

# CAPÍTULO 2

# ABORDAJE CONCEPTUAL



**Luis Fernando Prado-Castillo<sup>1,2</sup>, Daniel Augusto Rincón-Puerta<sup>1</sup>, Yamileth Domínguez Haydar<sup>3</sup>.**

<sup>1</sup>Grupo de Investigación Sistemática Biológica (SisBio), Herbario UPTC. Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia

<sup>2</sup>Maestría en Ciencias Biológicas. Escuela de Posgrados. Facultad de Ciencias. Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia.

<sup>3</sup>Grupo GICMARA, Programa de Biología, Universidad del Atlántico.

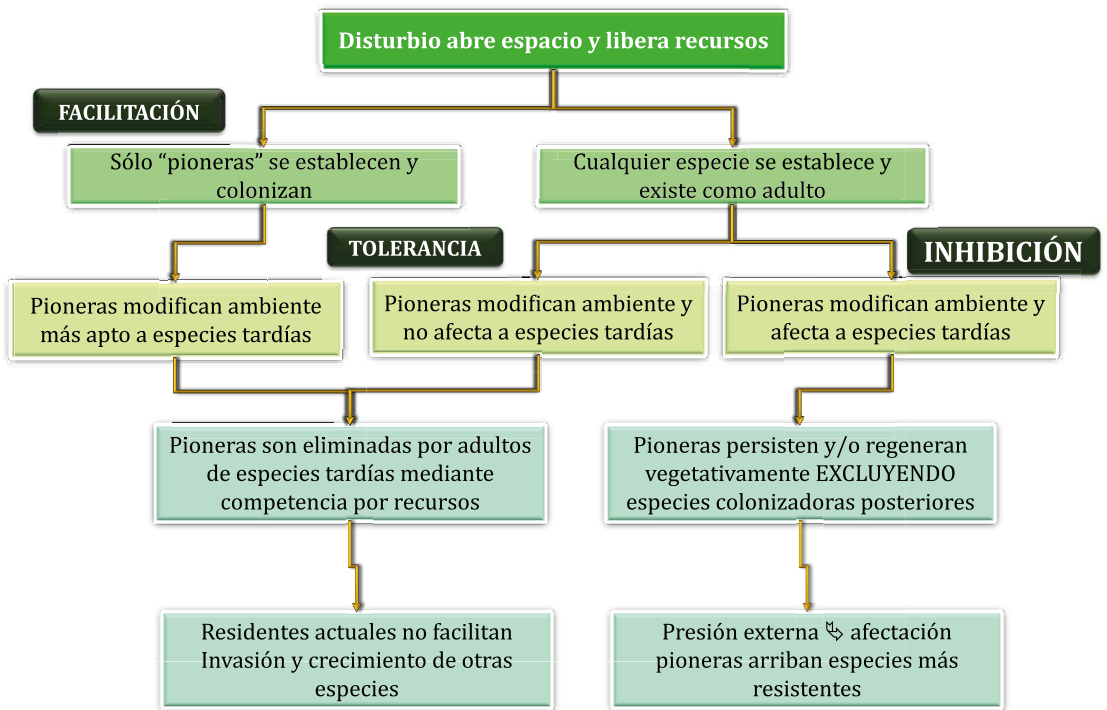
# LA SUCESIÓN ECOLÓGICA COMO PARTE DE LOS PRINCIPIOS DE LA ECOLOGÍA EN LA RESTAURACIÓN

La sucesión ecológica es entendida como: "*patrones de cambio y reemplazamiento que ocurren dentro de los ecosistemas a lo largo del tiempo en respuesta al disturbio*" (McDonald et al., 2016). Entre los modelos que intentan explicar estos patrones está el de Connell & Slatyer (1977), concebido a partir de interacciones bióticas y los cambios en micrositio que estas generan mediante los siguientes mecanismos subyacentes: a) especies pioneras cambian el micrositio y facilitan el establecimiento de especies (facilitación); b) especies pioneras cambian el micrositio sin afectar el establecimiento de especies (tolerancia); y c) especies pioneras cambian el micrositio y limitan el establecimiento de especies (inhibición).

El paisaje de interés, previa restauración, presentaba un mosaico de etapas sucesionales (*sensu* van der Maarel, 1988), sobre una matriz dominante de gramíneas exóticas. Por tanto, la restauración se orientó hacia la gestión de las diversas etapas sucesionales, el banco de semillas (legado genético) del suelo y el potencial de propágulos ofertado por el entorno (van Andel & Aronson, 2012).

