

7. EFECTOS DEL SO₂ Y DEL O₃ SOBRE LAS TASAS DE INTERCAMBIO GASEOSO Y LA CONDUCTANCIA ESTOMÁTICA.

7.1. INTRODUCCIÓN

La fotosíntesis es uno de los procesos más claramente afectados por la exposición a contaminantes atmosféricos y tiene así un buen valor indicativo del posible daño producido por éstos en especies vegetales. Se ha demostrado que el SO₂ reduce la fotosíntesis en una gran diversidad de especies y condiciones de experimentación (Adams *et al.*, 1989; Darrall, 1989; Bennet *et al.*, 1990; Gerini *et al.*, 1990; Schweizer y Arndt, 1990; Van Hove *et al.*, 1992; Führer *et al.*, 1993; Pfanz y Beyschlag, 1993; Wedler *et al.*, 1995; García *et al.*, 1998), tanto en cuanto al tiempo de exposición al contaminante (corto o largo plazo) como en cuanto al dispositivo experimental (estudios de laboratorio, cámaras de cultivo, *open-top chambers*, fumigación al aire libre, condiciones naturales). Los efectos del O₃ sobre la fotosíntesis son más variados, y en especies arbóreas se ha encontrado ausencia de efectos (Thornton *et al.*, 1990; Fincher y Alscher, 1992; Farage, 1996; Laurence *et al.*, 1997; Wullschlegel *et al.*, 1996), disminución (Dizengremel *et al.*, 1994; Elvira *et al.*, 1995; Mikkelsen, 1995; Shan *et al.*, 1997; Takemoto *et al.*, 1997; Reichenhauer *et al.*, 1997; Zeuthen *et al.*, 1997; Inclán *et al.*, 1998) e incluso estimulación de la fotosíntesis tras la fumigación (Eamus *et al.*, 1990). Los efectos de la mezcla de SO₂ y O₃ sobre la fotosíntesis han sido mucho menos estudiados (Landolt y Keller, 1985; Darrall, 1989), pero la fumigación con mezclas parece disminuir los umbrales de daño para cada contaminante por separado (Guderian, 1985).

La dosis de los contaminantes, las condiciones de experimentación y la especie estudiada tienen importancia sobre la respuesta fotosintética de la planta, pero además en especies arbóreas la interpretación de los resultados se complica debido a, entre otros factores, la madurez de la planta (adulto o plantón), y sus mecanismos de adaptación al estrés. Por ejemplo, la redistribución de los productos de la asimilación y los procesos de reparación y/o activación de los sistemas antioxidantes pueden reducir el efecto del O₃ (Richardson *et al.*, 1990).

estomático, cambios en la capacidad fotosintética de los cloroplastos, o mediante ambos tipos de mecanismos (Winner *et al.*, 1985; Darrall, 1989; Sasek y Richardson, 1989). La importancia relativa de esos mecanismos de acción no está completamente dilucidada, aunque hay una tendencia generalizada a dar más importancia a la reducción de los contaminantes sobre la capacidad del mesófilo para asimilar el CO₂ que a efectos directos sobre los estomas (Matyssek *et al.*, 1991; Mikkelsen, 1995; Wedler *et al.*, 1995; Clark *et al.*, 1996; Reichenhauer *et al.*, 1997). La disminución de la conductancia sería una consecuencia de ese proceso, a través del aumento de la concentración interna de CO₂.

El estudio de los efectos de los contaminantes sobre la conductancia estomática es por tanto necesario para clarificar los mecanismos de acción de éstos. Pero además de regular la entrada de CO₂ y las pérdidas de agua, los estomas son la principal vía de entrada del SO₂ y del O₃, siendo la cutícula prácticamente impermeable a estos gases (Landolt y Keller, 1985). Por todo ello, la relación entre la apertura estomática y los contaminantes es un aspecto estudiado con profusión y se ha relacionado con la mayor o menor tolerancia de las especies (Winner y Mooney, 1980; Reich, 1987). Una mayor conductancia estomática puede resultar en un incremento de la dosis efectiva de contaminante y por tanto en un aumento de la sensibilidad de la planta a sufrir daños (Darrall, 1989; Manninen y Huttunen, 2000).

En experimentos de corta duración se ha observado en general un aumento de la conductancia estomática bajo el efecto del SO₂ (Black y Unsworth, 1980; Norby y Kozlowsky, 1981; Carlson, 1983), pero los resultados en experimentos a largo plazo muestran en general una disminución de la conductancia estomática (Darrall, 1989; Van Hove *et al.*, 1992; Wedler *et al.*, 1995). Los efectos del O₃ sobre la conductancia estomática son más variables que los del SO₂ a concentraciones por debajo de 200 ppb. Así, Pearson y Mansfield (1993), y Mikkelsen (1995) encontraron una reducción de las tasas de conductancia; Leonardi y Langebartels (1990) y Eamus y Murray (1991) observaron un aumento, mientras que por encima de esa concentración se observó una disminución de la conductancia (Darrall, 1989). Los efectos de la mezcla del SO₂+O₃ indicaron casi siempre un aumento del cierre estomático (Olszyk y Tibbits, 1981; Olszyk y Tingey, 1986; Darrall, 1989; Tripathi y Tripathi, 1992).

Los efectos de los contaminantes sobre la actividad fotosintética del mesófilo también han sido estudiados por numerosos autores, aunque no existe un acuerdo generalizado sobre el punto o el proceso clave del complejo sistema de la fotosíntesis sobre el que actúan: la captación de luz, la eficiencia fotoquímica del fotosistema II,

el transporte electrónico, la concentración y/o actividad de la RuBP carboxilasa u otros enzimas de la fase oscura de la fotosíntesis, la capacidad de regeneración de la RuBP (Wellburn, 1988; Adams *et al.*, 1989; Van Hove *et al.*, 1992; Pfanz y Beyschlag, 1993; McKee *et al.*, 1995; Mikkelsen, 1995; Wedler *et al.*, 1995; Reichenhauer *et al.*, 1997).

El comportamiento estacional de la fotosíntesis en especies leñosas mediterráneas y sus ciclos diarios son bien conocidos y existen abundantes referencias bibliográficas (Field y Mooney, 1986; Lange *et al.*, 1987a,b; Tenhunen *et al.*, 1987, 1990; Sala, 1992; Castell *et al.*, 1994; Pereira y Chaves, 1995, 1997; Faria *et al.*, 1996, 1998) aunque los mecanismos que subyacen a ese comportamiento no están comprendidos en profundidad. El entorno mediterráneo está extremadamente limitado por el agua debido a un clima caracterizado por veranos secos, calurosos y con elevados niveles de radiación luminosa, y a unos suelos en general poco profundos y con escasa capacidad de retención de agua. La vegetación ha desarrollado frente a esas limitaciones ciertos rasgos de adaptación, entre ellos: morfológicos como la esclerofilia de las hojas o el aumento de la relación biomasa subterránea/aérea, fisiológicos como la reducción de la conductancia estomática, el fino ajuste entre la conductancia y la capacidad fotosintética del mesófilo, el ajuste osmótico y niveles altos de sustancias fitohormonales. La significación ecológica y evolutiva de tales mecanismos ha sido puesta de manifiesto por diversos autores (Lange *et al.*, 1987a,b; Tenhunen *et al.*, 1987, 1990).

La interacción entre los mecanismos de adaptación a la sequía de las especies esclerófilas y la exposición a los contaminantes atmosféricos es sin embargo un campo insuficientemente estudiado. Aunque de alguna manera persiste la idea de que la sequía “protege” de los contaminantes (Tingey y Hoggst, 1985), actualmente es un concepto controvertido y revisado por otros autores, sobretodo en plantas leñosas (Chappelka y Freer-Smith, 1995). Parece claro que la resistencia a la sequía, a través de mecanismos de adaptación como los mencionados, puede conferir una resistencia cruzada a los contaminantes (Wilson, 1995) y por otra parte la entrada del contaminante puede verse disminuida en situaciones de estrés hídrico, en que la planta esclerófila tiende a cerrar sus estomas. No obstante, la capacidad para hacer frente a episodios de estrés hídrico en plantas previamente sometidas a contaminantes atmosféricos puede verse disminuida debido a una alteración de la regulación estomática y así un incremento de la sensibilidad al estrés hídrico (Chappelka y Freer-Smith, 1995). En efecto, los resultados de Schweizer y Arndt (1990) y Maier-Maercker y Koch (1986) apuntan a una desregulación estomática

observados debido a una interacción del O₃ con la sequía en *Betula pendula* (Matyssek *et al.*, 1991), *Picea abies* (Karlsson *et al.*, 1997) y *Fagus sylvatica* (Pearson y Mansfield, 1993). Wellburn *et al* (1996) han señalado que la combinación de altas intensidades luminosas y bajos potenciales hídricos en el suelo junto con episodios de concentraciones de O₃ por encima de 60 ppb pueden exceder la capacidad detoxificadora de especies que, como *Pinus halepensis*, están muy bien adaptadas a al sequía. Los trabajos de Elvira *et al.* (1998) apuntan en esa misma dirección.

Los objetivos de este capítulo son: evaluar los efectos del SO₂ y del O₃, independientemente y en mezcla, sobre las tasas de intercambio gaseoso y la conductancia estomática en primavera y en verano. Por otra parte, investigar los posibles mecanismos de acción a través de los que se producen esos efectos. Valorar la interacción potencial de los contaminantes con la disminución de la disponibilidad hídrica en el suelo. Finalmente, establecer el efecto de la cámara en sí sobre las tasas fotosintéticas.

7.2. MATERIAL Y MÉTODOS

Las medidas de intercambio gaseoso se realizaron a lo largo del experimento en varios días de primavera (23 y 27/05/96), y verano (27/08/96, 03 y 11/09/96) de 1996 y en primavera (27/05/97) y verano (28 y 13/08/97) de 1997. Se midió durante esos días el intercambio gaseoso a intervalos de 2 a 4 horas, estudiándose las variaciones diarias de las tasas instantáneas de fotosíntesis neta (A), conductancia estomática (g), transpiración (E) y concentración intercelular de CO₂ (C_i). En lo posible se hicieron coincidir los días de medida de intercambio gaseoso con los de fluorescencia (días 27/05/96, 27/08/96, 03/09/96, 11/09/96 y 27/05/97).

