

Comparación Espacial del Ictioplancton Presente en Distintos Ambientes Marinos Dentro de dos Ensenadas Ubicadas en la Bahía de Mochima, Parque Nacional Mochima, Venezuela

ANA HERRERA-REVELES^{1,2} y BAUMAR MARÍN²

¹Postgrado en Ecología, Instituto de Zoología Tropical, Universidad Central de Venezuela, Caracas, Venezuela 1041-A.

²Laboratorio de Zooplancton, Instituto Oceanográfico de Venezuela, Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela

RESUMEN

Los ensamblajes larvarios en peces de diferentes ambientes marinos ubicados dentro de dos ensenadas contrastantes en cuanto a la exposición de corrientes externas en la Bahía de Mochima, fueron evaluados mensualmente durante noviembre 2008 y junio 2009. Las capturas fueron realizadas en horas nocturnas utilizando trampas de luz y redes de plancton. En ambas ensenadas dominaron las familias Clupeidae y Gobiidae, así como ciertas especies arrecifales. En la zona interna se reportaron 54 especies (26 familias), mientras que en la ensenada externa se identificaron 53 especies (27 familias). La densidad de huevos y la estructura de tallas de los estadios larvarios pelágicos de los peces mostraron diferencias entre ensenadas, siendo la interna donde se capturaron un mayor número (7.855 huevos) y se registró una talla promedio mayor de individuos ($20,21 \pm 17,45$ mm) en comparación a la ensenada externa (2.918 huevos; $8,81 \pm 5,52$ mm talla promedio). La ensenada interna presenta principalmente tres ambientes marinos: raíces sumergidas de mangle, praderas de fanerógamas y zonas arrecifales, con diferencias en sus ensamblajes ictioplanctónicos. El ensamblaje de las zonas arrecifales presentaron las mayores abundancias con respecto a los ensamblajes de los otros ambientes. Los resultados sugieren que la ensenada interna puede ser considerada una zona de desove y con importantes ambientes de guarderías debido a la permanencia de estadios tempranos de ciertas especies, y a la poca exposición de las corrientes externas. La abundancia y diversidad encontrada en la ensenada externa puede ser consecuencia de la entrada de larvas de zonas externas a la plataforma continental, y de la salida de larvas provenientes de las zonas internas de la bahía.

PALABRAS CLAVES: Ictioplancton, arrecifes coralinos, praderas fanerógamas, mangles, Bahía de Mochima, Venezuela

Ichthyoplankton Spatial Comparison over Different Marine Environments on Two Mochima Bay inlets, Mochima National Park, Venezuela

Spatial distribution in larval fish assemblages over different marine environments were evaluated in two inlets with different external currents exposure levels of Mochima Bay. The samplings were carried out monthly at nighttime between November 2008 and June 2009 through light-traps and plankton nets. The most abundant families in both inlets were Clupeidae and Gobiidae, as well as some coral reef species. A total of 54 species (26 families) were collected in the internal inlet and 53 species (27 families) in the external inlet. Egg abundance and larvae size average were higher in the internal inlet (7,855 eggs; 20.21 ± 17.45 mm) rather than in the external inlet (2,918 eggs; 8.81 ± 5.52 mm). There are three main marine environments with different larvae fish assemblages in the internal inlet: submerged mangrove roots, seagrass beds and coral reefs. The assemblage of the coral reef had the higher larvae abundance and diversity in comparison with larvae assemblages of the others environments. The results suggest that this internal inlet can be considered as a spawning area and also as a nursery due to the early stages permanence of some species and the low external currents exposition. On the other hand, the high abundance in the external inlet can be a consequence of a larvae income from external zones from the continental platform, and the exit of some larvae from the internal inlets.

KEY WORDS: Ichthyoplankton, coral reefs, seagrass, mangroves, Mochima Bay, Venezuela

Comparaison Spatiale Ichtyo-plancton sur Différents Environnements Marins sur Deux Criques Mochima Bay, Mochima National Park Venezuela

La distribution spatiale des larves dans des assemblages de poissons sur différents environnements marins a été évaluée dans deux criques avec des niveaux différents d'exposition aux courants externes de Mochima Bay. Les échantillonnages ont été effectués mensuellement pendant la nuit entre novembre 2008 et juin 2009, à l'aide de pièges lumineux et de filets à plancton. Les familles les plus abondantes dans les deux bras de mer ont été Clupeidae et Gobiidae, ainsi que certaines espèces de récifs coralliens. Un total de 46 espèces (25 familles) ont été recueillies dans la crique interne et 44 espèces (23 familles) dans la crique externe. L'abondance des œufs et la taille moyenne des larves étaient plus élevées dans la crique interne (7,722 œufs; $13,46 \pm 14,47$ mm) plutôt que dans la crique externe (2.918 œufs; $9,83 \pm 7,28$ mm). Il existe trois grands milieux marins avec des assemblages différents de larves de poissons dans la crique interne : racines de mangrove submergées, lits d'algues et récifs coralliens. L'assemblage de la barrière de corail avait une abondance et une diversité de larves plus élevées (374 personnes et 2,31 Bits) en comparaison avec des assemblages de larves des autres environnements. Les résultats suggèrent que cette crique interne peut être considérée comme zone de reproduction et aussi comme compartiment d'éclosion, en raison de la permanence des premiers stades de certaines espèces et à la faible exposition aux courants externes. D'autre part, l'abondance et la diversité élevées dans la crique extérieure (1.211 personnes et 1,38 Bits) peuvent être une conséquence d'une arrivée de larves provenant de zones extérieures à partir de la plate-forme continentale, et la sortie de certaines larves des criques internes.

MOTS CLÉS: Ichtyo-plancton, récifs coralliens, lits d'algues, mangroves, baie de Mochima, Venezuela

INTRODUCCIÓN

Varias especies de peces arrecifales llevan a cabo migraciones ontogénicas entre praderas de fanerógamas, manglares y arrecifes coralinos, lo cual puede ocurrir básicamente por necesidad de diferentes fuentes de alimento, protección de depredadores y migraciones reproductivas (Laegdsgaard y Johnson 2001, de la Moriniere *et al* 2003). De esta forma, ciertas investigaciones en el Caribe han reportado que la presencia de ambientes denominados guarderías (praderas de fanerógamas y manglares) en las cercanías de los sistemas arrecifales tienen un impacto importante en la estructura comunitaria así como también en las biomásas de los peces arrecifales adultos (Mumby *et al.* 2004); los cuales en su mayoría son especies que tienen un importante nivel económicos.

Actualmente se están llevando a cabo esfuerzos en investigaciones con la finalidad de proponer estrategias adecuadas para la conservación de corredores de diferentes hábitats marinos y facilitar la migración natural de las especies entre ambientes (Haddad *et al* 2003, Haddad y Tewksbury 2005, Mumby 2006). Específicamente, para la región del Caribe se han llevado a cabo estudios que identifican la utilización e importancia de hábitat específicos en las migraciones ontogénicas de los peces arrecifales. Sin embargo, hasta los momentos este tipo de han evaluado principalmente la estructura comunitaria de peces arrecifales juveniles y adultos (Wolanski y Sarsenski 1997, Nagelkerken *et al.* 2000, 2001); habiéndose realizado dentro de la región pocos estudios que evalúan la influencia de los ambientes guarderías en los ensamblajes larvarios de los peces en los sistemas arrecifales (Rooker *et al.* 1996).

