

Tasa metabólica promedio diaria como predictor del gasto energético de roedores en la naturaleza

Average daily metabolic rate as predictor of energy
expenditure in free-ranging rodents

LUIS EBENSPERGER, FRANCISCO BOZINOVIC y MARIO ROSENMAN

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

RESUMEN

Se evaluó la capacidad predictiva de las estimaciones del gasto energético, obtenidas a partir de mediciones de laboratorio de la tasa metabólica promedio diaria (ADMR) en individuos de ocho especies de roedores silvestres. En general, los valores individuales de ADMR tendieron a ser menores que aquellos predichos por las ecuaciones de Grodzinski & Wunder (1975) y de Nagy (1987). El modelo alométrico obtenido en este trabajo fue: $ADMR (KJ/día) = 8,358 W^{0,496}$, mientras que la ecuación ajustada a tasa metabólica en terreno por especies fue: $ADMR (KJ/día) = 10,683 W^{0,509}$; siendo W el peso corporal en gramos. El análisis de las pendientes e interceptos no mostró diferencias estadísticamente significativas entre estas ecuaciones y la propuesta por Nagy. Tampoco se observaron diferencias cualitativas entre la ecuación obtenida por nosotros y la desarrollada por Grodzinski & Wunder. De estos resultados y del análisis final de los costos requeridos por ambos métodos, recomendamos la utilización de mediciones de laboratorio de ADMR como una alternativa confiable en la estimación de los requerimientos, gastos y presupuestos de energía en roedores de pequeño tamaño.

Palabras claves: Energético, laboratorio, terreno, roedores.

ABSTRACT

The predictive capacity of laboratory measurements of energy expenditure for estimating the average daily metabolic rate (ADMR), was assessed in several individuals of eight wild rodent species. In general, individual ADMR values were lower than those predicted by the allometric ADMR equation of Grodzinski & Wunder (1975), or by the equation of Nagy (1987). The allometric model derived from our measurements was: $ADMR (KJ/day) = 8.358 W^{0.496}$, whereas the equation adjusted to field metabolic rate in our species was: $ADMR (KJ/day) = 10.683 W^{0.509}$; with W being the body weight in grams. Analyses of slopes and intercepts did not show statistical differences between these equations and that reported by Nagy. At the same time, no qualitative differences were found with the equation reported by Grodzinski & Wunder. The agreement of our results with those of other reports and an analysis of cost, enables recommendation of laboratory measurements as a reliable alternative in the assesment of energy requirements, expenditures, and energy budgets in small rodents.

Key words: Energetics, laboratory, field, rodents.

INTRODUCCION

La obtención, uso y asignación diferencial de materia y energía en diversos estados funcionales es dependiente de las variables bióticas y abióticas del ambiente, así como de las características y restricciones estructurales, conductuales y funcionales de los organismos (McNab 1989). Así, por ejemplo, independientemente de la estación del año, en animales endotermos como los pequeños mamíferos, la energía asignada a termorregulación e incorporación del ali-

mento tendría una mayor prioridad que la asignada a otras funciones (Wunder 1978). Un modelo que ilustra lo anterior es el siguiente: $DEB = R + P$; donde DEB representa el presupuesto de energía diario (e.g., Kcal/g día) requerida por un individuo para sus diferentes funciones, y R corresponde a los gastos de mantención, incluidos los costos mínimos (metabolismo basal), costos de termorregulación, de forrajeo, defensa de territorios, etc. La energía remanente que puede ser asignada a crecimiento y/o reproducción está representada por P.

