

Cambios del tracto digestivo de *Abrothrix andinus* (Cricetidae): efecto de la calidad de dieta y requerimientos de energía

Changes of the digestive tract of *Abrothrix andinus* (Cricetidae):
effect of diet quality and energy requirements

FRANCISCO BOZINOVIC, CLAUDIO VELOSO y MARIO ROSENMAN

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

RESUMEN

Machos adultos de *Abrothrix andinus* fueron mantenidos por 30 días con dos tipos de dietas experimentales (alto y bajo porcentaje de fibra) y a temperaturas de 5 y 25°C. Se observó que la calidad de la dieta (alto contenido de fibra) y los requerimientos energéticos (baja temperatura) inducen incrementos significativos en el peso seco y largo de los órganos digestivos. Los porcentajes máximos de aumento en peso fueron: 35,5% para el tracto digestivo completo, 46,5% para el intestino delgado, 40,5% para el intestino grueso y 52,8% para el contenido de materia del tracto. Contrariamente a lo señalado en otros trabajos, no se observaron modificaciones significativas en el ciego. Los cambios en el tamaño de los órganos se explican en términos funcionales de balance energético en un ambiente estacional.

Palabras claves: *Abrothrix andinus*, tracto digestivo, cambios morfológicos, energética.

ABSTRACT

Adult males of *Abrothrix andinus* were maintained during 30 days with two types of experimental diets (high and low percentage of fiber) and at temperatures of 5 and 25°C. We observed that diet quality (high fiber content) and energetic requirements (low temperature) induced significant increments in dry weight and length of the digestive organs. The maximum changes were: 35,5% for the entire digestive tract, 46,5% for the small intestine, 40,5% for the large intestine and 52,8% for the tract content. Contrarily to previous reports on other species we did not observe changes in caecum weight or length. Changes in organ sizes are explained in functional terms of energy budget in a seasonal environment.

Key words: *Abrothrix andinus*, digestive tract, morphological changes, energetic.

INTRODUCCION

Los organismos pueden ser considerados funcionalmente como sistemas transformadores de recursos, abiertos al flujo de materia y energía (Calow & Townsend 1981). En los animales, la variabilidad de estos procesos de transformación y consiguiente asignación de energía está relacionada con la conservación de la homeostasis fisiológica de los individuos y con los patrones de crecimiento, reproducción y sobrevivencia de las poblaciones, bajo situaciones ambientales particulares (Wunder 1978, Pianka 1981, Batzli 1985, Calow 1987, Bozinovic 1988).

Tradicionalmente se ha estudiado de qué manera los factores ambientales bióticos y abióticos restringen la adquisición de recursos por los animales. Sin embargo, en los últimos años se ha señalado que algunas de estas restricciones pueden deberse a las limitaciones morfofuncionales propias de los animales ("restricciones de diseño"), sobre las que, posteriormente, actúan los factores del ambiente (Millar 1984, Wunder 1985, Weiner 1987, Bozinovic & Medel 1988).

Estas limitaciones en la adquisición de materia y energía podrían estar reguladas por la fisiología y morfología del tracto digestivo (Gross *et al.* 1985, Wunder 1985,

Green & Millar 1987), por el volumen de alimento que puede ser procesado por unidad de tiempo y por la eficiencia de digestión del alimento (extracción de nutrientes) (Sibly 1981). La magnitud con que cada uno de estos factores afecta la adquisición de energía no está del todo determinada; mucho menos podrían esperarse predicciones de interacción multifactorial. De hecho, King & Murphy (1985) señalan que el estado nutricional de los animales endotermos en la naturaleza depende de tres factores: (1) acceso a nutrientes (alimento), (2) demandas por estos nutrientes y (3) mecanismos de compensación fisiológicos, metabólicos, conductuales y morfológicos. Estos últimos mecanismos serían compensatorios a variaciones entre los factores (1) y (2). En este sentido la tesis de King & Murphy (1985) señala que la diversidad de estos mecanismos ha sido minimizada y que frecuentemente los períodos e intensidad de estrés nutricional que se han señalado para los animales endotermos silvestres son exagerados y prácticamente anecdóticos.

