

Tesis Doctorales del MNCN

Contribuciones al estudio de la variabilidad morfológica, funcional y evolutiva de la caja torácica humana.

Daniel García Martínez

Director: Markus Bastir

Universidad: Universidad Autónoma de Madrid

Mayo 2015

La variabilidad morfológica torácica tridimensional en diferentes vertientes de la biología humana, como la ontogenia, el dimorfismo sexual, la anatomía funcional, la anatomía comparada y la anatomía evolutiva era poco conocida. Parte de ese desconocimiento se debía a que la metodología empleada para la cuantificación de la morfología torácica y costal no recogía la realidad tridimensional asociada a las curvas de las que se compone el tórax. Por lo tanto, al no cuantificarlas en 3D, las conclusiones obtenidas eran parcialmente sesgadas. Aunque este hecho es evidente observando la variabilidad humana reciente, se hace más obvio cuando se trata del estudio del registro fósil, ya que el esqueleto torácico suele aparecer muy fragmentado. Para resolver el problema de la cuantificación metodológica, en esta tesis se desarrolló todo un protocolo que va desde la obtención de modelos tridimensionales hasta su medición detallada en un entorno virtual a través de la morfometría geométrica (MG) 3D de *sliding semilandmarks*.

Para la obtención de datos, se han usado técnicas de imagen médica para la obtención de muestra de cajas torácicas en conexión anatómica, así como técnicas de escaneo de superficie a fin de obtener modelos 3D de elementos torácicos aislados (cos-



tillas y vértebras), tanto de especies actuales como de especies extintas. Para su cuantificación, se han desarrollado protocolos de *landmarks* y *semilandmarks*, tanto para la caja torácica en su conjunto como para sus elementos individuales, costillas y vértebras (Fig. 1).

Los resultados obtenidos han mostrado que la variabilidad torácica (tanto actual como fósil) es bastante más complicada de lo propuesto hasta la fecha. De este modo, la caja torácica masculina es (de media) más expandida que la femenina en su parte inferior, lo cual puede tener un origen en el desarrollo ontogenético, ya que los individuos infantiles presentan cajas torácicas más expandidas en su parte inferior que los adultos. Dichas dife-

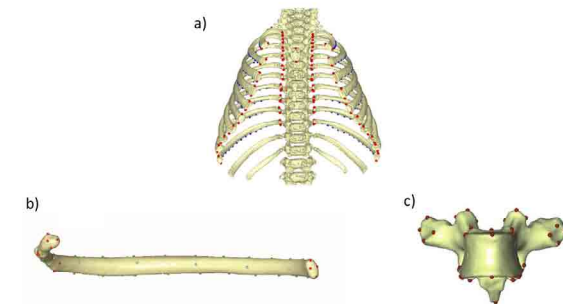


Fig. 1: Protocolo de medición mediante landmarks y semilandmarks tanto de la caja torácica completa (a), como de los elementos individuales que la componen, costillas (b) y vértebras (c).

Fig. 2: Dr. Daniel García Martínez, Dr. Markus Bastir y Dr. Scott A. Williams examinando los restos originales de *Australopithecus sediba*. Imagen cortesía del Prof. John Hawks.





rencias podrían estar relacionadas con los patrones de respiración, la postura corporal o incluso con el tamaño del aparato digestivo y reproductivo. Respecto a la anatomía evolutiva de la caja torácica, los resultados aquí presentados apuntan a que la morfología del tórax superior expandido (característica de *Homo sapiens*) probablemente apareció antes que la morfología moderna del tórax inferior (proporcionalmente más estrecha). De este modo, la caja torácica de *Australopithecus* (Fig. 2) y de los primeros *Homo*, podría estar caracterizada por una parte inferior amplia (hipotéticamente arcaica), posiblemente heredada de homínidos del Mioceno como *Pierolapithecus*, y por una parte superior expandida (hipotéticamente derivada), similar a *Homo sapiens*. Este patrón de cajas torácicas inferiormente amplias podría estar presente incluso en Neandertales, aunque debido al mayor tamaño torácico de estos con respecto a especies previas, algunas ligeras diferencias debidas a factores alométricos o isométricos también serían esperables. Futuros trabajos deberían de ir encaminados a la cuantificación detallada no solo de los elementos aislados de la caja torácica de especies fósiles, sino también al estudio de cómo la interacción entre las partes (costillas y vértebras), tienen relevancia para entender los cambios del todo al que pertenecen (tórax). Adicionalmente, otros campos que no son recogidos en la presente tesis, como la ontogenia torácica de especies fósiles, la variabilidad o la anatomía comparada de primates con la inclusión de fósiles de primeros Hominoideos (como *Pierolapithecus*) también deberán ser estudiados en el futuro..

