

ESTRATEGIAS DE VIDA EN BRIÓFITOS. ENSAYO DE SU ESTUDIO EN BRIOFLORAS LOCALES

por
FRANCISCO LLORET*

Resumen

LLORET, F. (1990). Estrategias de vida en briófitos: ensayo de su estudio en briofloras locales. *Anales Jard. Bot. Madrid* 46(2): 359-369.

A partir de los tipos de estrategias de vida propuestos por DURING (1979) para briófitos se hace un breve repaso al estado actual del conocimiento de determinados aspectos del ciclo biológico de los briófitos y de sus implicaciones ecológicas. Igualmente, se exponen algunos ejemplos de aplicación del modelo: espectros de estrategias de vida en diferentes regiones de España y espectros de estrategias de vida en comunidades de briófitos del Pirineo oriental. En ambos casos se aprecia una relación entre la frecuencia de las diferentes estrategias y las características del medio, considerado en términos de competencia, estrés y frecuencia de perturbaciones.

Palabras clave: Briófitos, espectros, estrategias de vida, España, Pirineos.

Abstract

LLORET, F. (1990). Life strategies in bryophytes: an essay of their study in local bryofloras. *Anales Jard. Bot. Madrid* 46(2): 359-369 (in Spanish).

Starting from the review of life strategies in bryophytes published by DURING (1979), a brief revision of the present knowledge of some aspects of the life cycle of bryophytes and their ecological implications is made. Some examples of the application of the model are also presented: life strategy spectra from different regions of Spain and spectra of bryophytic communities reported from the Eastern Pyrenees. Both examples show a relation between the frequency of the different strategies and the features of the environment (competence, stress and frequency of disturbances).

Key words: Bryophytes, spectra, life strategies, Spain, Pyrenees.

INTRODUCCIÓN

El concepto de estrategias de vida hace referencia al hecho de que determinadas características del ciclo biológico de los seres vivos representan una cierta ventaja adaptativa a aquellos ambientes en los que normalmente viven. DURING (1979) realizó una aproximación de estas ideas al mundo de los briófitos en la que tuvo en cuenta las características intrínsecas de este grupo de vegetales: el ciclo diplohaplonte con predominio de la fase haploide, la gran importancia de la

* Departamento de Biología Animal, Biología Vegetal y Ecología, Universidad Autónoma de Barcelona. 08193 Bellaterra (Barcelona).

reproducción vegetativa, la capacidad de dispersión de las esporas y la posición subordinada que ocupan en los ecosistemas, aunque en bastantes ocasiones ocupen microambientes casi exclusivos, al igual que los líquenes. A partir de estas características es posible establecer una serie de parámetros asociados al ciclo biológico, como son el tamaño de las esporas, la duración de la vida, la alocaión reproductiva tanto sexual como asexual, y el período de tiempo necesario para que se dé la primera reproducción sexual. Por otro lado, los elementos que caracterizan el medio quedan definidos en términos de competencia, estrés y frecuencia de perturbaciones.

Basándose en estas consideraciones, estableció seis categorías de estrategias de vida para los briófitos: fugitivos, colonizadores, perennes, itinerantes (que corresponde al término "shuttle" empleado por dicho autor) anuales, itinerantes de vida corta e itinerantes de vida larga. LONGTON & SCHUSTER (1983) han descrito también una serie de estrategias reproductivas en hepáticas, con un enfoque principalmente evolutivo y biogeográfico.

Como todos los modelos, la propuesta de DURING debe ser interpretada como un marco de referencia y un punto de partida para nuevas reflexiones, en este caso sobre la biología de los briófitos. Esto conduce con frecuencia a plantear cuestiones específicas que se deberían intentar resolver mediante la realización de experiencias concretas, en muchas ocasiones de naturaleza bastante sencilla. Ocho años después de su publicación, y teniendo en cuenta el marco en el que se inscribe el modelo, podemos plantearnos los interrogantes que se derivan del mismo, así como sus aplicaciones reales. De esta forma es posible considerar algunos de los problemas y perspectivas que actualmente se nos presentan en el campo de la ecología de briófitos (DURING & VAN TOOREN, 1987).

COMPONENTES DEL CICLO BIOLÓGICO DE LOS BRIÓFITOS

Al analizar el papel de los distintos componentes del ciclo biológico de los briófitos, surge una serie de cuestiones como consecuencia de nuestros desconocimientos acerca de la biología de estos organismos. Estos interrogantes afectan directamente a las estrategias que presentan las diferentes especies.

