

Capítulo 1

Introducción general

La presente memoria de tesis doctoral aborda el estudio de la sucesión ecológica temprana en un deslizamiento de gran tamaño que se sitúa en un área intensamente humanizada del trópico seco. En ella se analiza si este proceso está determinado por la heterogeneidad abiótica espacial y por el contexto paisajístico.

En este capítulo se definen una serie de conceptos sobre la sucesión ecológica que se han tenido en cuenta en la tesis. Posteriormente se hace una revisión sobre las principales ideas acerca de la naturaleza del cambio sucesional y los estudios que han tratado la sucesión ecológica en deslizamientos de ladera, y se comentan las principales características de los bosques tropicales secos. Por último, se señalan los objetivos generales y específicos de la tesis justificándose la importancia de la misma, y se realiza una breve descripción del contenido de los distintos capítulos, así como una síntesis de las principales aportaciones.

Marco teórico y antecedentes

Revisión de conceptos sobre sucesión ecológica

Sucesión ecológica en comunidades vegetales

La sucesión ecológica puede definirse como el cambio de las comunidades en composición y estructura a lo largo del tiempo (Pickett y McDonnell 1989, Pickett y Cadenasso 2006). La sucesión ha sido uno de los conceptos más importantes en el desarrollo de la ecología como ciencia, su estudio abarca una enorme multiplicidad de procesos y tiene un gran potencial para el desarrollo de programas de gestión, conservación y restauración de ecosistemas (Finegan 1984, McIntosh 1999, Wali 1999). La mayoría de los estudios sobre la sucesión ecológica se han centrado en las comunidades vegetales debido a que estas componen la mayor parte de la biomasa de los ecosistemas y resultan determinantes para la estructura y el funcionamiento de los mismos (Myer 2001a, b). Es importante no confundir la sucesión ecológica en comunidades vegetales con la "dinámica de la vegetación". Este último término hace referencia a un amplio conjunto de procesos que tienen lugar a diferentes escalas espaciales y temporales, entre los cuales se encuentra la sucesión (Glenn-Lewin y Van der Maarel 1992, Van der Maarel 1996).

Sucesión primaria y sucesión secundaria

La sucesión ecológica puede tener lugar en sustratos edáficos con una historia previa de uso o que han mantenido comunidades vegetales anteriormente de forma que el "legado biológico"

de las mismas tras la perturbación es importante (Sucesión secundaria). También puede ocurrir en sustratos totalmente nuevos que no han mantenido comunidades vegetales anteriormente y en los que el "legado biológico" es inexistente (Sucesión primaria). A lo largo del siglo XX los estudios de sucesión secundaria han sido predominantes respecto a los de sucesión primaria y sus resultados han condicionado en gran medida muchos de los planteamientos de la teoría sucesional (Drury y Nisbet 1973, McIntosh 1980, Finegan 1984, Walker y del Moral 2003). Sin embargo, la realización de trabajos sobre sucesión ecológica en sustratos recién expuestos ha experimentado un auge creciente durante las últimas décadas (Walker y del Moral 2003). Por otra parte, aunque la distinción entre sucesión primaria y secundaria es conceptualmente clara, a menudo ambas son difíciles de diferenciar sobre el terreno y suelen aparecer situaciones intermedias (Van Andel *et al.* 1993), por lo que algunos autores afirman que más que dos estados excluyentes y contrarios, ambos conceptos se refieren a los extremos de un gradiente continuo de disponibilidades diferenciales de recursos y de especies (Vitousek y Walker 1987, White y Jentsch 2001, Pickett y Cadenasso 2006).

Sucesión temprana o "colonización inicial"

Los términos "sucesión temprana" o "colonización inicial" hacen referencia a las primeras etapas del proceso sucesional (Rebele 1992). Las condiciones existentes en un lugar determinado durante la sucesión temprana resultan cruciales para el establecimiento y la germinación de semillas (especialmente en sustratos recién expuestos) e influyen de forma decisiva en las transformaciones que tendrán lugar en las comunidades vegetales en el futuro (Chapin *et al.* 1994, del Moral 1998, Pysek *et al.* 2001, Wiegleb y Felinks 2001). Por otra parte, los cambios en la riqueza, la estructura, la biomasa y la composición específica de las comunidades son especialmente rápidos y marcados durante la sucesión temprana (Margalef 1968, Odum 1969, Glenn-Lewin *et al.* 1992).

Trayectorias, causas, mecanismos y modelos de sucesión

Desde sus inicios, el estudio de la sucesión ecológica se ha caracterizado por el desarrollo de una abundante terminología, lo que ha dado pie a notables confusiones y a la necesidad de un esfuerzo constante de aclaración de conceptos (McIntosh 1980, 1999). En 1987, Pickett y colaboradores diseñaron un esquema conceptual según el cual se denomina "trayectoria" a los patrones temporales de cambio sucesional, "mecanismo" a las interacciones que contribuyen dicho cambio, y "modelo" a la construcción conceptual empleada para explicar las trayectorias sucesionales señalando los mecanismos que actúan en las diferentes etapas de las mismas (Pickett *et al.* 1987b). Una aportación interesante a dicho modelo ha sido el concepto de "fuerza directora" para hacer referencia a los factores ambientales que gobiernan el proceso sucesional (Van Andel *et al.* 1993). Las fuerzas directoras pueden ser "autogénicas" y "alogénicas" si se refieren, respectivamente, a interacciones bióticas (los mecanismos de Pickett y colaboradores) o a factores abióticos (Ej. disponibilidad de agua y nutrientes, temperaturas extremas, erosión hídrica). Estas últimas también se denominan "causas" (Van Andel *et al.* 1993). En la

presente tesis se utilizará tanto el esquema conceptual de Pickett *et al.* (1987b) como el concepto de "fuerzas directoras" de la sucesión. Los términos "patrón" y "tendencia" sucesional van a ser empleados indistintamente para hacer referencia a cambios más generales o menos significativos respecto al tiempo.

Especies pioneras

Los conceptos de "especie pionera" y "serial" y "tardía" fueron creados a principios del pasado siglo para hacer referencia a las especies dominantes en las etapas iniciales, intermedias y finales de la sucesión, respectivamente (Clements 1916), y han sido muy utilizados. En este trabajo tan sólo se utilizará el término "especies pioneras" para designar a todas las especies que aparezcan en el deslizamiento durante el período de estudio, diferenciándose, entre las que sean propias de áreas degradadas y las que formen parte habitual de la flora de los bosques adyacentes.

Comunidades y "agrupamientos"

Aunque sigue siendo enormemente usado por los ecólogos, el término "comunidad vegetal" ha sufrido importantes cambios durante las últimas décadas. Tradicionalmente, hacía referencia a un conjunto de especies que constituía una unidad relativamente discreta, integrada y repetible en los ecosistemas, pero actualmente se usa más para denominar a aquellos conjuntos de especies que coexisten e interaccionan entre sí en un ambiente y a una escala determinada (Underwood 1986). Algunos autores prefieren utilizar los términos "agrupamiento" o "ensamblaje" (Pimm 1991, Belyea y Lancaster 1999). En la presente tesis se utilizará el término "comunidad vegetal", pero teniendo en cuenta el carácter espacialmente continuo y predominantemente local de las mismas.

Hacia un nuevo paradigma sobre la sucesión ecológica

La naturaleza del proceso sucesional, un debate, dos visiones

Las sociedades humanas han evolucionado en ambientes sujetos a perturbaciones de diferente frecuencia e intensidad y detrás de muchas prácticas agrarias y ganaderas tradicionales subyace un profundo conocimiento acerca del proceso de sucesión ecológica (Walker y del Moral 2003). Las referencias a este último son abundantes, también, en multitud de textos históricos desde la antigüedad clásica a la edad contemporánea, sin embargo, los primeros estudios científicos sobre este tema y el desarrollo del propio concepto de "sucesión ecológica" no aparecieron hasta el siglo XIX (ver referencias en Clements, 1928). Desde entonces, la comunidad científica ha asistido a un largo y profundo debate acerca de la naturaleza del proceso de sucesión y los factores que lo explican (McIntosh 1980, 1999, McCook 1994).

La primera perspectiva teórica sobre la sucesión se conoce como "visión holística" y fue desarrollada por Clements (1916, 1928, 1936). Esta consideraba a las comunidades vegetales como entidades en sí mismas, discretas e integradas, cuyas características iban más allá de los individuos que las componían, y la sucesión como un proceso determinista. Aunque las comunidades presentes en las etapas iniciales del proceso fueran diferentes según las condiciones del medio físico, la vegetación existente en las etapas finales era predecible y dependía de un proceso creciente de auto-organización, constituyendo una comunidad en equilibrio cuya composición, estructura y organización, totalmente estables, venían determinadas por las características del clima local, el "climax climático" (White 1979).

Los conceptos de la "visión holística" han permanecido en los libros de texto de ecología y han condicionado los estudios de sucesión durante décadas (McIntosh 1980). Asimismo estos subyacen en las ideas de algunos ecólogos modernos como Margalef (1968), que considera la sucesión como un proceso de creciente autoorganización, control del ambiente y acumulación de energía e información en las comunidades, y en el esquema de regularidades observables a lo largo de la sucesión sintetizado por Odum (1969). Sin embargo, en muchos estudios de campo sobre la sucesión ecológica publicados a finales del siglo XIX y principios del XX ya se percibía un enfoque menos determinista sobre el proceso (ver referencias en Barbour *et al.* 1999), y la primera crítica a la visión holística de la sucesión fue desarrollada por Gleason (1917, 1926) a los pocos años de la publicación del primer trabajo de Clements. Según la visión "individualista" o "reduccionista" de Gleason, las comunidades vegetales eran sistemas complejos y dinámicos, enormemente variables en el tiempo y en el espacio en función de las diferencias existentes en el medio ambiente local y los procesos que se desarrollaban en el seno de las mismas. Por tanto, estas no podían ser consideradas unidades discretas e integradas sino continuas y compuestas de especies con similares requerimientos que aparecían juntas de forma estocástica.

En otro trabajo, Watt (1947) definió la "sucesión" como un proceso dinámico a escala de comunidades vegetales, y el "clímax" como un estadio ideal de estas últimas relacionado con su estabilidad composicional a escala de paisaje. En contraposición con la teoría clementsiana o ("Composición florística por relevos" o "Relay floristics"), Egler (1954), desarrolló una nueva teoría sucesional que llamó "Modelo sucesional de la composición florística inicial" ("Initial floristics"). Según esta, la colonización del espacio abierto tras una perturbación era un fenómeno azaroso muy dependiente de la disponibilidad de propágulos en las áreas adyacentes no perturbadas, y la sucesión venía dada no por la sustitución de unas comunidades por otras, sino por los cambios sucesivos en la dominancia de las especies en función de sus diferentes longevidades y de los procesos de competición.

A partir de este momento la visión "individualista" fue ganando apoyo en múltiples trabajos (McIntosh 1980), especialmente en aquellos sobre dinámica de poblaciones y procesos estocásticos de reemplazamiento individual "planta-por-planta" (Horn 1974, 1975, van Hulst 1979), que consideraban la sucesión como un proceso de competencia entre individuos y la comuni-

dad como un mero conjunto de especies coexistentes según determinadas "reglas de combinación" (Diamond 1975). Connell y Slatyer (1977), sin embargo, retomaron algunos de los preceptos de la "visión holística" para establecer que la sucesión venía determinada por tres "modelos" (Facilitación, Tolerancia e Inhibición), según la modificación del ambiente inicial llevada a cabo por las especies pioneras y su efecto en el reclutamiento posterior de las especies tardías. Otra aproximación interesante fue la de los trabajos de Drury y Nisbet (1973), Pickett (1976), Grime (1974, 1977, 1979) y Peet y Christensen (1980), que analizaron la sucesión como un proceso poblacional dependiente de las características de las especies. Las ideas de Grime (1979) sobre los cambios en la dominancia de las especies en función de la disponibilidad de recursos existente en las distintas etapas de la sucesión fueron especialmente importantes.