Indicadores de calidad en el Herrerillo Común (*Cyanistes caeruleus*): Parasitismo, color, paternidad y envejecimiento

Elisa Pérez Badás

Universidad Complutense de Madrid

Director: Santiago Merino Rodríguez y Francisco Javier Martínez González

Abril 2017



Herrerillo común en los montes de Valsain, Segovia. / Ángel M. Sánchez

El estudio de la calidad individual tiene una enorme importancia en ecología evolutiva para desentrañar compromisos vitales. La calidad individual podría determinar la inversión destinada al mantenimiento del propio individuo, reproducción o supervivencia. Además, obtener información sobre otros miembros de la especie es esencial durante el emparejamiento, ya que formar pareja con individuos de alta calidad aseguraría beneficios de origen directo o indirecto para la descendencia.

Numerosos estudios han confirmado que los individuos son capaces de percibir variaciones en la calidad de sus congéneres a través de los indicadores de calidad. En aves, la ornamentación del plumaje ha sido ampliamente estudiada como señal de calidad, y es bien sabido que las hembras prefieren emparejarse con machos más ornamentados. Otros indicadores de calidad



Ilustración de una pareja de herrerillos. / Antonio José Pérez Tomé





confieren información sobre el estado de salud (por ejemplo, infección por parásitos), o el acortamiento de telómeros como marcador biológico en procesos de envejecimiento.

Por tanto, en esta Tesis exploramos cómo las infecciones por parte de varias especies de parásitos, la coloración en el plumaje en múltiples ornamentos, las estrategias de emparejamiento o el envejecimiento, podrían relacionarse con la calidad individual en adultos y polluelos en el herrerillo común, *Cyanistes caeruleus*. Los datos fueron recogidos en una población de herrerillo común que cría en cajas nido en el centro de España (Valsain, Segovia), durante las primaveras de 2012-2014.

Encontramos que la coloración estructural en varios ornamentos podría depender del estrés en reproducción o desarrollo. En adultos en reproducción, las infecciones por parásitos sanguíneos causantes de la malaria aviar tuvieron un efecto diferencial en la calidad del blanco de la mejilla desarrollado durante la muda post-reproductora. Los polluelos infectados por parásitos en el nido desarrollaron un plumaje más saturado en la cola y un azul más apagado en la corona. También descubrimos que los herrerillos en esta población se emparejan atendiendo a su calidad. Los machos de peor calidad se emparejaron con hembras que pusieron huevos más pigmentados, lo que indicaría que dichas hembras también eran de peor calidad. Por tanto, la calidad del macho parece ser determinante en la pigmentación del huevo. Asimismo, estos machos eran más jóvenes y tenían más polluelos extra-pareja, como conse-

cuencia de la menor calidad de su pareja. En otra primavera encontramos que los machos que tenían más polluelos extra-pareja fueron capaces de soportar un mayor riesgo de infección por parásitos, posiblemente debido al mayor número de encuentros con individuos infectados durante las cópulas. Finalmente nuestros resultados sugieren que los costes de la reproducción podrían mitigarse en individuos en un mejor estado nutricional. La suplementación con antioxidantes durante una actividad costosa como reproducción, resultó en un menor acortamiento de telómeros un año después del tratamiento.

