

Conformación de la raza Nativa Boliviana de cuyes

Claudia Rivas Valencia^{1*}

Elizabeth Rico Numbela¹

Centro MEJOCUY-Universidad Mayor de San Simón, Cochabamba-Bolivia

*e-mail: c.rivas@umss.edu.bo, mejocuy@hotmail.com

Resumen

En el Centro MEJOCUY, a lo largo de veintiocho años se conserva *in vivo* la variabilidad genética y fenotípica de cuyes nativos bolivianos, como resultado de una colecta inicial a nivel de cinco departamentos de Bolivia: Cochabamba, La Paz, Oruro, Potosí y Sucre; sobre la base de esta colecta, en ciclos anuales de producción, bajo un empadre intensivo con una densidad de 3 hembras por macho y un sistema de alimentación mixto, se viene consolidando un plantel que se mantiene a la fecha con evaluaciones generacionales minuciosas, demostrando la estabilidad en los caracteres de rendimiento productivo y reproductivo, con respuesta superior año tras año, con conformación fenotípica que responde a un patrón específico, medidas morfométricas casi estándar, con diferencias que trascienden solamente a nivel del dimorfismo sexual propio de la especie y parámetros genéticos similares generación tras generación. Los resultados observados muestran que en Bolivia esta especie presenta una clara diferenciación y un patrón propio del cuy nativo boliviano según los requerimientos de la FAO para considerar como “raza” dadas sus características únicas.

Palabras clave: Cuyes, raza, nativa boliviana

Abstract

In the MEJOCUY Center, over twenty-eight years is retains phenotypic and genetic variability of Bolivian native guinea pigs, as a result of an initial collection level five departments of Bolivia: Cochabamba, La Paz, Oruro, Potosi and Sucre; on the bases of this collection, in annual cycles of production, under an intensive reproduction with a density of 3 females per male and a mixed feeding system comes to strengthen a squad which remains to date with detailed generational evaluations, showing stability in the characters of productive and reproductive, performance with superior response year after year, with phenotypic conformation that responds to a specific pattern, measures almost standard morphometric differences that go beyond only at the level of the sexual dimorphism of the species and similar genetic parameters, generation after generation. The results observed show that in Bolivia this species presents a clear distinction and a pattern typical of the Bolivian native guinea pig according to the requirements of the FAO to consider as “race” given its unique characteristics.

Keyword: guinea pig, race, typical of the Bolivian

Introducción

El cuy, especie originaria de los Andes de la franja andina que corresponde a los países de Bolivia, Perú, Colombia y Ecuador, presenta características distintivas no solo fenotípicamente sino en cuanto a aspectos de rendimiento, morfometría y otros que determinan caracteres propios atribuibles a la región en la cual se concentra su distribución. En Bolivia, esta especie presenta peculiaridades que permiten consolidar el recurso como una raza dadas sus características únicas.

El Centro MEJOCUY a lo largo de veintiocho años de conservación del cuy nativo boliviano se ha obtenido, evaluado y consolidado un plantel que se mantiene como resultado de una colecta inicial a nivel de cinco departamentos de Bolivia: Cochabamba, La Paz, Oruro, Potosí y Sucre. La evaluación generacional minuciosa de este plantel ha demostrado la estabilidad en los caracteres de rendimiento e inclusive una respuesta superior año tras año, además un fenotipo que responde a un patrón específico, medidas morfométricas casi estándar en los animales hallados, con parámetros genéticos similares generación tras generación. Al analizar estos aspectos a la luz de los requerimientos de la FAO para establecer las razas de los animales de granja, es que se constituye la presente investigación con el objeto de realizar un estudio preliminar hacia la conformación de la raza nativa de cuyes.

Los objetivos de la presente investigación fueron;

- Contribuir al establecimiento y conformación de la raza nativa boliviana.
- Describir características biológicas, fenotípicas y morfométricas de la población nativa boliviana.
- Determinar el rendimiento productivo en las etapas de reproducción, lactación

y cría de la población nativa boliviana.

