

Series:
Comunicaciones Técnicas
ISSN 1667-4014

COMUNICACION TECNICA N° 102
AREA RECURSOS NATURALES
FAUNA

COMPOSICION DE LA DIETA DEL
CHINCHILLON (*Lagidium viscacia*,
CHINCHILLIDAE) EN EL NOROESTE DE LA
PATAGONIA

Gladys I. Galende
Dora Grigera
Julieta von Thüngen

(En: Mastozoología Neotropical 5(2)123-128 SAREM – ISSN 0327 9383)

1998

■ **Ediciones**

Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria
Centro Regional Patagonia Norte
Estación Experimental Agropecuaria Bariloche
biblioteca@bariloche.inta.gov.ar



COMPOSICIÓN DE LA DIETA DEL CHINCHILLÓN (*Lagidium viscacia*, CHINCHILLIDAE) EN EL NOROESTE DE LA PATAGONIA

Gladys I. Galende¹, Dora Grigera¹ y Julieta von Thüngen²

¹Centro Regional Universitario Bariloche, Universidad Nacional del Comahue, Unidad Postal Universidad, 8400 Bariloche, Argentina. E-mail: dgrigera@crub.uncoma.edu.ar

²Estación Experimental Agropecuaria Bariloche, INTA, CC N° 277, 8400 Bariloche, Argentina. E-mail: jvthungen@bariloche.inta.gov.ar

RESUMEN: Se estudió la composición estacional de la dieta del chinchillón (*Lagidium viscacia*) en el NO de la Patagonia argentina, mediante el análisis microhistológico de las heces. También se determinaron las preferencias alimentarias estivales en relación a la disponibilidad de alimento en el hábitat. La dieta anual del chinchillón se compone de 22 especies vegetales. Las gramíneas constituyeron casi el 68% de las especies consumidas y predominaron en todas las estaciones. Las especies arbustivas alcanzaron el 19,7%, las hierbas el 11% y musgos, líquenes y especies arbóreas un porcentaje menor al 1%. Las especies más consumidas en promedio anual fueron *Stipa sp.*, *Festuca pallelescens* y *Poa sp.* En el verano existió un marcado consumo de estas dos últimas especies y del arbusto *Schinus patagonicus*. La variación estacional de la dieta no fue significativa y se relaciona a los ciclos fenológicos de la vegetación. Entre la dieta del otoño y del verano se registró la mayor similitud (79,3 %), mientras que la menor similaridad se obtuvo entre el verano y el invierno (59,9%). La amplitud trófica (medida con el índice de Levins estandarizado, que asume valores entre 0 y 1) es baja y varía muy poco a lo largo del año (la mínima es 0,29 en el verano y la máxima 0,35 en primavera). Los resultados obtenidos indican que, en el área estudiada, el chinchillón es un especialista desde el punto de vista trófico, con marcada preferencia por las gramíneas.

ABSTRACT: Feeding habits of chinchillón (*Lagidium viscacia*, Chinchillidae) in Northwestern Patagonia. Seasonal composition of the chinchillón diet in Northwestern Patagonia was studied by microhistological analysis of faeces. Annual diet comprises 22 vegetal species mainly grasses that made up nearly 68% of the consume species and were predominant in all seasons. The remain species in the diet were shrubs (19,7%), forbs (11%) and, in a proportion lesser than 1%, mosses, lichens and trees. The most consumed species were *Stipa sp.*, *Festuca pallelescens* and *Poa sp.* There were preferences in summer to these last two species and to the shrub *Schinus patagonicus*. Diet seasonal variations were not significant and are related to vegetation phenological cycles. The diets of autumn and summer showed the highest similarity (79,3%) whereas the lowest was found between summer and winter (59,9%). Trophic breadth (measured by standarized Levins's index that renders values between 0 en 1) is narrow and shows low seasonal variation (lower trophic breadth is 0,29 in summer and the higher is 0,35 in spring). The results suggest that in the study area the chinchillón is a trophic specialist with a marked preference for grasses.

Palabras clave: dieta, *Lagidium viscacia*, preferencias alimentarias, Patagonia, Chinchillidae.

Key words: diet, *Lagidium viscacia*, feeding preferences, Patagonia, Chinchillidae.