Se empleó para las medidas un equipo portátil PP-Systems compuesto básicamente por un analizador de gases de infrarrojos CIRAS-1, una cubeta PLC (*Parkinson Leaf Cuvette*) y una unidad de suministro y control de CO₂ y H₂O.

Se midieron entre 2 y 3 individuos de cada cámara o parcela ambiente, con un total de 6 a 9 por tratamiento, con las excepciones que se detallan más adelante. Los pinos se tomaron de entre los que no se sometían a muestreos destructivos de pigmentos ni nutrientes. La medida se realizó sobre un grupo de 14 acículas originadas en el año anterior a la medida (acículas de 1995 en los muestreos de 1996, acículas de 1996 en los de 1997), sin síntomas visibles de daño. El área proyectada de las acículas empleadas se estimó previamente a los muestreos según el método descrito en el capítulo 8.2. Las medidas se efectuaron en el exterior de las cámaras, después de un período de aclimatación a las condiciones exteriores, manteniendo el sustrato bien regado, salvo en el experimento de estrés hídrico llevado a cabo en verano de 1996 (ver más adelante) y durante el día 13/08/97, en que la humedad del sustrato fue del 10%, tras una limitación del riego de 12 días.

En verano de 1996, se sometió a un subgrupo de 1 a 2 pinos de cada cámara (con 5 pinos por tratamiento) a un régimen de riegos de baja frecuencia e intensidad durante hasta 15 días, consiguiendo valores de contenido volumétrico de agua en el sustrato por debajo del 10 %. La medida de este parámetro, contenido de agua en el suelo, se detalla en el capítulo 2.2 (*Medida de parámetros climáticos*). Se realizaron medidas de intercambio gaseoso durante tres días, antes del experimento de desecación (27/08/96), después de limitar el riego durante 7 días (03/09/96), y

cada tratamiento (1 árbol de cada cámara, 3 por tratamiento) se irrigo a capacidad de campo durante esos días, manteniendo la humedad del suelo por encima del 20 %.

Además de las tasas instantáneas A , g , E y C_i proporcionados por el equipo de medida, se calcularon para cada individuo muestreado las tasas de eficiencia en el uso del agua (WUE) como el cociente entre la fotosíntesis neta y la transpiración para cada hora de muestreo. También se obtuvieron los valores máximos diarios de las tasas fotosintéticas (A_{md}), la asimilación diaria de CO_2 (fotosíntesis acumulada a lo largo del día, $A_{día}$), la transpiración diaria (consumo diario de agua, $E_{día}$), la eficiencia diaria en el uso del agua ($WUE_{día}$, calculado como $A_{día}/E_{día}$) y la conductancia diaria media (g_{media}). Los valores acumulados a lo largo del día $A_{día}$ y $E_{día}$ se calcularon sumando el área situada bajo la curva diaria de la A y la E para cada día de muestreo.

A partir de los valores de área específica de las hojas y de su relación peso fresco/peso seco (ver capítulo 8) se calcularon los valores de todos los parámetros medidos y calculados sobre la base del peso seco y del peso fresco de las hojas, observándose resultados similares a los obtenidos en base al área foliar, que se presentan a continuación.

Excepto en verano de 1996, los resultados de los 2 a 3 individuos de cada cámara o parcela ambiente se promediaron con lo que al existir tres cámaras por tratamiento, el tamaño de muestra fue $n=3$. Durante los días 03/09/96 y 27/08/96 no se realizaron promedios de los resultados por cámara, sino que se analizaron en conjunto para cada tratamiento. El tratamiento estadístico consistió en un análisis de la varianza de dos factores (SO_2 y O_3 o bien SO_2 y riego) con interacción para determinar el efecto del SO_2 , el O_3 , el riego y su posible interacción en cada fecha y hora de muestreo. En el caso de observarse una interacción significativa entre los factores, se procedió a un análisis de la mínima diferencia significativa (LSD) calculada para el nivel del 5 %, con objeto de determinar las diferencias significativas entre los tratamientos. Cuando se compararon solamente dos muestras independientes (por ejemplo el SO_2 con el AF, el AA con el ANF), se empleó el test de la t-Student. En los resultados que se presentan a continuación se señalan las diferencias significativas para $p<0.05$ y para $p<0.10$.

7.3. RESULTADOS

Variaciones estacionales y diarias

En la tabla 7.1 se presentan los resultados de las tasas fotosintéticas máximas diarias (A_{md}), la fijación diaria de CO_2 (A_{dia}), el consumo diario de agua por transpiración (E_{dia}) y la conductancia estomática media diaria (g_{media}), así como la eficiencia diaria en el uso de agua (WUE_{dia}), para plantas bien irrigadas del tratamiento de control en primavera y en verano de los dos años de estudio.

La A_{md} y la A_{dia} fueron menores en verano que en primavera en los dos años de estudio. De la misma manera se observó un descenso de la g_{media} y de la E_{dia} . Sin embargo, la WUE_{dia} mostró una tendencia opuesta en 1996, debido a que la E_{dia} disminuyó más que la A_{dia} en verano respecto a la primavera. En 1997 no se observaron diferencias en WUE_{dia} entre ambas épocas del año. Los valores de A , g y WUE mostrados fueron superiores para las dos épocas del año en 1996 (medidas realizadas en acículas de 1995) respecto a 1997 (medidas en acículas de 1996).

Tabla 7.1. Promedio \pm error estándar de los valores máximos diarios de las tasas fotosintéticas (A_{md}), asimilación diaria de CO_2 (A_{dia}), transpiración diaria (E_{dia}), eficiencia diaria en el uso del agua (WUE_{dia}) y conductancia media diaria (g_{media}) para cada época de muestreo. También se muestran los valores de radiación fotosintéticamente activa acumulados a lo largo del día (PAR_{dia}) y la máxima demanda evaporativa diaria del aire (VPD_{md}).

Fecha	PAR_{dia} ($mol \cdot m^{-2} \cdot día^{-1}$)	VPD_{md} (kPa)	A_{md} ($\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)	A_{dia} ($mmol \cdot m^{-2} \cdot día^{-1}$)	E_{dia} ($mol \cdot m^{-2} \cdot día^{-1}$)	WUE_{dia} ($mmol \cdot mol^{-1}$)	g_{media} ($mmol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)
Primavera 1996 (23 y 27/05/96)	51	2.08	7.6 \pm 0.2	203.9 \pm 4.1	85.9 \pm 4.9	2.4 \pm 0.2	97.0 \pm 3.1
Verano 1996 (03/09/96)	41	1.72	6.8 \pm 0.8	191.2 \pm 28.3	54.2 \pm 8.1	3.6 \pm 0.1	88.2 \pm 17.4
Primavera 1997 (27/05/97)	54	2.43	4.9 \pm 1.3	104.8 \pm 23.3	57.7 \pm 2.2	1.8 \pm 0.4	71.1 \pm 2.9
Verano 1997 (28/07/97)	42	2.53	3.9 \pm 0.9	75.6 \pm 11.3	41.5 \pm 2.6	1.8 \pm 0.2	50.9 \pm 5.5

En las figuras 7.1 a 7.5 se representan las variaciones diarias de las tasas de fotosíntesis (A), conductancia estomática (g), transpiración (E), eficiencia instantánea en el uso del agua (WUE) y las variaciones de la concentración intercelular de CO_2

muestran las correspondientes a 1997.

Las medidas de primavera de 1996 se realizaron en dos días soleados, en los que se alcanzaron niveles de radiación fotosintéticamente activa (PAR), temperatura (T) y demanda evaporativa del aire (VPD) elevadas (figuras 7.1 y 7.2). Las tasas fotosintéticas mostraron un máximo alrededor de las 11h de la mañana y una depresión a mediodía. Tras la depresión de las tasas fotosintéticas a mediodía, los valores ascendieron de nuevo por la tarde en el primer día de muestreo (23/05/96) pero no en el segundo día (27/05/96).

Para unas condiciones de luz saturante ($PAR > 1000 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) las tasas fotosintéticas estuvieron relacionadas con las tasas de conductancia estomática, correspondiéndose los valores máximos y mínimos de A con los máximos y mínimos de g . A su vez, las tasas de transpiración siguieron el patrón de comportamiento de las tasas de conductancia aunque con diferencias puntuales debidas posiblemente a la influencia de la demanda evaporativa del aire (VPD). La WUE mostró una dinámica similar en general a la de las tasas fotosintéticas. La concentración intercelular de CO_2 , que representa un balance entre el aumento debido a la difusión del CO_2 atmosférico (por tanto ligado a la conductancia estomática) y la disminución producida por la fijación del CO_2 por las células del mesófilo, fue mínima con valores bajos de conductancia y valores moderados de A y fue máxima con valores bajos de A y valores moderados de g .

Aunque los valores promedio de g en primavera de 1996 fueron menores en el primer día que en el segundo, los valores máximos de A y los valores acumulados de A lo largo del día (tabla 7.2) fueron superiores en el primer caso, posiblemente como consecuencia de un uso más eficiente en el consumo de agua, que permitió un aumento de la conductancia por la tarde, bajo condiciones que posibilitaron un incremento de la actividad fotosintética.

En verano de 1996 se sometió un subgrupo de plantas a desecación del sustrato (el protocolo del experimento se detalla en el apartado 7.2). Se realizaron medidas de intercambio gaseoso durante tres días, antes del experimento de desecación (27/08/96), después de limitar el riego durante 7 días (03/09/96), y después de limitar el riego durante 15 días (27/08/96).

Los tres días de medida fueron muy contrastados desde el punto de vista climático: el primero (27/08/96, figura 7.3) fue un día de características poco estivales, con una PAR máxima alrededor de $800 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, temperaturas máximas de $22.2 \text{ }^\circ\text{C}$ y VPD máxima de 1.02 kPa . El segundo fue un día más típico de

verano (03/09/96, figura 7.4), aunque los valores de PAR, T y VPD fueron inferiores a los registrados durante los días de medida de primavera. En el tercer día (11/09/96, figura 7.5) se interrumpieron las medidas a mediodía, debido a la lluvia. Lógicamente, el tratamiento de control (AF) mostró un comportamiento diferente durante el 03/09/96 que en el resto de los días de medida de verano.