- Estimar los parámetros genéticos de la población nativa boliviana.
- Conformar la raza nativa boliviana.

Marco de referencia

Raza

Turton (1974) citado por FAO (1997), define raza como un grupo homogéneo, subespecífico, de animales domésticos que poseen características externas definidas e identificables que permiten distinguirlos a simple vista, de otros grupos definidos de la misma manera en la misma especie; también es un grupo homogéneo sobre el que, debido a la separación geográfica con otros grupos fenotípicamente similares, existe un acuerdo general sobre su identidad separada. En este sentido “raza” no es un término técnico, pero las diferencias, tanto visuales como otras entre las razas, son las responsables de la mayor parte de la diversidad asociada con cada especie animal doméstica. El término raza es aceptado más como un término cultural que técnico, para poner el acento sobre la propiedad. Por esta razón, toda población de animales domésticos de granja que un país reclama como única se incorpora al banco mundial de datos de recursos genéticos de animales de granja de la FAO.

Población

La FAO (1997), indica que es un término utilizado que en el sentido genético y define un grupo de animales que se reproducen entre ellos y puede referirse a todos los animales de una raza, variedad o cepa. La genética de poblaciones considera la constitución genética de la suma de individuos que componen una población, y la transmisión de generación en generación del gran número de genes que poseen y las formas alternativas de estos genes que lleva cada animal.

Conservación

La conservación es la administración del uso humano de la biosfera de tal suerte que produzca el mayor provecho sustentable para las generaciones actuales, manteniendo el potencial para satisfacer las necesidades y las aspiraciones de las generaciones futuras. La conservación engloba la preservación, mantenimiento, uso sustentable, restauración y mejoramiento del ambiente natural (FAO-UNESCO, 1980). La conservación de los recursos genéticos para los animales domésticos es la suma de actividades incluidas en el manejo del pool génico que asegure su mantenimiento a lo largo del tiempo.

Conservación del cuy o cobayo

En América del Sur existen tres especies de cobayo emparentadas con las domésticas: *Cavia aperea*, *C. fulgida* y *C. tschudii*. Todos declinan rápidamente en número por lo que se deben poner en marcha medidas de urgencia para asegurar su preservación. La Lista Mundial para la Vigilancia de los Animales Domésticos (1997) de la FAO, describe al cobayo o cuy como se detalla a continuación:

Cobayo, Conejo de Indias, Cuis
Cavia spp.
 Familia CAVIIDAE
 AMENAZADO

Distribución y estado actual

El área de extensión de estos animales incluye las alturas centrales de Bolivia y Brasil, pero no es bien conocida. El estado actual de los conejos de Indias salvajes no es claro y no se dispone de ninguna estimación precisa de la población.

a. Amenazas para la supervivencia

Sobreexplotación y destrucción del hábitat.

b. Reproducción en cautividad

Los cobayos domésticos se reproducen sin dificultad ya sea confinados en pequeñas cajas o

bien, como en algunas regiones del Perú, manejados en grupos al aire libre durante el día y entrados a pequeñas habitaciones por la noche. No existen datos sobre la propagación de las especies salvajes en cautividad. La duración de la gestación del cobayo doméstico es de 65 - 70 días y producen cuatro camadas de 2 a 3 crías por año.

c. Domesticación e Importancia económica

El cobayo salvaje fue domesticado con un fin alimenticio en las alturas del Perú y de Bolivia hace al menos 7000 años y sus descendientes son todavía muy utilizados como fuente de carne en toda América del Sur. Solamente Perú posee alrededor de 20 millones de animales que producen aproximadamente 16000 a 17000 toneladas de carne por año que es tanto como lo que en ese país producen los ovinos. Se han producido cobayos “mejorados” en la Universidad Agraria de La Molina que les ha hecho aumentar el peso a los cobayos domésticos de 0,5 kg hasta cerca de 2 kg. Un estudio de FAO en Ibarra, Ecuador, ha mostrado que una pequeña granja de cobayos en la montaña da un beneficio más importante que los cerdos o los bovinos, sobre todo porque su carne es vendida a un precio muy elevado. La tasa de conversión alimenticia es elevada: 3,3 - 5,7 kg. Los cobayos son también ampliamente utilizados para la investigación biomédica. El cobayo doméstico no fue conocido fuera del Imperio Inca hasta la conquista de los españoles, después de la cual, siendo pequeño y fácil de transportar, apareció en Guinea Ecuatorial española. Es a partir de este país que se hace conocido en el mundo anglófono, como lo sugiere su nombre inglés “Guinea Pig” (Zeuner, 1963).

