

## Prácticas de Zoología

### Estudio y diversidad de los Cnidarios y Ctenóforos

Ana García Moreno. Raimundo Outerelo. Eduardo Ruiz.  
José I. Aguirre. Ana Almodóvar. Javier A. Alonso. Jesús Benito. Antonio Arillo.  
Jacinto Berzosa. Valentín Buencuerpo. Francisco J. Cabrero-Sañudo.  
Eduardo de Juana. D. J. Díaz Cosín. José A. Díaz. Benigno Elvira.  
Gregorio Fernández Leborans. Ignacio García Más. José F. Gómez.  
M<sup>a</sup> Dolores González Mora. Mónica Gutiérrez López. Juan B. Jesús.  
M<sup>a</sup> Dolores Martínez Ibáñez. M<sup>a</sup> Eugenia Mínguez. Víctor Monserrat.  
Benito Muñoz Araújo. Concepción Ornos. Cristina Parejo Piñón. Fernando Pardos.  
Javier Pérez Tris. Juan Pérez Zaballos. Francisco Pulido Delgado. Álvaro Ramírez.  
Pablo Refoyo Román. Carmen Roldán. Tomás Santos. Luis S. Subías.  
José Luis Tellería. D. Trigo. M<sup>a</sup> Ángeles Vázquez.  
Carlos A. Martín. Elena Arriero. Jorge Cano.

Departamento de Zoología y Antropología Física. Facultad de Ciencias Biológicas.  
Universidad Complutense de Madrid. c/ José Antonio Novais, 2. 28040 Madrid.  
[agmoreno@bio.ucm.es](mailto:agmoreno@bio.ucm.es), [outere@bio.ucm.es](mailto:outere@bio.ucm.es), [edruiz@bio.ucm.es](mailto:edruiz@bio.ucm.es), [jaguirre@bio.ucm.es](mailto:jaguirre@bio.ucm.es),  
[aalmodovar@bio.ucm.es](mailto:aalmodovar@bio.ucm.es), [jaalonso@bio.ucm.es](mailto:jaalonso@bio.ucm.es), [jbenito@bio.ucm.es](mailto:jbenito@bio.ucm.es), [aarillo@teleline.es](mailto:aarillo@teleline.es),  
[jberzosa@bio.ucm.es](mailto:jberzosa@bio.ucm.es), [vbuencar@bio.ucm.es](mailto:vbuencar@bio.ucm.es), [fjcabrero@bio.ucm.es](mailto:fjcabrero@bio.ucm.es), [edejuana@bio.ucm.es](mailto:edejuana@bio.ucm.es),  
[dadico@bio.ucm.es](mailto:dadico@bio.ucm.es), [jadiaz@bio.ucm.es](mailto:jadiaz@bio.ucm.es), [belvira@bio.ucm.es](mailto:belvira@bio.ucm.es), [greg@bio.ucm.es](mailto:greg@bio.ucm.es), [igarmas@bio.ucm.es](mailto:igarmas@bio.ucm.es),  
[jf.gomez@bio.ucm.es](mailto:jf.gomez@bio.ucm.es), [dgmora@bio.ucm.es](mailto:dgmora@bio.ucm.es), [mogutier@bio.ucm.es](mailto:mogutier@bio.ucm.es), [jubajeli@bio.ucm.es](mailto:jubajeli@bio.ucm.es),  
[lolahorm@bio.ucm.es](mailto:lolahorm@bio.ucm.es), [meky@bio.ucm.es](mailto:meky@bio.ucm.es), [artmad@bio.ucm.es](mailto:artmad@bio.ucm.es), [titomu@bio.ucm.es](mailto:titomu@bio.ucm.es),  
[paddy@bio.ucm.es](mailto:paddy@bio.ucm.es), [cparejo@bio.ucm.es](mailto:cparejo@bio.ucm.es), [fpardos@bio.ucm.es](mailto:fpardos@bio.ucm.es), [jperez@bio.ucm.es](mailto:jperez@bio.ucm.es),  
[zaballos@bio.ucm.es](mailto:zaballos@bio.ucm.es), [f.pulido@bio.ucm.es](mailto:f.pulido@bio.ucm.es), [aramirez@bio.ucm.es](mailto:aramirez@bio.ucm.es), [pa.refoyo@bio.ucm.es](mailto:pa.refoyo@bio.ucm.es),  
[croidan@bio.ucm.es](mailto:croidan@bio.ucm.es), [tsantos@bio.ucm.es](mailto:tsantos@bio.ucm.es), [subias@bio.ucm.es](mailto:subias@bio.ucm.es), [telleria@bio.ucm.es](mailto:telleria@bio.ucm.es),  
[trigoaza@bio.ucm.es](mailto:trigoaza@bio.ucm.es), [chingel@bio.ucm.es](mailto:chingel@bio.ucm.es), [ca.martin@bio.ucm.es](mailto:ca.martin@bio.ucm.es),  
[elena.arriero@bio.ucm.es](mailto:elena.arriero@bio.ucm.es), [jcano@isciii.es](mailto:jcano@isciii.es)

#### Diseño gráfico

Ana García Moreno. Concha Cano Díaz.

[conchacanodiaz@gmail.com](mailto:conchacanodiaz@gmail.com)

**Resumen:** En esta práctica se estudian la diversidad de la organización y estructura de los dos tipos morfológicos de los Cnidarios (pólipo y medusa) y los Ctenóforos. Así mismo se estudiará el esqueleto de algunos pólipos.

**Palabras clave:** Cnidarios. Hidrozoos. Escifozoos. Antozoos. Pólipo. Medusa. Organización. Esqueleto. Corales. Ctenóforos. *Beroe*.

## CARACTERÍSTICAS GENERALES

Los Cnidarios son metazoos diblásticos, con una simetría radial primaria alrededor de un eje oral-aboral. La mayoría son marinos, aunque hay algunas formas de agua dulce. Existen formas solitarias o coloniales.

Tienen una organización corporal simple, con una pared del cuerpo formada por **epidermis (ectodermo)**, **gastrodermis (endodermo)** y entre ambas una **mesoglea** originariamente acelular. Tanto en la epidermis como en la gastrodermis hay células ofensivo-defensivas denominadas **cnidocitos**. Presentan una **cavidad gastrovascular** que abre al exterior por una **boca** rodeada por una o más coronas de **tentáculos**.

Los Cnidarios presentan dos tipos morfológicos, la forma **pólipo**, asexuada y generalmente sésil, y la forma **medusa**, sexuada y móvil. En algunos Cnidarios ambas formas alternan en el ciclo vital (**metagénesis**), mientras que en otros una de las dos fases puede estar reducida o faltar por completo.

## OBJETIVO DE LA PRÁCTICA

Estudio de la estructura externa de la forma medusa y de la forma pólipo (solitaria y colonial) en ejemplares conservados y en preparaciones microscópicas. Así mismo se estudiará el esqueleto de algunos pólipos.

Los ejemplares a estudiar pertenecen a las siguientes clases de Cnidarios: Hidrozoos, Escifozoos y Antozoos.

## HIDROZOOS

### Hidroideos

Presentan fase pólipo y/o medusa (por lo general predomina la fase pólipo). La cavidad gastrovascular no está dividida.

- **Características del pólipo (hidropólipo)** (Fig. 1)
  - ✓ Boca situada sobre una prominencia denominada **hipostoma** o **chimenea bucal**.
  - ✓ Mesoglea poco desarrollada.
  - ✓ Tentáculos de distintos tipos (filiformes, capitados) y disposición que varía para cada especie.
  - ✓ Solitarios o coloniales.