El objetivo del presente trabajo es estudiar los factores morfofuncionales involucrados en la adquisición de energía, bajo simulaciones ecológicas que incluyan tanto los aspectos térmicos del ambiente como los recursos alimentarios. Para esto hemos considerado como modelo experimental a *Abrothrix andinus* (Philippi 1858). Este pequeño roedor cricétido es un animal de hábitos alimentarios omnívoros, que habita en la cordillera de los Andes en Chile central, en sitios con vegetación baja (Mann 1978, Tamayo & Frassinetti 1980).

En esta zona el clima se caracteriza por inviernos fríos y con nieve, contrastando con veranos calurosos y secos (di Castri & Hajek 1976). Dados los altos requerimientos energéticos en invierno asociados con una probable disminución en la calidad y tipo de alimentos, se pone a prueba con este pequeño mamífero la siguiente hipótesis que se basa en principios de maximización de obtención de energía: Dado que el tiempo de retención de cierta cantidad de alimento tiene un límite máximo dependiente del volumen de las cámaras digestivas, y que la constancia del tiempo de retención implicaría maximizar la tasa de ingesta de alimento, entonces las condiciones que generen los requerimientos energéticos y/o nutricionales que provoquen aumento en volumen o superficies de ab-

sorción de las cámaras digestivas, tenderían a maximizar la tasa de ingesta y el tiempo de retención conservando la homeostasis del organismo.

MATERIAL Y METODOS

Todas las observaciones y mediciones se realizaron en *A. andinus* adultos, capturados en Farellones (2.400 m.s.n.m. 33°21'S, 70°20'W), 50 km al Este de Santiago. Todos los animales se atraparon simultáneamente con trampas Sherman y se transportaron al laboratorio, donde se mantuvieron bajo las condiciones experimentales señaladas a continuación.

El estudio se comenzó un día después de la captura de los individuos. Se utilizaron 32 machos postabsortivos con peso corporal semejante, separados en cuatro grupos de ocho individuos y bajo condiciones similares a las propuestas por Gross *et al.* (1985): 1) Dieta diluida (alto porcentaje de fibra) y temperatura baja (5°C); 2) Dieta concentrada (bajo porcentaje de fibra) y temperatura alta (25°C); 3) Dieta diluida y temperatura alta; 4) Dieta concentrada y temperatura baja.

La dieta diluida consistió en pellet comercial de conejo que posee entre 15 y 24% de fibra cruda. La dieta concentrada correspondió a pellet comercial de rata con un contenido de fibra cruda menor de 5%. Con respecto a la energía proteico-lípídica, la dieta concentrada es aproximadamente un 24% más alta por gramo de alimento; el contenido de energía digestible es de 2,65 Kcal/g en el pellet de conejo y de 3,07 Kcal/g en el pellet de rata. Estas condiciones fueron escogidas con el fin de simular cualitativamente situaciones variables en la disponibilidad de energía (alimento) y en los requerimientos energéticos (temperatura).

Después de 30 días de mantención, todos los animales fueron sacrificados rápidamente por dislocación cervical y los órganos del tracto digestivo removidos. Estos se lavaron con solución salina fisiológica y se secaron hasta peso constante a 55°C. Se midieron el largo fresco (L) ($\pm 0,01$ cm) y el peso seco (W) ($\pm 0,001$ g) de los siguientes órganos: estómago (e), intestino delgado (id), intestino grueso (ig) y ciego (c). Junto a esto se examinó el largo total del tracto digestivo (Ltd) y su contenido total de alimento (ctd). Para estudiar

el efecto de los tratamientos se realizó un análisis de varianza de dos vías (Sokal & Rohlf 1981). Se probó el efecto de la disponibilidad de energía en el alimento (A), los requerimientos energéticos dados por la temperatura ambiente (T) y la interacción de ambos (TA). Se consideraron significativas las diferencias a un nivel de 5%. Todos los valores se muestran como media aritmética \pm DE, estandarizados por el peso corporal (Wb) y la longitud corporal (Lb) de los animales.

RESULTADOS

La Tabla 1 muestra que no existe efecto significativo de los tratamientos sobre el peso y longitud corporal de los animales; lo mismo ocurre con el largo del intestino delgado. El peso seco de este órgano muestra un efecto significativo de la temperatura (requerimientos energéticos) y de la interacción de ésta con la calidad energética de la dieta.

