

Bioenergética de *Myotis chiloensis* (Chiroptera: Vespertilionidae)

Bioenergetics of *Myotis chiloensis* (Chiroptera: Vespertilionidae)

FRANCISCO BOZINOVIC¹, LUIS C. CONTRERAS²,
MARIO ROSENMANN¹ y JUAN C. TORRES-MURA²

¹Departamento de Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Casilla 653, Santiago, Chile.

²Departamento de Biología y Química, Facultad de Ciencias, Universidad de Talca, Casilla 747, Talca, Chile.

RESUMEN

Se examinó la bioenergética de *Myotis chiloensis* en verano. Los resultados experimentales señalan claramente que, a diferencia de otras especies del mismo género, este murciélago presenta un ritmo unimodal de actividad, representado por un corto período eutérmico (2-3 h) seguido de un largo intervalo (21-22 h) de sopor diario o hipotermia natural.

El análisis teórico del balance energético indica que este patrón de actividad parece ser un medio de lograr un balance positivo que le permita vivir, crecer y reproducirse.

Palabras claves: Chiroptera, *Myotis chiloensis*, hipotermia, balance energético.

ABSTRACT

Analysis of the bioenergetic characteristics of *Myotis chiloensis* in summer, clearly shows that this species has a single and short euthermic period (2-3 h) followed by a long period of daily torpor or natural hypothermia. Apparently this pattern is not shared by other congeneric species.

The daily energy expenditure estimated by time budget and food consumption indicates that the alternated occurrence of euthermic and torpor periods permits this species to have a positive energy budget, allowing it to live, to grow and to reproduce.

Key words: Chiroptera, *Myotis chiloensis*, hypothermia, energy budget.

INTRODUCCION

La perpetuación de los animales en el tiempo requiere, en promedio, de un balance de energía positivo. El lograr este balance se hace particularmente difícil en mamíferos de pequeño tamaño, debido a que el gasto de energía (gasto relativo al tamaño) está relacionado en forma exponencial negativa, de acuerdo a la relación $M/W = 3,42 W^{-0,25}$ (Kleiber 1961), donde M es el gasto de energía en ml O₂/g · h y W es el peso corporal en g. A pesar de que W es el principal factor que determina el gasto de energía, existe una variación residual que se puede atribuir a otros factores como son, entre otros, los hábitos alimentarios, clima, modos de vida y filogenia.

Uno de los grupos de mamíferos en que más claramente se ha demostrado la influencia de los hábitos alimentarios en el gasto de energía lo constituyen los quirópteros (McNab 1969). Los quirópteros insectívoros, independientemente de su tamaño, tienen tasas metabólicas basales comparativamente bajas y una propensión a entrar en sopor diario; sin embargo, los quirópteros frugívoros o nectarívoros tienen tasas metabólicas altas con una menor tendencia a entrar en sopor y los que tienen dietas carnívoras, hematófagas o mixtas tienen a su vez tasas metabólicas intermedias (McNab 1983).

A pesar de la interesante penetración diferencial que presentan las distintas familias y especies de quirópteros hacia el extremo sur del continente (McNab 1982,

Contreras 1982), no hay observaciones energéticas en especies de la subregión patagónica (Koopman 1982) ubicada al sur del desierto de Atacama y los bosques tropicales.

Entre las 9 o más (posiblemente 11) especies de quirópteros que se encuentran en Chile (Mann 1978, Tamayo & Frassinetti 1980), *Myotis chiloensis* (Waterhouse 1838) (Vespertilionidae) es, junto a *Amor-phochilus schnablii* (Furipteridae), el mamífero insectívoro más pequeño que habita Chile (≤ 8 g). *M. chiloensis* se encuentra desde la provincia de Elqui, Coquimbo (IV Región) (aproximadamente 30°S) hasta la isla Navarino e isla Wollaston (XII Región) (aproximadamente 55°S).

