

ACTIVIDAD NOCTURNA Y VISIÓN EN AVES PLAYERAS DE LA REGIÓN NEOTROPICAL

Raymond McNeil¹, Luz Marina Rojas², Gedio Marín², & Yleana María Ramírez Figueroa²

¹Département de Sciences biologiques, Université de Montréal, Montréal, Québec, Canada
H3C 3J7. E-mail: Raymond.McNeil@umontreal.ca

²Instituto de Investigaciones en Biomedicina y Ciencias Aplicadas, Universidad de Oriente,
Cumaná, Sucre, Venezuela.

Abstract. – Nocturnal activity and vision in Neotropical shorebirds. – Most shorebird species which breed or overwinter in the Neotropical region are known to forage both during nighttime and daytime. Some species forage exclusively with the same feeding strategy, both at night and during daytime, i.e., visual pecking (e.g., *Charadrius wilsonia*) or tactile searching (probing and/or sweeping, e.g., *Limnodromus griseus*). Conversely, other species (e.g., *Tringa* or *Catoptrophorus* species) are visual peckers during daylight but, depending on light conditions, switch to tactile feeding at night. It can be expected that species which switch from visual feeding during daytime to tactile foraging at night have a poor night vision capability compared to species which are always sight foragers, irrespective of the time of the day. This issue was examined in this study by comparing the retinal structures and ERGs (electroretinograms) of different shorebird species. ERGs were obtained at different light intensities and the retinas were subsequently processed for histological observations. All species are characterized by their photoreceptor ratios, photoreceptor densities, and the length of their external rod segments, parameters which vary as a function of nighttime foraging strategies, and to a certain extent by their ERG responses.

Resumen. – La mayoría de las aves playeras que anidan o pasan el invierno boreal en la región Neotropical se caracterizan por alimentarse tanto de noche como de día, atrapando sus presas con la misma estrategia, i.e., son cazadores visuales (e.g., *Charadrius wilsonia*) o táctiles (*Limnodromus griseus*). Otras, en cambio, e.g., las especies de los géneros *Tringa* y *Catoptrophorus*, son cazadores visuales durante el día, pero de noche, de acuerdo con la cantidad de luz ambiental, eligen una estrategia táctil. Se pudiera pensar que los miembros de los dos últimos géneros, comparados a especies que cazan sus presas visualmente en todas circunstancias, tienen una capacidad de visión nocturna menor. Esta hipótesis fue comprobada al comparar la estructura retiniana y los electroretinogramas (ERGs) de algunas especies de aves playeras. Los ERGs fueron obtenidos a diferentes intensidades de luz y luego las retinas fueron procesadas para observaciones histológicas. Las especies se caracterizan por la densidad de sus fotorreceptores, la proporción de sus bastones y conos, y la longitud de los segmentos externos de sus bastones, parámetros que varían en función de sus estrategias alimentarias, y hasta un cierto punto por sus ERGs. Aceptado el 15 de Diciembre de 2003.

Key words: Shorebirds, nocturnal vision, retina, rod, cone, electroretinogram, feeding strategies.

INTRODUCCIÓN

La mayoría de las aves playeras (Burhinidae, Charadriidae, Scolopacidae, etc.) se caracterizan por alimentarse tanto de noche como de

día (ver McNeil *et al.* 1992, McNeil & Rodríguez S. 1996). Es el caso en particular de la mayoría de las especies de los géneros *Burhinus* (Burhinidae), *Pluvialis*, *Charadrius* y *Vanellus* (Charadriidae), *Himantopus* (Recurvirostri-