Los individuos mantenidos con alimento diluido y a baja temperatura presentan un

aumento en el peso seco del intestino delgado de 37,9% en relación a la situación experimental de alimento concentrado y mantenidos en calor; de 46,5% en relación al tratamiento de alimento diluido y calor y de 37,9% en comparación a la condición de alimento concentrado y en ambiente frío.

El peso seco del intestino grueso presenta modificaciones que se correlacionan con la disponibilidad de energía en el alimento, aumentando en peso un 29,7% bajo la condición de alimento diluido y en ambiente frío en relación a los tratamientos de alimento concentrado y en calor, de 5% en relación a la condición de alimento diluido y en calor, y de 40,5% en relación a la situación de alimento concentrado y en ambiente frío.

El largo del intestino grueso también muestra efecto de los tratamientos, pero estos cambios están dados por efecto de los requerimientos de energía. Los individuos en la condición alimento diluido y en ambiente frío presentan un aumento en el largo de 14,3% en relación al grupo con alimento diluido y en calor, de 7,1% en relación al tratamiento de alimento concen-

TABLA 1

Medias aritméticas (\pm DE) para peso y longitud corporal de *A. andinus* y para peso seco y longitud de los órganos que se indican bajo las cuatro situaciones experimentales.

Arithmetic means (\pm SD) for body weight and length of *A. andinus* and for dry weight and length of digestive organs under the four experimental situations.

	ALIMENTO DILUIDO		ALIMENTO CONCENTRADO		EFECTO	P
	FRIO	CALOR	FRIO	CALOR		
CUERPO						
Wb (g)	25,17 \pm 2,58	27,78 \pm 3,91	27,92 \pm 2,90	27,26 \pm 1,95	—	N.S.
Lb (cm)	14,70 \pm 0,54	14,31 \pm 0,72	14,79 \pm 0,66	14,95 \pm 0,46	—	N.S.
INTESTINO DELGADO						
Wid/Wb	0,0116 \pm 0,0024	0,0062 \pm 0,0030	0,0072 \pm 0,0022	0,0072 \pm 0,0024	T; TA	0,008; 0,008
Lid/Lb	3,3300 \pm 0,2097	3,6397 \pm 0,1900	3,4943 \pm 0,2855	3,3538 \pm 0,4514	—	N.S.
INTESTINO GRUESO						
Wig/Wb	0,0037 \pm 0,0008	0,0035 \pm 0,0010	0,0022 \pm 0,0007	0,0026 \pm 0,0007	A	0,0006
Lig/Lb	1,0258 \pm 0,1100	0,8796 \pm 0,1185	0,9529 \pm 0,1339	0,8576 \pm 0,1210	T	0,0047

Lb: longitud corporal; Lid: longitud intestino delgado; Lig: longitud intestino grueso; Wb: peso corporal; Wid: peso intestino delgado; Wig: peso intestino grueso; T: temperatura (requerimientos energéticos); A: alimento (disponibilidad de energía); n = 8 animales por cada grupo.

Lb: body length; Lid: length of small intestine; Lig: length of large intestine; Wb: body weight; Wid: weight of small intestine; Wig: weight of large intestine; T: temperature (energetic requirements); A: food (availability of energy); n = 8 animals per group.

trado y en calor, y 16,4% en comparación a la situación extrema de alimento concentrado y en calor.

Contrariamente a los resultados obtenidos por Gross *et al.* (1985) en *Microtus ochrogaster* y por Green & Millar (1987) en *Peromyscus maniculatus*, el ciego de *A. andinus* no muestra efecto significativo de los tratamientos sobre su longitud y peso seco (Tabla 2). Por otra parte, el estómago muestra solamente efecto significativo de la temperatura, tanto sobre el peso como la longitud de este órgano. Bajo la condición de alimento diluido y ambiente frío, el estómago aumentó en 18,9% su peso en comparación a la situación de alimento diluido y en calor, de 2,7% en relación al grupo con alimento concentrado y en ambiente frío y de 13,5% en comparación al tratamiento de alimento concentrado y en calor.