En primer lugar cabe preguntarse cuál es la capacidad real de germinación de las esporas en el campo. Datos recientes (MILES & LONGTON, 1987) parecen corroborar las observaciones de KEEVER (1957) en el sentido de que, a pesar del gran número de esporas producidas por determinadas especies [*Atrichum undulatum* (Hedw.) P. Beauv., *Grimmia laevigata* (Brid.) Brid.], estas esporas raramente germinan en su medio natural. No obstante, el bajo número de las que sí germinan aseguraría una variabilidad genética y una ventaja adaptativa suficientes para que estos mecanismos reproductivos se hayan mantenido en el curso de la evolución. La efectividad de la reproducción sexual queda, por otro lado, demostrada por la variabilidad genética que se ha encontrado en poblaciones aparentemente puras (CUMMINS & WYATT, 1981; DANIELS, 1982).

Basándose en la presumible germinación de esporas de algunas especies raras en zonas recientemente desecadas en los Países Bajos, DURING & VAN TOOREN (1987) han sugerido que la germinación podría verse impedida por la compleja red de interacciones entre microorganismos, que se establecen en el suelo.

Relacionado con esta cuestión, es posible preguntarse también sobre la capacidad de resistencia de las esporas y de los propágulos vegetativos (entendiendo éstos en sentido amplio) almacenados en el suelo. Existen datos (MALTA, 1922) sobre la viabilidad de esporas conservadas durante bastantes años en los herbarios, pero, evidentemente, las condiciones en el campo son muy diferentes. Algunos indicios recientes parecen indicar que existe en el suelo una persistencia prolongada de las diásporas vegetativas (DURING & TER HORST, 1983) y de las esporas de gran tamaño de musgos con estrategia "itinerante anual" (FURNEES & HALL, 1982; DURING & TER HORST, 1983). Este comportamiento no parece tan claro en especies con esporas de tamaño pequeño (DURING, 1986).

Igualmente desconocemos el valor real del esfuerzo reproductivo que se da en la mayoría de especies de briófitos. Si cualquier fragmento del gametófito es capaz de regenerar un nuevo individuo, pierde significado la idea de alocación reproductiva. Sin embargo, las estructuras particulares de reproducción asexual (propágulos, yemas rizoidales, etc.) son bastante frecuentes, lo cual sugiere que presentan determinadas ventajas en la dispersión, la supervivencia, etc.

Por otro lado, la frecuencia de fructificación de algunas especies puede depender de factores biogeográficos (LONGTON & SCHUSTER, 1983), los cuales no están directamente relacionados con el genotipo. Otros factores que también influyen en la frecuencia de fructificación son el tipo de reproducción sexual (autoica o dioica) (LONGTON & SCHUSTER, 1983; LLORET, 1987) o la sincronización entre anteridios y arquegonios, los cuales, en última instancia, pueden venir determinados genéticamente.

Se aprecia, pues, un desconocimiento general acerca de los elementos básicos del ciclo biológico de los briófitos, entre los cuales, además de los ya reseñados, podemos mencionar la duración de la vida de las poblaciones y sus tasas de crecimiento, así como la edad de la primera reproducción. Todos ellos pueden ser considerados como imprescindibles para llegar a comprender la biología de este grupo de vegetales.

CATEGORÍAS DE ESTRATEGIAS DE VIDA

En los análisis de las categorías propuestas, los intentos de su posterior aplicación han llevado al propio autor a incorporar nuevos puntos de vista y a dotar de renovada importancia ciertos elementos, como la tasa de crecimiento de las especies (DURING & VAN TOOREN, 1987). Así, entre las especies colonizadoras distingue aquellas con tasas de crecimiento bajas ("pioneras") frente a las colonizadoras típicas, las cuales presentan unas tasas mayores. Dentro de las especies perennes señala la existencia de "especies de crecimiento lento y tolerantes al estrés", como *Ctenidium molluscum* (Hedw.) Mitt., frente a las "competidoras", o perennes típicas, como *Brachythecium rutabulum* (Hedw.) B.S.G.