Durante el primer día (figura 7.3), las tasas fotosintéticas aumentaron hasta alrededor de las 12 h y no experimentaron depresión a mediodía, sino que incluso mostraron un ligero aumento. Las tasas de conductancia estomática disminuyeron a lo largo de todo el día desde primeras horas de la mañana. Las tasas de transpiración tuvieron un comportamiento similar a las de conductancia excepto a las 15-16h, en que aumentaron. La WUE fue máxima sobre las 12 h y después disminuyó durante el resto del día. La concentración de CO_2 intercelular mostró un comportamiento similar al de las tasas de conductancia excepto a última hora de la tarde, en que aumentó como consecuencia del fuerte descenso de las tasas fotosintéticas.

A lo largo del segundo día de muestreo de verano (figura 7.4), se observó en el tratamiento de control un comportamiento muy similar de las tasas fotosintéticas al del día 27/05/96 (figura 7.2): la A mostró un máximo alrededor de las 12 h, una depresión a mediodía y una ausencia de recuperación de las tasas por la tarde. La g sin embargo fue menor por la mañana y últimas horas de la tarde en comparación con el día 27/05/96. Las tasas de transpiración fueron máximas alrededor de las 12 h y mínimas a primera y última horas del día. Las tasas diarias de transpiración fueron inferiores a los de la primavera y la $WUE_{\text{día}}$ alcanzó valores mayores que en primavera (tabla 7.2).

El efecto del riego fue muy importante en los dos días de medida. Los plantones no irrigados (con contenido hídrico volumétrico en el suelo entre el 6 y el 7 %) mostraron tasas de A , g y E significativamente inferiores a los plantones bien irrigados en las horas centrales del día, con contenido hídrico volumétrico del suelo entre 22 y 30 % (ver resultados del ANOVA en la tabla 7.2). La WUE fue significativamente mayor en plantones regados respecto a los no regados a las 15-16h (día 03/09/96) y a las 12-13 h (día 11/09/96). También a esa hora se observó un notable aumento de la concentración intercelular de CO_2 en los no regados respecto a los bien irrigados. La disminución de A y de WUE , proporcionalmente mayores en los no regados respecto a los bien irrigados, así como el aumento de C_i están en consonancia con un estrés hídrico a mediodía acentuado en presencia de baja disponibilidad hídrica. La disminución de $A_{\text{día}}$, g_{media} y $E_{\text{día}}$ por efecto de la ausencia

respectivamente. Se observó también una tendencia a la disminución de $WUE_{\text{día}}$ por la misma causa, pero el efecto no resultó estadísticamente significativo (tabla 7.2).

En primavera de 1997, figura 7.6 (27/05/97, con medidas realizadas sobre hojas de 1996) las condiciones climáticas fueron más severas que en primavera de 1996 e incluso que en verano de 1996. La temperatura máxima fue de 27.4 °C y la VPD máxima de 2.43 kPa (mayores que en los otros días mencionados). Este es un factor que posiblemente influyó en la disminución de las tasas de A , g y E observadas (figura 7.6). La dinámica de esas variables fue, sin embargo, similar a la de la primavera anterior. Las tasas fotosintéticas fueron máximas entre las 11 y las 12 h de la mañana, después se produjo una disminución durante el resto del día. Las bajas tasas de A estuvieron acordes con unas bajas tasas de g , que disminuyeron desde primeras horas de la mañana, aumentando ligeramente a última hora de la tarde. La E y la WUE fueron máximas entre las 11 y las 12 h. La WUE aumentó ligeramente a última hora de la tarde debido a que A aumentó respecto a la medida anterior mientras que E disminuyó.

En verano de 1997 las medidas se realizaron durante los días 28/07/97 (figura 7.7) y 13/08/97 (figura 7.8). En ambos días se registraron temperaturas máximas por encima de los 30°C. Los plántones mostraron un descenso de los valores de A respecto a la primavera de 1997 prácticamente en todas las horas de muestreo. La disponibilidad hídrica en el sustrato fue diferente para los dos días debido a la limitación del riego durante 12 días, registrándose un contenido hídrico volumétrico en el suelo del 20 % en el primer día y del 10 % en el segundo, lo que posiblemente causó un descenso de las tasas de conductancia y consecuentemente de la fotosíntesis entre ambos días. Las tasas de transpiración disminuyeron también durante el segundo día. Respecto al verano del año anterior, las restricciones climáticas, como un aumento de las temperaturas máximas y de VPD, posiblemente influyeron en la disminución de las tasas fotosintéticas respecto al verano del año anterior.

Efectos del SO₂

El efecto del SO₂ fue patente desde el primer muestreo, unos tres meses después del inicio del tratamiento en primavera de 1996 (figuras 7.1 y 7.2). El 23/05/96 el SO₂ produjo una disminución de las tasas fotosintéticas de hasta un 33 % ($p < 0.10$) alrededor de las 16h. La fijación de CO₂ acumulada durante todo el día fue un 22% inferior en el SO₂ respecto al AF, aunque las diferencias no fueron estadísticamente significativas (tabla 7.2). El día 27/05/96 las diferencias entre ambos tratamientos fueron aún mayores a las observadas en el día 23. Las tasas fotosintéticas fueron en el tratamiento con SO₂ hasta un 38% inferiores al AF. Las diferencias entre ambos tratamientos se observaron también en la máxima tasa fotosintética diaria (el tratamiento con SO₂ redujo la A_{md} en un 35 %, $p < 0.05$) y en la fijación de CO₂ acumulada a largo del día (el SO₂ redujo la A_{dia} en un 34 %, $p < 0.05$).

El SO₂ produjo, paralelamente a los cambios en las tasas fotosintéticas, disminuciones en la conductancia estomática y en la transpiración en ambos días de muestreo, aunque las diferencias en E no fueron en general estadísticamente significativas (figuras 7.1 y 7.2, tabla 7.2). Durante el día 23/05/96, la disminución máxima de la conductancia fue de un 22 % y la de la transpiración de un 18 % en el SO₂ respecto al AF. La conductancia media diaria fue, como resultado, un 8 % inferior mientras que el consumo diario de agua fue un 13 % inferior. Durante el día 27/05/96, el efecto del SO₂ sobre la conductancia fue superior. El SO₂ produjo un descenso de g de hasta un 36 % ($p < 0.05$) y de E de hasta un 33 % ($p < 0.10$). En la conductancia promedio el SO₂ produjo un descenso del 11 % y en la transpiración acumulada a lo largo del día la disminución fue de un 17 % (en ambos casos las diferencias entre tratamientos no resultaron estadísticamente significativas). La WUE tendió a estar por encima en el AF respecto al SO₂ en las horas centrales del día, mientras que la C_i mostró la tendencia opuesta.

En verano de 1996 los efectos del SO₂ sobre las tasas fotosintéticas en individuos bien irrigados fueron diferentes entre sí dependiendo de las condiciones climáticas (figuras 7.3, 7.4 y 7.5). En los dos días de medida con baja PAR, temperaturas y VPD moderadas no se observaron efectos significativos (figuras 7.3 y 7.5), aunque las plantas tratadas con SO₂ tendieron a mostrar tasas por debajo del AF. De hecho, aunque las diferencias no fueron significativas, se observaron diferencias entre ambos tratamientos de hasta un 18 % el día 27/08/96 y de hasta un 23 % el día 11/09/96. En la mayoría de las horas de muestreo de ambos días la disminución de las tasas fotosintéticas estuvo acompañada por una disminución de

Tabla 7.2. Efectos del SO₂ en primavera y verano de 1996 y del tratamiento de riego en verano del mismo año. Se muestran los promedios ± error estándar de los valores máximos diarios de tasas fotosintéticas (A_{md}), asimilación diaria de CO₂ (A_{día}), transpiración diaria (E_{día}), eficiencia diaria en el uso del agua (WUE_{día}) y conductancia media diaria (g_{media}) para cada tratamiento y fecha de muestreo. Asimismo se muestran los valores de radiación fotosintéticamente activa acumulados a lo largo del día (PAR_{día}) y la demanda evaporativa del aire máxima diaria (VPD_{md}). Letras diferentes indican diferencias significativas (p<0.05) entre los tratamientos para una misma fecha. También se muestran los resultados del ANOVA. r, individuos bien irrigados; nr, individuos con limitación del riego.

Fecha	Tratamto.	PAR _{día} (mol·m ⁻² ·día ⁻¹)	VPD _{md} (kPa)	A _{md} (μmol·m ⁻² ·s ⁻¹)	A _{día} (mmol·m ⁻² ·día ⁻¹)	E _{día} (mol·m ⁻² ·día ⁻¹)	WUE _{día} (mmol·mol ⁻¹)	g _{media} (mmol·m ⁻² ·s ⁻¹)	ANOVA (p)					
									Fuente de variación	A _{md}	A _{día}	E _{día}	WUE _{día}	g _{media}
23/05/96	AF	51.67	2.31	7.9±0.8	218±16	82.6±5.8	2.7±0.3	79±7	-					
	SO ₂			6.3±0.4	171±18	72.0±4.4	2.4±0.2	73±6						
27/05/96	AF	50.70	1.86	7.2 ^a ±0.5	190 ^a ±21	89.2±4.1	2.1±0.2	115±2	-					
	SO ₂			4.7 ^b ±0.7	125 ^b ±7	74.5±5.6	1.7±0.1	102±8						
27/08/96	AF	20.75	1.02	-	213±11	59.5±1.8	3.6±0.2	141± 6	-					
	SO ₂			-	187±19	53.3±4.4	3.6±0.3	130±12						
03/09/96	A ^{Fr}	41.08	1.72	6.8±0.8	191±28	54.2±8.1	3.6±0.1	88±17	SO ₂ riego SO ₂ x riego	0.269 0.002 0.686	0.020 0.000 0.239	(0.098) 0.000 0.671	0.290 0.219 0.860	0.482 0.002 0.732
	SO ₂ ^r			5.5±1.5	127±11	43.3±7.2	3.1±0.3	77± 8						
	A ^{Frnr}			3.6±0.4	83± 7	28.4±2.3	3.0±0.3	47±11						
	SO ₂ ^{nr}			3.0±0.5	58±12	21.5±1.1	2.6±0.5	43± 3						