Se ha mencionado que este murciélago se caracteriza por poseer estados de "letargo" (Mann 1978). Sin embargo, fuera de algunas observaciones casuales, no hay evidencias que demuestren o expliquen esta conducta. Estos estados podrían aparecer como una respuesta al enorme gasto de energía de los mamíferos pequeños sobre todo en aquellos que, como *M. chiloensis*, se acercan al límite teórico inferior de tamaño corporal energéticamente posible (2,5 a 3 g) (Pearson 1948). En el presente trabajo pretendemos llenar este vacío estudiando experimentalmente las características energéticas de *Myotis chiloensis* para luego analizar sobre esa base el grado de dependencia de esta especie a estados de sopor, que *a priori* pudieran ser considerados como facultativos.

MATERIALES Y METODOS

Seis machos y 19 hembras de *M. chiloensis* se capturaron a mano durante el día o utilizando redes de niebla en la noche, en una mina abandonada en la comuna de Pudahuel (33°28'S y 70°54'W, aproximadamente 500 m.s.n.m).

Los animales se capturaron entre noviembre y abril y se mantuvieron en el laboratorio en cajas de cartón de 21 x 15 x 20 cm, suministrándoles agua *ad. lib.* Se alimentaron diariamente con aproximadamente 1,5 ml de leche, utilizando una pipeta y un bulbo de goma. Los animales se estudiaron antes de cumplir 4 días en cautiverio para evitar aclimatación. Los individuos que murieron fueron depositados en el Museo Nacional de Historia Natural de Santiago, Chile.

Los parámetros energéticos individuales (N=11) y de otros animales agrupados (N=14) se estimaron a través de mediciones de consumo de oxígeno (M) en una cámara metabólica de acero y a distintas temperaturas ambientes (T_a) en un respirómetro de circuito cerrado, basado en el modelo propuesto por Morrison (1951). La temperatura ambiente fue controlada sumergiendo la cámara metabólica en un baño termostático. Cada experimento se condujo durante un tiempo mínimo de 2 h y un tiempo máximo de 48 h. El peso (W) $\pm 0,01$ g y la temperatura corporal (T_b) $\pm 0,1^\circ\text{C}$ fueron registrados antes y después de cada medición de M. La T_b colónica fue medida con termocuplas Cu-Constantan de 0,5 mm de diámetro y un registrador digital Bailey.

Los valores de M en eutermia se obtuvieron del promedio de los dos períodos mínimos de cada experimento. La tasa metabólica basal (BMR) se estimó del promedio de los valores de M cuando demostraron ser independientes de T_a . La conductancia térmica (C) se calculó utilizando la pendiente de la regresión de los valores de M a distintas T_a , y a partir de curvas de enfriamiento según el método propuesto por Morrison & Tietz (1957). Las ecuaciones de Kleiber (1961) y de Morrison & Ryser (1952) $C = 1,00 W^{-0,50}$ se tomaron como referencia estándar para mamíferos.

RESULTADOS

El consumo de oxígeno medido individualmente en 11 animales adultos con peso promedio de $5,78 \pm 0,90$ g ($\bar{x} \pm \text{DE}$) muestra dos tipos de respuestas energéticas en función de T_a . El primer tipo de respuesta muestra niveles metabólicos eutérmicos, con BMR promedio = $1,76 \pm 0,28$ ml $\text{O}_2/\text{g} \cdot \text{h}$ ($\bar{x} \pm \text{DE}$) (Fig. 1), que corresponde a 0,80 del valor esperado según la relación de Kleiber. En este caso, T_b es independiente de T_a , siendo en promedio $36,6 \pm 2,2^\circ\text{C}$ ($\bar{x} \pm \text{DE}$) (Fig. 2).