El conocimiento de DEB permite, por una parte, la evaluación de las restricciones energéticas impuestas por el ambiente sobre los individuos o poblaciones (Bozinovic *et al.* 1985, Nagy 1989a). A la inversa, también posibilita estimar las demandas energéticas de éstos sobre el ambiente (Grodzinski *et al.* 1977, Bozinovic & Rosenmann 1988). Nagy (1989a) ha sostenido que para endotermos-homeotermos, R es usualmente igual o levemente inferior a DEB y, por lo tanto, puede dar una buena predicción de los requerimientos energéticos individuales (véase además Trillmich 1986). Una gran serie de métodos han sido propuestos para cuantificar R. En general, es posible clasificar dichos métodos como: i) aquellos que combinan en un modelo matemático observaciones de terreno con mediciones de parámetros fisiológicos en condiciones de laboratorio; ii) aquellos que sólo emplean mediciones de laboratorio; iii) los que utilizan sólo mediciones y observaciones de animales en libertad.

Las mediciones de laboratorio han consistido en la determinación directa del calor emitido por un individuo (i.e., calorimetría directa), o su estimación a través del consumo de oxígeno (i.e., calorimetría indirecta). Estos últimos han sido utilizados con mayor frecuencia debido a su mayor simplicidad de montaje y operación (Grodzinski & Wunder 1975). En general, las observaciones de terreno consisten en la determinación de un presupuesto diario de actividad. Es decir, se cuantifica el tiempo que un individuo dedica (en promedio) a descanso, obtención de alimento o defensa de territorio durante un día. También es frecuente la medición de algunos parámetros ambientales como temperatura o humedad, capaces de modificar el gasto metabólico de los individuos. Este conjunto de información permite la utilización de modelos matemáticos que predicen los requerimientos energéticos individuales bajo determinadas condiciones ambientales (*e.g.*, Wunder 1975).

Por otra parte, Grodzinski & Górecki (1967, citado en French *et al.* 1976) han propuesto la utilización de la tasa metabólica diaria promedio (ADMR) en pequeños mamíferos y valores de R basados en medi-

ciones del consumo de oxígeno durante 24 h (véase Material y Métodos). El ADMR incluye gastos del metabolismo en reposo, efecto calorigénico de la digestión (acción dinámica específica), y parte de los costos de termorregulación y actividad locomotora (Gessaman 1973). Estas mediciones han sido señaladas como las estimaciones (de R) en condiciones de laboratorio de mayor realismo ecológico (Grodzinski & Wunder 1975).

En relación con los métodos basados en mediciones y observaciones de campo, existe una variedad que va desde aquellos que estiman el gasto metabólico a través de la medición de variables fisiológicas (*e.g.*, tasa respiratoria, frecuencia cardíaca) con radiotelemetría, hasta los que utilizan mediciones con isótopos radiactivos. Entre estos últimos, uno de los actualmente más utilizados en vertebrados terrestres es el método del agua doblemente marcada (DLW), introducido por Lifson *et al.* (1955). El metabolismo es estimado a partir de la determinación del CO₂ liberado por el animal obtenido a partir de la tasa de desaparición en la sangre, de los isótopos H-3 y O-18 del agua (Nagy 1989b). La principal ventaja de este método consiste en la simplicidad de las observaciones en terreno; sólo se requiere de la captura, liberación y una posterior recaptura (luego de un cierto tiempo) de los individuos. Todos los análisis posteriores se realizan en laboratorio y no requieren de la presencia de los animales. Utilizando este método, la estimación de R obtenida incluye a todas las actividades rutinarias en el ambiente natural. Lo anterior sugiere un mayor realismo de los eventos que determinan el gasto de energía en la naturaleza utilizando DLW, que las estimaciones basadas en ADMR. Sin embargo, el primero resulta extremadamente más costoso, pues requiere de instrumental disponible sólo en contados centros de investigación en el mundo y de la recaptura de los animales marcados (Nagy 1989b y Discusión).

Dado el interés que actualmente poseen los estudios de uso de energía a nivel individual, poblacional y comunitario en la comprensión de algunos procesos generales que determinan la abundancia, distribución y diversidad de especies (*e.g.*, Brown & Mau-

rer 1987), así como de las relaciones organismo-medio, parece conveniente comparar y evaluar la bondad de las ecuaciones alométricas más relevantes. Es decir, estimar la magnitud de las posibles diferencias entre las estimaciones obtenidas por distintos métodos.

