

Efecto de la Complejidad Estructural de *Thalassia testudinum* sobre la Distribución y Abundancia de Peces Juveniles de *Lagodon rhomboides*

VICTOR D. GARCÍA-HERNÁNDEZ y URIEL ORDÓÑEZ-LÓPEZ

Instituto Politécnico Nacional. Centro de Investigación y de Estudios Avanzados. Km 6, carretera a Progreso, A.P.73, Cordemex, C.P. 97310. Mérida Yucatán, México.

RESUMEN

Se analiza la distribución y abundancia espacial de peces juveniles de *Lagodon rhomboides* en Laguna Yalahau y su relación con la complejidad estructural de las praderas de *Thalassia testudinum*. Para lo cual, se realizaron muestreos nocturnos sobre praderas de pastos durante un año con una red Renfro de 1.0 mm de luz de malla, en 8 estaciones: 4 en la zona externa (ZE) y 4 en la zona interna (ZI) de la laguna. Además se tomaron muestras de pastos con un nucleador de PVC. Con las muestras colectadas se determinó la complejidad estructural de los pastos marinos (área foliar, densidad de haces y biomasa). La complejidad estructural de los pastos varió espacialmente, observándose diferencias significativas entre cada una de las zonas. Se capturaron un total de 2105 peces con una talla promedio de 2.6 cm. La zona externa presentó la mayor abundancia, biomasa y longitud promedio de esta especie. Se presentaron diferencias significativas entre las abundancias y biomásas de cada zona. Por lo anterior, se puede inferir que la complejidad estructural de las praderas de pastos influyó en la distribución y abundancia de "xlavitas". Ambas zonas sirven como áreas de protección para los juveniles de esta especie. Además debido a la alta abundancia de peces, se puede inferir que estas praderas de pastos sirven como áreas de crianza y alimentación. En este sentido, las praderas de pastos marinos en laguna Yalahau, pueden ser consideradas como un hábitat esencial para esta y otras especies de peces juveniles. Este tipo de estudios permite evaluar la importancia ecológica que tienen las praderas de pastos marinos y su influencia sobre las comunidades y poblaciones de peces juveniles.

PALABRAS CLAVES: *Lagodon rhomboides*, *Thalassia*, complejidad, Yalahau, hábitat.

The Effects of the Structural Complexity of Turtlegrass Meadows (*Thalassia testudinum*) on the Distribution and Abundance of Juvenile pinfish (*Lagodon rhomboides*)

We analyzed the distribution and abundance of the juvenile pinfish (*Lagodon rhomboides*) in Lagoon Yalahau and their relationship with the structural complexity of turtlegrass meadows (*Thalassia testudinum*). Night samplings were made on turtlegrass meadows during a year, with a bar network Renfro type with 1.0 mm mesh, in 8 stations: 4 in the external area (ZE) and 4 in the internal area (ZI) of the lagoon. In addition we took samples of turtlegrass with a PVC piping. With the collected samples, the structural complexity of turtlegrass was determined (plant surface area, density of shoots, biomass). The structural complexity of turtlegrass varied spacially and significant differences between zones were observed. A total of 2105 juvenile pinfish were collected, with an average size of 2.6 cm. The external zone presented the greatest abundance, biomass and average size of the pinfish. There were significant differences between the abundance and biomass of each area. For the above mentioned facts, the structural complexity of the turtlegrass meadows influenced in the distribution and abundance of the pinfish. Both zones serve as protection areas for the juvenile pinfish. Also due to graetest abundance the fishes, it is possible to infer that these turtlegrass meadows serve as feeding and nursery areas. In this sense, the turtlegrass meadows in Yalahau lagoon, can be considered as an essential fish habitat for the pinfish and other species of juvenile fishes. This type of studies allow the evaluation of the ecological importance that the seagrass meadows and their influence on the communities and populations of juvenile fishes.

KEY WORDS: Pinfish, juvenile, turtlegrass, complexity, Yalahau, habitat.

