

Recorriendo el paisaje vegetal de Venezuela

Homenaje a Volkmar Vareschi

Ernesto Medina

Otto Huber

Jafet M. Nassar

Pamela Navarro

Editores

Silva JF (2013) El fuego y los árboles de las sabanas. En: Medina E, Huber O, Nassar JM & P Navarro (Eds.) *Recorriendo el paisaje vegetal de Venezuela*. Ediciones IVIC, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC). Caracas, Venezuela. Pp. 157-171.

El fuego y los árboles de las sabanas

Juan F. Silva

Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE), Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes (ULA), Mérida, Venezuela.

Resumen

En este capítulo se revisan algunos aspectos de la relación de las sabanas tropicales con el fuego, centrados alrededor del componente arbóreo de las sabanas con un énfasis esencialmente demográfico. El fuego no parece ser un factor de mortalidad importante de individuos adultos, pero sus efectos negativos se manifiestan en la destrucción de la biomasa aérea de los individuos que no han alcanzado su pleno desarrollo, así como en la muerte del follaje de los árboles alcanzado por los gases calientes. La persistencia de las leñosas en las sabanas depende de su resistencia al fuego mediante el desarrollo de una corteza suficientemente gruesa y de su capacidad de rebrotar y crecer hasta alcanzar el estadio reproductivo. Se discuten los distintos aspectos relacionados con esta trampa de fuego, que mantiene a una fracción importante de la población de árboles en estado juvenil, así como las variaciones en grosor de corteza y en tasas de crecimiento y las posibles circunstancias que hacen posible el escape de la trampa del fuego. Las interacciones entre los distintos factores y componentes del sistema, a través de redes y bucles de retroalimentación, parecen esenciales para comprender la dinámica y persistencia de estos ecosistemas. Pastizales, sabanas y bosques pueden representar estados estables alternativos en una dinámica temporal y espacial compleja.

Introducción

El fuego representa un factor de fundamental importancia como determinante de la estructura y funcionamiento de las sabanas tropicales. Todo indica que sus efectos no son simples y directos, sino que están mediados por importantes interacciones con otros factores y procesos tales como el agua, el pastoreo y los nutrientes. Estas interacciones dificultan llegar a conclusiones generales sobre el papel del fuego.

La sabana es un ecosistema estrechamente vinculado al fuego, considerándose que éste incluso ha jugado un papel en sus orígenes (Beerling & Osborne 2006), y que muchas especies propias de la sabana dependen del fuego para su persistencia (Coutinho 1982). La presencia de quemados en las sabanas depende de la magnitud de la precipitación anual y de su concentración estacional. Las sabanas con quemados frecuentes (anuales o bianuales) tienen una media de precipitación anual (MAP) entre los 1.000 y los 2.000 mm, concentrada en una estación lluviosa de aproximadamente seis a siete meses.

En este capítulo exploramos resultados recientes obtenidos en sabanas australianas, africanas y americanas (*cerrados* de Brasil) sobre el papel del fuego y su influencia en la coexistencia de gramíneas C4 y árboles, que determina la fisonomía de la sabana. Se hará énfasis en los resultados y las teorías en boga sobre las interacciones del fuego con otros determinantes de la sabana.

Aquí nos referimos únicamente a la cobertura o densidad de las leñosas, en el entendido que la comunidad de sabana se define por una matriz herbácea dominada por gramíneas C4 y un estrato leñoso discontinuo de cobertura variable.

La fisonomía de las sabanas

Una de las características más resaltantes de las sabanas tropicales es la variabilidad espacial y temporal en su fisonomía (Sarmiento 1983). Ésta puede ser la de un herbazal apenas interrumpido por algunos arbustos o árboles, llamada sabana-pastizal, sabana abierta o *campo sujo* (en portugués). El aumento en densidad del estrato leñoso confiere a la comunidad una fisonomía más característica de sabana, llamada sabana-arbolada (*campo cerrado* en portugués). La cubierta leñosa puede llegar a ser hasta de un 20-30 %, resultando en una sabana-cerrada (o *cerrado*, en portugués). Puede ser que, además de las leñosas aisladas, se encuentren también pequeñas manchas de bosque, fisonomía que ha sido llamada sabana-parque. Un tipo especial de fisonomía es conocida en Brasil como *cerradão*, que representa un bosque donde las copas se tocan, pero aún persiste un estrato de gramíneas. Esta fisonomía, que fue denominada en Brasil *sabana aforestada* (IBGE, 1993), no está reportada para Venezuela y es considerada como intermedia entre bosques y sabanas (Oliveira-Filho & Ratter 1995).

Las variaciones en fisonomía han sido localmente relacionadas con aspectos geomorfológicos y edáficos, así como con otros factores ecológicos, pero no parecen existir patrones generales (Furley 1999).

El fuego

En 1962, Volkmar Vareschi publicó su caracterización de las propiedades térmicas de una quema en la sabana de Calabozo, Venezuela (Vareschi 1962). En ese trabajo se midieron las temperaturas y los tiempos de permanencia de la llama pasando por una sabana gramínea baja en un fuego experimental en Calabozo. Hasta donde sabemos, éste es el primer estudio publicado con mediciones confiables de las características de una quema en las sabanas neotropicales. Estudios posteriores realizados en otras sabanas verifican estos resultados (Coutinho 1980; Miranda *et al.* 2002; Mistry 2000).

Vareschi exploró tres aspectos: a) las temperaturas de la quema, tanto de ignición como durante el paso de la llama; b) los efectos directos de la quema sobre las distintas formas biológicas; y c) los efectos indirectos, sobre todo del balance de nutrientes del suelo.

Varios factores determinan las temperaturas alcanzadas y su tiempo de permanencia durante el paso de las llamas. Entre otros, la dirección y velocidad del viento, la acumulación y naturaleza del material seco inflamable y las características y condiciones de la cubierta vegetal en el momento de la quema. De ahí las diferencias encontradas en la intensidad de la quema entre principios y finales de la estación seca y en distintas fisonomías de sabanas.

Los resultados de Vareschi (Figura 1) mostraron que en el tope de la llama, a unos 80 cm de altura, se alcanzaron más de 600 °C, mientras que en la franja de follaje

graminoso entre 10 y 60 cm, se alcanzaron temperaturas entre 300 y 430 °C con una permanencia de cerca de 10 segundos. A ras del suelo, se registraron temperaturas entre 70 y 90 °C, mientras que en las capas superficiales del suelo, en la zona densamente ocupada por raíces de las gramíneas, el calentamiento fue mínimo. Esto último es de importancia, pues revela que la quema

no tiene efectos letales por temperatura sobre la microflora del suelo. Estos valores son similares a los encontrados por Coutinho en sabanas del *cerrado* brasileño (Coutinho 1982).

