

Evaluación de puesta de *Ceratitis capitata* Wied., con temperaturas variables en campo y constantes en laboratorio

A. A. DEL PINO GRACIA y A. GARRIDO VIVAS

Se ha realizado un estudio durante un año y medio en las instalaciones del IVIA (Moncada), evaluando el ritmo de puesta de *Ceratitis capitata* Wied. con las temperaturas ambientales reinantes en diferentes periodos del año, frente al que se obtiene con temperaturas constantes en cámara. Para ello se ha adaptado un tipo de jaula que permite la recogida y evaluación de la puesta del insecto de modo artificial.

La temperatura y grados día que el insecto necesita para iniciar la puesta son mucho menores en los meses fríos, que en los cálidos o en los ensayos en cámara. Cuando las temperaturas se reducen de modo escalonado el insecto es capaz de aclimatarse realizando puesta y sobreviviendo a temperaturas muy bajas. Con temperaturas mínimas de 0'6°C durante una semana, la puesta media es de 9'96 huevos/hembra/día. Los parámetros "grados-día" y "edad" del insecto influyen en la puesta, variando su importancia según las estaciones.

La lluvia, con los fenómenos que le acompañan de alta humedad relativa, baja luminosidad y temperaturas moderadas, ocasiona la paralización de la actividad del insecto.

A. A. DEL PINO GRACIA y A. GARRIDO VIVAS: Instituto Valenciano de Investigaciones Agrarias. Aptado Oficial - 46113. Moncada, Valencia.

Palabras clave: *Ceratitis capitata*, fecundidad, temperatura, grados-día.

INTRODUCCIÓN

El conocimiento de los distintos aspectos biológicos en el ciclo de un insecto son imprescindibles para llegar a un futuro control o incluso erradicación utilizando los medios menos perjudiciales para el ambiente y manteniendo el equilibrio ecológico de las restantes plagas.

En el caso de *C. capitata*, se han desarrollado un gran número de trabajos sobre la fecundidad del insecto, encaminados en su mayoría a su reproducción en cautividad, como base de la lucha autocida. Cuando el insecto se estudia en condiciones naturales, algunos de los resultados obtenidos en laboratorio no son directamente extrapolables. De ahí que se crea la necesidad de realizar trabajos en las condiciones en que el insecto se desarrolla en libertad.

El objetivo de nuestro trabajo ha sido

establecer el ritmo de puesta de *C. capitata*, en las condiciones ambientales reinantes en diferentes periodos del año. Se han estudiado los parámetros de la ovoposición (cantidad, ritmo y periodo de prepuesta) relacionándolos con la temperatura (grados-día y de exposición a temperaturas extremas).

El umbral de mínima y la constante térmica de preoviposición fueron establecidos en 16'5°C y 45°D, respectivamente, por BODENHEIMER (1951). Posteriormente han sido revisados por otros autores. TASSAN (1982) utiliza un umbral mínimo de 16'6°C y una constante térmica de 44'2°D en el California Medfly Project.

SHROUKY y HAFEZ (1979) estudian el desarrollo del ciclo de *C. capitata* con temperaturas variables entre 25 y 30°C, calculando parámetros como periodo de prepuesta, puesta total, longevidad de hembras fecundadas y vírgenes.

MUÑIZ y GIL (1984) obtienen modelos matemáticos que relacionan la puesta con la edad del insecto en diferentes temperaturas y humedades relativas. MUÑIZ (1986 y 1987) trabajando con distintas poblaciones de *C. capitata* obtiene parámetros de puesta similares entre ellas.

VARGAS y CAREY (1989) también estudian diferentes poblaciones de *C. capitata* a partir de huevos obtenidos en campo, con resultados variables relativos a la puesta según el origen de la población.

HARRIS (1991) estudia los parámetros de población a partir de individuos obtenidos de campo. La variación entre los distintos individuos es elevada, oviponiendo la mayoría de hembras entre 1 y 30 huevos/día.

MEATS (1984) estudia el desarrollo de *Dacus tryoni* con diferentes ritmos diarios de temperatura. MEATS (1987) halla la diferencia en la supervivencia de *D. tryoni* cuando se somete a variaciones bruscas o suaves de temperatura. Por último, MEATS (1989) indica la importancia de la aclimatación, y la variación del umbral según las exposiciones de temperatura del insecto.

