

*Short Communication*

**Hábitos alimentarios e interacciones tróficas de *Anisotremus interruptus* (Pisces: *Haemulidae*) y *Lutjanus argentiventris* (Pisces: *Lutjanidae*) en el Pacífico Central Mexicano**

**Juan R. Flores-Ortega<sup>1,2</sup>, Elizabeth Avila-Castro<sup>1,3</sup>, Hugo J. Haro-Preciado<sup>1,3</sup> & Enrique Godínez-Domínguez<sup>1</sup>**

<sup>1</sup>Departamento de Estudios para el Desarrollo Sustentable de Zonas Costeras (DEDZSC) Centro Universitario de la Costa Sur, Universidad de Guadalajara, V. Gómez Farías 82 San Patricio-Melaque, Jalisco, C.P. 48980, México

<sup>2</sup>Doctorado Biosistemática, Ecología y Manejo de Recursos Naturales y Agrícolas (BEMARENA)

<sup>3</sup>Licenciatura en Biología Marina, DEDZSC-CUCSUR-UDG

**RESUMEN.** Se obtuvieron estómagos de ejemplares adultos de *Anisotremus interruptus* y *Lutjanus argentiventris* para conocer los componentes alimentarios de cada especie y sus interacciones tróficas durante un periodo de surgencia en el Pacífico Central Mexicano. Se identificaron 79 tipos de presas agrupadas en 15 categorías alimentarias. La dieta de *A. interruptus* está constituida principalmente de microinvertebrados (anfípodos y larvas de crustáceos), holotúridos y ofiuros. *L. argentiventris* se alimenta de macroinvertebrados (camarones, cangrejos y estomatópodos), peces y cefalópodos. Ambas especies presentan una estrategia alimentaria generalista y una superposición trófica baja. La dieta de estas especies está relacionada con la apertura de la boca.

**Palabras clave:** *Anisotremus interruptus*, *Lutjanus argentiventris*, alimentación, ecología trófica, Pacífico central mexicano.

**Food habits and trophic interactions of *Anisotremus interruptus* (Pisces: *Haemulidae*) and *Lutjanus argentiventris* (Pisces: *Lutjanidae*) in the Central Mexican Pacific**

**ABSTRACT.** Stomachs of adults of *Anisotremus interruptus* and *Lutjanus argentiventris* adults were collected to analyze the prey items of each species and trophic interactions during an upwelling season in the central Mexican Pacific. We identified 79 prey items grouped into 15 food categories. The diet of *A. interruptus* consists mainly of micro invertebrates (amphipods and crustacean larvae), holothurians and ophiuroids. *L. argentiventris* feeds on macro invertebrates (shrimps, crabs and stomatopods), fish and cephalopods. Both species have a generalist feeding strategy and low dietary overlap. The diet of these species is related to the mouth shape opening.

**Keywords:** *Anisotremus interruptus*, *Lutjanus argentiventris*, feeding, trophic ecology, central Mexican Pacific.

---

Corresponding author: Juan R. Flores-Ortega (percebes5@gmail.com)

Las especies de las familias Haemulidae y Lutjanidae son consideradas de alto interés comercial en las pesquerías del Pacífico central mexicano (Amezcu-Linares, 1996; Espino-Barr *et al.*, 2004; Ruiz-Ramírez *et al.*, 2012). Debido al volumen de sus capturas y su aparición a lo largo de todo el año, *Anisotremus interruptus* (Gill, 1862) y *Lutjanus argentiventris* (Peters, 1869), son las especies más importantes para

la pesquería artesanal en la costa sur de Jalisco (Aldaco-González, 2007; León-Arriola, 2010; Rojo-Vázquez *et al.*, 2010); sin embargo, los estudios sobre aspectos alimentarios han sido escasos. Para *A. interruptus* no hay estudios tróficos realizados en esta zona, únicamente se han efectuado estudios sobre edad, crecimiento y reproducción (Gallardo-Cabello *et al.*, 2003; Ruiz-Ramírez *et al.*, 2012). En el caso de *L.*