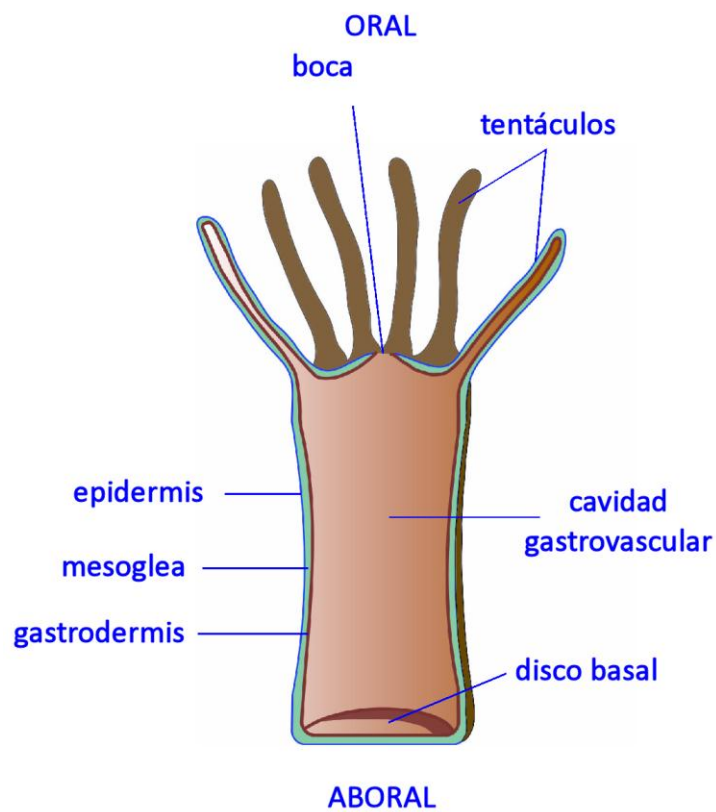


Figura 1. Sección longitudinal de un hidropólipo.

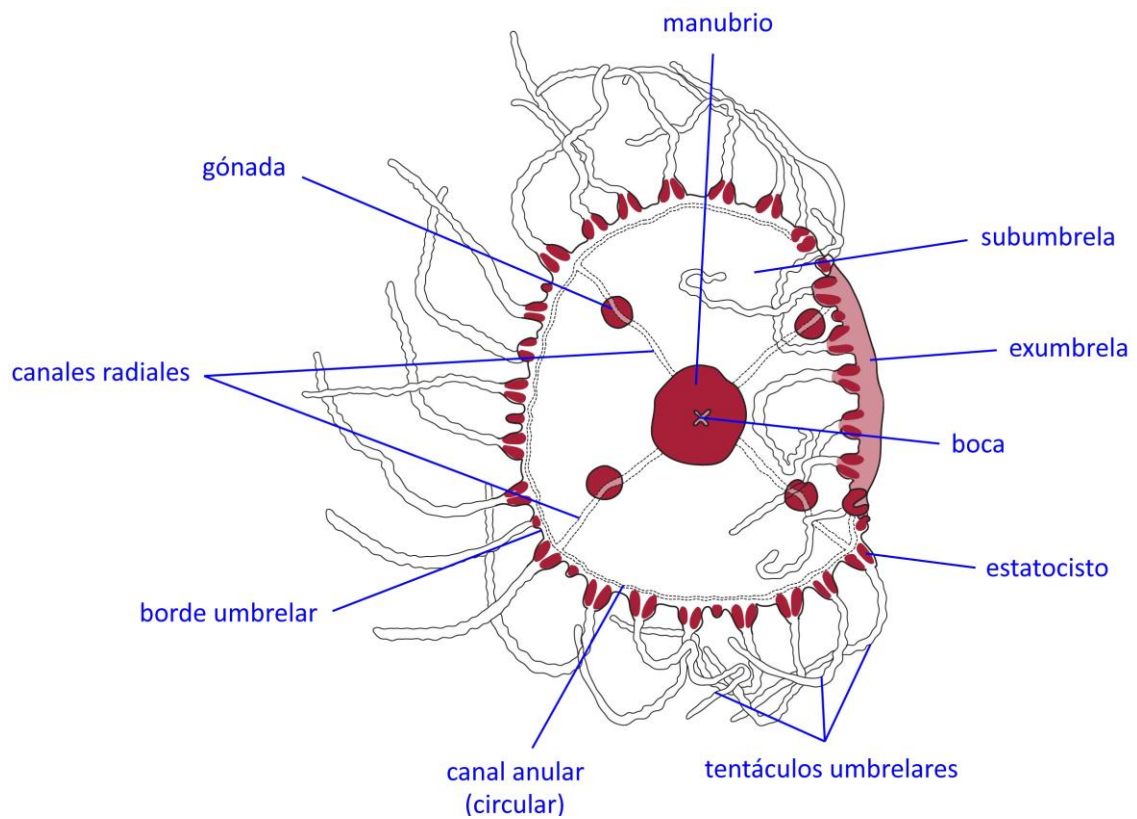


Figura 2. Esquema de la medusa de *Obelia* (Hidrozoa, Hidroideo) en vista oral.

- **Características de la medusa (hidromedusa) (Fig. 2)**

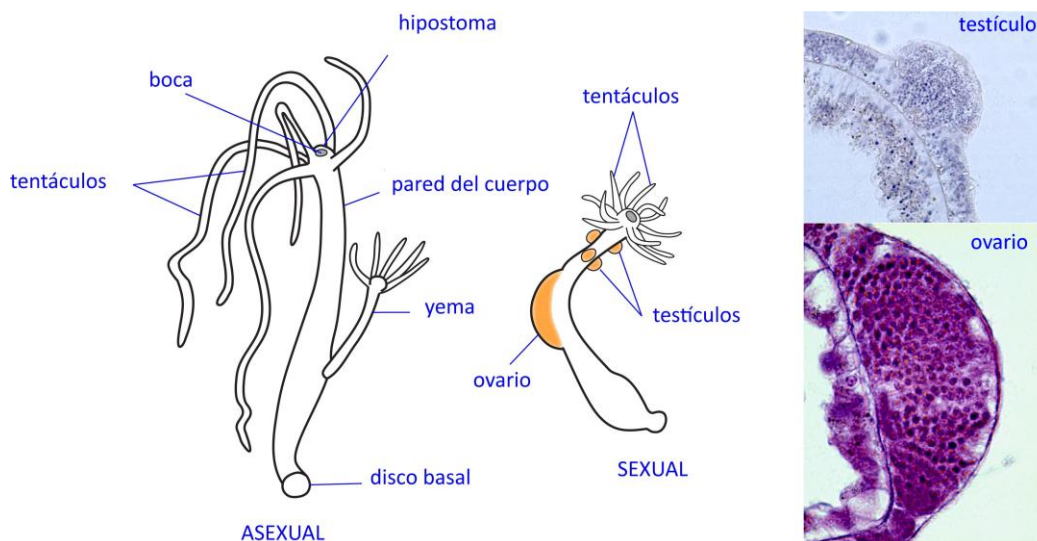
- ✓ Cuerpo con forma de "sombrialla" en el que se diferencian las siguientes partes:
  - Umbrela: su superficie externa (aboral) es convexa y se denomina **exumbrela**; la interna (oral) es cóncava y se denomina **subumbrela**.
  - Manubrio: cuelga de la subumbrela y en su extremo libre abre la boca.
  - Tentáculos: se sitúan alrededor de la umbrela. En su base se localizan los órganos del equilibrio o **estatocistos**.
  - Canales radiales: desde la cavidad gastrovascular salen cuatro canales hasta el borde umbrelar.
  - Gónadas: hay cuatro gónadas, cada una de ellas situada sobre un canal radial.

**Ejemplares a estudiar:** *Hydra*, Hidroideo solitario y dulceacuícola. *Pennaria* y *Obelia*, coloniales y marinos.

**Hydra** (Fig. 3): las hidras se encuentran en estanques, charcas, ríos de aguas tranquilas, normalmente fijadas por su disco basal al envés de las hojas de las plantas acuáticas.

Las características externas del pólipo se estudiarán en una preparación microscópica teñida. Ver forma del pólipo (generalmente contraído por la fijación) y los tentáculos, que forman una corona alrededor de la boca. En los tentáculos, y por transparencia, se pueden observar los cnidocitos o células urticantes.

Se observarán ejemplares con reproducción asexual con yemas más o menos desarrolladas y otros con reproducción sexual con engrosamientos corporales que corresponden a la formación de gónadas (ovarios, testículos).



