

Una vida sorprendente en el subsuelo de Aragón

Alberto SENDRA*, **

* Grupo de Investigación de Biología del Suelo y de los Ecosistemas Subterráneos, Departamento de Ciencias de la Vida, Facultad de Biología, Ciencias Ambientales y Química, Universidad de Alcalá, Alcalá de Henares, Madrid, Spain

** Servei de Patrimoni Historic, Ajuntament de València, Spain

O gros de dos cabezas, enanos de la Tierra Media o dragones milenarios eran algunos de los seres que no sólo en nuestro imaginario sino en la creencia real de nuestros antepasados moraban en las cavernas y abismos profundos de nuestras montañas. Sin embargo, poco a poco, y ya desde el siglo XIX, estas criaturas de fantasía fueron dando paso a una realidad de seres vivos que, aunque de pequeñas dimensiones, no nos dejan de sorprender. Estos organismos del subsuelo no sólo nos asombran por sus formas esbeltas y estilizadas, sus cuerpos despig-

mentados o la ausencia total de ojos, sino además por tratarse de especies relictas cuyos antepasados han sido barridos del exterior, lo que les otorga un extraordinario interés en cuanto al conocimiento de la historia evolutiva de los seres vivos.

Hoy en día sabemos que los conductos subterráneos que se extienden bajo el suelo y en el interior de relieves rocosos, accesibles a través de innumerables cuevas y simas, se hallan poblados de una sorprendente y singular fauna subterránea como la que habita las cavidades de las tierras aragonesas. Una fauna subterránea única y propia de cada uno de sus relieves montañosos, desde los Pirineos oscenses hasta las sierras ibéricas turolenses, incluyendo los aislados enclaves subterráneos zaragozanos (Fig. 1).

Pero antes de dar a conocer esta exclusiva y sorprendente fauna subterránea aragonesa, conozcamos algo más de la vida del subsuelo, describamos su ecosistema subterráneo.

Un ecosistema en la oscuridad

Si en la superficie de la Tierra, en la tierra firme o en las aguas superficiales, podemos contemplar a simple vista una extensa y basta diversidad de organismos formando parte de ecosistemas alimentados por la luz solar, en el subsuelo esta influencia del Sol deja de existir. No obstante, más de la mitad de la vida que conocemos del planeta Tierra se halla bajo su superficie. A más de tres kilómetros de profundidad, en la finísima corteza terrestre, hallamos organismos vivos. Como diría Ian Malcolm en *Jurassic Park* «la vida se abre camino»; tanto es así que incluso hay vida en total oscuridad. Esta vida, aunque principalmente formada por microorganismos, también alberga seres más complejos: animales vertebrados, y sobre todo invertebrados.



Figura 1. Mapa de las áreas kársticas de Aragón donde se hallan excavadas las cavidades naturales entre las que se señalan dos de las más emblemáticas, la Cueva del Molino de Aso y de la Cija (en azul las áreas carbonatadas de calizas y dolomías; en amarillo las áreas yesíferas).



Figura 2. Cueva del Molino de Aso, Cañón de Añisclo, Huesca. Una de las primeras cavidades aragonesas en ser explorada en busca de su rica fauna subterránea. Desde 1905 no ha dejado de ser descubiertas nuevas especies exclusivas del karst oscense. (Fotografía Lluís Auroux).

Algunos nemátodos (conocidos como gusanos redondos) han sido recogidos a 3.600 metros de profundidad en las minas de oro de Sudáfrica. Sin embargo, donde esta vida subterránea es mejor conocida es en las cuevas naturales. Éstas se forman gracias al proceso de karstificación, mediante el cual el agua cargada de ácidos de origen inorgánico u orgánico disuelve algunas rocas como calizas, dolomías y yesos. El límite en profundidad está marcado por el agua subterránea y, es allí donde el ser humano ha podido llegar descendiendo grandes abismos y profundos meandros semicubiertos de agua, en las cuevas más profundas de la Tierra. Allí también hay vida, una vida formada de pequeños invertebrados y microorganismos que caracterizan a los ecosistemas terrestres y acuáticos más profundos de nuestro planeta (SENDRA y REBOLEIRA, 2014). La sima Krubera-Voronya en el Cáucaso Oriental, con sus más de dos kilómetros de profundidad, o el sistema Lukina Jama-Trojama, en el macizo Velebit, en los Alpes Dináricos, son dos buenos ejemplos estudiados de estos ecosistemas profundos. Sin embargo, no todas las rocas de la corteza terrestre son horadadas por el agua acidulada y, por tanto, los ecosistemas subterráneos profundos se encuentran limitados en extensión geográfica cuando la litología es adversa a esta meteorización química. Granitos y gneis son difícilmente karstificables, mientras que las margas y

