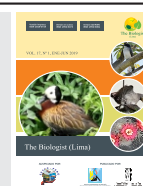




## The Biologist (Lima)



ORIGINAL ARTICLE / ARTÍCULO ORIGINAL

### GONAD DEVELOPMENT AND MATURITY PHASES OF *CHEILOPOGON HETERURUS* (RAFINESQUE, 1810) (EXOCOTIDAE, BELONIFORME)

### DESARROLLO GONADAL Y FASES DE MADUREZ GONADAL DEL PEZ VOLADOR *CHEILOPOGON HETERURUS* (RAFINESQUE, 1810) (EXOCOTIDAE, BELONIFORME)

Ángel Perea<sup>1</sup>; Antonio Cuba<sup>2</sup> & Javier Sánchez<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Laboratorio costero de Chimbote, Instituto del Mar del Perú.

<sup>2</sup>Laboratorio de Biología Reproductiva sede principal Callao, Instituto del Mar del Perú.

\*Corresponding Author: E-mail: eringens@gmail.com

## ABSTRACT

In the south of Peru, from Pucusana (Lima) to Morro Sama (Tacna) there is collection of *C. heterurus*'s eggs during November and February. This directly impacts the sustainability of the species. The objective of this work was to describe the ovocitory and spermatogenic development and develop a maturity scale. We processed 442 samples from San Juan de Marcona (15° 21' 55''S 75° 09' 45''O) and Ilo (17° 41' 42''S 71° 21' 38.15''O) during December 2012, 2013 and 2014 and January 2015. For the process of the gonads was used paraffin infiltration method. We describe 5 types of oocyte, immature, previtellogenic I, previtellogenic II, vitellogenic and hydrate. For males we registered 3 types of reproductive cells, spermatogonia, spermatocyte and spermatozoa. We describe 2 phases for females, phase II (in maturation) and phase IV (hydrate/spawning), while for males there were 4 phases, phase II (in maturation), phase III (mature), phase IV (expulsion) and phase V (post-expulsion). The results are discussed in relation to other results of Beloniforme order and Exocotidae family.

**Keywords:** flying fish – *Cheilopogon heterurus* – ovocitory development – spermatogenic development – maturity scale

## RESUMEN

En el sur del Perú, desde Pucusana (Lima) hasta Morro Sama (Tacna), existe una actividad extractora dirigida a la colecta de huevos de pez volador *Cheilopogon heterurus* (Rafinesque, 1810) desde de noviembre hasta febrero. Dicha actividad impacta directamente en la sostenibilidad del recurso, debido a que no existen medidas regulatorias que normen la extracción. En el presente trabajo se describe el desarrollo ovocitario y espermatogénico e implementa una escala de madurez gonadal. Para ello, se procesaron un total de 442 muestras provenientes de las zonas de San Juan de Marcona (15° 21' 55"S 75° 09' 45"O) e Ilo (17° 41' 42"S 71° 21' 38.15"O), Perú durante el mes de diciembre del año 2012, 2013 y 2014 y el mes de enero del 2015. El procesamiento histológico de las gónadas fue por el método de infiltración en parafina. Se describieron 5 tipos de ovocitos para las hembras: Inmaduros, pre-vitelogenados I, pre-vitelogenados II, vitelogenados e hidratados. En los machos se registraron 3 tipos de células: espermatogonios, espermatozoides y espermatozoides. Se describieron dos fases de madurez gonadal para hembras, fase II (en maduración) y fase IV (hidratado/desovante); mientras que para los machos 4, fase II (en maduración), fase III (maduro), fase IV (expulsante) y fase V (post-expulsante). Se discuten los resultados con otras especies del orden beloniforme y de la familia Exocoetidae.

**Palabras clave:** Pez volador – *Cheilopogon heterurus* – desarrollo ovocitario – desarrollo espermatogénico – escala de madurez gonadal

## INTRODUCCIÓN

Entre los meses de noviembre y febrero, en el sur del Perú, desde Pucusana (Lima) hasta Morro Sama (Tacna) se registra el ingreso de grandes cardúmenes de peces voladores (*Hirundichthys rondeletti* (Valenciennes, 1846) y *Cheilopogon heterurus* (Rafinesque, 1810)) que vienen en busca de sustratos semiduros para desovar. Alrededor de ello, pescadores locales han desarrollado una actividad de extracción dirigida a las ovas de estos peces, siendo la más afectada en dicha extracción las de la especie *C. heterurus* (Guardia & Huamani, 2013).

Actualmente, se realiza la actividad de extracción de ovas sin ningún control o supervisión, lo cual representa un gran problema debido a que esta actividad debe impactar de alguna manera, aun no medida, en el reclutamiento de la especie (Guardia & Huamani, 2013). A este problema se suma la escasa información existente acerca de biología reproductiva de peces voladores.

Por estas razones, resulta necesario contar con información acerca de aspectos reproductivos que permitan tener el sustento técnico para

implementar las medidas de manejo y protección para un aprovechamiento sostenible de este recurso.