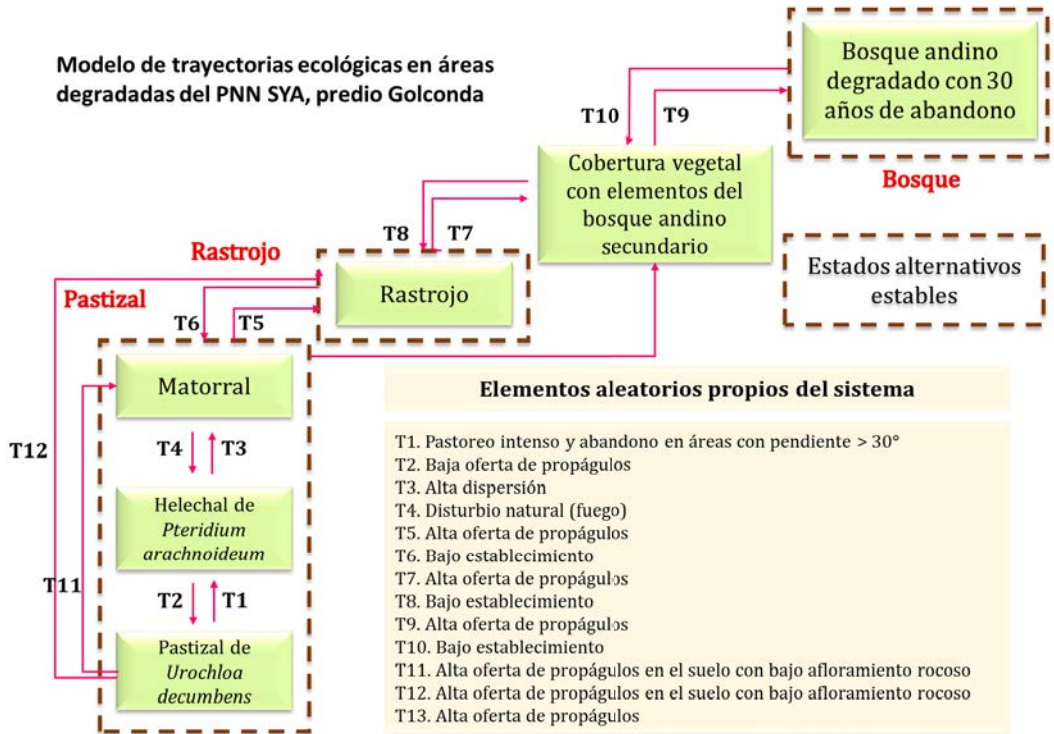
Un primer escenario observado en el paisaje, fue la marcada dominancia de gramíneas exóticas y su capacidad de limitar la colonización y el establecimiento de especies nativas (inhibición, Connell & Slatyer, 1977), resultado de la expresión de sus atributos de vida (*p. ej.*: propagación vegetativa; densidad de raíces, alelopatía) en condiciones de entorno favorables.

Un segundo escenario observado, fue la existencia de matorrales abiertos de especies nativas en medio de la matriz de gramíneas exóticas; lo que evidenciaba la capacidad de estas especies para establecerse, modificar las condiciones de micrositio y favorecer la colonización de otras especies (facilitación, Connell & Slatyer, 1977) (Fig. 1).



**Figura 1.** Modelo Connell & Slatyer (1977) que explica diferentes vías sobre los patrones de cambio y reemplazamiento de especies.

Se diseñó un modelo de trayectorias ecológicas (Temperton & Hobbs 2004), respaldado en las comunidades vegetales identificadas (Fig. 2) y el estudio de las condiciones ambientales específicas.



**Figura 2.** Modelo de trayectorias ecológicas en el sector de la Golconda. La especie dominante en la matriz de gramíneas fue *Urochloa decumbens*.

En la Figura 2, cada cuadro en línea roja y guión ejemplifica un estado alternativo estable dentro del cual se pueden observar diversos ensamblajes de especies y sus múltiples expresiones donde varían las especies nativas pioneras que codominan. Las trayectorias podrían avanzar o regresarse en función de elementos aleatorios propios del sistema.

