

RESPUESTA PLÁSTICA A LA LUZ Y AL AGUA EN CUATRO ESPECIES DEL GÉNERO *QUERCUS*

J. L. Quero ^{1,2}, R. Villar ^{2*}, T. Marañón ³, A. Murillo ^{2, 4}, R. Zamora ¹

¹ Dpto. Biología Animal y Ecología, Facultad de Ciencias, Universidad de Granada, Avda. Fuentenueva, s/n, 18071 Granada

² Area de Ecología, Edificio C-4, Campus de Rabanales, Universidad de Córdoba, 14071 Córdoba

³ IRNAS, CSIC, Av. Reina Mercedes 10, 41012 Sevilla

⁴ Dpto. Ingeniería Forestal, Silvopascicultura, ETSIAM, Universidad de Córdoba, Avda. Menendez Pidal s/n 14004 Córdoba

* Correo electrónico: bv1vimor@uco.es

Resumen

El objetivo de este estudio es conocer el nivel de plasticidad fenotípica de plántulas de varias especies de *Quercus* a dos de los principales factores que regulan el crecimiento y la supervivencia de las plantas leñosas mediterráneas: la luz y el agua, así como determinar qué variables son más plásticas a uno u otro factor. Se cultivaron en condiciones controladas individuos de *Quercus ilex subsp. ballota*, *Q. suber*, *Q. pyrenaica* y *Q. canariensis* en tres tratamientos de luz (100, 25 y 3% de luz incidente) y con agua abundante. A partir de mediados de primavera, a una parte de los individuos se le suprimió el agua, de forma que se tuvieron dos tratamientos de agua (riego vs. no riego) dentro de cada tratamiento de luz. Se estudiaron distintas variables fisiológicas, como la tasa de fotosíntesis y respiración, el punto de compensación y de saturación a la luz, la conductancia estomática, la eficiencia instantánea en el uso del agua, la eficiencia fotosintética a la luz y la eficiencia en el uso del nitrógeno. También se estudiaron distintas variables morfológicas o estructurales, como el área foliar, el área específica foliar, las concentraciones de N y C y un índice de clorofila. La plasticidad de las variables estructurales al factor agua fue muy baja, mientras que el índice de plasticidad de las fisiológicas fue mayor. Con la luz, no se detectaron diferencias en los índices de plasticidad de las variables estructurales o fisiológicas. Estas diferencias se pueden explicar, por un lado porque la luz es un factor que ha condicionado el crecimiento y expansión de las hojas, afectando tanto a las variables estructurales como fisiológicas. Por el contrario, la falta de agua se puso de manifiesto cuando la planta había finalizado su crecimiento; así no respondieron a este factor modificando características estructurales, de gran componente ontogenético. Sin embargo, estas especies adaptadas a la sequía estival, sí tienen buen potencial de aclimatación a la falta de agua modificando características fisiológicas que le permiten optimizar la relación fotosíntesis/transpiración.

Palabras clave: capacidad fotosintética, área específica foliar, eficiencia en el uso del nitrógeno, eficiencia en el uso del agua, plasticidad fenotípica.

INTRODUCCIÓN

La respuesta plástica de las plantas a los distintos factores ambientales como la luz (VALLADARES *et al.*, 2003) y el agua (CORCUERA *et al.*, 2004) parece estar relacionada con su crecimiento, supervivencia e incluso con su distribución (SULTAN, 2001). Dada la especial relevancia de la plasticidad, se ha estudiado en multitud de organismos como líquenes (PINTADO *et al.*, 1997), herbáceas (URBAS & ZOBEL, 2000), arbustos (BALAGUER *et al.*, 2001) y árboles (KERR, 2004). En estos y otros trabajos se ha cuantificado la plasticidad de las especies atendiendo a diferentes variables abióticas como la luz, el agua, los nutrientes o incluso de forma más genérica a la heterogeneidad ambiental (GIANOLI, 2004). Sin embargo, existen pocos estudios que estimen la plasticidad combinando más de un factor. La plasticidad ha sido medida en multitud de rasgos de la planta, tanto a nivel de hoja (área específica foliar, tasa de fotosíntesis, fluorescencia de la clorofila, etc.) como a nivel de individuo (distribución de biomasa, arquitectura, etc.). Además, en algunos estudios (VALLADARES *et al.*, 2000), se ha comparado la plasticidad de variables fisiológicas frente

a estructurales, aunque la información existente es escasa.