En el presente trabajo, se describe el desarrollo ovocitario y espermatogénico de *C. heterurus* y se determina fases de madurez gonadal con sustento microscópico, la cual permite tener una correcta catalogación de las fases de madurez gonadal, evitando sesgos propios que presentan las escalas empíricas.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Las muestras provinieron de la pesca artesanal de las zonas de San Juan de Marcona (Ica) (15° 21' 55"S 75° 09' 45"O) e Ilo (Moquegua) (17° 41' 42"S 71° 21' 38.15"O), Perú colectadas en el mes de diciembre de los años 2012 y 2013 y enero del 2015. Se colectaron un total de 442 gónadas, mediante un muestreo estratificado por tallas y con un mínimo de 10 individuos por cada cm de longitud total (LT).

Las gónadas colectadas se procesaron

histológicamente usando la técnica de infiltración con parafina descrita por Humason (1979). Las secciones de tejido obtenidas se cortaron en un micrótopo de rotación, el cual fue calibrado para realizar cortes a un grosor de 7  $\mu\text{m}$  para hembras y 5  $\mu\text{m}$  para machos. Las secciones de tejidos fueron coloreados con la técnica Hematoxilina-Eosina. Las observaciones de dichas secciones se realizaron con la ayuda de un microscopio compuesto binocular (Perea *et al.*, 2018).

Para describir el desarrollo ovocitario se registraron las características de los ovocitos, las cuales permitieron agruparlos en diferentes tipos. La clasificación y caracterización microscópica de los ovocitos se basó en la clasificación propuesta por Hunter & Goldberg (1980). La identificación de los tipos de células espermatogénicas se hicieron a partir de las características morfológicas, además de la disposición de las células dentro del testículo.

La elaboración de las fases de madurez gonadal se elaboró sobre la base de las observaciones macroscópicas de los ovarios y testículos, mientras que para la caracterización microscópica se basó en la descripción de los diferentes tipos de ovocitos y espermatoцитos en diferentes grados de desarrollo (Sánchez, 2013).

## RESULTADOS

### Desarrollo ovocitario

Ovocitos inmaduros (OI): Ovocitos con un tamaño promedio de  $99,2 \pm 24,23 \mu\text{m}$  y caracterizados por un citoplasma homogéneo y con núcleo de gran tamaño en relación al citoplasma. Son basófilos (Fig. 1A).

Ovocitos pre-vitelogenados I (OPV I): Tienen un tamaño promedio de  $250,53 \pm 27,30 \mu\text{m}$ . El citoplasma se caracteriza por contener numerosos gránulos corticales que ocupan la mayor parte de este. El tamaño de los gránulos es variable. A partir de este tipo de ovocito el folículo comienza a distinguirse (Fig. 1B).

Ovocitos pre-vitelogenados II (OPV II): Tienen un

tamaño promedio de  $495,45 \pm 78,76 \mu\text{m}$ . Se diferencian de los OPV I por su mayor tamaño y la incorporación de un mayor número de gránulos corticales. Pueden distinguirse claramente el folículo, zona radiata, granulosa y teca. A partir de este tipo de ovocitos es posible observar los filamentos “elásticos” bien definidos y ubicados entre la granulosa y la teca (Fig. 1C).

Ovocito vitelogenado (OV): Tienen un tamaño promedio de  $581,28 \pm 47,58 \mu\text{m}$ . Se caracteriza por la incorporación de vitelo, las cuales se fusionan para formar las placas de vitelo. Estas placas se observan inicialmente en el centro del ovocito y se expanden hacia la periferia. Los filamentos elásticos son más desarrollados en comparación al OPV II (Fig. 1D).

Ovocitos hidratados (OH). Tienen un tamaño promedio de  $1208,32 \pm 120,72 \mu\text{m}$ . En este tipo de ovocitos no se observa el núcleo y posee un citoplasma homogéneo, debido a la unión de las placas de vitelo (Fig. 1E).