Los efectos directos del fuego sobre las distintas formas de vida de la comunidad vegetal de la sabana permiten vislumbrar las respuestas de la misma a las quemaduras en términos de su estructura y funcionamiento. Sin embargo, es preciso distinguir los efectos inmediatos del fuego sobre los individuos y su repercusión a la escala de poblaciones y comunidades, de los efectos a mediano y largo plazo de las quemaduras, bien sea que ocurran dentro de un esquema de manejo o de manera espontánea o impredecible. Si bien los efectos a mediano y largo plazo tienen mucho que ver con los efectos inmediatos, éstos no explican toda la dinámica temporal de las comunidades, toda vez que éstas no son simplemente la suma de sus individuos. Como discutiremos más adelante, ambas escalas son importantes para comprender la dinámica de la fisonomía de las sabanas.

Fuego y supervivencia

Vareschi (1962) señaló al fuego como un factor determinante en las sabanas del Orinoco. Al describir los efectos directos de la quema en los árboles de la sabana (específicamente sobre *Curatella americana* y *Byrsonima crassifolia*), concluyó que las quemaduras que ocurren anualmente en estas sabanas difícilmente traen consigo la muerte de estos árboles, tanto adultos como juveniles. La protección de la corteza y el estado fisiológico de los árboles en la época seca dificultarían el efecto letal del fuego. Este aspecto es sin duda muy importante, toda vez que muchos autores consideran al fuego como el factor clave en el mantenimiento de la sabana en regiones con climas mésicos donde la precipitación anual promedio supera los 700 mm (Sankaran *et al.* 2005).

Los escasos estudios experimentales y los más numerosos basados en observaciones, coinciden en que la muerte de un árbol adulto de la sabana por el fuego es un hecho raro, que depende tanto de la intensidad del fuego como del tamaño y estado fisiológico del árbol (Mistry 1998). Se requiere un fuego de suficiente intensidad y

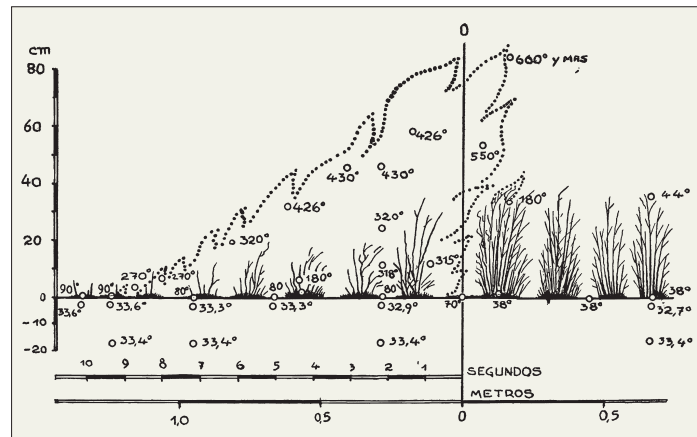


Figura 1. Temperaturas medidas por Vareschi en una quema típica de una sabana de *Trachypogon* en la Estación Biológica de Los Llanos, Calabozo, Venezuela. (tomado de Vareschi, 1962).

altura de las llamas para matar a un árbol adulto, lo que puede ocurrir cuando un área se quema después de varios años de exclusión. En estudios con quemas experimentales en sabanas australianas (Experimento de Kapalga), la mortalidad de individuos fue baja (1-18 %) y dependiente de la intensidad de la quema anual, del tamaño del individuo y del tipo funcional de la especie (Williams *et al.* 1999). Los individuos juveniles estarían más expuestos, ya que su tamaño los situaría dentro de la zona de influencia de la quema cuando aun no poseen suficiente protección para su cámbium (Gignoux *et al.* 1997; Hoffmann 1996). Werner & Franklin (2010), en una sabana australiana con quemas anuales, reportaron tasas de mortalidad entre 2 y 40 % dependiendo del tamaño de los juveniles, de la intensidad del fuego y de la composición del estrato graminoso, mientras que en las parcelas protegidas, la mortalidad de juveniles fue menor del 1-2 %.

Es lógico pensar que las plántulas de especies leñosas sufran fuertes efectos directos del fuego. Ellas crecen bajo el dosel de las hierbas, con tasas de crecimiento bajas, desarrollando sobre todo las raíces y los órganos de acumulación de reservas que les permiten rebrotar después de la quema (García-Nuñez & Azócar 2004). Esto hace que en las plántulas de estas especies la biomasa hipogea sea hasta cuatro veces mayor que la epigea (Moreira & Klink 2000).

Parece que las plántulas de sabanas húmedas sufren menos por las quemas y por los rigores de la estación seca que por el estrés hídrico que puede producirse en lapsos secos cortos de la estación de lluvias (veranitos) durante su primer año de vida (García-Nuñez *et al.* 2001). Plántulas de ocho especies leñosas del *cerrado* brasileño sobrevivieron al fuego hacia el final de su primer año de vida en forma variable dependiendo de la especie, y su supervivencia dependió de la biomasa producida en la primera estación de crecimiento, en contraste con plántulas de tres especies del bosque que no sobrevivieron (este punto se discute con más detalle en otra sección) (Hoffmann 2000). Sin embargo, la mortalidad de plántulas por fuego es mucho mayor que la de rebrotes clonales, mostrando que la multiplicación vegetativa es un mecanismo más favorable bajo quemas más frecuentes (Hoffmann 1998).

Persistencia de las leñosas

La persistencia de poblaciones de leñosas en la sabana sería debida a la combinación de dos características morfo-funcionales: el desarrollo de una corteza suficientemente protectora y la capacidad de rebrotar. Esta última está relacionada con la capacidad de crecer hasta la condición adulta. Las dos características, corteza protectora y rebrote, pueden considerarse alternativas, ya que si el árbol cuenta con suficiente protección como para evitar el daño por fuego no necesita rebrotar (Vesk 2006).

La corteza varía significativamente entre especies, tanto en tipo (lisa, escamosa, fisurada, etc.) y espesor como en el tiempo necesario para su desarrollo. Sin embargo, la comparación se dificulta debido a que el grado de desarrollo depende de la altura y diámetro del tronco, los que a su vez varían con la edad. Al alcanzar la condición adulta, el árbol tiene desarrollada su corteza, que le brinda protección contra el fuego en una extensión proporcional al grosor alcanzado. Los troncos jóvenes, que aun no alcanzan el suficiente desarrollo de la corteza, pueden ser seriamente afectados por las llamas. Estas pueden producir la muerte del individuo o destruir su biomasa aérea (*top-kill*), dejando intacta la biomasa subterránea. En especies resistentes al fuego el paso de la condición

juvenil, sensible a la quema, a la condición adulta, viene entonces dado por el suficiente desarrollo de la corteza. Este cambio a nivel individual ha sido identificado por Hoffmann *et al.* (2012) como el «umbral de resistencia al fuego». No es la altura alcanzada por el individuo lo que le protege de las llamas, sino su corteza suficientemente gruesa (Lawes *et al.* 2011).