Las especies de *Quercus* objeto de estudio, poseen un interés especial añadido por su diferente estrategia foliar así como por su distribución en dos sierras representativas y a la vez contrastadas del sur peninsular. El alcornoque, *Quercus suber* (perennifolia), y el quejigo andaluz, *Quercus canariensis* (caducifolia), coexisten en el Parque Natural de los Alcornocales dominando este último vaguadas y fondos de valles y arroyos. En el Parque Nacional de Sierra Nevada, los bosques de encina (*Quercus ilex subsp. ballota*, perennifolio) predominan en zonas de baja altitud, frente a los melojares (*Quercus pyrenaica*, caducifolio) que ocupan zonas a mayor altitud (BLANCO CASTRO *et al.* 1998).

Los objetivos del presente estudio son (i) conocer la respuesta plástica a la luz y al agua en cuatro especies del género *Quercus*, (ii) determinar qué variables son más plásticas y (iii) comparar la plasticidad de las variables estructurales y las fisiológicas.

MATERIAL Y MÉTODOS

Condiciones de crecimiento

El experimento se llevó a cabo en los invernaderos de la Universidad de Córdoba (37° 51' N, 4° 48' W y 100 m. de altitud) bajo condiciones controladas. En otoño de 2002 se recolectaron bellotas de las cuatro especies en las dos zonas de estudio (PN Los Alcornocales y PN Sierra Nevada). Debido a problemas de viabilidad con las bellotas de *Q. pyrenaica* del PN Sierra Nevada, se recolectaron nuevas semillas en el PN de Sierra de Cardeña y Montoro. Las bellotas fueron sembradas en macetas individuales de PVC de 11 cm de diámetro y 50 cm de altura (para evitar en la medida de lo posible la interferencia del crecimiento radicular). Las plantas fueron sometidas a tres niveles de luz: 1) tratamiento “luz” en el que recibían el 100% de la luz disponible dentro del invernadero; 2) tratamiento “sombra” en el que las plántulas se cubrían con una malla verde y recibían el 25 % de la luz incidente; y 3) tratamiento “sombra profunda” en el que las plántulas sólo recibían el 3 % de la luz incidente. Los valores medios \pm la desviación estándar de la radiación fotosintéticamente activa medida con EMS7 (canopy transmission meter, PP-system, UK) el 28 de mayo de 2003 a mediodía solar, en cada tratamiento de luz fueron 760 ± 424 (en luz), 187 ± 76 (en sombra) y 23 ± 5 (en sombra profunda), expresados en $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Al principio del experimento las plantas fueron regadas semanalmente. Una vez emergidas las plántulas y después de 4 meses de crecimiento, se instaló un sistema de riego por goteo en la mitad de las macetas (tratamiento “riego”) mientras la otra mitad no fue regada hasta el final del experimento (tratamiento “no riego”). De esto modo, los tratamientos simulaban una típica situación de sequía estival en el ambiente mediterráneo. Los valores medios \pm desviación estándar de la humedad del suelo (en contenido volumétrico) medidos con una sonda TDR (modelo 100, Spectrum Technologies, Inc.) en julio del 2003 fueron de 13.20 ± 1.65 % (para el tratamiento “riego”) y 2.96 ± 1.05 % (para el tratamiento “no riego”).

Medidas de fotosíntesis y otros rasgos relacionados

Las tasas de fotosíntesis se midieron en seis hojas tomadas al azar de distintos individuos por cada especie y tratamiento de luz y agua. Las medidas se realizaron con un analizador portátil (Ciras-2, PP-System, UK). El aparato se ajustó para tener unas condiciones constantes de concentración de CO_2 (360 ppm), flujo ($150 \text{ cm}^3 \text{ min}^{-1}$) y temperatura de la hoja (25°C) dentro de la cámara. Se estimó la tasa de fotosíntesis a 10 intensidades luminosas en el siguiente orden: 1000, 1300, 1500, 800, 600, 400, 200, 100, 50, $0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Cada hoja permanecía un minuto en cada nivel de intensidad lumínica, en el que se registraban la tasa de asimilación neta, la tasa de transpiración neta y la concentración intercelular de CO_2 .