En resumen, esta tesis apoya la idea de que los individuos inmunológicamente deprimidos podrían sufrir los costes de la infección en forma de una menor expresión del color, menor paternidad y envejecimiento acelerado; pero los individuos de mayor calidad serían capaces de asumir dichos costes y al mismo tiempo invertir en ornamentación y maximizar su éxito reproductivo.

Filogeografía y biología de líquenes antárticos

Isaac Garrido Benavent
Universidad Complutense de Madrid
Directores: Asunción de los Ríos Murillo y Sergio Pérez Ortega
 Mayo 2017

Los líquenes son los organismos macroscópicos dominantes en los ecosistemas terrestres

de la Antártida, especialmente en términos de diversidad (c. 500 especies conocidas). Pese a su abundancia, poco se sabe aún sobre su origen. Así, algunas estimaciones sugieren que alrededor de un 40% de las especies muestra un patrón de distribución bipolar o anfítropical, mientras que un 30% son endemismos antárticos. En este contexto, la presente tesis doctoral ha tenido como objetivo principal contribuir al conocimiento de la diversidad líquénica en la Antártida y a dilucidar su origen, enfocándose en estudios filogeográficos de especies endémicas y de especies con distribución bipolar.

En esta tesis se han descrito nuevos taxones de hongos liquenizados y liquenícolas antárticos: los géneros *Austrostigmidium* (Teratosphaeriaceae), y *Charcotiana* y *Amundsenia* (Teloschistaceae), y las especies *Austrostigmidium mastodiae*, *Charcotiana antarctica*, *Amundsenia austrocontinentalis* y *Shackletonia cryodesertorum*, las tres últimas endémicas de este continente. Además, se ha revelado la existencia de especiación críptica en el hongo liquenizado *Mastodia tessellata* (Verrucariaceae) y su fotobionte, *Prasiola* spp. (Trebouxiophyceae). De igual manera, se han identificado especies crípticas dentro del género *Pseudephebe* (Parmeliaceae), y la existencia en la Antártida solo de la especie de distribución bipolar *P. minuscula*. En conjunto, estos resultados apuntan a que todavía queda mucha diversidad por descubrir dentro de la biota líquénica antártica.

Los estudios de filogeografía se han centrado en las especies de hongos liquenizados *Mastodia tessellata* s.l., *Pseudephebe pubescens* y *Shac-*





Paisaje costero antártico (Isla Livingston, Península Antártica) y algunos representantes de la biota líquénica antártica / Isaac Garrido Benavent y Asunción de los Ríos Murillo.

kletonia cryodesertorum, y en el fotobionte de *M. tessellata* s.l., *Prasiola* spp. Las estimas del origen temporal de las poblaciones antárticas de estas especies apuntan a que el origen temporal de la biota líquénica antártica es dual, con taxones endémicos de origen pre-pleistocénico, y taxones de distribución bipolar que datan de tiempos más recientes (a partir del Pleistoceno). Asimismo, se aportan evidencias de especiación por vicariancia en el hemisferio austral para los simbioses de *Mastodia tessellata* s.l., datada entre el Mioceno y el Plio/Pleistoceno, y que pudo ser debida a un efecto combinado de la separación geográfica entre Antártida y Suramérica, la inten-

sificación de la Corriente Circumpolar Antártica y el restablecimiento de las masas de hielo antárticas a partir de mediados del Mioceno. Además, la persistencia de *Mastodia tessellata* s.l. en la Antártida Marítima desde el Mioceno sugiere que este líquen, que habita la región supralitoral, podría haber sobrevivido a sucesivos periodos glaciales e interglaciales en zonas costeras que habrían actuado como refugios. En el caso de *P. minuscula*, los análisis de filogeografía sugieren que las poblaciones de la Antártida Marítima y la Continental se originaron independientemente en diferentes eventos de colonización antártica desde Suramérica y el Ártico, respectivamente.