A finales de los años 70 y principios de los 80 el cambio en la visión de los ecólogos sobre el proceso de sucesión era ya sustancial (Barbour *et al.* 1999, Terradas 2001). Sin embargo, a pesar de que el paradigma clementsiano había sido definitivamente abandonado, no se había formulado ningún otro que lo sustituyera (McIntosh 1980, Pickett y McDonnell 1989, McIntosh 1999), y se planteaba la necesidad de una nueva teoría sucesional más allá de las visiones holística y reduccionista así como de un "esquema explicatorio" de la sucesión (o de la dinámica vegetal en general), que hiciera referencia a las distintas causas y mecanismos de ésta y que fuera aplicable para todos los sistemas y todas las escalas (Horn 1981, Finegan 1984).

A finales de los ochenta se desarrolló un "esquema explicatorio" de la sucesión que ha sido ampliamente aceptado con posterioridad (Pickett *et al.* 1987b) y tres trabajos sentaron las bases de una nueva formalización de la teoría sucesional (Pickett *et al.* 1987a, Kolasa y Pickett 1989, Pickett y McDonnell 1989). Estos partían de algunas ideas ya plenamente aceptadas como el carácter continuo y heterogéneo de las comunidades vegetales, la consideración de la sucesión como un proceso determinado por la dinámica de poblaciones y enormemente variable según las condiciones del sitio, y la importancia de las características de las especies. Sin embargo, frente al "fundamentalismo reduccionista" (Finegan 1984) según el cual la competencia y las interacciones bióticas eran el principal mecanismo de la sucesión, estos autores reconocían que las fuerzas directoras de los procesos sucesionales eran múltiples, complejas, y actuaban a distintas escalas (Brand y Parker 1995).

El "nuevo paradigma" y la "teoría de la dinámica jerárquica de parches"

Desde finales de los ochenta se ha producido un importante cambio de paradigma en la visión de los ecólogos acerca de la naturaleza del cambio en los ecosistemas (McIntosh 1999, Simpson 2002, Pickett y Cadenasso 2006). Mientras algunos autores hablan de un "nuevo paradigma" sobre la sucesión (Pickett y Ostfeld 1995) que se ha intentado formalizar en teorías más generales (Wu y Loucks 1995), otros proponen incluso el abandono de la sucesión como base científica de la restauración ecológica (Simpson 2002).

El paradigma clásico (la teoría clementsiana), considera a los ecosistemas como entes cerrados, autorregulados y con un único estado de equilibrio que se alcanza mediante una dinámica determinista. Asimismo, las perturbaciones son consideradas como eventos raros y ajenos a la dinámica de los mismos. Según el "nuevo paradigma", sin embargo, los ecosistemas son entes abiertos cuya regulación depende frecuentemente del contexto en el que se encuentran y de eventos externos a los mismos. Los ecosistemas no suelen alcanzar un estado de equilibrio ni evolucionan en el tiempo siguiendo líneas definidas, están afectados por un conjunto de perturbaciones que constituyen un componente natural de su dinámica y en la mayor parte de ellos la influencia humana ha sido importante (Pickett y Ostfeld 1995). De esta forma, el estado "natural" de los ecosistemas y las comunidades no es el equilibrio, sino el cambio (Pickett y Ostfeld 1995, Samuels y Drake 1997, Terradas 2001), y este, además de no tener ni una trayectoria ni un final definido, está controlado por "contingencias" o condiciones locales como la historia específica de las localidades, la disponibilidad de semillas y propágulos, o el efecto de la herbivoría, la depredación, y las enfermedades (Pickett y Ostfeld 1995). El clima y las características del medio abiótico no definen un ecosistema sino que establecen fronteras entre posibilidades y dentro de estas, los factores dependientes del contexto paisajístico como la disponibilidad de semillas y propágulos en las áreas cercanas, y la incidencia de las perturbaciones, son los que determinan finalmente la dinámica de los ecosistemas y definen los mismos (Simpson 2002). La creciente importancia que se está dando a las perturbaciones y a los eventos estocásticos en ecología indica un alejamiento definitivo de las doctrinas clásicas de equilibrio y homogeneidad (Terradas 2001).

La teoría de la "dinámica jerárquica de parches" sobre el cambio en la naturaleza de los ecosistemas (Wu y Loucks 1995) se ha desarrollado de forma paralela a muchos de los trabajos sobre el "nuevo paradigma" y constituye a la vez el soporte y la formalización teórica de buena parte de las ideas sintetizadas en los mismos. Esta teoría incorpora las diferentes perspectivas desarrolladas hasta el momento sobre el equilibrio en los ecosistemas; equilibrio (Egerton 1973, Pimm 1991), no-equilibrio (DeAngelis *et al.* 1985, Chesson y Case 1986) y equilibrio múltiple (Holling 1973, 1992), unificando las mismas. Sintetiza las teorías de la "dinámica de parches" (Levin 1992, Wiens *et al.* 1993, Wu y Levin 1994) y la "jerarquía" (O'Neill *et al.* 1986, O'Neill 1995), y considera los conceptos de heterogeneidad y escala (Wu y Loucks 1995). Por último, también constituyen importantes bases conceptuales de la "teoría de la dinámica jerárquica de parches" el esquema explicatorio de Pickett *et al.* (1987a, b) sobre la "jerarquía de causas" de la sucesión ecológica y las ideas de Holling (1992) acerca de los procesos que actúan en los diferentes "niveles encajados" de los ecosistemas controlando la dinámica de estos.

La teoría de la "dinámica jerárquica de parches" tiene cinco elementos principales (Wu y Loucks 1995):

- Los sistemas ecológicos están constituidos por mosaicos de parches a diferentes escalas (jerarquías encajadas y discontinuas de mosaicos de parches). Los parches difieren en su tamaño, su forma y la etapa sucesional en la que se encuentran, y constituyen las unidades funda-

mentales de los sistemas desde el punto de vista espacial, estructural y funcional. La existencia de jerarquías de mosaicos de parches en un sistema dado se debe fundamentalmente a las diferencias existentes en la escala espacial (extensión) y temporal (frecuencia) de las perturbaciones que actúan sobre el mismo.

- La dinámica de los sistemas ecológicos viene determinada por la dinámica de los parches que los componen a diferentes escalas o "niveles". Se denomina "nivel focal" de un proceso o fenómeno a la escala a la que dicho proceso tiene lugar dentro de la jerarquía de mosaicos de parches. Los niveles superiores e inferiores imponen respectivamente, restricciones "desde arriba" (top-down) y "desde abajo" (bottom-up) al nivel focal, de forma que según aumenta el número de niveles aumenta el número de interconexiones. Las consecuencias y el significado de los procesos que operan en el nivel focal sólo pueden ser entendidas al observar el nivel inmediatamente superior (O'Neill *et al.* 1989).

- Los procesos que se desarrollan a una escala determinada (en un nivel determinado) son los responsables del patrón observable a dicha escala. Las características del patrón espacial que presenta un sistema determinado dependen de la escala (O'Neill *et al.* 1991, Levin 1992).

- Los sistemas ecológicos están frecuentemente en condiciones de no-equilibrio y su dinámica depende de las perturbaciones y eventos estocásticos que los afectan. El efecto de dichos procesos, sin embargo, depende en gran parte de la escala temporal y espacial de análisis y observación (Turner *et al.* 1993), lo que sugiere que la mayor parte de los mismos pueden ser considerados como perturbaciones o eventos estocásticos a una escala determinada pero no a escalas mayores en las que las condiciones del sistema permanecerán en un estado de "casi-equilibrio" o "metaestabilidad" (O'Neill *et al.* 1989). A diferencia de la "estabilidad estática" implícita en la teoría clementsiana, la "metaestabilidad" que sugiere la teoría de la dinámica jerárquica de parches no se considera el estado más frecuente en el que se encuentran los sistemas ecológicos, y no depende de la autorregulación de los mismos, sino de la escala.

Frente a las visiones "holística" y "reduccionista", el análisis del proceso sucesional desde la perspectiva del nuevo paradigma y la dinámica jerárquica de parches enfatiza más que evita la importancia de la heterogeneidad, las perturbaciones y las múltiples escalas espaciotemporales de observación y análisis (Wu y Loucks 1995). De esta forma, en la actualidad se considera la sucesión ecológica como un proceso altamente dependiente de las "contingencias" o condiciones específicas presentes en los lugares donde transcurre. Estas definen una serie de restricciones y posibilidades para el proceso (Simpson 2002) y vienen determinadas por las características del medio físico, la disponibilidad de propágulos y el efecto de los eventos estocásticos y las perturbaciones, que no son sólo concebidas como iniciadoras, sino también como modificadoras del proceso sucesional (Pickett y Ostfeld 1995, Brand y Parker 1997).

Este es el marco teórico en el que se inscribe la presente tesis doctoral.

El estudio de la sucesión ecológica en deslizamientos de ladera

Deslizamientos; definición y causas

Los deslizamientos de ladera son un proceso geomorfológico caracterizado por la ruptura y el desplazamiento de una masa de suelo en una ladera (Varnes 1978). Se distinguen dos tipos de deslizamientos principales según las características de la superficie de ruptura de los mismos: los “rotacionales” (superficie de ruptura cóncava) y los “traslacionales” (superficie de ruptura plana) (Varnes 1978). Los deslizamientos tienen lugar mayoritariamente en laderas que poseen una elevada pendiente (Guariguata 1990, Larsen y Simon 1993), sustratos poco consolidados (Miles y Swanson 1986, Guariguata 1990), o litologías mezcladas (Larsen y Torres-Sánchez 1992, Scotton y Francescato 1999), y entre los fenómenos que causan los mismos predominan los eventos de fuerte precipitación (Crozier 1986, Larsen y Simon 1993, Stern 1995), aunque también los terremotos (Veblen y Ashton 1978, Garwood *et al.* 1979, Restrepo y Álvarez 2006) y algunas actividades humanas como la construcción de carreteras (Walker *et al.* 1996).

Importancia de los deslizamientos en los bosques tropicales

Los deslizamientos forman parte del régimen de perturbaciones asociado a la mayoría de las áreas montañosas del mundo (Veblen *et al.* 1992). En muchas de estas zonas el porcentaje ocupado por deslizamientos respecto al área total del paisaje es enormemente elevado (Garwood 1979) y estos influyen de forma determinante en la distribución de especies vegetales en las laderas (Veblen y Ashton 1978, Hull y Scott 1982, Hunter y Parker 1993). Su frecuencia, sin embargo, es mayor en las zonas montañosas del trópico debido a que en estas también es mayor la incidencia de algunos de los fenómenos que los generan como los grandes eventos de precipitación o los terremotos (Garwood *et al.* 1979, Guariguata 1990, Myster 2001a). En los bosques tropicales de montaña los deslizamientos determinan la estructura general de las comunidades vegetales y contribuyen a la regeneración de determinados grupos (guilds) de especies (Dalling y Tanner 1995). Por otra parte, redistribuyen una importante proporción de la enorme cantidad de biomasa, materia orgánica y nutrientes que es acumulada durante el desarrollo de estos ecosistemas (Myster 2001a), por lo que tienen una gran influencia en los ciclos de carbono regionales e incluso globales (Stallard 1998, Restrepo *et al.* 2003).