ROS (1982) halla una serie de ecuaciones de regresión que relacionan distintas fases del ciclo de *C. capitata* con las temperaturas medias tomadas en campo.

ZAPIEN (1982), registran el efecto negativo de las precipitaciones en la actividad de los insectos, y por tanto en la puesta.

Por último, en cuanto a supervivencia, BURGUETE (1985) señala un límite de varias horas de vida a -4°C .

MATERIALES Y MÉTODO

Se utilizó un modelo de jaula cilíndrica de metacrilato, con 9,5 cm. de diámetro por 9 cm. de profundidad, adaptada a las condiciones de campo a partir de un diseño realizado por MUÑIZ (1977 y 1984). Una de las caras lleva una malla para permitir la aireación, la cara opuesta lleva un cristal para permitir ver en el interior.



Fig. 1.— Jaula de puesta en campo

El alimento se suministró mediante un dispositivo lateral que se puede extraer para rellenarlo. La dieta consistió en sacarosa y levadura en proporción 3/1.

El agua se suministró mediante un tubo con una tira esponjosa que permite a los adultos beber durante varios días.

Para la recogida y evaluación de la puesta, se usó un recipiente cilíndrico de 2,5 cm. de diámetro interior y 5 cm. de longitud. La superficie de puesta es una de las caras del cilindro, formada por una lámina plástica de color amarillo, donde se practican 60 agujeros regularmente distribuidos realizados con una aguja entomológica del n.º 3 [TANAKA (1965), VARGAS (1989), MARCHINI y WOOD (1982), ECONOMOPOULOS (1989)].

Se evaluó la puesta diariamente, comprobando también la fertilidad de los huevos.

Las temperaturas se obtuvieron de la estación meteorológica del IVIA que se encuentra a menos de 50 metros del lugar del ensayo, y de un termómetro de máxima y mínima adyacente a las jaulas.

Se introdujeron 5 parejas de adultos en cada jaula, con seis repeticiones, lo que hace un total de 30 parejas por ensayo. Los adultos tenían menos de cuatro horas de edad en el momento de introducirlos en las jaulas. A medida que morían, se sacaban de la jaula sin reponerlos, anotándose la baja. Cada ensayo concluyó cuando no quedaban hembras vivas en campo que pudieran realizar puesta.

Para el cálculo de los grados-día, se ajustó una curva senoidal entre las temperaturas máximas y mínimas registradas [TASSAN

Cuadro 1.- Período de prepuesta

Fecha de inicio del ensayo	CAMPO		
	°D acumulados	n° días	Tª media
Dic/94	3,24	26,80	8,78
Ene/95	8,22	12,83	12,14
Feb/94	8,80	10,60	12,74
Ab/94	10,50	4,40	16,49
Jun/94	16,02	4,17	19,91
Sep/95	24,62	4,17	22,32
Nov/95	14,05	8,75	15,66
LAB	24,70	2,94	25,00

(1982), ALLEN (1975)], usando como soporte informático el programa en basic de GONZÁLEZ y HERNÁNDEZ (1990).

Se realizaron un total de 6 ensayos que tuvieron la siguiente duración:

- 15-febrero-94 al 1-junio-94.
- 27-abril-94 al 3-junio-94.
- 7-junio-94 al 12-agosto-94.
- 19-diciembre-94 al 7-marzo-95.
- 16-enero-95 al 7-marzo-95.
- 15-septiembre al 15-noviembre-95.

RESULTADOS Y DISCUSION

Preovposición

Tomando un umbral de preovposición de 16'6°C, TASSAN (1984), podemos observar en el cuadro n.º 1 los resultados experimentales obtenidos por nosotros.