El largo del estómago con alimento diluido y en frío es 13,9% menor que con alimento diluido y en calor, pero aumenta en 4% en relación a la dieta concentrada y en frío, y disminuye en 3,7% cuando los animales están sometidos a la condición de alimento concentrado y en calor.

Existe un efecto significativo tanto de los requerimientos de energía como de la disponibilidad de energía en el alimento sobre el contenido total de materia en el tracto digestivo (ingesta) en el momento en que los animales fueron sacrificados (Tabla 3). Así, bajo la condición de alimento

diluido y en ambiente frío, la cantidad de materia en el tracto fue 33,7% superior a la condición de alimento diluido y en calor, 16,7% más alta que bajo la situación de alimento concentrado y en ambiente frío y 52,8% mayor que cuando fueron sometidos al tratamiento extremo de alimento concentrado y en calor.

El largo total del tracto digestivo no muestra efecto significativo de los tratamientos; sin embargo, el peso seco muestra efectos de los requerimientos energéticos, de la disponibilidad de energía en el alimento y de la interacción de ambos. Así, comparando las situaciones extremas, alimento diluido y en ambiente frío con alimento concentrado y en calor, se observa una diferencia de 35,5% en favor del primer tratamiento. Porcentajes similares se observan al comparar los otros grupos experimentales entre sí.

DISCUSION

La puesta a prueba de la hipótesis planteada muestra que frente a la exposición al frío y a la baja calidad del alimento, ocurren cambios rápidos en la morfología del tracto digestivo de *A. andinus*. Procesos de aumento en el tamaño de los órganos digestivos de pequeños mamíferos han sido demostrados experimentalmente solamente en *Microtus ochrogaster* (Gross *et al.* 1985)

TABLA 2

Medias aritméticas (\pm DE) para peso seco y longitud de los órganos que se indican bajo las cuatro situaciones experimentales.

Arithmetic (\pm SD) for dry weight and length of digestive organs under the four experimental situations.

	ALIMENTO DILUIDO		ALIMENTO CONCENTRADO		EFECTO	P
	FRIO	CALOR	FRIO	CALOR		
CIEGO						
Wc/Wb	0,0015 \pm 0,0004	0,0012 \pm 0,0006	0,0011 \pm 0,0003	0,0010 \pm 0,0004	—	N.S.
Lc/Lb	0,2305 \pm 0,0313	0,2182 \pm 0,0255	0,2372 \pm 0,0488	0,2165 \pm 0,0124	—	N.S.
ESTOMAGO						
We/Wb	0,0037 \pm 0,0004	0,0030 \pm 0,0005	0,0036 \pm 0,0004	0,0032 \pm 0,0007	T	0,0064
Le/Lb	0,1770 \pm 0,0246	0,2017 \pm 0,0262	0,1699 \pm 0,0160	0,1836 \pm 0,0173	T	0,0251

Lc: longitud del ciego; Le: longitud del estómago; Wc: peso del ciego; We: peso del estómago. Otras abreviaturas siguen la Tabla 1.

Lc: length of caecum; Le: length of stomach; Wc: weight of caecum; We: weight of stomach. Other abbreviations same as in Table 1.

y en *Peromyscus maniculatus* (Green & Millar 1987).

Sin embargo, a pesar de que en términos generales las fenomenologías observadas son concordantes, hay algunas diferencias que deben ser analizadas. Gross *et al.* (1985) señalan que *M. ochrogaster* presenta el mayor aumento proporcional en el ciego frente a la disminución en la calidad de la dieta; además el ciego y el intestino delgado aumentan su largo y peso en respuesta a los altos requerimientos de energía. Junto a esto, Gross *et al.* (1985) señalan que los cambios relativos en las dimensiones del tracto digestivo total pueden ser usados para estimar ingesta diaria dadas por diferencias entre calidad de dieta y requerimientos de energía. Sin embargo, Green & Millar (1987) encuentran que en *P. maniculatus* las variaciones en las dimensiones del tracto digestivo total no permiten diferenciar entre requerimientos energéticos y calidad del alimento, señalando, además, que todas las mediciones de largo y peso de los órganos aumentan cuando las demandas energéticas son mayores y la calidad de la dieta es baja.