Una perturbación persistente e intensa

Son necesarias décadas o incluso siglos para que la biomasa desarrollada en un deslizamiento alcance niveles similares a los existentes antes del mismo (Garwood *et al.* 1979, Shimokawa 1984, Whitmore 1984, Dalling 1994, Restrepo *et al.* 2003). Por tanto, los deslizamientos constituyen una perturbación muy persistente e intensa (White 1979) que altera enormemente los gradientes ambientales existentes en las laderas en las que tienen lugar (Turner y Dale 1991), generando otros nuevos mucho más extremos y complejos (Sousa 1984, Myster y Fernández 1995, Myster 2001a). Frente a otras perturbaciones, los deslizamientos poseen una enorme

heterogeneidad interna, si bien esta depende en buena medida de la extensión de los mismos (Lundgren 1978, Myster y Fernández 1995).

En primer lugar, existe una gran diferencia entre las zonas altas y las zonas bajas de los deslizamientos (Mark *et al.* 1964, Guariguata 1990, Dalling 1994, Walker *et al.* 1996). Los deslizamientos de ladera se originan por desprendimientos de materiales que forman repentinas avalanchas de roca. Estas arrastran el suelo y la vegetación de las zonas que atraviesan en su avance ladera abajo, transformándose progresivamente en flujos de derrubios y restos variados (Gryta y Bartolomew 1989, Kull y Magilligan 1994). Así, los deslizamientos eliminan la mayor parte de la biomasa, la materia orgánica y el suelo superficial de las zonas superiores, en las cuales quedan expuestos los horizontes inferiores del suelo y la roca madre (Sousa 1984, Guariguata 1990, Dalling 1994, Myster y Fernández 1995). Por el contrario, en las zonas inferiores el suelo forestal y/o agrícola original permanece intacto bajo una capa de sedimentos de espesor variable acarreada por el deslizamiento y en la que se incluyen partes rotas de plantas, semillas, materia orgánica y fragmentos de roca procedentes de las zonas altas (Flaccus 1959, Hupp 1983, Guariguata 1990, Walker *et al.* 1996). De esta forma, mientras que las zonas altas son improductivas e inestables, y poseen un marcado carácter erosivo, las zonas inferiores son productivas, estables, y generalmente sedimentarias (Walker *et al.* 1996). En la presente tesis se utilizarán los términos "zonas erosivas" y "zonas deposicionales" para referirse respectivamente a las zonas más inestables e infértiles, y a las zonas más estables y fértiles de los deslizamientos (Aplet y Vitousek 1994, Francescato *et al.* 2001).

Además de la diferenciación a gran escala entre las zonas altas y las inferiores, en muchos deslizamientos también pueden distinguirse gradientes del borde al centro en relación con algunos factores como los contenidos en nutrientes y en materia orgánica, o la disponibilidad de luz (Myster y Fernández 1995). Asimismo, en el interior de las zonas erosivas pueden existir "islas de fertilidad" consistentes en áreas de reducido tamaño en las que se ha conservado el suelo y/o la vegetación existentes antes del deslizamiento (Flaccus 1959, Garwood *et al.* 1979, Hull y Scott 1982, Myster y Fernández 1995, Walker *et al.* 1996, Francescato *et al.* 2001).

La sucesión ecológica en deslizamientos de ladera

La existencia de un amplio rango de hábitats dentro de los deslizamientos hace que la sucesión ecológica en los mismos tenga características especiales, en comparación con lo que ocurre en las áreas afectadas por otro tipo de perturbaciones (Miles y Swanson 1986, Dalling y Iremonger 1994, Myster y Fernández 1995). El proceso sucesional sigue modelos muy diferentes en las distintas zonas de los deslizamientos (Walker *et al.* 1996), y la existencia de condiciones específicas o "contingencias" (Pickett y Ostfeld 1995, Wu y Loucks 1995) relacionadas con las características del medio abiótico y la disponibilidad de propágulos (Hull y Scott 1982, Miles y Swanson 1986, Myster y Walker 1997), y con la incidencia de perturbaciones y eventos estocásticos (Lundgren 1978, Larsen y Torres-Sánchez 1995), es muy importante para el desarrollo de los mismos. Por este motivo, los deslizamientos han sido calificados como "sistemas dinámicos de parches" (Pickett y White 1985).

La sucesión ecológica en deslizamientos de ladera está muy influenciada por el tamaño, la forma, la orientación y la "composición" de los mismos (Hull y Scott 1982, Miles y Swanson 1986). La "composición" o heterogeneidad ambiental interna de los deslizamientos es especialmente importante (Myster y Fernández 1995) y tiene efectos significativos en la cobertura, la composición específica de la vegetación pionera (Miles y Swanson 1986), y la tasa de revegetación. Varios estudios han sugerido que la sucesión ecológica en deslizamientos de ladera estaba fuertemente dirigida por los gradientes ambientales existentes en los mismos (Langenheim 1956, Flaccus 1959, Zans 1959). Actualmente se considera que las trayectorias sucesionales varían de forma notable entre los distintos tipos de sustratos presentes en un deslizamiento en función de la estabilidad geomorfológica y la fertilidad (textura, estructura, contenido en agua y nutrientes disponibles para la vegetación) (Walker *et al.* 1996).

En las zonas deposicionales la erosión es inexistente y las concentraciones de nutrientes disponibles en el suelo son elevadas, lo que favorece el establecimiento de propágulos de procedencia externa (Walker y Neris 1993), así como la germinación y el crecimiento tanto de estos como de las semillas presentes en el suelo original (Walker y Neris 1993, Myster y Sarmiento 1998). Por otra parte, la presencia de fragmentos de plantas procedentes de las zonas altas del deslizamiento, hace que el rebrote de árboles y arbustos también sea importante (Miles y Swanson 1986, Guariguata 1990, Walker *et al.* 1996). Por todo ello, las zonas deposicionales suelen presentar una mayor riqueza específica y una mayor biomasa que las zonas erosivas (Nakamura 1984, Guariguata 1990), así como una mayor tasa de revegetación (Hull y Scott 1982, Walker *et al.* 1996). Por el contrario, las zonas erosivas resultan menos favorables para la germinación y el establecimiento de propágulos externos (Hupp 1983, Myster 1997, Myster y Sarmiento 1998) y en ellas tampoco es frecuente el desarrollo del banco de semillas o el rebrote a partir de restos vegetales (Guariguata 1990, Walker *et al.* 1996).

A pesar de que la existencia de distintas trayectorias de sucesión en un deslizamiento viene determinada principalmente por la diferenciación a gran escala entre zonas erosivas y deposicionales, también pueden existir zonas de transición entre estas dos (Walker *et al.* 1996) y diferencias a menor escala dentro de estas grandes unidades (Hupp 1983, Francescato *et al.* 2001). La existencia de pequeñas áreas favorables o "sitios seguros" (Harper 1977) en los que la disponibilidad de recursos es mayor y existe un legado biológico, es muy importante para la recuperación de la cubierta vegetal en áreas con sustratos hostiles o que estén lejos de las fuentes de propágulos (del Moral 1998, 1999, del Moral y Jones 2002). En éstas la germinación y el establecimiento de propágulos externos se ve favorecida por la amortiguación de los extremos ambientales, y la fertilidad del suelo incrementa más rápido (Urbanska 1997). En los deslizamientos de ladera estas áreas favorables suelen estar constituidas por terrenos de superficie variable que al estar ligeramente más elevados que las zonas adyacentes han conservado tanto el suelo como la vegetación original ("islas de vegetación") (Hartshorn 1980, Hupp 1983). También pueden situarse en concavidades de pequeñas dimensiones en las que se acumulan sedimentos denominadas "hoyas de acumulación de sedimentos" (Flaccus 1959), "micrositios" (Hull y Scott 1982, Hupp 1983, Nakamura 1984) o "microhábitats" (Guariguata 1990), en algu-

nas partes del fondo de los regueros presentes en las zonas erosivas (Lundgren 1978), o en los cepellones de tierra que se forman alrededor de las raíces de grandes árboles arrancados y las zonas sombreadas existentes bajo los troncos doblados o caídos (Guariguata 1990). La existencia de distintos tipos de áreas dependientes de las características del ambiente físico o la geomorfología ha sido considerada en múltiples estudios sobre sucesión ecológica en deslizamientos de ladera (Langenheim 1956, Flaccus 1959, Veblen y Ashton 1978, Miles y Swanson 1986, Beatty 1988, Guariguata 1990, Donoso *et al.* 1993, Francescato *et al.* 2001).

Al ser los deslizamientos de ladera perturbaciones intensas que eliminan el suelo fértil y la vegetación de grandes superficies, la disponibilidad de propágulos externos es crucial para la recuperación de la cubierta vegetal en los mismos (Melick y Ashton 1991). Esta depende del tamaño del deslizamiento (Walker y Neris 1993), pero sobretodo de la existencia de invasores potenciales en las proximidades del mismo, y por tanto, de la composición específica de la vegetación adyacente (Melick y Ashton 1991, Myster 1993, Walker y Neris 1993). Esta última determina también la posible invasión del deslizamiento por parte de especies capaces de desarrollar estrategias de reproducción asexual (estolones y rizomas) ("colonización desde el borde") (Francescato *et al.* 2001). La importancia de este fenómeno ha sido señalada en varios trabajos realizados en deslizamientos de zonas templadas (Hupp 1983, Miles y Swanson 1986, Francescato *et al.* 2001). En trabajos realizados en grupos o "poblaciones" de deslizamientos se ha tenido en cuenta, además de las características del sitio, la influencia de la vegetación adyacente en los patrones de sucesión (Hull y Scott 1982, Miles y Swanson 1986, Guariguata 1990, Myster y Walker 1997).

La incidencia de perturbaciones naturales a menor escala espacial y temporal, y los procesos de revegetación que se inician a partir de las mismas, son también muy importantes para la sucesión ecológica en deslizamientos. Así, las zonas erosivas de muchos deslizamientos permanecen dominadas por especies pioneras durante largo tiempo debido a alta frecuencia de los procesos erosivos (Hupp 1983, Miles y Swanson 1986, Walker y del Moral 2003) y a la ocurrencia de deslizamientos menores o "deslizamientos retrogresivos" (Varnes 1978, Lundgren 1978, Nakamura 1984). El efecto de las perturbaciones antrópicas en la sucesión ecológica de deslizamientos de ladera ha sido, sin embargo, escasamente citado (Lundgren 1978).

En relación con la procedencia de las especies que colonizan inicialmente los deslizamientos es importante señalar que aunque en ocasiones estas forman parte de la flora de las áreas adyacentes no perturbadas (Shimokawa 1984, Guariguata 1990, Francescato *et al.* 2001), en la mayor parte de los casos se trata de especies pioneras de amplia distribución geográfica (Myster 1993) y propias de las áreas degradadas del ámbito geográfico más general donde se localiza la perturbación (Lundgren 1978, Whitmore 1984, Garwood 1985, Dalling 1994). Asimismo, los deslizamientos proporcionan sitios para la germinación y el establecimiento de especies raras y/o exóticas (Hull y Scott 1982, Restrepo y Vitousek 2001). La mayoría de estas especies poseen una elevada producción de semillas y son capaces de resistir ante las perturbaciones (Scotton y Francescato 1999). Entre las especies leñosas predominan los árboles y

arbustos demandantes de luz (Shimokawa 1984) y con sistemas radiculares profundos (Mark 1964, Lundren 1978), mientras que entre las especies herbáceas son importantes aquellas que poseen mecanismos de expansión vegetativa como estolones y rizomas (Lundgren 1978, Francescato *et al.* 2001). Algunas de estas especies son capaces de ocupar una gran superficie en poco tiempo, formando rodales de gran densidad que aunque pueden inhibir la colonización de especies leñosas durante la sucesión temprana (Raich y Christensen 1989, Walker 1994), también contribuyen a la rápida estabilización de los sustratos (Hull y Scott 1982) y a la mejora de su productividad (Myster y Fernández 1993).