Se consideró como planteamiento para el proyecto, una trayectoria ecológica que parte del pastizal hacia alguno de los tres tipos de ensamblajes identificados: 1) helechales de *Pteridium arachnoideum*, 2) matorral o 3) rastrojo. Una vez alcanzada cualquiera de las dos primeras coberturas y en función de la oferta de propágulos (u otros factores aleatorios) de las áreas aledañas de bosques secundarios, se lograba una cobertura forestal con elementos del bosque andino, aún con bajo nivel de semejanza al ecosistema de referencia identificado, en este caso el bosque andino degradado y más de 30 años en abandono.

Debido a que en el área de intervención directa existen actualmente múltiples ensamblajes de especies dentro de las tres principales coberturas vegetales (pastizal, matorral y rastrojo), las metas de restauración a corto plazo estuvieron orientadas a ser intervenidas en su mayoría y a manera de mosaico (*sensu* van Andel & Aronson, 2012); así, se plantearon acciones para establecer en el corto plazo, coberturas semejantes a los matorrales (Fig. 2, T11), en el mediano plazo, hacia coberturas del tipo rastrojo (Fig. 2 T12), y al largo plazo, hacia la cobertura forestal con elementos del bosque andino (Fig. 2, T11-T13-T9 o bien T12-T7-T9).

Mediante procesos de regeneración natural asistida, se buscó favorecer el arribo y establecimiento de especies nativas pioneras (mecanismo de facilitación, *sensu* Connell & Slatyer, 1977) y contrarrestar filtros ecológicos (Hobbs & Norton, 2004) como la fertilidad del suelo, el tamaño de los parches y la competencia interespecífica.

En concordancia con lo expresado por MADS (2015), sobre la necesidad de abordar la restauración desde bases experimentales, y al ser coherente con la existencia de un nivel de incertidumbre propio de los procesos de restauración, se adoptaron los principios del manejo adaptable desde la planeación e incremento de la probabilidad de éxito en las primeras fases de la restauración (Tom, 2000 en MADS, 2015). El manejo adaptable integró la generación de conocimiento científico, valoración del conocimiento local, y el monitoreo, para soportar posibles adaptaciones a las técnicas de restauración.

## LA COMPRENSIÓN DEL DISTURBIO COMO HERRAMIENTA PARA EL ABORDAJE DE LA RESTAURACIÓN

Los disturbios comprenden todas aquellas afectaciones discretas en el tiempo, que modifican los atributos de la biodiversidad en un ecosistema, con consecuencias en la oferta de recursos, la condición del sustrato o el medio físico (Pickett & White, 1985; Sousa, 1984); es la alteración de las condiciones ambientales y bióticas lo que limita las dinámicas de regeneración natural.

El régimen de disturbio hace parte de los roles y procesos que, en un ecosistema, surgen de las interacciones entre lo biótico y lo abiótico (McDonald et al., 2016); entre tanto, la sucesión ecológica es la respuesta a su dinámica espacio-temporal y su estudio direcciona el conocimiento para interpretar la historia de uso del territorio e identificar preliminarmente alternativas para su recuperación.

Conocer la historia y espacialización de los disturbios en un socioecosistema genera información sobre los cambios en sus diferentes compartimentos, el nivel de degradación y su capacidad de resiliencia.

# LA RESTAURACIÓN ECOLÓGICA: ACCIONES CONCRETAS PARA AVANZAR EN LA RECUPERACIÓN DE ECOSISTEMAS

La restauración ecológica es considerada una estrategia de carácter interdisciplinario que articula el conocimiento científico, las ciencias sociales y económicas, con el conocimiento local, para abordar la gestión y manejo de los ecosistemas (Hobbs & Harris, 2001). Para Aronson et al. (2006) comprende acciones tendientes al beneficio humano en procura de restablecer los ecosistemas y la sociedad misma, así, integrar conservación y sociedad (Fig. 3).