INTRODUCCION

El chinchillón, *Lagidium viscacia* (Molina, 1782) es un roedor de tamaño mediano de aproximadamente 2000 g de peso, que pertenece a la familia Chinchillidae (Redford y Eisenberg, 1992). En Argentina habita exclusivamente ambientes rocosos con escasa cobertura vegetal, ya sea en las altas cumbres de los Andes a más de 3000 m de altura, o en los cañadones y bardas aisladas de la Patagona extrandina (Crespo, 1963). Vive en grupos familiares que utilizan como refugio oquedades naturales entre las rocas. Es un herbívoro de hábitos matinales y crepusculares que se alimenta en áreas proximas a su refugio. Su tasa reproductiva es baja, ya que tienen una o dos crías por año y un período gestacional de unos 140 días (Weir, 1974). Desde el punto de vista de su conservación, esta especie está clasificada como “Vulnerable” según la legislación vigente en Argentina (Ley de Fauna 22.421/81, Decreto 691/81). En otras clasificaciones ha sido categorizada como “Indeterminada”, lo que significa que la especie requiere algún grado de protección pero no se sabe con certeza a cuál categoría asignarla (Ubeda y Grigera, 1995) y más recientemente como “No amenazada” (Reca et al., 1996). A pesar de estar protegida por leyes provinciales, durante este estudio se ha podido comprobar que los pobladores rurales ejercen una fuerte presión de caza sobre el chinchillón para utilizar su carne como fuente de alimentación complementaria.

Los estudios realizados hasta el momento sobre esta especie son escasos y se refieren fundamentalmente a aspectos morfológicos y reproductivos (Crespo, 1972; Weir, 1974; Weir y Rowlands, 1974). El propósito del presente trabajo es aportar información sobre la alimentación de *Lagidium viscacia*, incluyendo aspectos como la composición y variación estacional de la dieta, las preferencias alimentarias y la amplitud trófica.

MATERIALES Y METODOS

El estudio se realizó sobre una población de chinchillones que habita un afloramiento rocoso situado a 1190 m s.n.m. (40°30' S – 71°10' W) en la zona de Reserva del Parque Nacional Nahuel Huapi, Argentina, durante 1992.

La precipitación media anual en el área es de 700 mm. Los meses más lluviosos son junio, julio y agosto, coincidiendo con los máximos de precipitación nívea que se registran durante 20,9 días por año en promedio. El mes más cálido es enero, con una temperatura media de 15°C y el más frío julio, con un promedio de 3,1°C (Muñoz y Garay, 1985). Fitogeográficamente el área está comprendida en la Provincia Patagónica, pero contiene elementos de la Provincia Subantártica como bosquecillos o ejemplares aislados de ciprés (*Austrocedrus chilensis*) y de ñire (*Nothofagus antarctica*) y matas de *Berberis* spp. y *Schinus patagonicus* (laura) a lo largo de los cursos de agua (Soriano, 1956).

Para determinar el tipo y la cantidad de alimento disponible para la población estudiada, se estudió la vegetación del afloramiento habitado por los chinchillones y los alrededores hasta donde extienden sus actividades de alimentación. Se determinaron las especies de plantas presentes y se estimó su cobertura mediante el método de Braun-Blanquet. Este método se aplicó realizando censos en cuadrados de 1 x 1 m para la vegetación herbácea y de 4 x 4 m para la vegetación arbustiva (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974). Estos

cuadrados se colocaron espaciados 10 m entre sí, a lo largo de 18 líneas de transecta dispuestas perimetralmente al afloramiento, desde su base hasta la cima, cada 5 m de altitud. En cada transecta fueron censados de tres a cuatro cuadrados. Este procedimiento sólo pudo ser realizado durante los meses de verano, dado que gran parte del año el suelo estuvo cubierto de nieve. De esta manera se calculó la cobertura relativa de cada especie vegetal en la época estival.