Observamos (cuadro n.º 1) que el número total de grados-día acumulados antes del inicio de la puesta no se ajustan a los teóricos

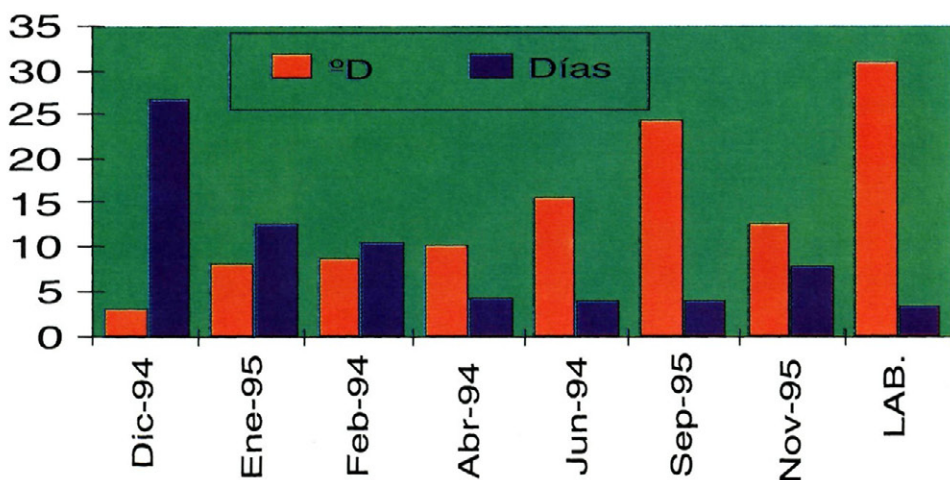


Fig. 2.- °D y días acumulados

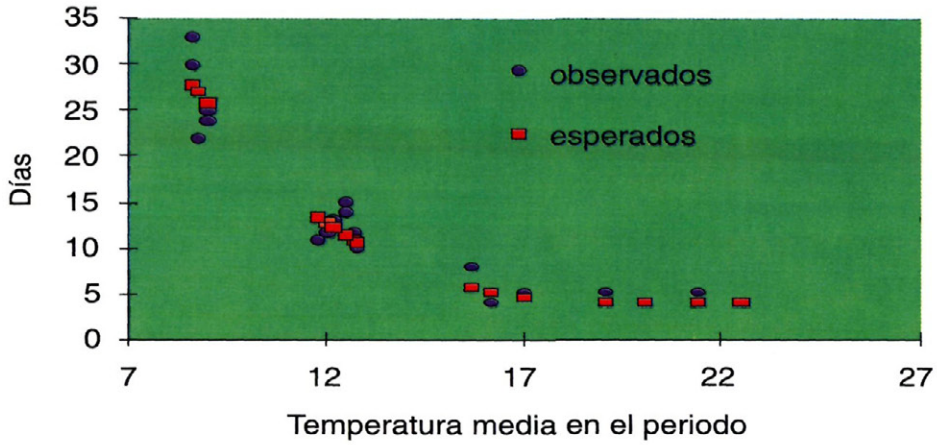


Fig. 3.- Regresión en prepuesta

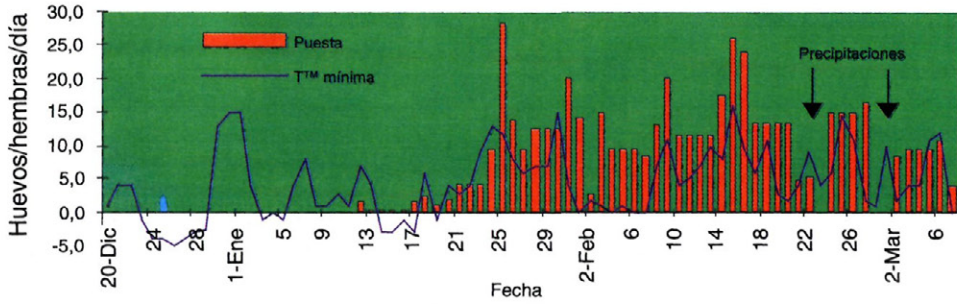


Fig. 4.- Ensayo Diciembre/95 a Marzo/95

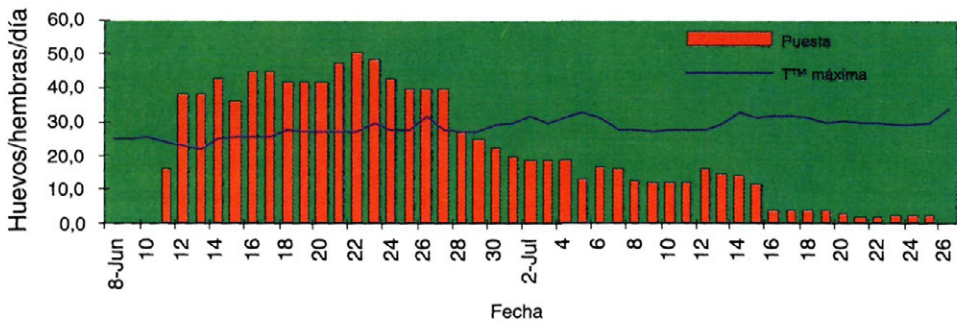


Fig. 5.- Ensayo Junio-Julio 94

(BODENHEIMER, 1951; TASSAN, 1982; MUÑIZ Y GIL, 1984) siendo menores en los meses más fríos, lo que implicaría una adaptación a las temperaturas existentes, con una posible disminución del umbral necesario para acumular grados-día.

Se puede obtener una relación entre la temperatura media en un periodo y los días necesarios para iniciar la puesta. La mejor regresión que se obtiene es una polinómica de grado 3, cuya ecuación y gráfica (datos esperados frente a observados) son las que siguen:

$$t(\text{días}) = -0,15 * T^3 + 0,892 * T^2 - 17,511 * T + 124,481$$

$$r^2 = 0,939$$

$$gl = 33$$

$$F = 168,22$$

$$P = 0,000$$

El tipo de relación es muy similar a las encontradas por Ros (1982) para el desarrollo de larva, pupa y huevo-adulto, salvo que las diferencias en los grados día obtenidas en nuestro caso son mucho más acusadas, indicando una gran capacidad de adaptación del insecto durante el periodo de prepuesta.

Con el tipo de parábolas de BLUNK-BODENHEIMER ($T^a - c$) $t = K$, el ajuste que obtenemos es peor:

$c = 8,13$; $K = 49,13$; con un coeficiente de correlación $r^2 = 0,84$. (Siendo K una constante positiva y c el valor del cero de desarrollo).

llo). Estos valores se alejan de los obtenidos por MUÑIZ Y GIL (1984) trabajando con temperaturas constantes y sugieren nuevos conceptos en cuanto a la variabilidad de la constante térmica de *C. capitata*, al menos en cuanto a lo que el periodo de prepuesta se refiere.