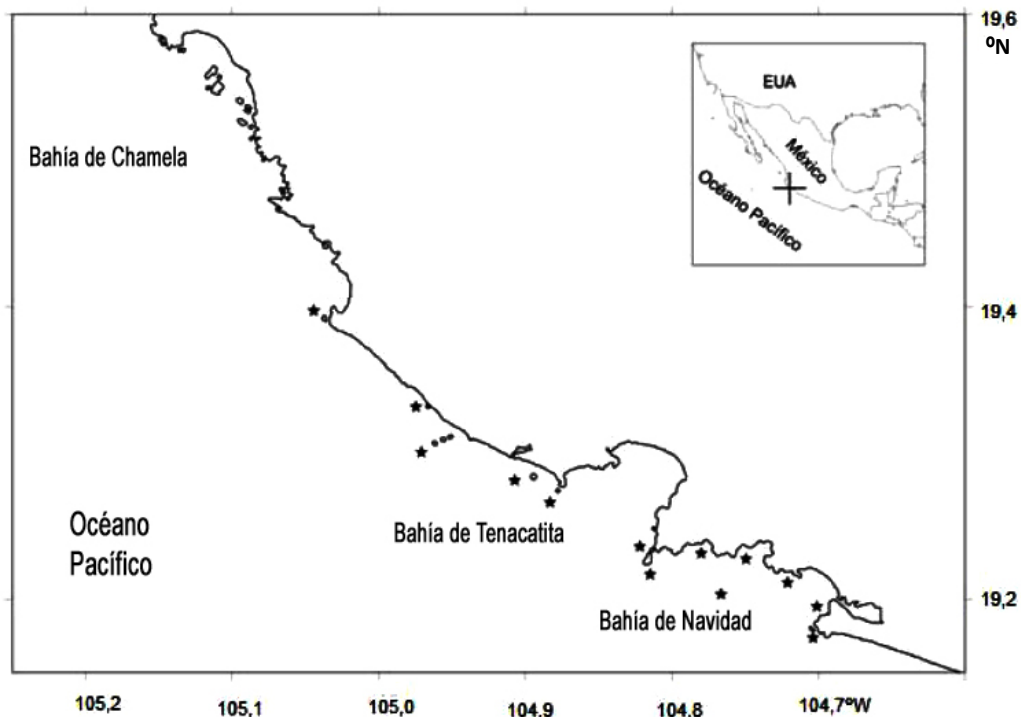
*argentiventris*, su dieta se encuentra ampliamente estudiada en diferentes regiones del Pacífico mexicano (Santamaría-Miranda *et al.*, 2005; Vázquez *et al.*, 2008; Flores-Ortega *et al.*, 2010).

El objetivo de este trabajo es determinar los componentes en la dieta y los hábitos alimentarios de adultos de *A. interruptus* y *L. argentiventris*, así como las interacciones tróficas durante el periodo de surgencia (Filonov *et al.*, 2000; Ambriz-Arreola *et al.*, 2012), época en que los adultos de mayor tamaño son más accesibles a la flota pesquera artesanal.

Los organismos fueron recolectados de febrero a mayo de 2012 en las bahías de Navidad, Tenacatita y Chamela en el Pacífico central mexicano (Fig. 1). Estos sitios son utilizados por pescadores artesanales para la captura de ejemplares de mayores tamaños con redes de enmalle operadas a fondo (llamadas localmente “redes diableras”), con una apertura de malla de 13,75 y 15 cm. Las áreas de captura corresponden a sitios con fondos blandos adyacentes a rocas, ubicados entre 20 y 30 m de profundidad.

A cada ejemplar capturado se registró su longitud total (LT) y peso, y fue diseccionado para extraer el estómago y congelarlo (-4°C) para posteriormente, analizar su contenido estomacal con un estereomi-