La determinación de la composición botánica de la dieta del chinchillón se realizó mediante el análisis microhistológico de las heces, identificando y cuantificando los tejidos epidérmicos presentes. Las heces, que son depositadas en conjunto, fueron recolectadas durante la última semana de cada estación del año 1992 hasta totalizar 15 grupos. Los grupos se reunieron en una muestra compuesta para cada estación. Las muestras fueron preparadas según la técnica de Sparks y Malechek (1968). Siguiendo a Holechek et al. (1982), para cada estación se observaron 5 preparados obtenidos de la muestra compuesta, lo que asegura una lectura representativa de los restos vegetales presentes, con una probabilidad del 95%. La lectura al microscopio se efectuó a 100x observándose 20 campos microscópicos por preparado. La identificación de los restos vegetales se realizó a nivel de especie siempre que fue posible. Para ello se contó con preparados de referencia de las especies vegetales presentes en el área de estudio sometidas al mismo procedimiento que las heces colectadas. La frecuencia relativa de las distintas especies se obtuvo calculando el cociente entre la frecuencia absoluta de cada especie (o sea el número de veces que se registró en los 100 campos observados) y la sumatoria de las frecuencias de todas las especies observadas (Holeckek et al., 1982).

Las especies identificadas fueron agrupadas según sus características epidérmicas y sus formas de vida en: pastos, arbustos y hierbas.

El grado de significación de la variación estacional de la dieta se evaluó mediante la prueba de Wilcoxon (Sokal y Rohlf, 1979).

La similitud entre la dieta de las distintas estaciones se estimó con el índice de Kulczynski (S), que expresa la proporción de ítems comunes consumidos en ambas estaciones comparadas (en Holeckek, 1983):

$$S = (2 W/a+b) 100 \quad \text{donde}$$

W = % de frecuencia de las especies comunes a las muestras a y b

a = % de frecuencia de las especies de la muestra a

b = % de frecuencia de las especies de la muestra b

La amplitud trófica se determinó por medio del índice de Levins (B), que varía entre 1 y n (Feisinger et al., 1981):

$$B = 1/ S (p_i)^2 \quad \text{donde}$$

p_i = proporción con que la especie usa el recurso i .

Para poder efectuar comparaciones entre distintas poblaciones, también se calculó el índice de Levins estandarizado por Colwell y Futuyama (1971):

$B_{st} = (B - 1) / (n - 1)$ donde n es el número total de recursos disponibles. B_{st} asume valores entre 0 y 1.

Para determinar si existe una selección de los recursos alimentarios por parte del herbívoro estudiado, se utilizó el Índice de Similaridad Proporcional de Czekanowski, PS (Feisinger et al., 1981):

$$PS = 1 - 0,5 \sum | p_i - q_i | \quad \text{donde}$$

p_i = proporción con que la especie usa el recurso i (se consideró frecuencia relativa de la especie i en la dieta)

q_i = proporción en que el recurso i se encuentra disponible (se consideró la cobertura relativa de cada especie vegetal en el sitio de estudio como medida de la disponibilidad)

PS varía entre 0 (en el caso en que una población se especializa en el consumo de un único tipo de alimento) y 1 (cuando la población consume los recursos en igual proporción a su disponibilidad).

Con el fin de detectar preferencias alimentarias por alguna especie o por alguno de los grupos según las formas de vida (pastos, arbustos y hierbas), se calculó el Índice de Selectividad de Ivlev, E_i (Krebs, 1989):

$$E_i = r_i - n_i / r_i + n_i \quad \text{donde}$$

$r_i = p_i$ del Índice de Czekanowski y $n_i = q_i$ de este mismo Índice.

Para aplicar E_i se consideró r_i = proporción de la especie y del grupo en la dieta; n_i = cobertura relativa de la especie y del grupo. E_i varía entre -1 y +1; los valores entre 0 y +1 indican preferencia y los valores entre 0 y -1 indican rechazo.

Dado que la proporción de recursos disponibles sólo se obtuvo para el verano, estos dos últimos índices se aplicaron solamente en relación a la dieta estival del chinchillón.

RESULTADOS

Las unidades de vegetación censadas totalizaron 288 m², registrándose 35 especies vegetales, de las cuales las siguientes 12 no fueron encontradas en las heces analizadas: *Acaena pinnatifida*, *Anarthrophyllum rigidum*, *Anemone multifida*, *Arjona tuberosa*, *Austrocedrus chilensis*, *Discaria chacaya*, *Ephedra frustillata*, *Loasa bergii*, *Mutisia decurrens*, *Leuceria achillaefolia*, *Maihuenia patagonica*, *Ribes magellanicus* y *Sisyrinchium arenarium*.

