

Capítulo 2

Métodos generales

Área de estudio

Los trabajos de la presente tesis doctoral se desarrollan en un deslizamiento de ladera de gran tamaño situado en la ladera sur del Volcán Casita (Nicaragua) (12,41 N; 85,57 O). Este deslizamiento fue provocado por la acción de las abundantes precipitaciones (500 mm en 24 h) que tuvieron lugar el 30 de Octubre de 1998, durante el paso del Huracán Mitch por América Central (Sheridan 1998, Kerle y van Wyk de Vries 2001, Kerle *et al.* 2003). La superficie de ruptura del deslizamiento se desarrolló debido a la existencia de escarpadas pendientes en las laderas superiores del Volcán, y a la litología heterogénea de las mismas, compuesta por estratos muy fracturados paralelos a la superficie topográfica y por una capa de arcillas smectíticas (Marquínez *et al.* 2002, Kerle *et al.* 2003, Opfergelt *et al.* 2006). La presencia de actividad hidrotermal también contribuyó al debilitamiento del edificio volcánico y a la formación posterior del deslizamiento (de Vries *et al.* 2000, Opfergelt *et al.* 2006). En el evento se movilizaron más de 2.000.000 m³ de derrubios y materiales altamente fracturados (Kerle 2002) que rápidamente alcanzaron una gran energía cinética, arrastrando la vegetación y los suelos, y formando una enorme colada de barro (lahar) que se expandió en las llanuras situadas en la base del volcán (Kerle y van Wyk de Vries 2001, Kerle *et al.* 2003). En esta zona el lahar devastó las dos poblaciones más grandes existentes en aquel momento, "Rolando Rodríguez" y "El Porvenir", causando la muerte de 2000 personas y desplazando otras 8000 (CEPAL 1999). La intensa deforestación de las zonas bajas de las laderas del volcán y de las llanuras en las que se situaban estas comunidades contribuyó a que el lahar se desplazara a gran velocidad (Kerle *et al.* 2003).

El deslizamiento del Volcán Casita, con una superficie de 11,21 km², fué el mayor de los deslizamientos ocasionados por el huracán Mitch en la cordillera de los Maribios (Marquínez *et al.* 2002, Menendez-Duarte *et al.* 2003). Este deslizamiento es mucho mayor, también, que otros estudiados en América Central y el Caribe, y posee una geomorfología enormemente compleja con dos zonas deposicionales y dos zonas erosivas (Kerle y van Wyk de Vries 2001). Una de las zonas deposicionales se sitúa sobre la llanura de la base del volcán en la que se expandió el lahar (**Fig. 1a**) y la otra en un rellano a media ladera formado a consecuencia de un movimiento en masa más antiguo (**Fig. 1b**). Las dos zonas erosivas se corresponden con la zona de cabecera (**Fig. 1c**) y el canal de transporte (**Fig. 1d**), y con las laderas del rellano a media ladera.

Por otra parte, las características ecológicas y socioeconómicas de la región en la que se encuentra el deslizamiento del Volcán Casita son muy diferentes a las de otras zonas de América Central y el Caribe donde se han estudiado deslizamientos de ladera.