De los resultados de esta tesis se puede concluir, además, que el origen de la distribución bipolar en líquenes no es único. Existen especies australes como los simbioses de *Mastodia tessellata* s.l. que habrían migrado al Hemisferio Norte de forma conjunta, y de manera directa, en el Pleistoceno. Sin embargo, otras especies como *Pseudephebe minuscula*, de origen boreal, podrían haber migrado en sentido norte-sur, también durante el Pleistoceno, por 'mountain-hopping' a través de las principales cordilleras americanas y/o por dispersión a larga distancia directa entre ambos hemisferios.

Función y evolución de señales múltiples en procesos de selección sexual del Lagarto Verdinegro (*Lacerta Schreiberi*)

Renata Kopena

Directores: José Martín y Pilar López

Fecha de lectura: 29 Mayo 2017

Universidad Complutense de Madrid

Mayo 2017

El objetivo de la tesis es estudiar la función, evolución y mantenimiento de las señales sexuales múltiples que utiliza el lagarto verdinegro, *Lacerta schreiberi*, en procesos de selección sexual, y cómo la presión de la selección natural sobre estas señales afecta a las estrategias antidepredatorias.

Capítulo I. Se investigó si el sexo, condición reproductora y el ambiente afectan al compor-





tamiento de escape. Se encontró que los machos no compensan un mayor riesgo debido a las señales sexuales conspicuas. Por el contrario, las estrategias antidepredatorias solo dependen del entorno físico y la ubicación relativa del depredador y el refugio.

Capítulos II-IV. Se investigaron las relaciones entre antioxidantes, sistema inmunológico y señales sexuales múltiples de los machos. Se encontró que:

- La suplementación en la dieta de carotenoides aumenta las señales visuales, pero no estimula el sistema inmune (respuesta inmune inducida por LPS y PHA). Sin embargo, los carotenoides pueden tener relación con la

salud aumentando la condición corporal.

- Los machos que sufren una activación inmune por LPS aumentan la intensidad de algunas señales visuales cuando tienen suplementos en la dieta de vitamina E. Estos machos sufren un desafío relevante y podrían tratar de maximizar el fitness aumentando la intensidad de la señal actual ya que las expectativas de supervivencia y reproducción futura son bajas.
- La suplementación con vitamina E aumenta la respuesta inmune inducida por PHA y, además, resulta en un aumento del contenido de vitamina E en las señales químicas.



Lagarto verdinegro, *Lacerta schreiberi*. / Octavio Jimenez

- Existen diferencias entre años en los efectos de la suplementación de vitamina E sobre las señales visuales. Esto puede deberse a diferentes condiciones climáticas que suponen diferentes desafíos para los machos. Qué señal indica la calidad del macho dependería de qué señal sea más fiable en cada ambiente y supondría la existencia de elección de pareja flexible por las hembras.

Capítulo V. Se examinó si el tamaño del área de campeo y el solapamiento entre áreas pueden revelar las relaciones sociales y el comportamiento de apareamiento. Los machos dominantes usan áreas más grandes, probablemente tratando de aumentar el éxito reproductivo al solapar y aparearse con más hembras. Los machos menos dominantes usan áreas más pequeñas y prefieren guardar parejas, accediendo a menos hembras pero de mayor calidad. Las diferentes estrategias de apareamiento de los machos pueden ser evolutivamente estables con un éxito reproductivo similar para ambos tipos de machos. Las hembras que utilizan áreas más grandes solapan con más machos, pero las hembras que usan áreas más pequeñas solapan con machos con más vitamina E en sus señales químicas (de alta calidad).

Capítulo VI. Se investigó la función de la coloración de las hembras. Esta coloración puede indicar su estado de salud y el número y calidad de sus crías. Esto apoyaría la existencia de una elección de pareja mutua, que puede explicar la evolución de la coloración en hembras.

Se concluye que tanto las diferentes estrate-





gias de apareamiento de los machos, la elección de pareja flexible dependiente del ambiente y la correlación genética intersexual pueden tener papeles en la función, evolución y mantenimiento de múltiples señales sexuales en *L. schreiberi*.