### Desarrollo espermatogénico

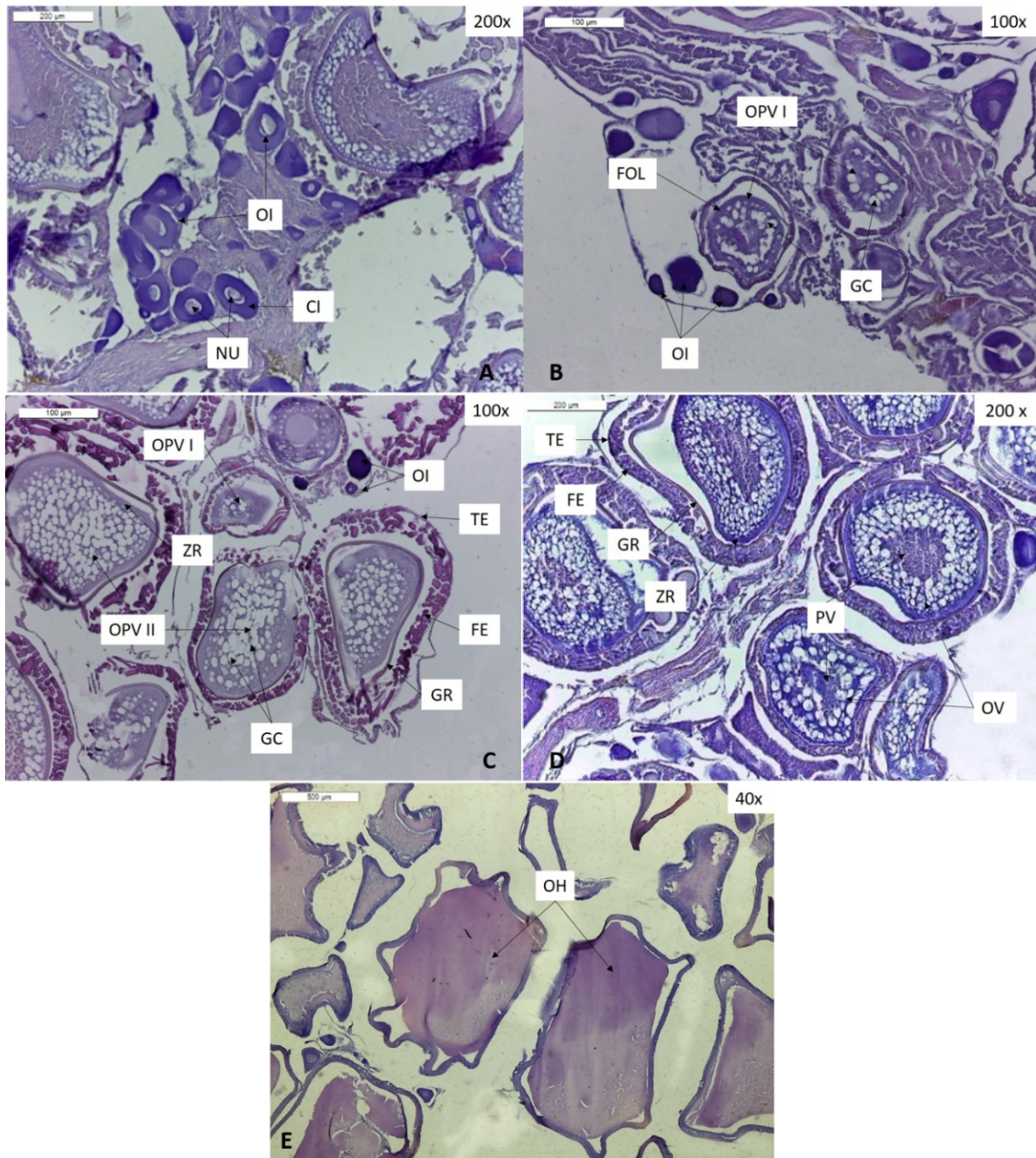
El testículo es de tipo restricto. Presenta una maduración de tipo cortical, desde la zona periférica hacia la zona central. Los espermatogonios se desarrollan adosados a la pared testicular, los espermatoцитos se ubican en la zona media y los espermatozoides se concentran en la parte final de los lóbulos y en el túbulo colector común, ubicado al centro del testículo.

Espermatoгонio (EG): Son las células sexuales masculinas de mayor tamaño entre todos los tipos que se han identificado en el presente trabajo. Son esféricas. Se encuentran pegadas a la pared del testículo. Presentan características basófilas frente a la coloración H-E (Hematoxilina-Eosina) (Fig. 2A).

Espermatoцитo (EC): Células más pequeñas que los espermatoгонios. Son de forma esférica y están ubicadas en la zona media de los lóbulos son de afinidad basófila (Fig. 2B).

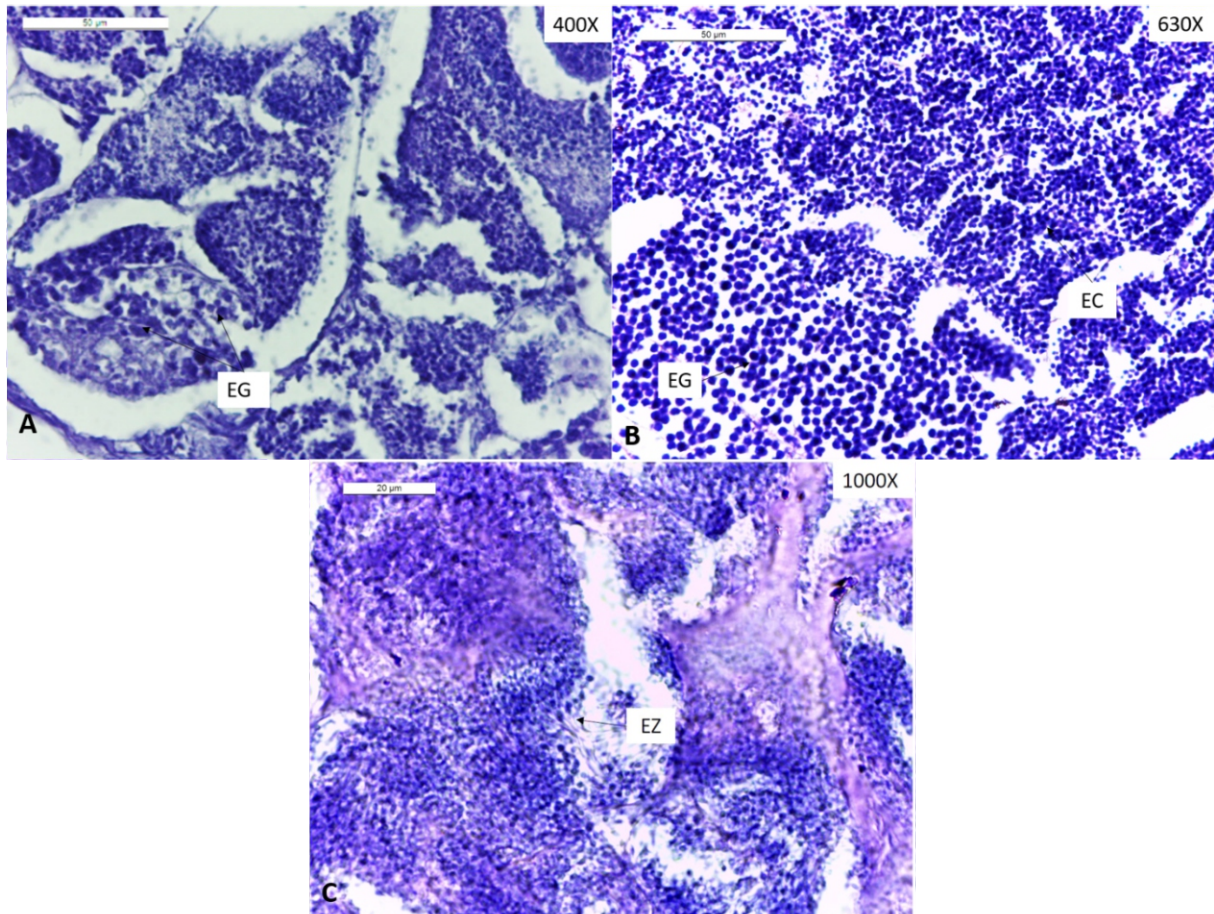
Espermatozoide (EZ): Los espermatozoides son las células sexuales distinguidas al final de la espermatoгонésis, de menor tamaño y se posicionan en la zona final del lóbulo, las cuales desembocan en el túbulo colector común (Fig. 2C).