La conductancia térmica, estimada por la pendiente de la regresión de M vs T_a es de $0,409$ ml $\text{O}_2/\text{g} \cdot \text{h}^\circ\text{C}$. La ecuación que representa la tasa de metabolismo en eutermia bajo el límite de termoneutralidad es:

$$M = 15,02 - 0,409 T_a \text{ (ml } \text{O}_2/\text{g} \cdot \text{h)} \quad (1)$$

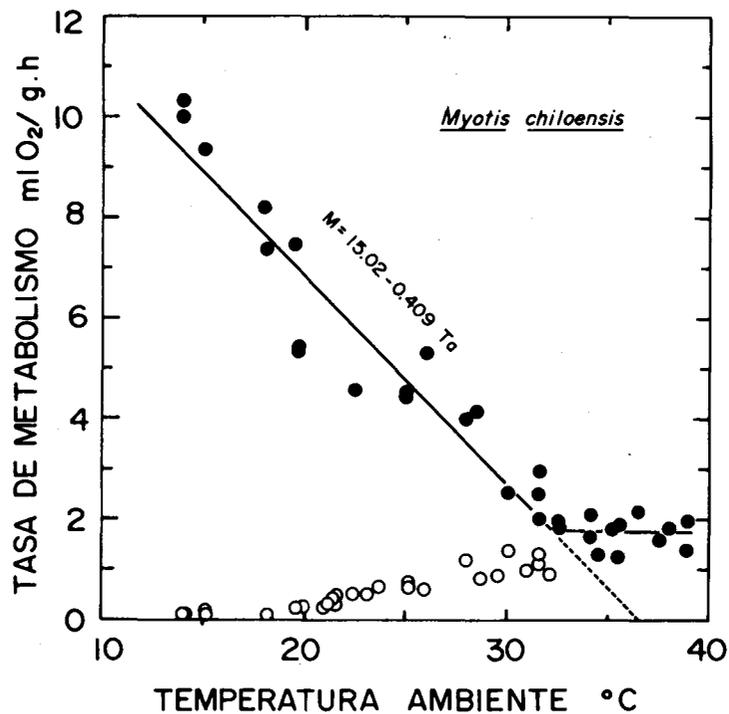


Fig. 1: Relación entre tasa de metabolismo y temperatura ambiente en *M. chiloensis*. Los círculos rellenos representan condiciones de eutermya y los círculos vacíos sopor. La línea continua representa la conductancia estimada por regresión.

Relationship between rate of metabolism and ambient temperature in *M. chiloensis*. Solid circles represent euthermy conditions and hollow circles torpor. The solid line represent the estimated conductance by regression.

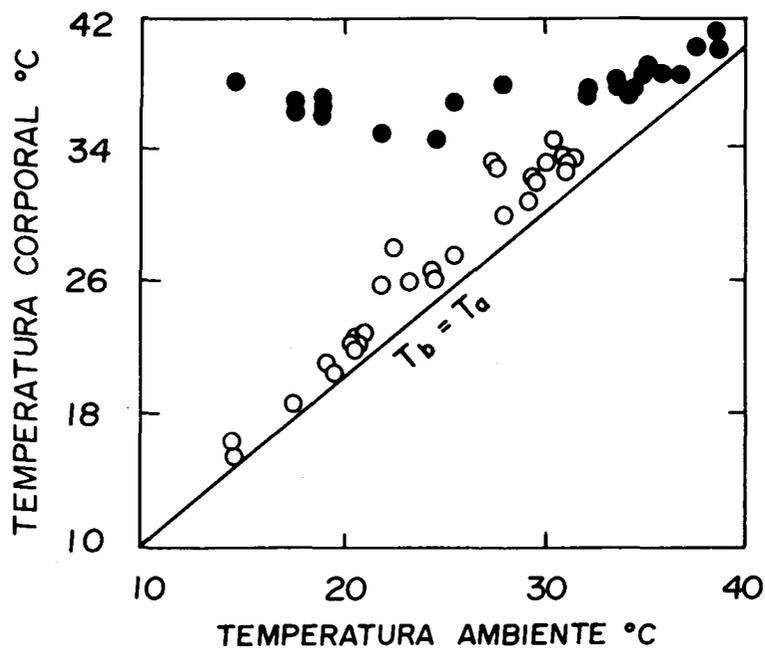


Fig. 2: Relación entre temperatura corporal (T_b) y temperatura ambiente (T_a) en eutermya (círculos rellenos) y sopor (círculos vacíos) en *M. chiloensis*.

