

Sección Especial

EL ÚLTIMO NATURALISTA TIPÓLOGO:

CONTRIBUCIONES EN HONOR A ELIO MASSOIA (1936-2001)

Editores: Ulyses F. J. Pardiñas y Carlos Galliari

Artículo



Sociedade
Brasileira de
Mastozoologia



EL YAGUARUNDÍ, *Herpailurus yagouaroundi* (CARNIVORA: FELIDAE) EN URUGUAY: SITUACIÓN HISTÓRICA Y ACTUAL

Enrique M. González¹, Juan A. Martínez-Lanfranco^{1, 2}, Alexandra Cravino²,
Nadia Bou³, Felipe Montenegro^{1, 4}, Hugo Coitiño⁴ y Carlos Cancelo⁵

¹Museo Nacional de Historia Natural, Montevideo, Uruguay.

[Correspondencia: Enrique M. González <mgonzalezuy@gmail.com>].

²Grupo Biodiversidad y Ecología de la Conservación, Instituto de Ecología y Ciencias Ambientales, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay.

³Departamento de Biodiversidad y Genética, Instituto de Investigaciones Biológicas Clemente Estable, Montevideo, Uruguay.

⁴ECOBIO Uruguay (Ecología y Conservación de la Biodiversidad de Uruguay), Montevideo, Uruguay.

⁵Sarandí 108, Tacuarembó, Uruguay.

RESUMEN. La presencia del yaguarundí, *Herpailurus yagouaroundi* (É.Geoffroy Saint-Hilaire, 1803) en Uruguay ha sido controversial. Sistematizamos sus registros y analizamos menciones históricas y recientes. Existen varios reportes en los siglos XIX y XX, aunque sin evidencia material. Eso llevó a excluirlo de la mastofauna uruguaya entre 1972 y 2016, año este último en que fue documentado mediante cámaras trampa. La información nacional y regional sugiere que, en la actualidad y probablemente en el pasado, se han registrado en Uruguay dos morfos de pelaje (oscuro y rojizo). Sería una especie escasa y posiblemente amenazada y se necesitan más estudios para determinar su estado de conservación en el país.

ABSTRACT. The jaguarondi, *Herpailurus yagouaroundi* (Carnivora: Felidae) in Uruguay: historical account and current situation. The presence of the jaguarondi, *Herpailurus yagouaroundi* (É. Geoffroy Saint-Hilaire, 1803) in Uruguay has been controversial. We systematized its records and analyzed historical and current mentions. There have been reports in the 19th and 20th centuries, although without material evidence. This led to the species not being considered among the native fauna between 1972 and 2016 when it was finally documented with camera traps. The information at national and regional levels suggests that currently and probably in the recent past, two pelage variants (grey and reddish) were recorded in Uruguay. Albeit it is scarce and possibly endangered in Uruguay, more studies are needed to assess the conservation status in the country.

Palabras clave: conservación, distribución, registro inédito, revisión histórica.

Key words: conservation, distribution, unpublished record, historical review.

El yaguarundí, *Herpailurus yagouaroundi* (É. Geoffroy Saint-Hilaire, 1803) es un felido de tamaño pequeño a mediano, de pelaje liso, cuerpo alargado, patas cortas, cabeza pequeña y orejas redondeadas, cuyo formato corporal, atípico para un felino, recuerda en cierta medida a un mustélido (Oliveira 1998).

Después del puma, el yaguarundí es el segundo felido más ampliamente distribuido en las Américas. Presenta registros desde la Patagonia (Argentina), hasta el sur de Texas (Estados Unidos de América). Ocupa gran variedad de hábitats, incluyendo selvas tropicales y subtropicales, selvas en galería, sabanas, bosques secos, pajonales y arbustales, desde el nivel del mar hasta los 3 200 m (Giordano 2015).

A lo largo de su distribución se registran variantes de coloración, con morfos de pelaje amarronado-negruzco, grisáceos y rojizo-amarillento, incluyendo tonalidades intermedias (Da Silva et al. 2016). Dichas variantes llevaron a algunos zoólogos a considerar, en el pasado, que se trataba de, al menos, dos especies distintas (e.g., Figueira 1894; Oliveira 1998).