El propósito de la restauración ecológica es "*restablecer todos o algunos de los componentes principales de los ecosistemas degradados, dañados o destruidos*" (SER, 2004), y existen diversas maneras de clasificar sus líneas de acción en función del alcance de sus metas, por ejemplo: restaurar, rehabilitar y recuperar (Hobbs & Harris, 2001; SER, 2004; Holl & Aide, 2011). A continuación, se describen (*sensu* MADS, 2015):

- **Restauración Ecológica (*ecological restoration*)**: acciones para restablecer los atributos del ecosistema degradado a una condición semejante previa al disturbio.
- **Rehabilitación (*rehabilitation*)**: acciones orientadas a recuperar parcialmente los atributos del ecosistema degradado con enfoque en su capacidad productiva y los servicios que ofertaba previo al disturbio.
- **Recuperación (*reclamation*)**: acciones dirigidas a recuperar fundamentalmente servicios ecosistémicos de interés social en ecosistemas con baja probabilidad de recuperar su integridad ecológica, sin llegar a ser autosostenibles o alcanzar condiciones predisturbio.

La decisión de adelantar una u otra línea de acción dependerá del potencial de restauración del ecosistema, el interés particular de quienes orientan el proceso, los recursos disponibles, entre otros.



**Figura 3.** La restauración ecológica permite acercarse a la sociedad humana a su propia naturaleza y al medio natural en busca de conectores para encontrar un equilibrio ecológico.

La restauración ecológica integra ciencia y sociedad (economía, cultura y política) (Prado-Castillo, 2012; Sánchez et al., 2005; Figueroa & Aronson, 2005), que desde un enfoque multidisciplinario (Burke & Mitchell, 2007; Gross, 2007; Aronson et al., 2006) diseña y ejecuta estrategias participativas de largo alcance para garantizar el éxito de cualquier iniciativa que gire entorno a la restauración.

En Parques Nacionales Naturales de Colombia (2012), se ha adaptado la definición de SER (2004) a su escenario de gestión, e involucra los conceptos de valor objeto de conservación e integridad ecológica en áreas protegidas; además, de considerar la restauración como un proceso que conecta comunidades y entorno natural desde los saberes ancestrales y locales, la apropiación y la sensibilización.

# LA NUCLEACIÓN COMO UN TIPO DE PLANTACIÓN QUE OPTIMIZA LOS RECURSOS DISPONIBLES

El establecimiento de especies nativas en áreas degradadas mediante la plantación, es una técnica de uso frecuente en la restauración para activar la sucesión ecológica y la recuperación de la cubierta vegetal. De acuerdo con Corbin & Holl (2012), la nucleación es la plantación –en pequeñas unidades espaciales– de especies nativas que funcionan como sitios focales, según Tres & Reis (2007), facilitan los flujos biológicos desde los fragmentos hacia las áreas en restauración y de estas hacia el paisaje, en estos núcleos:

- a) Se incrementa la riqueza y se modifican las condiciones ambientales de micrositio que previamente condicionaban la germinación y el establecimiento de nuevos propágulos (Bertness & Callaway, 1994; Castro et al., 2004; Vieira et al., 2009; Díaz-Páez & Polania, 2017).
- b) Se establecen nuevas especies de plantas, se forman microhábitats y se favorece el arribo de fauna (Yarranton & Morrison, 1974);
- c) Se incrementa la zoocoria, la acumulación de materia orgánica y de nutrientes en el suelo (Montagnini & Piotto, 2011), y
- d) Se reduce el estrés ambiental y se impulsa el desarrollo del banco de plántulas (Castro et al., 2004).

Para Reis et al. (2010), la nucleación implica incorporar elementos biológicos como "abióticos", que generen en las comunidades degradadas nuevas poblaciones, mediante mecanismos como la facilitación y la generación de nichos de colonización. En el contexto del proyecto, la nucleación se hizo a través de la plantación de especies nativas (Fig. 4).



**Figura 4.** En el PNN SYA se realizaron diversos experimentos con plantaciones de especies nativas con cambios en la composición de estas y a través de gradientes ambientales.



# LOS ÁRBOLES EXISTENTES EN LA MATRIZ DOMINANTE DE PASTOS: UN REFUGIO PARA LA BIODIVERSIDAD DE INTERÉS PARA LA RESTAURACIÓN

Las interacciones ecológicas entre las especies son clave en el desarrollo de las comunidades bióticas (Bertenss & Callaway, 1994). Al retomar el modelo de Connell & Slatyer (1977), desde un enfoque experimental, se ha observado cómo diversas especies de plantas favorecen el desarrollo del banco de plántulas al inducir cambios en las condiciones de micrositio y la reducción de la herbivoría (Holl, 1999; Gómez-Aparicio, 2009; van Zonnelveld et al., 2012; Cuevas et al., 2013) (Fig. 5).