INTRODUCCIÓN

El número de especies asociadas a los sistemas costeros varía ampliamente en función de la complejidad estructural de cada hábitat (Parrish, 1989; Nagelkerken *et al.* 2001). Dentro de los sistemas con una gran complejidad estructural y una alta disponibilidad de alimento se encuentran las praderas de pastos marinos, estos sistemas son utilizados como área de alimentación, protección y crianza para un gran número de peces juveniles (Nagelkerken *et al.* 2000, 2000^a y 2001). Variaciones en la complejidad del hábitat pueden tener efectos en las interacciones biológicas

de los peces, cambios en la complejidad de las praderas de pastos afectan la distribución, abundancia y protección de ciertas especies de peces (Spitzer *et al.* 2000, García-Hernández, 2004).

Una de las especies mayormente asociada a las praderas de pastos marinos es *Lagodon rhomboides* (Linnaeus, 1766) conocido localmente como "sargo" o "xlavita", esta especie usa las praderas de pastos como zonas de alimentación y protección en etapas juveniles (Vega-Cendejas *et al.* 1994; Ordóñez-López y García-Hernández, 2005) y posiblemente como áreas de crianza (García-Hernández, 2004;

Ordóñez-López y García-Hernández, 2005). Esta especie es un predador común de invertebrados en estos sistemas, también es un eslabón importante entre la producción primaria y secundaria (Motgomery y Targett, 1992; Nelson 2000). Los juveniles y adultos de esta especie son presa de otros peces, además es usado como carnada para muchas especies comerciales y deportivas (Nelson 1998 y 2000).

A pesar de su importancia ecológica y económica las poblaciones de “xlavita” en la península de Yucatán no han sido adecuadamente estudiadas, y mucho menos ha sido estudiado su relación con la complejidad estructural del hábitat que utilizan en estadios juveniles. Por lo cual, el presente trabajo tiene por objetivo analizar como influye la complejidad de los pastos marinos en la distribución y abundancia de la población de “xlavita” en una laguna costera considerada como ANP en la península de Yucatán.

MATERIAL Y METODOS

Área de estudio: El área de estudio comprendió a Laguna Yalahau también conocida como laguna Conil, se localiza en la región noreste de la península de Yucatán, y posee una extensión de 275 km² (Figura 1), presenta un clima semi-seco de marzo a junio, con intensas lluvias de julio a octubre y fuertes vientos del norte y lluvias menores el resto del año. Este sistema lagunar se caracteriza por presentar áreas someras con praderas de pastos marinos, principalmente *Thalassia testudinum* Banks ex König 1805, tanto en su parte interna como en la boca (Espinoza-Avalos, 1996), además de tener características hidrológicas típicamente marinas.

Diseño de muestreo

El muestreo se llevó a cabo quincenalmente durante un ciclo anual (junio de 2001 a mayo de 2002) en ocho estaciones someras distribuidas sobre praderas de *T. testudinum* (Figura 1). Parámetros hidrológicos como temperatura, salinidad y saturación de oxígeno fueron medidos *in situ* con un miltisensor de campo YSI85/50 FT (± 0.1),

mientras que la profundidad se registró con una sondaleza marcada en centímetros. Para el análisis de la complejidad estructural de *T. testudinum* se tomo una muestra en cada sitio con un nucleador de PVC de 30 cm de diámetro (área = 0.07 m²) y transportadas en fresco al laboratorio, con esta muestrea se determinó la densidad de haces, biomas y área foliar (métodos utilizados: ver Phillips y McRoy 1990).

Las recolectas de peces juveniles de *L. rhomboides* se realizaron en la noche, durante este periodo se ha registrado una mayor abundancia de peces juveniles en sistemas estuarino-lagunares (Vega-Cendejas *et al.* 1994). Para la captura se realizaron arrastres con una red de barra tipo Renfro de 1.6 x 0.5 m de boca, longitud de 1.5 m y luz de malla de 1.0 mm, sobre un transecto de 31 m (~ 50 m²). Los peces recolectados fueron fijados en una solución de formaldehído y agua de mar al 10%. Para todas las estaciones, el número total de “xlavitas” fue contado, medido (cm) y pesado (g) de manera individual.