arcillas no forman conductos subterráneos más allá de ciertas formas muy superficiales. Por lo tanto, la litología marcará la extensión de la fauna subterránea, y en tal sentido es conocido que las calizas y dolomías (típicas rocas karstificables) ocupan aproximadamente el 15% de la superficie de la Tierra. En Aragón estas superficies karstificables salpican de forma evidente tanto los relieves oscenses de los Pirineos como los zaragozanos y turolenses del Sistema Ibérico (Fig. 1-3).

Quisiéramos añadir que cuando hablamos de vida bajo la superficie, no sólo nos referimos a los organismos que hallamos en las

cuevas, sino que también se considera en ocasiones a los horizontes edáficos que caracterizan los suelos de bosques, matorrales y pastos, o incluso a las superficies rocosas cubiertas de materiales coluviales o aluviales. Todos estos hábitats albergan una fauna terrestre que podemos hallar, en ocasiones, en los espacios subterráneos más profundos. Y son precisamente estos coluviales que tapizan laderas de enclaves montañosos aragoneses los que un equipo de investigación de la Universidad de Alcalá, dirigido por el Dr. Vicente Ortuño, estudia actualmente en la Sierras de Santo Domingo y Moncayo, con excelentes resultados, descubriéndonos un hábitat del que apenas sabíamos nada.

Desde la superficie del suelo y a medida que



Figura 3. Cueva de la Cija de Fortanete, Teruel. Una de las últimas cavidades aragonesas en revelarse como uno de los enclaves biospeleológicos con mayor diversidad con casi una decena de especies subterráneas endémicas de gran interés biogeográfico. (Fotografía Josep Pastor).

se disipa la influencia de los rayos solares, la biodiversidad se reduce drásticamente al mismo tiempo que lo hacen las poblaciones de las distintas especies. Es a partir de aquí que podemos hablar de un verdadero ecosistema subterráneo, al que accedemos por las ventanas naturales que representan las cuevas y simas. Un ecosistema que posee la temperatura amortiguada y un ambiente saturado de humedad con elevados valores de dióxido de carbono, además de escasa entrada de materia orgánica. Se caracteriza por una cadena alimentaria simplificada al no llegar un solo fotón de luz solar por lo que no existen organismos productores fotosintéticos y, en consecuencia, ningún consumidor primario o

imprescindible para los sensibles organismos subterráneos. Es tanta la necesidad de esta elevada humedad en el aire que algunas especies subterráneas de vida terrestre se tornan anfibia y pueden alojarse en las aguas subterráneas. En estos ambientes terrestres y acuáticos de pequeños y grandes espacios, donde suele ser muy escasa la producción propia de alimentos, se conforman ecosistemas sencillos que, salvo excepciones (por ejemplo, cavidades eutróficas que contienen cantidades apreciables de excrementos de animales, como murciélagos o aves) se sustentan de nutrientes que generalmente entran acompañando al agua de infiltración.

Quizá sea esta condición de ambiente subterráneo estable, o los escasos recursos y la sencillez de sus cadenas alimentarias, o el aislamiento y las limitaciones de dispersión de las especies subterráneas, lo que posibilite la existencia de una biota o biocenosis que, aun siendo escasa, está representada por remarcables especies endémicas de distribución muy restringida, a veces a un solo macizo kárstico o incluso un único sistema subterráneo o una única cavidad.