Relationship between body temperature (T_b) and ambient temperature (T_a) in euthermy (solid circles) and torpid (hollow circles) in *M. chiloensis*.

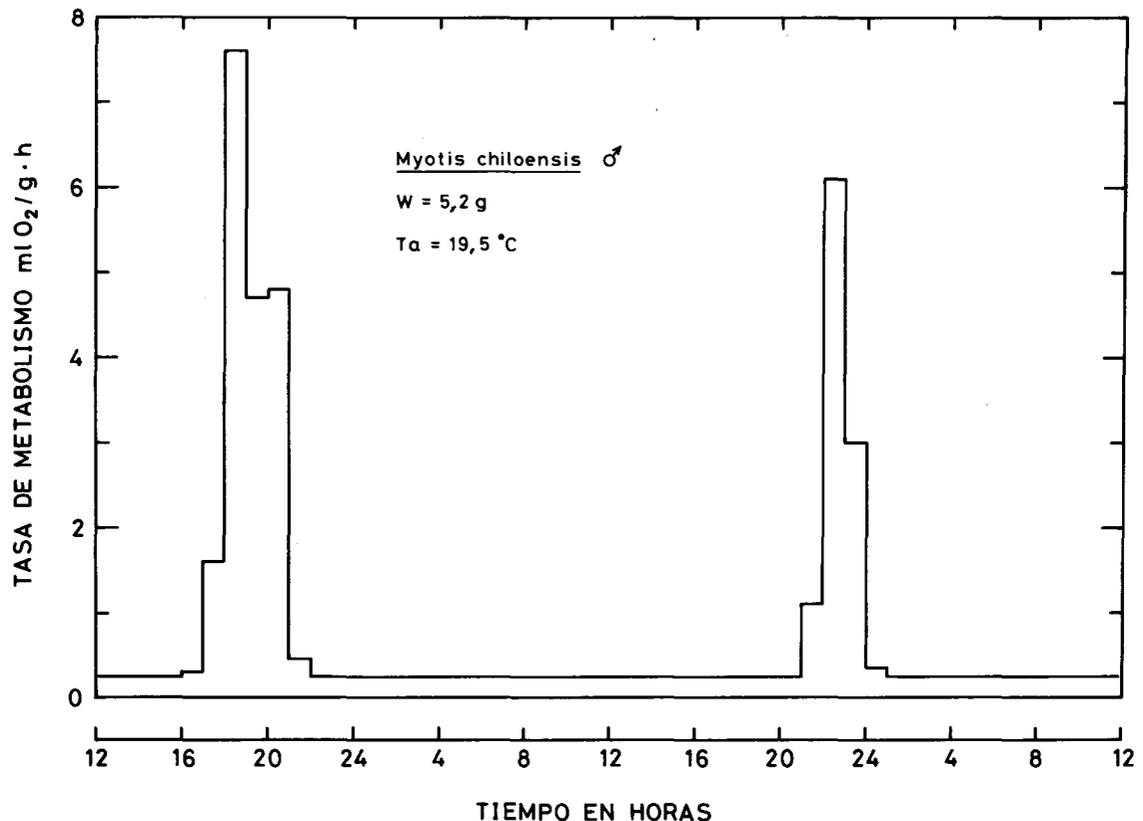


Fig. 3: Tasa de metabolismo durante 48 horas en un individuo representativo de *Myotis chiloensis*.
Rate of metabolism during 48 hours of a representative individual of *Myotis chiloensis*.

Esta ecuación indica que la tasa de metabolismo aumenta en 0,409 ml O₂/g · h por cada °C de disminución de T_a. Extrapolando M a cero en la ecuación (1), obtenemos la condición teórica en que T_b = T_a con tasa metabólica igual a cero y que corresponde a 36,7°C.

