

LIMITACIONES DE LA PRODUCCIÓN DE SEMILLAS EN EL AVELLANILLO ('FRANGULA ALNUS' SUBSP. 'BAETICA')

Arndt Hampe / Departamento de Biología Vegetal y Ecología. Universidad de Sevilla

RESUMEN

Durante dos años se estudiaron la floración y fructificación del avellanillo en el Parque Natural Los Alcornocales. El seguimiento individual de más de 6.000 flores, observaciones de polinizadores y diferentes experimentos revelaron que a pesar de una alta tasa de visitas por insectos, la fructificación de esta especie autoincompatible sufre una severa limitación por la falta de polen procedente de otros individuos. La abundancia de polinizadores aumenta a lo largo de la época de floración y con ella la tasa de fecundación, pero al mismo tiempo aumenta la mortalidad de flores y frutos inmaduros, en gran parte debido a la sequía estival. Como consecuencia, el éxito reproductor varía según las condiciones ambientales durante un periodo relativamente corto a finales de la floración y puede reducirse considerablemente por condiciones meteorológicas adversas en esta época.

Palabras clave: autoincompatibilidad, fenología de floración, *Frangula alnus* subsp. *baetica*, polinización.

ABSTRACT

Limits on seed production in Alder Buckthorn (*Frangula alnus* subsp. *baetica*) - The flower and fruit production of Alder Buckthorn was studied over two years in the Parque Natural Los Alcornocales. The monitoring of more than 6000 flowers, pollinator observations and different experiments showed that trees of this self-incompatible species are severely cross-pollen limited. The pollinator abundance increased through the flowering season and the fruit set improved likewise; but at the same time the mortality of flowers and initiated fruits also increased, largely due to the onset of the summer drought. Results indicate that the annual seed output of the investigated populations is largely determined by the environmental conditions during a relatively short period near the end of the flowering season, and it may be severely reduced by adverse weather.

Keywords: self-incompatibility, flowering phenology, *Frangula alnus* subsp. *baetica*, pollination.

INTRODUCCIÓN

Uno de los hábitats más prestigiosos del Parque Natural Los Alcornocales son los canutos, las estrechas gargantas que rodean los cursos altos de los arroyos. Los canutos albergan una gran variedad de especies vegetales que fueron ampliamente distribuidas en Europa durante el Terciario pero hoy están restringidas a pocos enclaves con condiciones ambientales especiales, que han permitido la supervivencia de estos relictos (Hampe & Arroyo 2002, Mejías *et al.* 2002). Estas especies relictas del Terciario han evolucionado en un clima subtropical y mucho menos estacional que el actual clima mediterráneo (Mai 1989), y sus poblaciones restantes - a menudo pequeñas y aisladas entre sí - suelen permanecer al margen de su tolerancia climática.

La reproducción y el establecimiento de las plantas jóvenes suelen ser las fases del ciclo de vida que sufren la mayor mortalidad y a menudo forman el cuello de botella para la regeneración que determina la tolerancia ambiental de las plantas (Woodward 1987, Pigott 1992). Por lo tanto tenemos que conocer con detalle la biología y dinámica de estos procesos y los factores ambientales que limitan su éxito, si queremos diseñar medidas adecuadas para la conservación de las especies relictas. El presente trabajo estudia la biología reproductiva del avellanillo (*Frangula alnus* subsp. *baetica*, Rhamnaceae), un árbol típico de los canutos que cuenta con sus mayores poblaciones a nivel mundial en el área del Parque Natural Los Alcornocales. En particular, se pretenden 1) cuantificar la producción de semillas en dos años consecutivos, 2) identificar los factores limitantes y las fases reproductivas que sufren los mayores niveles de mortalidad, 3) examinar el papel de la fenología de floración, y 4) evaluar el futuro potencial reproductivo de las poblaciones relictas del avellanillo bajo el esperable cambio climático.

ÁREA Y MÉTODOS DE ESTUDIO

El presente trabajo fue llevado a cabo en dos gargantas de la sierra del Aljibe (Puerto Oscuro y Medio) localizadas en el término municipal de Alcalá de los Gazules. Al comienzo de la época de floración 2000 se marcaron cinco ramas jóvenes, respectivamente, en 33 árboles, y éstas fueron controladas cada 6-7 días hasta el final de la época de fructificación. Durante cada censo se anotó la fase de todas las flores controladas (botón, flora abierta, flor pasada, fruto inmaduro, fruto maduro). Daños visibles de flores o frutos fueron registrados junto con el supuesto factor de mortalidad: 1) herbivoría, 2) desecación, 3) factores intrínsecos (cuando flores/frutos dejaban de crecer y cambiaban de color antes de caer), y 4) desconocido. El seguimiento fue repetido en 2001 en una submuestra de 15 árboles.