El 67,4% de la dieta del chinchillón está constituida por pastos pertenecientes a la familia de las Gramíneas. En segundo término se ubican las especies arbustivas y en tercer lugar las hierbas. Las especies más consumidas a lo largo del año fueron *Stipa* sp., *Festuca pallescens* y *Poa* sp. (Tabla 1). Las especies arbóreas, musgos y líquenes representan menos del 1% de la dieta. En todas las estaciones se registró la presencia de líquenes, aunque no fueron cuantificados, ya que la técnica de procesamiento no permite

una clara identificación de los fragmentos microscópicos de este tipo de vegetales. Durante el otoño se produjo el consumo más alto de arbustos y de la única especie arbórea encontrada en las heces, el maitén *Maytenus* sp. El consumo de hierbas fue mayor en el invierno, principalmente los frutos de *Rumex acetosella*. El neneo, *Mulinum spinosum*, adquiere importancia en el verano por el consumo de sus flores y frutos.

No obstante las variaciones mencionadas en la composición de la dieta, las diferencias estacionales no fueron estadísticamente significativas ($p < 0,001$). Esto fue corroborado por los valores del índice de Kulczynski, que indican un considerable porcentaje de similitud entre las estaciones: 67,4% entre otoño e invierno; 74,7% entre otoño y primavera; 79,3% entre otoño y verano; 74,8% entre invierno y primavera; 59,9% entre invierno y verano y 64% entre primavera y verano.

La amplitud trófica es baja y no muestra grandes fluctuaciones a lo largo del año. Cuando se la calcula con el índice de Levins sin estandarizar, parece ser algo mayor en el otoño (Tabla 1).

El índice de Czekanowski, $PS = 0,46$ (calculado para el verano), indica restricción en el uso de los recursos tróficos disponibles.

También el índice de Ivlev denotó selectividad. El grupo más seleccionado fue el de los pastos, con un valor de $E_i = 0,603$ (Tabla 2). Dentro de este grupo, las preferencias son marcadas hacia *Festuca pallenscens* ($E_i = 0,875$), *Poa* sp. ($E_i = 0,762$) y *Schinus patagonicus* ($E_i = 0,842$).

DISCUSION

Aunque no son significativas, las variaciones estacionales de la dieta del chinchillón están relacionadas a los ciclos fenológicos de la vegetación. Los pastos, que predominaron en la dieta durante todo el año, alcanzaron su pico máximo en primavera cuando se produce la brotación de las principales forrajeras. Los arbustos del género *Berberis* comienzan el crecimiento en octubre, ofreciendo un aporte nutricional nuevo (Somlo, 1985). Puede ser por esta razón que están bien representados en esta estación. La importancia de *Mulinum spinosum* en el verano contrasta con su disminución progresiva en la dieta a partir del otoño, coincidiendo con la desaparición de sus flores y frutos. La disponibilidad de frutos de otras especies de arbustos determina el mayor aporte de este grupo a la dieta de otoño.

Los valores de amplitud trófica obtenidos en este trabajo para *Lagidium viscacia* son similares a los calculados por Galende y Grigera (1998) en una investigación sobre las relaciones alimentarias de esta especie con otros herbívoros, realizada en el mismo sitio de estudio durante 1994. Si los resultados de estos autores se estandarizan (puesto que calcularon B, pero no B_{sta}), la similitud es aún mayor y es posible apreciar que a lo largo de ambos períodos de estudio B_{sta} varía entre 0,22 y 0,45, con una media de 0,25 para los dos años. Si se tiene en cuenta que el rango de B_{sta} va desde 0 hasta 1, es evidente que la amplitud trófica es baja durante todo el ciclo anual. Estos resultados, sumados a la marcada preferencia del chinchillón por las gramíneas y a la selectividad alimentaria

exhibida en el período estival, permiten inferir que esta especie tiene un nicho trófico estrecho por su tendencia a la especialización en el consumo de un tipo de alimento.

Tabla 1: Dieta del chinchillón patagónico (*Lagidium viscacia*) en el Parque Nacional Nahuel Huapi, Argentina. Se indica la proporción estacional y media anual de los ítems consumidos por especies y por formas de vida. B = índice de Levins (Feinsinger et al., 1981); B_{st} = B estandarizado (Colwell y Futuyma, 1971), ver explicación en el texto.

