

## Modelos adaptativos en Zoología (Manual de prácticas)

### 5. Esqueletos: hidrostatos, exoesqueletos y endoesqueletos

Juan Pérez Zaballos. Ana García Moreno.

Departamento de Zoología y Antropología Física. Facultad de Ciencias Biológicas.  
Universidad Complutense de Madrid. c/ José Antonio Novais, 2. 28040 Madrid.  
[zaballos@bio.ucm.es](mailto:zaballos@bio.ucm.es) [agmoreno@bio.ucm.es](mailto:agmoreno@bio.ucm.es)

**Resumen:** Se describen y estudian, con diversos ejemplos, los esqueletos de los animales. Se explica cómo funcionan y sus aplicaciones en el soporte y la locomoción animal.

**Palabras clave:** Esqueleto. Hidrostato. Exoesqueleto. Endoesqueleto.

#### INTRODUCCIÓN

Las células poseen una consistencia gelatinosa no rígida. Un animal que esté formado sólo por células simples, no puede alcanzar gran tamaño y debe permanecer unido al sustrato en el que vive. La mayoría de los animales superiores poseen un sistema esquelético que da apoyo a la masa semifluida y que en definitiva es el responsable de la forma corporal característica. Un esqueleto es pues, una estructura que mantiene la forma, soporta o protege un cuerpo y permite la transmisión de fuerzas. Como ejemplos, se pueden citar desde las fibras de esponjina y las espículas minerales de las esponjas, hasta los huesos y cartílagos de los vertebrados.

Los esqueletos pueden clasificarse de dos formas: atendiendo a los materiales de los que están compuestos o respecto a su posición y (o) estructura.

- Según su localización, un esqueleto puede ser clasificado como **endoesqueleto** si es interno, o como **exoesqueleto** si forma la cubierta externa del cuerpo. Así, los insectos tienen un exoesqueleto de cutícula, mientras que los vertebrados están provistos de un endoesqueleto de huesos y cartílagos.
- Según su composición, los esqueletos se clasifican en **fluidos** (o **hidrostáticos**) y **sólidos**. Un organismo que utiliza el líquido que contiene una cavidad de su cuerpo como soporte y para la transmisión de fuerzas musculares se dice que tiene un **esqueleto hidrostático**, o que constituye un **hidrostato**. Los esqueletos sólidos, a su vez, se clasifican en **flexibles**, **rígidos** o **variables**. Los que son parecidos a la goma y pueden deformarse, como el cartílago de la oreja, son los llamados **esqueletos flexibles**; los materiales que no resisten cambios de forma, como los huesos o las conchas, forman los **esqueletos rígidos**, y un caso

especial lo constituyen los equinodermos, con el denominado **tejido conjuntivo variable**.

### ESQUELETOS FLUIDOS O HIDROSTÁTICOS

Los esqueletos fluidos predominan en la mayor parte de los invertebrados no artrópodos, mientras que los rígidos son característicos de los artrópodos, muchos equinodermos y los vertebrados. Sin embargo, la distinción entre animales de esqueleto hidrostático y animales de esqueleto rígido dista mucho de ser absoluta. Así, las acículas de los podios de los poliquetos (animales con esqueleto hidrostático) son rígidas, mientras que las mariposas extienden su espiritrompa mediante una inyección de líquido hemocélico, por ejemplo, o el pene de los mamíferos, que entra en erección gracias a una afluencia creciente y una efluencia decreciente de sangre.

Los esqueletos hidrostáticos están limitados por la pared del cuerpo y son necesariamente endoesqueletos. Una anémona de mar hinchada o una lombriz de tierra son buenos ejemplos de animales soportados por esqueletos hidrostáticos.

La importancia de los hidrostatos en el reino animal se debe a sus diversas funciones: soporte, transporte interno, locomoción (ondulación y peristalsis), colocación de órganos internos, alimentación, etc.

#### Biomecánica

Para entender ahora los fundamentos biomecánicos en que se basan los hidrostatos, debemos hacer algunas consideraciones acerca del concepto físico de presión **P** (fuerza **F** por unidad de superficie **a**). Entre los animales que poseen esqueletos hidrostáticos, o hidrostatos, el cuerpo se sostiene por el líquido ligeramente presurizada de su interior, algo así como un balón que mantiene su forma al hincharse con aire o agua. La contracción de los músculos que rodean una cavidad llena de líquido produce un aumento de la presión:

$$P = \frac{F}{a}$$

La fuerza que actúa sobre las paredes del hidrostato es, por tanto:

$$F = P \times a$$

Como el agua es virtualmente incompresible, cualquier aumento local de presión, resultado de la contracción muscular, se transmitirá por igual a través del hidrostato, actuando con igual intensidad en todas direcciones de forma perpendicular a la superficie.

La presión interna de un hidrostato es resistida por una malla de fibras y por la musculatura circundante. Si la resistencia disminuye en algún punto de la pared por debajo del mínimo requerido para contener la presión, el fluido se mueve en esa dirección y tiene lugar un cambio en la forma, como cuando se aprieta con la mano el centro de un globo cilíndrico lleno de agua y se observa el efecto en los dos extremos libres. Esta es la base de la locomoción en todos los animales que utilizan esqueletos fluidos. En la figura 1 puede verse el efecto del aumento de presión sobre el cambio en la forma al contraerse los músculos de la parte derecha o izquierda de un hidrostato con dos compartimentos.