A nivel global la especie es tratada como Preocupación Menor debido a su vasto rango geográfico (Caso et al. 2015). Sin embargo, en diversos países enfrenta problemas de conservación (e.g., Almeida et al. 2013).

La especie tiene varios registros muy próximos a las fronteras de Uruguay, tanto del lado argentino como del brasilero. En Argentina se distribuye, entre otras regiones, por el litoral del río Uruguay, incluyendo un registro en el Parque Nacional El Palmar, Provincia de Entre Ríos (Chebez 2008), emplazado frente al departamento uruguayo de Paysandú. En Rio Grande do Sul (Brasil) el yaguarundí está ampliamente distribuido (Indrusiak & Eizirik 2003). Algunos de los registros en dicho estado, ubicados a menos de 100 km de la frontera uruguaya, son Bagé, Quaraí, Herval, Pedras Altas, Alegrete, Piratini, Jaguarão, Hulha Negra, Rosario do Sul, São Gabriel, Dom Pedrito y Paso Centurión (Almeida et al. 2013; Espinosa et al. 2017; Prigioni et al. 2020; Álvarez & Magallanes 2020; Fig. 1). Quaraí corresponde a la margen derecha del río Cuareim (Indrusiak & Eizirik 2003), el cual constituye la frontera física entre ambos países en el Departamento de Artigas (Uruguay). Hulha Negra se emplaza a menos de 20 km de la frontera con el Departamento de Cerro Largo (Uruguay). Finalmente, el registro del lado brasilero de Paso Centurión corresponde a la margen izquierda del limítrofe río Yaguarón.

La presente contribución tiene como objetivo sistematizar la información disponible sobre *H. yagouaroundi* en Uruguay en términos históricos y

geográficos, analizar las menciones históricas teniendo en cuenta el conocimiento actual y discutir la situación de conservación de la especie a nivel nacional mediante el análisis de evaluaciones de idoneidad bioclimática y de factores que pueden estar afectando su abundancia en el país.

Se realizó una revisión bibliográfica de menciones de yaguarundí en Uruguay y zonas adyacentes. En lo referente a datos históricos, transcribimos a continuación fragmentos relevantes de la literatura consultada.

El primer autor que menciona la especie para el territorio uruguayo, bajo la denominación “*Felis jagonarondi* Desmarest”, es Arechavaleta (1887:423): “aunque los diversos naturalistas que han escrito sobre los mamíferos de la América Meridional no mencionan esta especie en la República Oriental, no hay duda de que existe en los montes de Tacuarembó y Cerro Largo”. La siguiente referencia corresponde a Figueira (1894:25), quien lo trata bajo dos denominaciones: “*Felis eyra* Desmarest” de la cual indica “esta especie es rara en la actualidad y solo se halla algún ejemplar en el departamento de Cerro Largo”; y “*Felis yaguarondi* Lacépède”, acerca de la cual comenta “de esta especie que va desapareciendo del país, se halla algún ejemplar en los departamentos de Artigas, Tacuarembó y Cerro Largo”. Posteriormente, *H. yagouaroundi* aparece en un listado de los mamíferos de Uruguay de autor anónimo (pero casi con total certeza atribuible a Garibaldi J. Devincenzi, a la sazón director del Museo Nacional de Historia Natural) bajo la denominación “*Gatopuma eyra* Fischer” (Devincenzi 1925). Marelli (1931) indica que la especie estaría presente en Uruguay. Devincenzi (1935:48) anota, en el párrafo relativo a generalidades de los felidos: “de los felidos unicolores, solo de vez en cuando, refugiado en lo más abrupto de las serranías del este, se encuentra el yaguarundí: *Felis concolor*, *F. eyra* y *F. onca* deben considerarse como extinguidos”. Luego agrega, bajo la especie “*Felis yaguarundi* Fischer”, “hemos tenido oportunidad de estudiar recientemente varias pieles de ejemplares obtenidos en las sierras de Minas. Las informaciones de los cazadores permiten asegurar la extinción de esta especie a breve plazo ya que la proporción en que se encuentra con relación a los otros felidos es insignificante”. Cabe aclarar que esta observación de Devincenzi era basada en material disponible en las barracas de acopio de cueros de animales silvestres (J. Blengini, com. pers.). Posteriormente, sin aludir a menciones específicas, Ximénez et al. (1972:17) eliminan a la especie de la mastofauna nativa, planteando que “el hecho de encontrarse frecuentemente