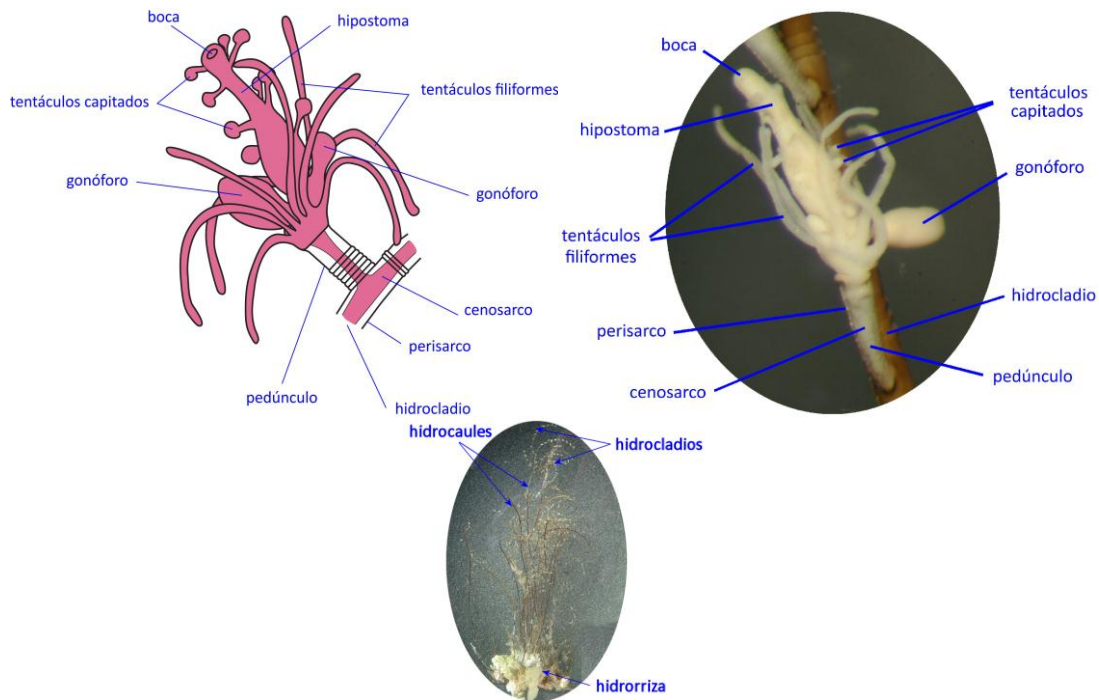
**Figura 3. Pólipos de hidra con reproducción asexual y sexual.**

***Pennaria* y *Obelia*:** son dos de los muchos Hidroideos coloniales marinos que viven adheridos a algas, rocas, conchas u otros objetos. Sus pequeñas medusas forman parte del plancton marino. El estudio de estos Hidroideos se hará en ejemplares conservados y preparaciones microscópicas teñidas.

- **Estudio de las colonias**

En una colonia de *Pennaria* (Fig. 4) se pueden distinguir las siguientes partes:

- **Hidrorriza**, zona de fijación de la colonia.
- **Hidrocaule**, eje o tallo principal de la colonia, que termina en un pólipo o hidrante.
- **Hidrocladios**, ramas que se forman a partir de yemas del hidrocaule y de las que brotan los hidrantes.



**Figura 4.** Esquema y fotografía de un detalle de la colonia de *Pennaria* (arriba). Fotografía de una colonia completa (abajo).

La colonia de *Obelia* (Figs. 5 y 6) carece de hidrocladios.

Aunque las colonias son macroscópicas, los numerosos pólipos que forman parte de ellas son microscópicos, por eso se estudian en preparaciones teñidas. Las colonias de *Pennaria* y *Obelia* tienen dos tipos de pólipos o hidrantes:

- **Gastrozoides.** Pólipos con boca y tentáculos, y encargados de la alimentación de la colonia. Los gastrozoides de *Pennaria* tienen **tentáculos**

**filiformes** (largos y finos) que forman un círculo en la base del pólipo, y **tentáculos capitados** (cortos y terminados en un engrosamiento) distribuidos por todo el cuerpo del pólipo.

- **Gonozooides.** Pólipos reproductores; forman **gonóforos** o **yemas de medusa**, las cuales cuando alcanzan su madurez se desprenden de la colonia. El gonozoide de *Pennaria* es un gastrozoide que en un momento determinado es capaz de formar (en su base) gonóforos. Por tanto, y a pesar de que sigue siendo capaz de alimentarse y defenderse (con los tentáculos), ahora su principal función es la reproductora. Por eso se le denomina **gonozoide**. Sin embargo, el individuo reproductor (gonozoide) de *Obelia* es un pólipo muy modificado; ha perdido su forma típica y adquiere forma de varilla, y carece de boca y tentáculos. Se le denomina **blastostilo** y los gonóforos se forman a lo largo de toda su superficie.

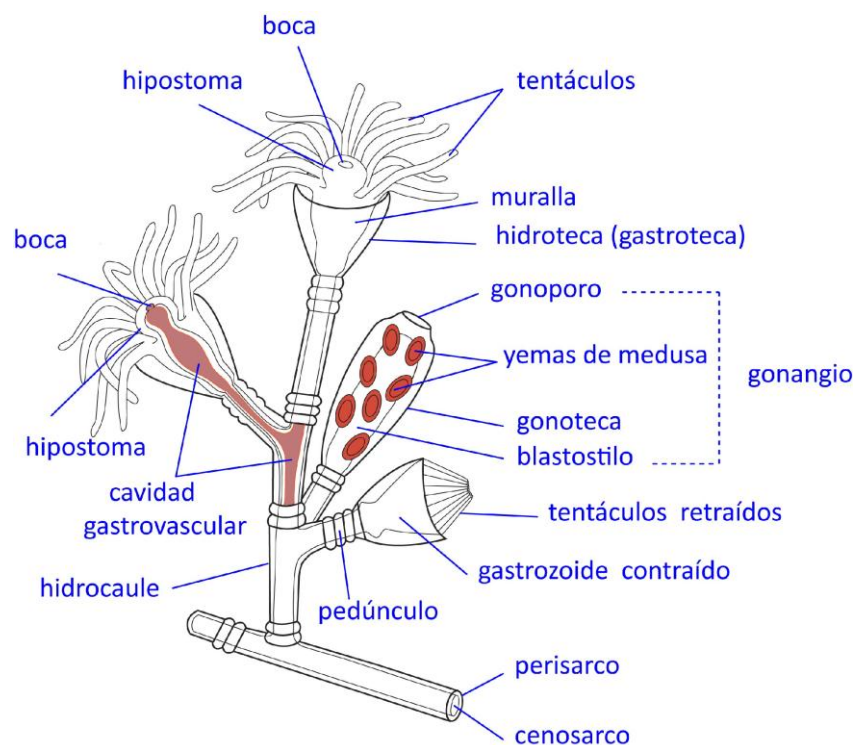


Figura 5. Detalle de la colonia de *Obelia*.