De hecho, la diferenciación entre la estrategia colonizadora y la perenne debe ser considerada como una transición gradual (DURING & TER HORST, 1987) y no es difícil, por ejemplo, encontrar especies como *Heterocladium dimorphum* B.S.G. que fructifican o presentan reproducción sexual muy raramente (y, por tanto, habría que considerarlas como perennes), pero que por su forma de crecimiento y por los hábitat que ocupan se asemejan a otras especies colonizadoras

típicas. Algunas de estas especies encajarían en el grupo de las tolerantes al estrés. En cualquier caso hay que ser conscientes de la limitación que presenta intentar incluir cada taxon en una categoría, y, evidentemente, no es este el objetivo último del modelo, el cual, por el contrario, lo que pretende es profundizar en los mecanismos generales de la ecología de los briófitos.

Dentro del grupo de las especies colonizadoras habría que diferenciar aquellas en las que predomina la reproducción sexual de las que presentan principalmente mecanismos reproductivos asexuales. Las implicaciones de uno y otro tipo son suficientemente importantes desde el punto de vista biológico como para hacer esta distinción. La reproducción sexual implica una mayor variabilidad genética, la cual puede representar una mayor ventaja en ambientes inestables, aunque ya hemos comentado las dificultades que pueden existir para que prospere la progenie. La reproducción asexual puede obtener cierta ventaja en un medio bastante estable, al menos en el ámbito de la dispersión efectiva de los propágulos, pero que es variable en una escala microlocal. En este sentido, la reproducción asexual puede actuar como un mecanismo de prevención de la mortalidad a nivel local (COOK, 1979).

Otro elemento a considerar es el tamaño de la diáspora vegetativa, la cual puede actuar, desde el punto de vista de la dispersión, con las mismas propiedades que las esporas grandes de las especies itinerantes ("shuttle"). Sin embargo, el gran tamaño de las esporas de estas especies, además de este significado de cara a la dispersión, puede representar también una ventaja de germinación, al acumular recursos frente a situaciones de déficit en el medio (especies anuales de ambientes áridos) o de competencia con otras especies (especies de vida larga que viven en ambientes apropiados para el desarrollo de los briófitos).

ENSAYO DE APLICACIÓN

Podemos considerar varios casos en el estudio de los briófitos en los cuales las categorías propuestas presentan un cierto interés y posibilitan nuevas perspectivas. En primer lugar, permiten generalizar las relaciones que se establecen entre el medio y cada una de las especies, así como interpretar algunos de los mecanismos por los cuales éstas se ajustan a las fluctuaciones o a las limitaciones ambientales. Es evidente que para valorar estas relaciones es necesario conocer muchos más datos acerca de la autoecología de las especies, es decir, de sus ciclos reproductivos, del esfuerzo que dedican a la reproducción sexual, de la capacidad de dispersión y establecimiento de las diásporas, de la efectividad competitiva, etc.

Estas categorías también pueden ilustrar ciertas tendencias ecológicas de la brioflora a nivel regional. A modo de ejemplo hemos realizado los espectros de estrategias de vida de los briófitos conocidos de varias áreas de España, a partir de las briofloras locales publicadas por diversos autores: Caaveiro (Galicia) (REINOSO, 1984, 1985), alto valle del Ter (Pirineo oriental) (LLORET, 1987), Alicante (CASAS & *al.*, 1984) y Monegros (CASAS, 1970; CASAS & BRUGUÉS, 1978). También hemos realizado el espectro correspondiente al conjunto de toda España a partir de las "check-list" publicados (CASAS, 1981; DUEL, 1983).

El total de especies consideradas como de vida corta (colonizadoras, itinerantes anuales, itinerantes de vida corta y fúgitivas) es apreciablemente superior al

de las que presentan una mayor longevidad (perennes e itinerantes de vida larga). Este hecho coincide con la apreciación general de que los briófitos ocupan ambientes marginales correspondientes a fases iniciales de la sucesión en los que todavía no se han establecido otros vegetales de mayor porte, o bien sustratos (paredes, cortezas de árboles) difícilmente colonizables por otros organismos, a excepción de los líquenes.