Diet of the Patagonic "chinchillón" in Nahuel Huapi National Park, Argentina. The seasonal and annual average consumed are indicated for the different life forms and for each species. B = Levins index (Feinsinger et al,m 1981); B_{st} = standarized B (Colwell y Futuyma, 1971), see explanation in text.

| ESPECIES | OTOÑO | INVIERNO | PRIMAVERA | VERANO | MEDIA |
|------------------------------|-------|----------|-----------|--------|-------|
| PASTOS | 63.6 | 70.0 | 71.6 | 64.5 | 67.4 |
| <i>Bromus setifolius</i> | 1.3 | | 2.5 | 0.8 | 1.2 |
| <i>Elymus sp.</i> | 0.7 | | | 0.1 | 0.2 |
| <i>Festuca pallescens</i> | 16.3 | 18.7 | 25.8 | 18 | 19.7 |
| <i>Hordeum sp.</i> | | 1.3 | 4.1 | 0.1 | 1.4 |
| <i>Poa sp.</i> | 22.0 | 13.5 | 14.6 | 25.5 | 18.9 |
| <i>Stipa sp.</i> | 23.3 | 36.5 | 24.6 | 20 | 26.1 |
| ARBUSTOS | 26.6 | 10.3 | 20.7 | 20.8 | 19.6 |
| <i>Adesmia sp.</i> | 2.3 | 0.4 | 2.5 | | 1.3 |
| <i>Balbisia gracilis</i> | 0.3 | | | | 0.1 |
| <i>Berberis heterophylla</i> | 4.3 | 5.0 | 5.4 | 1 | 3.9 |
| <i>Eryngium paniculatum</i> | 0.7 | | | 0.3 | 0.2 |
| <i>Mulinum spinosum</i> | .0 | 1.3 | 0.4 | 15 | 5.7 |
| <i>Nassauvia sp.</i> | 0.7 | | 0.8 | 0.5 | 0.5 |
| <i>Schinus patagonicus</i> | 6.0 | 0.9 | 1.2 | 2 | 2.5 |
| <i>Senecio sp.</i> | 3.0 | 0.9 | 2.5 | 2 | 2.1 |
| <i>Verbena sp.</i> | 3.3 | 1.8 | 7.9 | | 3.3 |
| HIERBAS | 8.0 | 18.6 | 6.2 | 12 | 11.2 |
| <i>Cerastium arvense</i> | 6.0 | 1.8 | 5.4 | 6 | 4.8 |
| <i>Luzula chilensis</i> | 1.0 | | | 0.6 | 0.4 |
| <i>Perezia recurvata</i> | | | | 0.5 | 0.1 |
| <i>Rumex acetosella</i> | 0.3 | 16.8 | 0.4 | 2.2 | 4.9 |
| <i>Verbascum thapsus</i> | | | 0.4 | | 0.1 |
| <i>Viola sp.</i> | 0.7 | | | 2.7 | 0.8 |
| OTROS | | | | | 0.6 |
| <i>Maytenus sp.</i> | 1.3 | | | | 0.3 |
| No identificadas | | 1.0 | 0.1 | 0.1 | 0.3 |
| AMPLITUD TROFICA | | | | | |
| B | 6.8 | 4.5 | 5.9 | 5.7 | 5.7 |
| B _{st} | 0.32 | 0.32 | 0.35 | 0.29 | 0.24 |

Tabla 2: Preferencias tróficas estivales de *Lagidium viscacia*. Se indica proporción del ítem en la dieta y su % de cobertura en el hábitat. Selectividad según el índice de Ivlev: entre 0 y 1 indica preferencia; entre 0 y -1 indica rechazo del ítem.

Summer trophic preferences of Lagidium viscacia. The Table shows the amount of each item in the diet and cover percentage within the habitat. Selectivity according to Ivlev's index: between 0 and 1: preference; between 0 and -1: rejection.

| Items | % Dieta | % Cobertura | Selectividad |
|----------|---------|-------------|--------------|
| Pastos | 67.4 | 17.9 | 0.603 |
| Arbustos | 19.6 | 64 | -0.505 |
| Hierbas | 11.2 | 22.1 | -0.296 |
| Otros | 0.6 | 2 | -0.513 |

Galende y Grigera (1998), demostraron que el chinchillón tiene un alto solapamiento dietario con a liebre europea (*Lepus europaeus*) y con el ganado vacuno (*Bos taurus*) en las áreas de coexistencia con estas especies, alcanzando el 70% de superposición trófica con el ganado vacuno en la estación invernal.