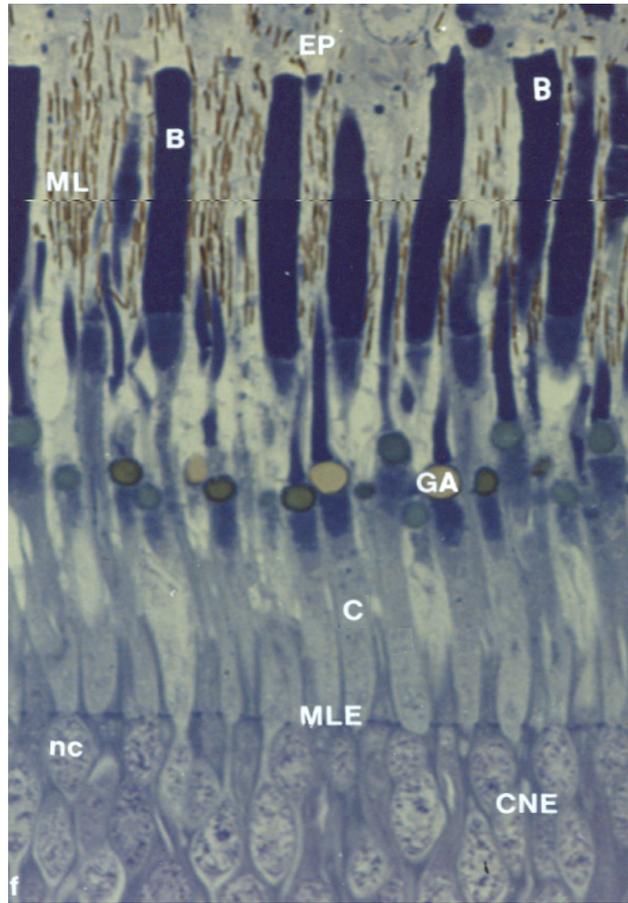


FIG. 1. Corte transversal de la retina de *Tringa melanoleuca* donde se puede ver detalles de la capa de los fotorreceptores. Nomenclatura: B= bastones, C = conos, CNE = capa nuclear externa, EP = epitelio pigmentario, GA = gota de aceite en un cono, ML = gránulos de melanina, MLE = membrana limitante externa, nc = núcleo de un cono. Adaptado de Rojas de Azuaje (1991).

dae), y *Gallinago*, *Limnodromus*, *Numenius*, *Tringa*, *Catoptrophorus*, y *Calidris* (Scolopacidae), los cuales anidan o pasan el invierno boreal en la región Neotropical (ver McNeil *et al.* 1992, Rodríguez S. 1996). Especies tales como *Burhinus bistriatus* (todo el año) y *Charadrius wilsonia* (fuera de su época de reproducción) se alimentan sólo durante el crepúsculo o de noche (Morrier & McNeil 1991).

Las aves playeras muestran dos estrategias de alimentación básicas: la búsqueda visual de

presas o indicaciones de su presencia en la superficie del substrato, y la búsqueda táctil (ver Schneider 1983, McNeil *et al.* 1992). Ciertas especies utilizan la misma técnica tanto de noche como de día, aun en las noches sin luna, por ejemplo el picoteo visual en los géneros *Charadrius* y *Pluvialis*, y el sondeo táctil del substrato en *Limnodromus* (Robert & McNeil 1989, McNeil *et al.* 1992). Otras cambian sus estrategias, de acuerdo a las condiciones del hábitat donde se alimentan (Robert &

McNeil 1989). Así, *Himantopus mexicanus* se alimenta visualmente tanto de noche como de día, pero se vuelve cazador táctil cuando el agua es muy turbia o tiene su superficie fuertemente agitada por el viento (Robert & McNeil 1989). Especies del género *Tringa* cambian de estrategia entre el día y la noche, i.e., abandonan la estrategia visual y vuelven táctiles de noche (Robert & McNeil 1989). Por su parte, *Catoptrophorus semipalmatus* se alimenta visualmente en su territorio de alimentación cuando hay presencia de claridad lunar, pero se vuelve cazador táctil en ausencia de ésta (McNeil & Rompré 1995). Se puede pensar que los miembros de los dos últimos géneros, comparados con especies que cazan sus presas visualmente en cualquier circunstancia, tienen una capacidad de visión nocturna menor. Esta hipótesis fue comprobada al comparar la estructura retiniana y los electroretinogramas (ERGs), en condiciones escotópicas y fotópicas, de algunas especies de aves playeras.

La visión juega un papel en todos los casos cuando las aves deben volar de noche para desplazarse de un sitio de alimentación a otro, o de un sitio de alimentación al nido o a un sitio de descanso. Para tales vuelos, se debe pensar que tienen una capacidad de visión nocturna apropiada.

Muchas especies activas de noche, y en particular las aves playeras que se alimentan visualmente de noche, tienen ojos proporcionalmente más grandes que las especies activas sólo de día (McNeil *et al.* 1992, McNeil & Rodríguez 1996, Thomas *et al.* 2004). Ojos grandes, comparados con ojos más pequeños, se traducen en mayor apertura pupilar y mayor habilidad para captar la luz de baja intensidad.