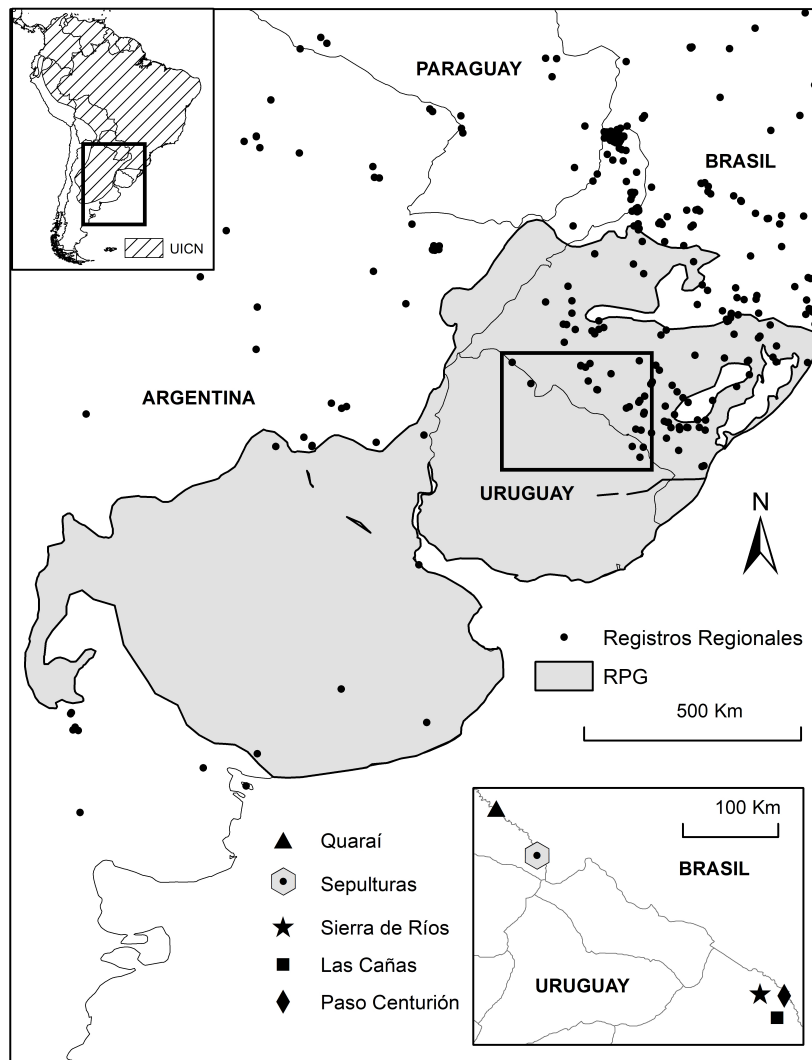


Fig. 1. Registros de ocurrencia de *Herpailurus yagouaroundi* en el extremo sur de su distribución (Da Silva et al. 2016; Espinosa et al. 2017) con énfasis en aquellos documentados recientemente para Uruguay (recuadro en ángulo inferior derecho): Paso Centurión (Grattarola et al. 2016), Sierra de Ríos y Las Cañas (Prigioni et al. 2020) y Arroyo Sepulturas (este trabajo); además, se señalan registros fronterizos del lado brasileño en Quaraí (Indrusiak & Eizirik 2003) y sobre el río Yaguarón (Álvarez & Magallanes 2020). RPG = Pastizales del Río de la Plata.

ejemplares melánicos de esta especie [refiriéndose a *L. geoffroyi*], unido a que en algunas zonas de nuestro país se le llama “gato eira” al gato montés negro, nos induce a pensar que las citas anteriores de *Felis yagouaroundi* fueron basadas en ejemplares melánicos de *F. g. paraguayae*. Quince años más tarde, del Pino (1987), en un artículo de divulgación destaca, refiriéndose al yaguarundí, “durante las obras de Salto Grande [aludiendo a la construcción de la

represa binacional argentino-uruguaya que lleva ese nombre] se capturó un ejemplar del lado uruguayo”.