Lawes *et al.* (2011) estudiaron la relación entre espesor de corteza y el daño por fuego en 19 especies de árboles en una sabana australiana. Encontraron que en eucaliptos con una corteza entre 4-5 mm de espesor el 80 % de los individuos sobrevivía sin daños, mientras que en las otras especies se lograba un porcentaje similar sólo en individuos con al menos 8-9 mm de espesor de corteza. Estos autores concluyen que el comportamiento de los eucaliptos sugiere que hay algo más que la corteza en la respuesta de estas especies a la quema.

La protección que brinda la corteza depende entre otras cosas de la intensidad del fuego. Hoffmann & Solbrig (2003) encontraron que en cuatro especies de árboles siempreverdes del *cerrado*, con un fuego de baja intensidad, la probabilidad de un 50 % de destrucción de la biomasa epigea se presentaba con un espesor de corteza promedio de 6,5 mm (6,1-7,3); mientras que con un fuego de alta intensidad esta pérdida se daba a 11,4 mm (9,4-13,2).

Si bien las especies de la sabana difieren en cuanto a su resistencia a la quema, estas diferencias son más notables entre especies de árboles de sabanas y de selvas que exhiben alometrías (relación altura *vs.* diámetro del tronco) y espesores de corteza muy distintos. Las tasas de mortalidad completa de árboles de la sabana sometidos a la quema son significativamente inferiores a las de árboles de selvas húmedas tropicales (Hoffmann & Moreira 2002), pero en cambio no parecen diferir significativamente de las de árboles de los bosques de galería ecotonales con las sabanas, a pesar de que la corteza de éstos es al menos dos veces menor que la de aquellos (Hoffmann *et al.* 2009).

Muchas especies de árboles de la sabana son congénéricas con especies de los bosques de galería. Al comparar árboles del *cerrado* con congénéricos del bosque de galería, Hoffmann *et al.* (2003) encontraron que en los 10 géneros estudiados la especie de sabana tenía una corteza significativamente más gruesa que la especie del bosque. Además, en su conjunto, las especies de sabana tuvieron un espesor significativamente mayor. Puesto que la corteza se desarrolla a medida que el árbol crece, hay una correlación significativa entre el espesor de la corteza y el diámetro del tronco. En promedio, la corteza de las especies de sabana representa el 28,5 % del radio del tronco, mientras que en las especies del bosque es sólo del 10 %. Esto significa que el tronco de las especies del bosque requiere de mucho mayor diámetro para sobrevivir a la quema. Además, los árboles de la sabana desarrollan la corteza a menor edad que los del bosque (Hoffmann *et al.* 2003).

La capacidad de rebrotar parece ser extendida en todas las familias de angiospermas, pero es rara en las gimnospermas. Las especies difieren en su respuesta de rebrote frente a perturbaciones, y las respuestas dependen del tipo e intensidad de la perturbación (Bond & Midgley 2001). A la par que la supervivencia aumenta con el tamaño (debido al pleno desarrollo de la corteza), la capacidad de rebrotar disminuye.

Para el crecimiento de los rebrotes se requieren reservas de nutrientes, agua y energía. Estas reservas son varias veces mayores en especies que rebrotan que en las que no lo hacen (5 a 35 veces más almidón en raíces, según Bond & Midgley 2001). Esto se traduce en una solución de compromiso, ya que las especies que rebrotan

invierten menos energía en crecimiento y reproducción, y por tanto producen menos semillas, crecen y maduran más lentamente (Bond & Midgley 2001). Hoffmann *et al.* (2003), al comparar especies de bosque y sabana, no encontraron diferencias significativas en la concentración de carbohidratos solubles en la savia. Sin embargo, las especies de la sabana tienen una relación mucho más alta de biomasa hipogea/epigea, garantizando así los recursos para el crecimiento de los rebrotes. Árboles de la sabana pueden llegar a tener una relación de biomasa hipogea/epigea hasta seis veces mayor que árboles de bosque seco, y hasta 30 veces mayor que los de la selva húmeda tropical (Hoffmann *et al.* 2003).

Los rebrotes provienen de tejido meristemático ubicado en raíces y tallos (aéreos y subterráneos). Los detalles morfo-funcionales del rebrote en leñosas de las sabanas son algo confusos. Lacey *et al.* (1982), en relación a las sabanas australianas, refieren que los rebrotes pueden provenir de tres tipos de órganos subterráneos: raíces, rizomas y de la base del tronco, conocida como cuello. En este último caso, se denominan *lignotubers* o tubérculos leñosos, y de ellos pueden surgir uno o más rebrotes estrechamente vinculados al sistema radical original. En los otros dos casos los rebrotes pueden hallarse más alejados del tronco original y pueden desarrollar su propio sistema radical y eventualmente independizarse. Del Tredici (2001) refiere procesos similares en árboles templados. Los eucaliptos de las sabanas australianas, además de rebrotar desde el cuello y desde rizomas, tienen la capacidad de rebrotar desde bandas de tejido meristemático epicórmico, situadas en la parte más interna de la corteza, cercanas al xilema secundario, donde estarían muy protegidas contra quemaduras de mediana intensidad, sin desarrollar yemas propiamente dichas. Tallos reducidos de tamaño por el fuego pueden rebrotar con ramas de origen epicórmico a una cierta altura del suelo (Burrows 2002).

Rawitscher & Rachid (1946) describen brevemente órganos subterráneos de algunas especies del cerrado a las que denominan xilopodios. Refieren que son «órganos complejos» que tienen un alto contenido de agua de reserva y se parecen a los *lignotubers* descritos para especies arbóreas de sabanas australianas. Mientras los tubérculos leñosos son tallos subterráneos, los xilopodios son estructuras que comparten caracteres caulinares y radiculares. Ambos poseen numerosas yemas adventicias y almacenan reservas (Figueiredo-Ribeiro 1972; Jenik 1994). Algunos autores destacan el rol del xilopodio como reservorio de agua (Paviani & Haridasan 1988), mientras otros subrayan su naturaleza leñosa (Hayashi & Appezato-da-Gloria 2007). Tanto los xilopodios como los tubérculos leñosos pueden producir numerosos rebrotes, formando verdaderos árboles subterráneos.