Tras las medidas de fotosíntesis, se estimó el contenido de clorofila con un medidor CCM-200 (Optic Science, USA). Posteriormente, las hojas se recolectaron, se midió su área (registrando su área con un escáner y procesando la imagen con un analizador de imágenes, Image Pro-Plus v 4.5 Media Cybernetic, Inc). Las hojas se secaron en una estufa a 80°C durante al menos dos días y se pesaron, para determinar el área específica (SLA, área/ peso seco foliar). Las hojas se molieron con N líquido en un mortero de ágata hasta obtener un polvo muy fino. Se analizó la concentración de N y C con un analizador elemental (Eurovector EA 3000, EuroVector SpA. Italia).

Los rasgos fisiológicos de cada hoja se obtuvieron ajustando los datos de asimilación de carbono en respuesta a la luz mediante el modelo de la hipérbola no rectangular de THORNLEY (1976):

$$A(I) = \frac{\Phi I + A_{max} - \sqrt{(\Phi I + A_{max})^2 - 4\theta I A_{max}}}{2\theta} - R_d \quad (1)$$

donde A es la tasa de asimilación neta, I la intensidad de radiación, Φ la eficiencia cuántica, A_{max} la tasa de asimilación máxima, R_d la tasa de respiración en oscuridad y θ la curvatura. Las distintas variables se estimaron usando el método de estimación no lineal de Statistica v6 (StatSoft, Inc. 2004). La varianza explicada por el modelo no lineal de fotosíntesis con respecto a la intensidad luminosa fue muy alta (valores medios r^2 de 0.979 ± 0.314). Los datos de fotosíntesis máxima fueron recalculados asumiendo una luz incidente de $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (aproximadamente el valor máximo para verano en nuestras latitudes). El punto de saturación de luz (LSP) se calculó como el valor de radiación fotosintética en el que se alcanzaba el 90% de la tasa de fotosíntesis máxima. El punto de compensación a la luz (LCP) se calculó como la radiación luminosa donde la tasa de fotosíntesis es cero.

Análisis de datos

Se calculó un índice de plasticidad [PI= (Max valor – Min valor)/Max valor] según la fórmula de VALLADARES *et al.* (2000), para cada especie en respuesta a cada tratamiento de luz o agua. Este índice tiene la ventaja de que los cambios en las variables expresadas en diferentes unidades y con diferentes rangos, pueden ser comparados en una escala de 0 a 1 (VALLADARES *et al.* 2003). Para el índice de plasticidad, las variables se caracterizaron en estructurales [índice de clorofila (CL index), área foliar, área específica foliar (SLA), concentración de nitrógeno (N) y de carbono (C)] o fisiológicas [tasa máxima de fotosíntesis (A), tasa de respiración (R), punto de compensación a la luz (LCP), punto de saturación a la luz (LSP), eficiencia fotosintética a la luz (Φ), conductancia estomática (g_s), cociente entre la concentración de CO_2 interna y externa (C_i/C_a), eficiencia en el uso del agua (WUE) y eficiencia en el uso del nitrógeno (NUE)]. Algunas variables (N, C, A y R) se expresaron tanto referidas a unidad de superficie (N_{area} , C_{area} , A_{area} , R_{area}) como referidas a unidad de peso (N_{peso} , C_{peso} , A_{peso} , R_{peso}), ya que dan una diferente información (WRIGHT *et al.*, 2004).

Las diferencias en la plasticidad a la luz y al agua, entre especies y entre tipo de variables (estructurales o fisiológicas) se analizaron con ANOVA y el test de Tukey para las comparaciones a posteriori. En los casos donde no hubo normalidad y homocedasticidad las variables fueron transformadas a logaritmo (ZAR, 1984). Todos los análisis se llevaron a cabo con Statistica v6 (STATSOFT, INC. 2004).