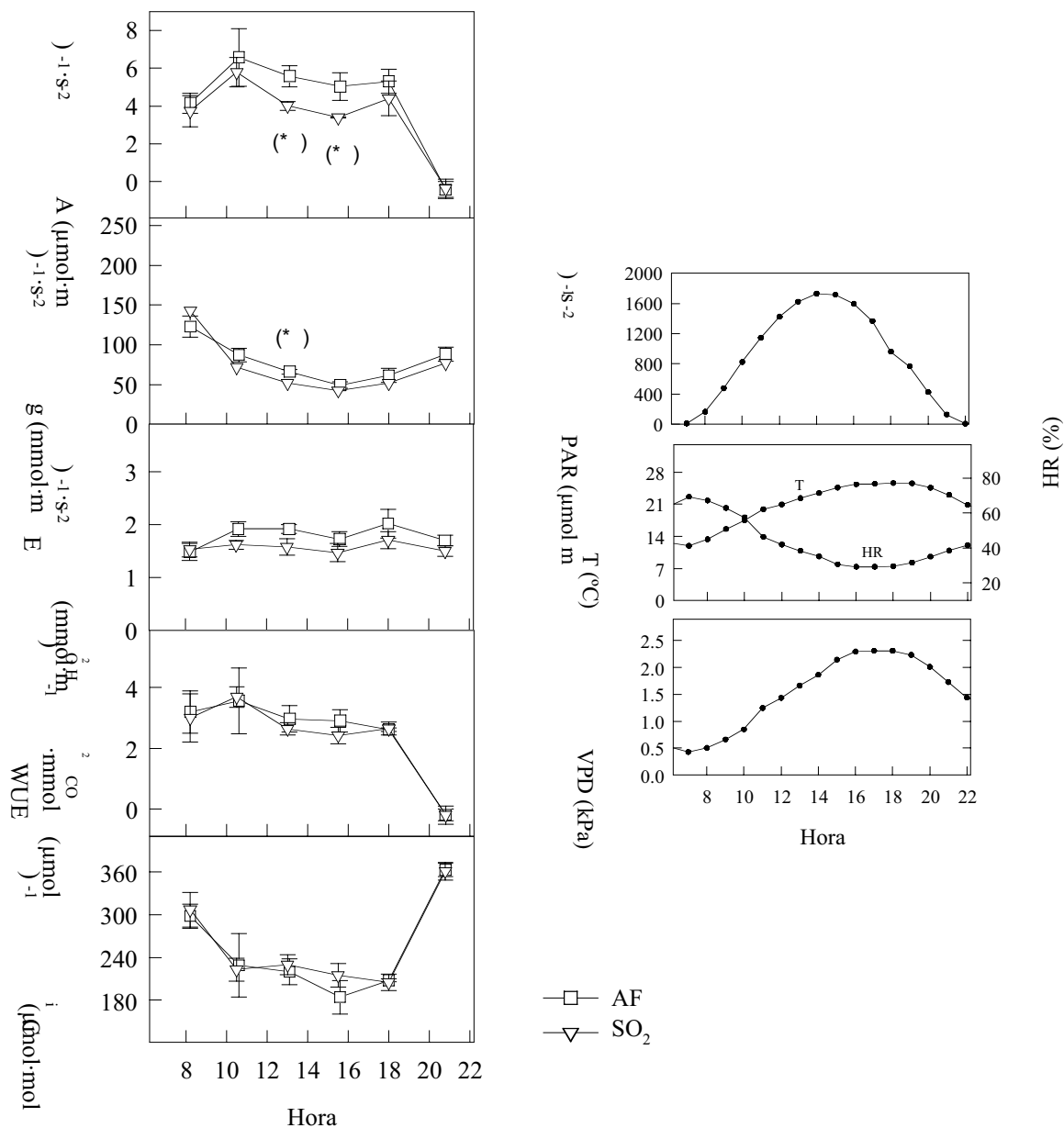


Figura 7.1. Variación diaria de la tasas de fotosíntesis neta (A), conductancia estomática (g), transpiración (E), eficiencia instantánea en el uso del agua (WUE) y concentración intercelular de CO₂ (C_i) durante el día 23/05/96. Cada símbolo representa el promedio y el error estándar para plantas que reciben el mismo tratamiento. Se muestran también la evolución de la radiación fotosintéticamente activa (PAR), temperatura (T), humedad relativa (HR) y demanda evaporativa del aire (VPD) durante ese día. Los asteriscos indican diferencias significativas entre AF y SO₂ para (*) $p < 0.10$.

PRIMAVERA 1996
27/05/96
Acículas de 1995

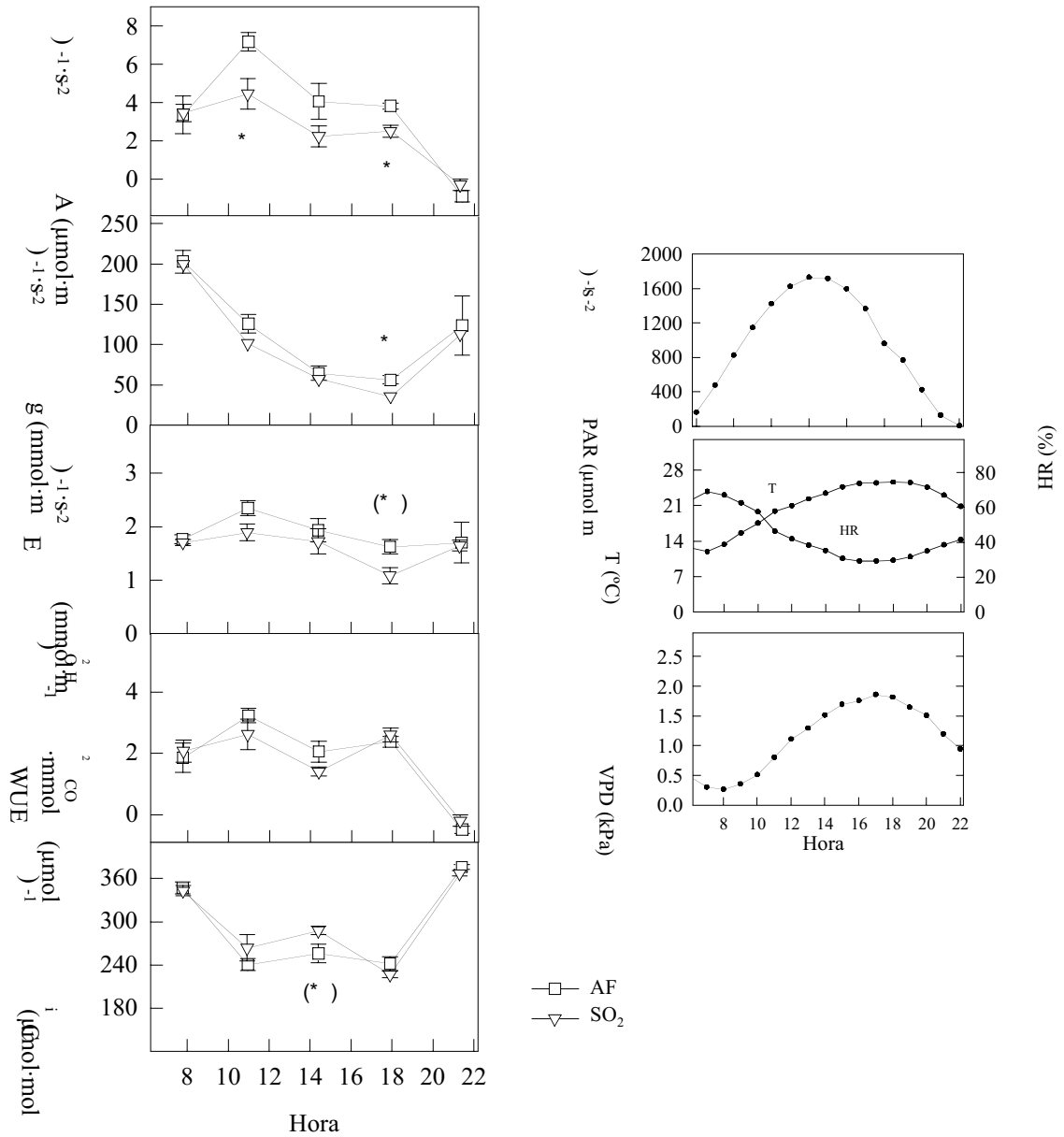


Figura 7.2. Variación diaria de la tasas de fotosíntesis neta (A), conductancia estomática (g), transpiración (E), eficiencia instantánea en el uso del agua (WUE) y variación de la concentración intercelular de CO₂ (C_i) durante el día 27/05/96. Cada símbolo representa el promedio y el error estándar para plantas que reciben el mismo tratamiento. Se muestran también la evolución de la radiación fotosintéticamente activa (PAR), temperatura (T), humedad relativa (HR) y demanda evaporativa del aire (VPD) durante ese día. Los asteriscos indican diferencias significativas entre AF y SO₂ para (*) $p < 0.10$ y * $p < 0.05$.

