



DOI: <https://doi.org/10.29298/rmcf.v10i56.551>

Artículo

Identificación del agente causal de la antracnosis en el cultivo de hule [*Hevea brasiliensis* (Willd. ex A. Juss.) Müll. Arg.]

Identification of the causal agent of anthracnose in the cultivation of the rubber tree [*Hevea brasiliensis* (Willd. ex A. Juss.) Müll. Arg.]

Adriana Rosalía Gijón-Hernández ^{1*}, Iris Marley Pérez-Gálvez ¹, Brenda Torres-Huerta ¹, Hilda Victoria Rojas-Silva² y Elías Ortiz Cervantes ³

Abstract

In 2016, a disease developed in clonal rubber tree gardens (clone IAN-710) in *San Juan Bautista Tuxtepec, Oaxaca*, the symptoms were observed in new leaves, buds and stems characterized by small watery spots that become in circular to irregular necrotic lesions, dark cream to black with yellow edges. Symptomatic samples were taken and 17 colonies were isolated in PDA media, seven from the stem and 10 from the leaves. The pathogen was determined using traditional techniques, PCR-Sequencing with the pair of ITS5 and ITS4 primers that amplified a 550 bp fragment. The phylogenetic analysis was performed with Bayesian inference with 1 000 000 generations and a final standard deviation of 0.008. The isolates presented morphological characteristics of the *Colletotrichum* genus, while phylogenetic analyzes indicated that the isolates were grouped within the species of the *Colletotrichum gloeosporioides* complex.

Key words: Anthracnose, phylogenetic, phytopathogen, fungus, rubber, PCR

Resumen

El hule es un producto estratégico para el desarrollo rural y su cultivo es una alternativa económica importante para las regiones del trópico húmedo de México, porque propicia una actividad ocupacional diversa y numerosa durante todas sus fases de producción, desde el trabajo en viveros hasta el establecimiento y mantenimiento de plantaciones forestales. En jardines clonales de hule (clon IAN-710) en el municipio San Juan Bautista Tuxtepec, Oaxaca, en 2016 se presentó una enfermedad en las hojas nuevas, brotes y tallos caracterizada por pequeñas manchas acuosas que se convierten en lesiones necróticas de forma circular a irregular, de color crema oscuro a negro, con bordes amarillos. Se tomaron muestras sintomáticas de las cuales se aislaron 17 colonias en medio de cultivo PDA, siete de tallo y 10 de hojas. La determinación del patógeno se realizó mediante técnicas tradicionales y con PCR-Secuenciación con el par de iniciadores ITS5 e ITS4 que amplificaron un fragmento de 550 pb. El análisis filogenético se efectuó con inferencia bayesiana con 1 000 000 de generaciones y una desviación estándar final de 0.008. Los aislamientos presentaron características morfológicas del género *Colletotrichum*, mientras que los análisis filogenéticos indicaron que los aislados se agruparon dentro de las especies del complejo *Colletotrichum gloeosporioides*.

Palabras clave: Antracnosis, filogenia, fitopatógeno, hongo, hule, PCR.

Fecha de recepción/Reception date: 8 de abril de 2019

Fecha de aceptación/Acceptance date: 4 de octubre de 2019

¹Centro Nacional de Investigación Disciplinaria en Conservación y Mejoramiento de Ecosistemas Forestales, INIFAP. México.

²Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo. México.

³Campo Experimental El Palmar, CIR-Golfo Centro, INIFAP. México.

*Autor por correspondencia: gijon.adriana@inifap.gob.mx

Introducción

El hule o árbol del caucho [*Hevea brasiliensis* (Willd. ex A. Juss.) Müll. Arg.] pertenece a la familia Euphorbiaceae y es originario de las planicies del Amazonas en Latinoamérica (Compagnon, 1998; SIAPa, 2018). En México su cultivo se remonta a 1882, cuando compañías inglesas y holandesas establecieron las primeras plantaciones en los municipios Tezonapa, en el estado de Veracruz y en Tuxtepec, Ojitlán y Santa María Chimalapa, en Oaxaca (Picón *et al.*, 1997).