Filogenia, filogeografía y evolución de *Luciobarbus Heckel, 1843 (Actinopterygii, Cyprinidae)* en la cuenca del Mediterráneo Occidental

Miriam Casal López
Universidad Complutense de Madrid
Director: Ignacio Doadrio
 Mayo 2017

Inventariar y clasificar, como pilares básicos para nuestra comprensión de la diversidad biológica, así como estudiar las relaciones y los mecanismos que promueven esta diversidad han sido los objetivos de esta tesis doctoral. Para ello, hemos escogido como modelo el género *Luciobarbus* Heckel, 1843. Este género presenta unas ciertas peculiaridades que hacen de él un buen modelo para su estudio. Se trata de un género de peces primarios de agua dulce cuya capacidad de dispersión es limitada y, por tanto, facilita nuestra comprensión de los efectos paleogeográficos y climatológicos que afectan a la diversidad biológica. Además, es uno de los géneros de ciprínidos más diversos y más ampliamente distribuidos en el Paleártico occidental, especialmente en las cuencas mediterráneas, un área con cambios profundos y complejos durante el Cenozoico. En

contraposición, su condición de tetraploide por aloploidia ha restringido los estudios moleculares a determinados marcadores. En esta tesis se aborda por primera vez su estudio desde una forma integradora con diferentes caracteres morfológicos y moleculares. El género *Luciobarbus* presenta altos niveles de endemidad local y cuenta con especies limnófilas y unas pocas reófilas, que tienen requerimientos ecológicos muy distintos y están morfológica y genéticamente muy diferenciadas. Desde un contexto taxonómico, muchas poblaciones del norte de África han permanecido durante años en una posición ambigua y no han sido asignadas a ninguna especie. En la presente tesis se ha realizado la revisión de la sistemática de las poblaciones de barbos del norte de África que presentaban una situación taxonómica incierta tanto a nivel morfológico como genético. Por otro lado, junto con el gen mitocondrial citocromo b se han testado diversos marcadores nucleares para tratar de evaluar los patrones evolutivos del género, proponer un modelo biogeográfico a la actual distribución de las especies en el paleártico occidental y realizar una revisión filogenética del mismo. Como resultado, 5 especies nuevas fueron descritas en Marruecos, tres limnófilas y dos reófilas: *Luciobarbus maghrebensis*; *Luciobarbus rabatensis*; *Luciobarbus rifensis*; *Luciobarbus guercifensis* y *Luciobarbus zayanensis*. Además, se demostró la importancia de los cambios paleohidrológicos en la cuenca del Mediterráneo como moduladores de las relaciones filogenéticas encontradas y de los patrones de distribución actuales de las especies, que han

originado los grandes linajes dentro del género. La orogenia alpina, el aislamiento del Paratetis central y la desecación Messeniense del Mediterráneo fueron los principales eventos geológicos que explican la diversificación y las relaciones entre las especies del género.

On the historical biogeography of arthropod diversity and evolution

Joaquin Calatayud Ortega
Director: Joaquin Hortal
Universidad de Alcalá de Henares
 Marzo 2017

Los eventos contingentes que han ocurrido a lo largo de la historia de la vida han jugado un papel fundamental como determinantes de los patrones y procesos a gran escala. A pesar de ello, estas contingencias históricas han sido ignoradas en cierta medida, por lo que en muchos casos se desconoce la importancia de su impacto sobre la biodiversidad. Por ello, el principal objetivo de esta tesis consiste en explorar los efectos de eventos pasados en los patrones geográficos y evolutivos que se dan en la actualidad. Para ello, hemos utilizado dos grupos de artrópodos, investigando la señal de efectos históricos en tres patrones que han suscitado un gran interés en estudios macroecológicos. En concreto, estudiamos los efectos de las glaciaciones del Pleistoceno en los patrones de riqueza y la estructura de las faunas regionales de especies europeas del