**Figura 1.** Micrografía de corte histológico de ovario de *Cheilopogon heterurus* “pez volador” donde se observa a ovocitos inmaduros, pre-vitelogenados I y II, vitelogenados e hidratados. 1A: OI: Ovocito inmaduro, NU: Núcleo, CI: Citoplasma. 1B: OI: Ovocito inmaduro, OPV I: Ovocito pre-vitelogenado I, GC: Gránulos corticales, FOL: Folículo. 1C: OI: Ovocito inmaduro, OPV I: Ovocito pre-vitelogenados I, OPV II: Ovocito pre-vitelogenado II, GC: Gránulos corticales, ZR: Zona radiata, GR: Granulosa, FE: Filamentos elásticos, TE: Teca. 1D: OV: Ovocitos vitelogenados, PV: Placas de vitelo, ZR: Zona radiata, GR: Granulosa, FE: Filamentos elásticos, TE: Teca. 1E: OH: Ovocito hidratado.





**Figura 2.** Micrografía de corte histológico de testículo de *Cheilopogon heterurus* “pez volador” donde se observa a espermatozonios. 2A: EG: espermatozonio. 2B: EG: espermatozonio, EC: espermatozito. 2C: EZ: Espermatozoides.

### Fases de madurez gonadal de *Cheilopogon heterurus* “pez volador”

#### Hembras

En maduración (Fase II)

**Características macroscópicas:** Los ovarios son lisos y de color rosado claro. La textura es flácida al tacto. Se observa una vascularización inicial (Fig. 3A).

**Características microscópicas:** En esta fase se observan cuatro tipos de ovocitos, ovocitos inmaduros con un tamaño promedio de 99,2 µm y caracterizados por un citoplasma homogéneo y con un núcleo de gran tamaño. El otro tipo son los ovocitos pre-vitelogenados I y II, que tienen una medida de 495,4 µm y el citoplasma se caracteriza por contener numerosas cantidades de gránulos corticales que ocupan la mayor parte de este. Por último, los ovocitos vitelogenados, los cuales tienen un tamaño de diámetro medio de 581 µm y

presentan placas de vitelo. Además, en este último tipo de ovocitos se observa claramente los filamentos elásticos (Fig. 3A).