El cultivo del hule representa un producto estratégico, pues es considerado una alternativa para el desarrollo de las regiones del trópico húmedo de México; desde el punto de vista socioeconómico ocupa una numerosa mano de obra durante todas sus fases de cultivo, desde el establecimiento de viveros hasta el establecimiento y mantenimiento de las plantaciones. En 2018, la producción total de hule en México fue de 75 922.65 t, procedente de los estados de Veracruz, Chiapas, Tabasco, Oaxaca y Puebla los que contribuyeron con la mayor aportación (Rojo *et al.*, 2005; Izquierdo *et al.*, 2008; SIAPb, 2018).

El árbol de hule es susceptible al ataque de enfermedades provocadas, principalmente, por hongos que afectan la raíz, el panel de pica, el tallo, ramas y hojas, los cuales son responsables cada año de pérdidas considerables en términos de producción de látex (Anacafé, 2004). Entre los patógenos de mayor importancia económica a nivel mundial destacan *Microcyclus ulei* (Henn.) Arx, *Colletotrichum gloeosporioides* (Penz.) Penz. & Sacc., *Drechslera heveae* (Petch) M. B. Ellis y *Corynespora cassicola* C. T. Wei (Jaimes y Rojas, 2011). *C. gloeosporioides* es el agente causal de una diversidad de daños y síntomas en diferentes cultivos en México, pues afecta diversos órganos vegetales en distintas etapas fenológicas (Gutiérrez *et al.*, 2001).

Oaxaca ocupa el cuarto lugar a nivel nacional con una producción de 6 457.82 t y una superficie sembrada de 4 021.50 ha (SIAPa, 2018). En el 2016 se registró una incidencia de la enfermedad de 6 % en San José Chiltepec y de 63 % en San Juan Bautista, Tuxtepec, Oaxaca (Gijón *et al.*, 2017); se observaron pequeñas manchas necróticas de forma circular a irregular con bordes amarillos en hojas y tallos jóvenes. Los productores de la región lo asociaron con los daños provocados por *Microcyclus ulei* (Henn.) Arx, pero, al realizar las observaciones en microscopio estereoscopio, los

signos concordaron con la enfermedad conocida como antracnosis. Por esta razón, se considera que las medidas de manejo implementadas en la zona productora no han sido eficientes para el control de la enfermedad. Ante la importancia socioeconómica del cultivo y por ser el municipio con la mayor superficie sembrada en la entidad (863 ha), es sustancial un diagnóstico correcto del patógeno, por lo que el objetivo de la presente investigación fue identificar el agente causal asociado a la antracnosis en el cultivo de hule.

Materiales y Métodos

Recolección de muestras

Se realizaron recorridos en jardines clonales de hule en octubre de 2016 en el municipio San Juan Bautista, Tuxtepec, Oaxaca. Se recolectaron 20 muestras foliares y 10 de tallos con síntomas de antracnosis, mismas que se procesaron en el Laboratorio de Sanidad Forestal del Cenid Comef.

Aislamiento y purificación de hongos

El material vegetal (hojas y tallos) con los síntomas de antracnosis se cortaron en cuadros de 1 cm² aproximadamente; se desinfectaron con hipoclorito de sodio al 1% durante 5 minutos, enseguida se lavaron tres veces con agua destilada estéril y se eliminó el exceso de humedad en papel filtro estéril. Por último, se colocaron en cámara húmeda y en medio de cultivo Papa Dextrosa Agar (PDA).

Las siembras de ambos métodos se incubaron a 28 ± 1 °C durante cinco días con fotoperiodo controlado 12:12 h. Cumplido el periodo, se observó el crecimiento fungoso y se realizó la purificación en PDA y cultivos monospóricos. Las cepas purificadas se conservaron en tubos con medio de cultivo PDA inclinados con aceite mineral.