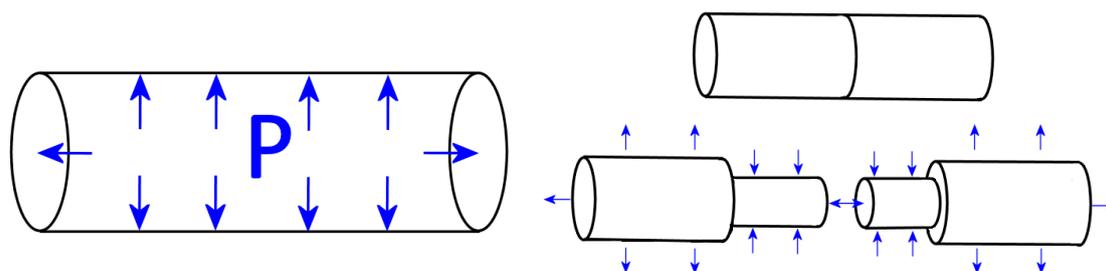


Figura 1. La presión interna de un hidrostato actúa con igual intensidad en todas direcciones de forma perpendicular a la superficie. Modificado de Barnes *et al.*, 2001.

Los cambios en la forma pueden efectuar trabajo mecánico de acuerdo con los principios de la prensa hidráulica. Así, la fuerza generada por el desplazamiento del agua en una región puede realizar un trabajo en otra, permitiendo hinchar y extender partes del cuerpo, como los tentáculos de una anémona de mar, o la trompa o faringe evaginable de un gusano (invertebrado vermiforme). En la figura 2 puede verse cómo se extiende una probóscide a la vez que la mayor parte del cuerpo se contrae.

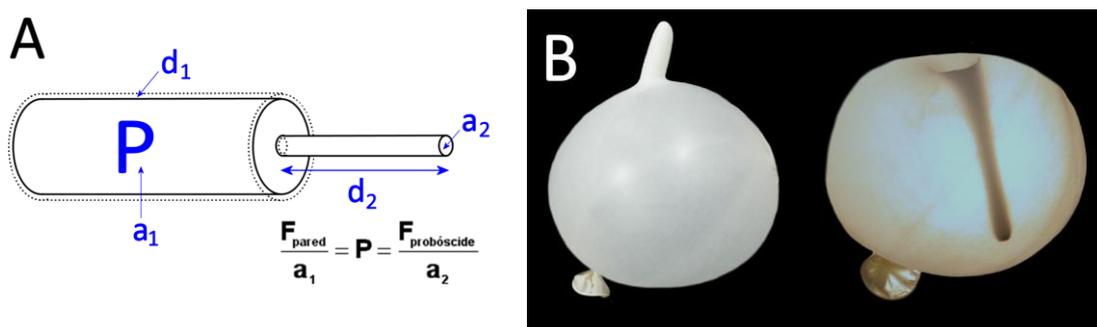


Figura 2. Funcionamiento de una probóscide, trompa o mecanismo evaginable (cnidocito, p.e.). A. La menor la superficie ( $a_2$ ) en la probóscide genera una gran presión en su interior, por lo que puede ser evaginada violentamente. Modificado de Barnes *et al.*, 2001. B. Similar con un guante de látex.

En clara analogía con la prensa hidráulica, la pequeña área de la probóscide,  $a_2$ , permite que un cambio de forma pequeño en el cuerpo provoque un desplazamiento grande,  $d_2$ , de la probóscide (similar con guante de látex).

Algunos animales con esqueletos hidrostáticos, como anémonas de mar y gusanos, tienen cuerpos más o menos cilíndricos, y frecuentemente la pared del cuerpo está reforzada por una malla de fibras deformables pero no elásticas (no confundir con las fibras musculares), similar a la malla interna de una manguera de jardín (cable coaxial) (Fig. 3). Estas mallas fibrosas endurecen la pared del cuerpo pero también evitan protuberancias incontrolables, o aneurismas, cuando se presiona el hidrostato. Para prevenir el desarrollo de aneurismas, las mallas fibrosas deben estar orientadas bien en posición ortogonal, tomando un grupo una dirección paralela al eje mayor del cuerpo y otro perpendicular a él, o bien enrollándose en dos hélices, una hacia la izquierda y otra hacia la derecha (modelo helicoidal cruzado).

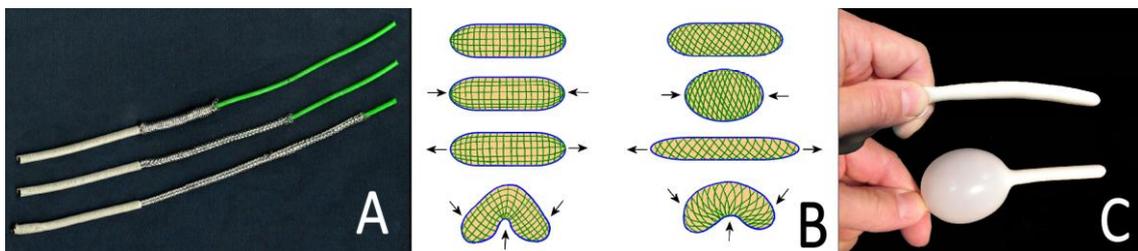


Figura 3. Al igual que el trenzado oblicuo de las fibras de acero de un cable coaxial (A) permite su elongación y su acortamiento, las fibras de colágeno se disponen helicoidalmente en las paredes y membranas animales (B) protegiendo, además, a los hidrostatos, de aneurismas y arrugas (C).

Aunque ambos modelos, ortogonal y helicoidal, previenen los aneurismas, solamente el helicoidal es adecuado para las paredes del cuerpo de los animales. El modelo ortogonal no permite aumentar la longitud o el diámetro del cuerpo, tampoco impide la formación de pliegues cuando el cuerpo se dobla, y los pliegues, al igual que los aneurismas, representan inconvenientes para los animales hidrodinámicos. El modelo helicoidal, por el contrario, resiste deformaciones y permite cambios de longitud y diámetro del cuerpo, porque las fibras están siempre situadas en ángulo con relación al eje mayor. El funcionamiento de las fibras helicoidales en la pared del cuerpo de una anémona es parecido al de un muelle, compuesto de un cable de acero no elástico, que puede extenderse y acortarse, y que no se deforma cuando se dobla.