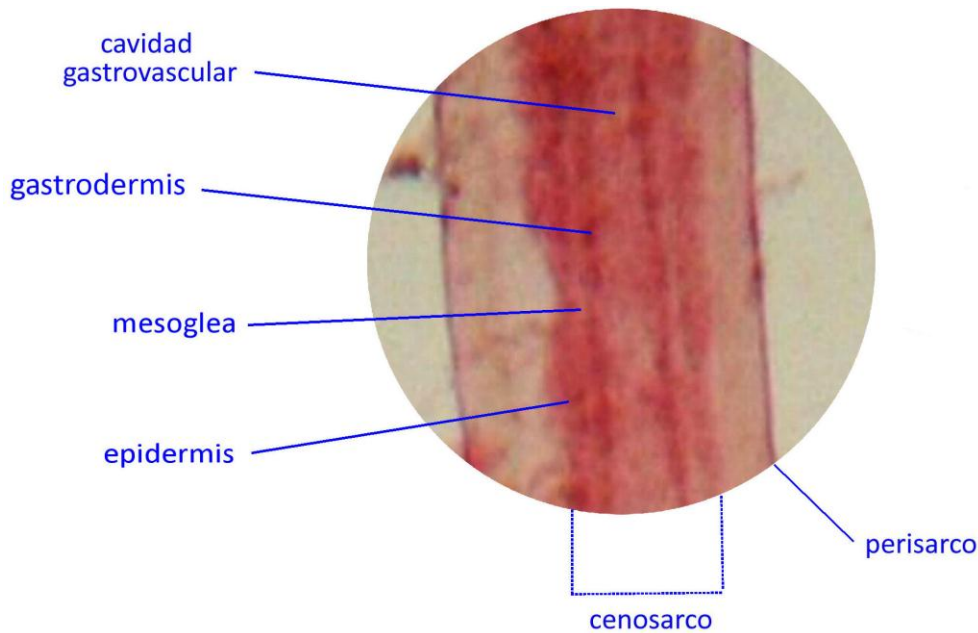


Figura 6. Detalle de la estructura del hidrocaule de una colonia de *Obelia*

Todas las colonias se originan a partir de un **pólipo fundador**, por lo que la estructura de la colonia es la del pólipo (epidermis, gastrodermis, mesoglea y una cavidad central). En la colonia esta "parte viva" se denomina **cenosarco** y es una especie de "cilindro hueco" (**hidrocaule** e **hidrocladios**). Toda la colonia, por tanto, está comunicada por las cavidades gastrovasculares de los pólipos y la cavidad central del cenosarco.

Como la colonia necesita soporte y protección, el cenosarco está recubierto por una envuelta endurecida, el **perisarco**, segregada por la epidermis. Esta envuelta puede proteger o no a los pólipos; así, en *Pennaria*, y en todos los Hidroideos **Gimnoblástidos**, el perisarco no recubre a los pólipos (pólipos desnudos); mientras que en *Obelia*, y en todos los Hidroideos **Caliptoblástidos**, el perisarco se prolonga formando una **teca** que protege al pólipo y que toma el nombre del pólipo al que protege (por ejemplo, gastrotecas, gonotecas). En *Obelia* al conjunto formado por el blastostilo y la gonoteca se le denomina gonangio.

Se deben observar las diferentes disposiciones de los pólipos en cada una de las colonias.

- **Estudio de la medusa *Obelia*** (Fig. 2)

La identificación de las estructuras características de una hidromedusa se hará en una preparación teñida. La medusa está montada con la exumbrella sobre el porta, por lo que su observación al microscopio se hará por el lado oral. Diferenciar en ella: subumbrella, tentáculos, estatocistos, manubrio (boca) y canales radiales.

## Sifonóforos

*Physalia*: colonia formada por individuos polipoides y medusoides (Fig. 7).



Figura 7. Fotografías de ejemplares de *Physalia* Foto cedida por Bioimágenes. (<http://www.bioimagenes.com/>). Autor Aritz Alonso Fernández.

## ESCIFOZOOS

Se conocen como "verdaderas medusas"; en su ciclo metagenético, la fase medusa ([escifomedusa](#)) predomina sobre la fase pólipo ([escifopólipo](#) o [escifistoma](#)). Por lo general, las escifomedusas tienen un tamaño mucho mayor que las medusas de Hidrozoos (entre 2 y 40 cm de diámetro, aunque algunas pueden alcanzar 2 m). Muchas se encuentran flotando en mar abierto, y otras hasta profundidades de 1000 m. Su coloración puede variar desde incolora a tonalidades rosa, azul, o naranja fuerte.

Las diferentes partes de las escifomedusas se disponen simétricamente alrededor del eje oral-aboral, normalmente de cuatro en cuatro o en múltiplos de cuatro, por lo que se dice que presentan [simetría radial tetrámera](#).

Ejemplares a estudiar: las escifomedusas constituyen un material muy delicado para su estudio. Por ello, el alumno dispondrá de un ejemplar conservado del género *Pelagia*, medusa muy común en nuestras costas; en cuyo ciclo vital falta la fase pólipo.



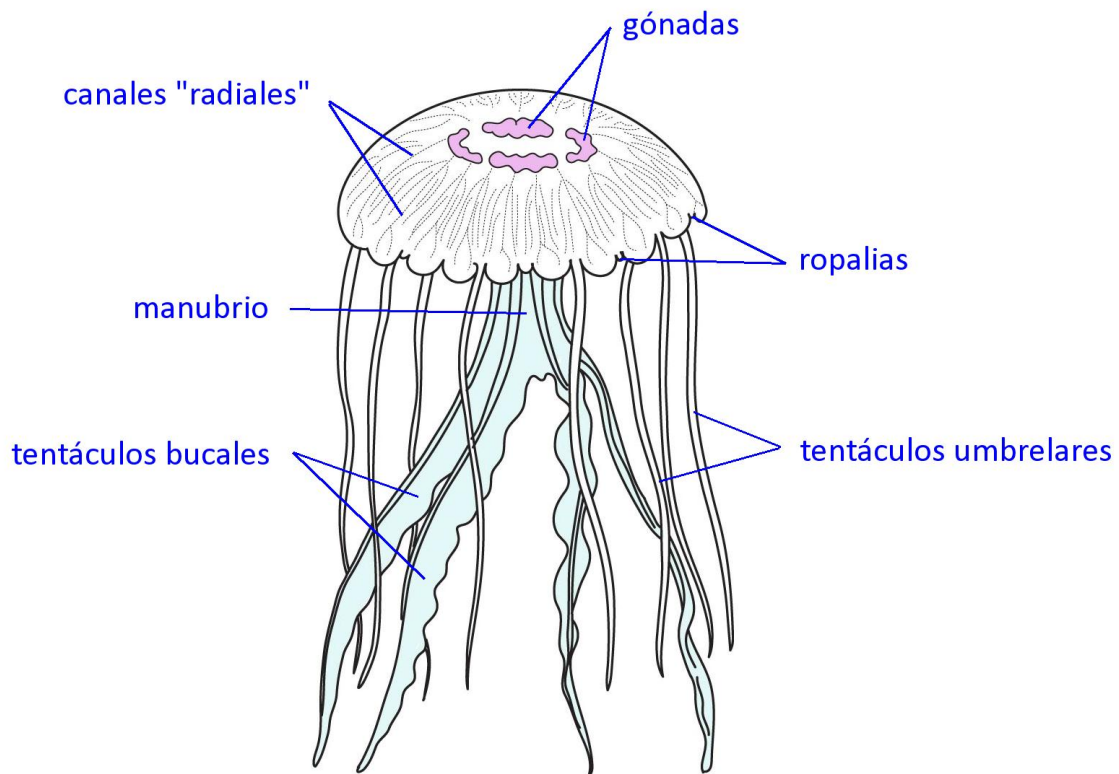


Figura 8. Medusa *Pelagia*

***Pelagia*** (Fig. 8): en esta medusa hay que identificar las siguientes estructuras:

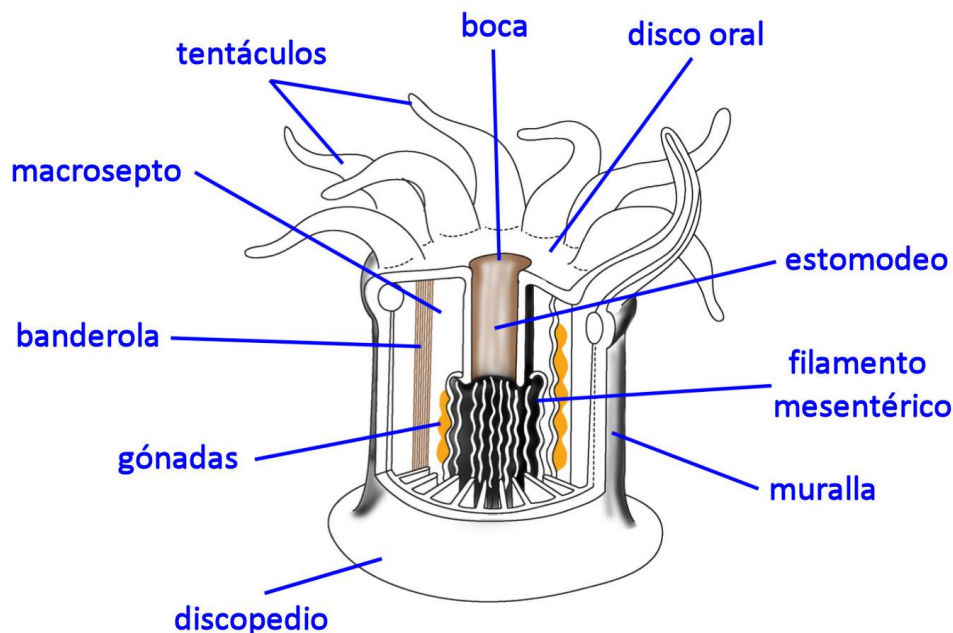
- **Umbrela:** ligeramente acampanada y con el borde umbrelar lobulado.
- **Mesoglea:** gruesa, lo que le da a la umbrela una consistencia firme y un aspecto gelatinoso.
- **Tentáculos umbrelares:** hay ocho tentáculos largos y finos que salen del borde umbrelar.
- **Manubrio:** sale del centro de la subumbrela y su extremo libre se prolonga en cuatro grandes tentáculos bucales.
- **Gónadas:** se pueden observar, por transparencia, cuatro gónadas en forma de herradura.
- **Canales:** hay un sistema de canales que parten de la cavidad gastrovascular. Es posible que se observen por transparencia.
- **Ropalio:** órgano sensorial localizado en el borde la umbrela.