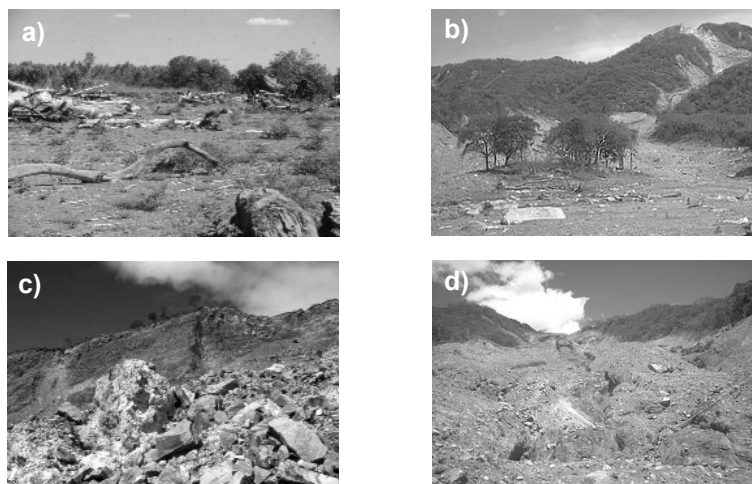


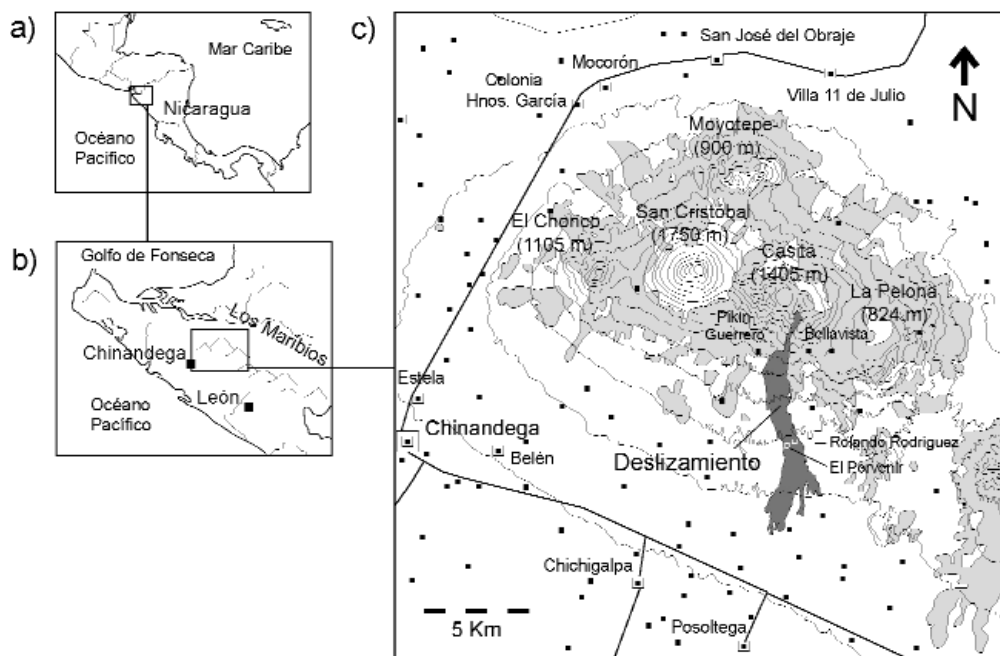
Figura 2. Algunas zonas diferenciadas en el deslizamiento del Volcán Casita en función de la geomorfología (1999): a) Zona deposicional inferior situada en las llanuras de la base del Volcán, b) Zona deposicional situada en un "rellano a media ladera", c) Zona erosiva situada en el área de cabecera, d) Zona erosiva situada en el canal de transporte. Fuentes: "a" y "c" el autor, "b" y "d", USGS.

Fisiografía

El Volcán Casita forma parte de la "Cordillera de los Maribios" (**Fig. 2**), una cadena de conos volcánicos formados durante el Cuaternario inferior (Pleistoceno) que discurre paralela a la costa del Pacífico, a unos 20-30 km al interior de esta, y que se compone de varios grupos o "complejos" de volcanes (Incer 1970). El Volcán Casita es uno de los cinco edificios volcánicos que conforman el "Complejo del San Cristóbal" [San Cristóbal (1.750 m.s.n.m.), Casita (1.405 m.s.n.m.), Chonco (1.105 m.s.n.m.), Moyotepe (900 m.s.n.m.) y Cerro la Pelona (824 m.s.n.m.)], y está formado por un cono truncado que se yergue sobre el borde occidental de una antigua caldera (Cerro la Pelona).

Geología e Hidrología

El Casita es un estratovolcán con una compleja estructura geológica. La base del mismo está formada por antiguas coladas de lava sobre las que se sitúa el edificio principal, formado por lavas escoriáceas de diferentes edades, intercaladas con piroclastos más recientes (Marquínez *et al.* 2002, Scott *et al.* 2005). Al pié de la ladera sur del volcán se extienden las "Planicies Nagrandanas" (Incer 1970). Estas se desarrollaron junto a la cordillera de los Maribios durante el Cuaternario superior (Holoceno), debido a la sedimentación aluvial y coluvial de materiales piroclásticos finos procedentes de los volcanes (Marín-Castillo 1988). En lo relativo a la hidrología es importante destacar que el Volcán Casita tiene gran importancia como zona de recarga para los acuíferos de la región (MARENA 2005). De hecho, era conocido como "Apas-tepetl"