Un esqueleto hidrostático no tiene sentido si no actúa, de forma asociada con él, la **musculatura**. Cuando se observa una sección transversal del cuerpo en un animal bilateral con esqueleto hidrostático y doble funda muscular, la musculatura circular, más externa, casi siempre encierra o rodea a la musculatura longitudinal, más interna, ya que la eficacia de su actuación depende de la compresión de los tejidos corporales, incluida la musculatura longitudinal (Fig. 4).

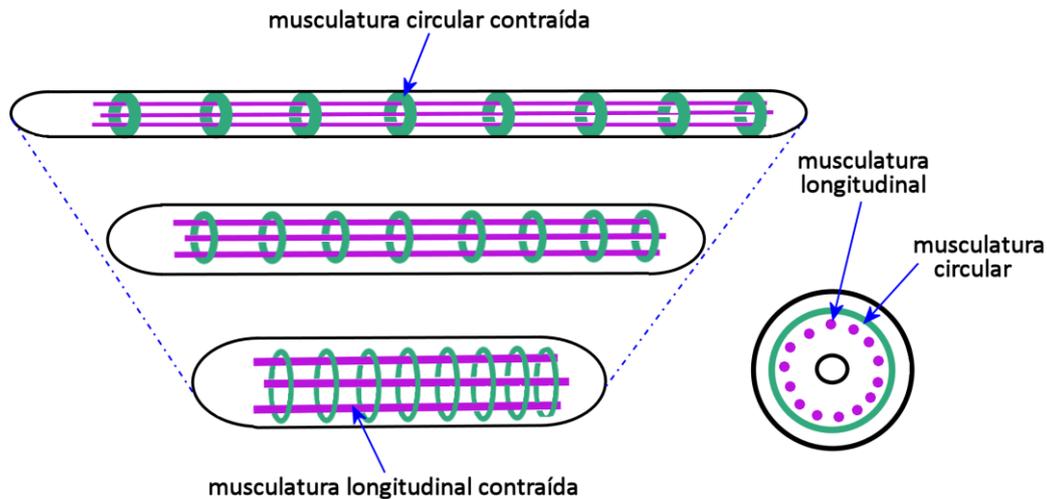


Figura 4. Funcionamiento antagónico de la musculatura circular (exterior) y la musculatura longitudinal (interior) en un gusano de cuerpo blando.

La contracción alterna de estos músculos produce por regla general dos movimientos opuestos en el cuerpo. Al contraerse, la musculatura circular provoca un alargamiento y estrechamiento del cuerpo, mientras que la contracción de la musculatura longitudinal produce su acortamiento y ensanchamiento. Tanto los músculos circulares como los longitudinales están igualmente representados en los animales, como las lombrices de tierra y numerosos invertebrados marinos, que utilizan ondas sincronizadas de contracción, es decir, mecanismos de peristalsis, para excavar galerías en el sustrato y para anclarse en huecos o sedimentos introduciendo una parte del cuerpo y expandiéndola para fijarla.

### Tipos

La mayor parte de los esqueletos hidrostáticos son **cerrados**, y en este tipo se encuentran todos los ejemplos mencionados hasta ahora. Es frecuente que estos hidrostatos cerrados tengan una pequeña apertura al exterior con la que regulan la presión interior, como ocurre con el celoma de los anélidos o las holoturias, o aperturas amplias con regulación voluntaria (anémonas y otros pólipos).

No obstante, también existen hidrostatos **abiertos**, cuya función está restringida a la propulsión hidrostática (vieiras, medusas y cefalópodos, p. e.) (Fig. 5).



Figura 5. Ejemplos de propulsión con hidrostatos abiertos. A. Vieira. B. Medusa . C. Calamar, modificado de Barnes *et.al.*, 2001

### Ejemplos y aplicaciones

- **Excavación por peristalsis** en: anélidos (ver práctica de locomoción), pie de los moluscos, holoturias (*Leptosinapta*, p. e.).
- **Peristalsis digestiva** como el movimiento del bolo alimenticio o las heces en el tubo digestivo de vertebrados.
- **Locomoción ondulatoria** en Nematodos.
- **Probóscides**: trompa de Nemertinos, tentáculos de anémonas, espiritrompa de mariposas.
- **Pies ambulacrales** de equinodermos.
- **Deslizamiento** por ondas peristálticas retrógradas en el pie de los gasterópodos (ver práctica de locomoción).
- **Otros**: pene de mamíferos, órgano copulador (edeago) de coleópteros, algunas patas de arácnidos, etc.

## EXOESQUELETOS

Los **exoesqueletos** están formados, generalmente, por secreciones de las células tegumentarias.

### Perisarco quitinoso

El **perisarco** quitinoso de los hidrozooos, con el ejemplo de las colonias de *Obelia*, en las que los pólipos y el cenosarco están rodeados por una envuelta quitinosa transparente (Fig. 6 A).

### Corales pétreos

Los **corales pétreos** o escleractíneas como *Cladocora* (Fig. 6 B).