Cuatro árboles por población fueron observados durante los años 2000 y 2001 para describir la comunidad de insectos polinizadores y su abundancia a lo largo de la época de floración. Una rama por árbol fue marcada y observada semanalmente durante 15 minutos. No fue posible anotar el número de flores visitadas por cada insecto individual, así que se consideró cada estancia de un polinizador en la rama focal como una visita. Al final de cada observación se contó el número de flores abiertas en la rama.

Se realizó un experimento de adición de polen para examinar si la producción de frutos estaba limitada por la falta de polen aún en el momento de mayor abundancia de polinizadores (principios de junio). En cinco árboles por población, se rozó cuidadosamente el estigma de diez flores por árbol con anteras provenientes de otros individuos, mientras que diez otras flores abiertas sirvieron de control. Un segundo experimento examinó el papel de la fenología de floración para la fructificación. Antes del comienzo de la floración 2001, se marcaron tres juegos de cuatro ramas, respectivamente, en nueve árboles pertenecientes a la población de la garganta del Puerto Oscuro. Las ramas fueron controladas cada 2-3 días y las flores recién abiertas fueron cuidadosamente quitadas según el tratamiento de floración: 1) temprano (los últimos 50%),

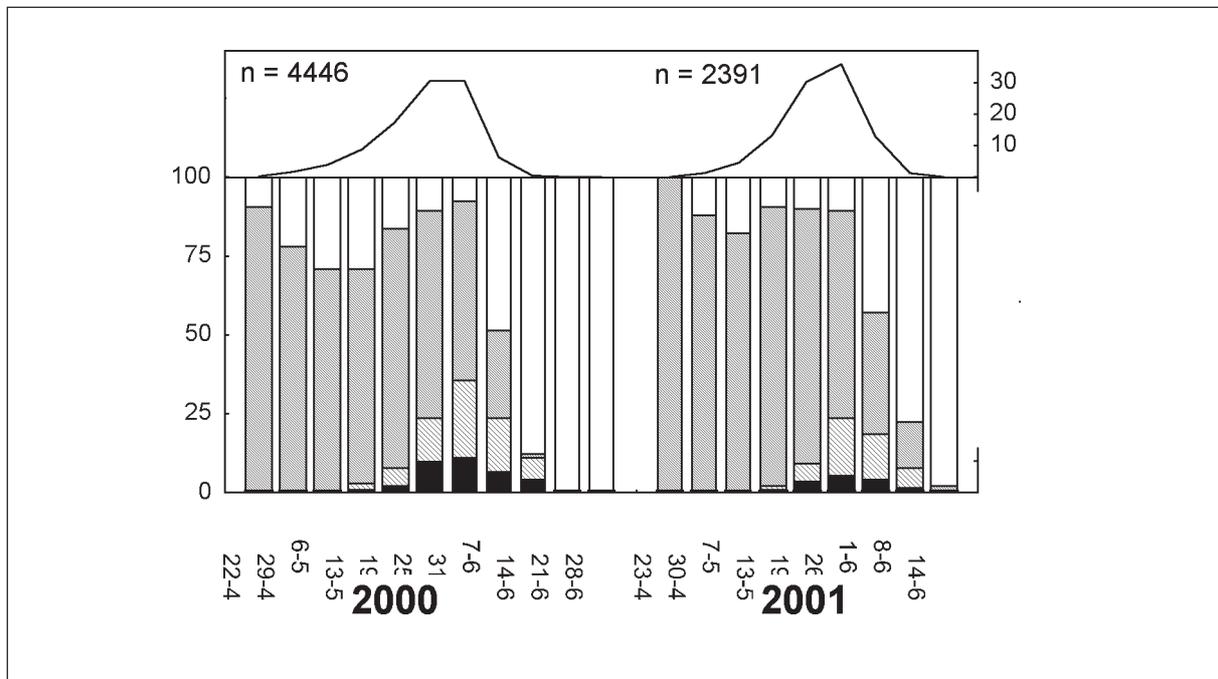


Figura 1. Fenología de floración y mortalidad de flores/frutos del avellanillo a lo largo de las épocas de floración de 2000 y 2001. Arriba se presenta el porcentaje del número total de flores que floreció en cada fecha de censo; abajo se indica cuántas flores lograron los siguientes estados de desarrollo: botón (blanco), flor abierta (trama fina), fruto iniciado (trama gruesa) y fruto maduro (negro).