RESULTADOS

No se encontraron diferencias entre las distintas especies en el índice de plasticidad a la luz (Fig. 1A), tanto para las variables fisiológicas como estructurales (medias de 0.32 ± 0.22 y 0.37 ± 0.18 , respectivamente, $P > 0.35$). Se encontraron variables fisiológicas muy plásticas a la luz como es el caso de LCP, LSP, R_{area} , R_{peso} , A_{area} y A_{peso} , con valores cercanos a 0.50 (Figura 2 A). En cambio, otras variables fisiológicas (Φ y C_i/C_a) presentaron valores de índice de plasticidad muy bajos (en torno a 0.15, Figura 2 A). En relación a las variables estructurales, SLA, C_{area} , N_{area} presentaron valores altos de plasticidad (en torno a 0.50), mientras que otras variables (C_{peso} e índice de clorofila) mostraron bajos valores de plasticidad, en torno a 0.10 (Figura 2 A).

En relación al índice de plasticidad al factor agua, se encontraron diferencias entre las variables fisiológicas y estructurales ($P < 0.0001$), siendo mayor la plasticidad de las variables fisiológicas (0.35 ± 0.22 frente a 0.07 ± 0.05 , Tukey test, $P < 0.001$; Figura 1 B y Figura 2 B). Se encontraron también diferencias a nivel de especie en la plasticidad de las variables fisiológicas ($P < 0.05$), siendo el quejigo (*Q. canariensis*) menos plástico al agua (valor de 0.15) que las demás

especies (valores en torno a 0.35 y 0.45) (Fig. 1 B).

DISCUSIÓN

La teoría ecológica, predice que una estrategia generalista y por tanto plástica puede ser mas favorable en ambientes heterogéneos que en ambientes estables (VAN TIENDEREN, 1991; GIANOLI, 2004). En el clima mediterráneo, se ha descrito la heterogeneidad como una característica intrínseca de estos ambientes (KOLASA & PICKETT, 1991; CALDWELL & PEARCY, 1994; TILMAN & KAREIVA, 1997). En condiciones naturales, las plántulas de estas especies crecen y se desarrollan en un ambiente heterogéneo, en cuanto a la luz y el agua (MARAÑÓN *et al.*, 2004). Los resultados encontrados en este experimento sugieren que la respuesta plástica de estas especies puede actuar como un mecanismo para sobrevivir ante un ambiente variable, sobre todo en las primeras etapas del desarrollo, cruciales para el establecimiento (HARPER, 1977). Sin embargo, no hemos encontrado diferencias en la respuesta plástica al factor luz entre las distintas especies; por tanto no podemos afirmar que la plasticidad diferencial (a la luz) influya en la distribución de las especies tal y como sugieren otros autores (SULTAN, 2001). Por el contrario, teniendo en cuenta la respuesta plástica al factor agua, se observa como *Q. canariensis* es una especie poco plástica con respecto a las demás especies, lo que sugiere una falta de respuesta a cambios bruscos a la disponibilidad de agua. Este hecho se refuerza si atendemos a la distribución de esta especie, relegada a zonas donde la sequía estival es moderada en el contexto mediterráneo (BLANCO CASTRO *et al.*, 1998).

Por lo que respecta a la plasticidad de las distintas variables estudiadas hay que destacar los valores altos de área específica foliar (SLA) muy relacionada con la tasa de crecimiento (ANTUNEZ *et al.*, 2001; VILLAR *et al.*, 2004) y por tanto con el éxito en el establecimiento de la plántula.

Cuando comparamos las variables estructurales y fisiológicas en relación con la plasticidad a la luz, hemos observado que aunque hubo respuesta plástica, no se detectaron diferencias en los índices de plasticidad entre las variables estructurales y las fisiológicas. La luz es un factor que ha condicionado el crecimiento y expansión de las hojas durante el experimento, afectando tanto a las variables estructurales como fisiológicas. Tal y como sugieren VALLADARES *et al.* (2002b), la plasticidad a la luz observada en las características estructurales incrementa la eficiencia en la captura de fotones y contribuye al aumento de la supervivencia en sombra profunda. Esto puede ser importante si consideramos la mayor probabilidad que tienen las bellotas de caer en micrositios de sombra como consecuencia de sus dispersores (GOMEZ, 2003). Por otro lado, la plasticidad fisiológica a la luz puede fortalecer la tolerancia a alta radiación (VALLADARES 2002a), con lo que juega un papel importante para las plántulas de zonas abiertas.