Caracterización morfológica

A partir de cultivos monospóricos en PDA se observó la coloración de micelio y el crecimiento del hongo. Se hicieron preparaciones temporales y permanentes de los aislamientos, así como montajes de cortes de las estructuras obtenidas en cámara húmeda para su visualización en microscopía óptica con contraste de fases (AxiolabdrbKT, *Zeiss*) y microscopía electrónica de barrido (EVO MA15, *Zeiss*) mediante la técnica de criofractura, con el objetivo de obtener una imagen de mayor resolución que permitiera observar, con más detalle, las estructuras presentes en las preparaciones. Para determinar el género, se utilizaron claves generales (Humber, 1997; Barnett y Hunter, 1999).

Caracterización molecular

Para el estudio molecular, se seleccionaron dos cepas aisladas de tallo (M51 y M95) y tres de hojas (M39, M46 y M48). La extracción de ADN se llevó a cabo por el método AP (*Alkaline Phosphatase*) modificado (Sambrook y Russell, 2001) con cultivos monospóricos de cuatro días de crecimiento en PDA. La región ITS se amplificó con los cebadores ITS5 (5´GGAAGTAAAAGTCGTAACAAGG-3´) e ITS4 (5´-TCCTCCGCTTATTGATATGC-3´) (White *et al.*, 1990), que se encuentran en las regiones conservadas de los genes 18S y 28S, respectivamente.

Las amplificaciones de PCR se realizaron con un termociclador T100 marca *Biorad* con el siguiente programa: un ciclo de desnaturalización inicial de 3 min a 94 °C, seguido de 34 ciclos, cada uno constó de tres pasos: desnaturalización de 30 s a 94 °C, anillamiento de 30 s a 58 °C y una de extensión de 1 min a 72 °C, finalmente una extensión de 1 min a 72 °C. La purificación de los productos de PCR fue con el *Kit Wizard*[®] SV Gel and PCR *Clean-Up System* (Promega Corporation, 1999). La secuenciación se realizó en *Macrogen Inc.* en Seúl, Korea.

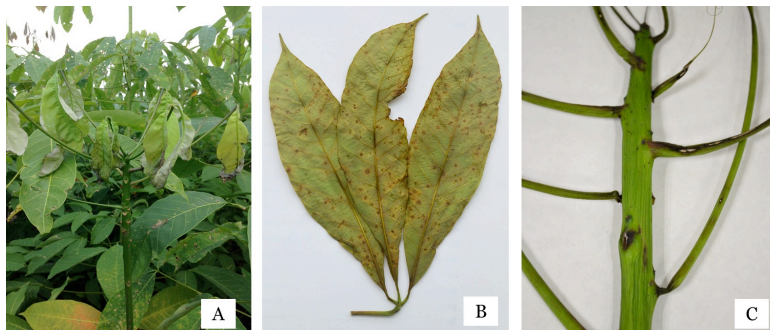
Las secuencias obtenidas se limpiaron, ensamblaron en Mega X y se llevó a cabo una búsqueda de secuencias de referencia de las especies del complejo *Colletotrichum* depositadas en la base de datos de *GenBank* (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>).

Todas las secuencias se alinearon con el método *muscle* (Edgar, 2004) incluido en el software Mega X (Kumar *et al.*, 2018). La reconstrucción filogenética se realizó por inferencia bayesiana mediante *Markov Chains Monte Carlo* (MCMC), implementado en el programa *Mr Bayes* v.3.2.1 (Ronquist y Huelsenbeck, 2003) con 1 000 000 de generaciones. De los árboles producidos, 25 % se descartaron con la opción 'burn-in phase' y la probabilidad posterior se determinó con los árboles restantes. *Colletotrichum boninense* JQ005162 se usó como fuera de grupo.