género *Carabus*, así como las causas de los patrones macroevolutivos en el uso de plantas hospedadoras en ácaros de la familia Tetranychidae. A lo largo de tres capítulos hemos encontrado evidencias que sustentan la importancia de los procesos históricos y geográficos como determinantes de los patrones actuales de biodiversidad. Los resultados del Capítulo 2 señalan que mientras que en el sur de Europa la riqueza de especies de *Carabus* está más ligada a condiciones climáticas actuales, en el norte el descenso de especies parece deberse a la erosión faunística producida por las condiciones glaciales del Pleistoceno, junto con una capacidad limitada de dispersión hacia áreas deglaciadas. Del mismo modo, los resultados del Capítulo 3 muestran cómo la composición y localización geográfica de las faunas regionales de especies de *Carabus* están fuertemente relacionadas con las condiciones pleistocénicas y la ubicación de las barreras

dispersivas. Además, el Pleistoceno ha dejado una señal evidente en la estructura filogenética de estas faunas, ya que la congruencia entre filogenia y faunas parece iniciarse coincidiendo con el comienzo de este periodo geológico. Por ello, parece evidente que las condiciones glaciales del Pleistoceno han tenido una fuerte influencia sobre la distribución de especies y los patrones y procesos que se derivan de ella. Los tipos de recursos a los que tiene acceso una especie son consecuencias directas de su distribución geográfica. Además de ello, la biogeografía histórica de los procesos de diversificación hace que especies emparentadas tiendan a coocurrir y estar en contacto con los mismos recursos. En base a estas ideas, en el Capítulo 4 mostramos cómo los patrones de conservación filogenética de nicho podrían estar más relacionados con procesos biogeográficos que con restricciones evolutivas intrínsecas. En concreto, aunque el uso

de plantas hospedadoras en ácaros de la familia Tetranychidae mostró señal filogenética, esta señal desapareció cuando la distribución geográfica de los linajes de ácaros se controlaba estadísticamente. Esto sugiere que los ácaros araña son evolutivamente lábiles para colonizar nuevos hospedadores. En conjunto, los resultados de los tres trabajos de investigación que componen esta tesis muestran la importancia de los eventos históricos como determinantes no solo de la distribución de las especies, sino también de procesos (co)evolutivos.

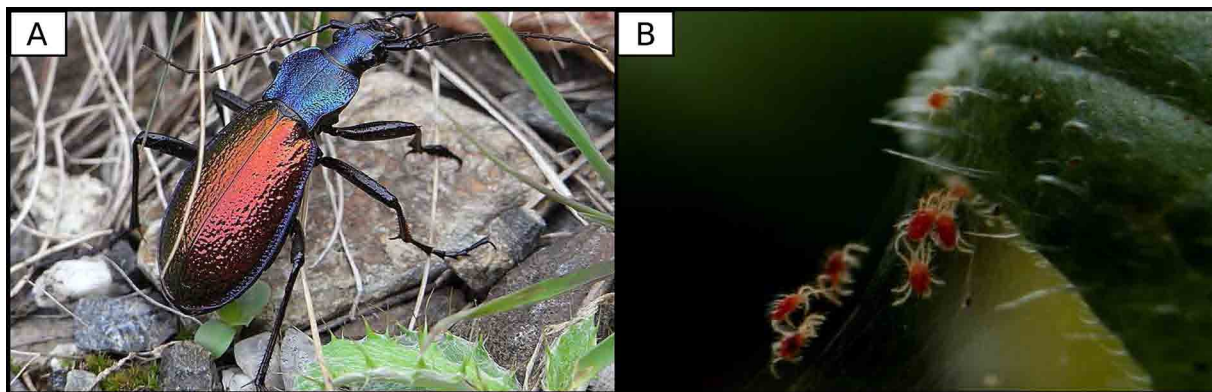


Ecophysiological factors affecting oxidative balance in penguins

Roger Colominas Ciuró
Universidad Autónoma de Madrid
Director: Andrés Barbosa

Abril 2017

Factores tanto ecológicos, como fisiológicos pueden afectar al balance oxidativo muy estudiado en la última década. Dicho balance se define como el desequilibrio entre los pro-oxidantes y las defensas antioxidantes. Si tiende hacia el primero, resultando en daño oxidativo (i.e.: destrucción oxidativa de biomoléculas como lípidos...), el estrés oxidativo incrementaría. Sin embargo, la manera en que los animales ajustan su balance oxidativo en relación a factores ecológicos y fisiológicos ha sido poco estudiada en animales en su estado natural predominando los estudios en cautividad.