Los fotorreceptores en la retina de los vertebrados son los bastones y los conos (ver Tansley & Erichsen 1985) (Fig. 1). Las aves nocturnas tienen una predominancia de bastones mientras que en aves diurnas dominan

los conos. Los bastones están asociados con la visión nocturna; los conos, en cambio, están asociados con una buena agudeza visual y la visión de los colores durante el día (ver Tansley & Erichsen 1985). En consecuencia, la sensibilidad visual a bajas intensidades puede mejorarse aumentando el diámetro de la pupila; por su lado, la sensibilidad retiniana en presencia de poca luz puede aumentar con el incremento de la longitud (Rojas de Aguaje 1991, Rojas *et al.* 1999a, 1999b; ver también Thomas *et al.* 2002) y del número de los bastones. La proporción de bastones/conos puede ser indicadora de la capacidad de visión de las especies. Los ERGs, por su parte, suministran cierta información adicional complementaria (ver Rojas *et al.* 1997, 1999a, 1999b). Los ERGs representan la respuesta de la retina, particularmente de los fotorreceptores, tras la recepción de un estímulo luminoso. Comprenden una onda a negativa, producida por los fotorreceptores, y una onda b positiva que tiene su origen en la capa nuclear interna. La amplitud de estas ondas varía de acuerdo a la intensidad del estímulo luminoso (ver Rojas *et al.* 1997, 1999a, 1999b).

Los principales objetivos de nuestros estudios en los últimos 10 años tuvieron que ver con la posibilidad de correlacionar las estrategias y los periodos de alimentación de aves playeras y otras aves acuáticas con la estructura y la función de sus retinas. Hemos planteado las siguientes hipótesis: 1) los cazadores visuales que se alimentan principalmente de noche tienen una mayor proporción de bastones:conos y segmentos externos de sus bastones más largos que las especies que se alimentan sólo de día; y 2) tomando en cuenta que las estrategias alimentarias de ciertas especies cambian de acuerdo a las condiciones de iluminación, las especies que cazan visualmente todo el tiempo tienen una mejor capacidad de visión nocturna que las especies que cazan siempre por tacto o abandonan la estrategia visual en noches sin luna. El objetivo de