## ANTOZOOS

Todos los miembros de esta clase son marinos y carecen de fase medusa. Los pólipos pueden ser solitarios o coloniales.

**Caracteres generales del pólipo (antopólipo) (Figs. 9, 10 y 11)**

- **Cuerpo** de forma más o menos cilíndrica. La **boca** se abre en el centro de la superficie oral (**disco oral**); en su borde existen uno o dos surcos ciliados (**sifonoglifos**), que se continúan por la faringe.
- **Tentáculos**: en número y forma variables; se disponen en uno o más círculos alrededor de la boca.
- **Faringe** o **estomodeo**: invaginación de la pared del cuerpo, que parte de la boca hacia el interior de la cavidad gastrovascular.
- **Cavidad gastrovascular** tabicada: dividida en varias cámaras por tabiques denominados **septos mesentéricos** o **sarcoseptos** (completos si llegan hasta la faringe, incompletos si no la alcanzan).



**Figura 9. Estructura de un antopólipo sin esqueleto.**

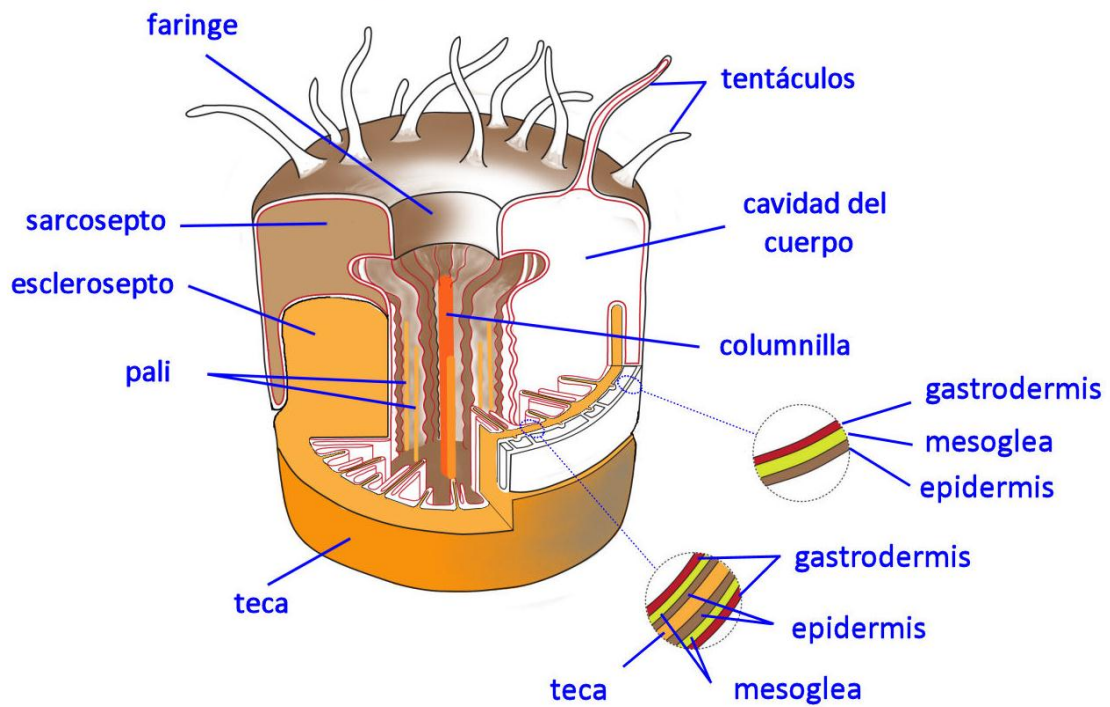


Figura 10. Estructura de un antopólipo con su esqueleto.

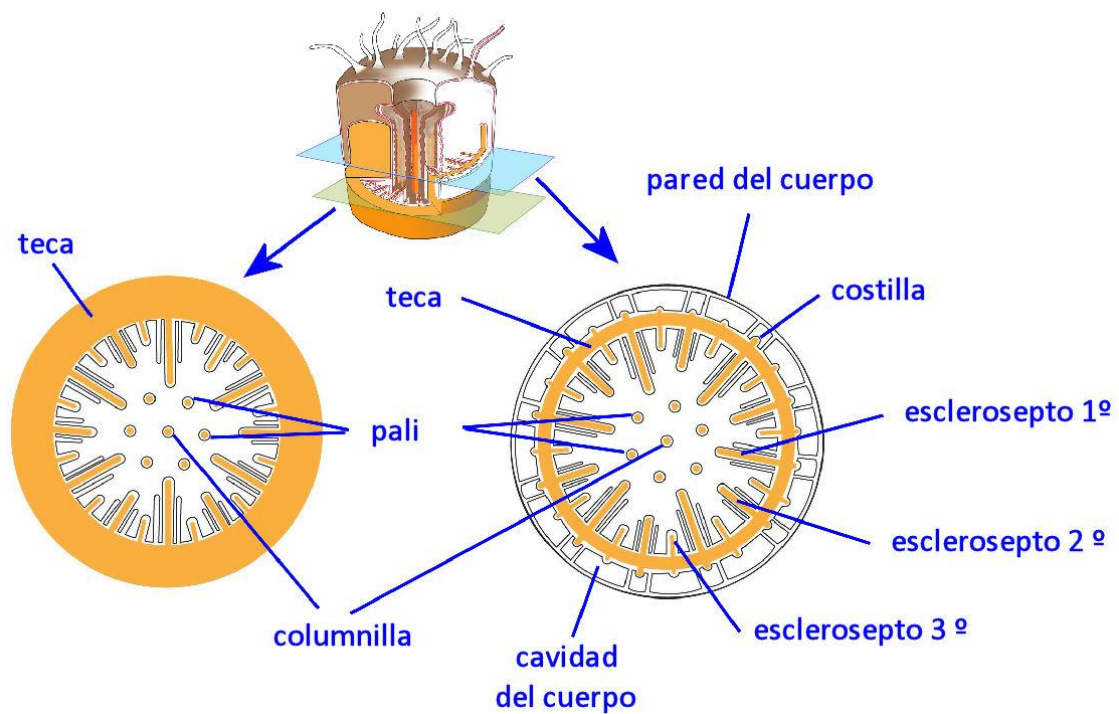
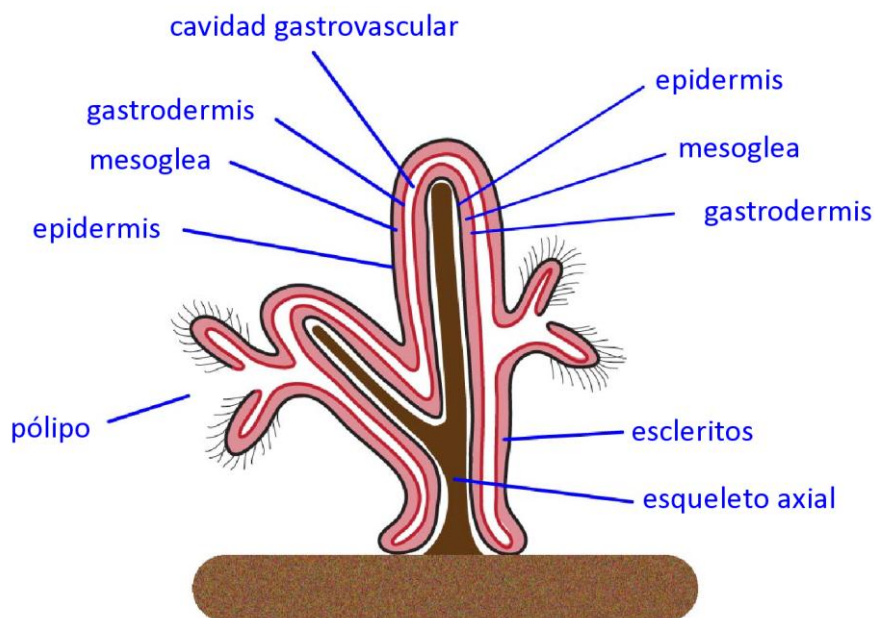