Análisis de datos

La identificación de la zonación del área de estudio en función de las variables hidrológicas del medio, se realizó por medio de un análisis de similitud de Bray-Curtis por el método de distancia euclidiana, después de transformar los datos de los 8 sitios de muestreo a logaritmo (x). El análisis permitió identificar zonas con afinidad hidrológica o zonas de similar influencia, dividiendo a la laguna en dos zonas: externa (ZE) e interna (ZI). Los parámetros de la población de *L. rhomboides* se analizaron siguiendo este criterio. Grupos de estaciones (zonas) fueron sometidos a un análisis de varianza de dos vías (ANOVA) de dos vías ($P < 0.05$, Zar 1984), para establecer la existencia de diferencias significativas respecto a una misma variable hidrológica.

Para evaluar la variación espacial de los parámetros ecológicos de abundancia, biomasa y talla de la población de juveniles de *L. rhomboides* se realizó un análisis de varianza de dos vías (ANOVA), donde las zonas y los parámetros de la población de “xlavita” fueron tratados como

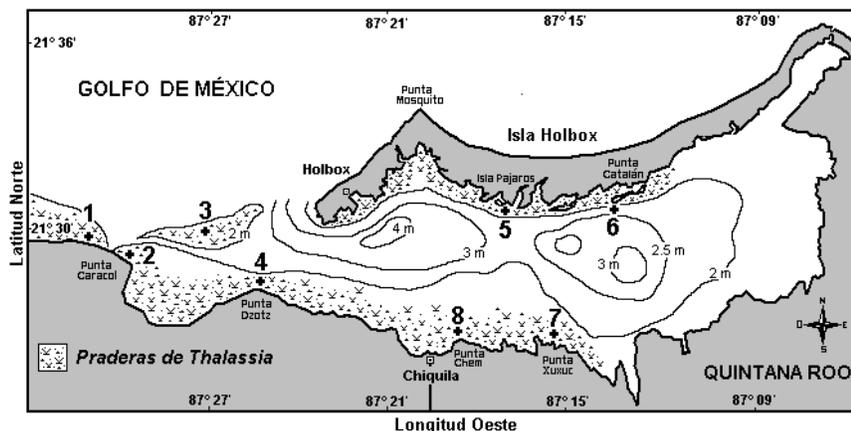


Figura 1. Batimetría y ubicación de los sitios de recolecta, en laguna Yalahau, Quintana Roo, México.

factores fijos en el análisis. Los datos originales se transformaron a logaritmo ($\log(x+1)$) para cumplir los supuestos del ANOVA.

La distribución de frecuencia de tallas se construyó con todos los datos obtenidos para ambas zonas, agrupados en intervalos de clases de talla de 1 cm de longitud estándar. Esta distribución de frecuencias se analizó con una comparación pareada, mediante el uso de la prueba de Kolmogorov-Smirnov para dos muestras, con la finalidad de determinar si las tallas de peces juveniles capturados en ambas zonas son significativamente diferentes (Sokal y Rohlf, 1995).

RESULTADOS

La salinidad presentó un gradiente desde la zona de la boca a la parte interna, siendo esta zona la de mayor salinidad promedio, en cuanto a la temperatura se observó una variación inversa a la salinidad siendo la parte externa la que registró la mayor temperatura promedio, mientras que la mayor saturación de oxígeno y profundidad promedio se observó en la parte externa. En cuanto a los parámetros bióticos se observó que, la mayor biomasa y área foliar de *T. testudinum* se presentaron en la zona externa, aunque en la zona interna se registró la mayor densidad de haces. El análisis de varianza (ANOVA) mostró que solo la tempera-

tura y biomasa de pastos no presentaban diferencias significativas entre las zonas de muestreo (Tabla 1).

Se capturaron un total de 2105 individuos juveniles de *L. rhomboides*, con una talla promedio de 2.6 cm de longitud estándar, con una talla mínima de captura de 0.4 cm y una máxima de 10.6 cm.