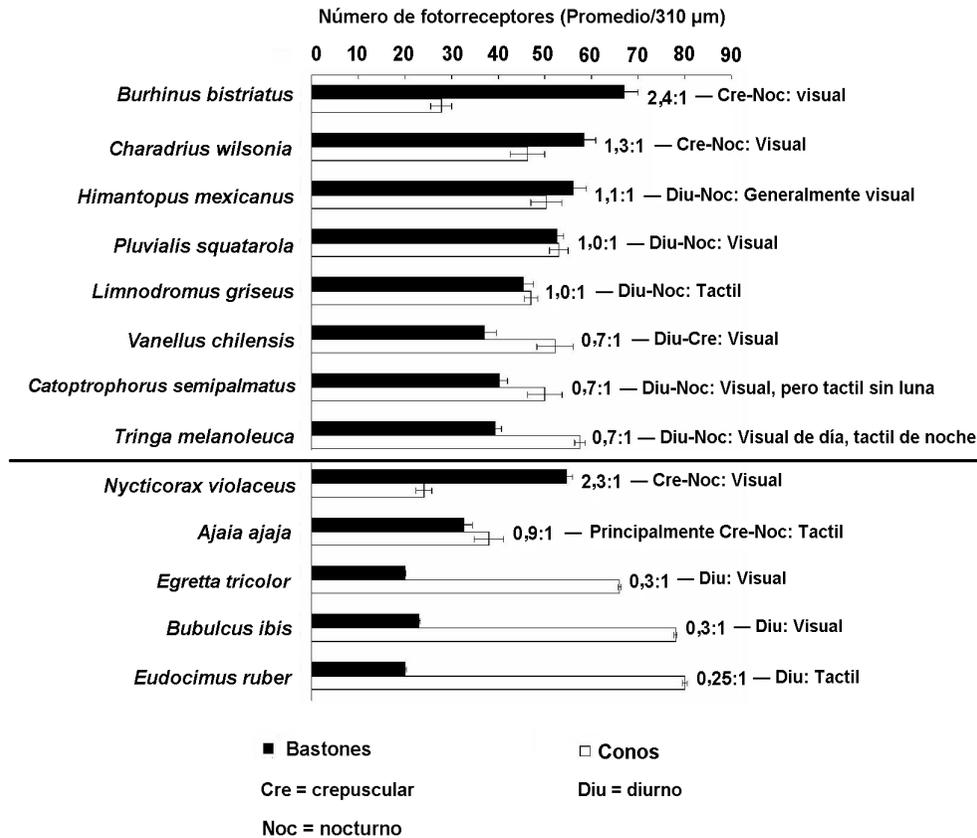


FIG. 2. Cantidades promedio de bastones y conos (\pm intervalos de confianza de 95%) y proporción de bastones:conos en diferentes especies de aves playeras, comparadas con las de Ciconiiformes. El número de individuos corresponde a cuatro para cada especie, excepto en el caso de *Pluvialis squatarola* y *Tringa melanoleuca*, para los cuales el número de individuos es igual a uno. Para *Burhinus bistriatus* y *Vanellus chilensis*, los fotorreceptores fueron contados sólo en el sector central de la retina. Datos de Rojas *et al.* (1999a, 1999b, ined.).

este documento es presentar una síntesis de nuestros principales resultados y conclusiones sobre aves playeras de la región Neotropical.

MÉTODOS

Las especies de aves playeras fueron seleccionadas de acuerdo a criterios comportamentales (Fig. 2). Todas son cazadores tanto de noche como de día. Sin embargo, *C. wilsonia*, cazador de día y de noche en época de repro-

ducción, se alimenta sólo de noche fuera de la estación de crianza. La especie *Limnodromus griseus* es generalmente cazador táctil. Cinco (*B. bistriatus*, *C. wilsonia*, *H. mexicanus*, *Pluvialis squatarola*, *Vanellus chilensis*) son generalmente cazadores visuales, y dos visuales de día adoptan estrategias táctiles de noche (*Tringa melanoleuca*) o en noches sin luna (*C. semipalmatus*).