Resultados y Discusión

Caracterización de síntomas

Las muestras recolectadas de plantas de hule del clon IAN-710 presentaron síntomas de antracnosis (Figura 1A). En las hojas se observaron pequeñas manchas acuosas necróticas de forma circular a irregular, de color crema que posteriormente se tornan oscuras con bordes amarillos (Figura 1B); además, en los tallos se identificaron lesiones color negro, hendiduras y muerte descendente de peciolo (Figura 1C).

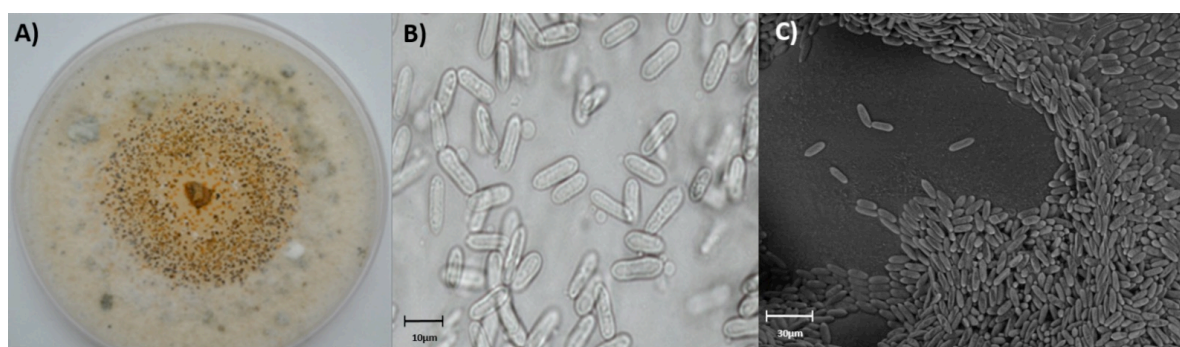


A) Síntomas observados en campo; B) Hojas con manchas necróticas; C) Tallos con muerte descendente de peciolo.

Figura 1. Síntoma de antracnosis en hule.

Caracterización morfológica

Se obtuvieron 17 aislamientos monospóricos, siete de tallos y 10 de hojas, los cuales presentaron características morfológicas del género *Colletotrichum*. Se observó crecimiento micelial, blanco a gris claro, con pequeños puntos negros y con masas conidiales de color salmón en PDA (Figura 2A); conidios cilíndricos, con los extremos redondeados, hialinos, unicelulares y fusiformes (Figura 2B y 2C) que se ubican en una estructura reproductiva llamada acérvulo. Los conidióforos septados y ramificados se originan en la parte superior del pseudoparénquima.



- A) Desarrollo colonial en medio PDA; B) Conidios observados en microscopio compuesto (40x); C) Conidios vistos en microscopio electrónico de barrido (mag 358X).

Figura 2. Morfología de *Colletotrichum*, aislados de hojas de hule.

Li *et al.* (2012) describió a *Colletotrichum gloeosporioides* con conidios cilíndricos, obtusos en los extremos, hialinos, lisos. Las colonias en PDA con micelio blanco, gris, gris oscuro o gris oliva y esporulación de color naranja y marrón o verde oliva al reverso, lo que es similar a lo observado en el presente estudio.

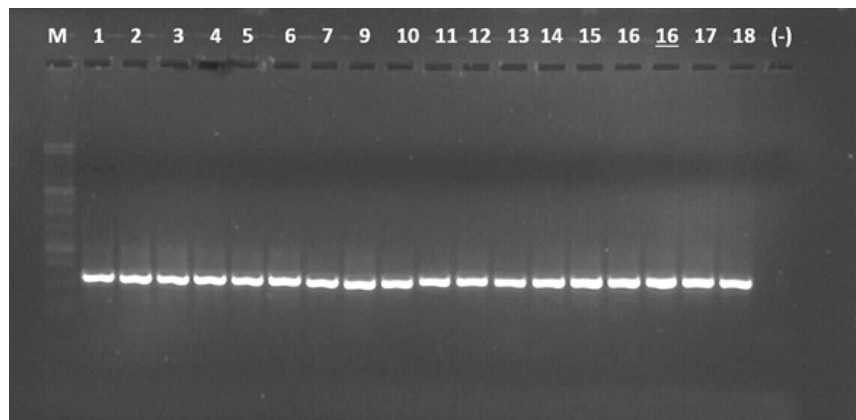
La antracnosis en el cultivo de hule es causada por especies del género *Colletotrichum*, en particular por *C. gloeosporioides* (Jaimes y Rojas, 2011).