croscopio. Los componentes alimentarios encontrados fueron contados, pesados (g) e identificados al taxon mínimo posible con la ayuda de claves especializadas para cada grupo, y agrupados en categorías alimentarias para su análisis posterior. Los componentes alimentarios se cuantificaron de acuerdo con los métodos Numérico ( $\%N = N_i / N_t$ , donde  $N_i$  es el número de organismos encontrados de una categoría  $i$  y  $N_t$  es el número total de organismos encontrados de todas las categorías); Gravimétrico ( $\%G = G_i / G_t$ , donde  $G_i$  es el peso de la categoría  $i$  y  $G_t$  es el peso total de todas las categorías encontradas); Frecuencia de Ocurrencia ( $\%FO = N_o / N_s$ , donde  $N_o$  es el número de ocurrencias de la categoría  $i$  y  $N_s$  es el número total de estómagos analizados). Además se determinó el Índice de Importancia Relativa IIR =  $(\%N + \%G) \%FO$  (Pinkas *et al.*, 1971), que permite valorar la importancia de cada categoría alimentaria en la dieta y se expresa en porcentaje (Cortés, 1997). Se estimó el Índice de Smith (1982), para conocer la amplitud del subnicho trófico y la estrategia alimentaria de la especie. Como una medida de la superposición de las dietas, se utilizó el índice de Pianka (1973). Cuando los valores fluctúan entre 0 y 0,29 la superposición se considera baja, de 0,30 a 0,60 es media, y mayores de 0,60 la



**Figura 1.** Áreas de estudio y sitios de captura (★) de *Anisotremus interruptus* y *Lutjanus argentiventris* en la costa sur de Jalisco, México.