Leyenda

—	Curvas de Nivel (equidistancia 100 msnm)	■	Núcleos de población
—	Vías de comunicación	■	Ciudad (> 10000 hab.)
■	Deslizamiento	■	Municipio (1000 - 10000 hab.)
■	Zonas con cobertura vegetal	■	Comunidad rural o campo de desplazados (< 1000 hab.)
		■	Comunidad desaparecida tras el deslizamiento

Figura 2. Área de estudio: a) Situación en América Central, b) Situación en el occidente de Nicaragua, c) Complejo volcánico del San Cristóbal. Se muestran los conos volcánicos que forman parte del complejo con su altitud correspondiente (m.s.n.m.), y la superficie forestal y la ubicación en la ladera sur del Volcán Casita del gran deslizamiento causado por el huracán Mitch el 30 de Octubre de 1998. Se señalan también los abundantes núcleos de población existentes en la zona y las comunidades desaparecidas bajo el deslizamiento.

(Cerro de aguas) durante la época prehispánica (Squier 1989, Romero-Arrechavala 2005), y los manantiales existentes en las laderas del mismo, especialmente en la zona denominada "Montaña el Uval", resultan vitales para el abastecimiento de un buen número de comunidades campesinas (MARENA 2005). Por otra parte, aunque el Volcán Casita se encuentra inactivo, es destacable la presencia en el mismo de fumarolas (pared norte del cráter y ladera suroriental), así como de infiltraciones hidrotermales (ladera sur) (van Wyk de Vries *et al.* 2000, Opfergelt *et al.* 2006).

Edafología

Según la clasificación de los suelos de la región del Pacífico de Nicaragua realizada por Marín Castillo (1988) siguiendo la "Soil Taxonomy" de la USDA (1975), la ladera sur del Volcán Casita presenta "Entisoles", "Inceptisoles" y "Vertisoles". Los "Entisoles" son suelos desarrollados recientemente a partir de cenizas gruesas (lapilli, piroclastos) o de rocas volcánicas (bombas) que no poseen horizontes genéticos. Estos tipo de suelos se encuentra en las partes altas del volcán, cerca del cráter (Marín-Castillo 1981, 1988). Los "Inceptisoles" son suelos formados a partir de cenizas volcánicas finas que poseen una secuencia de horizontes recientemente desarrollada. Los distintos subgrupos de este tipo de suelos predominan en las laderas medias e inferiores del volcán y en las llanuras existentes en la base del mismo (Marín-Castillo 1981, 1988). Los "Vertisoles" son suelos ricos en arcillas expansivas que no tienen horizontes genéticos debido a los procesos de expansión-contracción de las estructuras macroscópicas de las mismas (Porta *et al.* 1994). Su drenaje es imperfecto y en ellos se desarrollan profundas grietas durante la estación seca. Este tipo de suelos aparece en algunas zonas de las laderas inferiores y de las llanuras existentes en la base del volcán (Marín-Castillo 1981, 1988).

Clima

El clima de la región del Pacífico de Nicaragua puede calificarse como "Tropical Seco" o "Tropical de Sabana" (McKnight y Hess 2000, Kottek *et al.* 2006). Según los registros de la estación meteorológica de Chinandega (12° 38' N; 87° 08' W, 60 m.s.n.m.), la más cercana al deslizamiento, la temperatura media anual en la zona es de 26,3° y la precipitación media anual es de 1.250 mm (INETER 2005). La amplitud térmica anual (diferencia entre la temperatura media del mes más frío y la temperatura media del mes más cálido) es escasa (< 5°), como corresponde a un área de clima tropical, sin embargo, el régimen de precipitaciones muestra una marcada estacionalidad, diferenciándose claramente un periodo húmedo de Mayo a Octubre y un periodo seco de Noviembre a Abril que en la zona, son denominados respectivamente "invierno" y "verano" (INETER 2004). Las precipitaciones que se producen durante el periodo húmedo provienen en su mayor parte del océano Atlántico y se desarrollan a partir de las bajas presiones asociadas a la vaguada ecuatorial (Portig 1965). Salvo excepciones (como fue el caso del huracán Mitch), los huracanes o ciclones tropicales que se desarrollan en el océano atlántico, no suelen alcanzar la zona y cuando lo hacen, llegan muy debilitados (Dunn y Miller 1960). Entre Julio y Agosto existe un corto periodo de tiempo denominado "canícula" o "veranillo" en el que las precipitaciones disminuyen a consecuencia del desplazamiento de la "Zona de Convergencia Intertropical" hacia el norte (INETER 2004). En las áreas de mayor altitud de la cordillera de los Maribios (> 1000 m.s.n.m.) son menores la temperatura media anual, y la duración del periodo seco y del "veranillo", y es mayor la precipitación media anual (Salas-Estrada 1999).