De manera espacial la zona externa de la laguna presentó los parámetros mayores de abundancia, biomasa y talla de "xlavitas" juveniles. Al aplicar un análisis de varianza (ANOVA) de dos vías se observaron diferencias significativas entre la abundancia y biomasa de ambas zonas, no así para la talla de esta especie (Tabla2).

La talla mínima de captura de los juveniles de xlavita fue de 0.4 cm y la máxima de 10.6 cm. El análisis de distribución de frecuencias de tallas indicó la presencia de 10 intervalos de talla en la zona externa y 11 en la zona interna. Aunque se observó una mayor abundancia de individuos de cada uno de los intervalos de talla en la zona externa, al aplicar la prueba de Kolmogorov-Smirnov ($D_{\max} = 0.36$, $p > 0.10$) no se observaron diferencias significativas entre los intervalos de ambas zonas (Figura 2).

DISCUSIÓN

Las diferencias hidrológicas observadas en la laguna de Yalahau indicaron una variación espacial, que es el resultado de la asociación entre la fuerza y dirección de los

Tabla 1. Valores promedio de los parámetros hidrológicos y de *Thalassia testudinum* por zona y época en laguna Yalahau, Quintana Roo. (#) Error estándar de la media.

División	Zona		ANOVA
Variable	Externa	Interna	p
Profundidad (m)	0.9 (0.1)	0.7 (0.1)	$p < 0.05$
Salinidad (ups)	35.9 (0.3)	39.7 (0.5)	$p < 0.05$
Temperatura (°C)	28.7 (0.5)	27.6 (0.1)	$p > 0.05$
Saturación de oxígeno (%)	82.4 (4.4)	67.7 (0.8)	$p < 0.05$
Densidad de haces (haces/m ²)	324.5 (41.5)	410.4 (20.4)	$p < 0.05$
Biomasa de pastos (g/m ²)	700.5 (354.1)	623.2 (44.0)	$p > 0.05$
Área foliar (cm ² /m ²)	34281.8 (4034.8)	28003.7 (1531.3)	$p < 0.05$

Tabla 2. Parámetros ecológicos de *L. rhomboides* en laguna Yalahau, periodo de junio de 2001 a mayo de 2002. (#) Desviación estándar, talla = error estándar de la media.

División	Zona		ANOVA
Parámetro	Externa	Interna	p
Abundancia (N° de ind)	1377 (72.6)	728 (47.9)	$p < 0.05$
Biomasa (g)	2774.3 (163.8)	1418.6 (83.4)	$p < 0.05$
Talla LE (cm)	2.8 (0.4)	2.3 (0.3)	$p > 0.05$

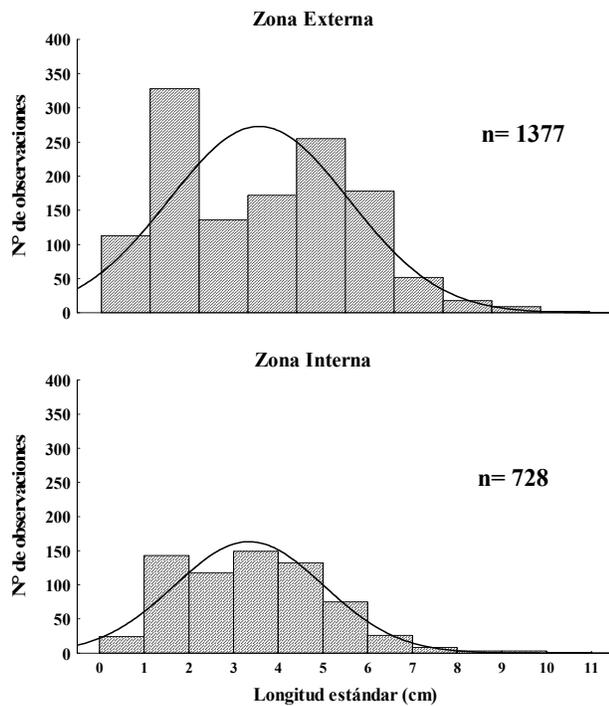


Figura 2. Histograma de distribución de frecuencias de talla de juveniles de *Lagodon rhomboides* en praderas de *T. testudinum* en laguna Yalahau.