Ovoposición

Los ritmos de ovoposición fueron muy variables entre los diferentes ensayos. Como ejemplos extremos señalamos las gráficas 4 y 5, que representan respectivamente la oviposición durante los ensayos comenzados en diciembre y junio de 1994.

Temperatura

Durante los ensayos realizados se dieron periodos de varios días seguidos en que las temperaturas mínimas descienden por debajo de 5°C, con medias inferiores a 12°C durante este tiempo. Estas temperaturas se alcanzan de forma gradual durante la noche, ascendiendo lentamente hasta el máximo poco después del mediodía. En estas condiciones se realiza puesta como se indican en algunos de los periodos en el cuadro n° 2.

Cuadro 2.—Temperatura y puesta en diferentes periodos.

Fecha	MEDIAS DE			Puesta media (huevos/hembra /día)
	Mínimas	Medias	Máximas	
7 Marzo / 94	4,00	9,50	15,00	7,40
10 Marzo / 94	2,00	11,50	21,00	15,20
18 Marzo / 94	2,50	9,75	17,00	9,80
23 Marzo / 94	3,00	10,00	17,00	6,00
17 Enero / 95	-3,00	6,00	15,00	1,70
19 Enero / 95	-1,00	7,50	16,00	1,20
1 Febrero / 95	0,00	9,50	19,00	14,40
7 Febrero / 95	0,00	10,00	20,00	8,60

Cuadro 3: **Precipitaciones, temperatura y puesta.**

Fecha	Pp el día de puesta (mm)	Tª media (°C)	Puesta
28 - Feb - 94	0,00	12,00	9,80
1 - Mar	0,50	10,00	0,50
2 - Mar	0,00	10,50	11,90

Si observamos las gráficas, vemos que la ovoposición puede verse reducida o incluso anulada por una disminución brusca de la temperatura tras un periodo de temperaturas suaves (Vg.: 23 de febrero de 1995) o cuando las temperaturas no suben de cierto nivel, con máximas que no superen los 15 °C (Vg.: 28 de febrero, con máximas < 11 °C durante más de 24 horas, acompañado de precipitaciones suaves).