Flora y fauna

Teniendo en cuenta las características del clima de la zona y según la clasificación bioclimática de Holdridge (Holdridge 1967, Holdridge *et al.* 1971), las partes inferiores y medias del Volcán Casita se sitúan en la zona de vida del "Bosque Tropical seco" y las partes superiores (> 1.000 m.s.n.m.) en la del "Bosque húmedo subtropical o premontano", que puede definirse como una formación de transición entre el primero y los "Bosques húmedos premontanos" habituales en las regiones ligeramente más altas y bastante más húmedas del interior de Nicaragua y de otros países de América Central (Walsh 1996). Ambas formaciones coinciden con las "Semi-evergreen seasonal forests", y con los "Bosques medianos y húmedos subcaducifolios de zonas cálidas y húmedas" y los "Bosques medianos o altos perennifolios de zonas muy frescas y húmedas" descritos en las zonificaciones de la vegetación de Nicaragua realizadas respectivamente por Taylor (1963) y Salas Estrada (1993). Según este último autor, los "Bosques medianos y húmedos subcaducifolios de zonas cálidas y húmedas" poseen un dosel abierto y están dominados por especies arbóreas y arbustivas de bajo porte como el Genízaro (*Pithecellobium saman*), el Guanacaste blanco (*Albizia caribea*), el Ojoche (*Brosimum allicastrum*), la Ceiba (*Ceiba pentandra*), el Pochote (*Bombacopsis quinatum*), el Guácimo de ternera (*Guazuma ulmifolia*), el Quebracho (*Lysiloma divaricatum*), el Jocote jobo (*Spondias mombin*), el Granadillo (*Platymiscium pinnatum*), la Mora (*Chlorophora tinctoria*), el Talchocote (*Simarouba glauca*), el Talalate (*Gyrocarpus americanus*), el Gavilán (*Albizia guachapale*), el Laurel (*Cordia alliodora*), el Jiñocuabo (*Bursera simarouba*) y el Zorrillo (*Alvaradoa amorphoides*) entre otros. Los "Bosques medianos o altos perennifolios de zonas muy frescas y húmedas" poseen un dosel más cerrado y en ellos aumenta el porte de las especies arbóreas, siendo mayor la abundancia de algunas de las especies anteriormente descritas como el Ojoche, el Pochote o el Gavilán, y apareciendo otras nuevas como el Tempisque (*Mastichodendron capiri*), el Majagua (*Heliocarpus appendiculatus*) el Cedro Real (*Cedrela odorata*) y el Guayabón de cerro (*Terminalia oblonga*). Asimismo, es mayor la presencia de especies arbustivas, bejucos y lianas. En la mayor parte de los volcanes de la cordillera de los Maribios no existe una frontera rigurosa entre estas dos formaciones, sino un cambio progresivo de la primera a la segunda en las cotas de altitud intermedias (600-1.000 m.s.n.m.).

A pesar de que los inventarios florísticos realizados en el complejo del San Cristóbal (Grijalva 1986, Laguna 1987) y en el volcán Casita (Aker 1990) apenas ofrecen datos acerca de la estructura de las comunidades vegetales en este último, si hacen referencia a la gran diversidad vegetal de las mismas, mencionando la existencia de especies propias de los bosques premontanos del interior de Nicaragua como el Ocote (*Pinus oocarpa*), el Zapotillo (*Pouteria sapota*), o las orquídeas epífitas *Encydia* spp. y *Oncidium carthaginense* entre otras (Grijalva 1986, Aker 1990). La riqueza del Volcán Casita también ha sido reconocida en los informes realizados por el "Ministerio de los Recursos Naturales y del Ambiente" (MARENA 2005).