vientos, tiempo de residencia del agua, intensos flujos de marea y aportes dulceacuícolas subterráneos (ojos de agua) como lo han señalado Herrera-Silveira *et al.* (1998) y Aguilar-Salazar *et al.* (2003). Asimismo, el aporte de nutrientes, una mayor transparencia e intensidad en la radiación solar también influyeron en la condición de *T. testudinum* dentro de la laguna, reflejándose en una mayor densidad de haces en la zona interna. Al respecto Medina-Gómez (2000) ha señalado que una mayor transparencia en el agua y mayor radiación solar favorece un rápido desarrollo de los pastos marinos en una laguna costera cercana a Yalahau.

Con relación a la complejidad estructural de las praderas, diversos autores han señalado que ésta se puede medir con relación a la densidad de haces, biomasa y área foliar (Heck y Orth, 1980). Dos de estas variables (densidad de haces y área foliar) en laguna Yalahau, indicaron que ambas zonas son altamente complejas. Sin embargo, esta complejidad varía de acuerdo a la parte de la planta que se estudie (partes aéreas y partes enterradas). De acuerdo a lo anterior la zona externa es más compleja que la interna, esto se observa en el incremento del área foliar, en este sitio las hojas de los pastos son más grandes que en el interior de la laguna. Por el contrario la zona interna es más compleja si tomamos como medida la variable densidad de haces. Considerando que los peces juveniles tiene una mayor relación con la parte aérea o superior de la pradera, se puede esta-

blecer que esta variable (área foliar) es más importante para este trabajo que las otras variables asociadas a la complejidad que hemos analizado (García-Hernández, 2004).

En este sentido la teoría señala que al aumentar la complejidad estructural aumenta el número de refugios, lo que permite a los organismos escapar con mayor facilidad de sus predadores (Nelson, 1979). Otros autores (Orth y Van Monfrans (1984) y Orth (1992), encuentran que la complejidad estructural influye en la abundancia y diversidad de los organismos que habitan en las praderas de pastos marinos, mencionando que a mayor complejidad se presenta un mayor número de individuos y una mayor diversidad. Los resultados mostraron que la abundancia de peces estuvo en relación con los gradientes de los factores hidrológicos medidos en la laguna incluyendo la complejidad; cambios que también han sido señalados en otros sistemas costeros del norte de la península (Vega-Cendejas *et al.*, 1994; Vega-Cendejas & Hernández, 2003).

Nelson (1998) menciona que elevadas abundancias de juveniles de *L. rhomboides* se presentan en zonas localizadas cerca de las bocas de las lagunas, ya que es en estas zonas donde se ubican grandes extensiones de pastos marinos; además en este tipo de sistemas la efectividad de los predadores disminuye al aumentar la densidad de los pastos (Nelson, 1998, Heck y Orth, 1980), funcionando como una barrera visual entre el predador y la presa (Main, 1987), permitiendo que los peces de menor tamaño escapen más fácilmente de sus predadores (Orth, 1992). Lo anterior explica la alta abundancia de juveniles de “xlavitas” reportada para este estudio en la zona de la boca.

Las larvas de esta especie son transportadas desde los sitios de desove hacia los estuarios y lagunas y se dispersan en ellos a través de las corrientes superficiales (Darcy, 1985). Después de la metamorfosis las larvas se asientan más o menos cerca del fondo in este tipo de sistemas. El hecho de encontrar una importante cantidad de postlarvas (0.8-2.0 cm) sugiere que ambas zonas (externa e interna) son usadas como área de asentamiento de larvas de xlavita en este sistema lagunar. Nelson (1998) reporta un comportamiento similar de esta especie en las Bahías de Choctaw-hatchee y Tampa. La zona externa funciona como un filtro que debido a sus características hidrológicas y de complejidad óptimas, permiten el asentamiento de las larvas pelágicas de *L. rhomboides*. Las larvas que logran pasar se asientan en las praderas internas aunque en menor cantidad, tal vez por que las condiciones son menos óptimas que en la zona externa.