La enfermedad provocada por este patógeno, se presenta, por lo general, en los sitios de producción de algunas especies vegetales del trópico. *Colletotrichum gloeosporioides* Penz. es el agente causal de una diversidad de daños y síntomas en

diferentes cultivos en México, y afecta diversos órganos vegetales en distintas etapas fenológicas (Gutiérrez *et al.*, 2001). En el hule se manifiesta en viveros, jardines clonales y plantas adultas, además limita la producción al ocasionar la muerte de los tejidos jóvenes afectados (Grupo Técnico Procaucho, 2012).

Caracterización molecular

La amplificación de los productos de PCR con los *primers* ITS4 e ITS5 del ADNr de los 17 aislados generó un fragmento de aproximadamente 550 pb (Figura 3).



M = Marcador molecular 1kb, carril 1 a 7 cepas de hongos obtenidas de tallos, 8 a 17 cepas de hongos obtenidas de hojas; (+) = Control positivo (*Colletotrichum* sp. aislado de mango); (-) = Control negativo (Agua libre de nucleasas).

Figura 3. Amplificación del producto PCR de *Colletotrichum* sp. asociado a la antracnosis en hojas y tallos de hule.

Silva y Ávila (2011) obtuvieron fragmentos de aproximadamente 580 pb para especies de *Colletotrichum* aisladas de aguacate (*Persea americana* Mill.). Por otro lado, Domínguez-Guerrero *et al.* (2012) consignaron un fragmento de aproximadamente 600 pb para *Colletotrichum gloeosporioides* de la palma aceitera africana (*Elaeis guineensis* Jacq.) y Martínez *et al.* (2015), 580 pb para aislamientos de *C. gloeosporioides* en litchi (*Litchi chinensis* Sonn.).

Análisis filogenético

El árbol resultante se generó a partir de 1 000 000 de generaciones y una desviación estándar final de 0.008780. Se formaron dos clados bien definidos, en el primero se incluyeron las especies en estudio y en el segundo, seis especies correspondientes al complejo *C. acutatum* J. H. Simmonds, el soporte estadístico de ambos clados fue igual a 1 (Figura 4).