Grattarola et al. (2016) reportan dos fotografías de *H. yagouaroundi* obtenidas en agosto de 2015 con cámaras trampa, en Paso Centurión, Departamento de Cerro Largo, localidad uruguaya fronteriza con Brasil. Las mismas constituyen la primera evidencia gráfica publicada de la presencia de la especie en el país y esos autores intitulan su aporte “Primer

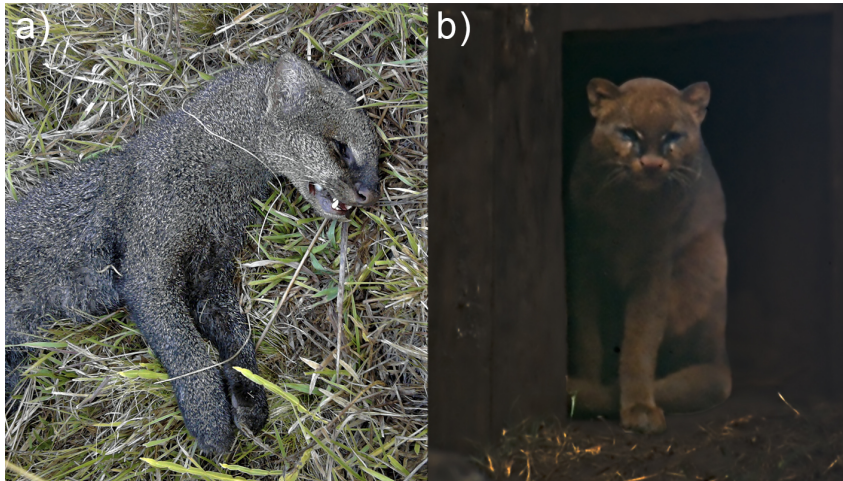


Fig. 2. Registros de *Herpailurus yagouaroundi* en Uruguay: a) ejemplar de pelaje oscuro muerto por perros en la localidad de Sierra de Ríos, Cerro Largo (modificada de Prigioni et al. 2020, con autorización); b) ejemplar de pelaje rojizo-ambiguo de Arroyo Sepulturas, Artigas (fotografiado en cautiverio por EMG en 1993).

Tabla 1

Menciones y registros de presencia de *Herpailurus yagouaroundi* en Uruguay. Se consigna la fuente bibliográfica donde aparece la información, el año o período aproximado en que fue registrado el ejemplar (si corresponde), el departamento, la localidad específica y sus coordenadas geográficas aproximadas.

Fuente	Año del registro	Departamento	Localidad	Coordenadas
Arechavaleta (1887)	?	Tacuarembó y Cerro Largo	?	?
Figueira (1894)	?	Artigas, Tacuarembó y Cerro Largo	?	?
Devincenzi (1925)	?	"Uruguay"	?	?
Marelli (1931)	?	"Uruguay"	?	?
Devincenzi (1935)	ca. 1930-1934	Lavalleja	Sierras de Minas	34° 29' S, 55° 20' W
del Pino (1987)	ca. 1975-1978	Salto	Represa de Salto Grande	31° 14' S, 57° 52' W
Grattarola et al. (2016)	2015	Cerro Largo	Paso Centurión	32° 08' S, 53° 44' W
Prigioni et al. (2020)	2016 y 2020	Cerro Largo	Sierra de Ríos Las Cañas	32° 09' S, 53° 60' W
				32° 20' S, 53° 50' W
Este trabajo	1992	Artigas	Arroyo Sepulturas	30° 46' S, 56° 04' W

registro del yaguarundí en Uruguay". Espinosa et al. (2017:4, mapa 1b) ubican erróneamente una localidad en el centro de Uruguay, que según el texto debería ser Paso Centurión en base al registro de Grattarola et al. (2016). Las coordenadas geográficas que consignan para la misma (32.5° S, 55.17° W) corresponden al Estado de Pará, en la Amazonía brasileña. Prigioni et al. (2020) proporcionan evidencia fotográfica de un espécimen de *H. yagouaroundi* de pelaje oscuro cazado por perros en 2016 en Sierra de Ríos (Fig. 2a) y de otro animal, capturado del mismo modo en 2020, en Las Cañas, ambas localidades pertenecientes al Departamento de Cerro Largo (Tabla 1).