El bosque tropical seco, un ecosistema poco estudiado y muy amenazado

Normalmente se denomina "bosque tropical seco" a las formaciones vegetales presentes en áreas tropicales donde el volumen anual de precipitaciones es menor de 1600 mm y tienen lugar durante un período (estación de lluvias) menor a 7-8 meses (Walsh 1996). Según la clasificación de "zonas de vida" realizada por Holdridge (1967) los bosques tropicales secos se desarrollan en zonas en las que los valores medios anuales de la precipitación y la evapotranspiración potencial oscilan entre 1000 y 2000 mm, y entre 1 y 2 ml, respectivamente, y en las que la temperatura media anual es inferior a 24 °C. Los bosques tropicales secos suponen un 42% de los bosques tropicales (Murphy y Lugo 1986a) se desarrollan en amplias zonas de los continentes africano y asiático, algunas áreas de Sudamérica y la mayor parte de la costa del Pacífico de América Central (**Fig. 1a**). Aunque la distribución mundial de este tipo de ecosistemas esté condicionada principalmente por factores climáticos (valores de precipitación media anual menores que en otros ecosistemas tropicales y marcada estacionalidad), la existencia de determinadas condiciones edáficas y la incidencia de las perturbaciones humanas a escala de paisaje constituyen importantes factores a tener en cuenta para la presencia de este tipo de formaciones en muchos lugares del mundo (Bullock *et al.* 1995).

Los bosques tropicales secos tienen marcadas diferencias con otros tipos de bosques tropicales. En primer lugar, aunque suelen ser menos diversos que los bosques tropicales húmedos (Hatheway 1952, Dittus 1977, Ewel 1977), su riqueza de especies es muy variable, así, mientras los bosques tropicales secos de la India (Bandhu 1970, Singh y Singh 1991) y las Antillas (Murphy y Lugo 1986b, González 1994) son en general relativamente pobres, en América Central este tipo de formaciones llegan a albergar un elevado número de especies en áreas relativamente pequeñas (Arriaga y León 1989, Sabogal 1992, Gillespie *et al.* 2000, Trejo y Dirzo 2002). La biomasa aérea de los bosques tropicales secos es menor que la de otros tipos de bosques tropicales (Murphy y Lugo 1986a), pero estos desarrollan, sin embargo, una gran biomasa subterránea (Kummerov *et al.* 1990, Castellanos *et al.* 1991). En los bosques tropicales secos abundan los árboles y arbustos de pequeño tamaño, y la presencia de árboles grandes es ocasional, por lo que este tipo de formaciones no poseen estratificación muy marcada (Swaine *et al.* 1990, Sabogal 1992). Por otra parte, la arquitectura vegetal y las características funcionales de las especies que aparecen en el bosque tropical seco son diferentes a las de las especies propias del bosque tropical húmedo (Ewel 1977, Ewel 1980). El dosel de los bosques

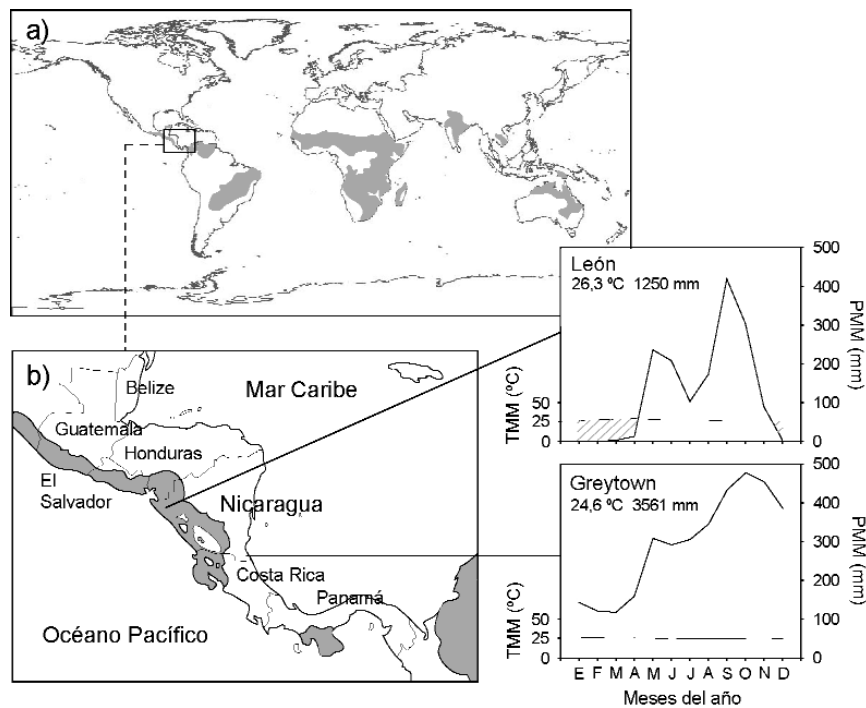


Figura 1. Áreas con clima Tropical Seco (coloreadas en gris) en el mundo (a) y en América Central (b). En este último gráfico se muestran los "climodiagramas" (Walter y Lieth 1960) de dos ciudades nicaragüenses: León, en la región del Pacífico, y "Greytown" en la costa del Caribe, con clima tropical seco y tropical húmedo respectivamente. En el primero se distingue la estación seca anual de Noviembre a Abril (señalada con rayas) en la cual las precipitaciones medias mensuales (línea gruesa) son extremadamente bajas en comparación con las temperaturas medias mensuales (línea fina). Abreviaturas: PMM = Precipitación media mensual, TMM = Temperatura media mensual.

tropicales secos suele estar dominado por especies deciduas de copa ancha (Osborne 2000), y en él son escasas las lianas y las epífitas (Archibold 1995). La existencia de estacionalidad en las precipitaciones provoca que en los bosques tropicales secos los ritmos fenológicos sean más acompasados que en los bosques húmedos, floreciendo la mayor parte de las especies al comienzo de la estación de lluvias (Frankie *et al.* 1974). Por otra parte, debido a la influencia que desde tiempos remotos han tenido los usos humanos en los bosques tropicales secos de muchas regiones del mundo, en ellos es frecuente la presencia y a veces la dominancia de especies con adaptaciones al pastoreo y al fuego tales como espinas o gruesas cortezas (Ewel 1980, Halpern 1989).

La estructura y la diversidad de los bosques tropicales secos son enormemente variables en relación con las condiciones edáficas y la incidencia de perturbaciones a distintas escalas (Lugo *et al.* 1978, Swaine *et al.* 1990, Coughenour y Ellis 1993). Las condiciones edáficas como la profundidad y la textura tienen una enorme influencia en la disponibilidad hídrica del suelo, por lo

que determinan la presencia relativa de especies deciduas y siempreverdes dentro de un mismo bosque (Hatheway 1952, Murphy y Lugo 1986b). Asimismo, al ser facultativo el carácter decíduo de muchas especies (Medina 1983), en muchos bosques tropicales secos es frecuente ver durante la estación seca, como algunas especies que generalmente pierden la hoja, mantienen la misma en zonas de ribera o en vaguadas donde el nivel freático está más cerca de la superficie y la disponibilidad hídrica es mayor (González 1994). Las condiciones edáficas son también las responsables de la coexistencia de bosques tropicales secos y bosques tropicales húmedos (Ewel 1977, Leigh 2004), o de bosques tropicales secos y sabanas (Archibold 1995) en áreas relativamente cercanas en las que la climatología es similar. Esto último es particularmente característico de la región del Pacífico de Nicaragua (Taylor 1963, Gillespie *et al.* 2000).

Algunos autores como Goldammer (1992) y Bullock *et al.* (1995) consideran que en el bosque tropical seco las perturbaciones juegan un papel mucho más importante que las condiciones edáficas y pueden llegar a ser, tras el clima, el factor más determinante para la riqueza, la biomasa y la composición de especies de estos ecosistemas. Perturbaciones humanas como la expansión de zonas agrícolas, la tala, los incendios o el pastoreo (González 1994) han sido las responsables de la enorme transformación que han sufrido durante los últimos siglos los bosques tropicales secos de las Antillas (Moreno-Fraginals 1976, Watts 1987, Roth 1999) y de la región del pacífico de América Central (Daubenmire 1972, Gerhardt y Hytteborn 1992, Gentry 1995, Gillespie *et al.* 2000). La incidencia de las perturbaciones humanas ha contribuido a la expansión del bosque tropical seco a expensas del bosque tropical húmedo en las zonas de contacto entre ambos tipos de formaciones (Ewel 1980). Asimismo, muchas de las áreas actualmente ocupadas por sabanas en África y América del Sur tienen el "potencial climático" suficiente como para que en ellas se desarrollen bosques tropicales secos, pero esto no ocurre debido al efecto de los incendios de origen antrópico (Bond *et al.* 2003, 2005). En la mayor parte de las regiones donde se encuentran, los bosques tropicales secos han evolucionado de tal manera bajo el efecto de las perturbaciones humanas, que cuando estas dejan de incidir, o cuando disminuye su frecuencia e intensidad, estos ecosistemas experimentan cambios muy sustanciales en su composición y estructura (Werneck y Franceschinelli 2004).

Por otra parte, los ecotonos entre los bosques tropicales secos y otros ecosistemas tropicales no suelen ser abruptos (Bullock *et al.* 1995). En determinadas regiones es muy frecuente la existencia de bosques de transición según cambian las condiciones climáticas y/o edáficas (Swaine *et al.* 1990), así como la incidencia de las perturbaciones humanas (Ewel 1980, Goldammer 1992). Estas formaciones incluyen especies propias tanto del bosque tropical seco como de otros ecosistemas, siendo menor en las primeras la presencia de las características estructurales y funcionales propias del bosque tropical seco (Goldammer 1992).

Una característica importante de los bosques tropicales secos es que han sido el ecosistema preferido para el establecimiento humano en regiones tropicales (Murphy y Lugo 1986a). Una elevada proporción de estos ecosistemas se sitúan en áreas como el subcontinente indio, la península de indochina, el nordeste brasileño, o la región del Pacífico de América Central (**Fig.**

1a) que han tenido una dilatada historia de ocupación humana y transformación del ambiente y que actualmente albergan grandes densidades de población (Bifani 1995). En la mayor parte de estas regiones, además, los niveles de pobreza son elevados, por lo que los bosques tropicales secos soportan una enorme presión de uso (actividades extractivas, pastoreo, fuego, tala) que los convierte en uno de los ecosistemas más amenazados del mundo (Janzen 1988). Es interesante señalar, sin embargo, que la creciente degradación, deforestación y fragmentación de otros ecosistemas tropicales, así como los cambios en las condiciones climáticas de los mismos, tendentes a un menor volumen anual y a una mayor estacionalidad de las precipitaciones, están provocando la "sabanización" y la expansión de especies asociadas a los bosques tropicales secos en amplias regiones del trópico (Mesquita *et al.* 2001, Miles *et al.* 2006).