Desde el punto de vista de la conservación de la especie, es importante señalar que su especialización trófica, la caza (aunque moderada) de que es objeto y la superposición espacial en gran parte de su área de distribución con las especies exóticas antes citadas, sumadas a su biología reproductiva y a su forma de vida sedentaria, confieren al chinchillón una condición de vulnerabilidad que ameritaría una nueva evaluación de su estado de conservación y que debe tenerse en cuenta en toda implementación de actividades que puedan afectar a sus poblaciones.

AGRADECIMIENTOS

A Cecilia Ezcurra por la determinación taxonómica de las plantas registradas en los censos de vegetación y a los revisores del manuscrito original por sus valiosos comentarios y sugerencias.

LITERATURA CITADA

- COLWELL, R.K. y D.J. FUTUYMA. 1971. On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology*, 52:567-576.
- CRESPO, J. 1963. Dispersión del Chinchillón *Lagidium viscacia* (Molina) en el Noroeste de la Patagonia y descripción de una nueva especie (Mammalia; Rodentia). *Neotropica*, 9: 61-63.
- FEINSINGER, O.; E. SPEARS y R. POOLE. 1981. A simple measure of niche breadth. *Ecology*, 62(1):27-32.

- GALENDE, G.I. y D. GRIGERA. 1998. Relaciones alimentarias de *Lagidium viscacia* con herbívoros introducidos en el Parque Nacional Nahuel Huapi, Argentina. *Iheringia, Série Zoología*, (83):3-10.
- HOLECHEK, J.; M. VAVRA y R. PIEPER. 1982. Methods for determining the botanical composition, similarity and overlap of range herbivore diets. Pp. 425-469. *En: Developing strategies for rangeland management*. National Research Council/ National Academy of Sciences.
- KREBS, C. 1989. *Ecological Methodology*. Harper & Row, New York. 654 pp.
- MUELLER-DUMBOIS, D. y H. ELLEMBERG. 1974. *Aims and Methods of Vegetation Ecology*. J. Willey & Sons, New York, 547 pp.
- MUÑOZ, E. y A. GARAY. 1985. Régimen de precipitaciones de la provincia de Río Negro. INTA, Bariloche. 21 pp.
- RECA, A.; C. ÚBEDA y D. GRIGERA (Coords). 1996. Prioridades de conservación de los mamíferos de Argentina. *Mastozoología Neotropical*, 3(1):87-117.
- REDFORD, K. y J. EISENBERG. 1991. *Mammals of the Neotropics: The Southern Cone*. Vol. II. University of Chicago Press, Chicago. 430 pp.
- SOKAL, R. y F. RHOLF. 1979. *Biometría. Principios y métodos estadísticos en la investigación biológica*. Ed. Blume, Madrid. 832 pp.
- SOMLO, R.; C. DURANOÑA y R. ORTIZ. 1985. Valor nutritivo de especies forrajeras patagónicas. *Revista Argentina de Producción Animal*, 5(9-10):589-605.
- SORIANO, A. 1956. Los distritos florísticos de la provincia Patagónica. *Revista de Investigaciones Agrícolas*, X(4):323-335.
- SPARKS, D. y J. MALECHEK. 1969. Estimating percentage dry weight in diets using a microscopic technique. *Journal of Range Management*, 21:264-265.
- ÚBEDA, C. y D. GRIGERA (eds). 1995. *Recalificación del Estado de Conservación de la Fauna Silvestre Argentina. Región Patagónica*. Secretaría de Recursos Naturales y Ambiente Humano–Consejo Asesor Regional Patagónico de la Fauna Silvestre. Buenos Aires. 94 pp.
- WEIR, B. y I. ROWLANDS. 1974. *Functional Anatomy of the Hystricomorpha Rodents (Rowlands I. And B. Weir, eds.)*. Symposia of the Zoological Society of London. N° 34. Academic Press, London.
- WEIR, B. 1974. Some notes on reproduction in the Patagonia mountain viscachas *Lagidium boxi* (Mammalia; Rodentia). *Journal of Zoology London*, 164:463-467.