Finalmente, agregamos aquí un nuevo registro. Se trata de un ejemplar de yaguarundí de pelaje rojizo-ambiguo (Da Silva et al. 2016) que fue capturado vivo por lugareños en 1992, con una trampa jaula, en el Arroyo Sepulturas, Departamento de Artigas. El espécimen fue entregado en esa época a uno de los autores (CC), a la sazón director del zoológico de Tacuarembó, quien lo envió a la Estación de Cría de Fauna Autóctona del Cerro Pan de Azúcar (Departamento de Maldonado); allí fue fotografiado en 1993 por otro de los autores (Fig. 2b). Cuando el ejemplar murió, en fecha no determinada, sus restos fueron desechados, motivo por el cual no fue posible preservar material de referencia. Este

registro representa la cuarta localidad confirmada para Uruguay en los últimos 30 años (Fig. 1; Tabla 1).

Es así como a lo largo de la historia mastozoológica de Uruguay, la presencia del yaguarundí ha sido señalada para el país en reiteradas ocasiones, luego puesta en duda y, finalmente, confirmada. La inexistencia de material en colecciones y el peso histórico de la obra de Ximénez et al. (1972), considerada la primera sistematización nacional del conocimiento mastozoológico contemporáneo (González & Lessa 2014), promovieron que durante décadas el yaguarundí fuera excluido de la mastofauna uruguaya (e.g., González 2000, 2001; Mones et al. 2003; González & Martínez-Lanfranco 2010). Sin embargo, el carácter analítico y el grado de detalle en la documentación de la obra de Devincenzi (1935) nos llevan a considerar dicho trabajo tan riguroso como aquel de Ximénez et al. (1972). La mención de Figueira (1894) de dos variantes de coloración y la aseveración de Devincenzi (1935) de haber estudiado pieles de una de ellas sugieren que esos autores eran capaces de reconocer la especie y sus morfos, y además que entre fines del siglo XIX y principios del XX se habrían detectado ambos en Uruguay. Según Devincenzi (1935), la especie habría llegado hasta las Sierras de Minas (Departamento de Lavalleja), lo cual sugiere una distribución pretérita más extensa que la documentada recientemente.

Las menciones históricas del yaguarundí para Uruguay pueden ser reconsideradas en base a: 1) la confirmación reciente de registros de ambos morfos de pelaje (oscuro y rojizo-ambiguo) en el norte y noreste del país; 2) la existencia de registros muy próximos en los países vecinos, mayormente en el sur de Brasil; 3) la distribución potencial de la especie en la región, que muestra buena parte de Uruguay con idoneidad bioclimática adecuada (Espinosa et al. 2017) y 4) la escasez de estudios mastozoológicos de campo en el país (González & Lessa 2014), más aún en relación a los félidos (Martínez-Lanfranco 2012) y del foto-trampeo como método de estudio (Andrade-Núñez & Aide 2010; Grattarola et al. 2016). De esta forma, resulta poco probable que todas las referencias generadas durante los siglos XIX y XX fuesen infundadas o producto de identificaciones erróneas.

La escasez de registros de la especie en Uruguay no estaría relacionada con factores ambientales, ya que el clima y la topografía resultan de idoneidad moderada a alta (Da Silva et al. 2016; Espinosa et al. 2017), principalmente en los departamentos de Tacuarembó, Rivera y Cerro Largo. Sus hábitos, predominantemente diurnos, podrían favorecer su

eliminación por factores como la caza y la persecución por perros, que son presiones confirmadas para los felinos en general en Uruguay (González et al. 2016). Otros factores que podrían actuar en detrimento de la población de la especie son la pérdida y deterioro de hábitat, debidas al avance de la frontera agropecuaria y la intensificación productiva, atropellamientos, envenenamientos y enfermedades y parásitos transmitidos por carnívoros domésticos (González et al. 2016).