Los estadios pelágicos de los peces arrecifales constituyen un período importante en el ciclo de vida de estos organismos, ya que la distribución espacial de las poblaciones de adultos podría ser establecida por sus estadios tempranos a través de procesos de dispersión (pasivos y activos) y de reclutamiento (Sale 2004, Cowen *et al.* 2007, Houde 2009). Por estas razones y considerando el vacío de información de ensamblajes larvarios de peces arrecifales en diferentes ambientes marino costeros en el país se propuso como objetivo general comparar el ensamblaje larvario de dos sistemas arrecifales ubicados en dos ensenadas contrastantes en cuanto a patrón de corrientes e influencia de ambientes guarderías (praderas de fanerógamas y raíces sumergidas de mangles), dentro de la Bahía de Mochima, Parque Nacional Mochima.

MATERIALES Y MÉTODOS

El estudio fue realizado en la Bahía de Mochima dentro del Parque Nacional Mochima, situada en la Costa Oriental de Venezuela a 30 Km. al oeste de la ciudad de Cumaná, entre los 10° 24' 30'' de latitud Norte y 64° 19' 30'' de longitud Oeste (Okuda *et al.* 1968).

Dentro de la bahía se establecieron dos ensenadas de muestreo con diferentes localidades dentro de cada una (Tabla y Figura 1). En el caso de la ensenada de interna (ensenada de Taguapire) se logró diferenciar un gradiente de ambientes desde la línea de costa hasta profundidades mayores de 12 m. De esta forma se observaron raíces sumergidas de *Rizophora mangle*, seguida por una extensa pradera de fanerógamas (*Thalassia testudinum*) y un parche arrecifal franjeante. Por su parte, en el caso de la ensenada externa (ensenada de Garrapata) sólo se identificó la presencia de un sistema arrecifal sin el contacto cercano de ambientes guarderías. De esta forma, en la ensenada interna se logró diferenciar tres tipos de ensamblajes ictioplanctónicos, asociados a cada uno de los sistemas marinos mencionados anteriormente, mientras que en el caso de la ensenada externa se evaluó el ensamblaje del sistema arrecifal.

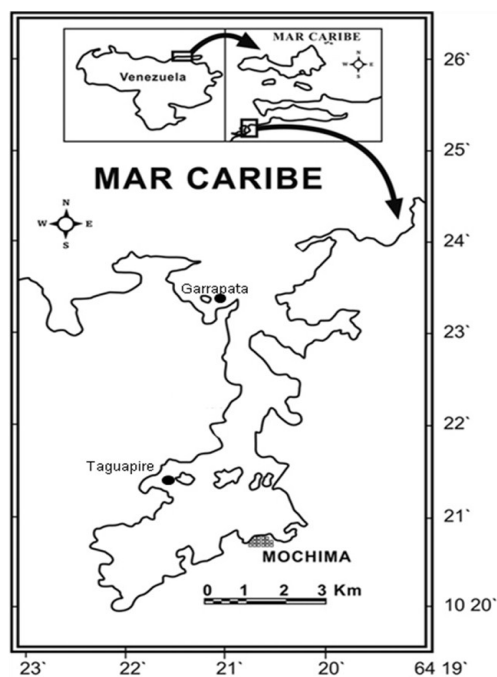


Figura 1. Ubicación geográfica de las estaciones evaluadas dentro de la Bahía de Mochima, Parque Nacional Mochima,

Tabla 1. Geo-referencias de las localidades evaluadas dentro de la Bahía de Mochima, Parque Nacional Mochima

| Localidad | Estación | Norte | Oeste |
|------------------------------|--|---------------|----------------|
| Ensenada Garrapata (externa) | Sistema arrecifal de Garrapata | 10° - 23 366' | 064° - 21 012' |
| | Raíces sumergidas de <i>Rizophora mangle</i> | 10° - 20 956' | 064° - 21 781' |
| Ensenada Taguapire (interna) | Pradera de fanerógamas | 10° - 20 880' | 064° - 21 852' |
| | Sistema arrecifal de Taguapire | 10° - 20 933' | 064° - 21 612' |

En cada una de las estaciones mencionadas anteriormente, se realizaron colectas mensuales de ictioplancton desde noviembre de 2008 a junio de 2009, durante la noche de luna nueva, período típicamente recomendado para éstas capturas (Leis 1991). Para la evaluación de los ensamblajes larvarios dentro de cada una de las ensenadas se emplearon redes estándares de plancton (dos réplicas), a través de las cuales se estimaron ciertas características asociadas a dichos ensamblajes así como también las abundancias de huevos de peces dentro de cada localidad. Al mismo tiempo, se emplearon trampas de luz como técnica de muestreo puntual para cada ambiente mencionado anteriormente (dos réplicas), las cuales fueron colocadas por un período de 8 horas.

Los organismos capturados fueron fijados en una solución de formol neutralizada al 10% con agua de mar, y una vez llevadas al laboratorio fueron trasvasadas a una solución de formalina al 3%. Los análisis posteriores correspondieron a la separación de huevos y larvas, identificación a través de claves taxonómicas hasta el taxón más bajo posible (Richards 2006, Fahay 2007) y posteriormente fueron cuantificados y medidos a través de un lente micrométrico de una lupa estereoscópica Leica Modelo Mz 75.

Con el total de ejemplares capturados se realizó una descripción del ensamblaje de las larvas de peces de cada una de las ensenadas evaluadas y sus respectivos ambientes marinos (sistemas arrecifales, raíces sumergidas de mangles y praderas de fanerógamas). De esta forma se realizó una comparación a través de la composición taxonómica, abundancias relativas y la frecuencia de tallas de las larvas de peces capturadas en cada estación de muestreo. Para ello se emplearon las abundancias totales de los organismos capturados a través de las mallas de arrastre y de las trampas de luz. A su vez se calculó el índice de diversidad de Shannon y su índice de equidad, como medida de ciertos atributos comunitarios. En el caso de las comparaciones de los ensamblajes asociados a cada ambiente diferenciado se emplearon únicamente los datos provenientes de las capturadas obtenidas por medio de las trampas de luz.

A través de análisis estadísticos se cuantificaron las diferencias en diversas comparaciones realizadas de las abundancias, composición y frecuencia de tallas de los diferentes ensamblajes dentro de la Bahía de Mochima. Principalmente se realizaron pruebas de distribución T-student y análisis de varianza (ANOVA) cumpliendo los supuestos principales de estas pruebas (Sokal y Rohlf 1995), con la finalidad de realizar diversas comparaciones de los ensamblajes de larvas de peces asociados a las localidades y estaciones evaluadas dentro de la bahía.