Figura 11. Cortes transversales de un antopólipo con su esqueleto.

Ejemplares a estudiar: *Lophogorgia* y *Alcyonum*, de la subclase Alcionarios (Octocorales), y *Aiptasia*, *Fungia* y *Cladocora* de la subclase Zoantarios (Hexacorales).

**Lophogorgia** y **Alcyonium**, como todos los miembros del grupo Alcionarios se caracterizan por:

- Ser coloniales.
- Los tentáculos son siempre pinnados.
- Tentáculos y septos mesentéricos en número de ocho.
- Esqueleto interno constituido, según los casos, por elementos de diferente origen:
  - a) Escleritos de carbonato cálcico, generalmente microscópicos, incoloros o coloreados, y originados en la mesoglea. Los escleritos pueden encontrarse dispersos, entrelazados o fusionados.
  - b) Eje o varilla córnea (**escleroproteína**) o calcificada, segregada por el ectodermo (Fig. 11).



**Figura 12.** Sección longitudinal en la que se muestra la estructura interna de una colonia de Alcionario con un esqueleto formado por escleritos y eje interno.

En el caso de *Lophogorgia* (Figs. 13 y 14) se observará un fragmento de la colonia conservada y un fragmento de su esqueleto. La colonia es muy ramificada (sus ramas son finas y cilíndricas) y su color es rosado; este es el color de los escleritos presentes en la mesoglea, que en el caso de la colonia conservada, se ve por transparencia, ya que la epidermis es muy fina. Al observar a la lupa un trozo de colonia conservada, se pueden apreciar unos pequeños "bultitos" de color blanquecino que corresponden a los pólipos; que son de muy pequeño tamaño y debido a la fijación suelen aparecer retraídos.



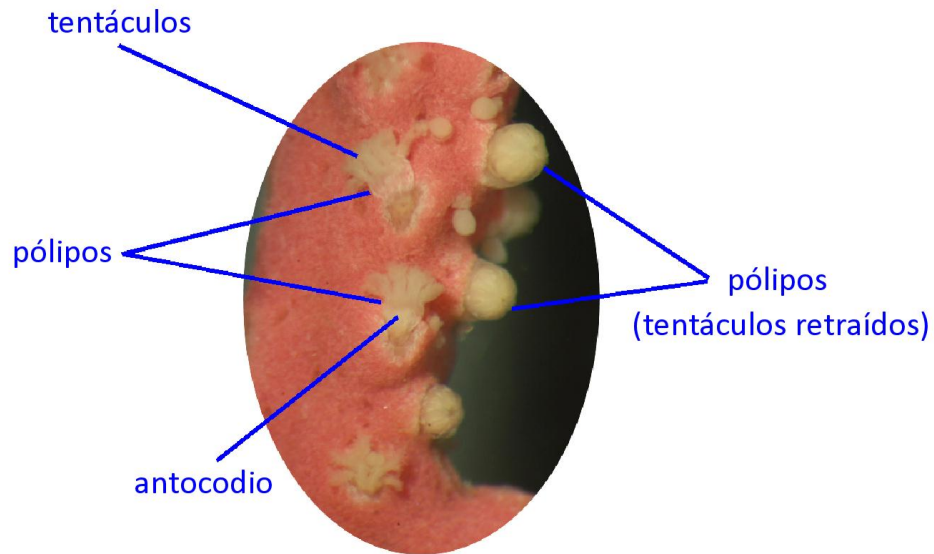


Figura 13. Fotografía de un detalle de la colonia de *Lophogorgia*.

El esqueleto de *Lophogorgia* está formado por escleritos entrelazados que recubren a una **varilla córnea** (presente en todas las ramas de la colonia).



Figura 14. Fotografías de un fragmento del esqueleto de una colonia de *Lophogorgia*.

*Alcyonum* (Fig. 15) forma una colonia poco ramificada, de aspecto carnoso y de color rojo, aunque en algunos casos puede tener un color más pálido. Por su aspecto se la conoce como "mano de muerto". Para su estudio se dispondrá de una colonia conservada. El aspecto carnoso de la colonia se debe al desarrollo de la mesoglea y su esqueleto únicamente está formado por escleritos dispersos en ella. Por toda la colonia se pueden ver pequeños pólipos blanquecinos (observar a la lupa).

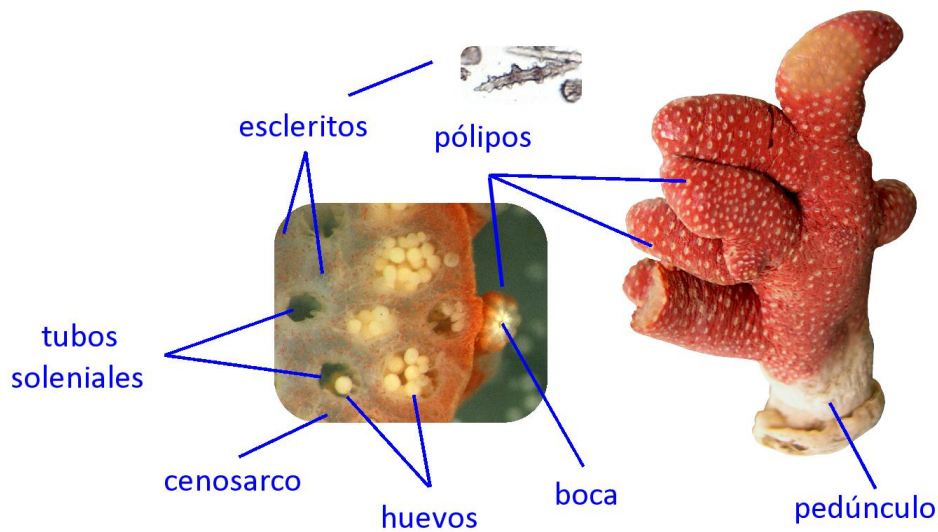


Figura 15. Fotografías de una colonia de *Alcyonium*.

*Aiptasia*, *Fungia* y *Cladocora* son tres representantes del grupo Zoantarios, caracterizado por:

- Ser solitarios o coloniales.
- Los tentáculos nunca son pinnados.
- Tentáculos y septos mesentéricos en un número múltiplo de seis.
- Con o sin esqueleto. El esqueleto, de carbonato cálcico, es externo y crece por debajo del pólipo; se denomina **polípero**. Cada polípero está formado por una placa basal de la que se levantan tabiques verticales radiales o escleroseptos (en el pólipo alternan con los sarcoseptos). A partir de la placa basal también se forma una teca o muralla de la que pueden sobresalir hacia el exterior los escleroseptos y formar relieves externos denominados costillas. En algunos casos se desarrollan, a partir de la placa basal, unas estructuras centrales que crecen verticalmente a modo de columnas, denominadas columnilla (central) y pali (alrededor de la columnilla).