2) pico (los primeros y los últimos 25%), 3) tardío (los primeros 50%) y 4) continuo (cada segunda flor). En ambos experimentos se registraron los números de frutos iniciados y madurados.

Para cada rama se calcularon las fracciones de flores que llegaron a convertirse en frutos iniciados y en frutos maduros, respectivamente. Estas fracciones formaron la bases de la mayoría de los análisis estadísticos. Además, se realizó un análisis de estado clave (key-stage analysis, Yamamura 1999) sobre los datos de los seguimientos descriptivos para identificar la mortalidad de flores/frutos a lo largo del proceso reproductor, y su variación entre los años 2000 y 2001.

RESULTADOS

Patrones espaciales y temporales de floración, mortalidad y fructificación

Se siguieron a un total de 1.006 inflorescencias con 4.446 flores en el año 2000 y 481 inflorescencias con 2.391 flores en 2001. Las inflorescencias fueron más grandes en 2001 ($5'0 \pm 2'2$ versus $4'4 \pm 1'9$; t test pareado: $t = -2'2$, $df = 812$, $p = 0'03$), mientras que el número de inflorescencias por rama no varió de un año al otro (2000: $6'1 \pm 1'7$, 2001: $6'4 \pm 1'6$; $t = 1'2$, $df = 128$, $p = 0'23$). Ambos parámetros variaron mucho entre árboles individuales (ANOVA de una vía: $p \ll 0'001$, respectivamente, en ambos años), mientras que no se detectaron diferencias entre las dos poblaciones.

La figura 1 presenta la fenología de floración para los dos años de estudio. Las tasas y causas de mortalidad cambiaron bastante a lo largo de la época de floración. Flores tempranas sobrevivieron en su mayoría pero fracasaron casi completamente en producir frutos. La iniciación de frutos aumentó en la segunda mitad de la época de floración, hasta que

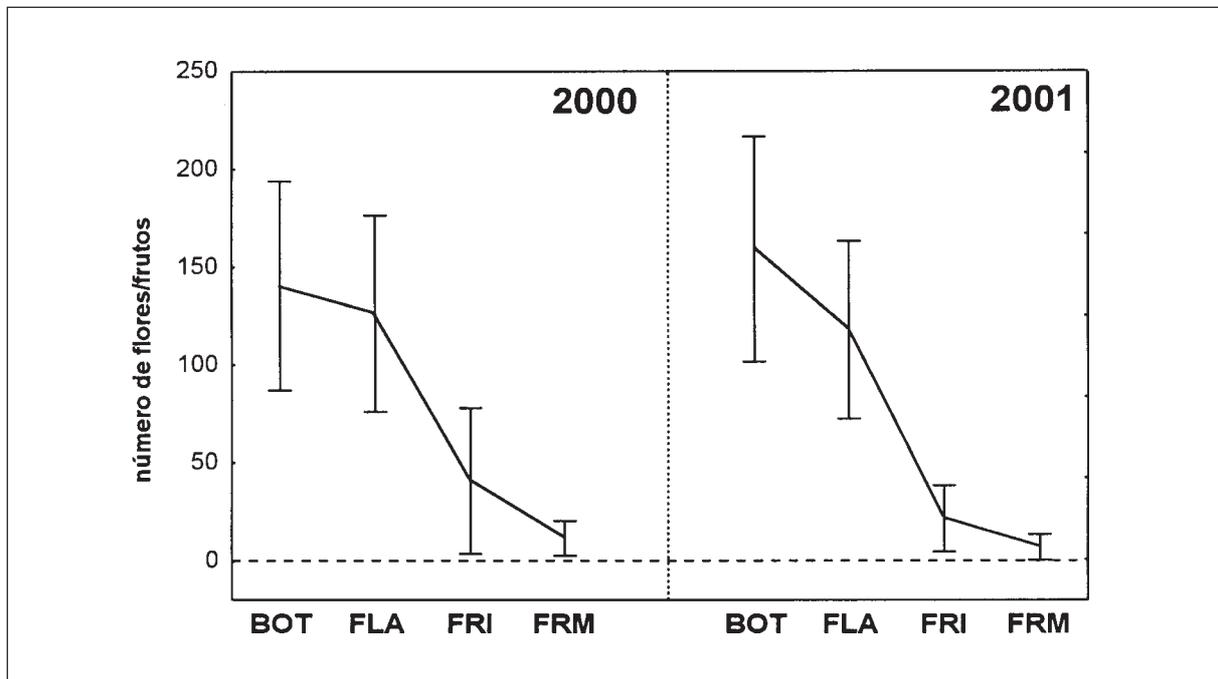


Figura 2. Mortalidades de flores y frutos a través de los diferentes estados de desarrollo en 2000 y 2001: **BOT**: botón, **FLA**: flor abierta, **FRI**: fruto iniciado, **FRM**: fruto maduro. Véase la Tabla 1 para una comparación estadística de los dos años.