Los ERGs fueron obtenidos en condiciones escotópicas, después de un periodo

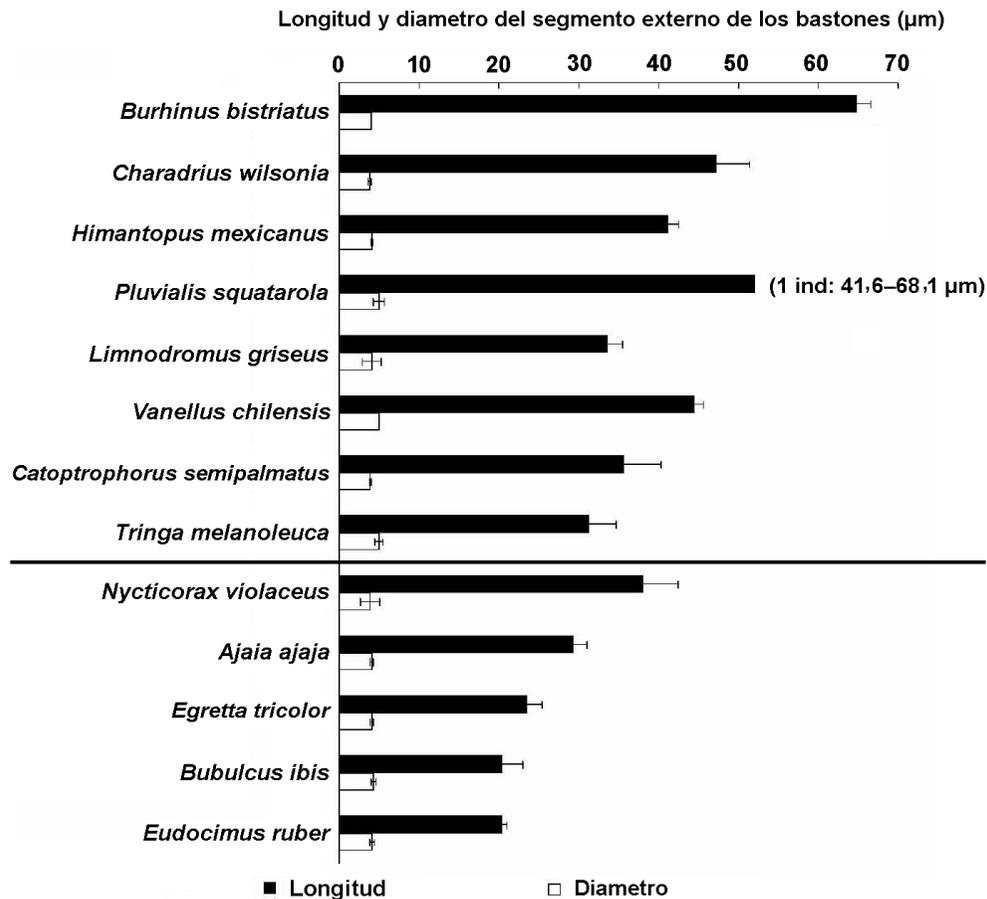


FIG. 3. Longitud y diámetro (promedios \pm intervalos de confianza de 95%) del segmento externo de los bastones en diferentes especies de aves playeras, comparadas con las especies de Ciconiiformes. El número de individuos corresponde a cuatro para cada especie, excepto en el caso de *Pluvialis squatarola* y *Tringa melanoleuca*, para los cuales el número de individuos es igual a uno. Para *Burhinus bistriatus* y *Vanellus chilensis*, los segmentos fueron medidos sólo en el sector central de la retina. Datos de Rojas *et al.* (1999a, 1999b, ined.).

de adaptación de 4 h en la oscuridad, con “flashes” de luz de intensidad creciente, i.e., desde $-4,8$ hasta 0 unidades logarítmicas de atenuación, con intensidad máxima de $3,31 \text{ cd}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{sec}^{-1}$. Luego, después de un corto periodo en presencia de luz, los ERGs fueron obtenidos en condiciones fotópicas con “flashes” de luz de intensidad decreciente. Para una descripción más detallada de

la metodología, ver Rojas *et al.* (1997, 1999a, 1999b).

Una vez obtenidos los ERGs, cuatro individuos de cada especie fueron sacrificados y utilizados para el análisis histológico de retinas. Los otros fueron devueltos a su hábitat original. Trabajando con el ojo en el fijador (glutaraldehído), se desechó la copa anterior, y la retina, aún adherida a la coroides, fue divi-

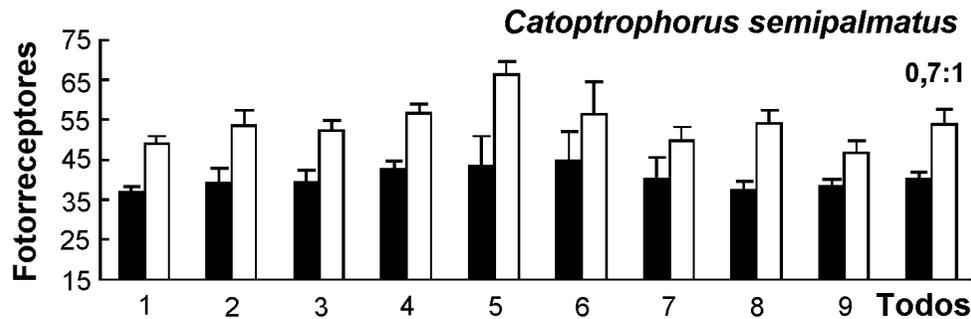


FIG. 4. Densidad relativa (promedio/310 $\mu\text{m} \pm$ intervalos de confianza de 95%) de los bastones y conos de *Catoptrophorus semipalmatus*, en cada uno de los nueve sectores de la retina. Los valores por encima de la columna de "Todos" representa la proporción de bastones:conos en la retina global. Adaptado de Rojas *et al.* (1999a).

didada en nueve sectores, usando el pecten como punto de referencia. Para más detalles acerca de los sectores de la retina y de las técnicas histológicas, ver Rojas *et al.* (1997, 1999a, 1999b). Para dos especies, *T. melanoleuca* y *P. squatarola*, disponemos sólo de datos histológicos. El número de bastones y conos fue contado en campos anchos de 310 μm . Además, se tomaron medidas de la longitud y diámetro de los segmentos externos de los fotorreceptores, y del grosor de las diferentes capas de la retina, pero no se incluyen los resultados en el presente documento (ver Rojas *et al.* 1999a, 1999b).

Con fines de comparación, presentamos igualmente datos que se refieren a unas especies de Ciconiiformes.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Histología. La densidad de los fotorreceptores varía entre las especies de acuerdo a su período de actividad y a sus estrategias de alimentación. En la Figura 2, las especies de aves playeras han sido ordenadas de las más crepusculares-nocturnas, con estrategias de alimentación visual, hacia las diurnas-nocturnas con cambio de estrategia alimentaria, de visual de día a táctil de noche. Así, desde *B.*

bistriatus hacia *T. melanoleuca*, se observa una reducción gradual de la cantidad de bastones y una reducción de la proporción bastones:conos. Esta proporción decrece, no tanto debido a un aumento en la densidad de los conos, sino debido a la reducción del número de bastones. En cambio, en los Ciconiiformes, se observa la misma variación en la densidad de los bastones, pero la proporción bastones:conos desde *Nycticorax* (2,4:1) hacia *Endocimus* (0,25:1) se debe tanto a la reducción del número de bastones como al aumento de los conos.