Pese al estado de degradación y transformación en el que se encuentran, los bosques tropicales secos han recibido muy poca atención por parte de los científicos en comparación con otros ecosistemas tropicales (Janzen 1988, Gerhardt y Hytteborn 1992). En este tipo de ecosistemas son relativamente escasos los estudios sobre sucesión ecológica primaria o secundaria (Sánchez-Azofeifa *et al.* 2005), y entre estos, los que versan sobre la recuperación de la cubierta vegetal en deslizamientos de ladera (Lundgren 1978).

Objetivos

Objetivo general y justificación del estudio

El objetivo general de la presente tesis doctoral es estudiar el proceso de sucesión ecológica temprana en un deslizamiento de ladera de gran tamaño situado en un área intensamente humanizada del trópico seco (Volcán Casita, Nicaragua), y determinar el efecto de la heterogeneidad abiótica, el contexto paisajístico y la incidencia de perturbaciones y eventos estocásticos, en el mismo. La hipótesis de partida es que debido a sus características, el deslizamiento del Volcán Casita, va a presentar distintas zonas en función de la estabilidad y la productividad de los sustratos y el contexto paisajístico, y que en estas van a desarrollarse modelos (trayectorias, mecanismos y causas) de sucesión temprana enormemente distintos.

Se intentó alcanzar este objetivo mediante una aproximación basada en la dinámica de las comunidades y poblaciones, y se abordó tanto a escala general de ladera o vertiente (considerando el deslizamiento en su conjunto como un "parche" en el paisaje circundante), como a una escala más detallada, considerando la existencia de "parches" o zonas diferenciadas dentro del deslizamiento.

A pesar de que los deslizamientos juegan un importante papel en la estructuración de los ecosistemas tropicales de montaña, el estudio de la sucesión en los mismos ha recibido una atención mucho menor por parte de la comunidad científica que el estudio de la sucesión en áreas afectadas tras grandes incendios o huracanes, o que la dinámica de claros en bosques tropica-

les húmedos de zonas bajas (Walker *et al.* 1996). Por otra parte, el estudio de la sucesión resulta imprescindible para el diseño de medidas de restauración ecológica en deslizamientos, complementarias al desarrollo de programas específicos de prevención de riesgos naturales (Denniston 1995, Dai *et al.* 2002). Esto es especialmente importante en áreas montañosas densamente pobladas como las situadas en el interior de América Central, donde la vulnerabilidad de los asentamientos humanos ante este tipo de perturbaciones es elevada (Dai *et al.* 2002).

Aunque es conocido que la sucesión ecológica en deslizamientos de ladera es un proceso enormemente complejo que depende de las características del sitio, la disponibilidad de propágulos y el efecto de las perturbaciones y los eventos estocásticos (Myster y Fernández 1995, Walker *et al.* 1996, Myster y Walker 1997, Francescato *et al.* 2001), pocos estudios, especialmente los realizados en áreas tropicales (**Tabla 1**), han considerado estos factores de forma conjunta y teniendo en cuenta varias escalas espaciales de análisis. Asimismo, el efecto de estos en los patrones temporales observables en parcelas permanentes se ha analizado en escasas ocasiones (**Tabla 1**).

La diferenciación de distintas áreas dentro de los deslizamientos ha sido considerada en el planteamiento de varios estudios, pero en la mayor parte de los mismos tan sólo se han tenido en cuenta las características del ambiente físico (Langhenheim 1956, Flaccus 1959, Veblen y Ashton 1978, Miles y Swanson 1986, Beatty 1988, Guariguata 1990, Donoso *et al.* 1993, Francescato *et al.* 2001). Para ello, en algunos de estos trabajos se han definido zonas en función de la pendiente y la anchura, y de la existencia de micrositios favorables (Miles y Swanson 1986, Guariguata 1990, Francescato *et al.* 2001). La influencia de la vegetación adyacente ha centrado el interés de varios trabajos realizados sobre "poblaciones" de deslizamientos de pequeño tamaño (Hull y Scott 1982, Miles y Swanson 1986, Gecy y Wilson 1990, Guariguata 1990, Myster y Walker 1997), pero no se ha analizado la influencia de la misma en la diferenciación de distintas trayectorias dentro de un gran deslizamiento.

Por otra parte, la mayoría de los deslizamientos de áreas tropicales en los que se ha estudiado la sucesión ecológica están situados en zonas protegidas o reservas experimentales en las que la presencia y la intervención humana son mínimas (**Tabla 1**), por tanto, son pocos los estudios que han documentado el papel que las perturbaciones de origen antrópico pueden desempeñar en este proceso. Uno de estos es el realizado por Lundgren (1978) en el que se comparan las características de las comunidades vegetales presentes en varios deslizamientos de distintas edades, situados en una zona de Tanzania con clima tropical seco, densamente poblada y con una larga historia de intervención humana.

Por último, es necesario señalar la importancia de seguir realizando estudios en bosques tropicales secos. Es preciso insistir en que estos constituyen uno de los ecosistemas menos conocidos y más amenazados del mundo, y que debido a ello, así como a sus especiales características, la investigación se ha convertido en una herramienta imprescindible para definir modelos de conservación y gestión adecuados en los mismos (Sanchez-Azofeifa *et al.* 2005). En

Tabla 1. Estudios sobre sucesión ecológica en desizamientos de ladera en ecosistemas tropicales. Se indica la localización, los autores/as, el tipo de ecosistema (*sensu* Holdridge 1967), el tipo y el objetivo general del estudio. Se han considerado cuatro tipos de estudio, las "cronosecuencias" o "estudios de sustitución espacio-tiempo", las parcelas permanentes, los trabajos experimentales centrados sobre un aspecto concreto de la sucesión ecológica o la colonización, y los artículos generales de revisión o sobre el régimen desizamientos a escala regional.

Localización	Tipo de ecosistema	Estudios (Autor/as y año)	Tipo de estudio n.l., np. (sup)	Objetivo principal del estudio
Monteverde (Costa Rica)	BHSP	Myster 1993	Exp: 2, 36 (15)	Efecto de la heterogeneidad espacial en el banco y la lluvia de semillas.
Monteverde (Costa Rica) y Luquillo (Puerto Rico)	BHSP	Myster 1997	Exp: 7, 63 (15)	Variación en la depredación, la incidencia de enfermedades y la germinación en el banco de semillas.
Blue mountains (Jamaica)	BHSP	Dalling 1994	Cs: 7, 163 (1)	Variación en la estructura, la composición y las concentraciones foliares de nutrientes.
		Daling y Tanner 1995	Exp: 5	Factores que afectan al establecimiento de especies nativas transplantadas.
Ensenada del Guayabo (Panamá)	BTH	Garwood 1985	Exp: 1	Mortalidad y crecimiento o de especies pioneras.
Ensenada del Guayabo (Panamá)	BTH	Garwood <i>et al.</i> 1979	General	Régimen de desizamientos y dinámica de la vegetación.
Nueva Guinea	BHSP			
Crestas de Ninole (Hawaii)	BHSP	Restrepo y Vitousek 2001	Cs: 12, 12 (300)	Cambios en la diversidad y la composición de especies. Efecto de las plantas exóticas sobre el crecimiento y el reclutamiento de especies nativas.
		Restrepo <i>et al.</i> 2003	Exp: 12, 12 (300)	Cambios en la biomasa y las concentraciones foliares de nutrientes.
Luquillo (Puerto Rico)	BHSP	Guariguata 1990	Cs: 20, 20 (ts, 400*)	Efecto de los desizamientos sobre la cobertura vegetal y la distribución de biomasa.
		Walker y Neiris 1993	Exp: 2	Régimen de desizamientos y cambios en la vegetación y las propiedades físico-químicas del suelo.
		Myster y Fernández 1993	Exp: 2, 24 (10)	Variación en la lluvia y la viabilidad de semillas entre dos desizamientos.
		Walker 1994	Exp: 5, 20 (0,25)	Efecto de los gradientes ambientales en la colonización vegetal de dos desizamientos.
		Walker y Boneta 1995	Exp: 5, 20 (0,25)	Efecto de los helechos trepadores en la germinación y el establecimiento de especies leñosas.
		Walker <i>et al.</i> 1996	General	Efecto del fuego en el suelo y la vegetación de desizamientos dominados por helechos.
		Myster <i>et al.</i> 1997	Exp: 82	Revisión. Modelos conceptuales de sucesión ecológica.
Maquipucuna (Ecuador)	BHSP	Myster y Walker 1997	Pp: 16, 192 (10)	Vegetación pionera en desizamientos en función del contexto paisajístico.
		Myster & Sarmiento 1998	Exp: 2, 24 (1)	Patrones de cambio sucesional en riqueza y composición específica.
Valle del Mgeta (Tanzania)	BTS	Lundgren 1978	Cs: 12 (15)	Comparación entre las especies presentes en el banco de semillas y la vegetación.
América Central	Varios	Restrepo y Álvarez 2006	General	Patrones de cambio sucesional en la riqueza, la composición de especies y las propiedades físico-químicas del suelo.

Abreviaturas: BHSP = Bosque húmedo subtropical premontano, BTH = Bosque tropical húmedo, BTS = Bosque tropical seco, nl = número de lugares, np = número de parcelas, sup = superficie de las parcelas (m²), Cs = Cronosecuencia, Pp = Parcelas permanentes, Exp = Experimental, ts = toda la superficie de los desizamientos.

varios trabajos se ha señalado la necesidad de estudiar la sucesión en deslizamientos de grandes dimensiones (Francescato *et al.* 1999) y situados en áreas escasamente estudiadas y/o fuertemente humanizadas (Lundgren 1978, Guariguata 1990, Walker *et al.* 1996), como es el caso del Deslizamiento del Volcán Casita. El trabajo en ambientes humanizados y poco estudiados es también una de las prioridades de investigación en ecosistemas tropicales señaladas recientemente por la ATBC ("Association for Tropical Biology and Conservation" según sus siglas en inglés) (Bawa *et al.* 2004).

Objetivos específicos

Los objetivos específicos de esta tesis doctoral fueron:

1. Caracterizar la vegetación del deslizamiento y del bosque adyacente, estudiando los factores ambientales que controlan la distribución de las especies y la presencia de caracteres fisiológicos en ambos sitios.
2. Analizar los patrones temporales de cambio en riqueza, biomasa, composición específica y presencia de atributos morfo-funcionales durante la sucesión temprana, estudiando si estos varían entre las diferentes zonas del deslizamiento según la heterogeneidad abiótica y el contexto paisajístico, y determinando las principales causas del cambio.
3. Describir la dinámica poblacional de las principales especies pioneras durante la sucesión temprana en las diferentes zonas del deslizamiento y examinar la presencia de interacciones de distinto tipo entre las mismas.

Organización de la tesis doctoral

La presente memoria de tesis doctoral se estructura en nueve capítulos. A la "Introducción" (Capítulo 1), le sigue una descripción general de la metodología utilizada (Capítulo 2). Los capítulos del 3 al 7 muestran los resultados relativos a los objetivos específicos de la investigación. Cada uno de ellos está estructurado en formato de artículo científico y cuenta con sus correspondientes secciones de "Resumen", "Introducción", "Material y métodos", "Resultados" y "Discusión". Los capítulos 8 y 9 presentan la discusión y las conclusiones generales de la tesis. Por último, se incluye un listado de las especies registradas en el deslizamiento (Apéndice 1) y en el bosque adyacente (Apéndice 2), un glosario terminológico castellano-inglés (Apéndice 3), y un listado de los géneros y especies encontrados en el Volcán Casita y en otros deslizamientos tropicales (Apéndice 4). Los capítulos del 3 al 7 reproducen los contenidos de artículos admitidos, actualmente sometidos a procesos de revisión en revistas internacionales, o en preparación, por lo que se ha optado por mantener su redacción en inglés. Los capítulos generales (1, 2, 8 y 9) están escritos en castellano. Cada capítulo cuenta con su propia sección de referencias. A continuación se describe el contenido de los capítulos del 3 al 8.