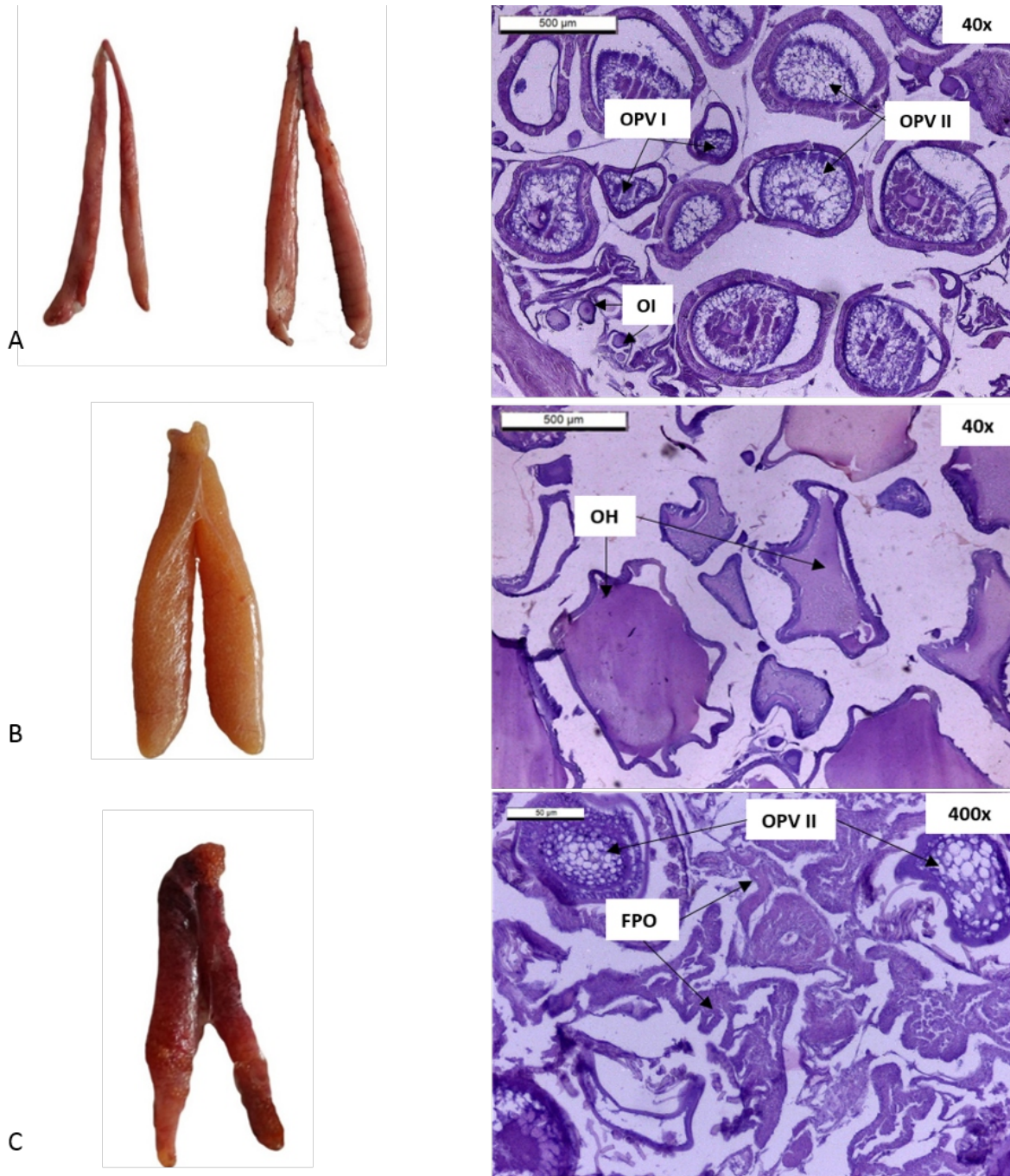
Desovante (Fase IV)

**Características macroscópicas:** Los ovarios en fase desovante, pueden presentar dos características muy claramente diferenciadas. Los ovarios hidratados que aún no han ovulado y desovado son de gran tamaño y de un color naranja intenso; con ovocitos visibles a simple vista que están unidos por filamentos que en el momento del desove les permitirán permanecer unidos al sustrato (Fig. 3B). Por otro parte, los ovarios que han comenzado a desovar son de un color rojizo con partes naranjas, los cuales, tienen ovocitos hidratados que pueden ser apreciados a simple vista (Fig. 3C).

**Características microscópicas:** Los ovarios desovantes se caracterizan por presentar ovocitos

hidratados y/o folículos post-ovulatorios. Los ovocitos hidratados miden en promedio 1208,3  $\mu\text{m}$ . Este tipo de ovocito tiene un citoplasma con vitelo homogéneo y no se observa el núcleo (Fig. 3B). Los folículos post-ovulatorio (teca y

granulosa) son de fácil reconocimiento debido al gran tamaño que presentan, estos se visualizan de diferentes formas dependiendo del grado de degeneración en el que se encuentran (Fig. 3C).



**Figura 3.** Fotografía macroscópica y microscópica de fases de madurez gonadal de *Cheilopogon heterurus*. A: En maduración; B: Hidratado; C: Desovante. OI: ovocito inmaduro, OPV I: ovocito pre-vitelogenado I, OPV II: ovocito pre-vitelogenado II, OH: ovocito hidratado, FPO: folículo post-ovulatorio.