Metodología

El material biológico empleado fue la población de cuyes nativos bolivianos colectados en 1987 de 30 comunidades de 5 departamentos del país que comprenden: Cochabamba, Oruro, La Paz, Sucre y Potosí. Hasta 1998 esta población se mantuvo como “línea nativa boliviana” y posteriormente pasó a formar parte

del Programa de Conservación de Germoplasma Nativo. Esta población se mantuvo generacionalmente bajo apareamientos de mínimo parentesco para evitar la consanguinidad, con un plantel permanente desde el año 1998 de 30 machos y 60 hembras con la progenie generada a lo largo de 3 a 4 partos continuos, lo cual constituye una población anual aproximada de 900 a 1000 animales entre reproductores y recria.

Caracterización Biológica

Se describieron todas las características biológicas del cuy nativo boliviano.

Caracterización fenotípica

Se procedió a describir en un plantel de cuyes machos y hembras en base a las características: tipo, color y combinación de pelo, presencia de roseta, color de ojos, orejas y párpados y número de dedos en las patas traseras y delanteras.

Las variables fenotípicas son categóricas bajo una distribución binomial, multinomial y de Poisson. Para las pruebas estadísticas se determinó diferenciar solamente por sexo puesto que el tamaño de camada del cual proviene el animal, no ejerce influencia sobre estos caracteres.

Caracterización productiva

La caracterización productiva consideró las siguientes variables:

- Etapa reproductiva: Intervalo entre partos y tamaño de camada.
- Etapa de lactación: Peso al nacimiento y peso al destete (14 días).
- Etapa de recria: Peso a los 56 días y ganancia diaria de peso.

Los datos fueron analizados generacionalmente bajo un diseño anidado jerárquico Carolina I considerando los siguientes efectos: Número

de parto del cual proviene el animal, tamaño de camada del animal (excepto cuando se analiza esta misma variable) y sexo.

Caracterización morfométrica

Se realizó en cuyes machos y hembras de recria de 65 días de edad, tamaño de camada variable de una a cinco crías, procedentes del primer parto. Se consideraron las medidas morfométricas ligadas a características productivas útiles en mejoramiento: largo y ancho de la cabeza, ancho, alto y largo del tórax y del cuerpo, largo de los huesos de las extremidades, alto y largo de la grupa y tamaño de la oreja. El análisis de varianza para estas variables se realizó considerando los efectos sexo y tamaño de camada, analizando estas variables como continuas.

Parámetros genéticos

Se evaluaron generacionalmente los parámetros genéticos, determinando los componentes genético y ambiental que determinan los caracteres de interés productivos y la heredabilidad del plantel para observar el potencial de los caracteres aptos para mejora genética. Los modelos empleados para estos caracteres fueron anidados Carolina I y se procesaron los datos con el Proc Mixed del SAS versión 8.1.

Resultados y Discusión

Caracterización biológica

Se cuenta con los caracteres fisiológicos determinados para la población con Temperatura de 37,52°C, Frecuencia respiratoria 101.61 respiraciones/minuto, Eritrocitos: 5.008.260,87 millones/mm³ Leucocitos 5180,00 miles/mm³ Hematocrito: 45,02% Hemoglobina: 14,30 g/100cc Velocidad de crecimiento lineal (nac – 84d) Machos 2,33 – 6,20 g/día, Hembras 3,19 – 6,16 g/día, Crecimiento constante (84d – 154d) Machos 0,09 – 1,95 g/día y Hembras 0,20 – 3,21 g/día.