En el **Capítulo 3** se realiza un estudio preliminar comparativo entre la vegetación pionera del deslizamiento y la vegetación presente en el bosque adyacente. Para ello se describen las comunidades vegetales y se analiza que factores determinan la distribución espacial de las especies y la abundancia de atributos morfo-funcionales en ambos sitios. También se comprueba si la similaridad composicional entre las comunidades del bosque y del deslizamiento es mayor en las zonas más estrechas del deslizamiento o en los lugares del mismo más cercanos al bosque.

Los **Capítulos 4 y 5** analizan el proceso de recuperación de la cubierta vegetal en el deslizamiento durante los cuatro primeros años después de la perturbación. El primero de ellos se centra en las especies presentes en el estrato leñoso. Para ello se estudian los patrones temporales de cambio sucesional en importantes características de las comunidades vegetales (riqueza, biomasa y composición específica), se determinan las principales causas o "fuerzas directoras abióticas", y se evalúa el efecto de la heterogeneidad ambiental en los mismos.

El **Capítulo 5** se centra en la dinámica de las especies presentes en el estrato herbáceo (entre las que se incluyen gramíneas, forbios, helechos y plántulas de especies leñosas). En él, además de los patrones temporales de cambio en riqueza, biomasa y composición específica, se estudian los relativos a la abundancia de atributos morfo-funcionales o estrategias de vida en las comunidades vegetales del deslizamiento.

En el **Capítulo 6** se estudia la dinámica poblacional de las principales especies pioneras del deslizamiento. Para ello se analizan los patrones espaciales de colonización de las mismas diferenciando entre individuos "vivos", germinados y muertos. Se comprueba si el patrón general cambia en función de las condiciones del sitio y si está determinado por el de las especies dominantes. También se analiza la existencia de interacciones intra- e inter-específicas en las distintas zonas del deslizamiento.

El **Capítulo 7** se centra en las interacciones entre los individuos de una población de *Trema micrantha* [(L.) Blume, Ulmaceae], la especie pionera más abundante en el deslizamiento. Para ello se analiza la existencia de doseles estratificados, así como el desarrollo de procesos de autoaclareo y de respuestas plásticas a la competencia por la luz, durante los dos últimos años del período de estudio.

En el **Capítulo 8** se realiza una discusión conjunta de los resultados obtenidos en los capítulos del 3 al 7, integrando todos ellos en un modelo general de sucesión. Tras esta discusión general se exponen una serie de consideraciones adicionales no comentadas en los distintos capítulos pero que complementan el contenido de los mismos y tienen una especial relevancia para el conjunto de la tesis.

Principales aportaciones

Los resultados de esta tesis contribuyen al conocimiento de los patrones temporales y las causas del cambio sucesional en deslizamientos de gran tamaño situados en áreas humanizadas con clima trópicamente seco y permiten profundizar en el entendimiento del efecto de la heterogeneidad ambiental y las perturbaciones en el proceso de sucesión. Asimismo, constituyen la base para la realización de futuras investigaciones sobre las principales causas y mecanismos del proceso de sucesión en este tipo de deslizamientos, y el papel que estos juegan en la estructuración de las comunidades vegetales de los bosques tropicales secos.

Características del área de estudio

En esta tesis se ha estudiado la sucesión ecológica temprana en un deslizamiento muy distinto a otros en los que se han realizado trabajos similares, especialmente en áreas tropicales. Debido a sus enormes dimensiones, el deslizamiento del Volcán Casita tiene una considerable heterogeneidad interna y está rodeado por diferentes tipos de ecosistemas. Por otra parte, se sitúa en un área fuertemente humanizada cuyos ecosistemas están enormemente amenazados y son muy poco conocidos.

Sucesión y heterogeneidad

A diferencia de otros estudios sobre la sucesión ecológica en deslizamientos de ladera, en la presente tesis se ha considerado la heterogeneidad ambiental ya en el propio planteamiento del trabajo. Esta se ha definido, además, teniendo en cuenta no sólo las características del ambiente físico interno (estabilidad y fertilidad de los sustratos), sino también el contexto ecológico externo de las diferentes zonas del deslizamiento, que determina la disponibilidad de propágulos y la incidencia de las perturbaciones.

El deslizamiento y el bosque adyacente

Según los resultados del estudio comparativo de la vegetación presente en el deslizamiento y en el bosque adyacente al mismo, realizado en el capítulo 3, la distribución espacial de la vegetación está influenciada por factores muy distintos en ambos sitios, y la influencia del bosque adyacente en la colonización del deslizamiento depende de la estabilidad y la productividad de los sustratos. Este trabajo posee una gran originalidad y es muy relevante para el conocimiento de la dinámica y la estructura de los bosques tropicales secos de la región del Pacífico de América Central.

Patrones y causas de sucesión

Los resultados de la presente tesis doctoral sugieren que, en deslizamientos de gran tamaño situados en áreas humanizadas del trópico seco, la heterogeneidad ambiental juega un papel

muy importante en el desarrollo de distintos modelos de sucesión temprana (Capítulos 4 y 5). Los patrones de sucesión en riqueza, biomasa, composición de especies y abundancia de atributos morfo-funcionales, varían enormemente según la estabilidad y la fertilidad de los sustratos, y el contexto ecológico externo de las distintas zonas del deslizamiento. El contenido en nutrientes y la incidencia de perturbaciones de origen antrópico constituyen las principales causas del cambio sucesional.

Patrones espaciales de colonización y "funciones de densidad"

Es importante señalar también que la presente tesis incluye uno de los primeros trabajos en los que se han analizado los patrones espaciales de colonización de las principales especies pioneras en una área recientemente abierta tras una perturbación a gran escala, así como la evolución de los mismos en el tiempo (Capítulo 6). Para ello se han empleado técnicas de análisis espacial conocidas como "funciones de densidad". Una de estas aporta resultados interesantes para analizar patrones espaciales en comunidades vegetales pioneras de carácter predominantemente arbustivo.

Competencia intra-específica en *Trema micrantha*

Aunque se han desarrollado bastantes estudios sobre las características que hacen de *Trema micrantha* una especie típicamente colonizadora de áreas degradadas situadas en zonas tropicales, los trabajos sobre las interacciones de esta especie con otras o entre los individuos de la misma son escasos. Los resultados del Capítulo 7 son muy relevantes al respecto.

Estos resultados corroboran los de otros trabajos en los que se ha destacado la importancia de la heterogeneidad ambiental en grandes deslizamientos de ladera (Francescato *et al.* 2001) y otras áreas perturbadas (Chapin III *et al.* 1994, Titus y del Moral 1998, del Moral 1999, Wiegleb y Felinks 2001, del Moral y Jones 2002). También apoyan las ideas de Lundgren (1978) acerca del papel del medio abiótico y las perturbaciones inducidas por los usos humanos en la colonización inicial de deslizamientos situados en zonas humanizadas del trópico seco, y las ideas de estudios recientes en los cuales se enfatiza la importancia de las interacciones entre los deslizamientos de ladera y otras perturbaciones (Restrepo y Álvarez 2006). Nuestro trabajo, sin embargo, considera todos estos aspectos de forma conjunta y a varias escalas de análisis, en relación con los postulados del nuevo paradigma sobre la sucesión ecológica (Pickett y Ostfeld 1995) y la teoría de la dinámica jerárquica de parches (Wu y Loucks 1995).

Referencias

- Aplet G.H. y Vitousek P.M. 1994. An age-altitude matrix analysis for hawaiian rain-forest succession. *Journal of Ecology*. 82: 134-47.
- Archibold O.W. 1995. *Ecology of world vegetation*. Chapman & Hall, Londres.
- Arriaga L. y León J.L. 1989. The mexican tropical deciduous forest of Baja California Sur: a floristic and structural approach. *Vegetatio*. 84: 45-52.

- Bandhu D. 1970. A study of the productive structure of northern tropical dry deciduous forests near Varanasi. I. Stand structure and non-photosynthetic biomass. *Tropical Ecology*. 11: 90-104.
- Barbour M.G., Burk J.H., Pitts W.D. *et al.* 1999. *Terrestrial Plant Ecology*. The Benjamin Cummings Publishing Company, Inc., Menlo Park, California.
- Bawa K., Kress W., Nadkarni N. *et al.* 2004. Beyond paradise - Meeting the challenges in tropical biology in the 21st century. *Biotropica*. 36 (4): 437-46.
- Beatty S.W. 1988. Mass movements effects on grassland vegetation and soils on Sta. Cruz Island, California. *Annals of the Association of American Geographers*. 78: 491-504.
- Belyea L.R. y Lancaster J. 1999. Assembly rules within a contingent ecology. *Oikos*. (86): 402-16.
- Bifani P. 1995. Globalization, spatial scales and decision making: implications for land use. En: Turner II B.L. y Gómez-Sal, A. (eds), *Global land use change: a perspective from the columbian encounter*. Publicaciones del Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid. pp: 79-108.
- Bond W.J., Midgley G.F. y Woodward F.I. 2003. What controls South African vegetation - climate or fire? *South African Journal of Botany*. 69 (1): 79-91.
- , Woodward F.I. y Midgley G.F. 2005. The global distribution of ecosystems in a world without fire. *New Phytologist*. 165 (2): 525-37.
- Brand T. y Parker V.T. 1995. Scale and general laws of vegetation dynamics. *Oikos*. 73: 373-80.
- Bullock J.M., Mooney H.A. y Medina E. 1995. *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, Cambridge (UK).
- Castellanos J., Maass M. y Kummerov J. 1991. Root biomass of a dry deciduous tropical forest in Mexico. *Plant and Soil*. 131: 225-28.
- Chapin III F.S.C., Walker L.R., Fastie C.L. *et al.* 1994. Mecanismos of primary sucesion following deglaciation at Glacier Bay, Alaska. *Ecological Monographs*. 64 (2): 149-75.
- Chesson P.L. y Case T.J. 1986. Overview: non-equilibrium community theories: chance, variability, history and coexistence. En: Diamond J. and Case T.J. (ed), *Community Ecology*, Harper & Row, Nueva York. pp. 229-39.
- Clements F.E. 1916. *Plant Succession: An Analysis of the Development of Vegetation*. Carnegie Institution of Washington. Washington DC.
- 1928. *Plant Succession and indicators*. N.H. Wilson, Nueva York.
- Connell J.H. y Slatyer R.O. 1977. Mechanisms of sucesion in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist*. 111: 1119-44.
- Coughenour M.B. y Ellis J.E. 1993. Landscape and climatic control of woody vegetation in a tropical dry ecosystem: Turkana District, Kenya. *Journal of Biogeography*. 20: 383-98.
- Crozier M.J. 1986. *Landslides: causes, consequences and environment*. Croom Helm, Londres.
- Dai F.C., Lee C.F. y Ngai Y.Y. 2002. Landslide risk assessment and management: an overview. *Engineering Geology*. 64 (1): 65-87.
- Dalling J.W. 1994. Vegetation colonization of landslides in the Blue Mountains, Jamaica. *Biotropica*. 26: 392-9.
- y Iremonger S. 1994. Preliminary estimate of landslide disturbance in the Blue Mountains, Jamaica. *Caribbean Journal of Science*. 30: 290-2.
- y Tanner V.J. 1995. An experimental study of regeneration on landslides in montane rainforest in Jamaica. *Journal of Ecology*. 83: 55-64.
- Daubenmire R. 1972. Phenology and other characteristics of tropical semi-deciduous forest in North-western Costa Rica. *Journal of Ecology*. 60: 147-70.
- DeAngelis D.L., Waterhouse J.C., Post W.M. *et al.* 1985. Ecological modelling and disturbance evaluation. *Ecological Modelling*. 29: 399-419.
- del Moral R. 1998. Early sucesion on Lahars spawned by Mount St Helens. *American Journal of Botany*. 85 (6): 820-8.