La plasticidad de las variables estructurales al factor agua fue muy baja, mientras que el índice de plasticidad de las fisiológicas fue mayor. En nuestro experimento se han intentado reproducir las condiciones de una situación típica en el bosque mediterráneo, plántulas creciendo en diferentes ambientes lumínicos y con la llegada del verano se produce un fuerte descenso en la disponibilidad de agua, por tanto esta falta de agua se pone de manifiesto cuando la planta ha finalizado su crecimiento con lo que las plántulas no responden a este factor modificando características estructurales, de gran componente ontogenético. Sin embargo, estas especies tolerantes de la sequía estival, sí tienen buen potencial de aclimatación a la falta de agua modificando características fisiológicas que le permiten optimizar la relación fotosíntesis / transpiración. Nuestros resultados ponen de manifiesto la importancia de la plasticidad en las características estructurales y fisiológicas de cara al éxito en el establecimiento de las plántulas.

BIBLIOGRAFÍA

- ANTUNEZ, I.; RETAMOSA, EC. y VILLAR, R. 2001. Relative growth rate in phylogenetically related deciduous and evergreen woody species *Oecologia* 128: 172-180.
- BALAGUER, L.; MARTINEZ-FERRI, E.; VALLADARES, F.; PEREZ-CORONA, ME.; BAQUEDANO, FJ.; CASTILLO, F.J. y MANRIQUE, E. 2001. Population divergence in the plasticity of the response of *Quercus coccifera* to the light environment. *Functional Ecology*, 15: 124-135.
- BLANCO CASTRO, E.; CASADO GONZÁLEZ, M.A.; COSTA TENORIO, M.; ESCRIBANO BOMBÍN, R.; GARCÍA ANTÓN, M.; GÉNOVA FUSTER, M.; GÓMEZ MANZANEQUE, A.; GÓMEZ MANZANEQUE, F.; MORENO SAIZ, J.C.; MORLA JUARISTI, C.; REGATO