La riqueza faunística del área de estudio se ha visto reducida drásticamente en las últimas décadas debido al furtivismo de los pobladores locales, que acostumbran a alimentarse de muchas

de las especies de la fauna local y han utilizado la venta de otras como fuente de ingresos (MARENA 2005). Entre los mamíferos se han extinguido especies emblemáticas como el tigre o jaguar (*Felis onca*), el tigrillo (*Felis pardalis*), el mono cara blanca (*Cebus capucinus*), el zahino (*Tayassu tajacu*) y el danto (*Tapirus bairdii*), y escasean el venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) y la guardatinaja (*Canilus paca*), aunque todavía hay una importante presencia de coyote (*Canis latrans*), zorro cola pelada (*Didelphis marsupialis*), guatuza (*Dasyprocta variegata*) y cusuco (*Dasyopus novemcinctus*). Destaca también la abundancia de reptiles como el garrobo (*Ctenosaura* sp.), la boa (*Boa annulata*), y las culebras falso coral (*Erythrolamprus aesculapii*) y mica (*Spilotes pullatus*) (Aker 1990). La riqueza de aves de pequeño tamaño (Columbiformes, Cuculiformes, Trogoniformes, Piciformes y Passeriformes) es elevada (P. Dávila, comunicación personal) y también la de insectos (J.M. Maes, comunicación personal).

Poblamiento humano y manejo de los recursos naturales

La región del Pacífico es la más densamente poblada de Nicaragua y la que aporta un mayor porcentaje al PIB nacional, en ella se sitúan las principales ciudades y vías de comunicación, así como las zonas de mayor importancia económica para el país (PNUD 2002). El área tiene una antigua historia de usos. A la llegada de los españoles, los indígenas de los grupos Chorotega, Maribio y Nahuatlán que habitaban la región ya habían desarrollado en la misma grandes asentamientos permanentes alrededor de los cuales se disponían pequeños campos de subsistencia (Fernández de Oviedo 1979). Durante las primeras etapas de la colonización, a los principales cultivos indígenas como el maíz, los frijoles, la yuca, el quequisque, el tabaco y el cacao, se sumaron el arroz, la caña de azúcar y el sorgo (Esqueva-Gómez 1993). Sin embargo, la estructura productiva no experimentó grandes cambios hasta que, en el s.XVII, se desarrollaron las grandes plantaciones coloniales dedicadas al abastecimiento de los mercados europeos (Romero-Arrechavala 2005). Estas se mencionan en los relatos del filibustero inglés William Dampier, que tomó y saqueó la ciudad de León en 1697 (Dampier 1927). Durante el siglo XIX y a comienzos del XX los departamentos de León y Chinandega eran conocidos por la excelente fertilidad de sus suelos y por sus cultivos de caña de azúcar, ajonjolí (sésamo), frutas y cítricos, que en su mayor parte eran producidos en grandes latifundios (Squier 1989, Esqueva-Gómez 1993).

A partir de los años cincuenta se produce en la zona un cambio sustancial en los usos del suelo debido al desarrollo del monocultivo industrial de algodón a gran escala, impulsado por la dictadura somocista (Romero-Arrechavala 2005). En los años 60 y 70 se incorporaron millones de nuevas hectáreas de cultivo y se generalizó el empleo de prácticas agrícolas agresivas como el abandono de las rotaciones agrarias y las prácticas de conservación de suelos, el empleo de intensas labores de mecanización, y el uso indiscriminado de fertilizantes químicos y plaguicidas (Mayorga 1989, Sáenz-Mejía 1999). En los años 80 el algodón dejó de cultivarse debido a su baja rentabilidad y el gobierno sandinista desarrolló ambiciosas políticas de redistribución de la tierra (Wheelock 1990), lo que nuevamente ocasionó una profunda reorganización del sistema agropecuario de la zona (Núñez-Soto 1993). En este momento surgieron las cooperativas

de productores (algunas de las cuales aún existen en la actualidad) y volvieron a implantarse varios de los cultivos presentes antes del periodo algodonerero (Sáenz-Mejía 1999).

En la actualidad, la mayor parte de la superficie agraria de los departamentos de León y Chinandega esta dedicada al cultivo en grandes fincas de productos de exportación como la caña de azúcar, el ajonjolí, el banano, la soja y el cacahuete. Los rendimientos agrícolas de estas son relativamente bajos debido a la pérdida de fertilidad ocasionada tras décadas de la expansión algodonerera (Sáenz-Mejía 1999).