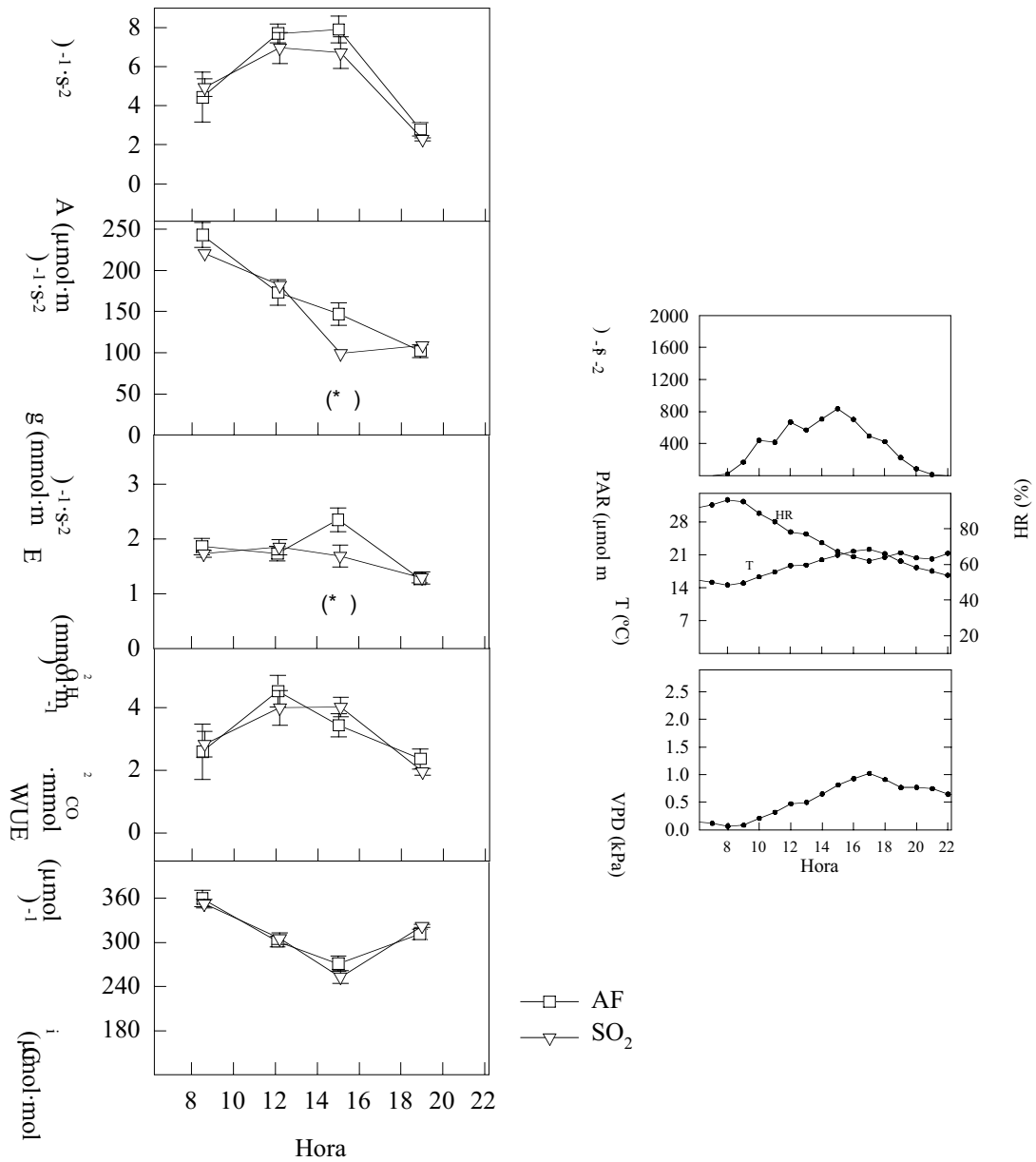


Figura 7.3. Variación diaria de la tasas de fotosíntesis neta (A), conductancia estomática (g), transpiración (E), eficiencia instantánea en el uso del agua (WUE) y variación de la concentración intercelular de CO₂ (C_i) durante el día 27/08/96. Cada símbolo representa el promedio y el error estándar para plantas que reciben el mismo tratamiento. Se muestran también la evolución de la radiación fotosintéticamente activa (PAR), temperatura (T), humedad relativa (HR) y demanda evaporativa del aire (VPD) durante ese día. Los asteriscos indican diferencias significativas entre AF y SO₂ para (*) p<0.10.

VERANO 1996
03/09/96
Acículas de 1995

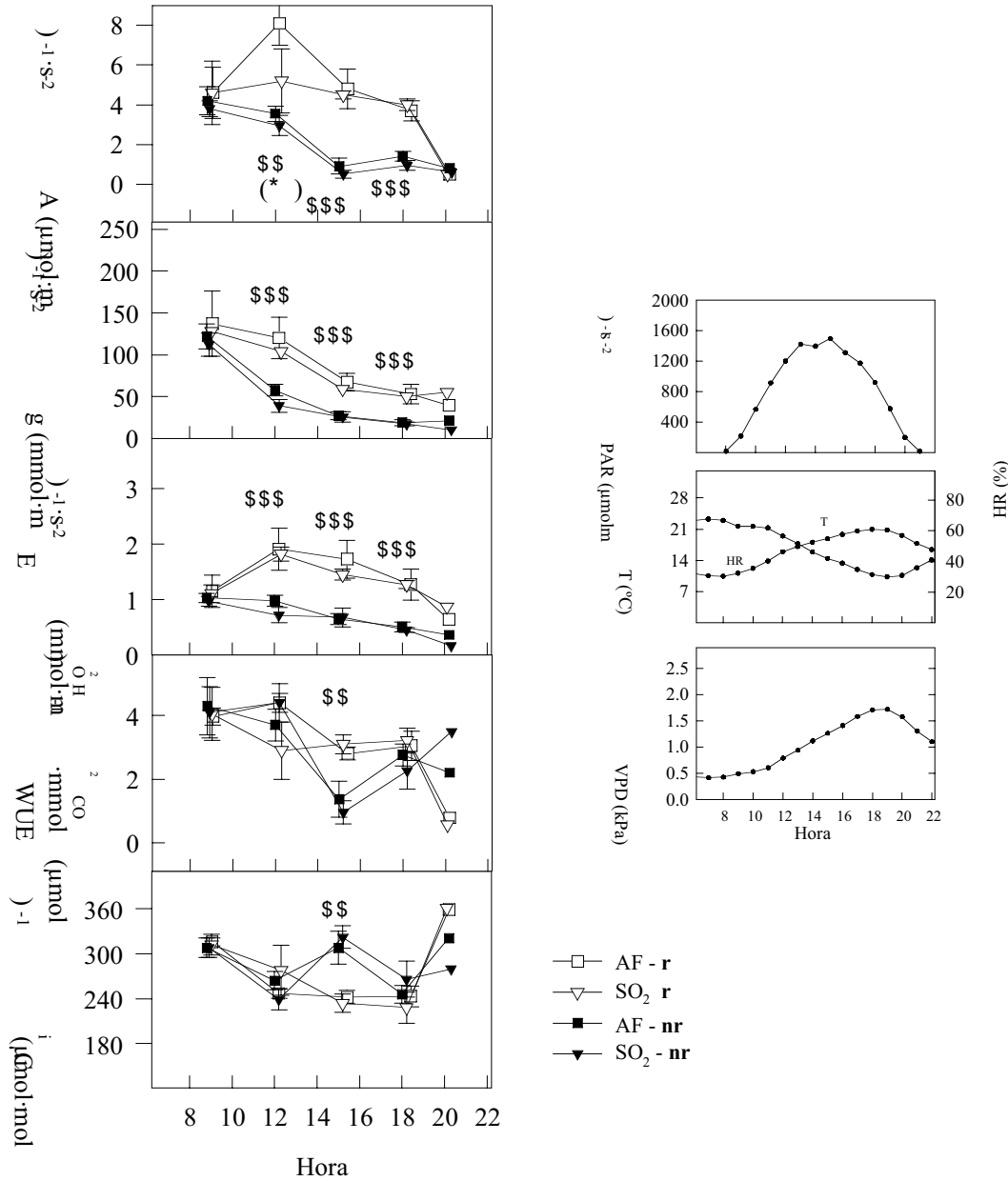


Figura 7.4. Variación diaria de la tasas de fotosíntesis neta (A), conductancia estomática (g), transpiración (E), eficiencia instantánea en el uso del agua (WUE) y variación de la concentración intercelular de CO₂ (C_i) durante el día 03/09/96. Cada símbolo representa el promedio y el error estándar para plantas que reciben el mismo tratamiento. Se muestran también la evolución de la radiación fotosintéticamente activa (PAR), temperatura (T), humedad relativa (HR) y demanda evaporativa del aire (VPD) durante ese día. Los asteriscos * indican diferencias significativas entre AF y SO₂ para (*) p<0.10. Los asteriscos \$ indican diferencias significativas debidas al tratamiento de riego para \$ p<0.05 y \$\$p<0.01. r, individuos bien irrigados; nr, individuos con riego limitado.