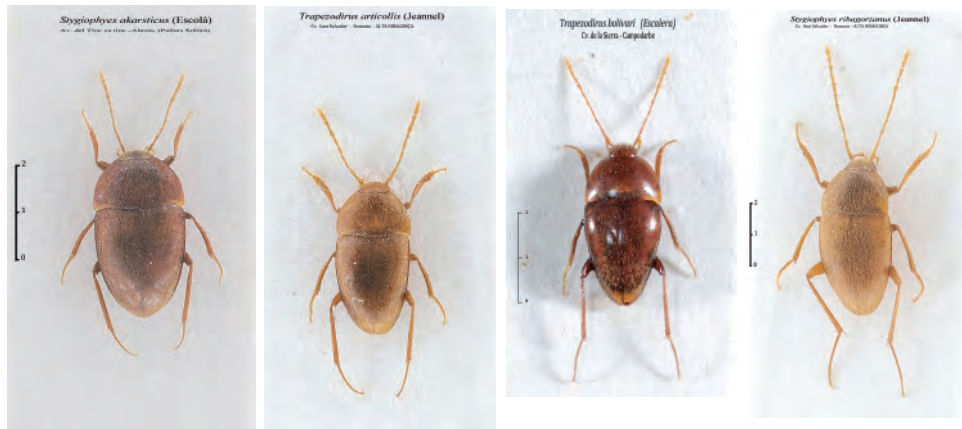


Figura 4. Cuatro de los representantes de la veintena de coleópteros leiódidos que pueblan las cuevas de las sierras pirenaicas aragonesas. (Fotografías Agustí Meseguer).

herbívoro, con niveles tróficos representados por un reducido número de especies. La biodiversidad en este tipo de ecosistema está «truncada». Si dibujamos su pirámide trófica, esa donde colocamos en su base los productores, luego los consumidores y arriba los depredadores, veremos que su base casi desaparece por completo, quedando reducida a unos pocos microorganismos quimiosintéticos.

El mundo subterráneo profundo está formado por espacios de diminuto o gran tamaño, completamente oscuros, con temperaturas casi constantes que suelen reflejar la temperatura media anual del exterior, salvo que se produzcan corrientes de aire por diferencias de presión atmosférica o exista la influencia de puntos geotermales. El aire subterráneo se halla en ocasiones enrarecido por las acumulaciones de gases como el gas carbónico, que convierte a algunas cavidades en imposibles de visitar; o el gas radón, un gas radioactivo producto de decaimiento del radio (^{226}Ra). Es frecuente que este aire lo halleemos cargado de vapor de agua, alcanzando valores de saturación, algo que es

imprescindible para los sensibles organismos subterráneos. Es tanta la necesidad de esta elevada humedad en el aire que algunas especies subterráneas de vida terrestre se tornan anfibia y pueden alojarse en las aguas subterráneas. En estos ambientes terrestres y acuáticos de pequeños y grandes espacios, donde suele ser muy escasa la producción propia de alimentos, se conforman ecosistemas sencillos que, salvo excepciones (por ejemplo, cavidades eutróficas que contienen cantidades apreciables de excrementos de animales, como murciélagos o aves) se sustentan de nutrientes que generalmente entran acompañando al agua de infiltración.

Habitantes subterráneos

El ecosistema subterráneo es habitado por una representación desigual de distintos grupos de invertebrados, e incluye también unas pocas especies de peces y anfibios, si bien estos últimos no están presentes en Aragón. Todos ellos poseen rasgos modificados que los delatan como especies adaptadas a los hábitats subterráneos. Si aplicamos la tradicional clasificación propuesta por SCHINER y RACOVUTZA, estas especies adaptadas y de vida exclusiva en los hábitats subterráneos se califican como troglobias en el caso de las formas terrestres, o estigobias para las acuáticas. La porción más grande de este elenco faunístico recae en los artrópodos, así, arácnidos, crustáceos e insectos se llevan más del 80% de las 7.000 especies de animales subterráneos descritos en todo el mundo. Entre los rasgos morfológicos más visi-

bles de troglobios y estigobios, destacan tres de carácter regresivo: la despigmentación de la cutícula, que puede ir acompañada de un adelgazamiento de la misma; la reducción de los órganos visuales que suele conducir a la anoftalmia; y la disminución del tamaño alar en insectos, que alcanza el apterismo. Estas tendencias de evolución regresiva se acompañan de caracteres progresivos como son el alargamiento y estilización del cuerpo y apéndices o el aumento de estructuras sensoriales químico, termo e higrorreceptoras. El resultado de estas tendencias evolutivas conduce a seres bizarros, a la vez que fascinantes. Además, estos

aspectos morfológicos suelen acompañarse de otros de tipo fisiológico y comportamental, explicables por las presiones selectivas que caracterizan el ambiente subterráneo. Unas presiones relacionadas con los escasos recursos tróficos, la oscuridad total constante, la atmósfera estable con una humedad elevada, y la baja competitividad. Ello conlleva a la ralentización general del metabolismo y la reducción de la demanda de energía, y en consecuencia la dilatación del ciclo biológico, el aumento del tamaño de los huevos, y el acortamiento de las fases postembrionarias con tendencia a la pedomorfosis y a la neotenia.

Pese al interés biológico de estas modificaciones, son la endemidad y el interés filogenético y biogeográfico los temas que más atención están recibiendo en los últimos años. La razón radica en la aparición de técnicas de biología molecular que han dado un paso importante en la resolución del origen o colonización de la fauna subterránea.