Los resultados obtenidos en este trabajo muestran que (tal como ocurre en *P. maniculatus*) el análisis del efecto de los tratamientos sobre el tracto digestivo completo de *A. andinus* no permite diferenciar entre

los efectos de calidad de dieta y los de requerimientos de energía. El aumento del peso en el tracto digestivo se debe a ambos efectos y a la interacción de ellos, lo cual puede ser reflejo de un aumento en el volumen y en las superficies de absorción del tracto (Tabla 3).

Es interesante hacer notar que el ciego de *M. ochrogaster*, como el de *P. maniculatus*, presenta cambios significativos frente al aumento de los requerimientos de energía y disminución en la calidad de la dieta. En cambio, *A. andinus* no presenta modificaciones significativas en este órgano por efecto de los tratamientos (Tabla 2); este hecho puede deberse al carácter omnívoro de *A. andinus* (Mann 1978).

Por otra parte, los cambios observados en las estructuras digestivas de *A. andinus*, que implican un aumento en peso y longitud del intestino, pueden correlacionarse con la variabilidad observada en el volumen de ingesta bajo las cuatro condiciones experimentales. Vale decir, con un aumento en los requerimientos de energía y una disminución en la calidad de la dieta se observan cambios en el tamaño de las cámaras digestivas, que pueden ser explicados por un aumento en el volumen y en las superficies de absorción. De este modo aumentarían no sólo la ingesta o el volumen de alimento transportado, sino que también

TABLA 3

Medias aritméticas (\pm DE) para el peso seco del contenido del tracto digestivo y peso seco y longitud del tracto digestivo bajo las cuatro situaciones experimentales.

Arithmetic means (\pm SD) for dry weight content of digestive tract and dry weight and length of digestive tract under the four experimental situations.

	ALIMENTO DILUIDO		ALIMENTO CONCENTRADO		EFECTO	P
	FRIO	CALOR	FRIO	CALOR		
CONTENIDO DEL TRACTO DIGESTIVO						
Wctd/Wb	0,0371 \pm 0,0081	0,0246 \pm 0,0078	0,0309 \pm 0,0047	0,0196 \pm 0,0029	T; A	0,0003; 0,0245
TRACTO DIGESTIVO						
Wtd/Wb	0,0206 \pm 0,0035	0,0139 \pm 0,0044	0,0140 \pm 0,0029	0,0139 \pm 0,0024	T; A; TA	0,013; 0,016; 0,015
Ltd/Lb	4,6197 \pm 0,2526	4,9235 \pm 0,3093	4,7100 \pm 0,3751	4,5617 \pm 0,2913	—	N.S.

Ltd: longitud total del tracto digestivo; Wctd: peso del contenido total del tracto digestivo; Wtd: peso del tracto digestivo. Otras abreviaturas siguen la nomenclatura de la Tabla 1.

Ltd: total length of digestive tract; Wctd: weight of total content of digestive tract; Wtd: weight of digestive tract. Other abbreviations same as in Table 1.

el tiempo de retención del alimento y consiguientemente la eficiencia de extracción de nutrientes.

Independientemente de la magnitud de los valores observados en los cambios de las estructuras digestivas en los dos trabajos anteriores (Gross *et al.* 1985, Green & Millar 1987) y en éste, los datos obtenidos hasta ahora confirman la tesis planteada por King & Murphy (1985). El trabajo presente, más los de Gross *et al.* (1985) y de Green & Millar (1987), a pesar de ser los primeros trabajos experimentales en roedores (véase Sibly 1981 para ejemplos en aves), tienden a apoyar la tesis mencionada, especialmente en el punto referido a modificaciones conductuales y morfofuncionales. Más aún, datos recientes nos permiten señalar que *A. andinus*, en su ambiente natural, presenta un aumento tanto en su metabolismo energético peso-independiente como en sus cámaras digestivas, en fase con los meses de invierno (Bozinovic *et al.* 1988¹, resultados no publicados). Es muy probable que estemos en presencia de un mecanismo compensatorio de alta plasticidad que impide que estos animales caigan en un desbalance de materia y energía. De hecho, dadas las modificaciones del tracto digestivo observadas en este trabajo, la mantención del peso corporal de los animales en todos los tratamientos experimentales (Tabla 1), sería producto de los mecanismos morfofuncionales de compensación.