esta tendencia fue adelantada por un incremento destacado de la mortalidad (figura 1). Los factores de mortalidad más importantes fueron la desecación (2000: 41%, 2001: 46%) y la herbivoría (sobre todo por pulgones; 32 y 41%). La herbivoría fue más abundante en la época temprana y mediana de floración, mientras que la desecación destacó al final (o sea, durante el periodo de mayor iniciación de frutos) y mató casi todas las flores más tardías.

El análisis de estado clave demostró que la mayor mortalidad ocurrió entre las flores abiertas, seguido por los botones (figura 2). Ambos estados sufrieron una mortalidad más elevada en 2001 que en 2000 (tabla 1). Como consecuencia, en 2000 un $9 \pm 6\%$ (media \pm desv. est.) de las flores se convirtieron en frutos maduros pero solo un $5 \pm 5\%$ in 2001. La iniciación y la maduración de frutos variaron mucho entre árboles (coeficiente de variación = 18-26% en ambos años), pero no entre poblaciones (t test: $p > 0.10$ en ambos casos).

Estado	Submortalidad	2000	2001	t	df	p
Botón	k_1	0.05 ± 0.03 (0.04)	0.13 ± 0.05 (0.09)	-5.8	14	0.0001
Flor abierta	k_2	0.64 ± 0.37 (0.53)	0.84 ± 0.34 (0.57)	-3.1	14	0.009
Fruto iniciado	k_3	0.52 ± 0.23 (0.43)	0.50 ± 0.28 (0.34)	0.3	14	0.78
Total	K	1.21 ± 0.41 (1.00)	1.48 ± 0.51 (1.00)	-2.4	14	0.02

Tabla 1. Resultados de tests pareados sobre las tasas de mortalidad durante diferentes estadios de la reproducción en 2000 *versus* 2001; se describen tasas de mortalidad en forma de valores k (media \pm 1 desviación estándar, entre paréntesis la contribución relativa de cada mortalidad a la mortalidad total) según Yamamura (1999).