RESULTADOS

Ensamblajes Ictioplanctónicos de las Ensenadas Garrapata y Taguapire

Un total de 6.035 larvas y 10.773 huevos de peces fueron capturados a lo largo de las ensenadas evaluadas, siendo dentro de la ensenada más externa donde se capturó un mayor número de larvas (5.283 larvas) (t_s ; $p = 0,047$), mientras que en la ensenada interna se capturó un mayor número de huevos (7.855 huevos) (t_s ; $p = 0,045$). Sin embargo, la riqueza en ambas ensenadas fue similar (53 y 54 especies, E. Garrapata y E. Taguapire; respectivamente), registrándose para las dos localidades un total de 77 especies correspondientes a 34 familias (Tabla 2).

Con respecto a la composición de los ensamblajes larvarios correspondientes a las ensenadas muestreadas se obtuvo que ambas se encuentran conformadas por un número similar de familias (27 y 26, E. Garrapata y E. Taguapire, respectivamente). No obstante, éstas son diferentes para cada una de las ensenadas, ya que muestran discrepancias en cuanto a dominancia, abundancia e importancia relativa de las especies que conforman a cada una de las familias registradas (Figura 2). De esta forma, se tiene que para la ensenada más externa hay una dominancia absoluta de la familia Clupeidae (90,40 % con respecto al resto de las familias) (F_s ; $p = 0,024$), de las cuales se registraron siete especies, siendo *Sardinella aurita* la más abundante (4.457 ejemplares capturados). En la ensenada Garrapata se registraron ciertas familias que no fueron capturadas en la zona interna de la bahía, tales como Dactyloscopidae, Synodontidae, Bregmacerotidae (2 spp. registradas por familia), entre otras con menores importancias relativas, de las cuales son destacables la presencia de larvas Leptocéfalas (Orden Anguilliformes).

A diferencia de la ensenada externa, se registró que el 80,18% de los ejemplares capturados pertenecen a tres familias: Clupeidae, Engraulidae y Gobiidae (43,62; 27,26 y 9,31%; respectivamente), con un importante número de especies identificadas para cada una de dichas familias (9, 3 y 5 especies; respectivamente). No obstante, al igual que en Garrapata, *S. aurita* fue una de las especies dominantes en conjunto con una especie no identificada de Engraulidae. Igualmente, en la ensenada interna se registró la presencia de larvas pertenecientes a familias no registradas hasta el momento en la zona externa de la bahía, tales como Serranidae (2 spp.), Hemirhamphidae y Aulostomidae (1 sp. cada una).

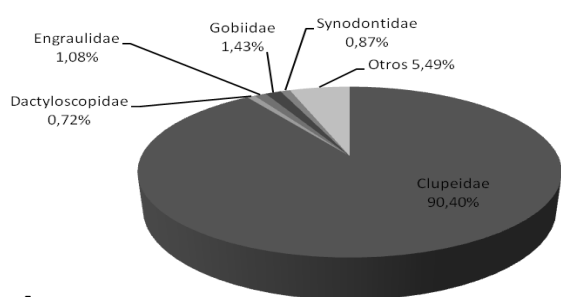
Al comparar atributos comunitarios, tales como diversidad y equidad, de la ensenada externa con respecto a la interna, se tiene que la ensenada Taguapire presenta una mayor diversidad y equidad con respecto a la ensenada Garrapata (Tabla 3). Otro aspecto a ser comparado entre los ensamblajes ictioplanctónicos en cada una de las ensenadas evaluadas, es la distribución de tallas que presentaron los ejemplares capturados (Figura 3). Para ambas ensenadas la mayor proporción de tallas registradas

Tabla 2. Familias y especies pertenecientes al ictioplancton capturadas en cada ensenada evaluada

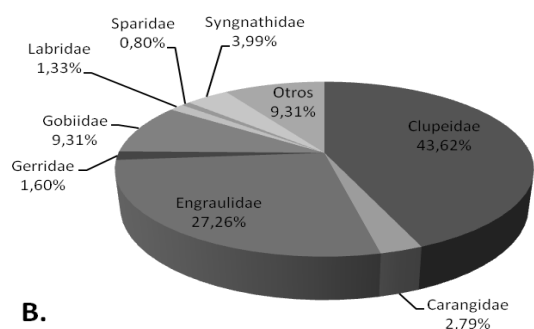
| Familia | Especie | E. Garrapata | E. Taguapire |
|----------------------|----------------------------------|--------------|--------------|
| Achiridae | <i>Achirus lineatus</i> | 2 | 1 |
| Atherinidae | <i>Atherinidae</i> sp. | 1 | 7 |
| Aulostomidae | <i>Aulostomidae</i> sp. | | 2 |
| Batrachoidae | <i>Batrachoidae</i> sp. | | 1 |
| Blenniidae | <i>Blenniidae</i> sp. | 7 | 3 |
| | <i>Ophioblennius atlanticus</i> | | 3 |
| Bothidae | <i>Bothus</i> sp. | 2 | |
| Bregmacerotidae | <i>Bregmaceros cantori</i> | 2 | |
| | <i>Bregmaceros</i> sp. | 2 | |
| Carangidae | <i>Carangidae</i> sp. | 1 | 4 |
| | <i>Caranx</i> sp. | 5 | 4 |
| | <i>Chloroscombrus chysurus</i> | 2 | |
| | <i>Decapterus punctatus</i> | | 1 |
| | <i>Decapterus</i> sp. | 1 | 7 |
| | <i>Selene</i> sp. | | 1 |
| | <i>Seriola</i> sp. | | 4 |
| Carapidae | <i>Carapus bermudensis</i> | 2 | |
| Chaenopsidae | <i>Chaenopsidae</i> sp. | 2 | |
| Clupeidae | <i>Clupeidae</i> sp1 | 76 | 4 |
| | <i>Clupeidae</i> sp2 | 15 | 10 |
| | <i>Clupeidae</i> sp3 | 21 | 2 |
| | <i>Clupeidae</i> sp4 | 173 | 44 |
| | <i>Clupeidae</i> sp5 | 6 | 51 |
| | <i>Harengula clupeola</i> | | 24 |
| | <i>Jenkinsia lamprotaenia</i> | 8 | 27 |
| | <i>Jenkinsia</i> sp. | | 1 |
| | <i>Sardinella aurita</i> | 4457 | 165 |
| Cynoglossidae | <i>Symphurus</i> sp. | | 1 |
| | <i>Symphurus tessellatus</i> | 1 | |
| Dactyloscopidae | <i>Dactyloscopidae</i> sp1 | 9 | |
| | <i>Dactyloscopidae</i> sp2 | 29 | |
| Diodontidae | <i>Diodon holocanthus</i> | 1 | |
| Engraulidae | <i>Anchoa lyolepis</i> | 3 | 14 |
| | <i>Engraulidae</i> sp1 | 54 | 190 |
| | <i>Engraulidae</i> sp2 | | 1 |
| Exocoetidae | <i>Exocoetidae</i> sp. | 1 | 3 |
| Gerridae | <i>Eucinostomus</i> sp. | 1 | 10 |
| | <i>Gerres</i> sp. | 1 | 1 |
| | <i>Gerridae</i> sp. | | 1 |
| Gobiesocidae | <i>Gobiesox barbatulas</i> | | 1 |
| | <i>Gobiesox</i> sp. | | 1 |
| Gobiidae | <i>Gobiidae</i> sp1 | 3 | 24 |
| | <i>Gobiidae</i> sp2 | 52 | 13 |
| | <i>Gobiidae</i> sp3 | 4 | |
| | <i>Gobiidae</i> sp4 | 4 | 4 |
| | <i>Gobiidae</i> sp5 | 3 | 1 |
| | <i>Gobiidae</i> sp6 | 5 | |
| | <i>Gobiidae</i> sp7 | 2 | 28 |
| | <i>Gobiosoma macrodon</i> | 2 | |
| Haemulidae | <i>Haemulidae</i> sp. | | 1 |
| | <i>Haemulon</i> sp. | 7 | |
| | <i>Orthopristis ruber</i> | | 2 |
| Hemirhamphidae | <i>Hyporhamphus unifasciatus</i> | | 2 |
| Labridae | <i>Labridae</i> sp1 | 4 | 10 |
| | <i>Labridae</i> sp2 | 1 | |
| Orden Anguilliformes | <i>Leptocephalus</i> sp. | 1 | |
| Monacanthidae | <i>Cantherhines pullus</i> | 2 | 1 |
| Mugillidae | <i>Mugil</i> sp. | 2 | |
| | <i>Mugillidae</i> sp. | | 5 |
| Pleuronectidae | <i>Pleuronectidae</i> sp. | | 1 |
| Pomacanthidae | <i>Pomacanthidae</i> sp. | | 1 |
| Pomacentridae | <i>Microspathodon chrysurus</i> | | 1 |
| | <i>Stegastes leucostictus</i> | 1 | |
| Scaridae | <i>Cryptotomus roseus</i> | 3 | 1 |
| | <i>Scaridae</i> sp. | | 1 |
| | <i>Sparisoma</i> sp. | 1 | 2 |