El objetivo de este estudio está orientado a realizar una comparación entre estimaciones del gasto metabólico obtenidas mediante la medición en laboratorio de ADMR, y aquellas predichas por ecuaciones alométricas generadas con mediciones de DLW para roedores en la naturaleza (FMR).

MATERIALES Y MÉTODOS

Energética

Individuos de diferentes especies fueron capturados con trampas Sherman en distintas localidades y ambientes (véase más adelante). Los animales fueron transportados al laboratorio, donde fueron mantenidos con agua y alimento *ad lib.* y fotoperíodo natural. Para cada individuo se procedió a realizar mediciones de consumo de oxígeno en forma continuada durante 24 h siguiendo la metodología de Grodzinski & Wunder (1975). Para ello se utilizó un respirómetro automático de circuito cerrado basado en un modelo modificado de Morrison (1951). Los animales fueron introducidos en una cámara metabólica de metal, cuyas dimensiones (18 x 18 x 37 cm) permitieron un libre desplazamiento de éstos. Con propósitos comparativos, la temperatura fue mantenida constante a 20°C durante todo el período de registro (véase además French *et al.* 1976), siendo el fotoperíodo LD: 10,5:13,5. Durante las mediciones los animales se mantuvieron con alimento fresco *ad lib.* (zanahorias) y material para la construcción de nidos (hierbas secas). Previo a cada medición, los animales fueron aclimatados por 24 h a condiciones similares a las experimentales (i.e., espacio, alimento y material para fabricación de nidos).

Los valores de ADMR (ml O₂/g h) fueron obtenidos a partir del promedio de los registros de consumo de oxígeno durante 24 h. El número de registros por individuo

varió entre 26 (en ejemplares de menor peso) y 89 (en individuos de mayor peso). Posteriormente, los valores se ajustaron a un modelo de regresión potencial. Ello permitió una comparación cualitativa con la ecuación para roedores dada por Grodzinski & Wunder (1975):

$$\text{ADMR} = 19,94 W^{-0,5} \quad (1)$$

(donde ADMR en ml O₂/g h, y W = peso corporal en g), y una comparación estadística con la ecuación alométrica para roedores proporcionada por Nagy (1987):

$$\text{FMR} = 10,50 W^{0,507} \quad (2)$$

donde FMR es la tasa metabólica de terreno (KJ/día) y W en g. Para el análisis de las pendientes se utilizó una prueba de ANCOVA para dos pendientes transformadas a las unidades de la ecuación 2, mientras que los interceptos fueron docimados mediante una prueba t de Student. Los valores se muestran como medias aritméticas ± 1 DE.

Animales

Se utilizaron como modelo algunas de las especies de roedores más comunes de Chile, ellas fueron: *Abrothrix andinus* (Philippi 1858), capturado en la localidad andina de Farellones (33°20'S, 70°19'W) a una altura de 2.300 m s.n.m. (n = 1); *Abrothrix lanosus* (Thomas 1897), capturados en la Estancia Russfin (53°45'S, 69°07'W), Tierra del Fuego (n = 3); *Abrothrix longipilis* (Waterhouse 1837) (n = 1), *A. olivaceus* (Waterhouse 1837) (n = 2) y *Oryzomys longicaudatus* (Bennett 1832) (n = 1), todos capturados en la localidad de El Pangue (33°15'S, 71°12'W) a una altura de 600 m s.n.m., en Chile central; *Octodon degus* (Molina 1782) (n = 3), capturados en Quebrada de La Plata (33°29'S, 70°54'W) a 900 m s.n.m., en Chile central; *Octodon* sp. (n = 3), capturados a una altura de 3.000 m s.n.m. en la localidad andina de Los Molles (30°43'S, 70°33'W); y *Phyllotis xanthopygus* ssp. (Waterhouse 1837) (n = 3), capturados en la localidad desértica de Quebrada Los Amarillos (28°42'S, 70°11'W), a una altura de 2.700 m s.n.m.