Fotografías de dos de las especies pertenecientes a cada uno de los grupos estudiados en la tesis. A) *Carabus hispanicus* B) *Tetranychus evansi* (cedida por Jacques Denoyelle).



Grupo de pingüinos de Adelia. /
Roger Colominas

La dieta al igual que las estrategias de búsqueda de alimento, pueden influir en el balance oxidativo. Por tanto, hemos investigado la dieta y las estrategias en la búsqueda de alimento, los antioxidantes dietéticos y el balance oxidativo en cuatro especies de pingüinos (*Pygoscelis antarcticus*, *P. papua*, *P. adeliae*, *Spheniscus magellanicus*). Nuestros resultados muestran diferencias interespecíficas para todas las variables analizadas excepto para α -tocoferol pero, en general, no aparece ningún patrón común entre las especies.

Como el gasto de energía se ha relacionado con el balance oxidativo, se espera que aquellas actividades que requieren un alto uso de energía puedan generar más estrés oxidativo. De este modo, hemos querido comparar dos periodos de la reproducción con diferentes requerimientos de energía (incubación y cría de los pollos)

en una colonia de pingüino de Magallanes. Nuestros resultados muestran diferencias en las defensas antioxidantes que disminuyen durante la incubación en comparación con el periodo de cuidado de los pollos. Diferencias que pueden explicarse por el distinto comportamiento de búsqueda de alimento. Además, basados en la hipótesis de que diferentes tamaños de nidada producen costes reproductivos distintos, se ha realizado una manipulación experimental en el tamaño de nidada (1 pollo o 2 pollos) durante la reproducción del pingüino de Adelia para estudiar el estado oxidativo y el estrés. Nuestros resultados indican que los pingüinos de Adelia en reproducción están pagando un esfuerzo en términos fisiológicos en relación a la duración en la cría de los pollos. Además, el esfuerzo reproductor incrementa el estrés oxidativo y la susceptibilidad al estrés en el pingüino de

Adelia. Sin embargo, ambos sexos podrían presentar diferentes estrategias para enfrentarse a un incremento en los costes reproductivos que resultaría en opuestas respuestas fisiológicas en relación al estrés oxidativo dependiendo en cómo cada sexo desempeña sus historias vitales. Por otro lado, otros eventos en la historia vital a parte de la reproducción como es la muda, podrían desequilibrar también la homeostasis ya que son costosos. Nuestros resultados obtenidos de la comparación entre ambos eventos muestran que la reproducción es un evento más estresante que la muda en el pingüino barbijo, aunque ambos periodos críticos generan un desequilibrio oxidativo parecido resultando en costes oxidativos similares.

Otros factores ambientales que influyen en el balance oxidativo son los parásitos. Actualmente, existe muy poca información sobre la presencia de ectoparásitos y de sus efectos en la fauna antártica. En esta región se encontraron garrapatas, *I. uriae*, debajo de las piedras situadas dentro de las colonias de pingüino Barbijo y, hasta ahora, nadie había estudiado sus efectos y los patógenos que transmiten en el estado de salud de las aves marinas en la Antártida. Encontramos que las garrapatas producen una alta mortalidad cuando los pollos crecen en una zona con alta densidad de garrapatas y que su presencia incrementa los niveles de inmunoglobulinas en adultos, pero no en pollos. También se ha citado por primera vez *B. burgorferi* s.l. y *Babesia* sp. en la Antártida, así como sus consecuencias cuando están presentes, además de tres casos de coinfección.