Caracterización fenotípica

Las características fenotípicas mostraron predominancia del tipo de cuerpo anguloso (100%), tipo de pelo: corto rosetado (18,8%), corto lacio (73,8%) y largo lacio (6,9%). El color de pelo presenta las siguientes tonalidades y porcentajes: agutí (24,3%), bayo (6,4%), blanco (21,8%), café claro (27,2%), café oscuro (9,4%), negro (6,9%) y plomo (4,0%). La combinación de colores del pelaje se distribuyó porcentualmente como: 2 colores (65,3%), 3 colores (4,0%) y color entero (29,7%). El tipo de orejas 5,0% caídas y 95,0% erectas. El color de las mismas 14,4% claras, 14,9% combinadas y 69,8% oscuras. El color de ojos fue 99,0% negros y 1,0% rojos. El color de párpados 14,9% claros, 12,9% combinados y 70,8% oscuros. Se evidenció presencia de roseta en tan solo el 1,0% de los cuyes estudiados.

Caracterización productiva

A lo largo de 28 generaciones, se observó el rendimiento para los caracteres reproductivos:

tamaño de camada e intervalo entre partos. En general se aprecia que el intervalo en días entre partos tiende a disminuir generacionalmente, es decir, menos días a la gestación. Por otra parte, el número de crías al parto no solo se mantiene sino que generacionalmente ha ido incrementando. Esta misma tendencia se presenta en los pesos a diferentes edades y la ganancia diaria de peso. Por otra parte Loma (2001) determinó la conversión alimenticia para esta población en machos y hembras con dieta básica con valores de 8,57 y 7,47 respectivamente y bajo una dieta mixta en 6,81 y 7,84 de igual forma.

Caracterización morfométrica de la población nativa boliviana

Las medidas morfométricas manifestaron valores diferentes entre machos y hembras, pero sin significancia para el tamaño de camada del cual proviene la cría. Por otra parte estos valores fueron muy similares entre animales, encontrándose escasas diferencias significativas.

Cuadro 1. Medidas morfométricas de la población Nativa

Variable	Medias	
	Macho	Hembra
Peso 65 días	522,221 ± 9,385	450,111 ± 11,198
Longitud de cabeza	6,392 ± 0,049	6,218 ± 0,059
Ancho de cabeza	2,599 ± 0,042	2,456 ± 0,050
Espesor al centro de la frente	3,144 ± 0,020	2,994 ± 0,024
Espesor al morro	2,828 ± 0,036	2,687 ± 0,043
Ancho de tórax	4,135 ± 0,079	3,923 ± 0,094
Alto de tórax	4,830 ± 0,068	4,553 ± 0,081
Longitud de tórax	6,063 ± 0,031	5,552 ± 0,037
Longitud de cuerpo	17,008 ± 0,199	15,997 ± 0,237
Longitud de radio y cúbito	3,875 ± 0,360	3,969 ± 0,302
Longitud de húmero	4,394 ± 0,056	4,308 ± 0,067
Longitud de tibia	5,618 ± 0,249	5,444 ± 0,260
Perímetro torácico	16,330 ± 0,185	15,720 ± 0,220
Perímetro de cabeza	14,124 ± 0,099	13,625 ± 0,118
Perímetro abdominal	20,125 ± 0,205	19,032 ± 0,244
Alto de grupa	3,971 ± 0,067	3,759 ± 0,079
Longitud de grupa	6,061 ± 0,229	5,463 ± 0,243
Ancho de oreja	1,766 ± 0,540	1,680 ± 0,518
Largo de oreja	3,011 ± 0,581	2,749 ± 0,635