RESULTADOS Y DISCUSION

En la Tabla 1 se muestran los valores individuales de ADMR obtenidos. De igual modo, se incluyen los valores de R predichos por las ecuaciones (1) y (2). Los valores observados tienden a ser menores en relación a los esperados. Las diferencias fueron mayores en comparación a los valores generados por la ecuación (2), (véanse diferencias porcentuales en paréntesis, Tabla 1).

La Fig. 1 muestra la relación observada entre el gasto metabólico y el peso corporal de los individuos. La ecuación alométrica transformada en unidades de gasto energético diario (KJ/día) fue la siguiente:

$$\text{ADMR (KJ/día)} = (8,358 \pm 1,238) W^{0,496 \pm 0,050} \quad (3)$$

$n = 17$, $r = 0,930$, $P \ll 0,001$; mientras que la ecuación obtenida luego de considerar los promedios por especies es:

$$\text{ADMR (KJ/día)} = (8,026 \pm 1,272) W^{0,509 \pm 0,059} \quad (4)$$

$n = 8$, $r = 0,962$, $P \ll 0,001$.

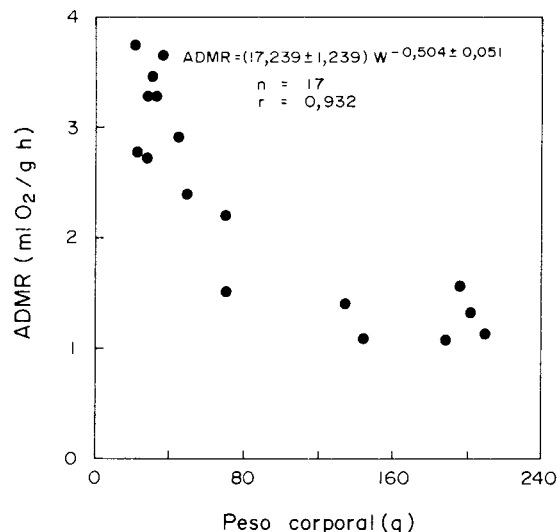


Fig. 1. Relación entre la tasa metabólica promedio diaria (ADMR) y el peso corporal (W) en ocho especies de roedores. Cada punto representa un individuo. Se indica la ecuación que representa la curva.

Relationship between average daily metabolic rate (ADMR) and body weight (W) in eight species of rodents. Each point represents one individual. The equation that fits the curve is indicated.

TABLA 1

Valores de la tasa metabólica promedio diaria (ADMR obs) medidos en roedores de Chile. Se muestran los valores predichos por la ecuación de Grodzinski & Wunder (ADMR esp, ec. 1) y de Nagy (FMR, ec. 2). Los valores de ADMR obs se muestran como promedio \pm una desviación estándar. Los valores en paréntesis son porcentajes de desviación, y fueron calculados como: (valor predicho - valor observado) / valor esperado. Clave de especies: Aan = *Abrothrix andinus*, Ala = *A. lanosus*, Alo = *A. longipilis*, Aol = *A. olivaceus*, Ode = *Octodon degus*, Osp = *Octodon sp.*, Olo = *Oryzomys longicaudatus*, Pxa = *Phyllotis xanthopygus ssp.*

Values of average daily metabolic rate (ADMR obs) measured in Chilean rodents. Values predicted by the equation of Grodzinski & Wunder (ADMR esp, eq. 1) and by the equation of Nagy (FMR, eq. 2) are shown. ADMR obs values are shown as mean \pm one standard deviation. ADMR obs values are shown as mean \pm one standard deviation. Values in parentheses are percentages of deviation, and were calculated as: (predicted - observed value) / predicted value. Species key: Aan = *Abrothrix andinus*, Ala = *A. lanosus*, Alo = *A. longipilis*, Aol = *A. olivaceus*, Ode = *Octodon degus*, Osp = *Octodon sp.*, Olo = *Oryzomys longicaudatus*, Pxa = *Phyllotis xanthopygus ssp.*