Luego, basados en estos estudios de laboratorio y en las observaciones de campo mencionadas anteriormente, podemos postular que el alto costo metabólico bajo condiciones invernales se compensaría con la alta ingesta de alimento, asociado al gran desarrollo de las cámaras digestivas, a los altos requerimientos de energía, a la baja calidad de la dieta, o a la interacción de ambos. Alternativamente, una mayor capacidad de ingesta de alimento y mayor tiempo de retención del alimento, permitiría mantener el alto gasto de energía y la homeostasis de los individuos durante los meses de invierno, favoreciendo la mantención y perpetuación de las poblaciones en estos ambientes con fluctuaciones climáticas considerables.

¹ BOZINOVIC F, FF NOVOA & M ROSENMANN (1988) Cambios en la termogénesis de *Abrothrix andinus*. Archivos de Biología y Medicina Experimentales 21: R-282.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Mauricio Canals, Luis C. Contreras, Fabián M. Jaksić y a dos revisores anónimos por la lectura crítica del manuscrito, y a Luis Bondis por su valiosa ayuda técnica. Este trabajo fue parcialmente financiado por los proyectos FONDECYT 0813 y DTI N-2594, Universidad de Chile.

LITERATURA CITADA

- BATZLI GO (1985) Nutrition. En: Tamarin RH (ed) *Biology of New World Microtus*: 779-811. Special Publication 8, American Society of Mammalogists, Lawrence, Kansas.
- BOZINOVIC F (1988) Fisiología ecológica de pequeños mamíferos: energética, límites de distribución y conducta. Tesis Doctoral, Universidad de Chile, Santiago.
- BOZINOVIC F & RG MEDEL (1988) Body size, energetics and foraging mode of raptors in central Chile: an inference. *Oecologia* (Berlin) 75: 456-458.
- CALOW P (1987) Towards a definition of functional ecology. *Functional Ecology* 1: 57-61.
- CALOW P & CR TOWNSEND (1981) Energetics, ecology and evolution. En: Townsend CR & P Calow (eds) *Physiological ecology: an evolutionary approach to resource use*: 3-19. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- DI CASTRI F & ER HAJEK (1976) *Bioclimatología de Chile*. Imprenta Editorial de la Universidad Católica de Chile, Santiago.
- GREEN DA & JS MILLAR (1987) Changes in gut dimensions and capacity of *Peromyscus maniculatus* relative to diet quality and energy needs. *Canadian Journal of Zoology* 65: 2159-2162.
- GROSS JE, Z WANG & BA WUNDER (1985) Effects of food quality and energy needs: changes in gut morphology and capacity of *Microtus ochrogaster*. *Journal of Mammalogy* 66: 661-667.
- KING JK & ME MURPHY (1985) Periods of nutritional stress in the annual cycles of endotherms: fact or fiction? *American Zoologist* 25: 955-964.
- MANN G (1978) Los pequeños mamíferos de Chile. *Gayana (Zoología)* 40: 1-342.
- MILLAR JS (1984). The role of design constraints in the evolution of mammalian reproductive rates. *Acta Zoologica Fennica* 171: 133-136.
- PIANKA ER (1981) Resource acquisition and allocation among animals. En: Townsend CR & P Calow (eds) *Physiological ecology: an evolutionary approach to resource use*: 300-314. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- SIBLY RM (1981) Strategies in digestion and defecation. En: Townsend CR & P Calow (eds) *Physiological ecology: an evolutionary approach to resource use*: 109-139. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- SOKAL RR & FJ ROHLF (1981) *Biometry*, second edition. WH Freeman & Co., San Francisco, California.
- 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.
- WEINER J (1987) Maximum energy assimilation rates in the Djungarian hamster (*Phodopus sungorus*). *Oecologia* (Berlin) 72: 297-302.

WUNDER BA (1978) Implications of a conceptual model for the allocation of energy resources by small mammals. En: Synder O (ed) Populations of small mammals under natural conditions: 68-75. Special Publications Series 5, Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh, Pennsylvania.

WUNDER BA (1985) Energetics and thermoregulation. En: Tamarin RH (ed) Biology of New World *Microtus*: 812-844. Special Publication 8, American Society of Mammalogists, Lawrence, Kansas.