En general, las diferencias entre estrategias de vida no son muy pronunciadas (fig. 1), aunque sí pueden ser consideradas como bastante significativas. Es posible apreciar que el porcentaje de especies colonizadoras es más alto en las comarcas mediterráneas de Alicante y en los Monegros, localidad ésta donde el clima presenta un marcado carácter semiárido continental. Esto concuerda con la apreciación de que las especies colonizadoras se ven favorecidas en condiciones ambientales fluctuantes o claramente hostiles para el desarrollo de los briófitos. En estos ambientes, los fenómenos de competencia pierden importancia relativa. Aparecen entonces táxones de pequeño tamaño que rápidamente ponen en marcha sus mecanismos reproductivos. No obstante, hay que tener presente la gran heterogeneidad existente dentro de este grupo de especies colonizadoras. Así muchas de las especies de esta categoría que se encuentran en las regiones más húmedas (Galicia, Pirineo) corresponden a hepáticas foliosas que colonizan taludes abiertos en los bosques, mientras que en las regiones más áridas predominan las potíaceas.

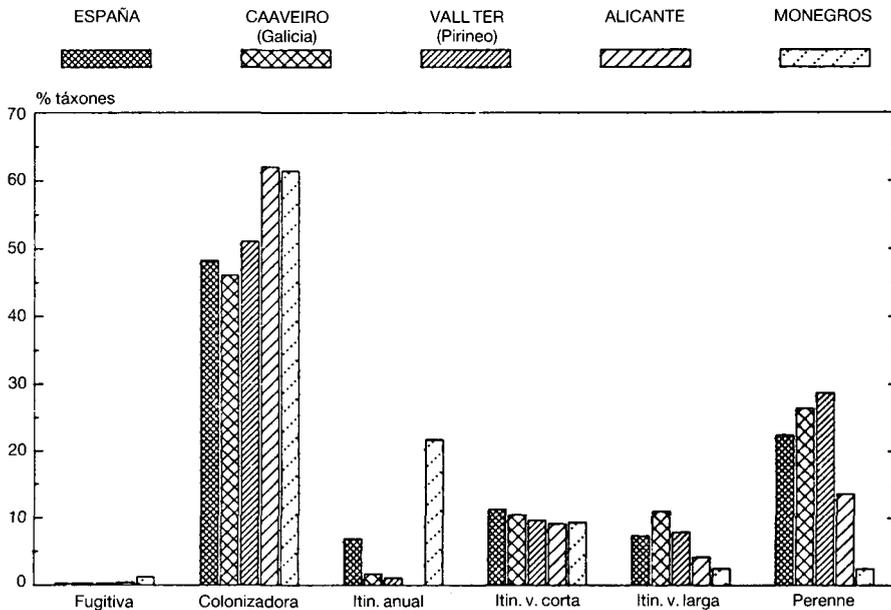


Fig. 1.—Espectros de estrategias de vida en diferentes regiones de España, realizados a partir de briofloras locales: Caaveiro (Galicia) (REINOSO, 1984, 1985), alto valle del Ter (Pirineo oriental) (LLORET, 1987), Alicante (CASAS & al., 1984), Monegros (CASAS, 1970; CASAS & BRUGUÉS, 1978). Para el conjunto de España hemos utilizado los catálogos de CASAS (1981) y DUELL (1983).

Por el contrario, el porcentaje de especies perennes es notablemente bajo en Alicante y, muy especialmente, en los Monegros (tan solo dos especies), al contrario de lo que ocurre en Galicia y Pirineos. En estas regiones son más abundantes los hábitat con mejores condiciones, fundamentalmente hídricas, para el desarrollo de los briófitos y, por tanto, se pueden establecer relaciones de competencia que a la larga favorecen a las especies de mayor tamaño, con mayor capacidad de crecimiento y que no presentan mecanismos de reproducción precoces. Las especies con estrategia itinerante de vida larga siguen un patrón similar al de las perennes.

Las especies itinerantes anuales constituyen una parte muy notable del espectro de los Monegros. En cierto modo, mediante la persistencia durante largos lapsos de tiempo en forma de esporas de gran tamaño que no se dispersan a grandes distancias, estas especies poseen una buena capacidad de predicción de la repetición de las condiciones ambientales después de un período largo de déficit hídrico.