**Figura 5.** Árboles en pastizales abandonados preexistentes a la restauración en el sector de la Golconda, PNN SYA.

En el PNN SYA, los árboles "aislados" son aquellos individuos que tras la ampliación de la frontera agropecuaria, se mantuvieron en pie por decisión de antiguos propietarios para fines múltiples: cercas vivas, reservas de madera, sombrío para ganado, barrera natural contra corrientes de viento, y belleza paisajística. Su presencia en el sector de la Golconda posiblemente modificó el microclima, incrementó la humedad y generó un sustrato orgánico en el suelo. Estas modificaciones pudieron favorecer el establecimiento temprano de otras especies funcionando como especies nodrizas (Ren et al., 2008; Siles et al., 2008; Gómez-Aparicio, 2009; Jensen, 2011). Los árboles también actúan como fuente de alimento y refugio para la fauna, principalmente para murciélagos y aves (Fig. 6).



**Figura 6.** Diversas especies de aves fueron avistadas en los árboles existentes en la matriz de gramíneas dominantes.

Estos grupos de fauna anteriormente citados (Fig. 6), juegan un rol fundamental en la sucesión ecológica; son agentes polinizadores y dispersores de semillas, procesos clave en el mantenimiento de la conectividad ecológica (Medellín & Gaona, 1999; de la Peña-Domene et al., 2014).

Debido al potencial que representaban estos árboles como agentes facilitadores de la sucesión ecológica en pastizales abandonados, se convirtieron en una oportunidad de estudio dentro de la estrategia amplia de restauración ecológica, además, por sus aparentes ventajas económicas en comparación con otros métodos (Castro et al., 2004).

# BANCO DE SEMILLAS GERMINABLE: EL INICIO DE LA REGENERACIÓN NATURAL

El banco de semillas germinable son todas las semillas presentes en el suelo, determina el inicio de la sucesión (Brokaw, 1986; Simpson et al., 1989) y da la estructura a la comunidad vegetal (Guevara et al., 2005; Montenegro et al., 2006; López-Toledo y Martínez-Ramos, 2011; Török et al., 2017, 2018).

La composición y abundancia del banco de semillas es la responsable de la permanencia de las especies y sus poblaciones en las comunidades y ecosistemas; por tanto, de su capacidad de regeneración natural (Luzuriaga et al., 2005; López-Toledo y Martínez-Ramos, 2011; Luo et al., 2017) (Fig. 7).



**Figura 7.** Estado de sucesión natural temprana en el área de la Golconda, PNN SYA.

El banco de semillas puede exhibir cambios ocasionados por el régimen de disturbio; su expresión está limitada por factores, tales como: condiciones microambientales, depredación, modificaciones en las características fisicoquímicas del suelo y presencia de especies exóticas (Holl, 1999; Bossuyt & Hermy, 2003; Hooper et al., 2005; Zamora & Montagnini, 2007; López-Toledo & Martínez-Ramos, 2011).

El proyecto estudió el banco de semillas para ampliar el conocimiento ecológico del sistema, ajustar las trayectorias ecológicas y los diseños de la nucleación.

# REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- [MADS] Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible. 2015. Plan Nacional de Restauración: restauración ecológica, rehabilitación y recuperación de áreas disturbadas. Bogotá, Colombia.
- [SER] Society for Ecological Restoration International Science Y Policy Working Group, 2004. The SER International Primer on Ecological Restoration. [www.ser.org](http://www.ser.org) y Tucson: Society for Ecological Restoration International.
- Aronson, J., J.N. Blignaut, S.J. Milton & A.F. Clewell 2006. Natural capital: the limiting factor. *Ecological Engineering*, 28: 1-5.
- Bertness, M.D. & Callaway, R. 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution*, 5: 191-193.
- Bossuyt, B. & Hermy, M. 2003. The potential of soil seedbanks in the ecological restoration of grassland and heathland communities. *Belg. Journ. Bot.*, 136(1): 23-34.
- Brokaw, N.V. 1986. Seed dispersal, gap colonization, and the case of *Cecropia insignis*. En: *Frugivores and seed dispersal*. Estrada, A. & Fleming (eds.), T. H. Panamá, 24: 323-331.
- Burke, S.M. & Mitchell, N. 2007. People as ecological participants in ecological restoration. *Restoration Ecology*, 15: 348-350.
- Castro, J., Zamora, R., Hódar, J.A., Gómez, J.M. & Gómez, L. 2004. Benefits of using shrubs as nurse plants for reforestation in Mediterranean mountains: a 4 years study. *Restoration Ecology*, 12(3): 352-358.
- Connell, J. H. & Slatyer, R.O. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist*, 111: 1119-1144.
- Corbin, J.D. & Holl, K.D. 2012. Applied nucleation as a forest restoration strategy. *Forest Ecology and Management*, 265: 37-46.
- Cuevas, J., Silva, S., León-Lobos, P. & Ginocchio, R. 2013. Nurse effect and herbivory exclusion facilitate plant colonization in abandoned mine tailings storage facilities in north-central Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 86: 63-74.
- de la Peña-Domene, M., Martínez-Garza, C., Palmas-Pérez, S., Rivas-Alonso, E., & Howe, H. F. 2014. Roles of birds and bats in early tropical-forest restoration. *PLoS One*, 9(8), e104656.
- Díaz-Páez, M. & Polanía, J. 2017. Experiencia piloto de nucleación con especies nativas para restaurar una zona degradada por ganadería en el norte de Antioquia, Colombia. *Biota Colombiana*, 18: 60-69.
- Figueroa, B.E. & Aronson, J., 2006. New linkages for protected areas: making them worth conserving and restoring. *J. Nat. Conserv.* 14, 225-232.
- Gómez-Aparicio, L. 2009. The role of plant interactions in the restoration of degraded ecosystems: a meta-analysis across life-forms and ecosystems. *Journal of Ecology*, 97: 1202-1214.
- Gross, M. 2007. Restoration and the origins of ecology. *Restoration ecology*, 15(3): 375-376.

- Guevara, S., Moreno-Casasola, P. & Sánchez-Ríos, G. 2005. Soil seed banks in the tropical agricultural fields of Los Tuxtlas, Mexico. *Tropical Ecology*, 46(2): 219-227.
- Hobbs, R.J. & Harris, J.A. 2001. Restoration ecology: Repairing the Earth's ecosystems in the new millennium. *Restoration Ecology*, 9: 239-246.
- Hobbs, R.J. & Norton, D.A. 2004. Ecological filters, thresholds and gradients in resistance to ecosystem reassembly. In: Temperton, V.M., Hobbs, R.J., Nuttle, T.J. & Halle, S. (Eds.). *Assembly rules and restoration ecology - Bridging the gap between theory and practice*, Island Press, Washington, D.C. Pp: 72-95.
- Holl, K. 1999. Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture: seed rain, seed migration, microclimate and soil. *Biotropica*, 31: 229-242.
- Holl, K.D. & Aide, T.M. 2011. When and where to actively restore ecosystems? *Forest Ecology and Management*, 261: 1588-1563.
- Hooper, E., Legendre, P. & Condit, R. 2005. Barriers to forest regeneration of deforested and abandoned land in Panama. *Journal of Applied Ecology*, 42: 1165-1174.
- Jensen, A.M. 2011. Effects of facilitation and competition on oak seedlings. Using shrubs as nurse-plants to facilitate growth and reduce browsing from large herbivores. Doctoral Thesis No. 2011:58 Acta Universitatis Agriculturae Sueciae. 43 p.
- López-Toledo, L. & Martínez-Ramos, M. 2011. The soil seed bank in abandoned tropical pastures: source of regeneration or invasion? *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82: 663-678.
- Luo, X., Cao, M., Zhang, M., Song, X., Li, J., Nakamura, A. & Kitching, R. 2017. Soil seed banks along elevational gradients in tropical, subtropical and subalpine forests in Yunnan Province, southwest China. *Plant Diversity*, 39: 273-286.
- Luzuriaga, A.L., Escudero, A., Olano, J.M. & Loidi, J. 2005. Regenerative role of seed banks following an intense soil disturbance. *Acta Oecologica*, 27: 57-66.
- McDonald, T., Jonson, J. & Dixon, K.W. 2016. National standards for the practice of ecological restoration in Australia. *Restoration Ecology*, 24: S6-S32.
- Medellín, R. & Gaona, O. 1999. Seeds dispersal by bats and birds in forest and disturbed habitats Chiapas, Mexico. *Biotropica*, 31(3): 478-485.
- Montagnini, F. & Piotta, D. 2011. Mixed plantations of native trees on abandoned pastures: restoring productivity, ecosystem properties, and services on a humid Tropical site. En: M. Weber, *Silviculture in Tropics*, p. 501-511. Belin: Springer.
- Montenegro, A., Ávila-Parra, Y., Mendivelso, H.A. & Vargas, O. 2006. Potencial del banco de semillas en la regeneración de la vegetación del Humedal Jaboque, Bogotá, Colombia. *Caldasia*, 28(2): 285-306.
- Parques Nacionales Naturales de Colombia. 2012. *Estrategia Nacional de Restauración Ecológica del Sistema de Parques Nacionales Naturales de Colombia*. Bogotá. 55 p.
- Pickett, S.T.A. & White, P.S. 1985. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press. San Diego, New York, Boston, London, Sydney, Tokyo and Toronto.: 3-124.