## Continuación

Categorías alimentarias	Presas	<i>A. interruptus</i>							<i>L. argentiventris</i>																
		N	W	FO	%N	%G	%FO	%IIR	N	W	FO	%N	%G	%FO	%IIR										
Langostas (Ln)	<i>Pleurocondes planipes</i> <i>Panulirus</i> sp.																								
Larvas de crustáceos (Lc)	<i>Upogebia dawsoni</i> Larvas de Brachyura Larva de Stomatopoda	1	0,04	1	0,07	0,06	1,82	0,24	0,01	87	6,02	20	6,06	10,05	36,36	585,93	12,68								
Erizos (Er)	<i>Echinometra</i> sp.	1	0,03	1	0,07	0,05	1,82	0,21	<0,01																
Pepinos de mar (Pm)	<i>Eucidaris thouarsii</i>	1	0,10	1	0,07	0,17	1,82	0,44	0,01																
Ofiuros (Of)	Holothuroidea	15	9,21	8	1,05	15,37	14,55	238,83	5,17																
Poliquetos (Po)	Ofiuros	62	4,00	12	4,32	6,67	21,82	239,77	5,19																
Calamar (Cl)	Serpullidae	19	1,43	13	1,32	2,38	23,64	87,51	1,89																
Pulpo (Pu)	<i>Lolliguncula diomedea</i>																								
Otros (Ot)	Octopus sp. Anemonas	3	0,93	3	0,21	1,55	5,45	9,61	0,21	25	5,17	3	1,74	8,63	5,45	56,59	1,22								
Peces (Pe)	Huevos no identificados Restos de Crustáceos Restos Gasteropodos <i>Apogon</i> sp. <i>Astroscopus zephyreus</i> <i>Bregmaceros bathymaster</i> <i>Brotula clarkae</i> Chlopsidae <i>Cynoscion nannus</i> Gobiidae <i>Halichoeres</i> sp. <i>Hoplunnis pacifica</i> <i>Monolele assaetae</i> Ophichthidae Peces no identificados <i>Polydactylus approximans</i> <i>Pontinus sierra</i> <i>Porichthys margaritatus</i> <i>Pristigynys serrula</i> <i>Scorpaena russula</i> <i>Scorpena</i> sp. <i>Sphoeroidae lobatus</i> <i>Symphurus elongatus</i> <i>Symphurus fasciolaris</i> <i>Synodus</i> sp.	12	6,54	10	0,84	10,91	18,18	213,54	4,62	7	0,35	3	0,49	0,58	5,45	5,85	0,13	1	14,01	1	0,14	2,47	1,39	3,63	0,06
		1	2,91	1	0,14	0,51	1,39	0,91	0,02	1	2,79	1	0,14	0,49	1,39	0,89	0,02	0,02	2,91	1	0,14	0,51	1,39	0,91	0,02
		3	3,00	1	0,43	0,53	1,39	1,34	0,02	3	3,00	1	0,43	0,53	1,39	1,34	0,02	0,02	3,00	1	0,43	0,53	1,39	0,96	0,02
		1	3,09	1	0,14	0,55	1,39	0,96	0,02	1	0,61	1	0,14	0,11	1,39	0,35	0,01	0,01	3,09	1	0,14	0,55	1,39	0,96	0,02
		7	4,78	5	1,01	0,84	6,94	12,89	0,22	7	4,78	5	1,01	0,84	6,94	12,89	0,22	0,22	4,78	5	1,01	0,84	6,94	12,89	0,22
		2	0,33	2	0,29	0,06	2,78	0,97	0,02	2	0,33	2	0,29	0,06	2,78	0,97	0,02	0,02	0,33	2	0,29	0,06	2,78	0,97	0,02
		11	5,96	1	1,59	1,05	1,39	3,67	0,06	11	5,96	1	1,59	1,05	1,39	3,67	0,06	0,06	5,96	1	1,59	1,05	1,39	3,67	0,06
		1	5,96	1	0,14	1,05	1,39	1,66	0,03	1	5,96	1	0,14	1,05	1,39	1,66	0,03	0,03	5,96	1	0,14	1,05	1,39	1,66	0,03
		2	5,34	2	0,29	0,94	2,78	3,42	0,06	2	5,34	2	0,29	0,94	2,78	3,42	0,06	0,06	5,34	2	0,29	0,94	2,78	3,42	0,06
		7	11,17	46	1,01	1,97	63,89	190,63	3,32	7	11,17	46	1,01	1,97	63,89	190,63	3,32	3,32	11,17	46	1,01	1,97	63,89	190,63	3,32
		6	6,03	4	0,87	1,06	5,56	10,74	0,19	6	6,03	4	0,87	1,06	5,56	10,74	0,19	0,19	6,03	4	0,87	1,06	5,56	10,74	0,19
		1	1,72	1	0,14	0,30	1,39	0,62	0,01	1	1,72	1	0,14	0,30	1,39	0,62	0,01	0,01	1,72	1	0,14	0,30	1,39	0,62	0,01
		42	47,52	17	6,09	8,38	23,61	341,57	5,96	42	47,52	17	6,09	8,38	23,61	341,57	5,96	5,96	47,52	17	6,09	8,38	23,61	341,57	5,96
		2	1,02	1	0,29	0,18	1,39	0,65	0,01	2	1,02	1	0,29	0,18	1,39	0,65	0,01	0,01	1,02	1	0,29	0,18	1,39	0,65	0,01
		9	32,47	7	1,30	5,73	9,72	68,35	1,19	9	32,47	7	1,30	5,73	9,72	68,35	1,19	1,19	32,47	7	1,30	5,73	9,72	68,35	1,19
		1	1,78	1	0,14	0,31	1,39	0,64	0,01	1	1,78	1	0,14	0,31	1,39	0,64	0,01	0,01	1,78	1	0,14	0,31	1,39	0,64	0,01
		2	0,92	2	0,29	0,16	2,78	1,26	0,02	2	0,92	2	0,29	0,16	2,78	1,26	0,02	0,02	0,92	2	0,29	0,16	2,78	1,26	0,02
		1	16,76	1	0,14	2,95	1,39	4,30	0,08	1	16,76	1	0,14	2,95	1,39	4,30	0,08	0,08	16,76	1	0,14	2,95	1,39	4,30	0,08
		115	67,31	52	16,67	11,87	72,22	2061	35,94	115	67,31	52	16,67	11,87	72,22	2061	35,94	35,94	67,31	52	16,67	11,87	72,22	2061	35,94
		27	10,24	4	3,91	1,81	5,56	31,77	0,55	27	10,24	4	3,91	1,81	5,56	31,77	0,55	0,55	10,24	4	3,91	1,81	5,56	31,77	0,55
		2	0,26	1	0,14	0,43	1,82	1,03	0,02	2	0,26	1	0,14	0,43	1,82	1,03	0,02	0,02	0,26	1	0,14	0,43	1,82	1,03	0,02