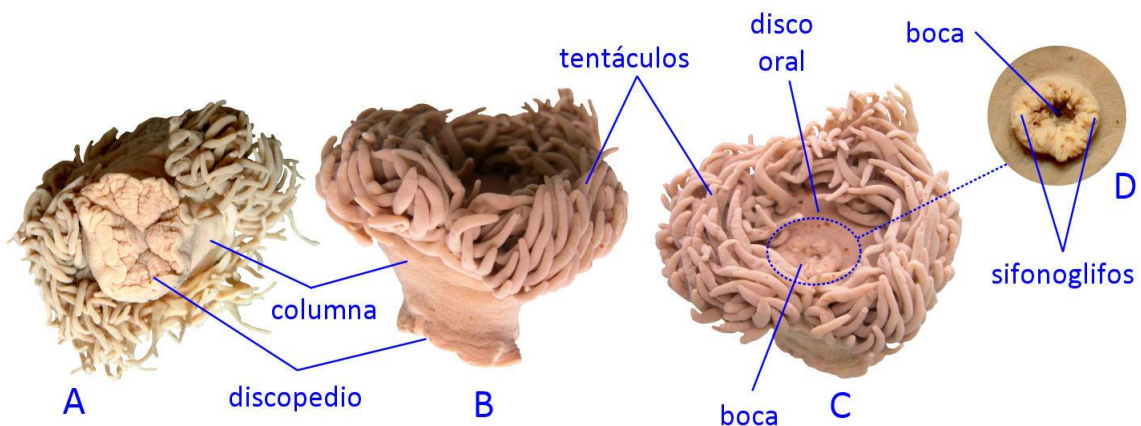


Figura 16. Fotografías de un pólipo de *Aiptasia*. A. Vista aboral. B. Vista radial. C. Vista oral. D. detalle de la boca.



*Aiptasia* (anémona) (Fig. 16) es un pólipo solitario, sin esqueleto, de cuerpo cilíndrico y con numerosos tentáculos alrededor de la boca. Para fijarse al sustrato presenta una suela o disco de fijación. Se observará un ejemplar conservado.

*Fungia* (Fig. 17) es un pólipo solitario y con esqueleto. En prácticas se estudiará únicamente su esqueleto o **polípero**, que es casi plano. Diferenciar en él los **escleroseptos** (de diferentes tamaños) y los **sinaptículos** (ver a la lupa), depósitos de carbonato cálcico que unen, a modo de puentes, los escleroseptos.

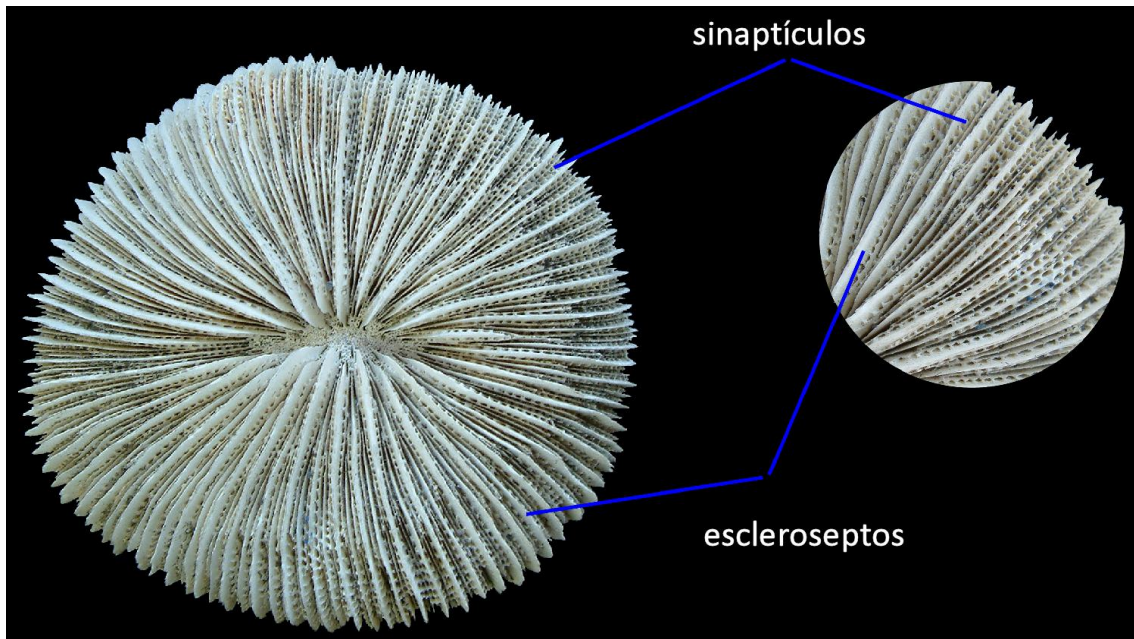


Figura 17. Polípero de *Fungia*.

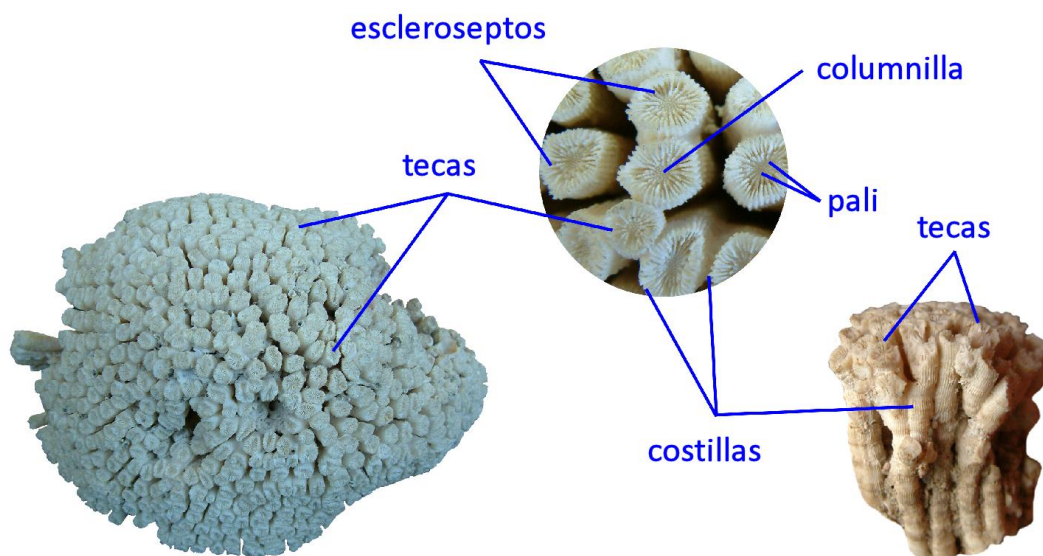


Figura 18. Fotografías del esqueleto de un Antozoo Zoantario (*Cladocora*) y de los detalles estructurales internos de una teca.

*Cladocora* (Fig. 18): colonial y con esqueleto. Se estudiará un fragmento de la colonia, pero sólo de su esqueleto. Las tecas son tubulares y deben observarse a la lupa. Diferenciar en ellas: **costillas**, **escleroseptos**, **pali** y **columnilla** (estas dos últimas estructuras rellenan el centro de la teca).

## CTENÓFOROS

Son animales diblásticos con un grado de organización tisular y simetría birradial. Son más de 100 especies exclusivamente marinas (planctónicas de vida libre), solitarias y hermafroditas. Miden desde pocos mm hasta 20 cms.