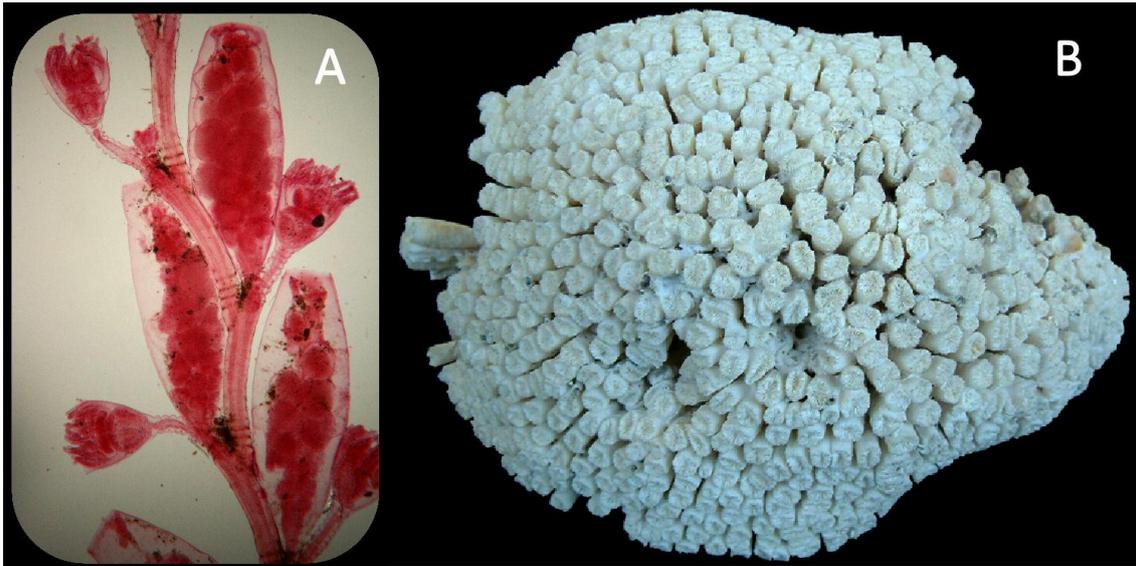


Figura 6. Ejemplos de exoesqueletos. A. Perisarco de *Obelia*. B. Esqueleto calcáreo de *Cladocora*.

## Tubos

Los **tubos** actúan, mecánicamente, como exoesqueletos, pero técnicamente o desde un punto de vista anatómico, no forman parte del cuerpo, por lo que no deben considerarse estrictamente como exoesqueletos.

Los tubos, en el caso de los anélidos, ilustran las diferentes adaptaciones evolutivas que tienen las secreciones tegumentarias y nos ofrece una posible explicación evolutiva del origen de los exoesqueletos: existen numerosos anélidos marinos, principalmente litorales, de fondos de lodo o arena, que realizan una galería en el terreno y luego secretan **mucus** sobre las paredes de la cavidad. Este mucus, en contacto con el agua del mar, se hace gelatinoso y se combina con el lodo o arena para formar un **tubo semisólido**. Cuando no existen perturbaciones importantes en el lodo o arena, el tubo es funcional y el gusano está protegido, pero es imposible recogerlo intacto, ya que no está consolidado (*Arenicola*, *Chaetopterus*, Fig. 7 A).

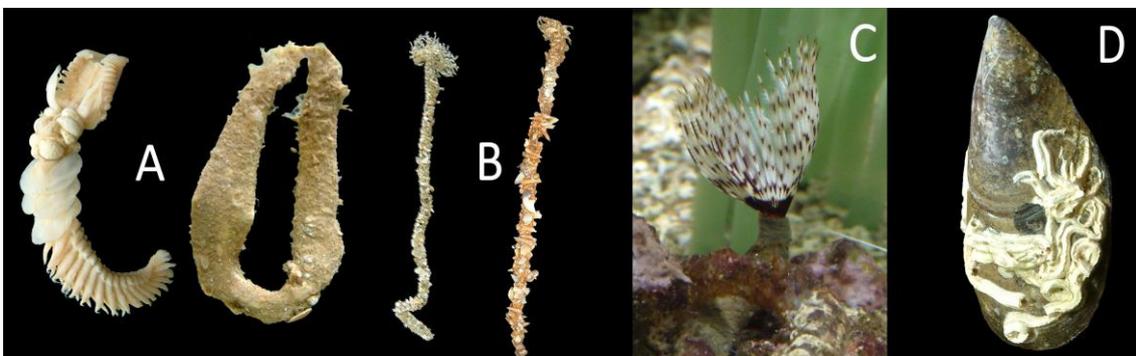


Figura 7. Ejemplos de tubos en poliquetos: A. Mucoso en *Chaetopterus* (ejemplar y tubo). B. Con restos de arena o conchas adheridas en *Lanice*. C. Apergaminado en *Sabella*. D. Calcáreos sobre concha de mejillón.

Como el gusano sigue fabricando mucus, el tubo se vuelve cada vez más grueso incorporando partículas de arena y lodo, haciéndose finalmente casi rígido. En otras especies, la secreción va acompañada de otras proteínas que se hacen más sólidas que el mucus, e incluso en otras, las proteínas son curtidas por secreciones de glándulas tegumentarias para formar **tubos rígidos** o **apergaminados**. Este tipo de tubos pueden considerarse como guaridas más que como exoesqueletos, pero, a medida que aumentan de tamaño, se hacen más dependientes para el sostén y, si son sacados de ellos, en muchos casos son incapaces de construir uno nuevo.

Un caso más avanzado en el desarrollo de los tubos es la secreción de **carbonato cálcico**: muchos anélidos marinos que tienen esta capacidad se independizan del lodo o la arena formando sus tubos sobre algas, rocas u otros organismos (Fig. 7 D).

### Conchas

Las **conchas** características de diversos grupos animales, desde las conchas de los moluscos con grosores, formas y diseños extraordinariamente variados (simples o bivalvas, articuladas o no, enrolladas o en tubo) (Fig. 8), hasta las de los braquiópodos y Ostrácodos.



Figura 8. Ejemplos de conchas en moluscos. A. Poliplacóforo. B. Escafópodo. C. Bivalvo. D. Gasterópodo. E. Cefalópodo.

### Cutícula de nematodos

La **cutícula** de los nematodos está formada por proteínas que le confieren grandes propiedades, ya que manteniendo la flexibilidad y la elasticidad es muy resistente (Fig. 9).