Especie	Peso* (g)	ADMR obs# (KJ/día)	ADMR esp (KJ/día)	FMR (KJ/día)
Aan	29,1	46,4 \pm 9,2	52,1 (10,9)	58,0 (20,0)
Ala	25,2	40,7 \pm 7,6	48,5 (16,1)	53,9 (24,5)
Alo	49,5	57,2 \pm 8,4	68,0 (15,8)	75,9 (24,6)
Aol	35,2	59,4 \pm 11,3	57,4 (3,5)	63,9 (7,0)
Ode	202,7	131,9 \pm 26,6	137,6 (4,1)	155,2 (15,0)
Osp	167,1	87,9 \pm 17,8	125,0 (29,7)	140,7 (37,5)
Olo	27,80	36,8 \pm 9,2	50,9 (27,7)	56,6 (34,9)
Pxa	61,7	62,5 \pm 20,4	75,9 (17,7)	84,9 (26,4)

* Valor calculado como el promedio de los pesos antes y después de la medición de ADMR.

Para la transformación de los valores de ADMR medidos (en ml O₂/g h) a unidades de KJ se usó la equivalencia: 1 ml O₂ = 0,0202 KJ (Pitts & Sissom 1979).

* Value calculated as body weight averaged before and after ADMR measurements.

For transformations of ADMR values (in ml O₂/g h) to KJ units, the equivalence 1 ml O₂ = 0.0202 KJ was used (Pitts & Sissom 1979).

El análisis de pendientes no mostró diferencias significativas entre los exponentes de las ecuaciones (2) y (3) ($t = 0,016$, g.l. = 46, $P \gg 0,50$), o entre las ecuaciones (2) y (4) ($t = 0,002$, g.l. = 37, $P \gg 0,50$); tampoco entre los interceptos de las ecuaciones (2) y (3) ($t = 0,395$, g.l. = 48, $P > 0,69$), y de las ecuaciones (2) y (4) ($t = 0,692$, g.l. = 39, $P > 0,49$). El análisis muestra que no existen diferencias estadísticas entre la ecuación alométrica propuesta por Nagy (1987), construida con mediciones de DLW, y la obtenida en este estudio a partir de mediciones de ADMR (en forma individual o por especie).

En relación con los diversos métodos existentes para estimar el gasto energético diario de animales endotermos, McNab (1989) sostiene que estudios basados en mediciones de laboratorio no deben utilizarse directamente en la estimación del gasto energético total y en su extrapolación a condiciones naturales, debido a que las características físicas de la cámara experimental de laboratorio y el comportamiento de animales confinados no son las mismas de animales en condiciones naturales. Por lo tanto, se ha sugerido la utilización de DLW como la medición ecológicamente más realista del gasto energético diario en condiciones naturales.

Los resultados obtenidos en este estudio muestran que los valores individuales de R estimados a partir de mediciones de ADMR, son algo menores que los valores predichos por la ecuación alométrica de Nagy (1987). Sin embargo, no existen diferencias entre esta última y la ecuación alométrica general obtenida en este estudio. Una mejor aproximación a la predicción del gasto de energía en terreno se logra con un factor de corrección promedio (k) derivado de la razón entre los valores predichos por las relaciones de Grodzinski & Wunder (1975) para ADMR, de Nagy (1987) para FMR y los valores de ADMR por especie obtenidos en este trabajo (Tabla 1). Luego, k para ADMR predicho/ADMR observado = $1,190 \pm 0,154$, quedando la ecuación corregida como:

$$\text{ADMR (KJ/día)} = 8,026 (1,190) W^{0,509} = 9,551 W^{0,509} \quad (5)$$

mientras k para FMR predicho/ADMR observado = $1,331 \pm 0,175$, siendo la ecuación corregida:

$$\text{ADMR (KJ/día)} = 8,026 (1,331) W^{0,509} = 10,683 W^{0,509} \quad (6)$$

De este modo, y a pesar que las comparaciones entre ambos métodos no han sido directas, los resultados obtenidos sugieren que para roedores de pequeño tamaño, las mediciones de ADMR son una buena estimación del gasto energético diario en condiciones naturales (véase comparación entre ADMR corregido y FMR en Fig. 2).