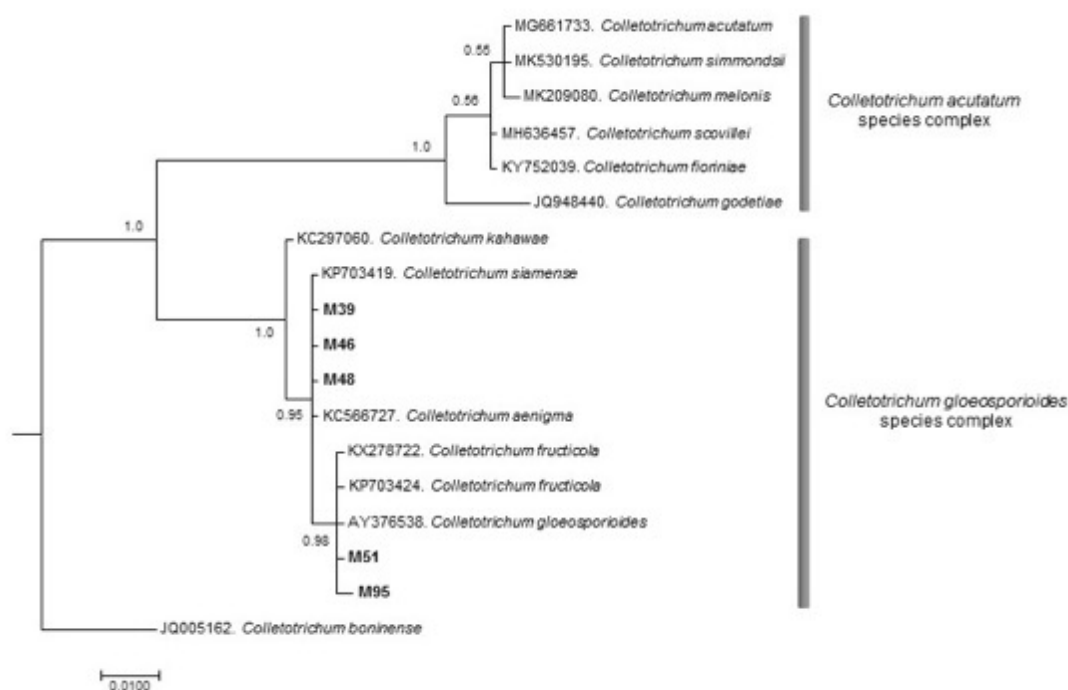


Figura 4. Árbol filogenético de consenso basado en inferencia bayesiana que ilustra la relación de los aislamientos de *Colletotrichum* asociados con la antracnosis en el cultivo de hule dentro de los complejos de especies *Colletotrichum gloeosporioides* (Penz.) Penz. & Sacc.

Las secuencias de los aislamientos M39, M46 y M48 se agruparon con secuencias correspondientes a *C. siamense* Prihast, L. Cai & K. D. Hyde y *C. aenigma* B. S. Weir & P. R. Johnst., así como M51 y M95 con *C. fructicola* Pihasti, L. Cai & H. D. Hyde; estas especies se han descrito recientemente dentro del complejo de *C. gloeosporioides* (Weir *et al.*, 2012). La

reconstrucción filogenética mostró que los aislamientos en estudio fueron diferentes a los taxones incluidos dentro del complejo *C. acutatum* (Damm *et al.*, 2012a) y fuera del grupo *C. boninense* (Damm *et al.*, 2012b).

Con base en la reconstrucción filogenética de la región ITS del ADNr, los aislamientos M39, M46 y M48 se ubicaron en el clado conformado por *C. siamense* y *C. aenigma*. Ambas especies están filogenéticamente relacionadas, aunque ninguna de ellas ha sido declarada como causante de afectaciones del hule en el país, por lo que representan secuencias 'novel' para posteriores estudios.

Con relación a los aislamientos M51 y M95, se identificaron como *C. fructicola*, junto con la accesión AY376538 designada como *C. gloeosporioides*, secuencia que ha sido reasignada en el subclado *fructicola*.

Conclusiones

Los síntomas de antracnosis observados en hojas y tallos de hule procedentes de San Juan Bautista Tuxtepec, Oaxaca son causados por *Colletotrichum* sp. Los análisis filogenéticos indican que los aislamientos en estudio forman parte del complejo *Colletotrichum gloeosporioides* que está integrado por más de 22 especies y dos subespecies. Este es el primer registro de la enfermedad con sustento científico para *Colletotrichum* en plantaciones de hule en México.

Agradecimientos

Los autores desean expresar su agradecimiento al Programa de Fomento a la Agricultura de la Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación (Sagarpa) por el financiamiento para el desarrollo del presente trabajo que forma parte del proyecto "Actualización y transferencia de un paquete tecnológico para el cultivo del hule (*Hevea brasiliensis* Müll. Arg.) en el trópico húmedo mexicano" SURI: DF1600000621.

Conflicto de Intereses

Los autores declaran no tener conflictos de interés.