Los peces capturados presentaron una menor talla promedio en la zona interna, mientras que en la zona externa ésta fue mayor. Esta separación ontogénica disminuye la competencia intraespecífica por los diferentes recursos en las praderas de pastos marinos, entre ellos el alimento y refugio (Nagelkerken *et al.* 2000, 2001). De acuerdo con Spitzer *et al.* (2000), la densidad de la vegetación influye en el crecimiento de esta especie, encontrando que a mayor complejidad (densidad de haces) el crecimiento es más

lento. En este mismo contexto Ryer (1988) encontró que los peces al incrementar su tamaño corporal, su capacidad de capturar presas en sitios de mayor complejidad disminuye considerablemente, migrando a sitios de menor complejidad.

Como lo mencionan Adams *et al.* (2006), la complejidad del hábitat esta influyendo especialmente en la obtención de medidas adecuadas sobre la función de las áreas de crianza. La variabilidad de las características del hábitat, así como la cantidad de hábitats disponibles afecta esta función en los peces juveniles. Un desafío muy importante implica la necesidad de caracterizar adecuadamente la variación temporal en el uso y características de las praderas de pastos marinos en sistemas costero lagunares y la relación que tienen con las comunidades y poblaciones de peces juveniles que en ellas habitan.

Finalmente este tipo de estudios nos permite tener un entendimiento mayor de la función que tiene la complejidad estructural de los pastos marinos sobre la distribución y abundancia de especies de importancia comercial y ecológica, que permitirán establecer pautas de manejo, conservación y restauración de este tipo de ecosistemas costeros.