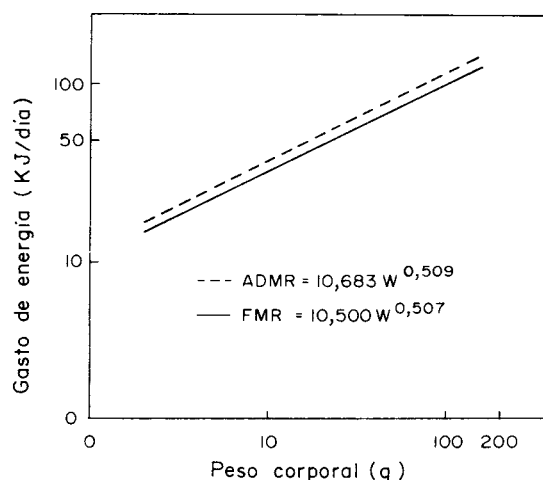


Fig. 2. Relación doble logarítmica entre gasto de energía y peso corporal. La línea continua representa la ecuación de Nagy (1987) para FMR y la línea segmentada la ecuación ADMR corregida obtenida en este trabajo.

Double logarithmic relationship between energy expenditure and body weight. Continuous line represents Nagy (1987) equation for FMR, segmented line represents the corrected ADMR equation reported in this paper.

Por otra parte (y como fue anticipado), la principal desventaja en la utilización del método DLW consiste en los costos involucrados. Para individuos del tamaño de un roedor (20-200 g), el empleo de DLW requiere de inversiones fungibles por cada ejemplar de más de 10 veces las requeridas por las estimaciones de ADMR. Por lo tanto, junto a los resultados anteriores, un criterio de costos apoya la preferencia por la utilización de mediciones de ADMR dado que se obtiene una precisión similar a FMR, pero con costos considerablemente menores. A pesar de lo anterior, el uso combinado de técnicas de laboratorio y mediciones de campo son altamente recomendadas.

A la luz de los resultados obtenidos independientemente del bajo número muestral y de los análisis de costos mostrados, concluimos que el método de medición de tasa metabólica promedio diaria en condiciones de laboratorio resulta mucho más práctico y de exactitud semejante a las determinaciones de gasto de energía en terreno.

Por otra parte, si las mediciones directas no son factibles de ser realizadas, proponemos que la ecuación (6) u otra de las aquí señaladas pueden ser usadas para predicciones de los costos diarios de mantención (R) de pequeños roedores y probablemente de pequeños mamíferos, pero en individuos con un tamaño corporal no superior ni inferior al de los animales utilizados en este trabajo. Al mismo tiempo, esta ecuación puede ser útil en la búsqueda de desviaciones del patrón general de gasto de energía en función del valor esperado para el tamaño corporal. Estas variaciones residuales o señales secundarias podrían entregar información respecto de restricciones energéticas en pequeños mamíferos con diferentes modos de vida, dietas y distribución geográfica. Si bien este estudio se realizó sólo con especies de hábitos cursoriales, para los estudios de gasto de energía diaria en especies con modos de vida diferentes, las mediciones de ADMR deberían implementarse con modificaciones experimentales que se asemejen lo más posible al ambiente natural de la especie problema (véase Vleck 1979 para un ejemplo de medición de tasa metabólica en un mamífero fosorial). Por último, este método puede ser adecuado para estudios de, por ejemplo, presupuestos de materia/energía, energética poblacional, aspectos energéticos de interacciones tróficas y otras características individuales relacionadas con los requerimientos energéticos de micromamíferos. Es decir, permite su aplicación en estudios de fisiología ecológica, ecología de poblaciones, de comunidades y conservación biológica (Peters 1983, Calder 1984, Nagy 1989b).