- 1999. Plant succession on pumice at Mount St. Helens, Washington. *American Midland Naturalist*. 141 (1): 101-14.
- y Jones C. 2002. Vegetation development on pumice at Mount St. Helens, USA. *Plant Ecology*. 162 (1): 9-22.
- Denniston D. 1995. High priorities: Conserving Mountain Ecosystems and Cultures. Worldwatch Institute, Washington DC.
- Diamond J.M. 1975. Assembly of species communities. En: Cody M.L. y Diamond J.M. (eds), *Ecology and evolution of communities*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge (MA), pp. 324-44.
- Dittus W.P.J. 1977. The ecology of a semi-evergreen forest community in Sri Lanka. *Biotropica*. 9: 268-286.
- Donoso C., Sandoval V., Grez R. *et al.* 1993. Dynamics of *Fitzroya cupressoides* forests in southern Chile. *Journal of Vegetation Science*. 4: 303-12.
- Drury W.H. y Nisbet I.C.T. 1973. Succession. *Journal of the Arnold Arboretum*. 54: 331-68.
- Egerton F.N. 1973. Changing concepts of the balance of nature. *Quarterly Review of Biology*. 48: 322-50.
- Egler F.E. 1954. Vegetation science concepts I. Initial floristic composition. A factor in old field vegetation development. *Vegetatio*. 4: 412-17.
- Ewel J.J. 1977. Differences between wet and dry successional tropical ecosystems. *Geo-Eco-Trop*. 1: 103-117.
- 1980. Tropical succession, manifold routes to maturity. *Biotropica*. 12: 2-7.
- Finegan B. 1984. Forest succession. *Nature*. 312 (8): 109-14.
- Flaccus E. 1959. Revegetation of landslides in the White Mountains of New Hampshire. *Ecology*. 40: 692-703.
- Francescato V., Scotton M., Zarin D.J. *et al.* 2001. Fifty years of natural revegetation on a landslide in Franconia Notch, New Hampshire, U.S.A. *Canadian Journal of Botany*. 79: 1477-85.
- Frankie G.W., Baker H.G. y Opler P.A. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology*. 62: 881-919.
- Garwood N.C. 1985. Earthquake-caused landslides in Panama: recovery of the vegetation. National Geographic Society Research reports, 21. National Geographic Society, Washington DC.
- , Janos D.P. y Brokaw N. 1979. Earthquake-caused landslides: a major disturbance to tropical forests. *Science*. 205: 997-9.
- Gecy J.L. y Wilson M.V. 1990. Initial Establishment of Riparian Vegetation after Disturbance by Debris Flows in Oregon. *American Midland Naturalist*. 123 (2): 282-91.
- Gentry A.H. 1995. Diversity and floristic composition of neotropical dry forests. En: Bullock S.H., Mooney H.A. and Medina E. (eds), *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, Cambridge. pp.146-194.
- Gerhardt K. y Hytteborn H. 1992. Natural dynamics and regeneration methods in tropical dry forests: An introduction. *Journal of Vegetation Science*. 3: 361-4.
- Gillespie T.W., Grijalva A. y Farris C.N. 2000. Diversity, composition and structure of tropical dry forests in Central America. *Plant Ecology*. 147: 37-47.
- Gleason H.A. 1917. The structure and development of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. 44: 463-81.
- 1926. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Club*. 53: 7-26.
- Glenn-Lewin D.C., Peet R.K. y Veblen T.T. 1992. *Plant succession: Theory and prediction*. Chapman & Hall, Londres.
- y Van der Maarel E. 1992. Patterns and processes of vegetation dynamics. En: Glenn-Lewin D.C., Peet R.K. and Veblen T.T. (eds), *Plant Succession: Theory and prediction*. Chapman & Hall, Londres. pp. 11-59.
- González O.J. 1994. Dynamics of tropical dry forests in St. Lucía, West Indies. Dissertation, University of Michigan.

- Grime J.P. 1974. Vegetation classification by reference to strategies. *Nature*. 250: 26-31.
- 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist*. 111: 1169-94.
- 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. John Wiley, Chichester.
- Guariguata M.R. 1990. Landslide disturbance and forest regeneration in the upper Luquillo Mountains of Puerto Rico. *Journal of Ecology*. 78: 814-32.
- Halpern C.B. 1989. Early successional patterns of forest species: interactions of life history traits and disturbance. *Ecology*. 70: 704-20.
- Harper J.L. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press, Nueva York.
- Hartshorn G.S. 1980. Neotropical forest dynamics. *Biotropica*. 12 (suppl.): 23-30.
- Hatheway W.H. 1952. Composition of certain native dry forests: Mokuleia, Oahu, T.H. *Ecological monographs*. 22: 153-68.
- Holdridge L.R. 1967. *Life Zone Ecology*. Universidad Nacional de Costa Rica, San José.
- Holling C.S. 1973. Resilience and stability of ecological systems. *Annual Review in Ecology and Systematics*. 4: 1-23.
- (1992): Cross-scale morphology, geometry and dynamics of ecosystems. *Ecological Monographs*. 62 (4): 447-502.
- Horn H.S. 1974. The ecology of secondary succession. *Annual Review in Ecology and Systematics*. 5: 25-37.
- 1975. Markovian properties of forest succession. En: Cody M.L. y Diamond J.M. (eds), *Ecology and evolution of communities*. Belknap, Cambridge (MA). pp. 196-211
- 1981. Some causes of variety of patterns of secondary succession. En: West D.C., Shugart H.H. y Botkin D.B. (eds), *Forest succession: concepts and application*. Springer-Verlag, Nueva York. pp. 24-35.
- Hull J.C. y Scott R.C. 1982. Plant succession on debris avalanches of Nelson County, Virginia. *Castanea*. 47: 158-176.
- Hunter J.C. y Parker V.T. 1993. The disturbance regime of an old-growth forest in coastal California. *Journal of Vegetation Science*. 4: 19-24.
- Hupp C.R. 1983. Seedling establishment on a landslide site. *Castanea*. 48: 89-98.
- Janzen D.H. 1988. Tropical dry forests, the most endangered major tropical ecosystem. En: Wilson E.O. (ed), *Biodiversity*. National Academy Press, Washington DC. pp. 130-7.
- Kolasa J. y Pickett S.T.A. 1989. Ecological systems and the concept of biological organization. *Proceedings of the Natural Academy of Sciences (USA)*. 86: 8837-41.
- Kull C.A. y Magilligan F.J. 1994. Controls over landslide distribution in the White Mountains. *New Hampshire Physical Geography* 15: 325-41.
- Kummerov J., Castellanos J., Maass M. *et al.* 1990. Production of fine roots and the seasonality of their growth in a Mexican deciduoud dry forest. *Vegetatio*. 90: 73-80.
- Langenheim J.H. 1956. Plant succession on subalpine earthflow in Colorado. *Ecology*. 37: 301-317.
- Larsen M.C. y Simon A. 1993. A rainfall intensity-duration threshold for landslides in a humid-tropical environment, Puerto Rico. *Geografiska Annaler*. 75 (a): 13-23.
- y Torres-Sánchez A.J. 1992. Landslides triggered by Hurricane Hugo in eastern Puerto Rico, September 1989. *Caribbean Journal of Science*. 28: 113-20.
- 1995. Geographic relations of landslide distribution and assesment of landslide hazards in the Blanco, Cibuco and Coamo basins, Puerto Rico. United States Geological Service (USGS), San Juan.
- Leigh E.G.J. 2004. How wet are the wet tropics? En: Losos E.C. y Leigh E.G. (eds), *Tropical forest diversity and dynamism. Findings from a large-scale plot network*. University of Chicago Press, Londres. pp. 43-55.
- Levin S.A. 1992. The Problem of Pattern and Scale in Ecology. *Ecology*. 73 (6): 1943-67.

-
- Lugo A.E., González-Liboy J.A., Cintron B. *et al.* 1978. Structure, productivity and transpiration of a subtropical dry forest in Puerto Rico. *Biotropica*. 10: 278-91.
- Lundgren L. 1978. Studies of soil and vegetation development on fresh landslide scars in the Mgeta Valley, Western Uluruga Mountains, Tanzania. *Geografiska Annaler* 60: 91-120.
- Margalef R. 1968. Perspectives in ecological theory. University of Chicago Press, Chicago.
- Mark A.F., Scott G.A.M., Sanderson F.R. *et al.* 1964. Forest succession on landslides above lake Thomson, fiordland. *New Zealand Journal of Botany*. March, 60-9.
- McCook L.J. 1994. Understanding ecological community succession. *Vegetatio*. 110: 115-47.
- McIntosh R.P. 1980. The relationship between succession and the recovery process in ecosystems. En: Cairns J. (ed), *The recovery process in damaged ecosystems*. Ann Arbor Science Publishers Inc., pp.11-62.
- 1999. The succession of succession, a lexical chronology. *Bulletin of the Ecological Society of America*. 80: 256-65.
- Medina E. 1983. Adaptations of tropical trees to moisture stress. En: Golley F.B. (ed), *Tropical rain forest ecosystems*. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam. pp. 225-37.
- Melick D.R. y Ashton D.H. 1991. The effects of natural disturbances on warm temperate rainforests in southeastern Australia. *Australian Journal of Botany*. 39: 1-3.
- Mesquita R.C.G., Ickes K., Ganade G. *et al.* 2001. Alternative successional pathways in the Amazon basin. *Journal of Ecology*. 89: 528-37.
- Miles D.W.R. y Swanson F.J. 1986. Vegetation composition on recent landslides in the Cascade mountains of western Oregon. *Canadian Journal of Forestry Research*. 16: 739-744.
- Miles L., Newton A.C., DeFries R.S. *et al.* 2006. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography*. 33 (3): 491-505.
- Moreno-Fraginals M. 1976. *The Sugarmill: The socioeconomic complex of sugar in Cuba 1760-1860*. Monthly Review Press, Nueva York.
- Murphy P.G. y Lugo A.E. 1986a. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 17: 67-8.
- 1986b. Structure and biomass of a subtropical dry forest in Puerto Rico. *Biotropica*. 18: 89-96.
- Myster R.W. 1993. Spatial heterogeneity of seed rain, seed pool, and vegetative cover on two Monteverde landslides, Costa Rica. *Brenesia*. 39-40: 137-45.
- 1997. Seed predation, disease and germination on landslides in neotropical lower montane wet forest. *Journal of Vegetation Science*. 8: 55-64.
- 2001a. Mechanisms of plant response to gradients and after disturbances. *The Botanical Review*. 64 (4): 441-52.
- 2001b. What is Ecosystem Structure? *Caribbean Journal of Science*. 37 (1-2): 132-4.
- y Fernández D.S. 1995. Spatial Gradients and Patch Structure on two Puerto Rican Landslides. *Biotropica*. 27 (2): 149-59.
- y Sarmiento F.O. 1998. Seed inputs to microsite patch recovery on two tropandean landslides in Ecuador. *Restoration Ecology*. 6 (1): 35-43.
- y Walker L.R. 1997. Plant sucesional pathways on Puerto Rican Landslides. *Journal of Tropical Ecology*. 13: 165-73.
- Nakamura T. 1984. Vegetational recovery of landslide scars in the upper reaches of the Oi River, Central Japan. *Journal of the Japanese Forestry Society*. 66 (8): 328-32.
- O'Neill R.V. 1995. Recent developments in ecological theory, hierarchy and scale. En: *Annual Conference in Survey Mapping of the American Society of Photography and Remote Sensing*, Charlotte, February 27-March-2.
- , DeAngelis D.L., Waide R.B. *et al.* 1986. *A hierarchical concept of ecosystems*. Princeton University Press, Princeton.