De forma similar a lo que ocurre con las especies colonizadoras, las itinerantes de vida corta de las zonas húmedas (*Orthotrichum*, *Bartramia*) son claramente diferentes de las de zonas áridas (*Riccia*, *Pottia*). En estas últimas la duración de la época favorable es relativamente corta, aunque el número de microambientes y la probabilidad de aparición de uno nuevo son elevados. En las regiones con

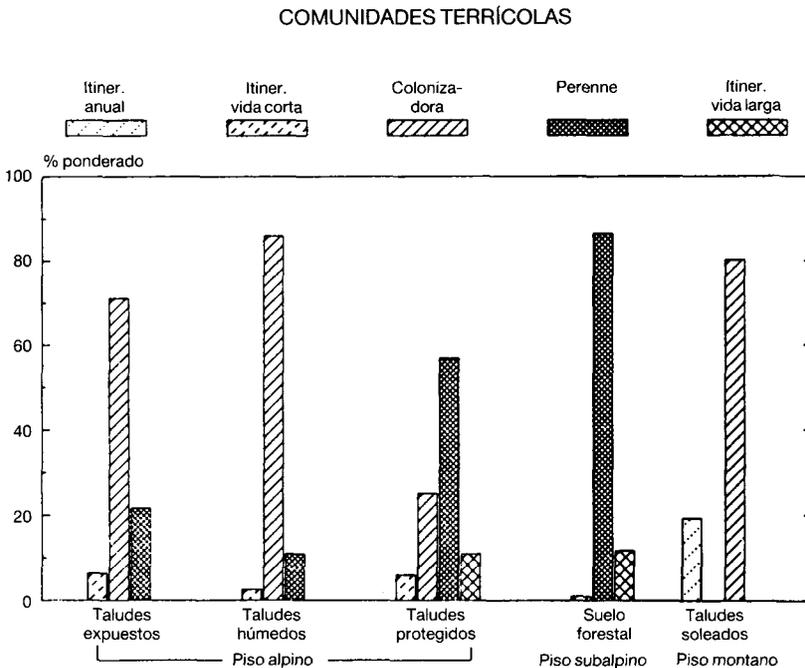


Fig. 2.—Espectros de estrategias de vida en comunidades terrícolas del alto valle del Ter (Pirineo oriental) (LLORET, 1987).

mayor nivel de humedad ambiental estas ocasiones son menores, aunque la posibilidad de persistencia tras la ocupación es más elevada.

Todas estas consideraciones generales quedan supeditadas al caso concreto de cada estación y de cada microhábitat, así como a la autoecología de las diferentes especies. Sin embargo, cabe suponer que en una región determinada es mayor la posibilidad de encontrar determinados ambientes según sean las condiciones generales de dicha zona.

Los espectros de estrategias de vida pueden ser también útiles para evaluar la dinámica de las comunidades de briófitos, considerando éstas no como unidades cerradas y estáticas, sino como situaciones en el tiempo y en el espacio que están determinadas por las condiciones ambientales y la perdurabilidad de las mismas, así como por el "pool" de especies disponibles. Algunas de estas condiciones del medio, como el estrés hídrico, pueden actuar como factores limitantes del desarrollo de los briófitos, el cual, a su vez, también se ve condicionado por la presencia de otros organismos vegetales con mayor capacidad de competencia.

DURING (1980, 1981) hace referencia a estos espectros en diversos estudios y en nuestro país también se han aplicado estas consideraciones a la hora de interpretar la dinámica de las comunidades de briófitos en el Pirineo oriental (LLORET,