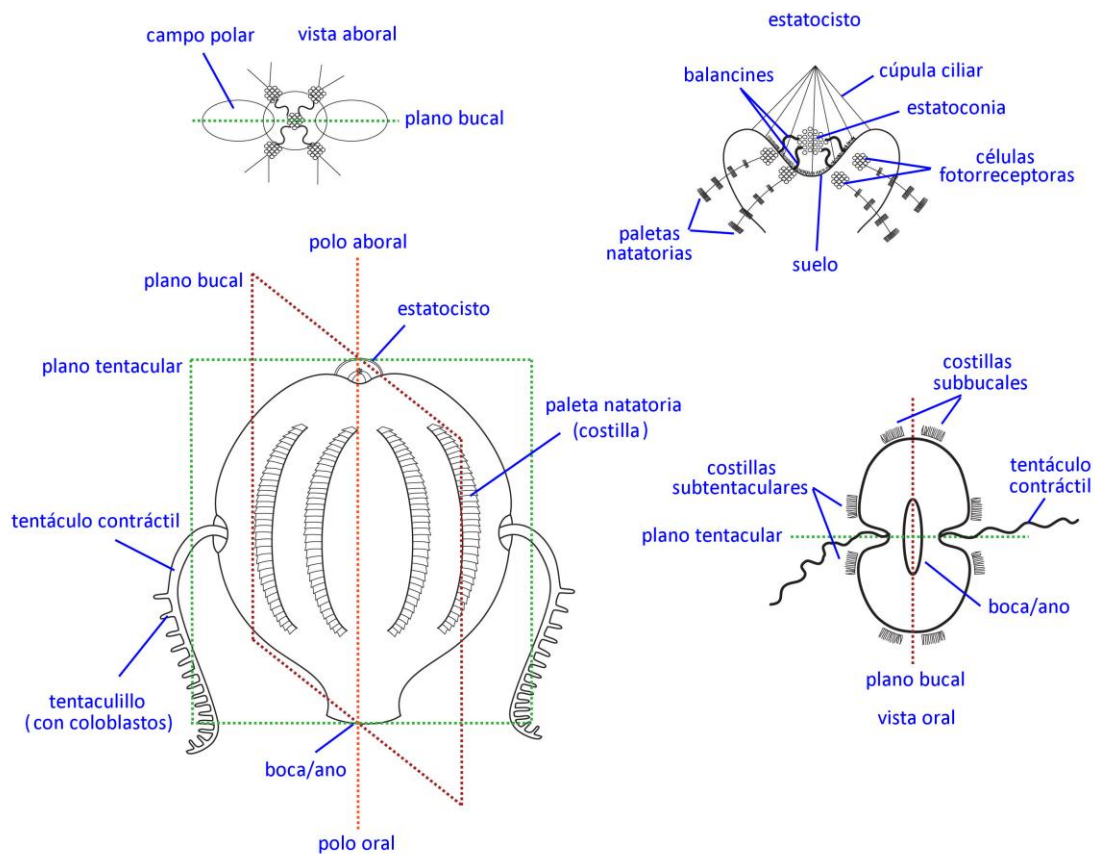


Figura 19. Esquema de la estructura externa de los Ctenóforos.

Tienen una organización corporal simple, con un único tipo morfológico (Fig. 19). Su cuerpo está formado por tres capas: **epidermis (ectodermo)**, **gastrodermis (endodermo)** y entre las dos un **colénquima** (de origen ectodérmico). En la epidermis hay unas células especiales (coloblastos) que producen una sustancia adhesiva con la que capturan a sus presas.

La musculatura está formada de células independientes, no relacionadas ni con la **epidermis** ni con la **gastrodermis**, que se originan directamente de células ameboides mesenquimáticas. Sistema nervioso: es un plexo como el de los cnidarios. Animales exclusivamente carnívoros. Con coloblastos.

Presentan una **cavidad gastrovascular**, más compleja que la de los Cnidarios, que abre al exterior por una única abertura (**boca/ano**) (Fig. 20).

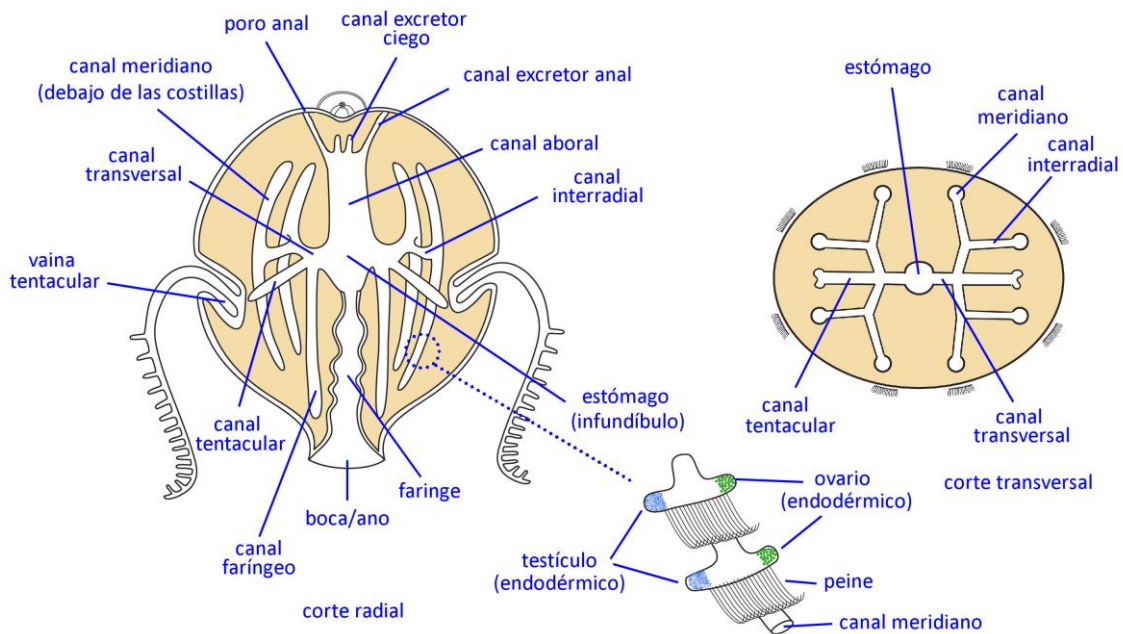


Figura 20. Esquema de la estructura interna de los Ctenóforos.

**Beroe** es un ctenóforo, perteneciente a la Clase Nuda, que se caracteriza por la ausencia de tentáculos (Fig. 21).

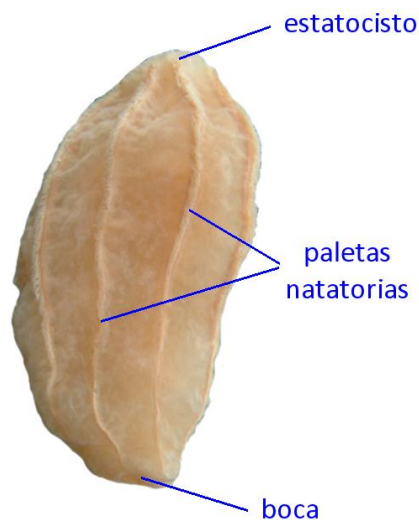


Figura 21. Fotografía de un ejemplar de *Beroe*.

### BIBLIOGRAFÍA DE CONSULTA

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

Moreno, A. G. (Directora del Proyecto). 2007. *Zoología. Interpretación de modelos arquitectónicos*. Vicerrectorado de Desarrollo y Calidad de la Docencia de la Universidad Complutense de Madrid. CD-ROM. 2040 pp. ISBN: 978-84-7491-877-9. Fecha de consulta: 17 enero 2011. Disponible en: <http://www.ucm.es/info/tropico/docencia/CD%20PIE/INICIO.pdf>

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

### RECURSOS ELECTRÓNICOS

Museos virtuales de la Facultad de Ciencias Biológicas. Disponible en: <http://www.ucm.es/centros/webs/fbio/index.php?tp=Servicios&a=servicios&d=2071.php>. Fecha de consulta: 20 de octubre de 2010.

Revista Reduca. Disponible en: [www.reduca.org](http://www.reduca.org) y [www.revistareduca.es](http://www.revistareduca.es) Fecha de consulta: 20 de octubre de 2010.

Serviflash. Disponible en: <http://inedu.bio.ucm.es/serviflash/index.php>. Fecha de consulta: 20 de octubre de 2010.

UCM abierta. Zoología. Disponible en: <https://www.ucm.es/campusvirtual/ucmabierta/index.php?ac=verAsigUCMAbierta&ac2=9&ac3=inicio&ac4=areaSalud>. Fecha de consulta: 20 de octubre de 2010.

Recibido: 16 junio 2011.

Aceptado: 10 septiembre 2011.