La conductancia térmica medida a partir de curvas de enfriamiento da un valor de 0,505 ± 0,034 ml O₂/g · h °C ($\bar{x} \pm DE$), el cual no difiere del valor estimado por la pendiente de la regresión (prueba de "t"; $P < 0,001$, Sokal & Rohlf 1969). La termoconductancia estimada por regresión corresponde a 0,99 del valor esperado según la relación de Morrison y Ryser; esta proporción de la termoconductancia es similar a lo esperado, puesto que, a tamaños pequeños, una disminución de la conductancia llevaría consigo la posesión de un pelaje demasiado largo y/o denso, incompatible con el modo de vida de los quirópteros.

El segundo tipo de respuesta de *M. chiloensis* frente a variaciones de T_a, se caracteriza por una reducción de la tasa

metabólica y de T_b. En este caso, *M. chiloensis* presenta una importante disminución de T_b, llegando a valores de solamente 0,5°C por sobre T_a (Fig. 2). Estos valores de M en sopor corresponden a una reducción de 81 a 98% de los valores obtenidos en eutermia (Fig. 1). Mediciones de M durante 48 h a T_a = 19,5°C (T_a en el interior del refugio entre noviembre y abril = 19,5°C, DE = 0,6°C) muestran que *M. chiloensis* presenta un pico de actividad metabólica cada 24 h, permaneciendo tan sólo 2 a 3 horas en eutermia y la mayor parte del tiempo en sopor (21-22 h) (Fig. 3). Este ritmo se caracteriza por ser unimodal, de máximos valores nocturnos y por la aparente ausencia de actividad al amanecer. Los valores nocturnos de M registrados en 18 individuos aislados y agrupados y expuestos a diferentes temperaturas (T_a 19,5 a 31,5°C) fueron entre 5 y 30 veces más altos que los valores registrados en los mismos individuos durante las horas cercanas al amanecer (4 a 8 A.M.). El mismo patrón se ve confirmado en el terreno por observa-

ciones continuadas de 24 horas. A pesar de que la información sobre ritmos de actividad de quirópteros no es muy abundante (Erkert 1982), el ciclo que presenta *M. chiloensis* difiere claramente del patrón bimodal que se ha señalado como característico de especies insectívoras como *Myotis lucifugus*, por ejemplo (Pearson 1947).

DISCUSION

Durante mucho tiempo se pensó que el sopor diario, como fenómeno distinto al de hibernación (Gordon 1977), ocurría como consecuencia de bajas tasas metabólicas basales y que, además, era reflejo de una "fisiología primitiva" (Kayser 1961). Sin embargo, en la última década se ha observado que la relación entre tasa metabólica y sopor es un tanto más compleja e involucra principalmente al peso corporal. En Chile, por ejemplo, existen mamíferos cuya tasa metabólica basal está notoriamente por debajo de la línea de Kleiber (K), como *Ctenomys fulvus*, 0,76 K, 275 g (Contreras 1983), *Marmosa elegans*, 0,70 K, 42 g (Rosenmann et al. 1979)¹, y *Myotis chiloensis*, 0,80 K, 5,8 g (este trabajo), pero solamente las dos especies pequeñas entran en sopor diario. Por otra parte, también existen murciélagos que poseen una tasa metabólica basal más alta que lo predicho por la ecuación de Kleiber. Por ejemplo, *Glossophaga soricina*, 1,16 K, 10 g (McNab 1982) y que también caen en sopor diario.

La interacción entre la tasa de metabolismo, el peso corporal y el nivel de endotermia llevó a postular una línea límite de endotermia proporcional a $W^{-0,67}$ y que intercepta a la relación de Kleiber a los 37 g (McNab 1983). En consecuencia, mamíferos pequeños (≤ 37 g) deberían tener una tasa metabólica más alta a medida que disminuye el peso para mantener su endotermia. La interacción entre una tasa metabólica más baja que la línea límite de endotermia y un tamaño corporal pequeño explicaría la entrada en sopor diario que presenta *M. chiloensis*. Sin embargo, este raciocinio no explica por qué *M. chiloensis* no tiene una tasa metabólica basal alta que le permita niveles cons-

tantes de endotermia. Para responder esta pregunta, hemos hecho un análisis del balance energético de *M. chiloensis* que permite ilustrar el costo de la endotermia y sus efectos ecológicos. La ecuación que representa el balance energético en *M. chiloensis* es:

$$I - NC = M_e + M_a \pm E \quad (2)$$

Donde I es la energía ingerida; NC es la energía no catabolizable; $I - NC$ es la energía asimilada por el organismo, equivalente a combustible fisiológico; M_e es el metabolismo en reposo, considerado, en este caso, solamente en estado eutérmico; M_a es el costo de actividad y mantención durante el vuelo; y E es la ganancia o pérdida energética reflejada en un posible incremento o disminución en biomasa.