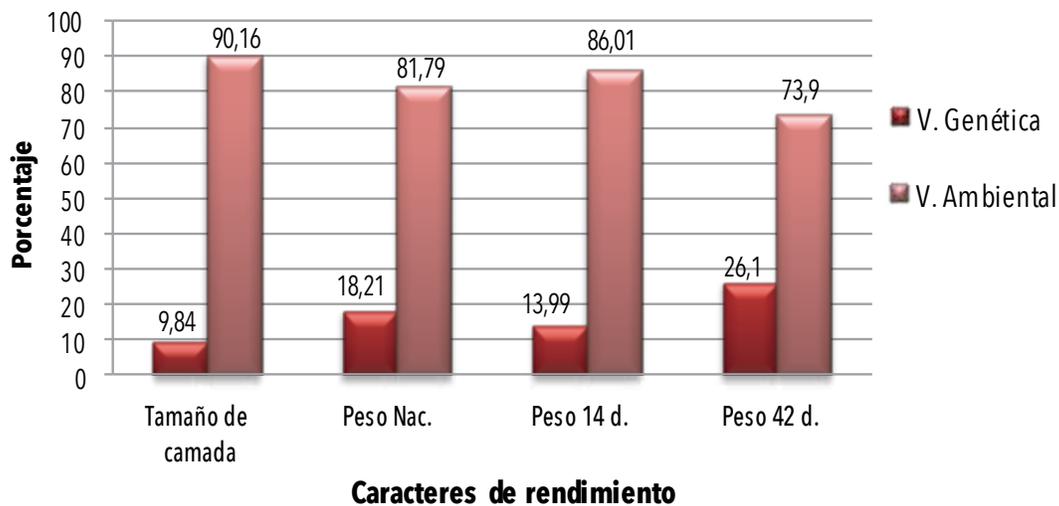
Fuente: Gonzáles (2008)

Parámetros genéticos

Los componentes de varianza se desglosan en genéticos y ambientales, ambos se reflejan en diverso porcentaje en el fenotipo del animal. El componente ambiental está referido principalmente a los aspectos de manejo, alimentación y fisiología propia del animal. Por otra parte el componente genético es aquél que determina la capacidad de transmitir genes deseables a su progenie. Las varianzas genéticas y ambientales para los caracteres de interés en mejoramiento. Se observa que, según transcurre el desarrollo del animal, la varianza genética se hace más perceptible puesto que se asocia a la capacidad genética propia de cada animal para manifestar su fenoti-

po cuando ha dejado atrás los efectos maternos y otros atribuibles a la poza de empadre. Los valores de heredabilidad se mantienen entre el uno y once por ciento cuando se mide el componente genético en rigor; estos valores se incrementan cuando se considera el efecto ambiental sobre la heredabilidad analizando ésta en sentido amplio.

En la gráfica 1, se observan las varianzas genéticas y ambientales para los caracteres de interés en mejoramiento. Se observa que, según transcurre el desarrollo del animal, la varianza genética se hace más perceptible puesto que se asocia a la capacidad genética propia de cada animal para manifestar su fenotipo cuando ha dejado atrás los efectos maternos y otros atribuibles.



Gráfica 1. Varianzas genéticas y ambientales para los caracteres de interés

Los valores de heredabilidad alcanzados por la población (Cuadro 2), muestran que los valores entre el uno y once por ciento cuando se mide el componente genético en rigor; estos valores se incrementan cuando se considera el efecto ambiental sobre la heredabilidad analizando ésta en sentido amplio.

Cuadro 2. Valores de heredabilidad de la Población Nativa Boliviana

Variable	Nativa Boliviana	
	h ²	H ²
Tamaño de camada	0,008	0,125
Peso Nacimiento	0,102	0,219
Peso Destete (14 días)	0,111	0,200
Peso 42 días	0,015	0,000

A nivel molecular también se han observado diferencias significativas de los cuyes que constituyen la población Nativa Boliviana, no solamente respecto de cuyes de otras poblaciones del Centro MEJOCUY sino respecto de cuyes silvestres colectados por el Laboratorio de Genómica Evolutiva de Mamíferos de la Facultad

de Medicina de la Universidad de Chile. En la Figura 1, se observa el peso y longitud total de 118 cuyes adultos domésticos de diferentes haplotipos y 15 silvestres *Cavia tschudii*. El tamaño de la muestra (n) se encuentra a continuación de cada nombre.