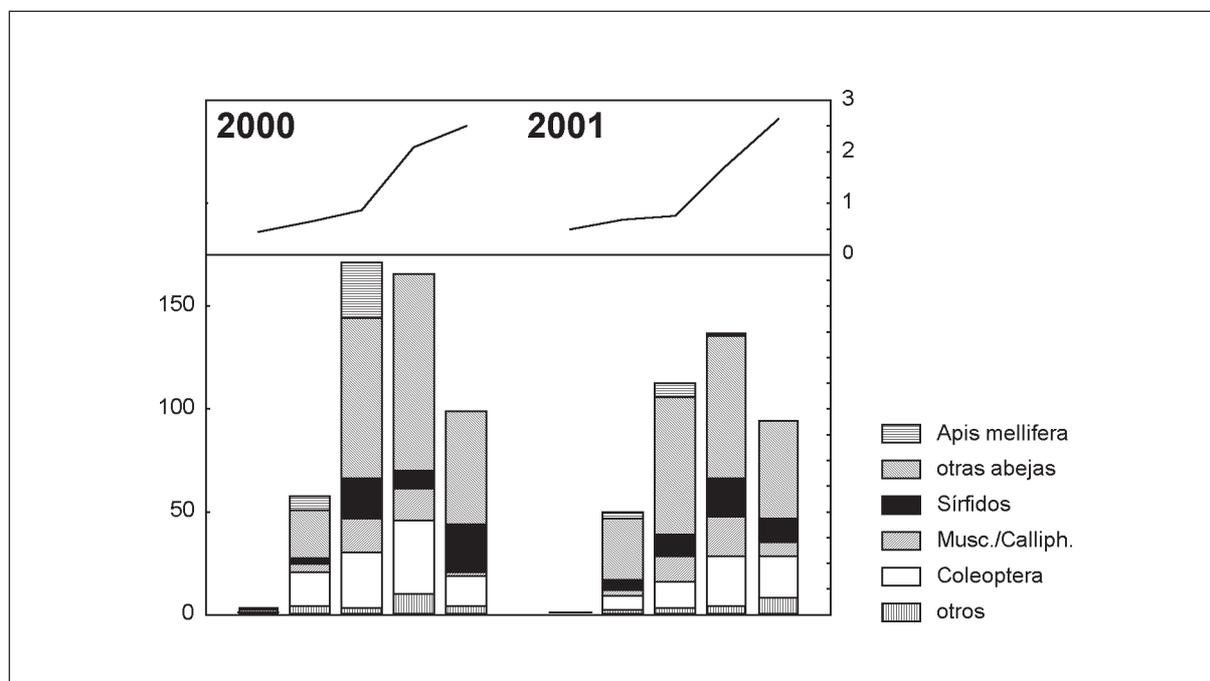


Figura 3. Abundancia de polinizadores a lo largo de las épocas de floración 2000 y 2001. Abajo se indica los números absolutos observados de diferentes taxones, arriba se demuestra la tasa de visitas por flor abierta y hora de observación.

POLINIZADORES

Los árboles fueron visitados por una gran diversidad de insectos pertenecientes a los órdenes Hymenoptera (55%), Diptera (23%), Coleoptera (20%) y Lepidoptera (2%; $n = 815$ visitas, véase también figura 3). La tasa de visitas por flor abierta aumentó a lo largo de la época de floración, de manera que flores tardías recibieron unas cinco veces más visitas que flores tempranas (figura 3).

ADICIÓN DE POLEN

La adición de polen afectó la iniciación de frutos en todos los árboles tratados y resultó en su duplicación de 28 a 60%. Esta diferencia fue altamente significativa (test de Wilcoxon: $Z = 2.8$, $n = 10$, $p = 0.005$).

MANIPULACIÓN FENOLÓGICA

El tratamiento de floración temprana inició un menor número de frutos que los otros tratamientos (figura 4; test de Friedman; $\chi^2 = 9.1$, $df = 3$, $p = 0.03$), mientras que el tratamiento de floración continua maduró considerablemente más frutos que el resto (figura 5; $\chi^2 = 11.3$, $df = 3$, $p = 0.01$).

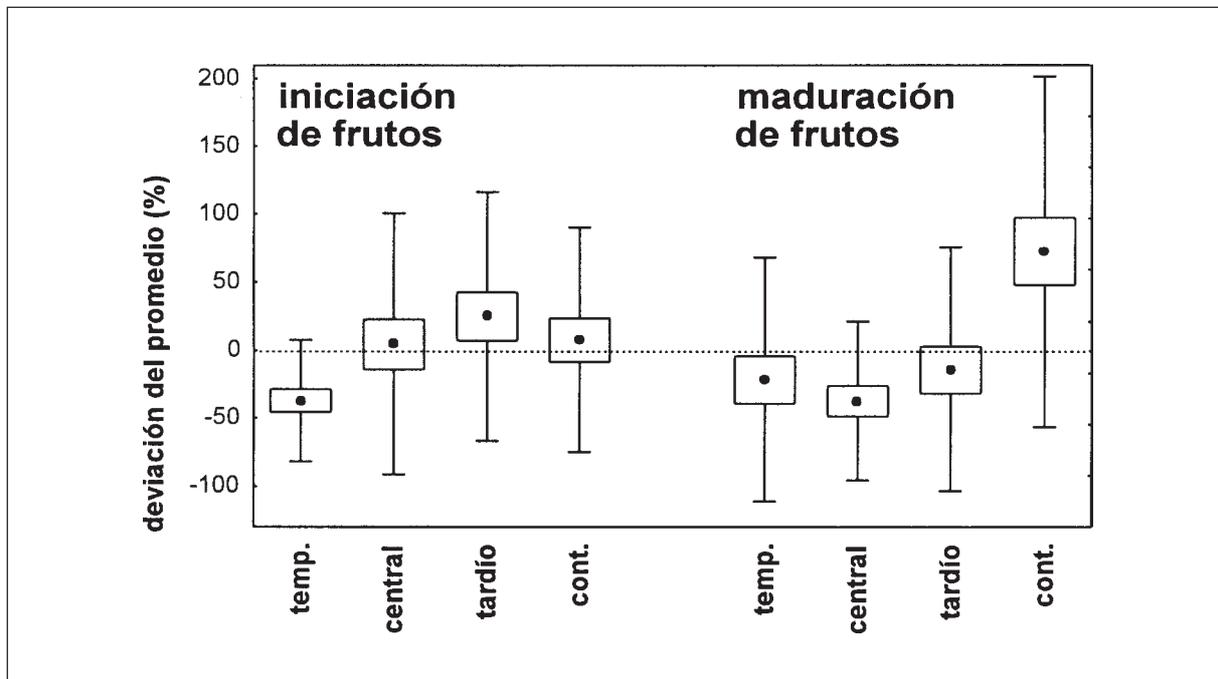


Figura 4. Resultados de la manipulación experimental de la fenología de floración. Se representan la iniciación y maduración de frutos en función de su desviación del promedio de las réplicas experimentales (i.e., juegos de ramas) para estandarizar la extensa variación entre éstas. Los tratamientos son floración temprana (últimos 50% de las flores quitados), central (primeros y últimos 25% quitados), tardía (primeros 50% quitados), y continua (cada segunda flor quitada).