Entre los habitantes de cuevas y simas, dejaremos a un lado en este breve artículo a los bien conocidos murciélagos. Estos mamíferos voladores participan activamente en el ecosistema subterráneo. Aportan en numerosas ocasiones nutrientes, en forma de excrementos o cadáveres, que hacen florecer las poblaciones de troglobios, e incluso estigobios. No obstante, no los trataremos aquí debido a su carácter tempo-



Figura 5. *Aphaenops mensioni*, un esbelto y bello carábido troglobio de las redes subterráneas profundas del Sistema de la Fuentes de Escuaín, Huesca. Una de los géneros que mejor caracterizan la rica región pirenaica. (Fotografía Francesc Alfambra).

ral, no son formas exclusivas del medio subterráneo, ya que cada día, al atardecer, salen fuera de sus refugios oscuros en busca del necesario alimento, principalmente insectos, en muchos casos molestos o nocivos para el ser humano.

Fauna de las cuevas aragonesas

Aragón es una tierra rica en cuevas y simas, tanto en sus sierras septentrionales de los Pirineos y Prepirineo como en las más meridionales del Sistema Ibérico, y en ellas no falta una abundante y variada fauna subterránea. Una fauna que empezó a ser conocida a comienzos del pasado siglo

XX, a lo largo del vasto proyecto científico conocido como Biospeleología, dirigido por dos zoólogos, el francés René Jeannel y el rumano Emil Racovitza. Un proyecto que tuvo carácter internacional y en el que se recolectó y posteriormente estudió fauna de centenares de cavidades y supuso las primeras exploraciones biospeleológicas en cuevas oscenses (entendemos por biospeleología el estudio de los seres vivos del medio subterráneo). Desde 1905 a 1917 Jeannel y Racovitza visitaron más de medio centenar de cavidades de Huesca, tal como figura en tres series de la 'Énumération des Grottes visitées' publicado en los Archives de Zoologie Expérimentale et Générale. Tras un largo perio-



Figura 6. Colémbolos subterráneos, elementos fungívoros y descomponedores muy numerosos en presencia de materia orgánica. (Fotografías Agustí Meseguer).



Figura 7. *Diplópodos* o milpiés *Chordematida* sin identificar de las cavidades al sureste aragonés. (Fotografía Agustí Meseguer).

do en el que sólo algunos resultados se dieron a conocer, en la segunda mitad del pasado siglo, los biospeleólogos Drs. Francesc Español y Oleguer Escolà, junto a sus colaboradores del Museo de Zoología de Barcelona, reanudaron esta labor de estudio de la fauna subterránea aragonesa. Hoy día, las cavidades aragonesas y su medio subterráneo en general son objeto de importantes estudios (FAILLE *et al.*, 2010a, 2010b; JORDANA *et al.*, 2012; SENDRA *et al.*, 2015 entre muchos otros), que poco a poco van descubriendo la gran importancia e interés científico del ecosistema subterráneo que aloja Aragón.

Esta notable fauna subterránea aragonesa se encuentra integrada por un nutrido número de representantes de diversos grupos de invertebrados como gasterópodos, arácnidos, crustáceos, miriápodos e insectos, de los que haremos un sucinto recorrido entre sus taxones más destacables. Dadas las diferencias evidentes en la composición faunística del medio subterráneo entre la cordillera pirenaica y la cordillera ibérica, es conveniente dividir nuestro recorrido de la vida subterránea aragonesa en dos (Fig. 1-3).

Comencemos por las sierras pirenaicas, con abundantes cuevas de largo recorrido y profundidad. Estas cavidades oscenses nos acceden a un medio subterráneo en mitad de una de las regiones biospeleológicas más ricas del mundo, la región pirenaica, caracterizada por, entre otros, dos grupos muy