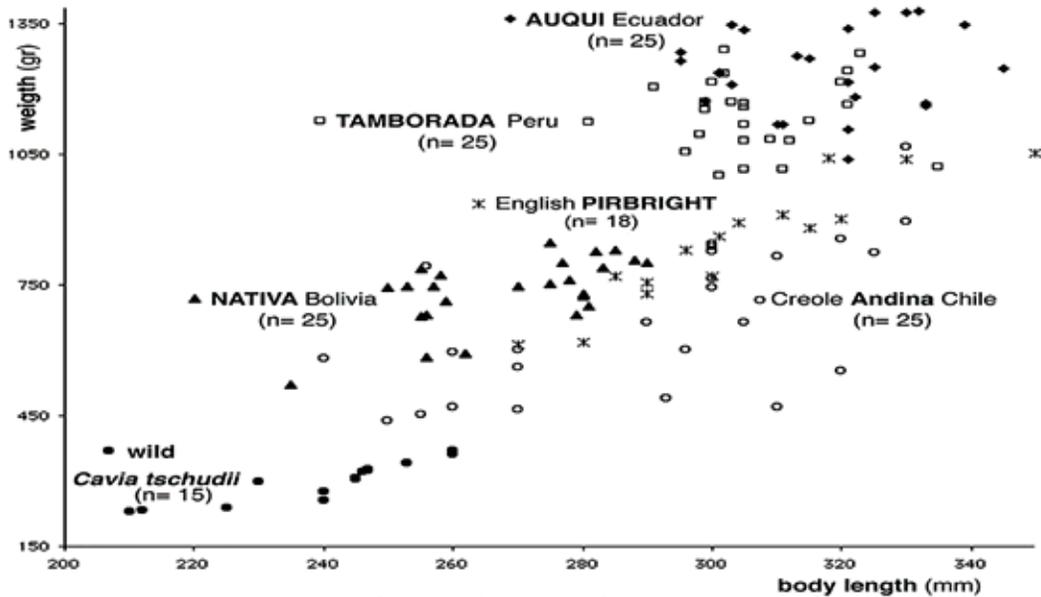


Figura 1. Diagrama de dispersión entre longitud total y peso de 118 cuyes adultos domésticos de diferentes haplotipos y 15 silvestres *Cavia tschudii*. Fuente: Spotorno *et al.* (2006)

En la Figura 2, se observan las medias a la red que representan las relaciones entre haplotipos de cuyes domésticos y salvajes a nivel 28 citocromo b. El número dentro de cada círculo corresponde al número de haplotipos; el tamaño del círculo es proporcional a la fre-

cuencia, en los círculos más pequeños se representan secuencias de copia única y los más grandes representan 2 copias. Los números en las ramas son pasos mutacionales. Las flechas marcan las fases de domesticación.