i) *Energía asimilada.* Nuestras observaciones muestran que *M. chiloensis* capturados inmediatamente después del regreso de su vuelo nocturno pierden en inanición alrededor del 11% de su peso en 24 horas a $T_a = 20 \pm 2^\circ\text{C}$. El análisis del contenido estomacal y de las fecas indica que este murciélago se alimenta exclusivamente de insectos, siendo dificultosa la determinación de éstos. Datos de composición química de diversos insectos voladores indican que, en promedio, poseen 23,3% de lípidos, 11,02% de nitrógeno total y 1,85 por ciento de glicógeno. El resto es fundamentalmente agua y sustancias no catabolizables (NC) (Spector 1956). El calor de combustión de los lípidos, proteínas y glicógeno es 9,5, 4,4 y 4,2 Kcal/g, respectivamente (Carpenter 1964). Entonces el contenido energético de insectos sería 2,12 Kcal/g de lípidos, 3,03 Kcal/g de nitrógeno total transformado a proteínas (nitrógeno total $\times 6,25$) y 0,08 Kcal/g de glicógeno, sumando en términos de energía útil 5,32 Kcal/g de insecto. Para un *M. chiloensis* de 5,8 g que ingiere 11 por ciento de su peso, la cantidad de energía diaria asimilada es aproximadamente de:

$$I - NC = 5,8 \times 0,11 \times 5,32 = 3,39 \text{ Kcal/24 h} \quad (3)$$

Un valor parecido (3,8 Kcal/24 h) se obtiene al utilizar el criterio de Kendeigh

¹ Rosenmann M, G Ruiz, A Cortés & A Cerda (1979).

Termorregulación en *Marmosa elegans*. Archivos de Biología y Medicina Experimental (Chile) 12: 541 (Resumen).

(1969) para estimar el costo energético de reemplazo de peso corporal.

ii) *Metabolismo*. Durante los meses estudiados la T_a de los refugios de *M. chiloensis* fue de $19,5^{\circ}\text{C}$ con muy pequeñas variaciones. Observaciones de terreno indican que este murciélago permanece en su refugio durante aproximadamente 21 h. Suponiendo que durante este tiempo se encuentre eutérmico (sin caer en estados de sopor), entonces, de acuerdo a la ecuación (1), el gasto mínimo a $19,5^{\circ}\text{C}$ sería de $7,5 \text{ ml O}_2/\text{g} \cdot \text{h}$, lo que equivale a $36 \text{ cal/g} \cdot \text{h}$. Por lo tanto, el gasto de energía en las 21 horas de inactividad eutérmica (M_e) sería:

$$M_e = 5,8 \times 36 \times 21 = 4,38 \text{ Kcal} \quad (4)$$

Esta cifra sólo representa el gasto mínimo de energía en eutermia durante ese período de tiempo.

iii) *Actividad*. Nuestras observaciones continuadas de 24 horas en terreno indican que *M. chiloensis* permanece volando y alimentándose durante aproximadamente 3 h, regresando luego al mismo refugio inicial. El costo energético de actividad en vuelo (M_a) es aproximadamente 3 veces el metabolismo eutérmico en reposo (Tucker 1970), y si consideramos que T_a fuera del refugio no es muy diferente que T_a dentro de ellos, entonces el costo de energía para las 3 horas de actividad sería:

$$M_a = 5,8 \times 36 \times 3 \times 3 = 1,88 \text{ Kcal} \quad (5)$$

Reemplazando en la ecuación (2) los valores calculados en las ecuaciones 3, 4 y 5, tenemos:

$$3,39 = 4,38 + 1,88 \pm E \text{ Kcal} \quad (6)$$

Bajo las condiciones señaladas el valor de E resulta ser negativo ($-2,87 \text{ Kcal}$), lo que indica que si *M. chiloensis* se comportara como un homeotermo perfecto durante las 24 h, caería en un considerable desbalance energético (equivalente a una pérdida de biomasa de 5 a 10% por día), lo que, evidentemente, le impediría crecer y reproducirse. Por otra parte, *M. chiloensis* pasa la mayor parte del tiempo en sopor (Fig. 3). Si suponemos que, además de los estados de letargo (20 horas) y de actividad (3 horas), pasa por estados de eutermia en reposo, 30 min antes de salir a alimentarse y 30 min al regreso, entonces la ecuación de balance energético considerando estos 3 aspectos será:

$$I-NC = M_e + M_a + M_s \pm E \quad (7)$$

No consideramos el almacenamiento de calor ("Heat storage") necesario para salir del estado de sopor puesto que éste representa solamente un 2% de la energía total. M_s es el metabolismo en sopor durante 20 h, correspondiente a $0,25 \text{ ml O}_2/\text{g} \cdot \text{h}$ lo que equivale a $1,2 \text{ cal/g} \cdot \text{h}$ (Fig. 1). De aquí que

$$M_s = 5,8 \times 1,2 \times 20 = 0,14 \text{ Kcal} \quad (8)$$

M_e es el metabolismo en reposo eutérmico durante 1 h, que es igual a $0,21 \text{ Kcal}$. Reemplazando en la ecuación (7):

$$3,39 = 0,21 + 1,88 + 0,14 \pm E \text{ Kcal} \quad (9)$$

En este caso el despeje de E indica un balance positivo de $+ 1,16 \text{ Kcal}$ en 24 horas. Sin embargo, si consideramos la situación límite en que este animal permanecería 15 h de homeotermia en reposo y 9 h alimentándose en vuelo, el aumento en la ingesta sería de 33% de su peso corporal ($10,17 \text{ Kcal}$), siendo E igual a $+ 1,4 \text{ Kcal}$. Sin embargo, este aumento en biomasa incrementa el costo de locomoción en no menos de 20% (Tucker 1973) y la carga alar en 33,7% ($0,089 \text{ g/cm}^2$ a $0,119 \text{ g/cm}^2$) (Vaughan 1978). En consecuencia, un incremento en el costo de locomoción y carga alar se reflejaría en una disminución de la capacidad de vuelo que iría desde un aleteo sin mayor progreso hasta un vuelo en línea recta sin destino ni agilidad (Davies 1969).

Este análisis nos da cuenta de lo difícil que resultaría para *M. chiloensis* mantener una temperatura elevada durante la mayor parte del tiempo, así como también de la posible obligatoriedad de entrar en sopor diario. La única alternativa de poder mantener una endotermia constante sin pérdida de biomasa sería aumentando su ganancia de energía ($I-NC$), lo que permitiría mantener una alta producción de calor.

El patrón opuesto al que presentan los quirópteros insectívoros pequeños, es decir, la combinación de un pequeño tamaño, una tasa metabólica alta y continua, con la consecuente endotermia, es posible y se da en las musarañas soricinidas. Estos animales tienen un gasto muy alto de energía que obtienen gracias a un forrajeo casi continuo (Morrison *et al.* 1959). Probablemente, lo mismo ocurra con el ratón-topo *Geoxus (Notiomys) valdivianus* en Chile.

De este trabajo surgen nuevas interrogantes, tales como cuál es el efecto que tienen las bajas temperaturas ambientales

y la disponibilidad de insectos durante el invierno en la energética, biología y distribución de ésta y otras especies, y cuál es su relación con la diversidad de quirópteros hacia el extremo sur del continente. Finalmente, aparece de alto interés el estudio de los ritmos de actividad que pueda presentar *M. chiloensis* en lugares alejados de la zona central de Chile.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece a Fabian Jaksić por sus comentarios a una versión temprana del manuscrito, a dos revisores anónimos y a la señorita Anita Godoy por mecanografiar este trabajo.