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a A. Cortés por facilitarnos algunos ejemplares de *Octodon* sp. y a los revisores LC Contreras y BK

McNab por la lectura crítica del manuscrito. Financiado por los proyectos FONDECYT 0813 a FB y DTI N-2594 a MR. Este trabajo fue realizado durante los estudios de postgrado de L. Ebensperger.

LITERATURA CITADA

- BOZINOVIC F & M ROSENMAN (1988) Energetics and food requirements of the female snake *Phyllorhynchus chamissonis* during the breeding season. *Oecologia* 75: 282-284.
- BOZINOVIC F, LC CONTRERAS, M ROSENMAN & JC TORRES-MURA (1985) Bioenergética de *Myotis chiloensis* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Revista Chilena de Historia Natural* 58: 39-45.
- BROWN JH & BA MAURER (1987) Evolution of species assemblages: effects of energetic constraints and species dynamics on the diversification of the North American avifauna. *American Naturalist* 130: 1-17.
- CALDER WA III (1984) Size, function and life history. Harvard University Press, Massachusetts.
- FRENCH NR, WE GRANT, W GRODZINSKI & DM SWIFT (1976) Small mammal energetics in grassland ecosystems. *Ecological Monographs* 46: 201-220.
- GESSAMAN JA (1973) Ecological energetics of homeotherms: A view compatible with ecological modeling. *Monographs Series* 20. Utah State University Press, Logan, Utah.
- GRODZINSKI W & BA WUNDER (1975) Ecological energetics of small mammals. In: Golley FB, K Petrusiewicz & L Ryszkowski (eds) *Small mammals: their productivity and population dynamics*. Cambridge University Press, London: 173-204.
- GRODZINSKI W, M MAKOMASKA, R TERTIL & J WEINER (1977) Bioenergetics and total impact of vole populations. *Oikos* 29: 494-510.
- LIFSON N, GB GORDON & R McCLINTOCK (1955) Measurement of total carbon dioxide production by means of D₃ O₁₈. *Journal of Applied Physiology* 7: 704-710.
- McNAB BK (1989) Laboratory and field studies of the energy expenditure of endotherms: A comparison. *Trends in Ecology and Evolution* 4: 111-112.
- MORRISON PR (1951) An automatic manometric respirometer. *Review of Scientific Instruments* 2: 264-267.
- NAGY KA (1987) Field metabolic rate and food requirement scaling in mammals and birds. *Ecological Monographs* 57: 111-128.
- NAGY KA (1989a) Field bioenergetics: Accuracy of models and methods. *Physiological Zoology* 62: 237-252.
- NAGY KA (1989b) Doubly-labeled water studies of vertebrate physiological ecology. In: Rundel PW, JR Ehleringer & KA Nagy (eds) *Stable Isotopes in Ecological Research*. Springer-Verlag, New York. *Ecological Studies* 68: 270-287.
- PETERS RH (1983) The ecological implications of body size. Cambridge University Press, Cambridge, England.
- PITTS DR & LE SISSOM (1979) Teoría y problemas de transferencia de calor. Editorial McGraw-Hill Latinoamericana, S.A., Bogotá, Colombia.
- TRILLMICH F (1986) Are endotherms emancipated? Some considerations on the cost of reproduction. *Oecologia* 69: 631-633.

- VLECK D (1979) The energy cost of burrowing by the pocket gopher *Thomomys bottae*. *Physiological Zoology* 52: 122-136.
- WUNDER BA (1975) A model for estimating metabolic rate of active or resting mammals. *Journal of Theoretical Biology* 49: 345-354.
- WUNDER BA (1978) Implications of a conceptual model for the allocation of energy resources by small mammals. In: Snyder O (ed) *Populations of small mammals under natural conditions*. Pymatuning Laboratory of Ecology. University of Pittsburgh. Special Publication Series 5: 68-75.