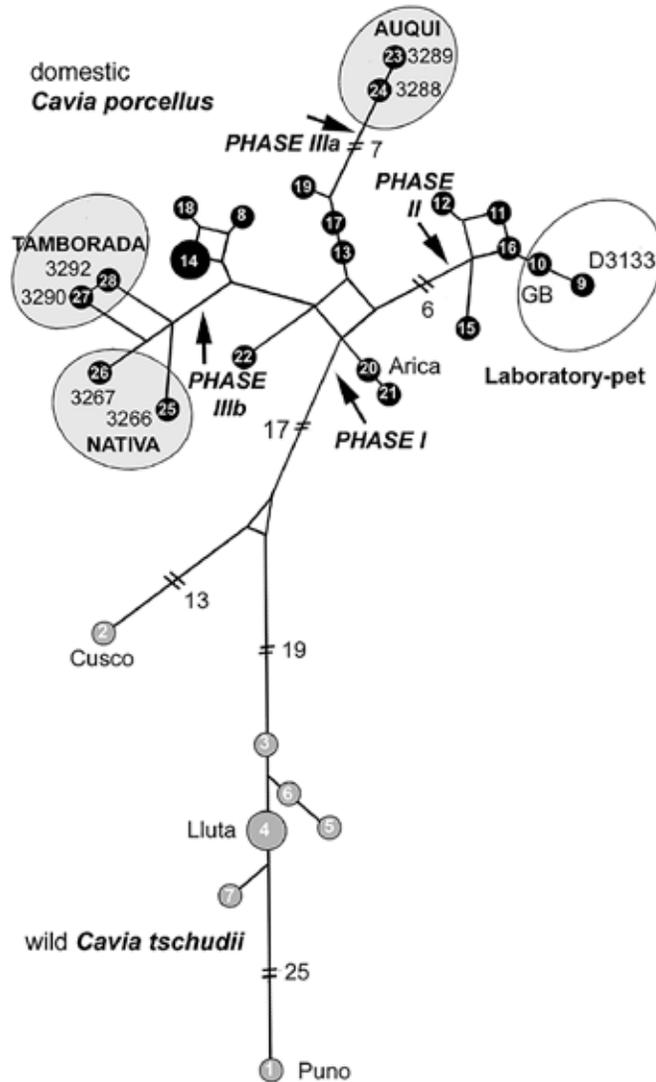


Figura 2. Relaciones entre haplotipos de cuyes domésticos y salvajes a nivel 28 citocromo b

Fuente: Spotorno, *et al.* (2006)

Información acumulada para acceder al cuy nativo boliviano como una raza, al banco mundial de datos de recursos genéticos de animales de granja

En el Cuadro 3 se detallan los aspectos considerados en la Lista Mundial de Vigilancia para la Conservación de los Animales domésticos, en la cual se describen los aspectos a tomar en cuenta para considerar como “raza” una especie doméstica.

Cuadro 3. Datos del cuy nativo boliviano

Región	Colecta de 30 comunidades a nivel nacional realizada a nivel de 5 departamentos de Bolivia: Cochabamba, La Paz, Oruro, Sucre y Potosí.
País	Bolivia
Año de colección de los datos	1987
Nombre de la “raza”	“Cuy Nativo Boliviano”
Especie	<i>Cavia aperea f. porcellus</i>
Nombre local o sinónimos	Cuy, Conejo cuis, qowi.
Tamaño de la Población Total	30 machos y 60 hembras conservados generacionalmente con hasta cuatro partos por año en estación experimental con un total poblacional estable entre 800 a 900 animales por año (Datos MEJOCUY, 2010) y difusión permanente de núcleos de reproductores a criadores (V)* Total de datos evaluados 1987 – 2009: 35496 progenies evaluadas.
Evolución de la población	Decreciente (en relación al número de hembras reproductoras)
Usos	Consumo para carne Pie de cría potencial para programas de cruzamientos absorbentes con animales exóticos.
Fuente de información	Colecta MEJOCUY 1987. Datos de rendimiento reproductivo y productivo 1988 a 2009
Estado de riesgo	Amenazado (Clasificación de FAO, 1997)
Estado de conservación	Plantel pequeño <i>In vivo</i>

*Fuente de datos confiable, dentro las categorías de la FAO (1997)