El yaguarundí fue considerado común en el pasado en su área de distribución global, pero investigaciones recientes han evidenciado que es poco frecuente en todo su rango geográfico, siendo una de las especies menos frecuentes en los ensambles de pequeños felinos neotropicales (Luengos-Vidal et al. 2017). La conservación de la especie en Uruguay estaría en riesgo debido a que su población sería sumamente pequeña. La importancia del territorio uruguayo en el marco de una estrategia global para su conservación parece marginal. Sin embargo, para preservar la especie en este país es imprescindible coordinar acciones con Brasil y Argentina.

Agradecimientos. A Tabaré González (†) por las facilidades otorgadas a uno de los autores (EMG) para estudiar y fotografiar animales en la Estación de Cría de Fauna Autóctona Cerro Pan de Azúcar; a Juan Blengini (†) por la información acerca de la modalidad de trabajo de Devincenzi; a Luis Vescia y Juan Villalba Macías, por permitarnos reproducir la imagen del yaguarundí de Sierra de Ríos; a Francisco Prevosti, Ulyses Pardiñas y un revisor anónimo, por sus valiosos comentarios y sugerencias sobre versiones preliminares del manuscrito; finalmente, a Robert Owen por la corrección del abstract.

LITERATURA CITADA

- ALMEIDA, L. B., D. QUEIROLO, T. G. OLIVEIRA, & B. M. BEISIEGEL. 2013. Avaliação do risco de extinção do gato mourisco *Puma yagouaroundi* (É. Geoffroy Saint-Hilaire, 1803) no Brasil. *Biodiversidade Brasileira* 3:84–90.
- ÁLVAREZ, C. M., & L. MAGALLANES. 2020. Nuevo registro de yaguarundí *Herpailurus yagouaroundi* (Lacépède 1809) (Mammalia: Carnivora: Felidae) en el extremo sur de Brasil. *Notas sobre Mamíferos Sudamericanos*, octubre:1-5. <https://doi.org/10.31687/saremnms.2020.0.09>
- ANDRADE-NÚÑEZ, M. J., & T. M. AIDE. 2010. Effects of habitat and landscape characteristics on medium and large mammal species richness and composition in northern Uruguay. *Iheringia, Zoologia* 27:909–917. <https://doi.org/10.1590/s1984-46702010000600012>
- ARECHAVELETA, J. 1887. Contribución a la fauna de la República Uruguay. Mamíferos. Enumeración de las especies que viven en esta República, comprendiendo los Cetáceos y Pinnípedos que viven en el Río de la Plata y costas del Atlántico, con sinonimia selecta. *Revista Ciencias y Letras* 1:418–431.
- CASO, A., T. DE OLIVEIRA, & S. V. CARVAJAL. 2015. *Herpailurus yagouaroundi*. The IUCN Red List of Threatened Species 2015:e.T9948A50653167. <https://doi.org/10.2305/iucn.uk.2015-2.rlts.t9948a50653167.en>