interesantes de insectos coleópteros con un papel bien distinto en el ecosistema subterráneo. De una parte, los pequeños leiódidos, una familia de detritívoros que actúan como consumidores secundarios, con una veintena de especies conocidas (Fig. 4), agrupadas en siete géneros (*Bellesia*, *Lagariella*, *Naspunius*, *Salgadoia*, *Speonomus*, *Stygiophyes* y *Trapezodirus*) y con reseñables ejemplos de adaptación al medio subterráneo que incluyen reducción de las etapas larvarias y la pérdida de los mecanismos de termorregulación. De otra parte, pero con un rol bien distinto, el de depredador, los Pirineos oscenses albergan diez especies troglobias de la tribu Trechini de los géneros *Geotrechus*, *Aphaenops* e *Hydraphaenops*, todos ellos con origen común que se remonta al mioceno tardío, hace 10 millones de años, con unas condiciones climáticas más cálidas y húmedas (FAILLE *et al.*, 2010a; ORTUÑO y GILGADO, 2010) (Fig. 4). Mientras las especies de *Geotrechus* tienen inclinación por los horizontes profundos del suelo, las gráciles formas de *Aphaenops* (Fig. 5) e *Hydroaphaenops* son casi exclusivas del medio subterráneo profundo. También en cavidades oscenses hallamos otro coleóptero, este de otra familia menos frecuente en el medio subterráneo, la de los estafilínidos, del que se conoce una diminuta especie, *Bathybythus bleyi* que vive en una de las cavidades más emblemáticas de la región, la Cueva del Molino de Aso en Huesca (Fig. 2).

Además de coleópteros, el medio subterráneo oscense nos brinda otros troglobios interesantes como el gasterópodo terrestre *Zospeum bellesi*



Figura 8. *Paraphaenops fadriquei*, uno de los últimos descubrimientos de la Cueva de la Cija de Fortanete, que muestra el interés paleobiogeográfico del karst turolense. (Fotografía Agustí Meseguer).



Figura 9. *Campodea* (*Dicampa*) *melici*, *dipluro campodeido* descrito de cuatro cavidades de los modestas áreas kársticas zaragozanas-turolenses. (Fotografía José Manuel Sánchez Sanz).

descrito en la Cueva de Aso aunque con una más amplia distribución (Prieto y Zuazu, en prensa), los isópodos del género *Libanonethes* también conocido del otro extremo del Mediterráneo; los hexápodos dipluros, con cuatro especies de los géneros *Plusiocampa* y *Litocampa*; y los colémbolos, con diez especies de diversos géneros. Todos ellos son de hábitos detritívoros y fungívoros (Fig. 6). Junto con ellos conviven otras especies, esta vez miriápodos diplópodos de cierto tamaño como el *Blaniulus huescanus* y representantes de *Spelaeoglomeris* y *Pyreneosoma* que se encargan de eliminar los restos vegetales que otros desechan (Fig. 7). Además de los carábidos, el ecosistema subterráneo oscense alberga otros depredadores como el grácil palpígrado *Eukoenemia hispanica*, los araneidos de los géneros *Leptoneta* y *Troglohyphantes*, el pseudoescorpión *Neobisium cervelloi* o el opilión *Ischyropsalis pyrenaica*.

El centro y el sur de Aragón se encuentran salpicados de cavidades subterráneas, a lo largo de una litología no siempre favorable, pero con cuevas de gran importancia biológica. Un buen ejemplo es la Cueva de la Cija de Fortanete en Teruel (Fig. 3), donde recientemente, miembros de la 'Associació Catalana de Biospeleologia' han descubierto sorprendentes elementos troglobios. Destaca entre ellos, el esbelto carábido *Paraphaenops fadriquei* cuya forma grácil, ausencia de ojos y apéndices alargados nos recuerdan a los *Aphaenops* pirenaicos (Fig. 8). No obstan-

te, éstos forman dos linajes distintos, aunque de la misma tribu, los Trechini. Parece ser que *Paraphaenops*, del que se conocen sólo dos especies, ambas de la región del Maestrazgo tarraconense-turolense, tenga un origen más arcaico que los *Trechini pirenaicos* y guarde mayor relación con otros géneros como *Sardaphaenops* de la isla de Cerdeña (FAILLE *et al.*, 2010b). También se han descrito recientemente tres colémbolos subterráneos de los géneros *Pygmarrhopalites* y *Oncopodura* (JORDANA *et al.*, 2014) que se unen a otros descomponedores y fungívoros como son los hexápodos dipluros, *Campodea maestrazgoensis* y *Campodea melici*, este último recientemente descrito en varias cavidades tanto de Teruel como de Zaragoza (SENDRA *et al.*, 2015) (Fig. 9). Por último, el quilópodo *Lithobius jorbai*, un depredador gigante del medio subterráneo, aunque por fortuna para sus potenciales presas se halla limitado a unas pocas cavidades del Maestrazgo castellanense-turolense (Fig. 10).