Cuadro 4. Descripción de la raza

Color de la capa	Color variado que oscila entre el color blanco, bayos, rojos, agutís en diferentes tonalidades, hasta negro en forma entera combinaciones de dos y tres colores.
Tipo de pelo	Lacio o con roseta
Tamaño y peso a la edad adulta	Peso promedio alcanzado de 520 g a los 56 días de edad.
Características genéticas (aberraciones cromosómicas)	NO DESCRITAS
Uso y cualidades particulares (empíricas o demostradas), como resistencia a las enfermedades, adaptación al stress ambiental	<ul style="list-style-type: none"> • Rústico • Completamente adaptado a las circunstancias locales, estrés alimentario y otros. • Hallado alturas: 1930 hasta 4020 m.s.n.m. • Empleado como pie de cría para el establecimiento de cruza absorbenes comerciales. • Consumo de carne. • Empadre intensivo de las hembras durante aproximadamente un año y medio. • Sistema de alimentación mixto en base a forraje y alimento suplementario en función a los requerimientos de la especie. • Evaluación de la recría hasta los 42 días de edad. • Empadre aleatorio, sin selección, minimizando factores de consanguinidad en los apareamientos (mínimo parentesco) • Estimación de las distancias genéticas con otras razas. • Análisis del material genético (ADN). • Descripción de los programas de conservación en marcha.
Sistemas de manejo	
Información suplementaria	
Datos de Producción	
Duración de la lactancia	14 días
Peso nacimiento	96.8 g
Tamaño de la camada	3.3 crías/parto
Altura a la cruz (machos)	3,971 ± 0,067 cm.
Altura a la cruz (hembras)	3,759 ± 0,079 cm.
Peso vivo adulto	414.2 g.
Sistema de cría	Sedentario Producción intensiva en estación experimental Producción de traspatio en zonas rurales
Alimentación de los adultos	Sobre la base de forrajes, concentrados Subproductos de la finca/del hogar
Tiene la raza alguna adaptación particular?	Resistencia a modificaciones ambientales de temperatura y estrés alimentario. Tamaño de camada y otras características estables a lo largo de todo el año (épocas de calor y frío)

Conclusiones

El cuy nativo boliviano presenta una conformación fenotípica y morfométrica uniforme dentro los individuos de la población estudiada.

Los cuyes de la población Nativa Boliviana presentan características muy uniformes de rendimiento productivo y reproductivo, determinadas a lo largo de veintiocho años de evaluación continua de datos.

Los parámetros genéticos de la población demuestran por una parte su diferenciación respecto de otras poblaciones y líneas de cuyes y por otra los componentes genéticos asociados a la expresión fenotípica de los caracteres de interés en la mejora.

Los resultados observados muestran una clara diferenciación y un patrón propio del cuy nativo boliviano según los requerimientos de la FAO para considerar como “raza” este plantel de animales patrimonio de la región.

Referencias citadas

- Alba, R. 1990. Maduración sexual del cuy doméstico macho (*Cavia aperea f. porcellus*). Tesis Lic. En Biología. Facultad de Ciencias y Tecnología – UMSS. 112pp.
- Aramburo, N. 1998. Análisis del Crecimiento del cuy nativo boliviano (*Cavia aperea f. porcellus*). Tesis Lic. En Biología. Facultad de Ciencias y Tecnología – UMSS. 96pp.
- Cahill, J. 1990. Descripción fenotípica del cuy nativo boliviano (*Cavia aperea f. porcellus*). Tesis Lic. En Biología. Facultad de Ciencias y Tecnología – UMSS. 195pp.
- FAO – UNEP. 1997. Lista Mundial de Vigilancia para la Diversidad de los Animales Domésticos. 2da. Edic. Trad. Alberío, R. Roma. 417pp.
- Gómez, M. Importancia de la conservación de las razas autóctonas domésticas en Euskadi. Feria Internacional de Bilbao. España. <http://www.euskonews.com/0029zkb/gaia2904es.html>. Fecha de consulta on line: Abril/2010.
- González, L. 2008. Caracterización morfométrica y fenotípica en poblaciones y líneas de cuyes del Proyecto MEJOCUY. Tesis de Lic. En Biología. Facultad de Ciencias y Tecnología – UMSS. 107 pp.
- Loma, K. 2001. Determinación de índices de producción en cuyes de la línea de conservación de germoplasma nativo (*Cavia aperea f. porcellus*) Proyecto MEJOCUY. Tesis para obtener el Grado de Magíster en Proyectos de Investigación. CEDEGES – UMSS. 98pp.
- Spotorno, A. J. Marín, G. Manríquez, P. Valladares, E. Rico y C. Rivas. 2006 Ancient and modern steps during the domestication of guinea-pigs (*Cavia porcellus* L.) *Journal of Zoology*. <http://www.blackwell-synergy.com/doi/abs/10.1111/j.1469-7998.2006.00117>.