DISCUSIÓN

Fases y factores limitantes para la producción de frutos

El análisis de estado clave demostró que la mayoría de las pérdidas del potencial reproductor ocurre durante la apertura de las flores, mientras que los botones y los frutos inmaduros sufren mortalidades menores; en otras palabras: la mayoría de las flores llegó a abrir pero fracasó en iniciar el fruto. Los datos observacionales y el experimento de adición de polen indicaron que este fallo de fecundación se debe a una grave escasez de polen procedente de otros individuos, indispensable para una fecundación exitosa en esta especie autoincompatible (Medán 1994). El éxito de fecundación aumentó en paralelo con la abundancia de polinizadores, y la adición de polen ajeno duplicó la iniciación de frutos aún en el momento de mayor actividad de polinizadores. Este último resultado podría incluso subestimar el verdadero grado de limitación de polen cruzado, ya que el tamaño minúsculo y la estructura de las flores dificultan mucho las polinizaciones manuales (A. Hampe, observación personal). La grave limitación de polen contrasta con la aparentemente alta abundancia de insectos polinizadores y sugiere que los árboles estudiados experimentan un muy elevado nivel de geitonogamia (i.e., polinizaciones entre diferentes flores de la misma planta; de Jong et al. 1993, Willcock & Neiland 2002).

Variación de la producción de frutos dentro de y entre años

Al comienzo de la época de floración el servicio de polinizadores no parece permitir una notable iniciación de frutos; más tarde la actividad aumenta (como demuestra el experimento fenológico), pero precisamente cuando la fecundación

funciona mejor, el comienzo de la sequía veraniega incrementa la mortalidad de botones y llega a matar todos los botones más tardíos. Por lo tanto, la iniciación de frutos está restringida a un periodo relativamente corto, y su éxito está fuertemente afectado por las condiciones meteorológicas durante esta época clave. Estas condiciones variaron entre 2000 y 2001, ya que en el segundo año esta época crítica coincidió con una temporada de altas temperaturas y fuerte Levante. Como resultado, la producción de frutos se redujo por unos 50%.

La comparación entre 2000 y 2001 demuestra además que diferentes fases del proceso reproductor varían en su respectiva susceptibilidad a las condiciones climáticas. La mortalidad de botones fue relativamente baja en 2000 (8'2%) pero casi el triple en 2001 (23'7%), sobre todo debido a una plaga de pulgones y un fuerte incremento de la desecación de flores. Ambos factores están vinculados con las condiciones meteorológicas, ya que la abundancia de pulgones depende mucho del tiempo y puede aumentar enormemente dentro de pocas semanas si las condiciones son idóneas (Bale *et al.* 2002). En 2001, los pulgones y la sequía mataron muchos botones precisamente durante la época de mejor fecundación, y su impacto es probablemente el principal responsable para la baja fructificación del año 2001. Además de los botones, las flores abiertas también sufrieron una mayor mortalidad en 2001, lo que indica que el proceso de polinización también responde a las condiciones meteorológicas. Posibles razones pueden ser una menor actividad de polinizadores y también una reducida longevidad de las flores abiertas debido a las condiciones meteorológicas (A. Hampe, observación personal).

El desarrollo de los frutos parece ser la fase menos susceptible al momento de su iniciación y las respectivas condiciones meteorológicas. Al contrario, el experimento fenológico demostró que cuanto más se distribuye la iniciación de diferentes frutos a lo largo de la época de floración, mayor es la probabilidad de que estos frutos lleguen a madurar. Esta observación indica que algún tipo de limitación de recursos (p. ej. agua o carbohidratos) está afectando el desarrollo de los frutos.

Potencial reproductor en el contexto de las poblaciones

La limitación de polen cruzado parece ser el mayor problema para la producción de semillas en las poblaciones estudiadas. La polinización suele verse afectada por varias características poblacionales, como su tamaño, densidad, distribución espacial, y en especies autoincompatibles también su diversidad y estructura genética (véase Kunin 1997, Willcock & Neiland 2002 para revisiones recientes).