En la Figura 3, se ilustran las variaciones en la longitud y el diámetro de los segmentos externos de los bastones. Las especies de aves playeras, ordenadas de la misma manera que en la Figura 2, muestran la misma tendencia, en cuanto a la longitud de los segmentos externos de los bastones, al reducirse desde *B. bistriatus* hacia *T. melanoleuca*. Lo mismo se comprueba en los Ciconiiformes. En cambio, no se observa ninguna tendencia clara en cuanto a la variación interespecífica del diámetro de los bastones.

En general, la densidad de bastones es más alta en aves playeras que en Ciconiiformes (Fig. 2), excepto en *Nycticorax*. De igual modo, la predominancia de conos sobre bas-

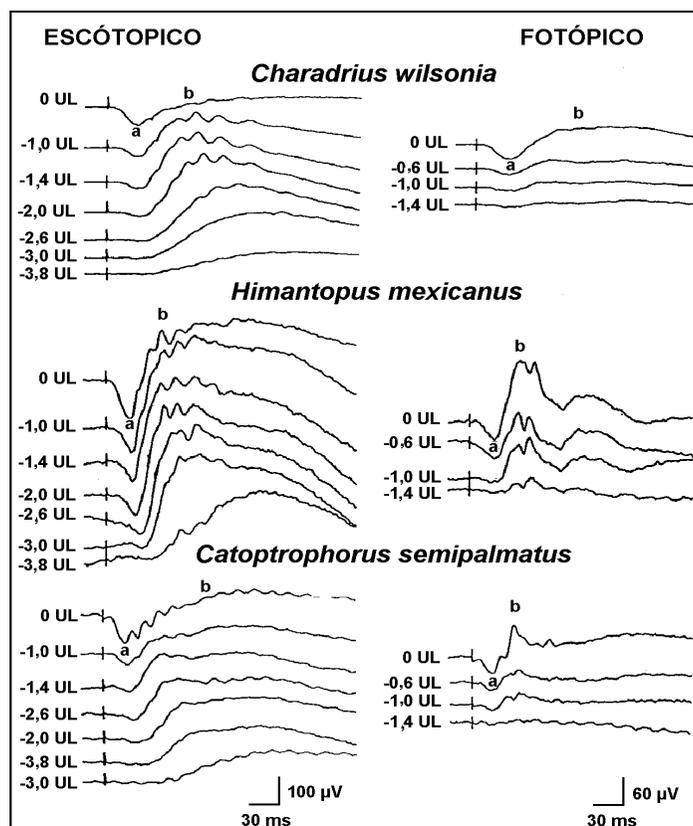


FIG. 5. ERGs representivos de aves playeras obtenidos bajo condiciones escotópicas y fotópicas. Nomenclatura: a = culminación de la onda a; b = culminación de la onda b. Los valores en la parte izquierda de la gráfica representan las diferentes intensidades de luz en unidades logarítmicas. Adaptado a partir de Rojas *et al.* (1999a).

tones es mayor en los Ciconiiformes activos únicamente de día (*Bubulcus*, *Egretta*, *Eudocimus*).

En todas las especies de aves playeras estudiadas, pero particularmente en *C. semipalmatus*, los conos son o tienden a ser más numerosos en el sector central (sector 5) de la retina (Fig. 4) (Rojas *et al.* 1999a). La misma tendencia se observa para los bastones en todas las especies de aves playeras estudiadas, aunque de manera menos evidente para *C. semipalmatus*. Una mayor densidad de fotorreceptores, particularmente de conos, en el sec-

tor central de la retina, hecho que se combina usualmente con una mayor densidad de células ganglionares y de un mayor grosor de la capa plexiforme externa (donde los axones de los fotorreceptores hacen sinapsis), favorece una mayor capacidad visual para discriminar detalles (Dowling 1987), especialmente en las especies que capturan sus presas una por una con estrategia visual (Rojas *et al.* 1999a, 1999b).

Electrofisiología. Los ERGs escotópicos y fotópicos de las aves playeras estudiadas difieren

TABLA 1. Amplitud máxima (V_{\max}) de las ondas a y b, escotópicas y fotópicas, de aves playeras, comparadas con las de Ciconiformes. El número de individuos corresponde a cuatro para cada especie, excepto para *Burbinus bistratus* y *Vanellus chilensis*, para los cuales el número de individuos es igual a uno. Datos de Rojas *et al.* (1999a, 1999b, ined).