Por otro lado, la ovoposición puede sufrir un aumento puntual debido a temperaturas suaves diurnas con mínimas que no bajan de los 10 - 15°C (Vg.: 24 a 26 de Enero con mínimas > 10°C y medias > 15°C).

Las temperaturas elevadas (mes de julio de 1994), no afectan de forma evidente a la puesta.

Precipitaciones

El efecto de las precipitaciones va a variar dependiendo del momento en que se den éstas. Cuando las precipitaciones son nocturnas, pero luego el día es despejado, la humedad relativa mínima y las temperaturas siguen parámetros semejantes a los de un día seco y la puesta no se ve afectada, como se comprueba en el ensayo realizado en abril de 1994, donde las lluvias que cayeron, lo hicieron durante la noche no afectando sensiblemente a la puesta.

Los días de lluvia, se producen cambios en la luminosidad (disminuye), en la humedad relativa (aumenta), y en la temperatura (se modera). El resultado es una disminución de la actividad de los insectos

(permanecen inactivos en la mitad superior de las jaulas, en posición invertida), que puede llegar a disminuir drástica y significativamente la puesta, llegando a ser nula. Como vemos en el cuadro nº 3, aunque la temperatura media no varía durante varios días seguidos, la puesta disminuye cuando hay precipitación.

Supervivencia.

Las temperaturas más extremas que llegaron a soportar los insectos se dieron durante los meses de diciembre de 1994 y Enero de 1995. Durante el periodo de prepuesta, se sucedieron varias noches de temperaturas muy bajas. El efecto inmediato fue una total inactividad de las moscas durante toda la mañana (hasta el punto que parecían haber muerto), para entrar en actividad muy lentamente según se llegaba a la temperatura máxima y acabar por recuperarse totalmente (cuadro 4).

El efecto debido a las precipitaciones no es muy evidente debido a los meses tan secos que hubieron y a la protección que suponían las jaulas. Se registró una cierta mortandad ya que con el aumento de la humedad ambiental, la dieta se humedecía, y algunos adultos quedaban ahogados en ella o con las alas pegadas lo que provocaba finalmente la muerte.

La mayor mortalidad para ambos sexos se produce en los meses más cálidos. Aunque hubo diferencias en la supervivencia de ambos sexos para los diferentes ensayos, éstas no fueron significativas.

Cuadro 4: Exposición a bajas temperaturas y supervivencia.

	Tª alcanzada °C	Exposición (horas)	Tª alcanzada (°C)	Exposición (horas)	Mortalidad %
24 - Dic	< 0	14	- 4	4,00	0,00
25 - Dic	< 0	12,00	- 3	10,00	0,00
26 - Dic	< -2	13,00	- 5	4,00	0,00
27 - Dic	<0	4,00	- 4	3,00	0,00
28 - Dic	< 0	9,00	< -3	3,00	11,70
29 - Dic	< 0	5,00	< -2	4,00	1,70
14 - Ene	< 0	12,00	< -2	2,00	0,00
15 - Ene	< 0	13,00	< -2	4,00	0,00
16 - Ene	< 0		< 0	11,00	0,00
17 - Ene	< 0		< 0	6,00	1,70

Determinación de los parámetros que influyen en la puesta

Cuando tratamos de hallar una relación matemática que explique en su mayor parte la variación de la puesta obtenemos diferentes ecuaciones en las diferentes épocas del año.

1. Para los meses más fríos la mejor regresión se obtiene con la variable independiente "grados-día/día", sin tener en cuenta el periodo de preovoposición

1. Para los restantes meses, la mejor regresión se obtiene con la variable explicativa "edad", expresada en días de vida del insecto, incluyendo el periodo de preovoposición (MUÑIZ Y GIL, 1984).

En todo caso se obtienen ecuaciones polinómicas de tercer y cuarto grado, cuyos parámetros estimados son los de la tabla nº 5, según la ecuación:

$$n^\circ \text{ huevos/hembra/día} = A_0 x^4 + A_1 x^3 + A_2 x^2 + A_3 x + A_4$$

Las figuras 6 y 7 representan los ajustes para los dos casos extremos: puesta en el mes de diciembre frente a los grados-día, y puesta en el mes de junio respecto a la edad del insecto.