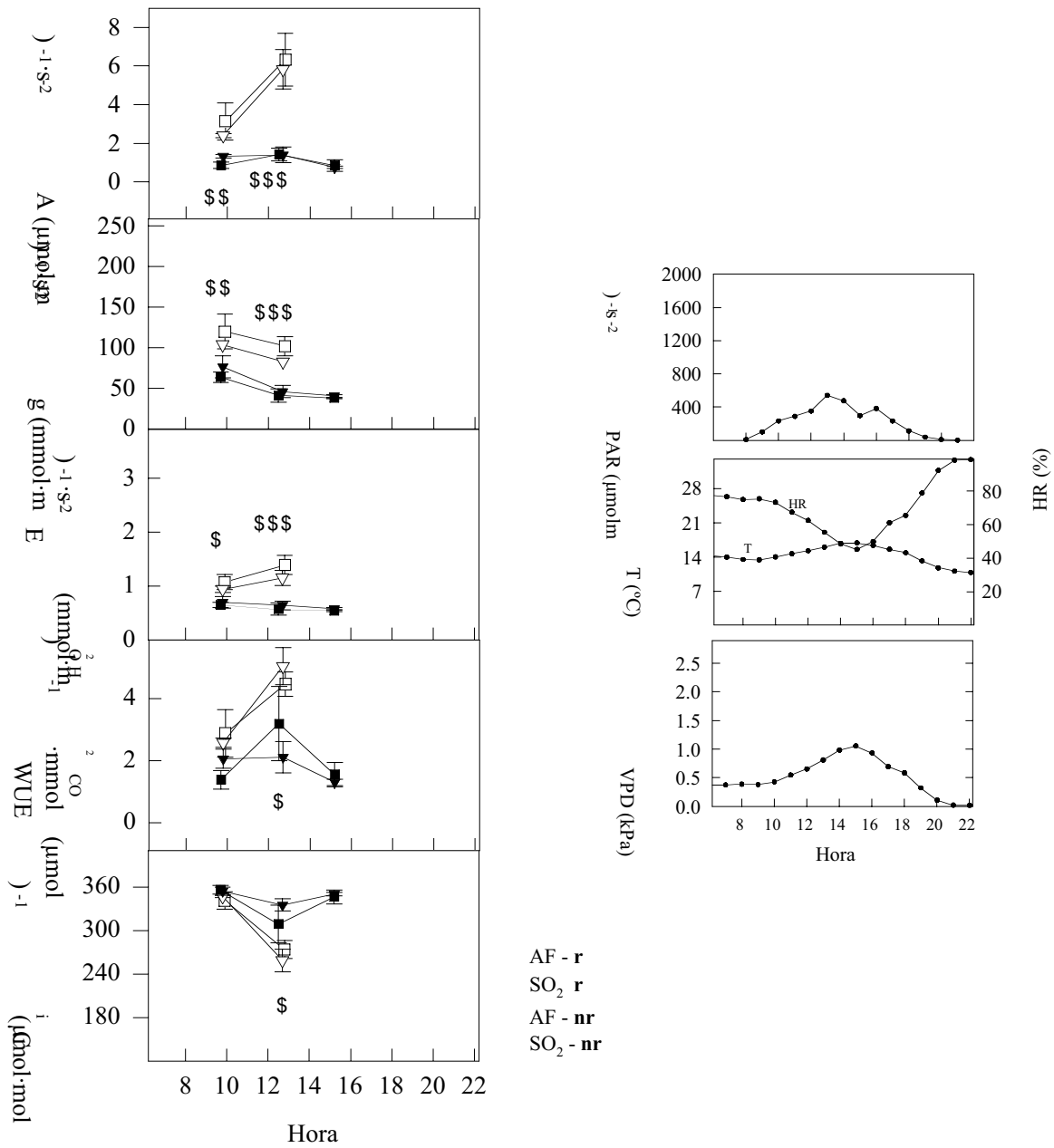


Figura 7.5. Variación diaria de la tasas de fotosíntesis neta (A), conductancia estomática (g), transpiración (E), eficiencia instantánea en el uso del agua (WUE) y variación de la concentración intercelular de CO₂ (C_i) durante el día 11/09/96. Cada símbolo representa el promedio y el error estándar para plantas que reciben el mismo tratamiento. Se muestran también la evolución de la radiación fotosintéticamente activa (PAR), temperatura (T), humedad relativa (HR) y demanda evaporativa del aire (VPD) durante ese día. Los asteriscos * indican diferencias significativas entre AF y SO₂ para (*) p<0.10. Los asteriscos \$ indican diferencias significativas debidas al tratamiento de riego para \$ p<0.05, \$\$p<0.01. \$\$\$p<0.001 r, individuos bien irrigados; nr, individuos con riego limitado.

las tasas de conductancia y transpiración. Esas diferencias llegaron a ser de un 33 y un 28 % ($p < 0.10$, día 27/08/96) y de un 19 y 17 % (día 11/09/96, no significativo), respectivamente.

Durante el día de medida más típico de verano (03/09/96, figura 7.4) las diferencias entre SO_2 y AF fueron mayores que en el resto de los días de verano mencionados anteriormente, en los que no se alcanzaron condiciones de PAR saturante. Las plantas mostraron una reducción de A debido al SO_2 de un 30 % ($p < 0.10$) sobre el control. Esas diferencias ocurrieron cuando las tasas fotosintéticas fueron máximas, sobre las 12 h. En el resto de las horas de medida no se observaron diferencias debidas al tratamiento con el contaminante. Las tasas de g y E tendieron a ser también, para condiciones de luz saturantes, inferiores en el tratamiento con SO_2 respecto al control. Las diferencias fueron de hasta un 13 % en la conductancia y de hasta un 16 % en la transpiración, pero no fueron estadísticamente significativas.

La fijación de CO_2 y el consumo de agua a lo largo del día en los individuos tratados con SO_2 fue un 32 % y un 22 % inferior a los individuos de control ($p < 0.05$ y $p < 0.10$ respectivamente, tabla 7.2). La conductancia media diaria fue un 12 % inferior en los individuos tratados, aunque no de manera significativa. Debido a que las tasas fotosintéticas descendieron más que las tasas de transpiración por efecto del tratamiento con SO_2 , la eficiencia en el uso del agua fue inferior en ese tratamiento que en el de control. Sin embargo esas diferencias, del 14 %, no fueron significativas.

Aunque no existió una interacción significativa entre el tratamiento de SO_2 y el de riego, las plantas no irrigadas (humedad relativa del suelo del 7 %) tendieron a mostrar en lo que respecta a la $A_{\text{día}}$ un efecto menor del SO_2 que las plantas bien irrigadas (tabla 7.2).

En 1997 las medidas se realizaron en acículas de 1996 en un día de primavera (27/05/97, figura 7.6) y dos días de verano (28/07/97 y 13/08/97, figuras 7.7 y 7.8). En primavera de 1997 los tratamientos con SO_2 mostraron una disminución de las tasas fotosintéticas respecto al AF en todas las horas de medida a lo largo del día, pero las diferencias no fueron significativas. La fijación diaria de CO_2 disminuyó por efecto del SO_2 en un 38 %, pero ese descenso tampoco fue estadísticamente significativo (tabla 7.3). Contrariamente a los muestreos anteriores, las tasas de g y E no disminuyeron por efecto del SO_2 , e incluso aumentaron (no significativamente) en algunas horas de medida. La conductancia media diaria y la transpiración diaria

Tabla 7.3. Efectos del SO₂ y del O₃ en primavera y verano de 1997. Se muestran el promedio ± error estándar de los valores máximos diarios de las tasas fotosintéticas (A_{md}), asimilación di de CO₂ (A_{día}), transpiración diaria (E_{día}), eficiencia diaria en el uso del agua (WUE_{día}) y conductancia media diaria (g_{media}) para cada tratamiento y fecha de muestreo. Asimismo se muestran valores de radiación fotosintéticamente activa acumulados a lo largo del día (PAR_{día}), la demanda evaporativa de agua de la atmósfera máxima diaria (VPD_{md}) y los resultados del ANOVA.

Fecha	Tratamto.	PAR _{día} (mol·m ⁻² ·día ⁻¹)	VPD _{md} (kPa)	A _{md} (μmol·m ⁻² ·s ⁻¹)	A _{día} (mmol·m ⁻² ·día ⁻¹)	E _{día} (mol·m ⁻² ·día ⁻¹)	WUE _{día} (mmol·mol ⁻¹)	g _{media} (mmol·m ⁻² ·s ⁻¹)	ANOVA (p)					
									Fuente de variación	A _{md}	A _{día}	E _{día}	WUE _{día}	g _{media}
27/05/97	AF	54.22	2.43	4.88±1.34	104.8±23.3	57.7±2.2	1.78±0.36	71.1± 2.9						
	SO ₂			2.58±0.40	64.7± 4.2	57.0±4.9	1.15±0.07	80.4± 5.7	SO ₂	0.382	0.371	0.863	0.401	0.964
	O ₃			3.35±1.00	62.2±20.9	60.8±5.6	1.03±0.25	81.8±10.9	O ₃	0.848	0.312	0.476	0.239	0.875
	SO ₂ +O ₃			3.70±1.22	65.2±23.0	60.0±2.7	1.11±0.43	71.9± 1.8	SO ₂ + O ₃	0.245	0.302	0.991	0.352	0.170
28/07/97	AF	42.39	2.53	3.93±0.90	75.6±11.3	41.5±2.6	1.8±0.2	50.9± 5.5						
	SO ₂			3.69±0.11	74.9±9.7	45.6±3.3	1.7±0.4	55.6± 5.2	SO ₂	0.689	0.938	0.403	0.854	0.529
	O ₃			3.84±0.07	72.9±7.0	47.6±2.9	1.6±0.2	59.9± 7.1	O ₃	0.323	0.743	0.258	0.524	0.197
	SO ₂ +O ₃			3.67±0.45	70.5±13.1	46.6±2.7	1.6±0.4	62.9± 4.9	SO ₂ + O ₃	0.949	0.882	0.610	0.848	0.884
13/08/97	AF	48.56	2.39	1.11±0.16	33.9±2.8	47.9±2.2	0.72±0.02	46.6± 2.0						
	SO ₂			1.53±0.27	43.5±7.3	46.4±3.0	1.03±0.14	46.5± 4.6	SO ₂	0.886	0.295	0.363	0.682	0.325
	O ₃			1.26±0.29	42.1±7.2	54.6±1.6	0.78±0.14	55.1± 4.4	O ₃	0.203	0.213	0.032	0.047	(0.060)
	SO ₂ +O ₃			0.77±0.13	19.2±5.3	66.0±9.3	0.36±0.16	71.0±13.5	SO ₂ + O ₃	(0.077)	0.026	0.238	(0.081)	0.320