COMUNIDADES SAPROLIGNÍCOLAS Y CORTICÍCOLAS

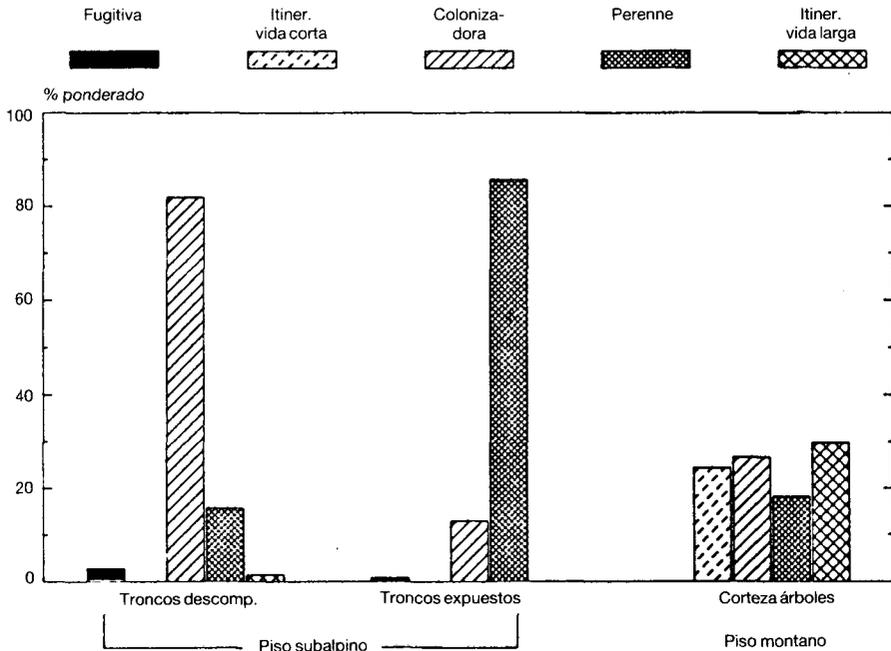


Fig. 3.—Espectros de estrategias de vida en comunidades saprolignícolas y corticícolas del alto valle del Ter (Pirineo oriental) (LLORET, 1987).

1987). En estas comunidades pirenaicas es posible apreciar una serie de tendencias generales, que pasamos a resumir.

En los ambientes terrícolas más protegidos existe una tendencia al aumento de las especies perennes en detrimento de las colonizadoras. Este hecho es especialmente visible si comparamos estas distintas comunidades dentro del mismo piso altitudinal (fig. 2). El caso extremo lo representan los suelos forestales, totalmente recubiertos por musgos, en su mayoría pleurocárpicos y de gran tamaño. Las especies itinerantes de vida larga corresponden aquí fundamentalmente a las mniáceas. En el piso montano, en taludes soleados, las especies itinerantes cobran un especial valor. Son lugares sometidos a frecuentes perturbaciones y a una insolación directa, lo que representa un considerable estrés hídrico. Como hemos comentado anteriormente, la perdurabilidad del ambiente y de su adecuación para el desarrollo de los briófitos, lo cual repercute en una diferente capacidad de competencia, favorecen una u otra estrategia de vida. También aquí hemos de considerar las diferencias florísticas entre el grupo de especies colonizadoras de taludes soleados (potiáceas, dicranáceas) y las que colonizan los taludes húmedos, también descubiertos (jungermanniales), dentro del mismo piso altitudinal alpino.

COMUNIDADES RUPÍCOLAS

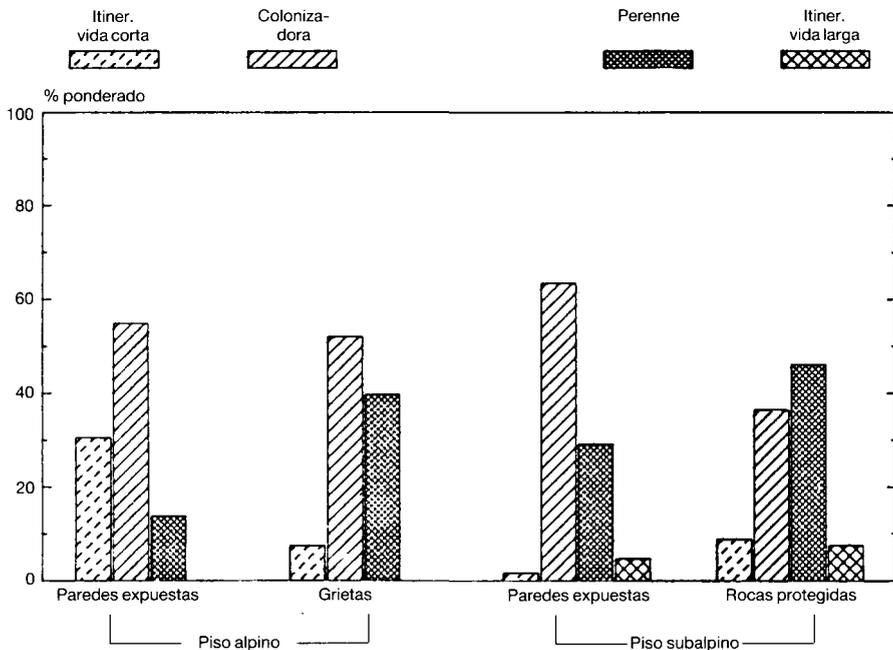


Fig. 4.—Espectros de estrategias de vida en comunidades rupícolas del alto valle del Ter (Pirineo oriental) (LLORET, 1987).