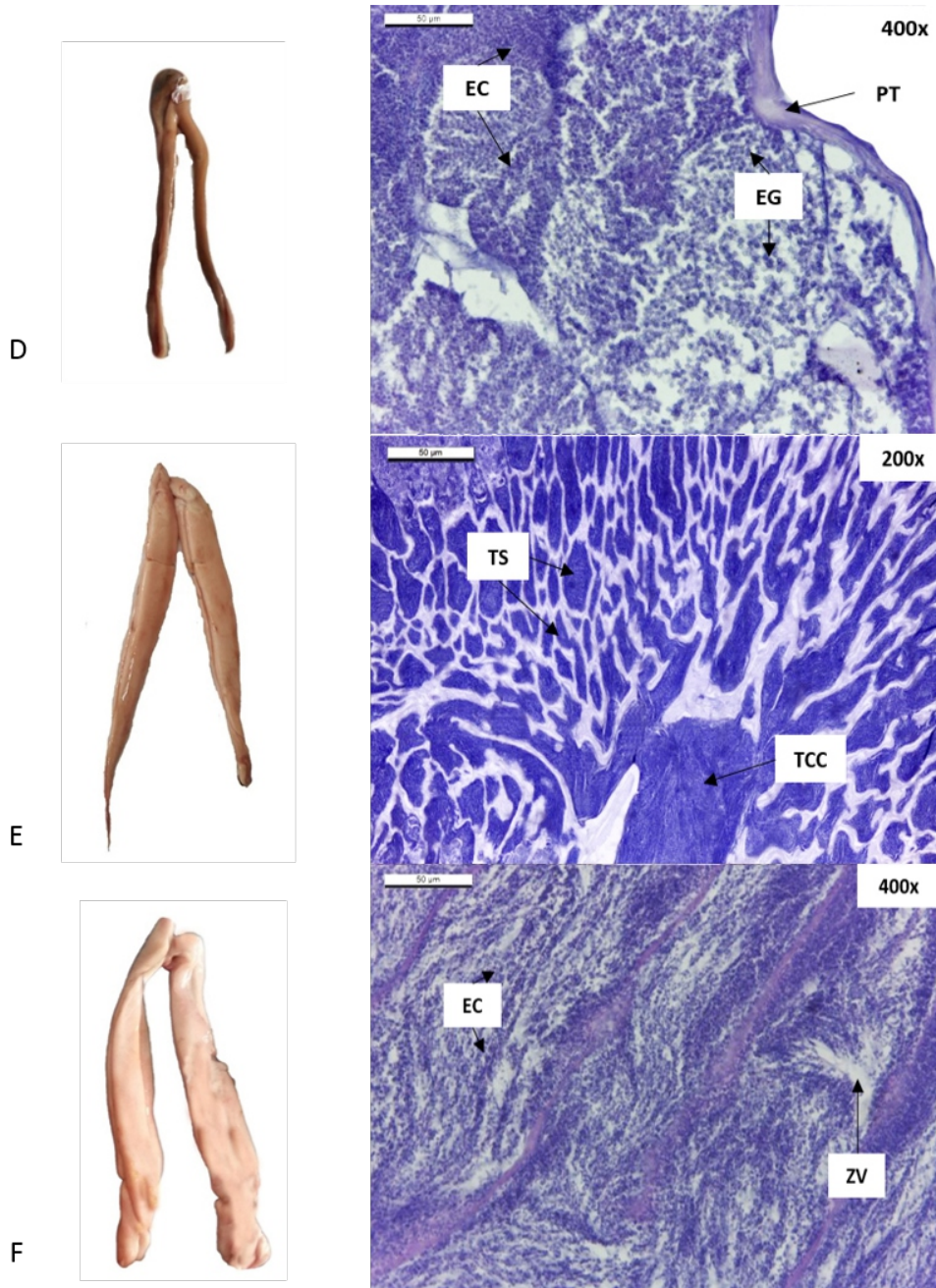


**Machos**

En maduración (Fase II)

Fase que agrupa a los individuos que dan inicio a la maduración testicular. Características macroscópicas: Testículos de tamaño mediano, delgados, medianamente turgentes y de color crema con algunas zonas más oscuras (Fig. 4D).

Características microscópicas: Túbulo seminífero con presencia de espermatogonios y espermatocitos. Se observa el túbulo colector común ligeramente lleno de espermatozoides (Fig. 4D).



**Figura 4.** Fotografía macroscópica y microscópica de fases de madurez de *Cheilopogon heterurus*. D: En maduración; E: Maduro; F: Expulsante. EG: Espermatogonio, EC: Espermatocitos, TS: Túbulo seminífero, TCC: Túbulo colector común, EZ: Espermatozoides, ZV: Zonas vacías producto de la expulsión.

**Maduro (Fase III)**

Características macroscópicas: Gónada de gran tamaño y color crema (Fig. 4E).

Características microscópicas: Túbulos seminíferos con presencia de espermatogonios y espermatocitos. El túbulo colector común se presenta completamente lleno de espermatozoides (Fig. 4E).

**Expulsante (Fase IV)**

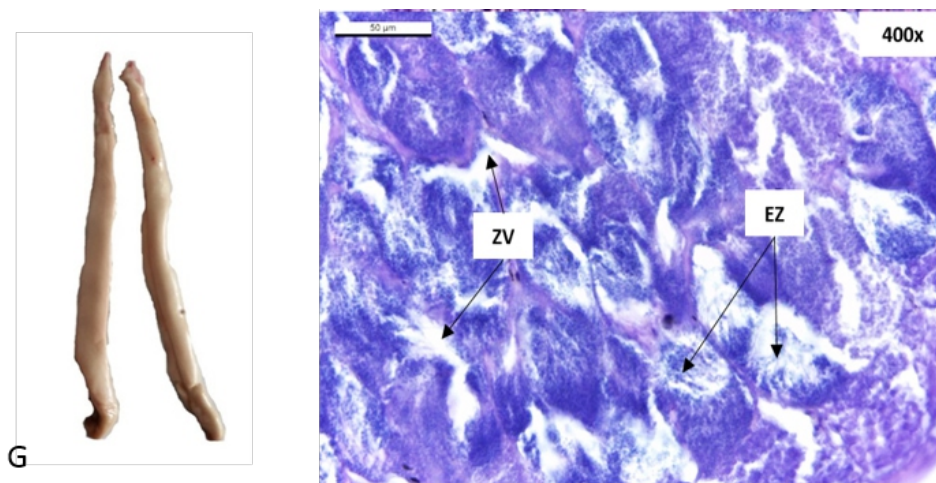
Características macroscópicas: Testículos de gran tamaño, muy turgentes, de color crema con zonas rosadas y el líquido espermático se expelle fácilmente con una suave presión (Fig. 4F).