Hoy día el Parque Natural Los Alcornocales alberga las poblaciones más grandes y estables del avellanillo, mientras que en el resto del área las poblaciones suelen ser pequeñas (a menudo, menos de 100 individuos adultos), muy aisladas entre sí y en retroceso (VVAA 2000, Hampe & Arroyo 2002). El tamaño *efectivo* de las poblaciones –o sea, el número de individuos que contribuyen a la regeneración– es probablemente aún más pequeño, ya que muchos árboles pequeños prácticamente no inician frutos (Hampe 2002, Hampe & Arroyo 2002). Dado que la reproducción del avellanillo se reduce bajo efectos de consanguinidad (Medán 1994, Hampe & Arroyo 2002), no sorprende que poblaciones muy pequeñas o espaciadas suelen producir muy pocos frutos (Medán 1994, A. Hampe, observación personal). Parece probable que una reducción continuada de estas poblaciones más pequeñas causará la pérdida total de su potencial reproductor por efectos de Allen (véase Lamont *et al.* 1993, Groom 1998 para casos similares). Viceversa, el potencial reproductor y la viabilidad de estas poblaciones más vulnerables podría muy probablemente ser restituido mediante repoblaciones, preferiblemente con árboles de la misma zona pero tampoco demasiado relacionados genéticamente para prevenir los mencionados efectos perjudiciales de la consanguinidad (Ellstrand & Elam 1993, Hedrick & Kalinowski 2000).

Biología reproductiva del avellanillo y el cambio climático

El presente estudio demuestra cómo condiciones meteorológicas adversas pueden intervenir en el proceso de la reproducción y reducir la producción de semillas, incluso aunque 2001 no fue un año especialmente desfavorable,

comparado por ejemplo con los años secos a principios de los años 1990 (Sinamba Difusión 1998). La fuerte variabilidad interanual del éxito reproductor en función del tiempo es comparable a plantas en latitudes o altitudes muy elevadas (Ågren 1988, Houle & Filion 1993, Wagner & Mitterhofer 1998). Pero contrario a estas regiones, las condiciones climáticas se están agravando en el oeste de Andalucía: A lo largo del siglo pasado, las precipitaciones primaverales han disminuído más de 30%, mientras que las temperaturas de primavera han aumentado significativamente durante los últimos 20 años (García Barrón 2000).

Un reciente estudio filogeográfico indica que las poblaciones ibéricas del avellanillo son antiguos relictos de probable origen Terciario; su elevada edad, continuidad y aislamiento entre sí han creado una riqueza genética única dentro del área de distribución de la especie *Frangula alnus* (Hampe *et al.* 2004). Sin embargo, recientemente el avellanillo ha desaparecido o está a punto de desaparecer de importantes partes de su distribución (p.ej. Sierra Nevada, Sierra de Cazorla; VVAA 2000, Hampe & Arroyo 2002). Un reducido potencial reproductor bajo las actuales condiciones climáticas podría ser una causa importante de este preocupante regreso. Según los criterios de Bond (1995), la biología reproductiva del avellanillo le hace altamente susceptible a cambios climáticos, ya que las poblaciones dependen exclusivamente de semillas para su regeneración y de insectos polinizadores para la producción de ellas. El reducido tamaño de muchas poblaciones restantes les hace particularmente susceptibles a una alta variabilidad interanual en su éxito reproductor, y muy probablemente también a amenazas adicionales como alteraciones humanas de sus hábitats (Ellstrand & Elam 1993, Hedrick & Kalinowski 2000). Además, casi todas las poblaciones son tan aisladas que extinciones locales no pueden ser amortiguadas por dinámicas metapoblacionales a nivel regional. Por lo tanto es de esperar que la capacidad reproductora y la viabilidad de poblaciones seguirá reduciéndose, si no se toman pronto medidas apropiadas de conservación. Las recién comenzadas actividades de repoblación en el Parque Natural Los Alcornocales y otros lugares son sin duda una medida importante y prometedora; la protección estricta de las poblaciones restantes y de la vegetación alrededor de los canutos que contribuye a atenuar efectos de sequía será otra medida imprescindible para asegurar la supervivencia de esta especie en Andalucía.