En las sabanas de los Llanos de Venezuela no se han realizado estudios de la anatomía de los órganos subterráneos en especies leñosas, a pesar de la importancia de estos órganos. Sabemos que varias especies desarrollan órganos que parecen xilopodios, particularmente notables en la siempreverde *Casearia sylvestris* (Figura 2) y en *Curatella americana*, pero también en especies decíduas como *Cochlospermum vitifolium* (Zambrano 2003) y *Cochlospermum insigne* en el cerrado de Brasil (Rawitscher & Rachid 1946). En el cerrado brasileiro, cerca del 50 % de las especies leñosas poseen órganos subterráneos que pueden ser xilopodios, tubérculos leñosos o de otro tipo (Vilhalva & Appezato-da-Glória 2006). Para Brasil se ha reportado la presencia de xilopodios entre otras especies en *Baccharis subdentata*, *Eupatorium maximiliani*, *E. squalidum* y en *Vernonia grandiflora* y de tubérculos leñosos en *Vernonia brevifolia* (Hayashi 2003).

Puede suceder que al rebrotar el individuo produce más de un eje leñoso, adoptando un hábito más arbustivo. Esta respuesta ha sido muy poco estudiada. No sabemos si ello está relacionado con la especie, con la naturaleza de la quema o con las circunstancias prevalentes durante el proceso de rebrote (Werner 2011). La producción de varios ejes, con su follaje, multiplica la superficie foliar y por tanto las reservas del individuo, pero puede hacer más lento el desarrollo que en el caso de invertir los recursos en un solo eje. Se ha observado que algunas especies australianas inicialmente rebrotan varios ejes, que crecen simultáneamente, pero al cabo de unos meses uno de los ejes se hace dominante y los demás mueren (Werner 2011).

Se considera que los árboles de la sabana tienen tasas de crecimiento aéreo bajas, y por tanto requieren de varios años sin quema para crecer ininterrumpidamente hasta la adultez. Las tasas de crecimiento varían entre especies y también entre individuos de una misma población, lo que dificulta las comparaciones. Esta variabilidad puede ser debida a características fenotípicas asociadas con la gran heterogeneidad ambiental que se encuentra en las sabanas o eventualmente a diferencias genotípicas todavía no estudiadas (Bond *et al.* 2012).

Moreira & Klink (2000) midieron crecimiento de plántulas germinadas en bolsas de polietileno con suelo del *cerrado* en un vivero durante 10 meses. Usaron semillas de diez especies de *cerrado* y *cerradão*, cosechando cada 15 días. Las tasas relativas de crecimiento (TRC) de biomasa total estimadas fueron muy bajas, con rangos entre 0,013 - 0,03 mg.mg⁻¹.día⁻¹, medidos entre 15 y 150 días. Considerando sólo el crecimiento en biomasa aérea, los rangos son mayores y los promedios todavía más bajos que en el caso de biomasa total. Las TRC medidas a los 30 días de germinar fueron ligeramente mayores.

Scogings (2011) midió en condiciones naturales el crecimiento radial en seis especies de árboles de una sabana seca en Sudáfrica, estimando valores de TRC radial entre 0,01 y 0,09 mm mm⁻¹ año⁻¹. El crecimiento radial en árboles adultos de cuatro especies del *cerrado*, creciendo con varios regímenes de fuego, estarían en un rango similar (Hoffmann 2002), al igual que el crecimiento de leñosas en las sabanas del norte de Australia (Prior *et al.* 2006). Las tasas relativas de crecimiento de especies de sabanas húmedas y semiáridas en los tres continentes no difieren significativamente, como mostraron Tomlinson *et al.* (2012) con una muestra de 51 especies. La comparación de pares congénéricos de especies de la sabana y el bosque de galería (Hoffmann *et al.* 2009) tam-



Figura 2. Foto de *Casearia sylvestris* que muestra su abultado tallo subterráneo con rebrotes.

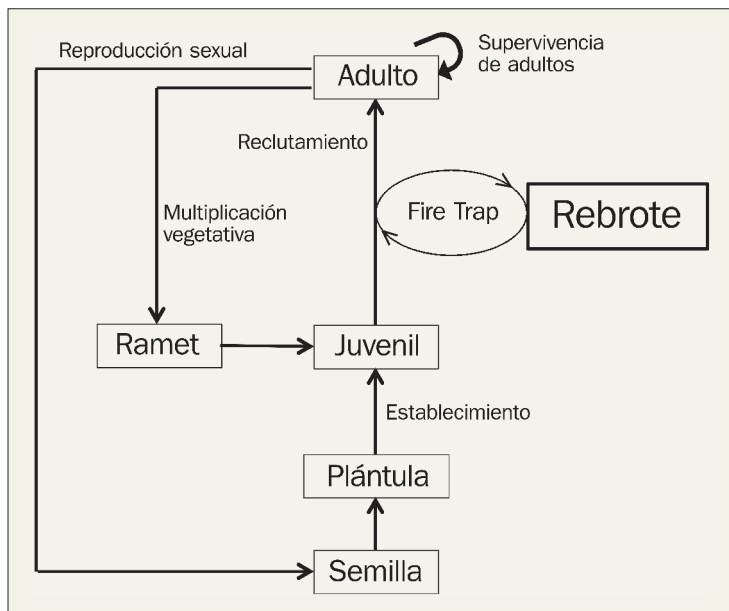


Figura 3. Modelo demográfico de leñosas de la sabana, que muestra la trampa del fuego.

ña de individuos con mayores tasas de crecimiento. El papel de los individuos con tasas de crecimiento por encima de la media es destacado por Wakeling *et al.* (2011), estudiando el crecimiento de rebrotes de tres especies de *Acacia* en una sabana sudáfrica. Ellos encontraron que el 20 % de los individuos crecieron a tasas entre 2 y 3 veces por encima del promedio, mientras que el 5 % crecieron entre 4 y 5 veces más que el promedio. Esto se traduce en la mitad y la cuarta parte del número de años necesario para alcanzar el estado adulto, y permitiría explicar la cobertura leñosa actual de esas sabanas.

Las tasas de crecimiento son sensibles a las condiciones ambientales. En los últimos años, a propósito del aumento de la concentración de CO₂ en la atmósfera, se ha puesto en evidencia que la fertilización con CO₂ aumenta significativamente las tasas de crecimiento de plántulas y árboles de sabana (Bond & Midgley 2012; Hoffmann *et al.* 2000). Este efecto ayudaría a explicar el aumento en cobertura leñosa durante el siglo XX en sabanas de varios continentes (Bond & Midgley 2012; Kgope *et al.* 2010; Stokes *et al.* 2003), tendencia que continuaría de manera notable durante el siglo XXI según algunas predicciones (Scheiter & Higgins 2009).

La trampa del fuego

Hemos revisado brevemente los efectos del fuego sobre los árboles, la mortalidad selectiva y el «efecto *top-kill*» (destrucción de la biomasa epigea), así como las diferencias en sensibilidad al fuego de los distintos tipos de árboles (de selva, de bosque decíduo y de sabana). Por lo que hemos visto, el fuego tiene un importante efecto demográfico, no sólo en términos de mortalidad de individuos, sino en la destrucción de la biomasa aérea de árboles juveniles. Las consecuencias las resumimos en el modelo demográfico que se presenta en la Figura 3, donde se muestra el compartimiento de

poco revelaron diferencias significativas en las tasas de crecimiento de los rebrotes.