Continuación Tabla 2. Familias y especies pertenecientes al ictioplancton capturadas en cada ensenada evaluada

| Familia | Especie | E. Garrapata | E. Taguapire |
|--------------------|---------------------------------|--------------|--------------|
| Scianidae | <i>Cynoscion</i> sp. | | 1 |
| | <i>Scianidae</i> sp. | 1 | |
| Serranidae | <i>Serranidae</i> sp. | | 1 |
| | <i>Serranus tigrinus</i> | | 1 |
| Sparidae | <i>Archosargus rhomboidales</i> | 2 | 6 |
| | <i>Sparidae</i> sp. | 1 | |
| Syngnathidae | <i>Bryx dunckeri</i> | 2 | |
| | <i>Syngnathus elucens</i> | 1 | 30 |
| Synodontidae | <i>Saurida brasiliensis</i> | 20 | |
| | <i>Synodus poeyi</i> | 26 | |
| No Identificable | No Identificable | 248 | 26 |
| Abundancia Total | | 5.283 | 752 |
| Número de Familias | | 27 | 26 |
| Riqueza | | 53 | 54 |



A.



B.

Figura 2. Composición del ensamblaje larvario en cada una de las ensenadas evaluadas dentro de la Bahía de Mochima. **A.** Ensenada Garrapata. **B.** Ensenada Taguapire.

se encuentra entre 4 y 13 mm. Sin embargo, se detectaron diferencias dentro del número de ejemplares registrado dentro los intervalos de tallas reportados (ts; $p=0,000002$), donde el 72,43% de los ejemplares capturados en la ensenada Garrapata se encuentran entre 4 y 10 mm, mientras que el 52,18% de los individuos de Taguapire se encuentran entre 10 y 13 mm. Igualmente, cabe destacar que en la ensenada de Taguapire se registró un amplio espectro de intervalos de tallas, en donde un 5% de los ejemplares capturados presentaron tallas entre 37 y 80 mm., específicamente algunos individuos larvales de las especies *S. aurita*, *Jenkhinsia* sp. y *Syngnathus elucens*.

Ensamblajes Ictioplanctónicos en Diferentes Ambientes Marino-costeros Dentro de la Ensenada Taguapire

Al comparar dichos ensamblajes es destacable que las abundancias de larvas de peces capturadas son similares entre los ambientes evaluados dentro de la ensenada Taguapire (Fs; potencia = 25,17%). Al comparar los ensamblajes ictioplanctónicos asociados a un arrecife sin contacto cercano a ambientes guarderías (arrecife en ensenada Garrapata) con respecto al ensamblaje asociado al arrecife Taguapire, se observa que los valores de abundancias de larvas del ensamblaje asociado al arrecife presente en la ensenada Garrapata son significativamente mayores al reportado para el arrecife de la ensenada Taguapire (1.824 y 212; respectivamente) (Fs; $p=0,049$).

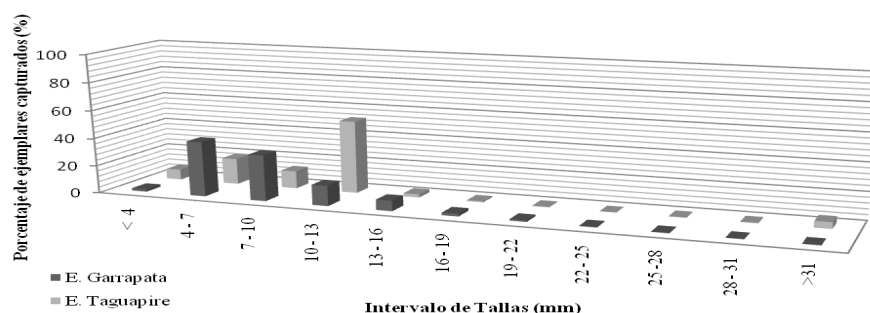


Figura 3. Distribución de tallas de organismos del ictioplancton capturados en las ensenadas Garrapata y Taguapire

Tabla 3. Diversidad y equidad (Shannon-Weber) calculadas para las ensenadas y estaciones evaluadas

| Atributos | Localidades | | | | | |
|------------|--------------|--------------|-----------------------|-----------------------|----------------------|---------------------|
| | E. Garrapata | E. Taguapire | Arrecife en Garrapata | Arrecife en Taguapire | Pradera en Taguapire | Mangle en Taguapire |
| Diversidad | 0,822 | 2,689 | 0,581 | 2,128 | 2,285 | 2,033 |
| Equidad | 0,207 | 0,674 | 0,166 | 0,786 | 0,763 | 0,733 |
| Riqueza | 53 | 54 | 33 | 15 | 20 | 16 |

En el caso del número de especies identificadas entre ambientes, se tiene que los valores reportados son similares; sin embargo, los ambientes denominados guarderías han presentado especies y/o familias que hasta los momentos no han sido reportada dentro de los ensamblajes constituidos en los parches arrecifales, pudiéndose mencionar ciertas especies pertenecientes a las familias Haemulidae, Serranidae, Labridae y Exocoetidae; mientras que especies pertenecientes a las familias de los lenguados (Achiridae, Bothidae y Pleuronectidae), así como los Engraulidae se han registrado únicamente en los sistemas arrecifales (Figura 4). Al mismo tiempo, se puede observar que hay ciertas especies y/o familias que comparten la pradera de fanerógamas y el arrecife (Carangidae y Gerridae), así como también entre la pradera y el manglar (Bleniidae, Haemulidae, Hemirhamphidae, Serranidae, Sparidae y Syngnathidae); sin embargo, entre el arrecife y el manglar no se observaron especies compartidas, a excepción de unas pocas que se encontraron en diferentes proporciones en los tres ambientes pudiéndose mencionar especies pertenecientes a las familias Clupeidae (*S. aurita*), Gobiidae y Syngnathidae (*Syngnathus elucens*) (Tabla 4).