Características microscópicas: Túbulo seminíferos con poca presencia de espermatogonios, dominada por espermatocitos y espermatozoides. El túbulo colector común se ve completamente desarrollado y de un color blanquecino (Fig. 4F).

**Post-expulsante (Fase V)**

Características macroscópicas: Los testículos disminuyen de tamaño y su coloración es de un crema opaco. Son de consistencia flácida debido al término del proceso de expulsión (Fig. 5G).

Características microscópicas: Se observa mayor cantidad de túbulos seminíferos vacíos. El túbulo colector común se observa con algunas zonas vacías producto de la expulsión (Fig. 5G).



**Figura 5.** Fotografía macroscópica y microscópica de fases de madurez de *Cheilopogon heterurus*. G: Post-expulsante. EZ: Espermatozoides, ZV: Zonas vacías producto de la expulsión.

## DISCUSIÓN

Los ovocitos inmaduros de *C. heterurus* tienen un núcleo de gran tamaño y un citoplasma homogéneo. Esta característica es similar a la reportada para *Hemiramphus brasiliensis* (Linnaeus, 1758), sin embargo los nucléolos en esta especie son de fácil reconocimiento en este tipo de ovocitos (Longart *et al.*, 2012).

La característica principal de los ovocitos pre-vitelogenados de *C. heterurus* es que poseen numerosas cantidades de gránulos corticales, los

cuales ocupan la mayor parte del citoplasma. Longart *et al.* (2012) indican que los gránulos corticales y el aumento del tamaño del ovocito, también son observados en *H. brasiliensis*; pero a diferencia de *C. heterurus*, en esta especie sí se llega a visualizar la zona radiata y las células foliculares (Longart *et al.*, 2012).

La diferencia de los ovocitos pre-vitelogenado I y el II, básicamente corresponden al diámetro y la cantidad de gránulos corticales que se incorporan. En el inicio del desarrollo poseen un tamaño promedio de  $205,7\mu \pm 66,26\mu$ , mientras que en una etapa más avanzada pueden llegar duplicar su



tamaño ( $495,4 \pm 78,76$ ). La diferenciación de los tipos de ovocitos pre-vitelogenados en base al tamaño e incorporación de gránulos corticales, también es descrito y utilizado en otras especies, como por ejemplo *Odontesthes regia regia* (Humboldt, 1821) (Gómez, 2004).

El presente trabajo describe los ovocitos vitelogenados, como aquellas células que ya poseen alguna incorporación de vitelo. Dicho vitelo, se agrupa formando placas, las cuales comienzan a aparecer desde el centro de la célula, cerca al núcleo, y posteriormente se expande por todo el ovocito. Mc Bride & Thurman describen a los ovocitos vitelogenados de *H. brasiliensis* y *Hemiramphus balao* (Lesueur, 1821) con las mismas características (McBride & Thurman, 2003).

El desarrollo del folículo, tanto de la zona radiata y las células foliculares más evidentes, en la especie *H. brasiliensis* puede visualizarse desde los ovocitos vitelogenados (Longart *et al.*, 2012). La clara visualización del folículo en los ovocitos vitelogenados y el desarrollo de este, son también descritos en el actual trabajo.

Los ovocitos hidratados presentaron un citoplasma homogéneo con un tamaño promedio de 1,2 mm, lo cual, concuerda con lo descrito por Stevens *et al.* (2003) quienes indican que los ovocitos de los peces voladores son esféricos, con un tamaño promedio de 1,8 mm de diámetro, vitelo homogéneo y sin presencia de gota oleosa. Este tamaño también se ha descrito para la especie *Cheilopogon xenopterus* (Gilbert, 1890) que presenta un rango de 1,7 mm – 1,9 mm (Watson, 1999). Se ha mencionado que los ovocitos hidratados se caracterizan por tener un citoplasma de aspecto homogéneo, núcleo casi imperceptible y la forma de las células son bastante irregulares (Longart *et al.*, 2012), las cuales son propias de la deshidratación del tejido durante el procesamiento histológico.

Los ovocitos inmaduros, pre-vitelogenados e hidratados tuvieron una talla de 0,99 mm, 0,25 mm, 0,49 mm, 0,58 mm y 1,2 mm respectivamente. Un rango similar a los de la especie *Hirundichthys affinis* (Günther, 1866) (Monte, 1965). Dicho autor mencionó que los ovocitos inmaduros miden 0,1 mm, los ovocitos pre-vitelogenados 0,3 mm y los

hidratados tienen un rango de 1,5 mm a 2,5 mm. Sin embargo, la especie *Hyporhamphus regularis* (Günther, 1866) posee un rango 5-10 mm (Hughes & Stewart, 2006), los cuales son tamaños muy superiores a lo encontrado para el *C. heterurus*.