Bond *et al.* (2012), estudiando las tasas de crecimiento en tres especies de eucaliptos y cinco especies de no-eucaliptos en una sabana australiana, proponen que la tasa máxima es más relevante que la tasa promedio de crecimiento para contrarrestar los efectos del fuego en la población de leñosas.

A la capacidad de los eucaliptos de rebrotar desde los meristemas epicórmicos, se añadiría la presencia de una fracción peque-

rebrotos atrapados en la «trampa del fuego», un banco de individuos en capacidad de crecer para alcanzar el tamaño adulto en cuanto se presenten condiciones favorables (que puede ser ausencia de quemas, mayor suministro de agua, de CO₂, de nutrientes). Este compartimiento es la clave de la persistencia de las leñosas en las sabanas (Bond & Midgley 2001). Dos características

adicionales de este modelo demográfico son la alta supervivencia de adultos y la importante multiplicación clonal.

La idea de una trampa de fuego y un banco de juveniles no es nueva (Sarmiento *et al.* 1985), pero en los últimos años ha sido formalizada y extendida a las sabanas tropicales del mundo (Bond 2008). Sin embargo, más allá de las observaciones, poco se ha hecho para verificarla. Uno de los primeros estudios en esta dirección es el de Prior *et al.* (2010) en sabanas del norte de Australia. Ellos muestran de manera convincente que se cumplen los requisitos derivados de la existencia de un cuello de botella demográfico debido a la trampa del fuego: 1) abundancia de juveniles, persistentes aun bajo elevada frecuencia de quemas; 2) juveniles vulnerables al fuego y adultos que toleran el fuego; 3) baja tasa de reclutamiento al tamaño adulto; y 4) aumento en la cobertura leñosa al suprimir el fuego.

Werner & Franklin (2010) encuentran que la trampa del fuego depende de la intensidad de la quema (fuegos tempranos *vs* fuegos tardíos) y de la composición del estrato gramíneo (sorgo *vs* no-sorgo). Concluyen que un fuego temprano (de menor intensidad) no solo no crea una trampa de fuego, sino que promueve la transición hacia adulto incluso más que una sabana protegida del fuego. En esta última, existiría un «cuello de botella natural para los juveniles», toda vez que juveniles grandes y pequeños crecen más lentamente en parcelas protegidas que en aquellas con quemas anuales tempranas, lo que puede deberse a la competencia hipogea y epigea (Werner & Franklin 2010).

Una condición favorable muy importante es el lapso de retorno del fuego; es decir, cuántos años sin fuego pueden aprovecharse para crecer. En este caso, la posibilidad de aprovechar ese lapso dependerá de la tasa de crecimiento de los individuos, que varía entre individuos de una especie y entre especies. Esta relación entre lapso sin fuego y tasa de crecimiento de los árboles se presenta gráficamente en la Figura 4. Si un árbol crece con una tasa suficientemente alta necesitará un lapso más corto sin fuego para alcanzar el tamaño adulto (es decir, habrá desarrollado su corteza completa). Ya hemos visto que las tasas de crecimiento de las especies leñosas de las sabanas

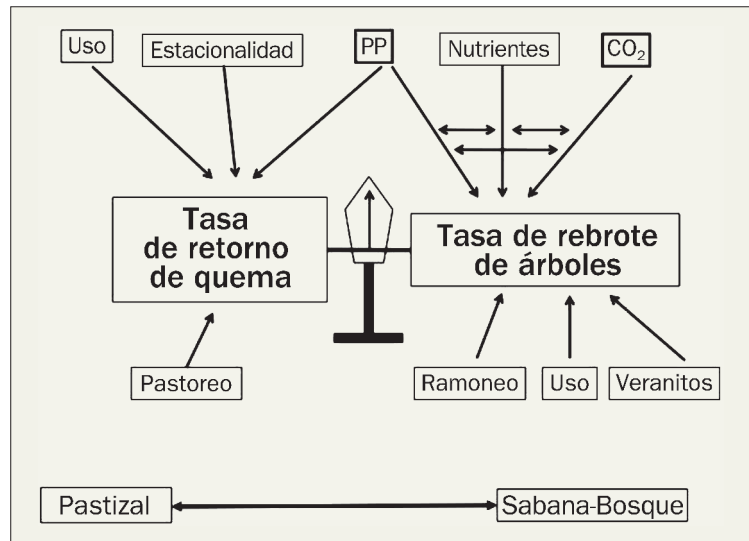


Figura 4. Modelo gráfico que resume el papel relativo de la tasa de retorno de la quema y la tasa de crecimiento de los rebrotos en la fisonomía de la sabana y sus interacciones con factores bióticos y abióticos.

son generalmente bajas. La concomitancia de ciertas condiciones favorables, tales como condiciones nutricionales del suelo, disponibilidad de agua, multiplicación clonal y facilitación por otros organismos, puede aumentar la tasa de crecimiento (Hoffmann *et al.* 2009); mientras que el crecimiento puede ser perjudicado por la competencia (Riginos 2009) y por perturbaciones como herbivoría, ramoneo y extracción (Midgley *et al.* 2010; Moncrieff *et al.* 2011).

La fisonomía de la sabana podría entonces depender del balance entre la tasa de retorno del fuego y la tasa de crecimiento de los rebrotes (Bond 2008). Sin embargo, las tasas de crecimiento son afectadas por el fuego dependiendo de la estación de quema y del tamaño de los árboles (Murphy *et al.* 2010; Prior *et al.* 2006; Werner 2011). Durante lapsos con tasas de retorno del fuego reducidas y tasas de crecimiento mejoradas por condiciones favorables (sin limitaciones de agua disponible ni perturbaciones), el balance es favorable al reclutamiento de adultos y la comunidad de sabana se tornaría más cerrada. Al contrario, durante lapsos con alta tasa de retorno del fuego y limitaciones al crecimiento, la sabana se tornaría más abierta (Figura 4). Es preciso destacar que algunos resultados importantes contradicen éstas hipótesis. En un experimento muy cuidadoso de 40 años con manipulación de fuego en cuatro paisajes de sabanas en África del Sur, Higgins *et al.* (2007) no detectan relaciones significativas entre frecuencia o estación de quema y la densidad de árboles.