En los ambientes saprolignícolas (fig. 3) se aprecia una clara transición entre los lugares más húmedos, donde la madera se deshace más rápidamente y el pH es muy bajo, en los que dominan las especies colonizadoras con un elevado esfuerzo reproductivo sexual (*Tetraphis pellucida* Hedw., *Plagiothecium laetum* B.S.G.) o asexual [*Tetraphis pellucida*, *Lophocolea heterophylla* (Schrad.) Dum.] y los troncos de árboles de descomposición más lenta, donde predominan las perennes [*Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Drepanocladus uncinatus* (Hedw.) Warnst.]. En estos hábitats es significativa la aparición de una especie fugitiva como *Buxbaumia viridis* (Moug. ex Lam. & DC.) Brid. ex Moug. & Nestl.).

En los troncos de árboles viejos (fig. 3) hay una importante presencia de especies itinerantes [*Leucodon sciuroides* (Hedw.) Schwaegr., *Orthotrichum* sp. pl.]. En estos ambientes pobres en nutrientes las esporas de gran tamaño podrían tener un mayor éxito en la germinación y en las primeras fases del desarrollo del protonema, a pesar de no dispersarse a grandes distancias.

Los ambientes rupícolas (fig. 4) presentan un incremento de las especies perennes en los lugares más protegidos (grietas) o con mayor nivel hídrico. Las razones son similares a las expuestas para los hábitats terrícolas. El alto porcentaje

COMUNIDADES ACUÁTICAS

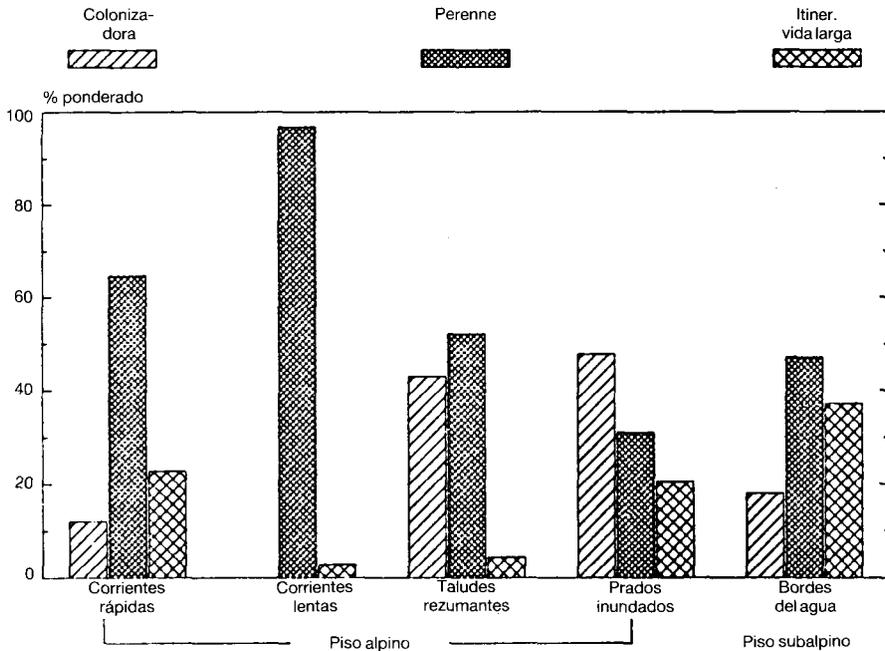


Fig. 5.—Espectros de estrategias de vida en comunidades acuáticas del alto valle del Ter (Pirineo oriental) (LLORET, 1987).

de especies itinerantes en las paredes expuestas del piso alpino se debe a la abundancia de especies del género *Andreaea*.

Los ambientes acuáticos (fig. 5) corresponden en realidad a multitud de microhábitats diferentes. En rocas permanentemente sumergidas, donde las fluctuaciones del medio son relativamente poco importantes y donde la disponibilidad de agua es ilimitada, algunas especies forman importantes masas. El predominio de las especies perennes es todavía más acusado en aguas lentas, donde no existe el factor perturbador de la corriente rápida. Sin embargo, en los taludes rezumantes, las fluctuaciones de humedad o los posibles desprendimientos favorecen la presencia de especies colonizadoras. En los bordes de los cursos de aguas y en los prados inundados se da una situación compleja, en la que existe una intensa competencia por el espacio frente a plantas vasculares de mayor tamaño y rapidez de crecimiento. En estos céspedes se encuentran asimismo especies colonizadoras de pequeño tamaño, entremezcladas entre otros briófitos.