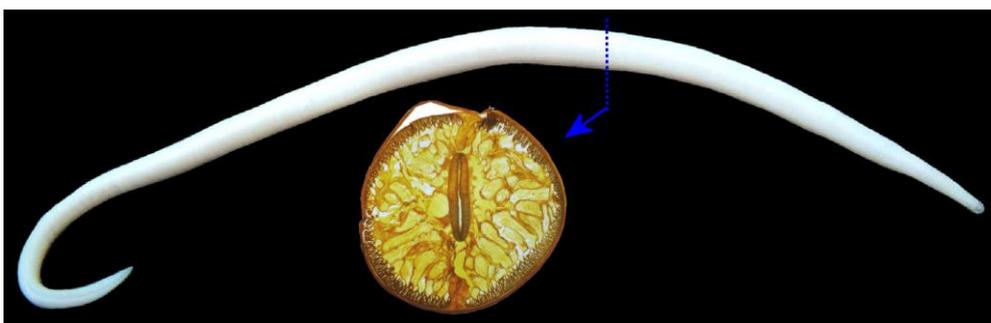


Figura 9. La cutícula de *Ascaris* es resistente a los ataques de los ácidos gástricos de sus hospedadores.

## Cutícula (exoesqueleto articulado) de artrópodos

La **cutícula** de los artrópodos ofrece grandes ventajas: propiedades extraordinarias (ver práctica 2: materiales), sistemas muy eficientes desde el punto de vista biomecánico (ver práctica 7: locomoción), numerosas adaptaciones y elevada diversidad (Fig. 10).

Para los animales de pequeño tamaño, el poseer un exoesqueleto como el de los artrópodos, es más adaptativo que presentar un endoesqueleto como el de los vertebrados, ya que un tubo cilíndrico puede soportar mucho más peso sin doblarse que una varilla cilíndrica del mismo material y peso. Así, los artrópodos pueden utilizar su exoesqueleto como estructura de protección y de soporte estructural. Pero para los animales de mayor tamaño, el poseer un esqueleto cilíndrico y hueco resulta mecánicamente imposible, ya que si fuera lo suficientemente grueso para soportar el peso del cuerpo, sería demasiado pesado para poder moverlo; y si fuera delgado y ligero sería extremadamente sensible a las flexiones y los golpes.

El exoesqueleto artropodiano ofrece protección, pero tiene un gran inconveniente: impide el crecimiento del animal, que está obligado a mudar el exoesqueleto para seguir creciendo (desprotección temporal y elevado gasto energético).

La gran plasticidad y adaptabilidad de este esqueleto ha permitido y permite la enorme diversidad de los artrópodos.



Figura 10. Comprobar propiedades y movilidad del esqueleto articulado de los artrópodos en un cangrejo y un saltamontes.

## ENDOESQUELETOS

Los **endoesqueletos** se encuentran en la parte interior del cuerpo y no están formados por el tegumento, aunque en los vertebrados están frecuentemente relacionados con la capa dérmica. Reconocemos cinco tipos principales de endoesqueletos: espículas, secreciones, osículos, cartílagos y huesos.

### Espículas de esponjas

Las **espículas** son características de las esponjas, más o menos sueltas o entrelazadas entre sí, acompañadas o no de fibras de espongina (proteína más o menos elástica), con formas más o menos geométricas, macroescleras o microescleras (Fig. 11). Son las responsables de mantener la forma de la esponja y permitir la circulación del agua entre sus canales. La composición de las espículas puede ser carbonato cálcico o de sílice. Ejemplos: *Geodia*, *Euplectella*.

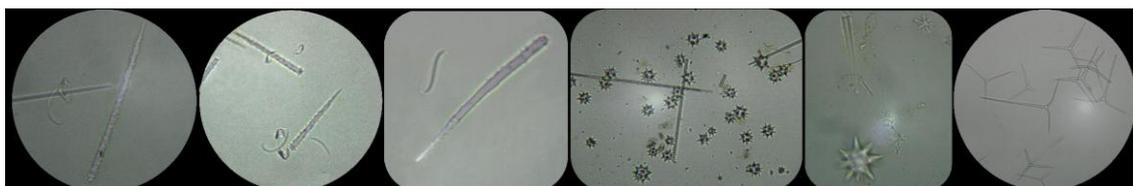


Figura 11. Ver diversidad de espículas de esponjas en preparaciones microscópicas.

### Secreciones de Antozoos

Las **secreciones** en los antozoos, tanto coloniales como en pólipos solitarios, cuyas deposiciones pueden ser **carneas** con osículos, como en *Alcyonium* (Fig. 12 A), **córneas** a base de proteínas que mantienen una cierta flexibilidad, como en *Gorgonia* (Fig. 12 B) o **calcáreas** en los corales alcionarios, como en *Tubipora* (Fig. 12 C).

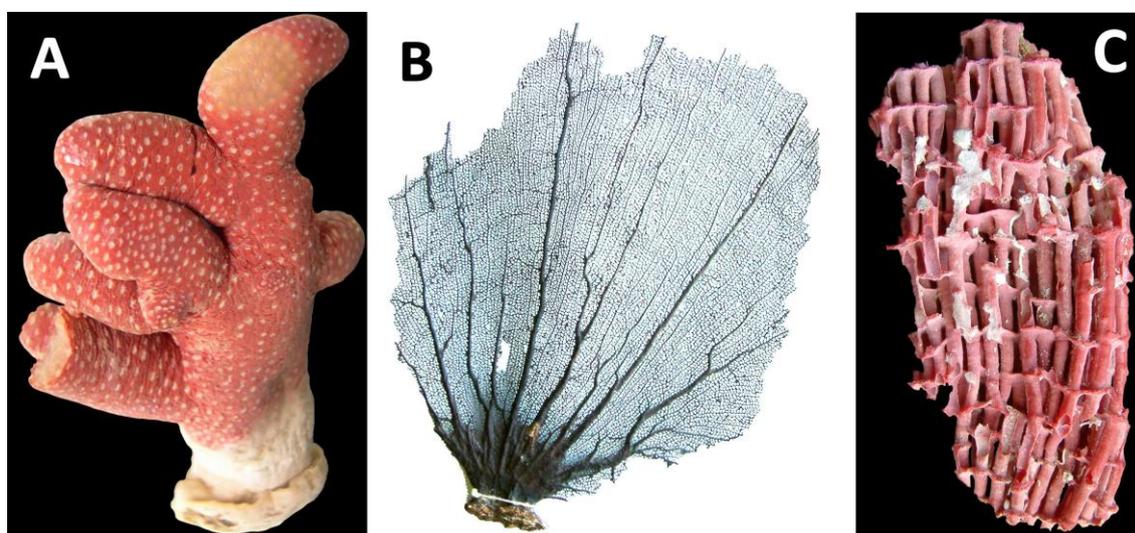


Figura 12. Ejemplos de Antozoos con esqueleto formado por secreciones. A. *Alcyonium*. B. *Rhipidogorgia*. C. *Tubipora*.