Sabana o bosque

A la idea de un sistema fluctuante entre sabana y bosque se ha sumado a la de estados estables alternativos (EEA) (Beisner *et al.* 2003). La teoría de EEA se refiere a un sistema complejo, dinámico y heterogéneo donde los parámetros abióticos y bióticos interactúan en una red de bucles de retroalimentación (Warman & Moles 2009), oponiéndose así a la simple conclusión que las sabanas secas son controladas linealmente por la precipitación anual y las mésicas por el fuego (Sankaran *et al.* 2004, 2008). En estos sistemas, distintos tipos de comunidades se disponen en tiempo y espacio con límites bien definidos y se alternan con cambios súbitos en respuesta a cambios lentos de variables ambientales y a las perturbaciones en los bucles de retroalimentación. Aparte de las elaboraciones teóricas, hay todavía pocos resultados concretos. Algunos modelos estadísticos, usando imágenes satelitales de varios continentes, calculan las distribuciones de frecuencia de cobertura leñosa y producen un cuadro de variación de la probabilidad de encontrar alternativamente bosque, sabana o pastizal a lo largo de un gradiente de precipitación (Hirota *et al.* 2011; Staver *et al.* 2011). Warman & Moles (2009) proponen que el reemplazo de una vegetación por otra, implica la existencia de umbrales. Un umbral para el paso de un ecosistema pirofóbico a uno pirofílico, con la aparición de quemaduras más frecuentes, lo denominan «umbral efectivo de fuego», el paso inverso estaría marcado por un umbral de exclusión de fuego, al que llaman «umbral efectivo ombrófilo». Ambos implican un cambio en los sistemas de retroalimentación.

En esta misma línea de razonamiento, Hoffmann *et al.* (2012) consideran la existencia de un «umbral de supresión del fuego» cuando la cobertura de gramíneas C4 ya no es suficiente para alimentar una quema. Señalan que el índice de área foliar de las leñosas es un buen indicador de ese umbral cuando alcanza el valor aproximado

cercano a tres. Según estos autores, alcanzar ese umbral requiere más que un aumento en los lapsos de retorno del fuego, es decir, períodos más largos sin quema, lo que puede ser poco probable.

Los efectos del fuego y los procesos de cambios en la fisonomía de la sabana pueden ser muy complejos, sobre todo a escalas superiores al individuo. Las especies interactúan entre sí, tanto con mecanismos de competencia como de facilitación, y cuando se producen cambios demográficos, estos tienen consecuencias de cierta perdurabilidad. Mencionemos como ejemplo de esta complejidad el hecho de la existencia de islas boscosas en sabanas con quemadas casi anuales (Sarmiento 1983), que no sólo perduran, sino que pueden incrementar en su cobertura (Bond & Midgley 2012; Thielen 2003). Parece probable que estas islas se formen y crezcan mediante procesos sucesionales que implican la sinergia de distintos tipos de organismos tales como leñosas de la sabana, hormigas cortadoras de hojas, arbustos y especies del bosque y de factores abióticos como el fuego, los nutrientes, las cualidades físicas del suelo, el agua disponible y el CO₂ atmosférico (Farji-Brenner & Silva 1995ab, 1996). El incremento de la cobertura boscosa en sabanas es un fenómeno documentado en varios continentes durante el siglo XX, aun bajo regímenes anuales de quema (Silva *et al.* 2001). Aunque las causas no se conocen con certeza, uno de los mecanismos aparentemente implicados en el aumento es el crecimiento en perímetro por el reclutamiento de leñosas en los márgenes que conlleva a la fusión de las islas que entran en contacto (Menaut 1977; Dauget & Menaut 1992; Thielen, 2003). Se estaría produciendo en cada sitio (a una escala de metros) un cambio de sistema como el propuesto en la teoría de EEA, con la actuación de mecanismos de retroalimentación positiva y negativa.

Los sistemas complejos pueden, al menos en teoría, experimentar grandes cambios en respuesta a cambios en variables simples. Vázquez *et al.* (2010), trabajando con un modelo que denominan de «Coexistencia Dinámica de Fases», concluyen enfáticamente que «condiciones externas fluctuantes por sí solas son suficientes para facilitar la coexistencia de leñosas y gramíneas por largo tiempo, aunque no indefinidamente». Según el modelo, que reproduce con cierto ajuste datos palinológicos de una laguna en Kenia, «los niveles fluctuantes de precipitación forzan al sistema a oscilar entre una sabana cerrada dominada por árboles (fase activa) y una fase con solo gramíneas (fase absorbente); una conducta que denominamos coexistencia dinámica de fases» (Vázquez *et al.* 2010).

Conclusiones

El fuego es, sin lugar a duda, uno de los factores importantes en la distribución, estructura y funcionamiento de la vegetación tropical. Sus efectos directos sobre los individuos se proyectan hacia las escalas superiores, interactuando en forma compleja con otros factores abióticos como el agua disponible, los nutrientes, los suelos y la atmósfera y con elementos y procesos bióticos, como las variadas formas de vida vegetal y grupos funcionales de plantas y animales, la herbivoría, la competencia, el crecimiento y la demografía. La relación del fuego con la fisonomía de la sabana se manifiesta a distintas escalas de tiempo y espacio: frecuencia y estacionalidad en la ocurrencia del fuego, composición y estado fisiológico de la comunidad que determinan la intensidad de la quema, y la heterogeneidad espacial en su ocurrencia. Esta

visión multiescalar es necesaria para comprender mejor la relación entre el fuego y las sabanas. En síntesis, un cuadro complejo que ya está enunciado teóricamente, pero que aún requiere documentación factual.

Este cuadro complejo nos hace pensar que el «problema de la sabana» no es sino parte de un problema mayor que se refiere a la distribución, dinámica y persistencia de la vegetación y más aún, de los ecosistemas que conforman la biósfera.

