologia (Berlin)* 14: 41-417.
- LACHER, T.E.; WILLIG, M.R. y MARES, M.A. 1982. Food preferences as a function of resource abundance with multiple prey types: an experimental analysis of optimal foraging theory. *American Naturalist* 120: 297-316.
- LANDRY, S.O. 1970. The Rodentia as omnivores. *Quarterly Review Biology* 45: 351-372.
- LAWLOR, L.R. 1980. Overlap, similarity and competition coefficients. *Ecology* 61: 245-251.
- LECHOWICZ, M.J. 1982. The sampling characteristics of electivity indices. *Oecologia (Berlin)*, 52: 22-30.
- LEVIN, D.A. 1973. The role of trichomes in plant defense. *Quarterly Review Biology* 48: 1-15.

- LOEHLE, C. y RITTENHOUSE, L.R. 1982. An analysis of forage preference indices. *Journal of Range Management* 35: 316-319.
- MARTINO, A.M.G. 1985. Estudio de las relaciones tróficas de los roedores presentes en cultivos de arroz. Trabajo Especial de Grado. Universidad Simón Bolívar, Caracas, Venezuela.
- MARTINO, A.M.G. y AGUILERA, M. 1989. Food habits of *Holochilus venezuelae* in rice fields. *Mammalia* 53: 545-561.
- MATTSON, W.J. 1980. Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 119-161.
- MCKEY, D. 1974. Adaptative patterns in alkaloid physiology. *American Naturalist* 108: 305-320.
- MOONEY, H.A. 1972. The carbon balance of plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 3: 315-366.
- MUELLER-DUMBOIS, D. y ELLEMBERG, H. 1974. *Aims and Methods in Vegetation Ecology*. John Wiley & Sons, New York.
- MURUA, R., GONZALEZ, A. y JOFRE, C. 1980. Experimental food preference of two southern Chilean rodents. *Journal of Mammalogy* 61: 138-140.
- MURUA, R. y GONZALEZ, L.A. 1981. Estudio de preferencias y hábitos alimentarios en dos especies de roedores cricétidos. *Medio Ambiente* 51: 115-124.
- PULLIAM, H.R. 1974. Diet optimization with nutrient constraints. *American Naturalist* 108: 59-74.
- PYKE, G.H., PULLIAM, H.R., y CHARNOV, E.L. 1977. Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *Quarterly Review Biology* 52: 137-154.
- REICHMAN, O.J. 1977. Optimization on diets through food preferences in heteromyid rodents. *Ecology* 58: 454-457.
- REIG, O.A. 1986. Diversity patterns and differentiation of high Andean rodents, p. 404-439. *En*: F. Vuilleumier and M. Monasterio (eds.), *High Altitude Tropical Biogeography*. Oxford University Press, London.
- ROSENTHAL, G.A. y JANZEN, D.H. (Eds). 1979. *Herbivores: Their interactions with secondary plant metabolites*. Academic Press, INC. USA.
- SANGINES, N. y AGUILERA, M. (in press). Chromosome polymorphism in *Holochilus venezuelae* (Rodentia: Cricetidae): C-and G-bands. *Genoma*.
- SEIGLER, D.S. y PRICE, P.H. 1976. Secondary compounds in plants: primary functions. *American Naturalist* 110: 101-105.
- THOMPSON, D.Q. 1965. Food preferences of the meadow vole (*Microtus pennsylvanicus*) in relation to habitat affinities. *American Midland Naturalist* 74: 76-86.
- TRUSZKOWSKI, J. 1982. The impact of the common vole on the vegetation of agrosystems. *Acta Theriologica* 27: 305-345.
- VANDERPLOEG, H.A. y SCAVIA, D. 1979. Two electivity indices for feeding with special reference to zooplankton grazing. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 36: 302-365.
- VAN SOEST, P.J. 1978. Dietary fibers: their definition and nutritional properties. *American Journal of Clinical Nutrition* 31: 512-520.
- WESTOBY, M. 1974. An analysis of diet selection by large generalist herbivores. *American Naturalist* 108: 290-304.
- WILLIAMS, L.R. y CAMERON, G.N. 1986. Food habits and dietary preferences of attwaters pocket gopher, *Geomys attwateri*. *Journal of Mammalogy* 67: 489-496.