- , Gardner R.H., Milne B.T. *et al.* 1991. Heterogeneity and spatial hierarchies. En: Kolasa J. and Pickett S.T.A. (eds), *Ecological Heterogeneity*, Springer-Verlag, Nueva York. pp. 85-96.
- , Johnson A.R. y King A.W. 1989. A hierarchical framework for the analysis of scale. *Landscape Ecology*. 3: 193-205.
- Odum E.P. 1969. The strategy of ecosystem development. *Science*. 164: 262-70.
- Osborne P.L. 2000. *Tropical Ecosystems and Ecological Concepts*. Cambridge University Press, Nueva York.
- Peet R.K. y Christensen N.L. 1980. Succession: a population process. *Vegetatio*. 43: 131-40.
- Pickett S.T.A. 1976. Succession: An evolutionary interpretation. *The American Naturalist*. 110: 107-119.
- y Cadenasso M.L. 2006. Vegetation dynamics. En: Pickett S.T.A., Kolasa J. and Jones C.G. (eds), *Ecological understanding. The nature of theory and the theory of nature*. Academic Press Inc., San Diego, Second edition. pp. 172-98.
- , Collins B. y Armesto J.J. 1987a. A hierarchical consideration of causes and mechanisms of succession. *Vegetatio*. 69: 109-14.
- , Collins S.L. y Armesto J.J. 1987b. Models, mechanisms and pathways of succession. *The botanical Review*. 53 (3): 335-71.
- y McDonnell M.J. 1989. Changing perspectives in community dynamics: a theory of successional forces. *Trends in Ecology & Evolution*. 4: 241-5.
- y Ostfeld R.S. 1995. The shifting paradigm in Ecology. En: Knight R.L. and Bates S.F. (eds), *A new century for natural resources management*. Island Press, Washington DC. pp. 261-78.
- y White T.S. 1985. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, Nueva York.
- Pimm S.L. 1991. *The balance of nature?*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Pysek P., Prach K., Müllerová J. *et al.* 2001. Special feature: The role of vegetation succession in ecosystem restoration; Introduction. *Applied Vegetation Science*. 4: 3-4.
- Raich J.W. y Christensen N.L. 1989. Malaysian Dipterocarp forest: tree seedling and sapling species composition, and small-scale disturbance patterns. *National Geographic Research*. 5: 348-63.
- Rebele F. 1992. Colonization and early succession on anthropogenic soils. *Journal of Vegetation Science*. 3: 210-8.
- Restrepo C. y Álvarez N. 2006. Landslides and their contribution to land-cover in the mountains of Mexico and Central America. *Biotropica*. 38 (4): 446-57.
- , Vitousek P. y Neville P. 2003. Landslides significantly alter land cover and the distribution of biomass: an example from the Ninole riedges of Hawai'i. *Plant Ecology*. 166: 131-43.
- Roth L.C. 1999. Anthropogenic change in subtropical dry forest during a century of settlement in Jaiqui Picado, Santiago Province, Dominican Republic. *Journal of Biogeography*. 26 (4): 739-59.
- Sabogal C. 1992. Regeneration of tropical dry forests in Central America, with examples from Nicaragua. *Journal of Vegetation Science*. 3: 407-16.
- Samuels C.L. y Drake J.A. 1997. Divergent perspectives on community convergence. *Trends in Ecology & Evolution*. 12 (11): 427-32.
- Sanchez-Azofeifa G.A., Quesada M., Rodriguez J.P. *et al.* 2005. Research priorities for neotropical dry forests. *Biotropica*. 37 (4): 477-85.
- Scotton M. y Francescato V. 1999. Analisi di vegetazioni colonizzatrici di frane su flysch e morena calcarea del bellunese. *L'Italia Forestale e Montana*. Anno LIV (6): 324-49.
- Shimokawa E. 1984. Natural recovery process of vegetation on landslide scars and landslide periodicity in forest drainage basins. En: *Symposium on effects of Forest Landslide on Erosion and Soil Stability*, University of Hawaii, Honolulu.
- Simpson T.B. 2002. An open approach to ecosystem change: adopting a new paradigm for ecological restoration. *Oikos*. 20 (3): 190-4.

- Singh L. y Singh J.S. 1991. Species structure, dry matter dynamics and carbon flux of a dry tropical forest in India. *Annals of Botany*. 68: 263-73.
- Sousa W.P. 1984. The role of disturbance in natural communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 15: 353-91.
- Stallard R.F. 1998. Terrestrial sedimentation and the carbon cycle: Coupling weathering and erosion to carbon burial. *Global Bio-geochemical Cycles*. 12: 231-57.
- Stern M. 1995. Vegetative recovery on earthquake triggered landslide sites in the Ecuadorian Andes. En: Churchill H, H. Balslev, E. Forero *et al.* (eds), *Biodiversity and conservation of neotropical montane forests*, The Nueva York Botanical Garden (Bronx), Nueva York. pp. 207-20.
- Swaine M.D., Lieberman D. y Hall J.B. 1990. Structure and dynamics of a tropical dry forest in Ghana. *Vegetatio*. 88: 31-51.
- Terradas J. 2001. *Ecología de la Vegetación; de la ecofisiología de las plantas a la dinámica de comunidades y paisajes*. Ed. Omega, Barcelona.
- Titus J.H. y del Moral R. 1998. Seedling establishment in different microsites on Mount St. Helens, Washington, USA. *Plant Ecology*. 134: 13-26.
- Trejo I. y Dirzo R. 2002. Floristic diversity of Mexican seasonally dry tropical forests. *Biodiversity and Conservation*. 11: 2063-48.
- Turner M.G. y Dale V.H. 1991. Modelling landscape disturbance. En: Turner M.G. y Gardner R.H. (eds), *Quantitative methods in landscape ecology: The analysis and interpretation of landscape heterogeneity*, Springer-Verlag, Nueva York. pp. 323-51.
- , Romme W.H., Gardner R.H. *et al.* 1993. A revised concept of landscape equilibrium: disturbance and stability on scaled landscapes. *Landscape Ecology*. 8: 213-27.
- Underwood A.J. 1986. What is a community? En: Raup D.M. and Jablonski D. (eds), *Patterns and processes in the history of life*. Springer-Verlag, Berlín. pp. 351-61.
- Urbanska K.M. 1997. Safe-sites interface of plant population ecology and restoration ecology. En: Urbanska K.M., Webb N.R. y Edwards P.J. (eds), *Restoration Ecology and Sustainable Development*, Cambridge University Press, Cambridge (UK). pp. 81-110.
- Van Andel J., Bakker J.P. y Grootjans A.P. 1993. Mechanisms of vegetation succession: A review of concepts and perspectives. *Acta Botanica Neerlandica*. 42: 413-33.
- Van der Maarel E. 1996. Vegetation dynamics and dynamic vegetation science. *Acta Botanica Neerlandica*. 45 (4): 412-42.
- van Hulst R. 1979. On the dynamics of vegetation: Succession in model communities. *Vegetatio*. 39: 85-96.
- Varnes D.J. 1978. Slope movement, types and processes. En: *Landslides: Analysis and control*. Schuster R.L. y Krizek R.S. (eds). United States National Academy of Sciences, Transportation Research Board Special Report 176, Washington, DC. pp. 12-33.
- Veblen T.T. y Ashton D.H. 1978. Catastrophic influences on the vegetation of the Valdivian Andes. *Vegetatio*. 36: 149-67.
- , Kitzberger T. y Lara A. 1992. Disturbance and forest dynamics along a transect from Andean rain forest to Patagonian shrubland. *Journal of Vegetation Science*. 3: 507-20.
- Vitousek P.M. y Walker L.R. 1987. Colonization, succession and resource availability: Ecosystem-level interactions. En: Gray A.J., Crawley M.J. y Edwards P.J. (eds), *Colonization, succession and stability*, Blackwell Publishing, Oxford. pp. 207-22.
- Wali M.K. 1999. Ecological succession and the rehabilitation of disturbed terrestrial ecosystems. *Plant and soil*. 213: 195-220.
- Walker L.R. 1994. Effects of fern thickets on woodland development on landslides in Puerto Rico. *Journal of Vegetation Science*. 5: 525-32.
- y del Moral R. 2003. *Primary succession and Ecosystem Rehabilitation*. Cambridge University Press, Cambridge (UK).

- y Neris L.E. 1993. Posthurricane seed rain dynamics in Puerto Rico. *Biotropica*. 25: 408-18.
- , Zarin D.J., Fetcher N. *et al.* 1996. Ecosystem development and plant succession on landslides in the caribbean. *Biotropica*. 28 (4a): 566-76.
- Walsh R.P.D. 1996. Climate. En: Richards P.W. (ed), *The Tropical Rain Forest*, Cambridge University Press, Cambridge (UK). pp. 159-205.
- Walter, H. y Lieth, H. 1960. *Klimadiagram Welt- atlas*. Gustav Fischer Verlag, Jena.
- Watt A.S. 1947. Pattern and process in the plant community. *Journal of Ecology*. 35: 1-22.
- Watts D. 1987. *The West Indies: Patterns of development, culture and environmental change since 1492*. Cambridge University Press, Cambridge (UK).
- Werneck M.D. y Franceschinelli E.V. 2004. Dynamics of a dry forest fragment after the exclusion of human disturbance in southeastern Brazil. *Plant Ecology*. 174 (2): 337-46.
- White P.S. 1979. Pattern, process and natural disturbance in vegetation. *The Botanical Review*. 45: 229-99.
- y Jentsch A. 2001. The search for generality in studies of disturbance and ecosystem dynamics. *Progress in Botany*. 62: 399-449.
- Whitmore T.C. 1984. *Tropical Rain Forests of the Far East*. Clarendon Press, Oxford.
- Wiegleb G. y Felinks B. 2001. Predictability of early stages of primary succession in post-mining landscapes of Lower Lusatia, Germany. *Applied Vegetation Science*. 4: 5-18.
- Wiens J.A., Stenseth N.C., Van Horne B. *et al.* 1993. Ecological mechanisms and landscape ecology. *Oikos*. 66: 369-80.
- Wu J. y Levin S.A. 1994. A spatial path dynamic modeling approach to pattern and process in annual grassland. *Ecological monographs*. 64: 447-64.
- y Loucks O.L. 1995. From balance of nature to hierarchical patch dynamics: a paradigm shift in Ecology. *The Quarterly Review of Biology*. 70 (4): 439-66.
- Zans V.A. 1959. Judgement cliff landslide in the Yallahs valley. *Geonotes*. 2: 43-8.