	Onda b escotópica	Onda a escotópica	Onda b fotópica	Onda a fotópica
Aves playeras				
<i>Burbinus bistratus</i>	460 ± 64	120	96	30
<i>Charadrius wilsonia</i>	228 ± 50	72 ± 18	65 ± 35	30 ± 10
<i>Himantopus mexicanus</i>	323 ± 48	138 ± 15	130 ± 35	51 ± 6
<i>Limnodromus griseus</i>	157 ± 39	149 ± 31	125 ± 40	45 ± 6
<i>Vanellus chilensis</i>	383 ± 74	120	182	53
<i>Catoptrophorus semipalmatus</i>	170 ± 52	110 ± 32	85 ± 22	42 ± 11
Ciconiiformes				
<i>Nycticorax violaceus</i>	238 ± 32	110 ± 22	135 ± 40	40 ± 8
<i>Ajaia ajaja</i>	-	-	-	-
<i>Egretta tricolor</i>	245 ± 40	175 ± 25	245 ± 35	95 ± 13
<i>Bubulcus ibis</i>	342 ± 45	215 ± 40	270 ± 50	102 ± 18
<i>Endocimus ruber</i>	215 ± 40	170 ± 42	240 ± 50	99 ± 10

entre las especies, tanto en forma como en amplitud (V_{\max}) (ver ejemplos en Figura 5). En especies tales como *C. wilsonia* (Fig. 5), las respuestas parecen estar generadas principalmente por los bastones, i.e., no muestran claramente el registro de una onda a en presencia de luz de baja intensidad, tanto en condiciones fotópicas como escotópicas. En otras especies tales como *H. mexicanus* (Fig. 5), las respuestas parecen mixtas, generadas a la vez por los bastones y los conos, i.e., muestran el registro claro de una onda a, aún en presencia de luz baja.

Curiosamente, al examinar los ERGs escotópicos, todas las especies estudiadas parecen tener una capacidad de visión nocturna de mismo nivel (Tabla 1). La correlación entre el amplitud de las ondas y el comportamiento (periodo de actividad, estrategia de alimentación) de las aves resulta menos notoria que la establecida entre el comportamiento y las estructuras de la retina (densidad de bastones y conos, longitud del segmento externo de los bastones). Sin embargo, *L. griseus*, especie que caza tactil-

mente de noche como de día, y *C. semipalmatus*, especie que abandona la estrategia visual en noches sin luna, muestran una amplitud menor de la onda b en condiciones escotópicas.

Charadrius wilsonia y *B. bistratus* muestran la mayor densidad de bastones y de proporción bastones:conos, pero en cambio tienen las respuestas fotópicas (onda a) más bajas de todas las especies estudiadas hasta el momento (Tabla 1), excepto del *Rynchops niger* (Rynchopidae), especie que caza sus presas principalmente de noche (Rojas *et al.* 1997), y del *Steatornis caripensis* (Steatornithidae), especie que anida y pasa el día en las oscuridad de cuevas, saliendo para alimentarse sólo de noche (Ramírez 2004, Rojas *et al.* 2004). Parece que tales especies, en el transcurso de su evolución, han sacrificado la visión diurna por una mejor visión nocturna.

Los datos divulgados en el presente documento han sido comparados mediante pruebas estadísticas convencionales (i.e., promedios \pm intervalos de confianza de 95%). Sin embargo, de acuerdo a Felsenstein (1985) y

Garland *et al.* (1993), en tales comparaciones, hay que tomar en cuenta el parentesco filogenético. Dos especies pueden tener densidades de fotorreceptores similares simplemente porque están emparentadas. Hemos reanalizado nuestros datos (sin incluir a *B. bistratus* y *V. chilensis*) usando un método que permite tomar en cuenta el parentesco filogenético (Garland *et al.* 1993), y se constató que las correlaciones arriba mencionadas entre los comportamientos y los parámetros morfológicos (densidad y proporción de bastones y conos, longitud de segmento externo de bastones) se mantuvieron, aunque con un nivel de significación un poco más bajo (Rojas 1998). Por otro lado, tal como se mencionó arriba, no se observó una correlación clara entre el amplitud de las ondas y el comportamiento.