En cuanto a la diversidad y equidad de los ensamblajes de larvas de peces, se tiene que estos mostraron ser bastante similares entre si dentro de la ensenada Taguapire. No obstante, al comparar estos atributos entre los arrecifes evaluados en las dos ensenadas, se observa que los valores de diversidad y equidad en Garrapata son bajos (0,581 y 0,2166; respectivamente), en comparación a los valores obtenidos para el arrecife ubicado dentro de la ensenada Taguapire (2,128 y 0,786; respectivamente) (Tabla 3).

Finalmente, otro aspecto interesante de resaltar son las distribuciones de tallas presentes en los ejemplares capturados en cada uno de los ambientes marinos. En general, hasta los momentos se puede apreciar que las larvas asociadas al sistema arrecifal presenta un alto porcentaje de individuos de las mayores tallas registradas (48,43% ejemplares \geq 31 mm.), en comparación a la pradera de fanerógamas (ts; $p=0,013$) y a las zonas de raíces de mangle sumergidas (ts; $p=0,049$), los cuales presentan los mayores porcentajes de ejemplares capturados dentro de los primeros intervalos de tallas (72,72 y 65,21% ejemplares $<$ 10 mm. en la pradera y las raíces de mangle, respectivamente) (Figura 5).

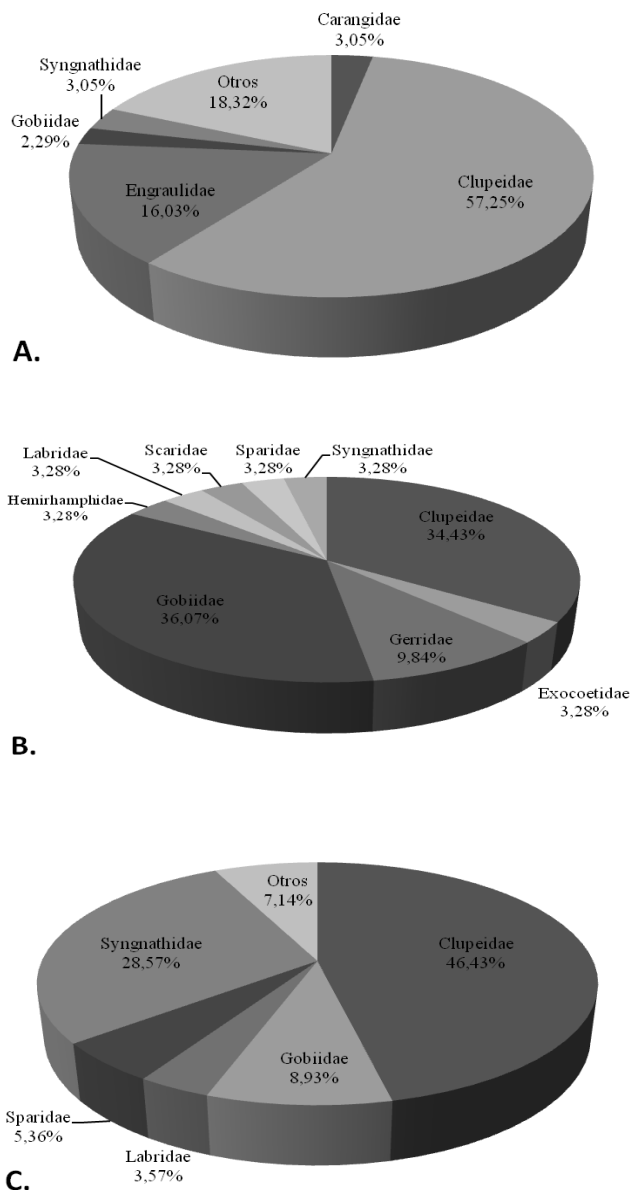


Figura 4. Composición del ensamblaje larvario en cada uno de los ambientes marinos evaluados dentro de la Ensenada Taguapire. **A.** Parche arrecifal. **B.** Pradera de Fanerógamas. **C.** Raíces sumergidas de mangle.

Tabla 4. Familias y especies del ictioplancton capturado en cada ambiente marino evaluado

| Familia | Especie | Arrecife Garrapata | Arrecife Taguapire | Pradera Taguapire | Mangle Taguapire |
|----------------------|----------------------------------|--------------------|--------------------|-------------------|------------------|
| Achiridae | <i>Achirus lineatus</i> | | 1 | | |
| Atherinidae | <i>Atherinidae</i> sp. | | | 1 | |
| Batrachoidae | <i>Batrachoidae</i> sp. | | 1 | | |
| Blenniidae | <i>Blenniidae</i> sp. | 4 | | 1 | 1 |
| Bothidae | <i>Bothus</i> sp. | 2 | | | |
| Bregmacerotidae | <i>Bregmaceros cantori</i> | 2 | | | |
| | <i>Bregmaceros</i> sp. | 2 | | | |
| Carangidae | <i>Carangidae</i> sp. | | | 1 | |
| | <i>Caranx</i> sp. | 5 | | | |
| | <i>Decapterus punctatus</i> | | 1 | | |
| | <i>Seriola</i> sp. | | 3 | | |
| Carapidae | <i>Carapus bermudensis</i> | 2 | | | |
| Chaenopsidae | <i>Chaenopsidae</i> sp. | 2 | | | |
| Clupeidae | <i>Clupeidae</i> sp1 | | | | 3 |
| | <i>Clupeidae</i> sp2 | 7 | | | |
| | <i>Clupeidae</i> sp4 | 32 | 1 | | 1 |
| | <i>Harengula clupeola</i> | | 23 | | 1 |
| | <i>Jenkinsia lamprotaenia</i> | 8 | 26 | | 1 |
| | <i>Jenkinsia</i> sp. | | | | 1 |
| | <i>Sardinella aurita</i> | 3799 | 25 | 21 | 19 |
| Dactyloscopidae | <i>Dactyloscopidae</i> sp1 | 9 | | | |
| | <i>Dactyloscopidae</i> sp2 | 29 | | | |
| Diodontidae | <i>Diodon holocanthus</i> | 1 | | | |
| Engraulidae | <i>Anchoa lyolepis</i> | 3 | 14 | | |
| | <i>Engraulidae</i> sp. | 19 | 7 | | |
| Exocoetidae | <i>Exocoetidae</i> sp. | | | 2 | |
| Gerridae | <i>Eucinostomus</i> sp. | | | 6 | |
| | <i>Gerridae</i> sp. | | 1 | | |
| Gobiesocidae | <i>Gobiesox barbatulas</i> | | | 1 | |
| Gobiidae | <i>Gobiidae</i> sp1 | | 3 | 17 | 1 |
| | <i>Gobiidae</i> sp2 | 35 | | 3 | 3 |
| | <i>Gobiidae</i> sp3 | 4 | | | |
| | <i>Gobiidae</i> sp4 | 4 | | 1 | |
| | <i>Gobiidae</i> sp5 | 1 | | 1 | |
| | <i>Gobiidae</i> sp6 | 5 | | | |
| | <i>Gobiidae</i> sp7 | | | | 1 |
| | <i>Gobiosoma macrodon</i> | 2 | | | |
| Haemulidae | <i>Orthopristis ruber</i> | | | 1 | 1 |
| Hemirhamphidae | <i>Hyporhamphus unifasciatus</i> | | | 2 | |
| Labridae | <i>Labridae</i> sp. | | | 2 | 2 |
| Orden Anguilliformes | <i>Leptocephalus</i> sp. | 1 | | | |
| Monacanthidae | <i>Cantherhines pullus</i> | 1 | | | 1 |
| Mugillidae | <i>Mugil</i> sp. | 2 | | | |
| Pleuronectidae | <i>Pleuronectidae</i> sp. | | 1 | | |
| Pomacentridae | <i>Stegastes leucostictus</i> | 1 | | | |
| Scaridae | <i>Cryptotomus roseus</i> | 1 | | 1 | |
| | <i>Scaridae</i> sp | | | 1 | |
| | <i>Sparisoma</i> sp | 1 | | | |
| Serranidae | <i>Serranidae</i> sp | | | 1 | |
| | <i>Serranus tigrinus</i> | | | | 1 |
| Sparidae | <i>Archosargus rhomboidales</i> | 2 | | 2 | 3 |
| Syngnathidae | <i>Bryx dunckeri</i> | 2 | | | |
| | <i>Syngnathus elucens</i> | | 4 | 2 | 16 |
| Synodontidae | <i>Saurida brasiliensis</i> | 20 | | | |
| | <i>Synodus poeyi</i> | 26 | | | |
| No Identificable | No Identificable | 246 | 20 | 2 | |
| | Abundancia total | 4280 | 131 | 69 | 56 |
| | Número de familias | 19 | 9 | 15 | 9 |