Contribución por autor

Adriana Rosalía Gijón-Hernández: trabajo de campo y laboratorio, elaboración, edición y revisión del manuscrito; Iris Marley Pérez-Gálvez: trabajo de laboratorio, elaboración y edición del manuscrito; Brenda Torres-Huerta: toma y edición de fotografía, elaboración y edición del manuscrito; Hilda Victoria Rojas-Silva: análisis filogenéticos y revisión del manuscrito; Elías Ortiz Cervantes: trabajo de campo y revisión del manuscrito.

Referencias

Asociación Nacional del Café (Anacafé). 2004. Cultivo de hule. Programa de diversificación de ingresos de la empresa cafetalera. Guatemala, Guatemala. 23 p.

Barnett, H. L. and B. B. Hunter. 1999. Illustrated genera of imperfect fungi. The American Phytopathological Society Press. St. Paul, MN, USA. 218 p.

Compagnon, P. 1998. El caucho natural, biología-cultivo-producción. CIRAD-CMH. México, D. F., México. 695 p.

Damm, U., P. F. Cannon, J. H. Woudenberg and P. W. Crous. 2012a. The *Colletotrichum acutatum* species complex. *Studies in Mycology* 73(1): 37-113. Doi: 10.3114/sim0010.

Damm, U., P. F. Cannon, J. H. C. Woudenberg, P. R. Johnston, B. S. Weir, Y. P. Tan, R. G. Shivas and P. W. Crous. 2012b. The *Colletotrichum boninense* species complex. *Studies in Mycology* 73: 1-3. Doi: 10.3114/sim0002

Domínguez-Guerrero, I. P., S. R. Mohali-Castillo, M. A. Marín-Montoya. y H. B. Pino-Mrnrdini. 2012. Caracterización y variabilidad genética de *Colletotrichum gloeosporioides* sensu lato en plantaciones de palma aceitera (*Elaeis guineensis* Jacq.) en Venezuela. *Tropical Plant Pathology* 37(2): 108-122.
Doi: 10.1590/S1982-56762012000200003.

Edgar R., C. 2004. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Research* 32: 1792-1797. Doi:10.1093/nar/gkh340.

Gijón H., A., R., I. M. Pérez G., B. Torres H., E. Ortiz C., P. E. Sánchez G., X. R. Villagómez R. y J. F. Reséndiz M. 2017. Enfermedades del Cultivo de Hule [*Hevea brasiliensis* (Willd. ex A. Juss.) Müll. Arg.]. Folleto Técnico Núm. 23. Cenid-Comef, INIFAP. Coyoacán, Ciudad de México, México. 40 p.

Grupo Técnico Procaucho. 2012. Manejo integrado de plagas enfermedades en el cultivo del caucho (*Hevea brasiliensis*). Medidas para la temporada invernal. Instituto Colombiano Agropecuario (ICA). Bogotá, Colombia. 32 p.

Gutiérrez A., J. G., D. Nieto A., D. Téliz O., E. Zavaleta M., H. Vaqueda H., T. Martínez D. y F. Delgadillo S. 2001. Características de crecimiento, germinación, esporulación y patogenicidad de aislamientos de *Colletotrichum gloeosporioides* Penz. obtenidos de Frutos de Mango (*Mangifera indica* L.). *Revista Mexicana de Fitopatología* 19 (1): 90-93. <https://www.gob.mx/siap/articulos/hule-hevea-productor-de-latex?idiom=es> (14 de mayo de 2019).

Humber, R. A. 1997. Fungi: Identification. *In*: Lacey, L. (ed.) *Manual of techniques in insect pathology*. Academic Press. San Diego, CA, USA. pp. 153-185.

Izquierdo B., H. 2008. Diagnóstico del manejo de cosecha y aplicación de estimulantes en plantaciones de hule *Hevea basiliensis* Müell Arg. en Tabasco. Tesis de maestría. Producción Agroalimentaria en el trópico. Colegio de Postgraduados. H. Cárdenas, Tab., México. 83 p.