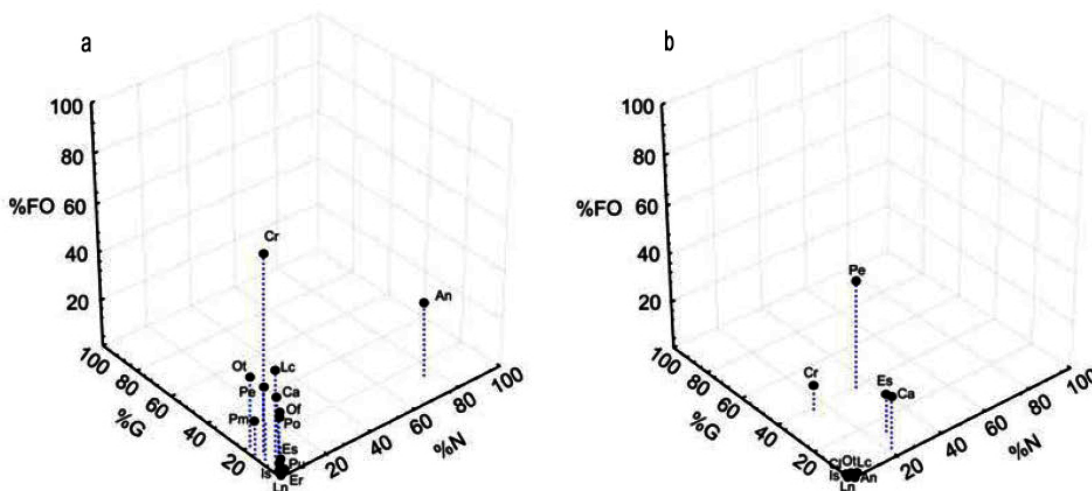
superposición es alta (Langton, 1982). Estos cálculos se realizaron con el programa computacional Ecological Methodology 7.0.

Se obtuvo un total de 89 estómagos de *A. interruptus* y 95 de *L. argentiventris*, con un intervalo de LT de 28-64,7 y 24-65,7 cm respectivamente. En total se identificaron 79 tipos de presas, agrupadas en 15 categorías alimentarias (Tabla 1). En la dieta de *A. interruptus* se observaron 46 tipos de presas, destacándose los anfípodos, larvas de crustáceos, cangrejos, ofiuros y camarones. Las presas con mayor importancia en la dieta de acuerdo al %IIR fueron anfípodos (58,9%), y en segundo término larvas de crustáceos (12.7%), *Cronius ruber* (6.2%), holotúridos y ofiuros (5% cada uno) (Tabla 1). Para otras especies de Haemulidae el consumo de microcrustáceos ha sido una característica distintiva de su dieta (Cocheret de la Morinière *et al.*, 2003; Flores-Ortega *et al.*, 2010) con relación a otras especies con las cuales co-ocurre en los sitios de alimentación. El tamaño de la boca de las especies de la familia Haemulidae es pequeña en relación con otras familias de peces, *A. interruptus* tiene una boca con dientes cónicos y carece de estructuras fuertes o tipos de dientes que ayuden a la trituración de las presas (Allen & Robertson, 1994), lo cual les impide capturar presas grandes y con caparazones gruesos.

La dieta de *L. argentiventris* contenía 49 tipos de presas, en la que destacan los camarones, cangrejos, estomatópodos, peracáridos, lenguados, pequeñas anguilas, gasterópodos y cefalópodos. Las presas con mayor importancia de acuerdo al %IIR fueron *Symphurus elongatus* (35,9%) y en segundo término *Portunus xantusii* (31,5%) y *Squilla hancocki* (9,7%)

(Tabla 1). Esta especie es considerada como un depredador de hábitos alimentarios activos y voraces, al igual que todas las especies de esta misma familia, porque su boca está equipada con dientes caninos que facilitan la captura y sujeción de presas (Allen & Robertson, 1994) y llegan a tener cambios ontogénicos en la dieta debido a cambios de hábitat a lo largo de su ciclo de vida (Cocheret de la Morinière *et al.*, 2003). Esto se podría deber a que el tipo de hábitat es un factor que llega a influir en la composición de la dieta, o a las adaptaciones morfológicas de los depredadores (Gerry *et al.*, 2013).