- Prado-Castillo, L.F. 2012. Plan de Restauración Ecológica del Patrimonio Natural de las Áreas Protegidas adscritas a la Dirección Territorial Andes Nororientales. Parques Nacionales Naturales de Colombia. Versión preliminar. Bucaramanga, Santander. 83 p.
- Reis, A., Campanha B., F., Regina-Tres D. 2010. Nucleation in tropical ecological restoration. *Sci. Agric.*: 244-250.
- Ren H., Yang, L. & Liu, N. 2008. Nurse plant theory and its application in ecological restoration in lower subtropics of China. *Progress in Natural Science*, 18: 137-142.
- Sánchez, O., Peters, E., Márquez, R., Vega, E., Portales, G., Valdez, M. y Azuara, D. (editores). 2005. *Temas sobre restauración ecológica*. México: Instituto Nacional de Ecología (INE-Semarnat).
- Siles, G., Rey, P.J., Alcántara, J.M. & Ramírez, J.M. 2008. Assessing the long-term contribution of nurse plants to restoration of Mediterranean forests through Markovian models. *Journal of Applied Ecology*. 45: 1790-1798.
- Simpson, R.L., Leck, M.A., Parker, V.T. 1989. Seed banks: General concepts and methodological issues. En: *Ecology of soil seed banks*. Academic Press, London.: 3-8 p.
- Sousa, W.P. 1984. The role of disturbance in natural communities. *Annual Review Ecological Systematics*, 15: 353-391.
- Török, P., Helm, A., Kiehl, K., Buisson, E., & Valkó, O. 2018. Beyond the species pool: modification of species dispersal, establishment, and assembly by habitat restoration. *Restoration ecology*, 26: S65-S72.
- Török, P., Kelemen, A., Valkó, O., Miglécz, T., Tóth, K., Tóth, E., Sonkoly, J., Kiss R., Csecserits, A., Rédei, T., Deák, B., Szucs, P., Varga, N. & Tóthmérész, B. 2017. Succession in soil seed banks and its implications for restoration of calcareous sand grasslands. *Restoration Ecology*, 26: 1-7.
- Tres, D. R. & Reis, A. 2007. La nucleación como propuesta para la restauración de la conectividad del paisaje. In *II Simposio Internacional sobre restauración ecológica*.
- Van Andel, J. & Aronson, J. 2012. *Restoration ecology: the new frontier*. 2nd edition. Wiley Blackwell, Oxford.
- Van der Maarel, E. 1988. Floristic diversity and guild structure in the grasslands of Öland's Stara Alvar. *Acta Phytogeogr. Suec.* 76: 53-65.
- van Zonnveld, M.J., Gutiérrez, J.R. & Holmgren, M. 2012. Shrub facilitation increases plant diversity along an arid scrubland-temperate rain forest boundary in South America. *Journal of Vegetation Science*. 1-11.
- Vieira, D., Holl, K. & Peneireiro, F. 2009. Agro-successional restoration as a strategy to facilitate tropical forest recovery. *Restoration Ecology*, 17(4): 451-459.
- Yarranton, G.A. & Morrison, R.G. 1974. Spatial dynamics of a primary succession: nucleation. *Journal of Ecology*, 62(2): 417-428.
- Zamora, C. & Montagnini, F. 2007. Seed rain and seed dispersal agents in pure and mixed plantations of native trees and abandoned pastures at La Selva Biological Station, Costa Rica. *Restoration Ecology*, 15(3): 453-461.