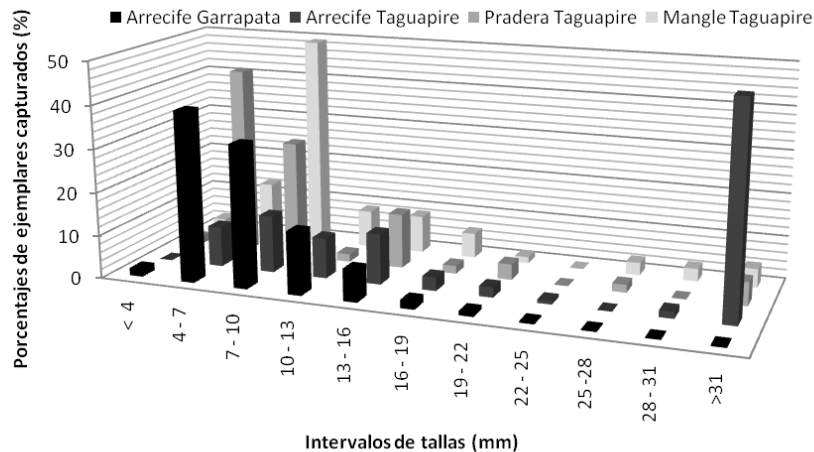


Figura 5. Distribución de tallas de los ejemplares capturados en los diferentes ambientes marino costeros

DISCUSIÓN

A lo largo de las últimas décadas se ha determinado que los ensamblajes de larvas de peces marinos presentan una alta dinámica espacial y temporal, en donde la variación en la composición y abundancias se presentan tanto horizontal como verticalmente en escalas temporales que van desde una pequeña escala de horas hasta diferencias marcadas en estaciones anuales (Leis 1991). En general, la relación entre múltiples factores contribuyen a la supervivencia de las larvas, y en la formación, variabilidad y persistencia de los ensamblajes larvarios, de esta forma pueden incluirse las actividades reproductivas de los peces adultos (Robertson 1991), cambios individuales en las capacidades y habilidades de las larvas (Leis y McCormick 2001), y aspectos biofísicos propios del ambiente en el cual se encuentran los organismos (características hidrográficas) (Cowen *et al.* 2007).

La mayoría de las familias y especies identificadas hasta los momentos han sido censadas y/o capturadas en sus estadios adultos tanto dentro como en las cercanías de la Bahía de Mochima (Ruiz *et al.* 2003, Méndez *et al.* 2006, Fariña y Méndez 2009), y todas han sido reportadas en la zona nor-oriental del país (Cervigón 1991, 1993, 1994, 1996). La riqueza registrada en las dos ensenadas dentro de la Bahía de Mochima podría considerarse como un valor relativamente alto, ya que a pesar de que el muestreo se encuentra enmarcado en una escala espacial y temporal limitada los valores aquí reportados se encuentran por encima o son muy similares a ensamblajes larvarios de zonas marino-costeras de la región del Caribe y otras regiones que se destacan por su gran riqueza de especies de peces arrecifales.

De esta forma para el Caribe se puede mencionar algunos ambientes de la zona sur-oeste de Puerto Rico en donde se han registrado 36 especies de larvas de peces marinos (Rooker *et al.* 1996), 81 y 83 especies en ciertas

bahías de México y Brasil, respectivamente (Nonaka *et al.* 2000, Sanvicente-Añorve *et al.* 2000). En cuanto a otras regiones, se tiene el registro de 75 especies para algunos Golfos de la India (Sampey *et al.* 2004); 80 especies para la Bahía Yenliao, Taiwan (Tzeng *et al.* 1997); y entre 96 y 102 especies para la Gran Barrera Arrecifal, Australia (Young *et al.* 1986, Leis y Goldman 1987). En el caso del número de especies para los ambientes marinos evaluados, se tiene que los valores obtenidos en la Bahía de Mochima son mayores que los reportados en hábitats de Puerto Rico (11 y 4 especies de larvas de peces en arrecifes y mangle, respectivamente) (Rooker *et al.* 1996), mientras que en comparación a otras zonas tropicales éstos valores aún son relativamente bajos, ya que para la Bahía Moreton en Australia se han reportado 30 especies de larvas en los sistemas de manglar y 24 especies de larvas asociadas a praderas de fanerógamas (Laegdsgaard y Jonson 1995).

Las diferencias encontradas en los ensamblajes larvarios de las zonas internas y externa de la Bahía de Mochima podrían ser un indicativo de una variación espacial de estos ensamblajes asociada a una heterogeneidad ambiental a lo largo de la bahía. Esta misma heterogeneidad puede estar originando la riqueza de larvas de peces reportada, considerando el rol determinante que juega la heterogeneidad de las estructuras físicas en la distribución y abundancia de las especies; más específicamente en la composición y el arreglo espacial (Pittman *et al.* 2004).

Este tipo de evaluación permite tener una idea de las especies que pueden ser futuros reclutas en cada uno de las ensenadas y/o ambientes estudiados, principalmente por tener ejemplares de larvas tardías. Sin embargo, sólo puede ser una inferencia inicial ya que la composición de reclutas en un ambiente determinado depende de las preferencias por parte de la larva en cuanto al habitat a reclutar y de la depredación post-larval (Kenyon *et al.* 1999).