- Jaimes S., Y. Y. y J. Rojas M. 2011. Enfermedades foliares del caucho (*Hevea brasiliensis* Muell. Arg.) establecido en un campo clonal ubicado en el Magdalena Medio Santandereano (Colombia). *Corpoica Ciencia y Tecnología Agropecuaria* 12 (1): 65-76. Doi: 10.21930/rcta.vol12_num1_art:216.
- Kumar, S., G. Stecher M., C. Knyaz L. and K. Tamura. 2018. MEGA X: Molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms. *Molecular Biology and Evolution* 35: 1547-1549. Doi: 10.1093/molbev/msy096.
- Li, Z., Y.-M. Liang and C. M. Tian. 2012. Characterization of the causal agent of poplar anthracnose occurring in the Beijing region. *Mycotaxon* 120: 277-286. Doi: 10.5248/120.277.
- Martínez B., M., D. Téliz O., A. Mora A., G. Valdovinos P., D. Nieto Á., E. García P. and V. Sánchez L. 2015. Anthracnose (*Colletotrichum gloeosporioides* Penz.) of litchi fruit (*Litchi chinensis* Soon.) in Oaxaca, México. *Revista Mexicana de Fitopatología*. 33(2): 140-155.
- Picón R., L., E. Ortiz C. y J. M Hernández C. 1997. Manual para el cultivo del hule *Hevea brasiliensis* Muell Arg. Folleto técnico núm. 18. Campo Experimental, El Palmar. INIFAP. Tezonapa, Ver., México. 128 p.
- Promega Corporation. 1999. GenePrint@ Fluorescent STR Systems Technical Manual. Promega Corporation. Madison, WI, USA.
<https://www.ohio.edu/plantbio/staff/showalte/MCB%20730/STRmanual.pdf> (9 de octubre de 2019).
- Rojo M., G. E., J. Jasso M., J. Vargas H., D. Palma L. y A. Velázquez M. 2005. Análisis de la problemática de carácter técnico-económico del proceso productivo del hule en México. *Ra Ximhai*. 1(1): 81-110.
- Ronquist, F. y J. Huelsenbeck P. 2003. MRBAYES 3: Bayesian phylogenetic reference under mixed models. *Bioinformatics* 19: 1572-1574. Doi: 10.1093/bioinformatics/btg180.

Sambrook, J. and D. Russell. 2001. Molecular cloning: a laboratory manual. Cold Spring Harbor Laboratory Press. Cold Spring Harbor, NY, USA. 2100 p.

Servicio de Información Agropecuaria y Pesquera (SIAPa). 2018. Anuario Estadístico de la Producción Agrícola. Cierre de producción Agrícola 2018. <https://nube.siap.gob.mx/cierreagricola/> (14 de mayo de 2019).

Servicio de Información Agropecuaria y Pesquera (SIAPb). 2018. Hule hevea, productor de látex. <https://www.gob.mx/siap/articulos/hule-hevea-productor-de-latex?idiom=es> (14 de mayo de 2019).

Silva R., H. V. and G. D. Ávila Q. 2011. Phylogenetic and morphological identification of *Colletotrichum boninense*: a novel causal agent of anthracnose in avocado. Plant Pathology 60:899–908. Doi: 10.1111/j.1365-3059.2011.02452.x.

Weir, B. S., P. R. Johnston and U. Damm. 2012. The *Colletotrichum gloeosporioides* species complex. Studies in Mycoloy. 73(1): 115–180. Doi:10.3114/sim0011.

White, T. J., T. Bruns, S. Lee and J. Taylor. 1990. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. PCR protocols: a guide to methods and applications. Academic Press, Inc. New York, NY, USA. pp. 315-322.



Todos los textos publicados por la **Revista Mexicana de Ciencias Forestales** –sin excepción– se distribuyen amparados bajo la licencia *Creative Commons 4.0 Atribución-No Comercial (CC BY-NC 4.0 Internacional)*, que permite a terceros utilizar lo publicado siempre que mencionen la autoría del trabajo y a la primera publicación en esta revista.