AGRADECIMIENTOS

Al doctor H. J. During, de cuyos trabajos y conversaciones procede la gran mayoría de las ideas expuestas, pero a quien no cabe atribuir los errores y falsas interpretaciones que hayamos podido cometer. Igualmente al Comité Organizador del VII Simposio de Botánica Criptogámica, que nos ha dado la posibilidad de exponer estos temas en el curso de las sesiones de esta reunión.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- CASAS, C. (1970). Avance sobre el estudio de la flora briológica de los Monegros (valle medio del Ebro). *Acta Phytotax. Barc.* 6: 5-12.
- CASAS, C. (1981). The mosses of Spain. An annotated check-list. *Treballs de l'Institut Botànic de Barcelona* 7: 1-57.
- CASAS, C. & M. BRUGUÉS (1978). Nova aportació al coneixement de la brioflora dels Monegros. *Anales Inst. Bot. Cavanilles* 35: 103-114.
- CASAS, C., R. M. CROS, M. BRUGUÉS, C. SERGIO & M. SIM-SIM (1984). Estudio de la flora briológica de las comarcas alicantinas. *Anal. de Biol. Murcia* 2: 215-228.
- COOK, R. E. (1979). Asexual reproduction: a further consideration. *Am. Nat.* 113: 769-772.
- CUMMINS, H. & R. WYATT (1981). Genetic variability in natural populations of the moss *Atrichum angustatum*. *Bryologist* 84: 30-38.
- DANIELS, R. E. (1982). Isozyme variation in British populations of *Sphagnum pulchrum* (Braithw.) Warnst. *J. Bryol.* 12: 65-76.
- DUELL, R. (1983). Distribution of the European and Macaronesian Liverworts (Hepaticophytina). *Bryologische Beitrage* 2.
- DURING, H. J. (1979). Life strategies in Bryophytes: a preliminary review. *Lindbergia* 5: 2-18.
- DURING, H. J. (1980). Life forms and life strategies in Nanocyperion communities from the Netherlands Frisian Islands. *Acta. Bot. Neerl.* 29(5/6): 483-496.
- DURING, H. J. (1981). Bryophyte flora and vegetation of Lanzarote, Canary Islands. *Lindbergia* 7: 113-125.
- DURING, H. J. (1986). Longevity of *Funaria hygrometrica* in chalk grassland soil. *Lindbergia* 12: 132-134.
- DURING, H. J. & B. TER HORST (1983). The diaspore bank of bryophytes and ferns in chalk grassland. *Lindbergia* 9: 57-64.
- DURING, H. J. & B. F. VAN TOOREN (1987). Recent Developments in Bryophyte Population Ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 2(4): 89-93.
- FURNESS, S. B. & R. H. HALL (1982). An explanation of the intermittent occurrence of *Physcomitrium sphaericum* (Hedw.) Brid. *J. Bryol.* 11: 733-742.
- KEEVER, C. (1977). The establishment of *Grimmia laevigata* on bare granite. *Ecology* 18: 652-670.

- LLORET, F. (1987). *Estudio briológico del alto valle del Ter*. Tesis doctoral. Universidad Autónoma de Barcelona. Bellaterra.
- LONGTON, R. E. & R. M. SCHUSTER (1983). Reproductive biology. In: R. M. Schuster (Ed.), *New Manual of Briology* 1: 386-462. Nichinan.
- MALTA, N. (1922). Über die Lebensdauer der Laubmoosporen. *Acta Univ. Latvi.* 4: 235-246.
- MILES, C. J. & R. E. LONGTON (1987). Life history of the moss *Atrichum undulatum* (Hedw.) P. Beauv. *Symposia Biologica Hungarica* 35: 193-207.
- REINOSO, J. (1984). Contribución al conocimiento de la flora briofítica de Galicia. Briófitos de la Fraga de Caaveiro (La Coruña), I. Musgos. *Lazaroa* 6: 237-247.
- REINOSO, J. (1985). Contribución al conocimiento de la flora briofítica de Galicia. Briófitos de la Fraga de Caaveiro (La Coruña), II. Hepáticas. *Acta Bot. Malacitana* 10: 17-26.

Aceptado para publicación: 17-VI-1988