PRIMAVERA 1997
27/05/97
Acículas de 1996

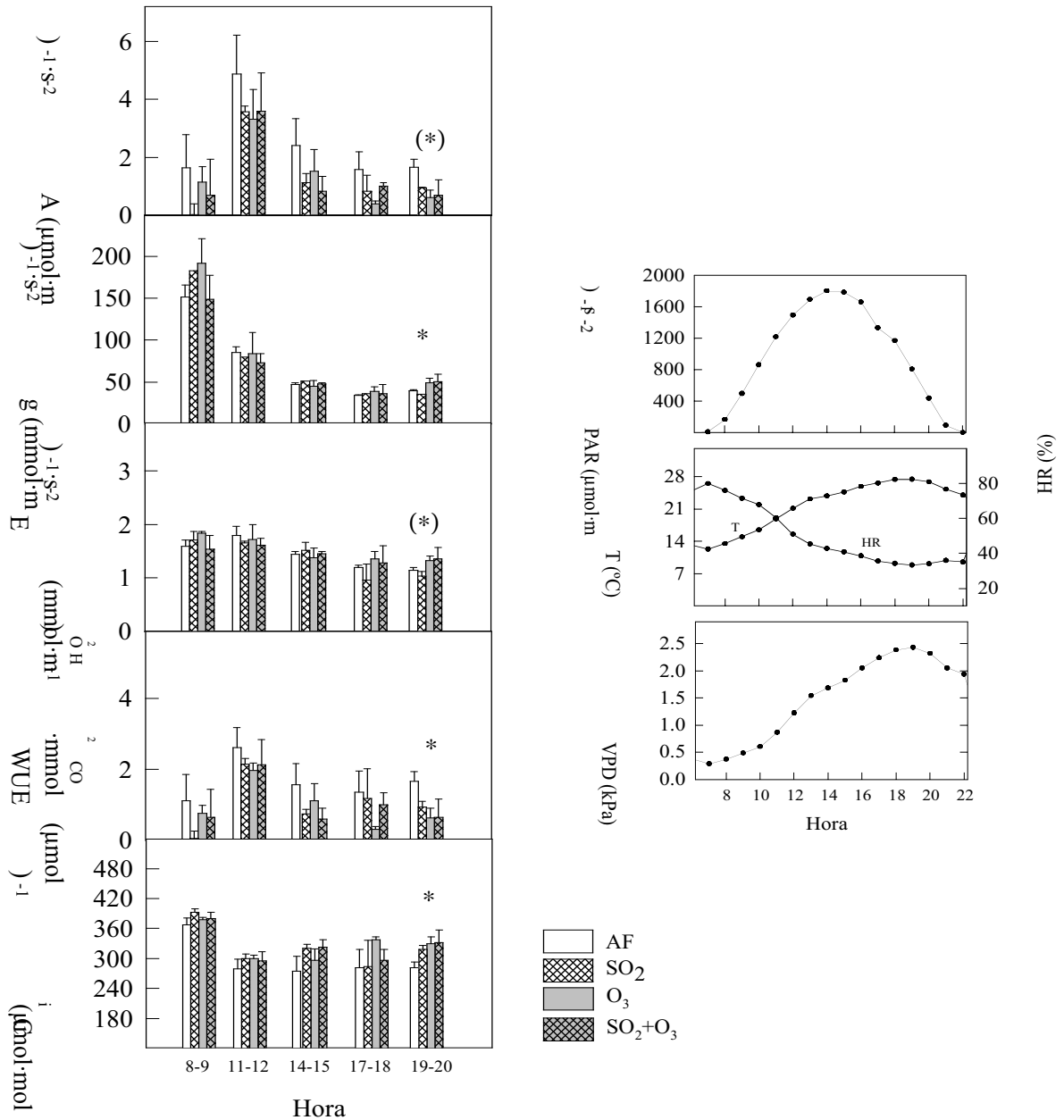


Figura 7.6. Variación diaria de la tasas de fotosíntesis neta (A), conductancia estomática (g), transpiración (E), eficiencia instantánea en el uso del agua (WUE) y variación de la concentración intercelular de CO₂ (C_i) durante el día 27/05/97. Cada símbolo representa el promedio y el error estándar para plantas que reciben el mismo tratamiento. Se muestran también la evolución de la radiación fotosintéticamente activa (PAR), temperatura (T), humedad relativa (HR) y demanda evaporativa del aire (VPD) durante ese día. Los asteriscos * indican diferencias significativas entre AF y O₃ para (*) p<0.10. y * p<0.01.

VERANO 1997
28/07/97
Acículas de 1996

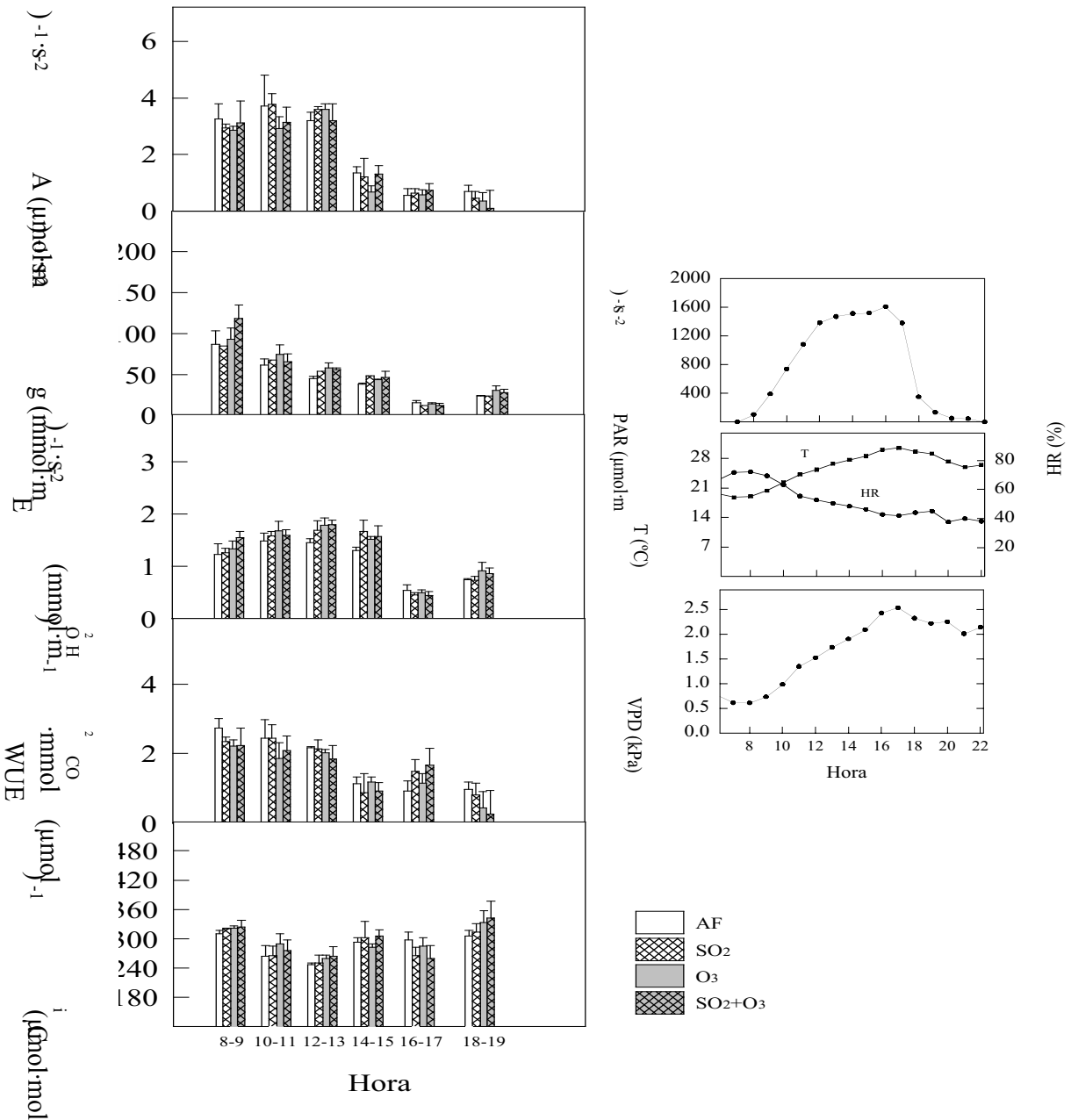
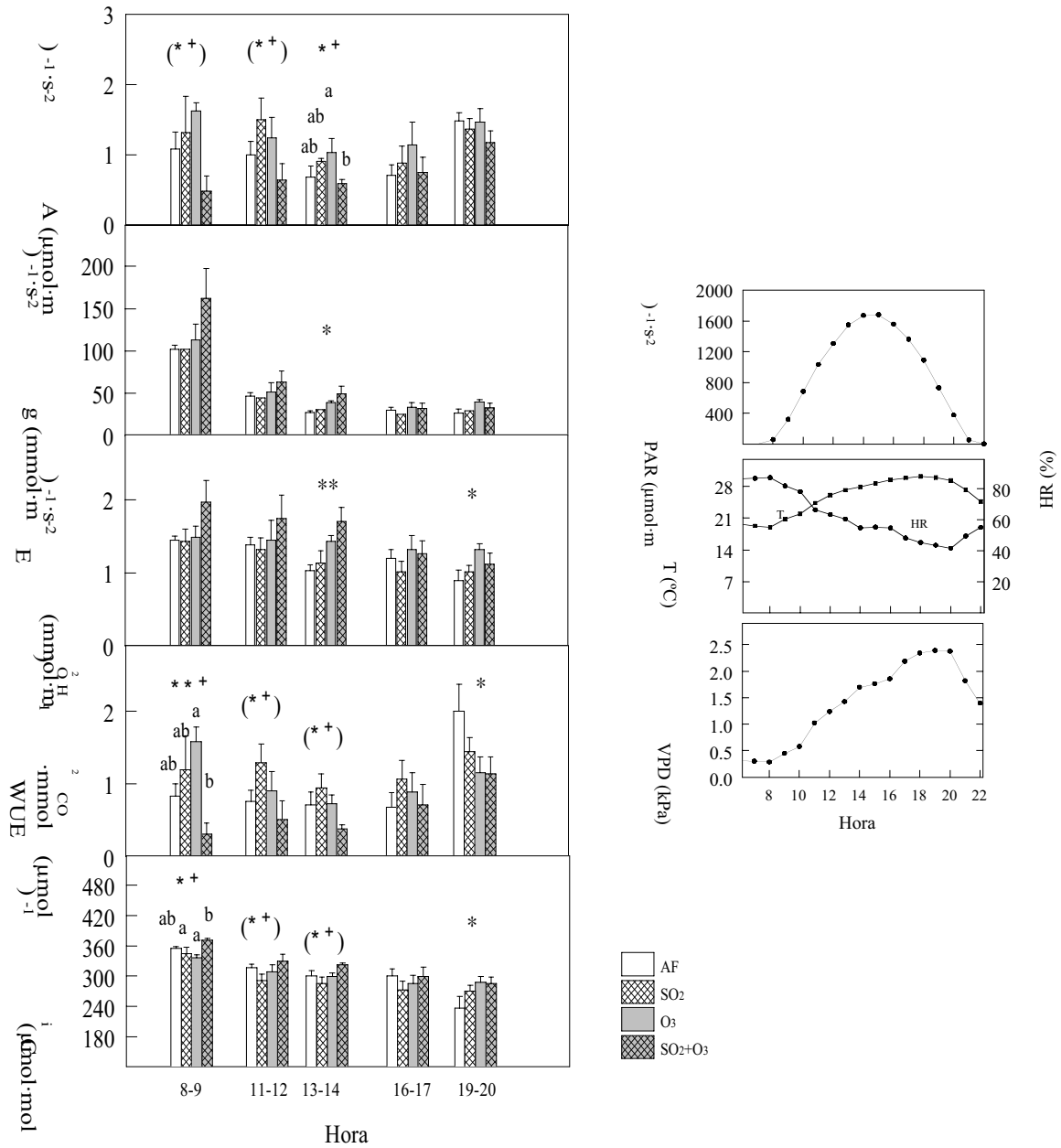


Figura 7.7. Variación diaria de la tasas de fotosíntesis neta (A), conductancia estomática (g), transpiración (E), eficiencia instantánea en el uso del agua (WUE) y variación de la concentración intercelular de CO₂ (C_i) durante el día 28/07/97. Cada símbolo representa el promedio y el error estándar para plantas que reciben el mismo tratamiento. Se muestran también la evolución de la radiación fotosintéticamente activa (PAR), temperatura (T), humedad relativa (HR) y demanda evaporativa del aire (VPD) durante ese día. No se observaron diferencias significativas entre los tratamientos.