- PAJARES, P. y SAINZ OLLERO, H. 1998. *Los Bosques Ibéricos.*, Geoplaneta, Barcelona.
- CALDWELL, M.M. & PEARCY, R.W. 1994. *Exploitation of environmental heterogeneity by plants: ecophysiological processes above- and below-ground.* Academic Press, San Diego, EEUU.
- CORCUERA, L.; CAMARERO, J.J. y GIL-PELEGRIN, E. 2004. Effects of a severe drought on *Quercus ilex* radial growth and xylem anatomy. *Trees, Structure and Function* 18: 83-92.
- GÓMEZ, J.M. 2003. Spatial patterns in long-distance dispersal of *Quercus ilex* acorns by jays in a heterogeneous landscape. *Ecography* 26: 573-584.
- GIANOLI, E. 2004. Plasticity of traits and correlations in two populations of *Convolvulus arvensis* (Convolvulaceae) differing in environmental heterogeneity. *International Journal of Plant Sciences*, 165: 825-832.
- HARPER, J. L. 1977. *Population Biology of Plants.* Academic Press, Londres, Inglaterra.
- KERR, G. 2004. The growth and form of ash (*Fraxinus excelsior*) in mixture with cherry (*Prunus avium*), oak (*Quercus petraea* and *Quercus robur*), and beech (*Fagus sylvatica*). *Canadian Journal of Forest Research*, 34: 2340-2350.
- KOLASA, J. & PICKETT, STA. 1991. *Ecological heterogeneity.* Springer-Verlag, Nueva York, EEUU.
- MARAÑÓN, T.; ZAMORA, R.; VILLAR, R.; ZAVALA, M.A.; QUERO, J.L.; PÉREZ-RAMOS, I.; MENDOZA, I. y CASTRO, J. 2004. Regeneration of tree species and restoration under contrasted Mediterranean habitats: field and glasshouse experiments. *International Journal of Ecology and Environmental Sciences*, 30: 187-196.
- PINTADO, A.; VALLADARES, F. y SANCHO, L.G. 1997. Exploring phenotypic plasticity in the lichen *Ramalia capitata*: Morphology, water relations and chlorophyll content in north and south facing populations. *Annals of Botany*, 80: 345-353.
- STATSOFT, INC. 2004. *Statistica (data analysis software system), version 6,* Tulsa, Oklahoma, EEUU.
- SULTAN, SE. 2001. Phenotypic plasticity for fitness components in Polygonum species of contrasting ecological breath. *Ecology*, 82: 328-343
- TILMAN, D. & KAREIVA, P. 1997. *Spatial ecology: the role of space in population dynamics and interspecific interactions.* Princeton University Press, Princeton, EEUU
- THORNLEY, JHM, 1976. *Mathematical models in plants physiology.* New York. Academic Press.
- URBAS, P. & ZOBEL, K. 2000. Adaptive and inevitable morphological plasticity of three herbaceous species in a multi-species community: Field experiment with manipulated nutrient and light. *Acta Oecologica*, 21: 139-147.
- VALLADARES, F.; MARTINEZ-FERRI, E.; BALAGUER, L.; PEREZ-CORONA, E.; MANRIQUE, E. 2000. "Low leaf-level response to light and nutrients in Mediterranean evergreen oaks: a conservative resource-use strategy?" *New Phytologist* 148: 79-91.
- VALLADARES, F.; CHICO, J.M.; ARANDA, I.; BALAGUER, L.; DIZENGREMEL, P.; MANRIQUE, E. & DREYER, E. 2002a. The greater seedling high-light tolerance of *Quercus robur* and over *Fagus sylvatica* is linked to a greater physiological plasticity. *Trees, Structure and Function* 16: 395-403.
- VALLADARES, F.; SKILLMAN, J. & PEARCY, R.W. 2002b. Convergence in light capture efficiencies among tropical forest understory plants with contrasting crown architectures: a case of morphological compensation. *American Journal of Botany* 89: 1275-1284.
- VALLADARES, F.; HERNÁNDEZ, L.G.; DOBARRO, I.; GARCIA-PEREZ, C.; SANZ, R. & PUGNAIRE, F.I. 2003. The ratio of leaf to total photosynthetic area influences shade survival and plastic response to light of green-stemmed leguminous shrubs seedlings. *Annals of Botany*, 91: 577-584.
- VAN TIENDEREN P.H. 1991 Evolution of generalists and specialists in spatially heterogeneous environments. *Evolution*, 45: 1317-1331.
- VILLAR, R.; RUIZ-ROBLETO, J.; QUERO, J.L.; POORTER, H.; VALLADARES, F. y MARAÑÓN, T. 2004. Tasas de crecimiento en especies leñosas: aspectos funcionales e implicaciones ecológicas. En: F. Valladares (ed.) *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*, págs. 191-227. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- WRIGHT, I.J.; REICH, P.B.; WESTOBY, M.; ACKERLY, D.D.; BARUCH, Z.; BONGERS, F.; CAVENDER-BARES, J.; CHAPIN, F.S.; CORNELISSEN, J.H.C.; DIEMER, M.;

FLEXAS, J.; GARNIER, E.; GROOM, P.K.; GULIAS, J.; HIKOSAKA, K.; LAMONT, B.B.; LEE, T.; LEE, W.; LUSK, C.; MIDGLEY, J.J.; NAVAS, M.L.; NIINEMETS, Ü.; OLEKSYN, J.; OSADA, N.; POORTER, H.; POOT, P.; PRIOR, L.; PYANKOV, V.I.; ROUMET, C.; THOMAS, S.C.; TJOELKER, M.G.; VENEKLAAS, E.J.; VILLAR, R. 2004. The world-wide leaf economics spectrum. *Nature*, 428: 821-827.