De acuerdo al valor obtenido del índice de Smith (Tabla 1) para *A. interruptus* (0,54) y *L. argentiventris* (0,52), estas dos especies desarrollan una estrategia alimentaria de tipo generalista, lo cual indica que no tiene preferencia por consumir un tipo de presa en específico. Como se muestra en la Tabla 1 y Figura 2, las dos especies consumen un alto de número de presas (categorías), lo que evidencia su oportunismo para aprovechar la disponibilidad y abundancia de presas en el medio (Cabral *et al.*, 2002; Sá *et al.*, 2006; Tomiyama *et al.*, 2007). Sin embargo, en los estudios realizados por Santamaría-Miranda *et al.* (2005) y Vázquez *et al.* (2008) de *L. argentiventris* manifiestan que esta especie desarrolla un comportamiento especialista, contrario a los resultados de Flores-Ortega *et al.* (2010) y obtenidos en el presente trabajo. Las diferencias entre los estudios se derivan del reducido número de presas encontradas en el contenido estomacal analizado por Santamaría-Miranda *et al.* (2005) y de la importancia alimentaria de una presa en la dieta (>65% IIR) (Vázquez *et al.*, 2008).



**Figura 2.** Gráfico en tres dimensiones relacionando los valores porcentuales de las categorías alimentarias consumidas por a) *A. interruptus* y b) *L. argentiventris* de acuerdo a los índices Numérico (N%), Gravimétrico (G%) y Frecuencia de Ocurrencia (FO%). Para abreviaturas de las categorías alimentarias ver Tabla 1.

El valor de superposición de la dieta entre *A. interruptus* y *L. argentiventris* obtenido de acuerdo con el índice de Pianka es bajo (0,04). Aunque la LT de las dos especies es similar y comparten los mismos sitios de alimentación, la dieta resultó ser distinta debido a diferencias en la morfología y tamaño de la boca. Estas diferencias están relacionadas directamente con el tamaño de los depredadores y la apertura de la boca (Barnett *et al.*, 2006; Takeuchi, 2008).