- CHEBEZ, J. C. 2008. Los que se van. Fauna Argentina Amenazada. Tomo 3. Mamíferos. Ed. Albatros, Buenos Aires.
- DA SILVA, L. ET AL. 2016. Biogeography of polymorphic phenotypes: Mapping and ecological modelling of coat colour variants in an elusive Neotropical cat, the jaguarundi (*Puma yagouaroundi*). *Journal of Zoology* 299:295–303. <https://doi.org/10.1111/jzo.12358>
- DEL PINO, C. 1987. Visitantes ocasionales. *Almanaque del Banco de Seguros del Estado* 70:216–219. Montevideo.
- DEVINCENZI, G. J. 1925. La riqueza de la tierra. El libro del centenario del Uruguay. 1825-1925. Tomo 2 (P. López, ed.). Imprenta Latina.
- DEVINCENZI, G. J. 1935. Mamíferos del Uruguay. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Montevideo* 2:1–96.
- ESPINOSA, C. ET AL. 2017. Geographic distribution modeling of the margay (*Leopardus wiedii*) and jaguarundi (*Puma yagouaroundi*): a comparative assessment. *Journal of Mammalogy* 99:252–262. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyx152>
- FIGUEIRA, J. H. 1894. Catálogo general de los animales y vegetales de la República Oriental del Uruguay. Contribución a la fauna uruguaya. Enumeración de mamíferos. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Montevideo* 1:187–217. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.159767>
- GIORDANO, A. J. 2015. Ecology and status of the jaguarundi *Puma yagouaroundi*: a synthesis of existing knowledge. *Mammal Review* 46:30–43. <https://doi.org/10.1111/mam.12051>
- GONZÁLEZ, E. M. 2001. Guía de campo de los Mamíferos de Uruguay: introducción al estudio de los mamíferos. Vida Silvestre Uruguay, Montevideo
- GONZÁLEZ, E. M. 2000. Lista sistemática, afinidades biogeográficas, hábitos y hábitats de los mamíferos terrestres autóctonos de Uruguay (Mammalia): una introducción. *Jornadas sobre Animales Silvestres, Desarrollo Sustentable y Medio Ambiente*. Comisión Ambientalista, Facultad de Veterinaria, Montevideo.
- GONZÁLEZ, E. M., & E. LESSA. 2014. Historia de la Mastozoología en Uruguay. *Historia de la Mastozoología en Latinoamérica, las Guayanas y el Caribe* (Ortega, J., J. Martínez & D. Tirira, Eds.). Editorial Murciélago Blanco y AEM, Quito y México DF. <https://doi.org/10.22201/ie.20074484e.2011.1.1.12>
- GONZÁLEZ, E. M., & J. A. MARTÍNEZ-LANFRANCO. 2010. Mamíferos de Uruguay. Guía de campo e introducción a su estudio y conservación. Banda Oriental, Vida Silvestre y MNHN, Montevideo.
- GONZÁLEZ, E. M., N. BOU, A. CRAVINO, & R. PEREIRA. 2016. Qué sabemos y qué nos dicen los conflictos entre felinos y humanos en Uruguay. *Conflictos entre felinos y humanos en América Latina* (Castaño-Urbe C, Lasso C. A., Hoogesteijn R., A. Díaz-Pulido & E. Payán-Garrido, eds.). Serie Editorial Fauna Silvestre Neotropical. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá. <https://doi.org/10.32854/agrop.v12i2.1366>
- GRATTAROLA, F. ET AL. 2016. Primer registro de yaguarundi (*Puma yagouaroundi*) (Mammalia: Carnivora: Felidae) en Uruguay, con comentarios sobre monitoreo participativo. *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay* 25:85–91. <https://doi.org/10.26462/26.1.5>
- INDRUSIAK, C., & E. EIZIRIK. 2003. Carnívoros. *Livro vermelho da fauna ameaçada de extinção no Rio Grande do Sul* (C. Fontana, G. Bencke & R. Reis, eds.). Edipucrs, Porto Alegre.
- LUENGOS-VIDAL, E., M. GUERISOLI, N. CARUSO, & M. LUCHERINI. 2017. Updating the distribution and population status of Jaguarundi, *Puma yagouaroundi* (É. Geoffroy, 1803) (Mammalia: Carnivora: Felidae), in the southernmost part of its distribution range. *CheckList* 13:75–79. <https://doi.org/10.15560/13.4.75>
- MARELLI, C. 1931. Los vertebrados exhibidos en los zoológicos del Plata. *Memorias del Jardín Zoológico de La Plata* 4:1–274.
- MARTÍNEZ-LANFRANCO, J. A. 2012. Regional updates. Uruguay: Brief review of status and prospects for felid conservation. *Newsletter of the Wild Felid Research and Management Association* 5:10–11.
- MONES, A., J. GONZALEZ, R. PRADERI, & M. CLARA. 2003. Mammalia. Diversidad de la biota uruguaya. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural (2a Serie)* 10:1–26.
- OLIVEIRA, T. G. DE. 1998. *Hepailurus yagouaroundi*. *Mammalian Species* 578:1–6.
- PRIGIONI, C., A. SAPP, J. VILLALBA, J. SCHLEE, & J. CORREA. 2020. Registros de la presencia del yaguarundi (*Puma yagouaroundi*) (Mammalia: Felidae) en el Uruguay y en el sur de Rio Grande del Sur, Brasil. *Acta Zoológica Platense* 3:1–7. <https://doi.org/10.26462/28.1.3>
- XIMÉNEZ, A., A. LANGGUTH, & R. PRADERI. 1972. Lista sistemática de los mamíferos del Uruguay. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural* 7:1–49.