En conclusión, especies tales como *C. wilsonia* y el *H. mexicanus*, normalmente cazadores visuales en todas condiciones de luz, tienen una mayor densidad de bastones, una mayor proporción de bastones:conos, y segmentos externos de sus bastones más largos que las especies que son siempre cazadores táctiles, o que abandonan la estrategia visual en noches sin luna.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio, realizado a través del Convenio de colaboración entre la Universidad de Oriente (Venezuela) y la Université de Montréal (Canada), fue financiado por los organismos siguientes: Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas de Venezuela, Consejo de Investigación de la Universidad de Oriente, National Sciences and Engineering Research Council of Canada, y la Université de Montréal.

REFERENCIAS

- Dowling, J. E. 1987. The retina. Belknap Press, Harvard Univ Press, Cambridge, UK.
- Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *Am. Nat.* 124: 1–15.
- Garland, T., Jr., A. W. Dickermann, C. M. Janis, & J. A. Jones. 1993. Phylogenetic analysis of covariance by computer simulation. *Syst. Biol.* 42: 265–292.
- Thomas, R. J., D. J. Kelly, & N. M. Goodship. 2004. Eye size in birds and visual constraints on behavior. *Ornitol. Neotrop.* 15 (Suppl.): 243–250.
- McNeil, R., & J. R. Rodríguez S. 1996. Ecological significance and sensorial aspects of nocturnal foraging in shorebirds. Pp. 23–58 in Cabana, T. (ed.). *Animals in their environment*. Orbis, Frelighsburg, Québec.
- McNeil, R., & G. Rompré. 1995. Day and night feeding territoriality in Willets *Catoptrophorus semipalmatus* and Whimbrel *Numenius phaeopus* during the non-breeding season in the tropics. *Ibis* 137: 169–176.
- McNeil, R., P. Drapeau, & J. D. Goss-Custard. 1992. The occurrence and adaptive significance of nocturnal habits in waterfowl. *Biol. Rev.* 67: 381–419.
- Morrier, A., & R. McNeil. 1991. Time-activity budget of Wilson's and Semipalmated plovers in a tropical environment. *Wilson Bull.* 103: 598–620.
- Ramírez F, Y. M. 2004. Capacidad de visión diurna y nocturna en dos especies de aves con diferentes estrategias alimentarias: *Steatornis caripensis* (Guácharo) y *Nyctidromus albicollis* (Aguaitacmino Común). Tesis de licenciatura, Univ. de Oriente, Cumaná, Venezuela.
- Robert, M., & R. McNeil. 1989. Comparative day and night feeding strategies of shorebird species in a tropical environment. *Ibis* 131: 69–79.
- Rojas, L. M. 1998. Étude comparative et morpho-fonctionnelle de la capacité de vision nocturne chez deux groupes d'oiseaux aquatiques. Thèse de doctorat, Univ. de Montréal, Montréal, Québec.
- Rojas, L. M., R. McNeil, T. Cabana, & P. Lachapelle. 1997. Diurnal and nocturnal visual function in two tactile foraging waterbirds: the American White Ibis and the Black Skimmer. *Condor* 99: 191–200.
- Rojas, L. M., R. McNeil, T. Cabana, & P.

- Lachapelle. 1999a. Diurnal and nocturnal visual capabilities in shorebirds as a function of their feeding strategies. *Brain Behav. Evol.* 53: 29–43.
- Rojas, L. M., R. McNeil, T. Cabana, & P. Lachapelle. 1999b. Behavioral, morphological and physiological correlates of diurnal and nocturnal vision in selected wading bird species. *Brain Behav. Evol.* 53: 227–242.
- Rojas, L. M., Y. M. Ramírez, G. Marín, & R. McNeil. 2004. Capacidad visual en Caprimulgi-formes. *Ornitol. Neotrop.* 15 (Suppl.): 251–260.
- Rojas de Azuaje, L. M. 1991. Proporción de conos y bastones en la retina de tres especies de aves limícolas y la relación entre visión y estrategia alimenticia. Tesis de licenciatura, Univ. de Oriente, Cumaná, Venezuela.
- Schneider, D. 1983. The food and feeding of migratory shorebirds. *Oceanus* 26: 38–43.
- Tansley, K., & J. R. Erichsen. 1985. Vision. Pp. 623–629 *in* Campbell, B., & E. Lack. (eds.). *A dictionary of birds*. Poyser, Calton, UK.
- Thomas, R. J., T. Székely, I. C. Cuthill, D. G. C. Harper, S. E. Newson, T. D. Frayling, & P. D. Wallis. 2002. Eye size in birds and the timing of song at dawn. *Proc. R. Soc. Lond. B* 269: 831–837.