Sin embargo, las especies que hemos ido mencionando ocupan el ambiente terrestre del medio subterráneo aragonés, y hasta ahora no hemos hablado de la fauna de las aguas subterráneas. Entre estos elementos acuáticos se encuentran los sencillos gusanos planos de agua dulce, las conocidas planarias, como *Dendrocoelopsi brementi*, que muestran adaptaciones a las aguas en la oscuridad. Más frecuentes, aunque sólo se conocen unas pocas especies, son los artrópodos crustáceos como los asélidos del género *Proasellus* y los anfípodos de los géneros *Cangronyx* y *Salentinella*. A diferencia de la vida terrestre, la vida en las aguas subterráneas de Aragón es aún poco conocida a pesar del interés de esta fauna como indicadora de la calidad del agua almacenada bajo el suelo.

No queremos despedir este esbozo de la sorprendente vida bajo el suelo de Aragón sin que destaquemos la importancia de sus numerosos elementos endémicos, únicos de las áreas kársticas aragonesas, de gran interés morfológico, filogenético, biogeográfico, a la vez que ecológico y evolutivo. No obstante, a buen seguro el futuro nos deparará asombrosos taxones y en especial, un más amplio y detallado conocimiento de su ecosistema subterráneo y sus interrelacio-



Figura 10. *Lithobius jorbai*, quilópodo habitante de las cuevas turolenses que con sus dos centímetros de longitud supone el mayor depredador de estos hábitats profundos. (Fotografía Josep Pastor).

nes con la esplendorosa naturaleza aragonesa por encima de nuestros pies.

Agradecimientos

Expresar mi agradecimiento a quien me propuso este artículo y me aportó valiosas correcciones, Antonio Melic, así como a todo un elenco de colegas que tuvo a bien aportarme sus valiosos conocimientos en los diversos grupos zoológicos del ecosistema subterráneo: Lluís Auroux, Pablo Barranco, Jordi Comas, Rafael Jordana, Floren Fadrique, Vicente Manuel Ortuño, Carlos Prieto, Juan Antonio Zaragoza. Sin sus aportaciones no hubiera sido posible construir este texto que aquí se muestra. Además, hago extensivo este agradecimiento a mis compañeros que me han ayudado en la preparación del material gráfico o cedido su material fotográfico: Francesc Alfambra, Lluís Auroux, Monica Gallart, Agustí Meseguer que nos aportó un buen elenco de les fotos seleccionadas, Floren Fadrique, Josep Pastor y José Manuel Sánchez Sanz, sin ellos, el artículo sería solo un largo texto en el que apenas nos podemos imaginar los seres bizarros de este subsuelo aragonés y donde se desenvuelven sus 'oscuras' vidas. Y, por último, destacar la ayuda que siempre presta mi compañera Loles Beltrán Barat en el divertimento de hacer legibles estos textos para que lleguen a la mayor parte de los lectores y no sólo a los capaces de descifrar acertijos.

Referencias bibliográficas

- FAILLE, A., RIBERA, I., DEHARVENG, L., BOURDEAU, C., GARNERY, L., QUEINNEC, E., DEUVE, T. 2010a. A molecular phylogeny shows the single origin of the Pyrenean subterranean Trechini ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **54**, pp. 97-106.
- FAILLE, A., CASALE, A., RIBERA, I. 2010b. Phylogenetic relationships of Western Mediterranean subterranean Trechini groundbeetles (Coleoptera: Carabidae). *Zoologica Scripta*, **40**, pp. 282-295.
- JORDANA, R., FADRIQUE, F., BAQUERO, E. 2012. The collembolan fauna of Maestrazgo caves (Teruel, Spain) with description of three new species. *Zootaxa* 3502, pp. 49-71.
- ORTUÑO, V.M., GILGADO, J.D. 2010. Update of the knowledge of the Ibero-Balearic hypogean Carabidae (Coleoptera): Faunistics, biology and distribution. *Entomologische Blätter*, **106**, pp. 233-264.
- PRIETO, C., ZUAZU, F.J. en prensa. Nuevas citas y distribución geográfica de *Zospeum bellesi* Gittenberger, 1973 (Gastropoda: Ellibiida: Ellobiidae). *Iberus*.
- SENDRA, A., BELTRÁN, M.D., SÁNCHEZ, J.M. 2015. Descripción de un sorprendente dipluro nuevo (Diplura: Campodeidae) de cavidades de la Cordillera Ibérica (Aragón, España). *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, **57**: 189-199.
- SENDRA, A., REBOLEIRA, A.S.P.S. 2014. La extensión y los límites de la fauna en los hábitats subterráneos. *Boletín de la Asociación española de Entomología*, **38** (3-4), pp. 203-224.