Este trabajo fue parcialmente financiado por el proyecto N-1753-8424 de la Universidad de Chile.

LITERATURA CITADA

- CARPENTER T (1964) Tables, factors and formulas for computing respiratory exchange and biological transformations of energy. Carnegie Inst Washington, Pub. 303 c Washington, DC.
- CONTRERAS LC (1982) Ecofisiología de mamíferos chilenos. En Actas Primer Encuentro Nacional de Mastozoólogos. Publicación Ocasional N° 38: 129-144. Museo Nacional de Historia Natural, Chile.
- CONTRERAS LC (1983) Physiological ecology of fossorial mammals: A Comparative study. Ph.D, Dissertation, University of Florida.
- DAVIES R (1969) Wing loading in Pallid bats. Journal of Mammalogy 50: 140-144.
- ERKERT HG (1982) Ecological aspects of bat activity rhythms. In: Ecology of Bats. Th Kunz (ed) 5: 201-241. Plenum Press, New York.
- GORDON MS (1977) Animal Physiology: Principles and adaptations. Third edition, McMillan Publishing Co., Inc. New York.
- KAYSER C (1961) The physiology of natural hibernation. Pergamon Press, New York.
- KENDEIGH SC (1969) Energy responses of birds to their thermal environments. Wilson Bulletin 81: 441-449.
- KLEIBER M (1961) The fire of life. John Wiley, New York.
- KOOPMAN KF (1982) Biogeography of the bats of South America. In: Mammalian Biology in South America. M Mares and HH Genoways (eds) Pymatuning Laboratory of Ecology. University of Pittsburgh Special Publication. Series 6: 273-302.
- MANN G (1978) Los pequeños mamíferos de Chile Gayana (Zoología) 40: 40-102.
- McNAB BK (1969) The economics of temperature regulation in neotropical bats. Comparative Biochemistry and Physiology 31: 227-268.
- McNAB BK (1982) The Physiological ecology of South America Mammals. In: Mammalian Biology in South America. M Mares and HH Genoways (eds) Pymatuning Laboratory of Ecology. University of Pittsburgh Special Publication Series 6: 187-207.
- McNAB BK (1983) Energetics, body size, and the limits to endothermy. Journal of Zoology (London) 199: 1-29.
- MORRISON PR (1951) An automatic manometric respirometer. Review of Scientific Instruments 22: 264-267.
- MORRISON PR & FA RYSER (1952) Weight and body temperature in mammals. Science 166: 231-267.
- MORRISON PR & WJ TIETZ (1957) Cooling and thermal conductivity in three small alaskan mammals. Journal of Mammalogy 38: 78-86.
- MORRISON PR, FA RYSER & A DAWE (1959) Studies on the physiology of the masked shrew *Sorex cinereus*. Physiological Zoology 32: 256-271.
- PEARSON OP (1947) The rate of metabolism of some small mammals. Ecology 28: 127-145.
- PEARSON OP (1948) Metabolism of small mammals, with remarks on the lower limit of mammalian size. Science 108: 44.
- SOKAL PR & FJ ROHLF (1969) Biometry. WH Freeman. San Francisco, California.
- SPECTOR WS (1956) Handbook of biological data. WB Saunders Company. Philadelphia and London.
- TAMAYO M & D FRASSINETTI (1980) Catálogo de los mamíferos fósiles y vivientes de Chile. Boletín del Museo Nacional de Historia Natural, Chile 37: 328-332.
- TUCKER VA (1970) Energetic cost of locomotion in animals. Comparative Biochemistry and Physiology 34: 841-846.
- TUCKER VA (1973) Aerial and terrestrial locomotion: A comparison of energetics. In: Comparative physiology. L Bolio, K Schmidt-Nielsen and SHP Maddrell (eds.). North-Holland Publishing Company. Amsterdam: 63-76.
- VAUGHAN TA (1978) Mammalogy. WB Saunders Co. Philadelphia and London.