## REFERENCIAS

- Aldaco-González, C.L. 2007. Caracterización de la pesquería artesanal de redes de enmalle en Bahía de Navidad, Jalisco. Tesis de licenciatura. Universidad de Guadalajara, Autlán de Navarro, Jalisco, 61 pp.
- Allen, G.R. & D.R. Robertson. 1994. Fishes of the Tropical Eastern Pacific. Hawaii University Press, Hawaii, 332 pp.
- Ambriz-Arreola, I., J. Gómez-Gutiérrez, M.C. Franco-Gordo, B.E. Lavaniegos, & E. Godínez-Domínguez. 2012. Influence of coastal upwelling-downwelling variability on tropical euphausiid abundance and community structure in the inshore Mexican central Pacific. *Mar. Ecol. Prog Ser.*, 451: 119-136.
- Amezcu-Linares, F. 1996. Peces demersales de la plataforma continental del Pacífico central de México. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM, México D.F., 184 pp.
- Barnett, A., R. David, D.R. Bellwood & A.S. Hoey. 2006. Trophic ecomorphology of cardinal fish. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 322: 249-257.
- Cabral, H.N., M. Lopes & R. Loeper. 2002. Trophic niche overlap between flatfishes in a nursery area on the Portuguese coast. *Sci. Mar.*, 66(3): 293-300.
- Cocheret de la Morinière, E., B.J.A. Pollux, I. Nagelkerken, & G. van der Velde. 2003. Diet shifts of Caribbean grunts (Haemulidae) and snappers (Lutjanidae) and the relation with nursery-to-coral reef migrations. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 57(5-6): 1079-1089.
- Cortés, E. 1997. A critical review of methods of studying fish feeding based on analysis of stomach contents: application to elasmobranch fishes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 54: 726-738.
- Espino-Barr, E., M. Gallardo-Cabello, F. González-Orozco & A. García-Boa. 2004. Análisis del crecimiento y la mortalidad de *Anisotremus interruptus* (Gill) (Perciformes: Haemulidae) en la costa de Colima, México. *Bol. Invest. Mar. Cost.*, 33: 69-77.
- Filonov, A.E., I. Tereshchenko, C.O. Monzón, M.E. González-Ruelas & E. Godínez-Domínguez. 2000. Variabilidad estacional de los campos de temperatura y salinidad en la zona costera de los estados de Jalisco y Colima, México. *Cienc. Mar.*, 26(2): 303-321.
- Flores-Ortega, J.R., E. Godínez-Domínguez, J.A. Rojo-Vázquez, A. Corgos, V.H. Galván-Piña & G. González-Sansón. 2010. Interacciones tróficas de las seis especies de peces más abundantes en la pesquería artesanal en dos bahías del Pacífico Central Mexicano. *Rev. Biol. Trop.*, 58(1): 383-397.
- Gallardo-Cabello, M., E. Espino-Barr, F. González-Orozco & A. García-Boa. 2003. Age determination of *Anisotremus interruptus* (Perciformes: Haemulidae) by scale reading, in the coast of Colima, Mexico. *Rev. Biol. Trop.*, 52(1): 519-528.
- Gerry, S.P., M. Vogelzang, J.M. Ascher & D.J. Ellerby. 2013. Variation in the diet and feeding morphology of polyphenic *Lepomis macrochirus*. *J. Fish. Biol.*, 82(1): 338-346.
- Langton, R.W. 1982. Diet overlap between Atlantic cod, *Gadus morhua*, silver hake, *Merluccius bilinearis*, and fifteen other northwest Atlantic finfish. *Fish. Bull.*, 80: 745-759.
- León-Arriola, A.M. 2010. Análisis de la captura obtenida por la pesquería de redes de enmalle en la Bahía de Chamela, Jalisco. Tesis de Licenciatura, Universidad de Guadalajara, Autlán de Navarro, Jalisco, 58 pp.
- Pianka, E.R. 1973. The structure of lizard communities. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 4: 53-74.
- Pinkas, L.M., S. Oliphant & I.L.K. Iverson. 1971. Food habits of albacore, bluefin tuna and bonito in Californian waters. *Calif. Fish Game*, 152: 1-105.
- Rojo-Vázquez, J.A., E. Godínez-Domínguez, V.H. Galván-Piña, S. Hernández-Vázquez, M.C. Franco-Gordo & G. González-Sansón. 2010. Diversidad de peces de la plataforma continental de Jalisco y Colima, México. In: E. Godínez-Domínguez, M.C. Franco-Gordo, J.A. Rojo-Vázquez, F.A. Silva-Bátiz & G. González-Sansón (eds.). Ecosistemas marinos de la costa sur de Jalisco y Colima. Universidad de Guadalajara, Autlán de Navarro, Jalisco, pp. 127-153.
- Ruiz-Ramírez, S., G. Lucano-Ramírez, G. González-Sansón, J.A. Rojo-Vázquez & M. Arellano-Martínez. 2012. Biología reproductiva de *Anisotremus interruptus* (Perciformes: Haemulidae) en el Pacífico central mexicano. *Rev. Biol. Trop.*, 60(2): 709-720.
- Sá, R., C. Bexiga, P. Veiga, L. Vieira & K. Erzini. 2006. Feeding ecology and trophic of fish species in the lower Guadiana river estuary and Castro Marim e Vila Real de Santo António Salt Marh. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 70: 19-26.
- Santamaría-Miranda, A., M. Saucedo-Lozano, M.N. Herrera-Moreno & J.P. Apún-Molina. 2005. Hábitos alimenticios del pargo amarillo *Lutjanus argentiventris* y del pargo rojo *Lutjanus colorado* (Pisces: Lutja-

- nidae) en el norte de Sinaloa, México. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.*, 40(1): 33-44.
- Smith, E.P. 1982. Niche breadth, resource availability, and inference. *Ecology*, 63: 1675-1681.
- Takeuchi, N. 2008. Ontogenetic changes in foraging tactics of the piscivorous cornetfish *Fistularia commersonii*. *Ichthyol. Res.*, 56(1): 18-27.
- Received: 21 August 2013; Accepted: 6 January 2014
- Tomiyama, T., M. Omori & T. Minami. 2007. Feeding and growth of juvenile stone flounder in estuaries: generality and the importance of sublethal tissue cropping of benthic invertebrates. *Mar. Biol.*, 151: 365-376.
- Vázquez, R.I., J.J. Rodríguez-Romero, L.A. Abitia-Cardenas & F. Galván-Magaña. 2008. Food habits of the yellow snapper *Lutjanus argentiventris* (Peters, 1869) (Percoidae: Lutjanidae) in La Paz Bay, Mexico. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.*, 43(2): 295-302.