### Osículos de Equinodermos

Los **osículos** (Fig. 13) son pequeñas estructuras parecidas al hueso que son características de los equinodermos. En los erizos de mar estos osículos forman placas

soldadas entre sí, formando un aparente exoesqueleto que rodea el cuerpo de estos animales y da soporte a las características espinas de estos animales. En las estrellas de mar están más próximos pero no soldados, y en las holoturias están más o menos sueltos, permitiendo al animal deformarse y soportar las altas presiones del mar profundo.

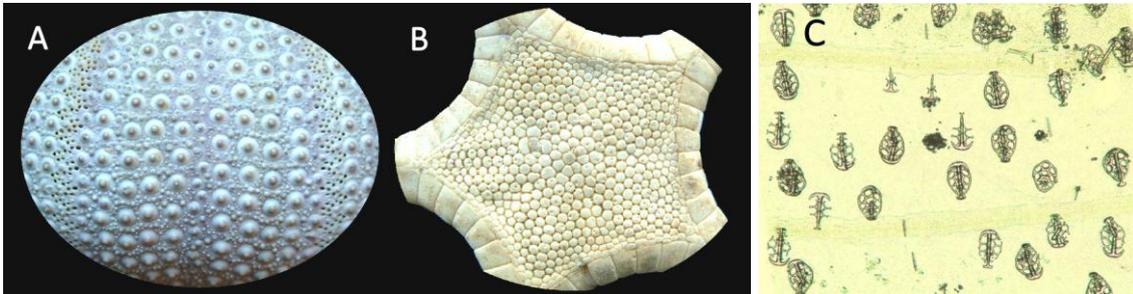


Figura 13. Osículos en Equinodermos: A. Placas soldadas en erizos. B. Placas unidas en estrellas de mar. C. Osículos sueltos en holoturias.

### Cartílagos

El **cartílago** está formado por una proteína sólida, pero no rígida. En el cartílago, las células están dispersas en una matriz secretada que es elástica, pero muy dura y sólida. Algunas variantes de este cartílago, constituidas por tejido conectivo fibroso forman el oído externo en el hombre o están en las articulaciones.

### Huesos (endoesqueleto articulado) de vertebrados

Los **huesos** son estructuras complicadas, se forman primero como tejido conectivo dérmico en el cráneo o como cartílago en los huesos largos. En este último caso el cartílago da forma al hueso y luego unas células especiales digieren el cartílago mientras otras depositan fosfato cálcico y materiales asociados, formando finalmente un hueso rígido.

Aunque los artrópodos y los vertebrados convergen en las mismas soluciones mecánicas de sus esqueletos: tipos de **articulaciones** (**monocóndilas**: hombro y **dicóndilas**: codo) y **sistemas musculares antagónicos** de palancas (comprobar bíceps/triceps), a diferencia de los artrópodos, los vertebrados tienen un endoesqueleto articulado formado por huesos, en su mayoría macizos y con la musculatura externa a ellos.

Las diferentes adaptaciones del endoesqueleto de los vertebrados están condicionadas por el medio de vida y la locomoción:

- **Vida acuática**

Precisa de poca sustentación y elevada movilidad. El esqueleto axial de los peces (Fig. 14) ofrece protección al sistema nervioso, y la articulación lateral de sus

vértebras permite el movimiento ondulatorio lateral de la natación. Sus cinturas están poco desarrolladas, pero con un mayor desarrollo en la cintura torácica (conectada con la región cefálica) que en la abdominal (sin conexión con el esqueleto axial).



Figura 14. Rotular sobre el esqueleto de pez los huesos más importantes.

- **Vida terrestre**

Precisa de elevada sustentación y movilidad. La locomoción cursora<sup>1</sup> obliga a la articulación dorso-ventral del esqueleto axial, la cual permanece en los cetáceos (mamíferos secundariamente acuáticos).

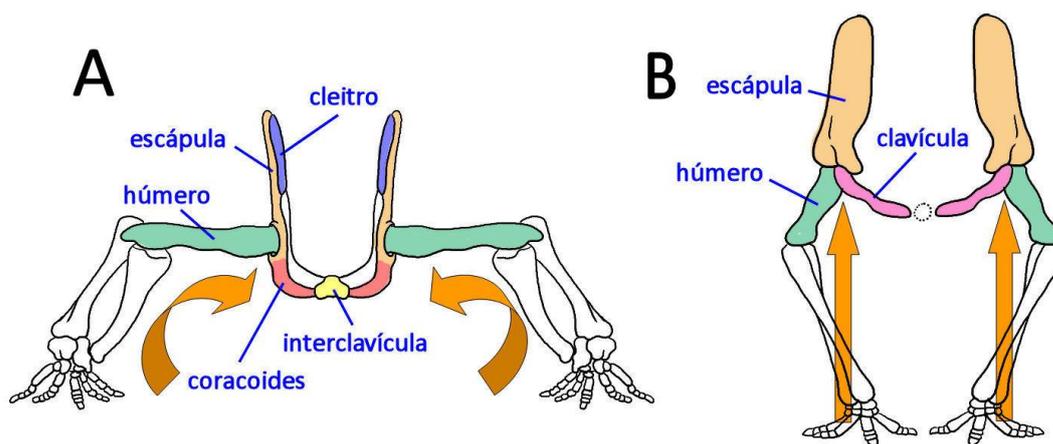


Figura 15. A. La transmisión transversal de fuerzas en la cintura torácica (cocodrilo) precisa de elementos cortos y robustos. B. El desplazamiento de las patas bajo el cuerpo (ciervo) conlleva una transmisión vertical de las fuerzas y permite extremidades más largas y elementos óseos menos robustos. (Adaptada de Kardong, 2007).