Bibliografía

- Beerling DJ & CP Osborne (2006) The origin of the savanna biome. *Global Change Biology* 12:2023–031.
- Beisner BE, Haydon DT & K Cuddington (2003) Alternative stable states in ecology. *Frontiers in Ecology and Environment* 1:376–382.
- Bond WJ (2008) What limits trees in C4 grasslands and savannas? *Annual Review of Ecology and Systematics* 39:641–659.
- Bond WJ & JJ Midgley (2001) The persistence niche: ecology of sprouting in woody plants. *Trends in Ecology and Evolution* 16:45–51.
- Bond WJ & GF Midgley (2012) Carbon dioxide and the uneasy interactions of trees and savannah grasses. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 367:601–612.
- Bond WJ, Cook GD & RJ Williams (2012) Which trees dominate in savannas? The escape hypothesis and eucalypts in northern Australia. *Austral Ecology* 37(6):678–685. doi:10.1111/j.1442-9993.2011.02343.x
- Burrows GE (2002) Epicormic stand structure in *Angophora*, *Eucalyptus* and *Lophostemon* (Myrtaceae)– implications for fire resistance and recovery. *New Phytologist* 153:111–131.
- Coutinho LM (1980) As queimadas e seu papel ecológico. *Brasil Florestal* 10:7–23.
- Coutinho LM (1982) Ecological effects of fire in Brazilian Cerrado. En: Huntley BJ & BH Walker (Eds.) *Ecology of Tropical Savannas*. Springer-Verlag. Berlin. Pp. 273–291.
- Dauget JM & JC Menaut (1992) Evolution sur 20 ans d'une parcelle de savana boisée non protégée du feu dans la réserve de Lamto (Cote-d'Ivoire). *Candollea* 47:621–630.
- Del Tredici P (2001) Sprouting in temperate trees: A morphological and ecological review. *The Botanical Review* 67:121–140.
- Farji-Brenner A & JF Silva (1995a) Leaf-cutting ants and forest groves in tropical savanna: facilitated succession? *Journal of Tropical Ecology* 11:651–669.
- Farji-Brenner A & JF Silva (1995b) Leaf-cutting ant nests and soil fertility in a well drained savanna in western Venezuela. *Biotropica* 27:250–253.
- Farji-Brenner A & JF Silva (1996) Leaf-cutter ants (*Atta laevigata*) aid to the establishment success of *Tapirira velutinifolia* (Anacardiaceae) seedlings in a parkland savanna. *Journal of Tropical Ecology* 12:163–168.
- Figueiredo-Ribeiro RCL (1972) The anatomy of vegetative organs of *Ocimum nudicaule* Benth. (Labiatae). *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 44:549–570.
- Furley PA (1999) The nature and diversity of neotropical savanna vegetation with particular reference to the Brazilian cerrados. *Global Ecology and Biogeography* 8:223–241.
- García-Núñez C & A Azócar (2004) Ecología de la regeneración de árboles de la sabana. *Ecotropicos* 17:1–24.

- García-Núñez C, Azócar A & JF Silva (2001) Fruit, seed production and soil seed bank in three evergreen woody species from a Neotropical savanna. *Journal of Tropical Ecology* 17:563-576.
- Gignoux J, Clobert J & JC Menaut (1997) Alternative fire resistance strategies in savanna trees. *Oecologia* 110:576-583.
- Hayashi, AH (2003) *Morfo-anatomia de sistemas subterrâneos de espécies herbáceo-subarbustivas e arbóreas, enfatizando a origem das gemas caulinares*. Tesis Doctoral, Instituto de Biología, Universidade Estadual de Campinas. Brasil. 154 pp.
- Hayashi AH & B Appezato-da-Gloria (2007) Anatomy of the underground system in *Vernonia grandiflora* Less. and *V. brevifolia* Less. (Asteraceae). *Brazilian Archives of Biology and Technology* 50:979-988.
- Higgins SI, Bond WJ, February EC, Bronn A, Douglas IW, Euston-Brown DIW, Enslin B, Govender N, O'Regan RLS, Potgieter ALF, Scheiter S, Sowry R, Trollope L & WSW Trollope (2007) Effects of four decades of fire manipulation on woody vegetation structure in savanna. *Ecology* 88:1119-1125.
- Hirota M, Holmgren M, Van Nes EH & M Scheffer (2011) Global resilience of tropical forest and savanna to critical transitions. *Science* 334:232-235.
- Hoffmann WA (1996) The effects of fire and cover on seedling establishment in a Neotropical savanna. *Journal of Ecology* 84:383-393.
- Hoffmann WA (1998) Post-burn reproduction of woody plants in a Neotropical savanna: the relative importance of sexual and vegetative reproduction. *Journal of Applied Ecology* 35:422-433.
- Hoffmann WA (2000) Post-establishment seedling success in the Brazilian Cerrado: A comparison of savanna and forest species. *Biotropica* 32:62-69.
- Hoffmann WA (2002) Direct and indirect effects of fire on radial growth of Cerrado savanna trees. *Journal Tropical Ecology* 18:137-142.
- Hoffmann WA & AG Moreira (2002) The role of fire in population dynamics of woody plants. En: Oliveira PS & RJ Marquis (Eds.) *The Cerrados of Brazil*. Columbia University Press. New York. Pp. 159-177.
- Hoffmann WA & OT Solbrig (2003) The role of topkill in the differential response of savanna woody species to fire. *Forest Ecology and Management* 180:273-286.
- Hoffmann WA, Bazzaz FA, Chatterton NJ, Harrison PA & RB Jackson (2000) Elevated CO₂ enhances resprouting of a tropical savanna tree. *Oecologia* 123:312-317.
- Hoffmann WA, Orthen B & PKV Do Nascimento (2003) Comparative fire ecology of tropical savanna and forest trees. *Functional Ecology* 17:720-726.
- Hoffmann WA, Adasme R, Haridasan M, Carvalho M, Geiger EL, Pereira MAB, Gotsch SG & AC Franco (2009) Tree topkill, not mortality, governs the dynamics of alternate stable states at savanna-forest boundaries under frequent fire in central Brazil. *Ecology* 90:1327-1337.
- Hoffmann WA, Geiger EL, Gotsch SG, Rossatto DR, Silva LCR, Lau OL, Haridasan M & AC Franco (2012) Ecological thresholds at the savanna-forest boundary: how plant traits, resources and fire govern the distribution of tropical biomes. *Ecology Letters* 15:759-768.
- Jenik J (1994) Clonal growth in woody species: a review. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica* 29:291-306.
- Kgope BS, Bond WJ & GF Midgley (2010) Growth responses of African savanna trees implicate atmospheric CO₂ as a driver of past and current changes in savanna tree cover. *Austral Ecology* 35:451-463.