La dominancia de la familia Clupeidae, específicamente *Sardinilla aurita*, en la ensenada externa puede encontrarse relacionada a su alta frecuencia en la costa oriental durante los eventos reproductivos, donde los adultos pueden llegar a formar importantes cardúmenes en las capas de agua superficiales o subsuperficiales, así como también dentro de golfos y bahías o en mar abierto (Cervigón 1991). Para zonas cercanas a la localidad de estudio se han citado áreas de pesquería y de desove importante de sardina (Freón *et al.* 1998) que bien pudieran estar explicando la alta frecuencia de larvas en esta estación.

En general, las ensenadas evaluadas presentan condiciones particulares y contrastes entre sí, en donde la ensenada Garrapata por presentar una influencia directa de corrientes externas a la bahía permite que se ensamblen un conjunto de larvas de peces pelágicos tales como *Bregmaceros cantori*, *B. maclellandi*, y larvas leptocépalas, las cuales no fueron reportadas para las zonas internas de la bahía donde aparentemente no hay un efecto directo de las corrientes externas. Además de las especies pelágicas encontradas, se logró identificar un grupo importante de especies de larvas que en estadios juveniles y/o adultos se encuentran asociados a sistemas arrecifales. Estas larvas podrían ser originadas en esta localidad o importadas, de zonas externas o internas de la bahía, a través de procesos biológicos e hidrodinámicos que se encuentran envueltos en el transporte larval.

Por otra parte la ensenada Taguapire es una zona más calmada que al presentar aguas someras y tranquilas con una alta variabilidad ambiental pueden presentar condiciones ideales para el desove de ciertas especies de peces lo cual explicaría el gran número de huevos capturados en los diferentes ambientes evaluados en ésta ensenada. Específicamente, las raíces y troncos sumergidos de los mangles han sido identificados como zonas óptimas de desove y pudiera ocurrir que un importante número de especies de peces no residentes migren una vez que se encuentran en un estado avanzado de maduración llevando a cabo desoves que se caracterizan por ser múltiples, con una producción de numerosos huevos de pequeños tamaños y ausencia de cuidado parental, tal y como se ha reportado para otros sistemas similares (Chaves y Bouchereau 1999).

La alta diversidad reportada para la ensenada Taguapire, así como para cada uno de los ambientes marinos que la componen, afirman que una mayor diversidad de hábitat soporta una mayor diversidad en los ensamblajes y/o estructuras comunitarias, coincidiendo con otras investigaciones (Keniyi *et al.* 1999, Umsworth *et al.* 2009). Las ensenadas internas de la Bahía de Mochima, tal como la ensenada Taguapire, presentan sistemas de mangles en la línea de costa en cercana asociación con praderas de fanerógamas y parches arrecifales, formando un ecosistema complejo con diferentes niveles de conexión, lo cual podría ser una explicación de la presencia de larvas tardías que tienen preferencia por reclutar en fondos blandos con o sin

vegetación asociadas, así como también directamente en fondos duros, específicamente en formaciones coralinas.

Los sistemas de mangles no estuarinos han presentado una alta controversia en cuanto a su función como guarderías o viveros para determinadas especies de peces arrecifales; no obstante, varias investigaciones han indicado que especies pertenecientes a las familias Haemulidae (*Haemulon flavolineatum*, *H. parrai*, *H. sciurus*), Lutjanidae (*Lutjanus apodus*, *L. mahogoni*, *Ocyurus chrysurus*), Scaridae (*Scarus iseri*, *Sparisoma chrysopterum*), Sparidae y Syngnathidae, son dependientes de sistemas de guarderías (manglares y praderas de fanerógamas) en su sobrevivencia durante sus estadios pre y post-reclutamiento (Nagelkerken *et al.* 2001, Huoijbers *et al.* 2008a,b). Según estas investigaciones, éstos hábitat ofrecen ciertas ventajas, tales como calidad de refugio y mayor eficiencia en obtención de recursos alimenticios, por lo cual es esperado encontrar larvas de especies pertenecientes a estas familias, tal y como fueron registradas en la ensenada Taguapire, específicamente en el área de la pradera de fanerógamas y en las raíces sumergidas de mangle.

Al comparar las tallas de los individuos capturados y su distribución espacial en cada uno de los ambientes evaluados dentro de la Bahía de Mochima, se tiene una amplia distribución de las tallas pequeñas mientras que las de tallas grandes presentan una mayor asociación a los sistemas arrecifales. Esto pudiera asociarse a que las larvas tempranas de peces se encuentran distribuidas sobre diferentes tipos de hábitat puesto que realmente los factores abióticos ambientales son los más influyentes y determinantes en la definición de ensamblajes de este tipo de larvas, mientras que la complejidad y/o heterogeneidad de ciertos sistemas como las praderas de fanerógamas y arrecifes coralinos, definen la presencia de ciertas especies de las larvas tardías y juveniles ya que estas muestran preferencias por ciertos tipos de hábitats (Tolan *et al.* 1997)

LITERATURA CITADA

- Cervigón, F. 1991. *Los Peces Marinos de Venezuela. Vol I. Cromotip. 2ª Edición.* Caracas, Venezuela. 425 pp.
- Cervigón, F. 1993. *Los Peces Marinos de Venezuela. Vol II. Cromotip. 2ª Edición.* Caracas, Venezuela. 497 pp.
- Cervigón, F. 1994. *Los Peces Marinos de Venezuela. Vol III. Ex-Libris. 2ª Edición.* Caracas, Venezuela. 295 pp.
- Cervigón, F. 1996. *Los Peces Marinos de Venezuela. Vol IV. Ex-Libris. 2ª Edición.* Caracas, Venezuela. 254 pp.
- Chaves, P. and J. Bouchereau. 1999. Use of mangrove habitat for reproductive activity by the fish assemblage in the Guaratuba Bay, Brazil. *Oceanologica Acta* **23**(3):273 – 280.
- Cowen, R., G. Gawarkiewicz, J. Pineda, S. Thorrold, and F. Werner. 2007. Population connectivity in marine systems: An overview. *Oceanography* **20**(3):14 – 21.
- de la Moriniere, E.C., B.J.A. Pollux, I. Nagelkerken, M.A. Hemminga, A.H.L. Huiskes, and G. van der Velde 2003. Ontogenetic dietary changes of coral reef fishes in the mangrove– seagrass–reef continuum: Stable isotopes and gut-content analysis. *Marine Ecology Progress Series* **246**:279–289.