<sup>1</sup> Ver también adaptaciones a la carrera en la práctica 7.

El soporte del peso corporal en el ambiente terrestre supone un cambio en las **cinturas**: en los **vertebrados terrestres más primitivos** (anfibios y reptiles) (Figs. 15 A y 16 A) el reparto de fuerzas en sus apéndices se realizan transversalmente con respecto al eje antero-posterior del cuerpo, las extremidades son cortas y robustas y la parte inferior de la cintura (coracoides) es fuerte.

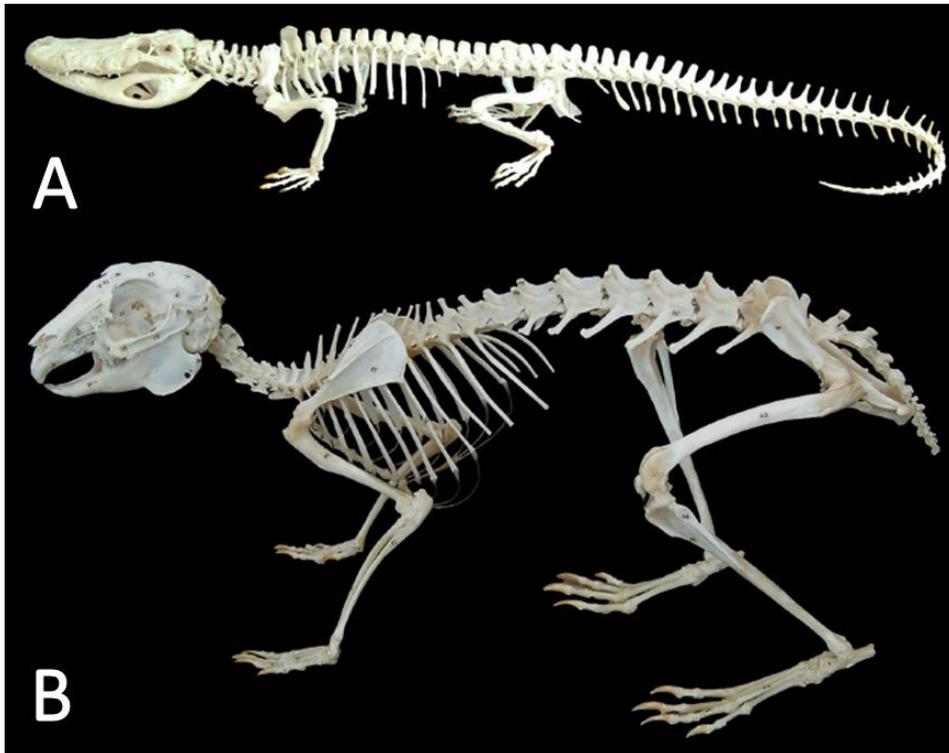


Figura 16. Rotular sobre los esqueletos de cocodrilo (A) y conejo (B) los huesos más importantes.