- Lacey CJ, Walker J & IR Noble (1982) Fire in Australian Tropical Savannas. En: Huntley BJ & BH Walker (Eds.) *Ecology of Tropical Savannas*. Springer-Verlag. Berlin. Pp. 246–272.
- Lawes MJ, Adie H, Russell-Smith J, Murphy B & JJ Midgley (2011) How do small savanna trees avoid stem mortality by fire? The roles of stem diameter, height and bark thickness. *Ecosphere*, 2(4) v Article 42 (www.esajournals.org).
- Menaut JC (1977) Evolution of plots protected from fire since 13 years in a Guinea savanna of Ivory Coast. *Actas del IV Simposium Internacional de Ecología Tropical*. Impresora de La Nación, INAC. Panamá. Pp. 541–558.
- Midgley JJ, Lawes MJ & S Chamaille-Jammes (2010) Savanna woody plant dynamics: the role of fire and herbivory, separately and synergistically. *Australian Journal of Botany* 58:1–11.
- Miranda HS, Bustamante MMC & AC Miranda (2002) The fire factor. En: Oliveira PS & RJ Marquis (Eds.) *The Cerrados of Brazil*. Columbia University Press. New York. Pp. 51–68.
- Mistry J (1998) Fire in the cerrados (savannas) of Brazil: an ecological review. *Progress in Physical Geography* 22:425–448.
- Mistry J (2000) *World Savannas, Ecology and Human Use*. Harlow, England. 344 pp.
- Moncrieff GR, Chamaille-Jammes S, Higgins SI, O'Hara RB & WJ Bond (2011) Tree allometries reflect a lifetime of herbivory in an African savanna. *Ecology* 92:2310–2315.
- Moreira, AG & CA Klink (2000) Biomass allocation and growth of seedlings of ten tree species from the Brazilian savannas, the “Cerrado”. *Ecotropicos* 13:43–51.
- Murphy BP, Russell-Smith J & LD Prior (2010) Frequent fires reduce tree growth in northern Australian savannas: implications for tree demography and carbon sequestration. *Global Change Biology* 16:331–343.
- Oliveira-Filho AT & JA Ratter (1995) A study of the origin of central Brazilian forests by the analysis of plant species distribution patterns. *Edinburgh Journal of Botany* 52:141–194.
- Paviani TI & M Haridasan (1988) Tuberosidade em *Vochysia thyrsoidea* Pohl (Vochysiaceae). *Ciencia y Cultura* 40:998–1003.
- Prior LD, Brook BW, Williams RJ, Werner PA, Bradshaw CJA & DJM Bowman (2006) Environmental and allometric drivers of tree growth rates in a north Australian savanna. *Forest Ecological Management* 234:164–180.
- Prior LD, Williams RJ & DMJS Bowman (2010) Experimental evidence that fire causes a tree recruitment bottleneck in an Australian tropical savanna. *Journal of Tropical Ecology* 26:595–603.
- Rawitscher FK & M Rachid (1946) Troncos subterráneos de plantas brasileiras. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 18:261–280.
- Riginos C (2009) Grass competition suppresses savanna tree growth across multiple demographic stages. *Ecology* 90:335–340
- Sankaran M, Ratnam J & NP Hanan (2004) Tree–grass coexistence in savannas revisited – insights from an examination of assumptions and mechanisms invoked in existing models. *Ecology Letters* 7:480–490.
- Sankaran M, Hanan NP, Scholes RJ, Ratnam J, Augustine DJ, Cade BS, Gignoux J, Higgins SI, Le Roux X, Ludwig F, Ardo J, Banyikwa F, Bronn A, Bucini G, Caylor KK, Coughenour MB, Diouf A, Ekaya W, Feral CJ, February EC, Frost PGH, Hiernaux P, Hrabar H, Metzger KL, Prins HHT, Ringrose S, Sea W, Tews J, Worden J & N Zambatis (2005) Determinants of woody cover in African savannas. *Nature* 438:846–849.
- Sankaran M, Ratnam J, & NP Hanan (2008) Woody cover in African savannas: the role of resources, fire and herbivory. *Global Ecology and Biogeography* 17:236–245.

- Sarmiento G (1983) The savannas of tropical America. En: Bourlière F (Ed.) *Tropical Savannas*. Elsevier. Amsterdam. Pp. 245-288.
- Sarmiento G, Goldstein G & F Meinzer (1985) Adaptive strategies of woody species in Neotropical savannas. *Biological Review* 60:315-355.
- Scheiter S & SI Higgins (2009) Impacts of climate change on the vegetation of Africa: an adaptive dynamic vegetation modelling approach. *Global Change Biology* 15:2224-2246.
- Scogings PF (2011) Stem growth of woody species at the Nkuhlu exclosures, Kruger National Park: 2006-2010. *Koedoe* 53(1), Art. 1035, 8 pp.
- Silva JF, Zambrano A & MR Fariñas (2001) Increase in the woody component of seasonal savannas under different fire regimes in Calabozo, Venezuela. *Journal of Biogeography* 28:977-983.
- Staver AC, Archibald S & SA Levin (2011) The Global Extent and Determinants of Savanna and Forest as Alternative Biome States. *Science* 334:230-232.
- Stokes C, Ash AJ & JAM Holtum (2003) OZFACE: Australian Savannas Free Air Carbon Dioxide Enrichment Facility. En: Allsop N, Palmer AR, Milton SJ, Kirkman KP, Kerley GIH, Hurt CR & CJ Brown (Eds.) *Proceedings of the VIIth International Rangelands Congress*. Durban, South Africa. Pp. 1097-1099.
- Thielen D (2003) *Tendencias de la precipitación, y la dinámica temporal y espacial de las leñosas en una sabana neotropical*. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. 227 pp.
- Tomlinson KW, Sterck FJ, Bongers F, da Silva DA, Barbosa ERM, Ward D, Bakker FT, van Kaauwen M, Prins HHT, de Bie S & F van Langevelde (2012) Biomass partitioning and root morphology of savanna trees across a water gradient. *Journal of Ecology* (100):1113-1121. doi: 10.1111/j.1365-2745.2012.01975.x
- Vareschi V (1962) La quema como factor ecológico. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 23:9-31.
- Vázquez F, López C, Calabrese JM & MA Muñoz (2010) Dynamical phase coexistence: a simple solution to the “savanna problem”. *Journal of Theoretical Biology* 264:360-366.
- Vesk PA (2006) Plant size and resprouting ability: trading tolerance and avoidance of damage? *Journal of Ecology* 94:1027-1034.
- Vilhalva DAA & B Appezzato-da-Glória (2006) Morfo-anatomia do sistema subterrâneo de *Calea verticillata* (Klatt) Pruski e *Isostigma megapotamicum* (Spreng.) Sherff - Asteraceae. *Revista Brasileira de Botânica* 29:39-47.
- Wakeling JL, Staver AC & WJ Bond (2011) Simply the best: the transition of savanna saplings to trees. *Oikos* 120:1448-1451.
- Warman L & AT Moles (2009) Alternative stable states in Australia's wet tropics: a theoretical framework for the field data and a field case for the theory. *Landscape Ecology* 24:1-13.
- Werner PA (2011) Growth of juvenile and sapling trees differs with both fire season and understorey type: Trade-offs and transitions out of the fire trap in an Australian savanna. *Austral Ecology* 37(6):644-657. doi: 10.1111/j.1442-9993.2011.02333.x
- Werner PA & DC Franklin (2010) Resprouting and mortality of juvenile eucalypts in an Australian savanna: impacts of fire season and annual sorghum. *Australian Journal of Botany*, 58:619-628.
- Williams RJ, Cook GD, Gill AM & PHR Moore (1999) Fire regime, fire intensity and tree survival in a tropical savanna in northern Australia. *Australian Journal of Ecology* 24:50-59.
- Zambrano T (2003) *Patrones de diversidad florística, estructural y funcional de las leñosas de la sabana en un gradiente ambiental*. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. 150 pp.