Figura 7.8. Variación diaria de la tasas de fotosíntesis neta (A), conductancia estomática (g),



transpiración (E), eficiencia instantánea en el uso del agua (WUE) y variación de la concentración intercelular de CO₂ (C_i) durante el día 13/08/97. Cada símbolo representa el promedio y el error estándar para plantas que reciben el mismo tratamiento. Se muestran también la evolución de la radiación fotosintéticamente activa (PAR), temperatura (T), humedad relativa (HR) y demanda evaporativa del aire (VPD) durante ese día. Los asteriscos * indican diferencias significativas entre AF y O₃ para * p<0.01. Los asteriscos * indican interacción significativa entre el SO₂ y el O₃ para (*) p<0.10, * p<0.05 y ** p<0.01.

efecto del ozono en la última medida. En general el O₃ produjo un ligero aumento de la *Ci* a lo largo del día, que fue significativo ($p < 0.05$) a las 19-20 h. El O₃ produjo una disminución no significativa de la tasa de fijación diaria de CO₂ de un 25 % y un aumento no significativo del 8 % de la tasa media de conductancia. La tasa de consumo diario de agua aumentó ligeramente y la *WUE* diaria disminuyó en un 27 %. Ninguno de los cambios mencionados fue estadísticamente significativo (tabla 7.3).

El efecto del O₃ fue diferente para los dos días de medida de verano de 1997. Durante el primer día (28/07/97, figura 7.7), las tasas fotosintéticas tendieron a disminuir por efecto del O₃ excepto entre las 14 y las 17 h, en que hubo una tendencia al aumento de las mismas. Las tasas de conductancia y de transpiración tendieron a aumentar por efecto del O₃ excepto durante las medidas entre esas mismas horas, en que permanecieron constantes. La *WUE* presentó unas tendencias similares a las de las tasas fotosintéticas. Las variaciones de la *Ci* por efecto del O₃ fueron prácticamente inapreciables, con ligeros aumentos excepto en las horas 14 a 17, en que disminuyó ligeramente. La g_{media} y la E_{dia} aumentaron en presencia del O₃ un 15 y un 8 %, respectivamente). La WUE_{dia} y la A_{dia} tendieron a disminuir (un 8 y un 5 %, respectivamente). Sin embargo, ninguna de las tendencias mencionadas tuvo significación estadística (tabla 7.3).

Durante el segundo día de muestreo (13/08/97, figura 7.8), el O₃ aumentó no significativamente las tasas de *A* excepto a última hora de la tarde, en que el efecto fue el opuesto (aunque de nuevo no significativamente). El O₃ produjo un aumento general de la conductancia y de la transpiración durante todo el día, aunque sólo fue significativo para la *g* a mediodía (un 53 %, $p < 0.05$) y para la *E* a mediodía y a última hora de la tarde (un 45 %, $p < 0.01$ y un 28 %, $p < 0.05$, respectivamente). Por efecto del O₃, la *WUE* tendió a aumentar en algunas horas de medida, pero disminuyó significativamente ($p < 0.05$) en un 33 % a última hora de la tarde. La *Ci* aumentó un 13 % ($p < 0.05$) por efecto del O₃ también a esa hora. La A_{dia} se vio incrementada no significativamente por el efecto del O₃ en un 24 %. Sin embargo, debido a que la g_{media} y la E_{dia} aumentaron en un 35 % ($p < 0.10$) y en un 28 % ($p < 0.05$) respectivamente, la *WUE* diaria disminuyó en un 35 % ($p < 0.05$).

En primavera de 1997 no se observaron efectos interactivos entre el SO₂ y el O₃, sino que los efectos de la mezcla fueron similares a los de los contaminantes por separado (figura 7.6). De hecho, en la última hora de muestreo las diferencias observadas se produjeron por efecto del ozono.

En verano de 1997, durante el primer día de medida tampoco se observaron interacciones entre los dos contaminantes (figura 7.7). Como para los gases por separado, no se observó efecto alguno debido a su mezcla.

No obstante, en el segundo día de muestreo de verano, con una disponibilidad hídrica en el suelo limitada por la restricción del riego, sí se observaron efectos interactivos (figura 7.8). Mientras que los contaminantes por separado aumentaron en casi todas las medidas la A y la WUE (aunque no significativamente), la mezcla de contaminantes disminuyó esas tasas. El aumento de g , E y C_i también fue mayor que aditivo bajo la acción de los dos contaminantes en las tres primeras horas de medida, pero en el caso de g y E la interacción no fue estadísticamente significativa. Se observó también interacción del SO_2 y del O_3 en la A_{md} ($p < 0.10$), A_{dia} ($p < 0.05$), y WUE_{dia} ($p < 0.10$). El tratamiento con $SO_2 + O_3$ produjo una disminución de la A_{dia} respecto a los gases por separado, aunque el análisis LSD no reveló un descenso significativo respecto al control (tabla 7.3).

Efecto de cámara

El efecto de la inclusión de las plantas en las cámaras sobre el intercambio gaseoso, una vez sacadas éstas al aire libre (ver en el apartado 7.2 una descripción del protocolo seguido en las medidas) se muestra en la tabla 7.4. La A_{dia} disminuyó por efecto de la cámara en la mayor parte de los muestreos y se mantuvo constante en el resto, aunque la disminución tuvo significación estadística sólo durante el 23/05/96 ($p < 0.10$).

La g_{media} no mostró un patrón claro de respuesta: aumentó o disminuyó por efecto de la cámara en los diversos muestreos de manera no significativa, pero el efecto más importante fue un aumento significativo ($p < 0.05$) del 41 % en el tratamiento con aire no filtrado (ANF) respecto a las parcelas ambiente (AA). La E_{dia} siguió las mismas pautas de comportamiento que la conductancia, aunque no se registraron diferencias significativas en ninguno de los tratamientos.

La WUE_{dia} disminuyó significativamente ($p < 0.05$) durante el día 03/09/96 y disminuyó no significativamente en primavera de 1997 debido al efecto de cámara. En el resto de los muestreos la WUE no fue afectada por la inclusión en la cámara.

En general, los mínimos efectos de cámara se observaron el 27/08/96, día con bajo PAR y VPD y los efectos cuantitativamente más importantes en las tasas

fotosintéticas se registraron en el muestreo con PAR y VPD más elevados (03/09/96).

Tabla 7.4. Efecto de cámara a lo largo del experimento. Se muestran el promedio \pm error estándar de los valores máximos diarios de las tasas fotosintéticas ($A_{m,d}$), asimilación diaria de CO_2 (A_{dia}), transpiración diaria (E_{dia}), eficiencia diaria en el uso del agua (WUE_{dia}) y conductancia media diaria (g_{media}) para cada tratamiento y fecha de muestreo. Asimismo se muestran los valores de radiación fotosintéticamente activa acumulados a lo largo del día (PAR_{dia}) y la demanda evaporativa del aire máxima diaria (VPD_{md}). Las letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$) entre los tratamientos para una misma fecha. **ANF**, tratamiento de aire no filtrado; **AA**, parcela ambiente.

Fecha	PAR_{dia} ($mol \cdot m^{-2} \cdot día^{-1}$)	VPD_{md} (kPa)	Tratamto.	A_{dia} ($mmol \cdot m^{-2} \cdot día^{-1}$)	g_{media} ($mmol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)	E_{dia} ($mol \cdot m^{-2} \cdot día^{-1}$)	WUE_{dia} ($mmol \cdot mol^{-1}$)
23/05/96	51.67	2.31	ANF	196.8(a) \pm 4.8	73.0 \pm 6.5	77.8 \pm 5.0	2.6 \pm 0.2
			AA	230.2(b) \pm 12.9	87.9 \pm 7.2	87.5 \pm 5.8	2.6 \pm 0.0
27/05/96	50.70	1.86	ANF	179.0 \pm 18.8	106.3 \pm 13.2	86.7 \pm 5.8	2.1 \pm 0.3
			AA	179.5 \pm 16.4	94.2 \pm 22.8	82.7 \pm 10.1	2.2 \pm 0.3
27/08/96	20.75	1.02	ANF	197.4 \pm 4.2	134.2 \pm 2.9	61.2 \pm 3	3.2 \pm 0.2
			AA	196.3 \pm 16.5	137.6 \pm 5.2	60.7 \pm 1	3.2 \pm 0.2
03/09/96	41.08	1.72	ANF	158.3 \pm 19.4	110a \pm 4.6	59 \pm 3	2.7a \pm 0.2
			AA	188.1 \pm 34.2	78b \pm 1.5	48 \pm 5	3.9b \pm 0.4
27/05/97	54.22	2.43	ANF	91.3 \pm 23.4	88.2 \pm 12.5	63.1 \pm 3.1	1.5 \pm 0.3
			AA	133.2 \pm 26.9	100.8 \pm 11.2	72.0 \pm 6.8	1.8 \pm 0.2