Araújo & Chellappa (2002) describen 5 fases de maduración gonadal para la hembras de *H. affinis*, en donde describen la fase inmadura, en maduración I y II, maduro y vaciado. En ese trabajo no registraron ovocitos pre-vitelogenados. Las fases en maduración están caracterizadas por la presencia de ovocitos vitelogenados, para diferenciar la fase I y II se basan en la cantidad de vitelo en la célula. La fase madura se caracteriza por haber finalizado la vitelogénesis y haber comenzado la hidratación del ovocito. En *C. heterurus* catalogamos un solo tipo de ovocito vitelogenado, debido a que la cantidad de vitelo en esta clase de célula fue similar en todas las observadas y la siguiente etapa analizada es la hidratación. A diferencia del trabajo de Araujo & Chellappa (2002), no encontramos tantas fases porque el recurso solo está disponible en las épocas de reproducción, en donde se espera que los ovocitos maduros ya estén totalmente hidratados y listos para el desove.

En las láminas histológicas de testículos, se pudo determinar 3 tipos de células: espermatogonias, espermatocitos y espermatozoides.

*Cheilopogon heterurus* presenta un modelo testicular de tipo restricto, con la presencia de un túbulo colector común. Al igual, que *H. affinis* que en el fase en maduración se comienza a observar el túbulo colector común, posicionado en la zona central de la gónada, con presencia de algunos espermatozoides, para luego, en la fase madura, presentar un túbulo más compacto y con mayor cantidad de espermatozoides. Por último, en la fase vacía, el diámetro del túbulo se ha reducido y se observan restos de espermatozoides (Araújo & Chellappa, 2002). Todo lo descrito por estos autores concuerda con lo encontrado para *C. heterurus* en donde se ha podido describir cuatro fases dependiendo del tipo de células presentes en los testículos y del llenado del túbulo colector común mostrándose modelo de maduración con especies de la misma familia.

La presencia de lamelas en el testículo de *C.*

*heterurus* es una característica que coincide con lo descrito para la especie *H. brasiliensis*, la cual es del mismo orden que *C. heterurus* (Longart et al., 2012).

Finalmente, la alta migración de esta especie, el tipo de reproducción y la característica de solo acercarse a las costas del Perú a desovar, fueron limitantes para realizar la escala de madurez gonadal y determinar su ciclo reproductivo. Sin embargo, la importancia de conocer las fases de madurez gonadal que presenta *C. heterurus* al momento de acercarse a la costa peruana es trascendental para convertir esta pesquería en una actividad sostenible en el tiempo.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Araújo, A. S. & Chellappa, S. 2002. Estrategia reproductiva do peixe voador, *Hirundichthys affinis* Gunther (Osteichthyes, Exocoestidae). Revista Brasileira de zoologia, 19: 691-703.
- Guardia, A. & Huananí, S. 2013. Extracción de ovas de peces voladores *Cheilopogon heterurus* (Rafinesque) e *Hirundichthys rondeletti* (Valenciennes) en el litoral sur del Perú. Informe del Instituto del Mar Perú, 40: 160-175.
- Gómez, C. 2004. Aspectos reproductivos del pejerrey (*Odontesthes regia regia*) (Humboldt, 1821) en a zona de Pisco el periodo de 1996-97 y mayo-julio del 2002. Universidad Nacional Agraria de la Molina. Lima. pp. 1-95.
- Hughes, J. & Stewart, J., 2006. Reproductive biology of three commercially important Hemiramphid species in south-eastern Australia. Environmental Biology of Fishes, 75:237-256.
- Humason, G. L. 1979. *Animal tissue techniques*. 4<sup>th</sup> edition. W. H Freeman Co. San Fransisco, pp. 661.
- Hunter, J. R. & Goldberg, S. R. 1980. Spawning incidence and batch fecundity in northern anchovy, *Engraulis mordax*. Fishery Bulletin, 77:641-652.
- Longart, Y.; Acosta, V.; Parra, B. & Lista, M. 2012. Aspectos reproductivos del marao fósforo *Hemirhamphus brasiliensis* (Beloniformes: Hemirhamphidae), en la isla de Cubagua, Venezuela. Boletín del Centro de Investigaciones Biológicas, 45: 1-20.
- McBride, R. & Thurman, P. 2003. Reproductive biology of *Hemiraphus brasiliensis* and *H. balao* (Hemiramphidae): Maturation, spawning frequency, and fecundity. The Biological Bulletin, 20: 457-467.
- Monte, S. 1965. Contribuição ao estudo da reprodução do 'voador' *Hirundichthys affinis* (Günter, 1866). Boletín de Instituto Biología Marina Universidad RG Norte, 2:1-18.
- Perea, A.; Sánchez, J., & Buitrón, B. 2018. Escala de madurez gonadal del calamar gigante *Dosidicus gigas* (D'Orbigny, 1835) (Cephalopoda: Ommastrephidae). Boletín del Instituto del Mar Perú, 33: 137-152.
- Sánchez, J. 2013. Escala de madurez gonadal del jurel *Trachurus murphyi* Nichols 1920. Revista peruana de Biología, 20: 35-44.
- Stevens, P.; Bennet, C. & Berg, J. 2003. Flyingfish spawning (*Parexocoetus brachypterus*) in the northeastern Gulf of Mexico. Environmental biology of fishes, 67: 71-76.
- Watson, W. 1999. Early life history stages of the whitetip flyingfish, *Cheilopogon xenopterus* (Gilbert, 1890) (Pisces: Exocoetidae). Fishery Bulletin, 97:1031-1042.

Received March 11, 2018.  
Accepted April 12, 2018.