REFERENCIAS

- Adams, A. J., C. P. Dahlgren, G. Todd Kellison, M. S. Kendall, C. A. Layman, J. A. Ley, I. Nagelkerken y J. E. Serafy. 2006. Nursery function of tropical back-reef systems. *Mar. Ecol. Prog. Ser* **318**: 287-301.
- Aguilar-Salazar, F., J. González-Iturbe, A. Senties-Granados, M. Rueda, J. Herrera-Silveira, I. Olmsted, F. Remolina-Suárez, J. Martínez-Aguilar, & F. Figueroa-Paz. 2003. Batimetría, variables hidrológicas, vegetación acuática sumergida y peces de la Laguna de Yalahau, Quintana Roo, México. Editado por el Instituto Nacional de la Pesca, CRIP-Puerto Morelos, Q. Roo. 22 p.
- Darcy, G. H. 1985. Synopsis of biological data on the pinfish, *Lagodon rhomboides* (Pisces:Sparidae). U.S. Dep. Commer., NOAA. Tech. Rep. NMFS, 32 p.
- Espinoza-Avalos, J. 1996. Distribution of seagrasses in the Yucatan Peninsula, Mexico. *Bull. Mar. Sci.* **59** (2): 449-454
- García-Hernández, V. D. 2004. Influencia de la complejidad estructural de *Thalassia testudinum* sobre la comunidad íctica juvenil en Laguna Yalahau, Quintana Roo. Tesis de Maestría. CINVESTAV. 144 p.
- Heck, K. L. Jr. y R. J. Orth. 1980. Seagrass habitat: the roles of habitat complexity, competition and predation in structuring associated fish and motile macroinvertebrate assemblages. En: Jhon, D. M., S. J. Hawkins y J. H. Price (eds). *Plant-Animal Interactions in the Marine Benthos*. Oxford Press. 570 p.
- Herrera-Silveira, J., J. Ramírez-Ramírez & A. Saldivar. 1998. Overview and characterization of the hydrology and primary producer communities of selected coastal lagoons of Yucatan, Mexico. *Aquatic Ecosystem Health and Management* **1**: 353-372.
- Main, K. L.: 1987. Predator avoidance in seagrass meadow: prey behavior, microhabitat selection and cryptic coloration. *Ecology* **68**: 170-180
- Medina-Gómez, I. 2000. Variación espacio-temporal de la productividad primaria en una laguna costera cársica subtropical sin impacto antropogénico. Tesis Maestría en Biología Marina. CINVESTAV-IPN, México. 115 p.
- Montgomery, J. L. M. y T. E. Targett. 1992. The nutritional role of seagrass in the diet of the omnivorous pinfish *Lagodon rhomboides* (Linnaeus). *Jour. Exp. Mar. Bio. Ecol* **158**: 37-57.
- Nagelkerken, I., M. Dorenbosch, W.C. Verberk, E. Cocheret de la Morinière & G. van der Velde. 2000. Day-night shifts of fishes between shallow-water biotopes of a Caribbean bay, with emphasis on the nocturnal feeding of Haemulidae and Lutjanidae. *Marine Ecology Progress Series* **194**:55-64.
- Nagelkerken, I., M. Dorenbosch, W.C. Verberk, E. Cocheret de la Morinière & G. van der Velde. 2000^a. Importance of shallow-water biotopes of a Caribbean bay for juvenile coral reef fishes: patterns in biotope association, community structure and spatial distribution. *Ma. Ecol. Prog. Ser* **202**: 175-192.
- Nagelkerken, I., S. Kleijnen, T. Klop, R. A. van den Brand, E. Cocheret de la Morinière & G. van der Velde. 2001. Dependence of Caribbean reef fishes on mangroves and seagrass beds as nursery habitats: a comparison of fish faunas between bays with and without mangroves/seagrass beds. *Marine Ecology Progress Series* **214**: 225-235.
- Nelson, W. G. 1979. Experimental studies of selective predation on amphipods: consequences for amphipod distribution and abundance. *Jour. Exp. Mar. Biol. Ecol* **38**: 224- 245.
- Nelson, G. A. 1998. Abundante, growth, and mortality of young-of-the year pinfish, *Lagodon rhomboides*, in three estuaries along the gulf coast of Florida. *Fish. Bull* **96**: 315-328.
- Nelson, G. A. 2002. Age, growth, mortality and distribution of pinfish (*Lagodon rhomboides*), in Tampa Bay and adjacent Gulf of Mexico waters *Fish. Bull* **100**: 582-592.
- Ordóñez-López, U. y V. D. García-Hernández. 2005. Ictiofauna juvenil asociada a *Thalassia testudinum* en Laguna Yalahau, Quintana Roo. *Hidrobiológica* **15** (2 especial): 195-204.
- Orth, R. J. & J. Van Montfrans. 1984. Epiphyte-seagrass relationships with an emphasis on the role of micrograzing: a review. *Aquatic Botany* **18**: 43-69.
- Orth, R. J. 1992. A perspective on plant-animal interactions in seagrasses: physical and biological determinants influencing plant and animal abundance. En: Jhon, D. M., S. J. Hawkins y J. H. Price (eds). *Plant-Animal*

- Interactions in the Marine Benthos. Oxford Press. 570 p.
- Parrish, J. D. 1989. Fish communities of interacting shallow-water habitats in tropical oceanic regions. *Mar. Ecol. Prog. Ser* **58**:143-160.
- Phillips, C. R. & C. P. McRoy. 1990. *Seagrass Research Methods. Monographs on Oceanographic Methodology* **9**. UNESCO, France. 210 p.
- Ryer, G. H. 1988. Pipefish foraging: effects of fish size, prey size and altered habitat complexity. *Mar. Ecol. Prog. Ser* **48**: 37-45.
- Sokal, R. R. y F. J. Rohlf. 1995. *Biometry*, 3ed. Ed. W. H. Freeman, New York. 887 p.
- Spitzer, P. M., J. Mattila y K. L. Heck Jr. 2000. The effects of vegetation density on the relative growth rates of juvenile pinfish, *Lagodon rhomboides* (Linneaus), in Big Lagoon, Florida. *Jour. Exp. Mar. Biol. Ecol* **244**: 67-86
- Vega-Cendejas, M. E., U. Ordóñez-López & M. Hernández. 1994. Day-Night variation of fish populations in the mangrove of Celestún Lagoon, México. *Inter. Jour. of Ecol. and Envi. Sci* **20**: 99-108.