BIBLIOGRAFÍA

- ÅGREN, J. 1988. "Between-year variation in flowering and fruit set in frost-prone and frost-sheltered populations of dioecious *Rubus chamaemorus*". *Oecologia* 76: 175-183.
- BALE, J. S., G. J. Masters, I. D. Hodkinson, C. Awmack, T. M. Bezemer, V. K. Brown, J. Butterfield, A. Buse, J. C. Coulson, J. Farrar, J. E. G. Good, R. Harrington, S. Hartley, T. H. Jones, R. L. Lindroth, M. C. Press, I. Symrnioudis, A. D. Watt y J. B. Whittaker. 2002. "Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores". *Global. Change Biol.* 8: 1-16.
- BOND, W. J. 1995. "Effects of global change on plant-animal synchrony: Implications for pollination and seed dispersal in Mediterranean habitats". En: *Global change and Mediterranean-type ecosystems* (Moreno, J.M. y Oechel, W.C., eds.). Springer, New York, pp. 181-202.
- DE JONG, T. J., N. M. Waser y P. G. L. Klinkhamer. 1993. "Geitonogamy: the neglected side of selfing". *Trends Ecol. Evol.* 9: 307-344.
- ELLSTRAND, N.C. y D. R. Elam. 1993. "Population genetic consequences of small population size: Implications for plant conservation". *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 24: 217-242.
- GARCÍA BARRÓN, L. 2000. *Análisis de series termopluriométricas para la elaboración de modelos climáticos en el suroeste de España*. Tesis doctoral, Universidad de Sevilla.
- GROOM, M. J. 1998. "Allee effects limit population viability of an annual plant". *Am. Nat.* 151: 487-496.
- HAMPE, A. 2002. "Fructificación, dispersión y reclutamiento del avellanillo (*Frangula alnus* subsp. *baetica*) en los canutos del Parque Natural Los Alcornocales". *Almoraima* 27: 191-206.
- HAMPE, A y J. Arroyo. 2002. "Recruitment and regeneration in populations of an endangered South Iberian Tertiary relict tree". *Biol. Conserv.* 107: 263-271.
- HAMPE, A., J. Arroyo, P. Jordano y R. J. Petit. 2004. "Rangewide phylogeography of a bird-dispersed Eurasian shrub: contrasting Mediterranean and temperate glacial refugia". *Mol. Ecol.*, en prensa.
- HEDRICK, P.W. y S. T. Kalinowski. 2000. "Inbreeding depression in conservation biology". *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 31: 139-162.
- HOULE, G. y L. Filion. 1993. "Interannual variations in the seed production of *Pinus banksiana* at the limit of the species distribution in northern Quebec, Canada". *Am. J. Bot.* 80: 1242-1250.

- KUNIN, W.E. 1997. "Population biology and rarity: on the complexity of density-dependence in insect-plant interactions". En: *The biology of rarity: causes and consequences of rare-common differences* (Kunin, W.E. y Gaston K.J., eds). Chapman & Hall, London, pp 150-173.
- LAMONT, B. B., P. G. L. Klinkhamer, F. T. F. Witkowski. 1993. "Population fragmentation may reduce fertility to zero in *Banksia goodii* - a demonstration of the Allee effect". *Oecologia* 94: 446-450.
- MAI, D.H. 1989. "Development and regional differences of the European vegetation during the Tertiary". *Pl. Syst. Evol.* 162: 79-91.
- MEDÁN, D. 1994. "Reproductive biology of *Frangula alnus* Miller in Southern Spain". *Pl. Syst. Evol.* 193: 173-186.
- MEJÍAS, J.A., Arroyo, J. y Ojeda, F. 2002. "Reproductive ecology of *Rhododendron ponticum* (Ericaceae) in relict Mediterranean populations". *Bot. J. Linn. Soc.* 140: 297-311.
- PIGOTT, C.D. 1992. "Are the distributions of species determined by failure to set seed?". En: *Fruit and seed production: Aspects of development, environmental physiology and ecology* (Marshall, C. y Grace, J., eds). Cambridge University Press, Cambridge, pp 203-216.
- SINAMBA DIFUSIÓN. 1998. *La Información Ambiental de Andalucía*. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía, Sevilla.
- VVAA. 2000. "Lista Roja de la Flora Vascular Española (valoración según categorías UICN)". *Conserv. Vegetal* 6 (extra): 11-38.
- WAGNER, J. y E. Mitterhofer. 1998. "Phenology, seed development, and reproductive success of an alpine population of *Gentianella germanica* in climatically varying years". *Bot. Acta* 111: 159-166.
- WILCOCK, C. y R. Neiland. 2002. "Pollination failure in plants: why it happens and when it matters". *Trends Pl. Sci.* 7: 270-277.
- WOODWARD, F.I. 1987. *Climate and plant distribution*. Cambridge University Press, Cambridge.
- YAMAMURA, K. 1999. "Key-factor/key-stage analysis for life table data". *Ecology* 80: 533-537.

Almoraima, 31, 2004