- Fahay, M. 2007. *Early Stages of Fishes in the Western North Atlantic Ocean (Vol I – II)*. Pub NAFO. Canada. 1692 pp.
- Fariña, A. y E. Méndez. 2009. Variación estacional de la estructura comunitaria de peces en dos arrecifes: rocoso-coralino y de octocorales, en el Bajo Las Caracas, Venezuela. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* **44**(1):153-162.
- Haddad, N.M. and J.J. Tewksbury. 2005. Low-quality habitat corridors as movement conduits for two butterfly species. *Ecological Applications* **15**:250–257.
- Haddad, N.M., D.R. Bowne, A. Cunningham, B.J. Danielson, D.J. Levey, S. Sargent, and T. Spira. 2003. Corridor use by diverse taxa. *Ecology* **84**:609–615.
- Huoiijbers, C., E. Mollee, and I. Nagelkerken. 2008a. Post-larval grunts (*Haemulon flavolineatum*) distinguish between seagrass, mangrove and coral reef water: Implications for recognition of potential nursery habitats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **357**:134 – 139.
- Huoiijbers, C., M. Grol, and I. Nagelkerken. 2008b. Shallow patch reef as alternative habitats for early juveniles of some mangrove/seagrass-associated fish species in Bermuda. *Revista de Biología Tropical* **56**(1):161 – 169.
- Kenyin, R., M. Haywood, D. Heales, N. Loneragan, R. Pendrey, and D. Vance. 1999. Abundance of fish and crustacean postlarvae on portable artificial seagrass units: daily sampling provides quantitative estimates of the settlement of new recruits. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **232**:197–216.
- Laegdsgaard, P. and C. Jonson. 1995. Mangrove habitats as nurseries: unique assemblages of juvenile fish in subtropical mangroves in eastern Australia. *Marine Ecology Progress Series* **126**:67-81.
- Laegdsgaard, P. and C. Jonson. 2001. Why do juvenile fish utilize mangrove habitats? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **257**:229–253.
- Leis, J. ans B., Goldman. 1987. Composition and distribution of larval fish assemblages in the Great Barrier Reef Lagoon, near Lizard Island, Australia. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* **38**:211–223.
- Leis, J.M. 1991. The pelagic stage of reef fishes: the larval biology of coral reef fishes. Page 754 in: P. Sale, P. (Ed.) *The Ecology of Fishes on Coral Reefs*. Academic Press, San Diego, California USA.
- Leis, J.M. and M. McCormick. 2001. The biology, behaviour and ecology of the pelagic, larval stage of coral reef fishes. Page 549 in: P. Sale (Ed.) *Coral Reef Fishes: Dynamics and diversity in a complex ecosystem*. Academic Press, San Diego, California.
- Méndez, E., L. Ruiz, A. Prieto, A. Torres, A. Fariña, S. Sant, J. Barrio, y B. Marín. 2006. Comunidad íctica de una franja arrecifal del Parque Nacional Mochima, Venezuela. *Ciencias Marinas* **32**(4):1-11.
- Mumby, P.J., A.J. Edwards, J.E. Arias-Gonzalez, K.C. Lindeman, P.G. Blackwell, A. Gall, M.I. Gorczynska, A.R. Harborne, C.L. Pescod, H. Renken, C.C.C. Wabnitz, and G. Llewellyn. 2004. Mangroves enhance the biomass of coral reef fish communities in the Caribbean. *Nature* **427**:533–536.
- Mumby, P. 2006. Connectivity of reef fish between mangroves and coral reefs: Algorithms for the design of marine reserves at seascape scales. *Biological Conservation* **118**:215-222.
- Nagelkerken, I., M. Dorenbosh, W. Verberk, E. Cocheret de la Morinière, and G. Van der Velde. 2000. Importance of shallow-water biotopes of a Caribbean bay for juvenile coral reef fishes: patterns in biotope association, community structure and spatial distribution. *Marine Ecology Progress Series* **202**:175-192.
- Nagelkerken, I., S. Kleijnen, T. Klop, R. Van den Brand, E. Cocheret de la Morinière, and G. Van der Velde. 2001. Dependence of Caribbean reef fishes on mangrove 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.
- Nonaka, R., Y. Matsuura, and K. Suzuki. 2000. Seasonal variation in larval fish assemblages in relation to oceanographic conditions in the Abrolhos Bank region off eastern Brazil. *Fishery Bulletin* **98**:767 – 784.
- Okuda, T., A. Benítez, J. García, y F. Fernández. 1968. Condiciones hidrográficas y químicas en la Bahía de Mochima y la Laguna Grande del Obispo, desde 1964 a 1966. *Boletín Instituto Oceanográfico* **7**(2):7-32.
- Pittman, S., C. McAlpine, and K. Pittman. 2004. Linking fish and prawns to their environment: a hierarchical landscape approach. *Marine Ecology Progress Series* **283**:233 – 254.
- Richards, W. 2006. *Early Stages of Atlantic Fishes: An identification guide for the Western Central North Atlantic (Vol I – II)*. Taylor & Francis Group, London UK. 1335 pp.
- Robertson, R. 1991. The role of adult biology in the timing of spawning of tropical reef fishes. Page 754 in: P. Sale (Ed.) *The Ecology of Fishes on Coral Reefs*. Academic Press, San Diego, California USA.
- Rooker, J., G. Dennis, and D. Goulet. 1996. Sampling larval fishes with a nightlight lift-net in tropical inshore waters. *Fisheries Research* **26**:1 – 15.
- Ruiz, L., E. Méndez, A. Torres, A. Prieto, B. Marín, y A. Fariña. 2003. Composición, abundancia y diversidad de peces arrecifales en dos localidades del Parque Nacional Mochima, Venezuela. *Ciencias Marinas* **20**(2):185-195.
- Sale, P. 2004. Connectivity, recruitment variation and the structure of reef fish communities. *Integrated Comparative Biology* **44**:390-399.
- Sampey, A., M. Meekan, J. Carleton, A. McKinnon, and M. McCormick. 2004. Temporal patterns in distributions of tropical fish larvae on the North-west Shelf of Australia. *Marine and Freshwater Research* **55**:473 – 487.
- Sanvicente-Añorve, L., C., Flores-Coto, and X. Chiappa-Carrara. 2000. Temporal and spatial scales of ichthyoplankton distribution in the Southern Gulf of Mexico. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **51**:463-475.
- Sokal, R. and F. Rohlf. 1995. *Biometry, 3rd Edition*. W.H. Freeman and Company, New York, New York USA. 887 pp
- Sponaugle, S., J. Fortuna, K. Grorud, and T. Lee. 2003. Dynamics of larval fish assemblages over a shallow coral reef in the Florida Keys. *Marine Biology* **143**:175- 189.
- Tolan, J., S. Holt, and C. Onuf. 1997. Distribution and community structure of ichthyoplankton in Laguna Madre Seagrass meadows: Potential impact of seagrass species change. *Estuaries and Coasts* **20**:450-464.
- Tzeng, W., Y., Wang, and Y. Chern. 1997. Species composition and distribution of fish larvae in Yenliao Bay, northeastern Taiwan. *Zoological Studies* **36**:146-158.
- Umsworth, R., S. Garrard, P. Salinas, L. Cullen, D. Smith, K. Sloam, and J. Bell. 2009. Structuring of Indo-Pacific fish assemblages along the mangrove-seagrass continuum. *Aquatic Biology* **5**:85-95.
- Wolanski, E. and J. Sarsenski. 1997. Larvae dispersion coral reefs and mangroves. *American Scientist* **85**:235-243.
- Young, P., J.M. Leis, and H. Hausfeld. 1986. Seasonal and spatial distribution of fish larvae in waters over the North West Continental Shelf of Western Australia. *Marine Ecology Progress Series* **31**:209 – 222.