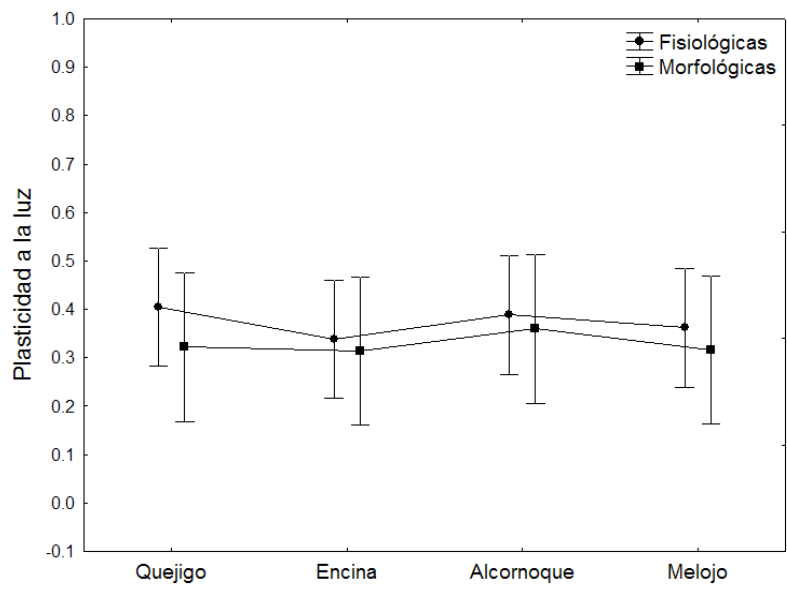
ZAR, JH. 1984. *Biostatistical analysis*, 2nd edn. Englewood Cliffs, NJ, USA: Prentice Hall.

Figura 1. Valores del índice de plasticidad a la luz (A) y al agua (B). Se representan la media \pm desviación estándar de distintas variables fisiológicas y estructurales para las cuatro especies estudiadas: quejigo (*Q. canariensis*), encina (*Q. ilex* subsp. *ilex*), alcornoque (*Q. suber*) y melojo (*Q. pyrenaica*). La clasificación en variables fisiológicas y estructurales pueden verse en la figura 2 A. El índice de plasticidad se calculó como $PI = (\text{Max valor} - \text{Min valor}) / \text{Max valor}$.

Figura 2. Valores de índices de plasticidad para la luz (A) y el agua (B) de distintas variables fisiológicas y estructurales para las cuatro especies estudiadas.

Figura 1

A



B

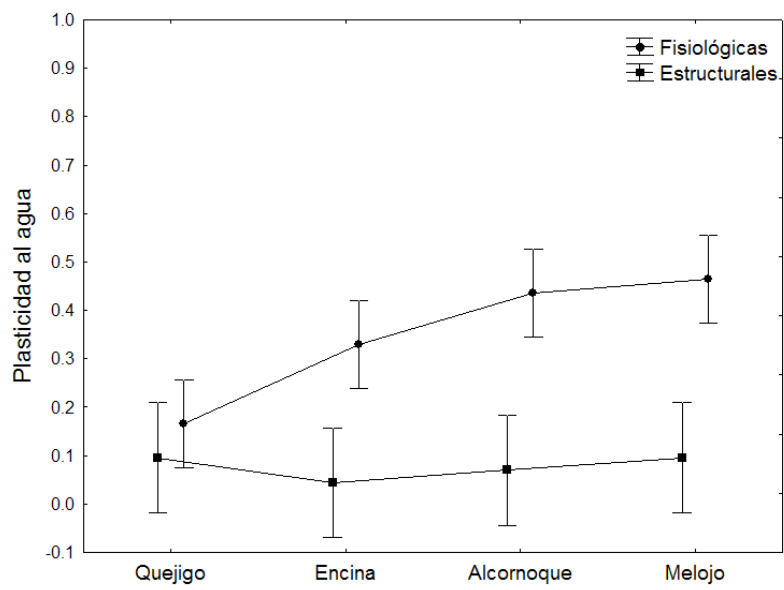


Figura 2