La puesta media máxima en campo fue en el ensayo de junio de 1994, con un total de $1037,2 \pm 368,7$ huevos/hembra de media. El máximo se contabilizó durante el ensayo iniciado en febrero de 1994, donde en una de las jaulas la puesta fue de 1.323 huevos/hembra, realizándose ésta durante los 116 días que sobrevivió la más longeva de las hembras.

En laboratorio se consiguió una puesta media de $1.726,5 \pm 776,3$ huevos/hembra durante el ensayo de junio de 1994, si bien hay que atribuirle en su mayoría a una hembra particularmente fecunda y longeva llegando a poner en una de las jaulas 3.171 huevos/hembra, que sobrevivió realizando puesta durante 66 días.

Cuadro 5: Regresión polinómica para la puesta.

	Variable x	A ₀	A ₁	A ₂	A ₃	A ₄	r ²
Dic-94	°D		0.2169	-2.2214	14.3466	3.5903	0,81
Ene - 95	°D		0.4437	-3.4444	11.3106	3.4667	0,78
Feb - 94	°D		0.1222	-1.7150	7.4572	9.0310	0,66
Abr - 94	Edad	0.00023	-0.0133	0.1688	1.4649	-3.2835	0,75
Jun - 94	Edad	0.00018	0.0222	-0.9214	13.7694	-20.5244	0,92
Sep - 94	Edad	-0.00007	0.0094	-0.4226	6.8349	-8.5442	0,75

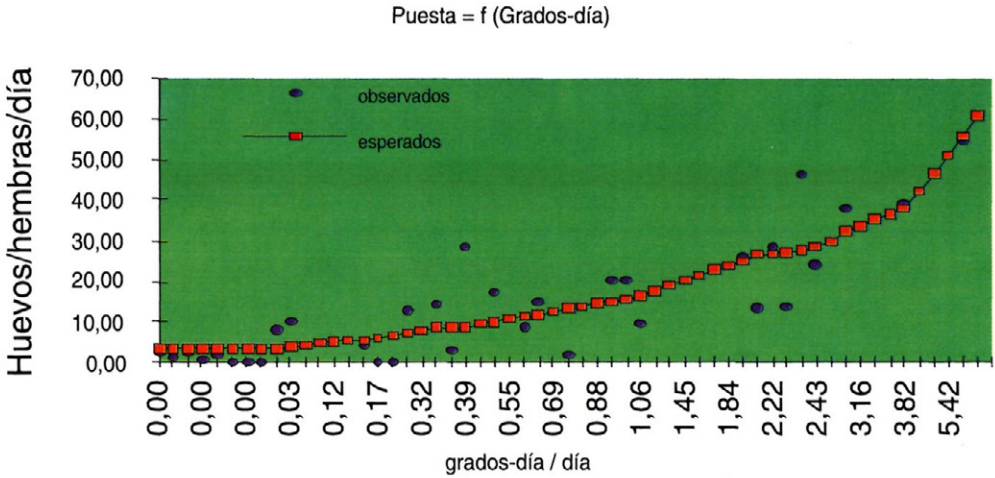


Fig. 6.-Regresión polinómica en diciembre

CONCLUSIONES

Los detalles más relevantes de los resultados anteriores en principio los podemos resumir en:

Aunque las temperaturas mínimas bajen por debajo del umbral teórico de puesta, e incluso por debajo de cero, cuando se recupera la temperatura al mediodía las moscas pueden llegar a ovipositar.

Incluso soportando temperaturas muy bajas durante varios días seguidos, los adultos sobreviven. Se comprobó que pierden toda actividad y parecen muertos, pero cuando vuelve a subir la temperatura, van entrando en actividad lentamente, llegando a recuperarse completamente.