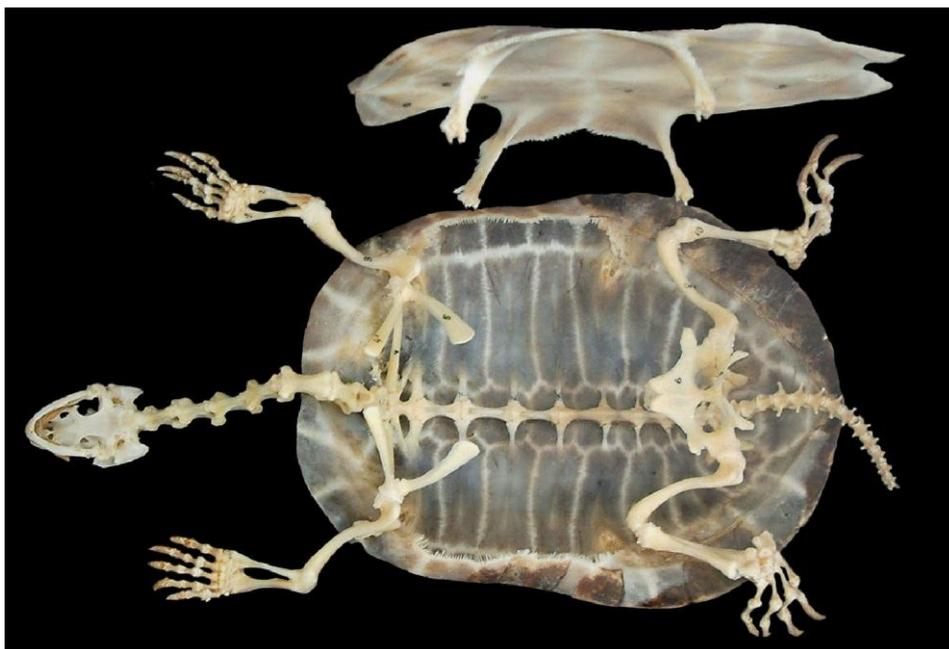


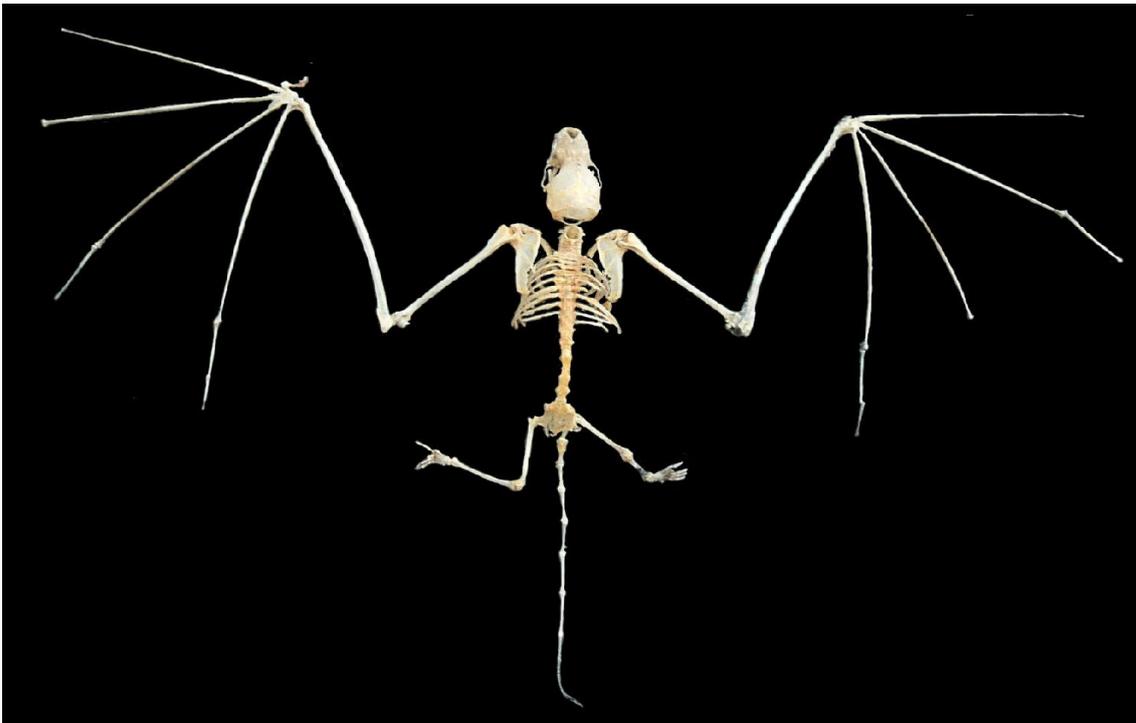
Figura 17. Esqueleto de galápago.

En los vertebrados terrestres con apoyos parasagiales (Figs. 15 B y 16 B) las fuerzas se dirigen verticalmente, las extremidades son más largas y finas, la parte superior de la cintura pectoral (escápula) es más fuerte, mientras que su parte inferior (clavícula) es más débil y, por último, al contrario que en los peces, la cintura pectoral está soportada muscularmente, mientras que la pelviana está soldada a la columna (hueso sacro).

Las tortugas y galápagos (Fig. 17) presentan las vértebras cervicales muy móviles permitiendo retraer la cabeza en el caparazón, y las vértebras torácicas y lumbares soldadas al espaldar.

- **Vida aérea**

Los **quirópteros** (**murciélagos**) basan el vuelo en un escaso peso corporal, huesos muy finos y un gran desarrollo de los dedos que sujetan un gran patagio (Fig. 18).



**Figura 18.** Rotular sobre el esqueleto de murciélago los huesos más importantes.

Las **aves** presentan numerosas adaptaciones de su esqueleto al vuelo y la vida aérea (Fig. 19): vértebras cervicales largas y numerosas que les permiten llegar (en vuelo) con el pico a todas las partes de su cuerpo, huesos aligerados sin perder resistencia, gran desarrollo del esternón (quilla) permitiendo inserción a los músculos del vuelo (pectorales), adaptaciones en cinturas y patas, hueso sinsacro (vértebras lumbares + cintura pelviana) que permite la locomoción bípeda y el paso de los huevos en la puesta.



Figura 19. Rotular sobre el esqueleto de ave (gallina) los huesos más importantes.

### BIBLIOGRAFÍA

Barnes, R. S. K.; Calow, P.; Olive, P. J. W.; Golding, D. W. y Spicer, J. I. 2001. *The invertebrates: a synthesis*. Blackwell Science Ltd., Oxford.

### BIBLIOGRAFÍA DE CONSULTA

De la Fuente, J.A. 1994. *Zoología de Artrópodos*. Mcgraw-Hill Interamericana. Madrid.

Hickman, C.; Roberts, L.; Keen, S.; L'Anson, H. y Larson, A. 2009. *Principios integrales en Zoología*. Decimocuarta edición. Mcgraw-Hill Interamericana. Madrid.

Kardong, K. 2007. *Vertebrados: Anatomía comparada, función, evolución*. McGraw-Hill Interamericana. Madrid.

Ruppert, E. y Barnes, D. 1996.- *Zoología de los invertebrados*. McGraw-Hill Interamericana. Madrid.

Thompson, D. W. 1980. *Sobre el crecimiento y la forma*. Blume. Madrid.

Vogel, S. 2000. *Ancas y palancas. Mecánica natural y mecánica humana*. Metatemas 63. Tusquets Editores S. A. Barcelona.

Wainwright, S. A.; Biggs, W. D.; Currey, J.D. y Gosline, J. H. 1980. *Diseño mecánico en organismos*. Blume. Madrid.

### RECURSOS ELECTRÓNICOS

Museo de Anatomía Comparada de Vertebrados (MACV). Facultad de Cc. Biológicas. UCM. Madrid, España.

<http://www.ucm.es/centros/webs/fbio/index.php?tp=Museo%20de%20Anatomía%20Comparada%20de%20Vertebrados&a=servicios&d=2073.php>

Zoología. Interpretación de los modelos arquitectónicos. U.C.M.

<http://www.ucm.es/info/tropico/>

Recibido: 1 febrero 2009.

Aceptado: 18 marzo 2009.