Se ha hallado una relación entre la temperatura media durante un periodo y el tiempo necesario para iniciar la oviposición. Con temperaturas fluctuantes, no son constantes

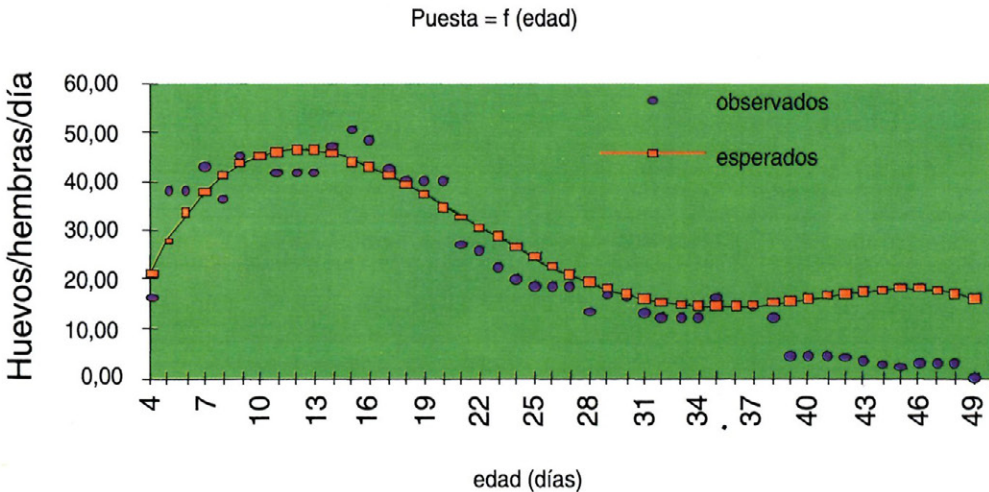


Fig. 7.-Regresión polinómica en junio

los grados día necesarios para cumplir la preoviposición, que se alejan de los teóricos hallados en trabajos de laboratorio.

Se han hallado una serie de ecuaciones para estimar la puesta. En los meses más fríos tienen más importancia la temperatura (grados día), mientras que en los cálidos el factor explicativo es la edad del insecto.

Concluimos por tanto que existe una adaptación del insecto a las condiciones desfavora-

bles (bajas temperaturas), de modo que las predicciones realizadas en laboratorio no se cumplen con temperaturas ambientales. Así, durante el periodo de preoviposición, se puede hablar de una adaptación que permite el desarrollo de los ovarios aún con muy pocos días-grado acumulados. Podría ser útil conocer en qué forma se produce esta adaptación a las bajas temperaturas, y si el umbral no es constante, el modo en que varía.

ABSTRACT

DEL PINO, A. A. Y A. GARRIDO, 1996: Evaluación de puesta de *Ceratitis capitata* Wied., con temperaturas variables en campo y constantes en laboratorio. *Bol. San. Veg. Plagas*, 22 (2): 401-410.

A study was made on determination of fecundity parameters for *Ceratitis capitata* Wied. under varying environmental conditions of temperature and humidity, along one and a half year, at the I.V.I.A. (Valencian Institute for Agricultural Research), and comparing it with a parallel study under laboratory conditions. A small plastic cage was adapted to collect and count the oviposited eggs.

The results have shown that in the coldest months lower temperature and less day-degrees are necessary to start oviposition, if comparing them with those in warm months or in the laboratory. When there is a "ramp change" in temperatures, the insects appeared to be capable of acclimating, and were able to oviposit and survive under very low temperatures, e.g. with minimum temperatures of 0.6 °C a week, the number of eggs laid is 9.96 egg/female/day. Parameters like "day-degrees" and "age" showed to have an influence on oviposition, although this condition may change along the year.

Insect activity was stopped by rain, that produces high humidity, decreases luminosity and makes temperature smooth.

Key Words: *Ceratitis capitata*, fecundity, temperature

REFERENCIAS

- ALLEN, J. C., 1975. A modified sine wave method for calculating degree days. *Environmental Entomology*, 5: 388-396.
- BODDENHEIMER, F. S., 1951. Citrus Entomology in the Middle East. W. Junk, The Hage, Netherlands. 87-160.
- BURGUETE, 1985. *Contribución al conocimiento estructural del huevo, pupario y equipo sensorial del imago de Ceratitis capitata (Wied. 1824) (Diptera: Tephritidae) en Iberia: con especial atención a las formaciones sensitivas del tercer segmento antenal*. Tesis Doctoral. Directores: Dr. D. Robles, E. y Dr. Mas, S. Universidad de Valencia, Facultad de Farmacia.
- ECONOMOPOULOS, A. P., y JUDT, S., 1989. Artificial rearing of the Mediterranean fruit fly (*Diptera: Tephritidae*): size of oviposition holes. *Journal Economic Entomology*, 82(2): 668-674.
- GONZÁLEZ, J. L., y HERNÁNDEZ, J. M., 1990. Programa en Basic para el cálculo de grados días. *Boletín de Sanidad Vegetal, Plagas*, 16(1): 159-164.
- HARRIS, E. J.; CAREY, J. R.; KRANACKER, D. A., y LEE, C. Y. L., 1991. Life history of *Ceratitis capitata (Diptera: Tephritidae)* reared from mock orange in Hawai. *Environ. Entomol.* 20(4): 1048-1052.
- MARCHINI, L., y WOOD, R. J., 1982. Laboratory studies on oviposition and on the structure of the ovipositor in the Mediterranean fruit fly *Ceratitis capitata* (Wied.). *Proceedings of the CEC/IOBC International Symposium. Athens*. Ed. Cavalloro. 113.
- MEATS, A., 1984. Thermal constraints to successful development of the Queensland fruit fly in regimes of constant and fluctuating temperature. *Entomol. exp. appl.* 36: 55-59.
- MEATS, A., 1987. Survival of step and ramp changes of temperature by the Queensland fruit fly, *Dacus tryoni*. *Physiological Entomology*, 12: 165-170.
- MEATS, A., 1989. En *Fruit Flies. Their Biology, Natural Enemies and Control*. Ed. Robinson, Netherlands; Hooper, Australia; Elsevier, Amsterdam, Oxford, New York, Tokyo. Vol. A: 213-221.
- MUÑIZ, M., 1977. Técnica para la evaluación de puesta en *Ceratitis capitata* (Wied., 1824). *Graellsia*, 31: 277-292.
- MUÑIZ, M., 1984. Studies on a rapid adaptation of the Mediterranean fruit fly. *Proceedings of the CEC/IOBC International Symposium. Athens*. Ed. Cavalloro. 121-124.

- MUÑIZ, M., 1986-87. Larval development and reproductive characters of field and laboratory populations of the Mediterranean fruit fly *Ceratitis capitata* Wied. *Boll. Zool agr. Bachic. Serie II*, **19**:111-118.
- MUÑIZ, M., y GIL, A., 1984. Desarrollo y reproducción de *Ceratitis capitata* (Wied.) en condiciones artificiales. *Boletín del Servicio contra Plagas e Inspección Fitopatológica*. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Fuera de Serie, N° 2.
- ROS, J. P., 1982. Importance of ecological studies for application S.I.T. against *Ceratitis capitata* Wied. *Proceedings of the CEC/IOBC International Symposium*. Athens. Ed. Cavalloro. 68-73.
- SHOURKY, A., y HAFEZ, M., 1979. Studies on the Biology of the Mediterranean fruit fly *Ceratitis capitata*. *Ent. exp. & appl.* **26**: 33-39.
- TANAKA, N., 1965. Artificial eggng receptacles for three species of tephritid flies. *Journal Economic Entomology*. **58**: 177-178.
- TASSAN, R. L.; PALMER, T. K.; HAGEN, K. S.; CHENG, A.; FELICIANO, G., y BLOUGH, T. L., 1982. Mediterranean fruit fly cycle estimations for the California eradication program. *Proceedings of the CEC/IOBC International Symposium*. Athens. Ed. Cavalloro. 564-570.
- VARGAS, R. I., y CAREY, J. R., 1989. Comparison of Demographic Parameters for Wild and Laboratory-Adapted Mediterranean Fruit Fly (*Diptera: Tephritidae*). *Ann. Entomol. Soc. Am.* **82**(1): 55-59.
- ZAPIEN, G.; HHENDRICH, J.; LIEDO, P., y CISNEROS, A., 1982. Comparative mating behaviour of wild and mass-reared sterile medfly *Ceratitis capitata* (Wied.) on a field cage host tree - II Female mate choice. *Proceedings of the CEC/IOBC International Symposium*. Athens. Ed. Cavalloro. 397-409.

(Aceptado para su publicación: 12 de Febrero de 1996)