La fuerte expansión de los cultivos de exportación en las "planicies nagrandanas" durante el pasado siglo ha provocado el desplazamiento de las fincas de pequeño tamaño destinadas al autoabastecimiento a las laderas inferiores y medias de los volcanes (PROTIERRA/MARENA 1997). La aptitud de estas zonas para la agricultura es bastante baja, lo que obliga a los pobladores locales a desarrollar prácticas agresivas para obtener rendimientos similares a los de la llanura (Núñez-Soto 1993). Estas prácticas acaban provocando una irremediable pérdida de la productividad agraria, lo que ocasiona el desbroce y la permanente puesta en cultivo de nuevas áreas (Sáenz-Mejía 1999). El desplazamiento de la población campesina y la actividad agraria a las laderas de los volcanes ha provocado también un aumento de la presión de uso de los recursos existentes en los sistemas forestales cercanos (especialmente la leña) (Corrales-Rodríguez 1983, PROTIERRA/MARENA 1997). Todo ello se traduce en una paulatina degradación y fragmentación de los ecosistemas locales, y en una elevada tasa de deforestación que se incrementa en función del crecimiento poblacional de la región (Toval 2003).

A pesar de esto último, los bosques del complejo volcánico San Cristóbal constituyen uno de los fragmentos forestales más grandes en la región del Pacífico (Harcourt y Sayer 1996). Estos se encuentran en un estado relativamente bueno de conservación en las partes superiores (> 600 m.s.n.m.) y medias (400-600 m.s.n.m.) de la ladera sur del Volcán Casita (**Fig. 3a**), aunque en algunas zonas han sido transformados en cafetales de sombra mediante un aclarado del dosel en el que se han seleccionado las especies más apropiadas para el cultivo de las matas de café en el sotobosque (**Fig. 3b**). En las partes inferiores (200-400 m.s.n.m.) aparecen pequeños fragmentos forestales muy degradados diseminados entre tierras dedicadas al cultivo de granos básicos (maíz, arroz y frijoles) y pequeños asentamientos humanos (**Fig. 3c y d**). En estos fragmentos es frecuente la extracción de leña y la expansión de los incendios que utilizan los campesinos para preparar las tierras antes de las siembras "primera" (mayo) y "postera" (agosto), y para la quema de rastrojos (diciembre). En las llanuras situadas al pie del volcán dominadas por grandes fincas dedicadas al cultivo de productos de exportación, los bosques son prácticamente inexistentes.

En lo relativo a la propiedad de la tierra, un 90% de la misma es privada y un 10% estatal. El 90% privado está formado principalmente por "Haciendas" y "Cooperativas" (PROTIERRA/MARENA 1997). Las "Haciendas" fueron creadas a consecuencia de la expansión agraria de los años 50 y 60, tienen una gran extensión, y se dedican al cultivo de produc-

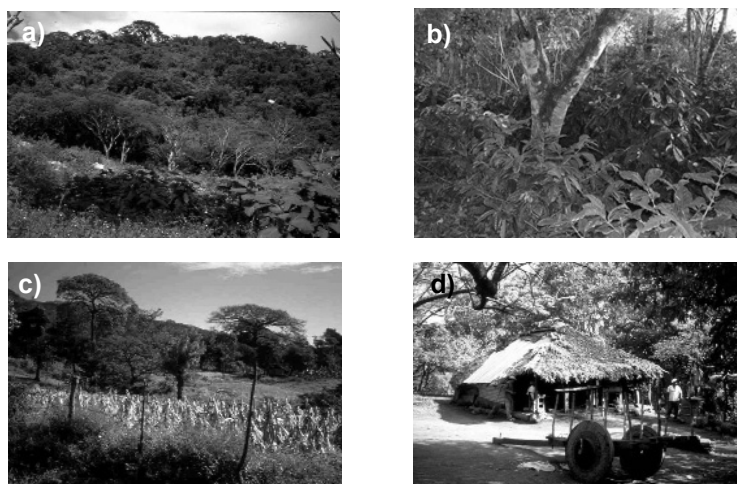


Figura 3. Contexto ecológico externo del Volcán Casita: a) Bosque tropical seco, b) Cafetal del sombra, c) Pequeñas fincas dedicadas al cultivo de granos básicos (milpas), d) Vivienda en la comunidad "Pikín Guerrero". Fuente: el autor.

tos de exportación. Las "Cooperativas" fueron creadas en los años ochenta durante la reforma agraria sandinista, tienen una extensión variable, y se dedican al cultivo de granos básicos, al de algún producto de exportación, y en ocasiones, a la ganadería. El 10% de terrenos con propiedad estatal incluyen tanto las partes altas del Volcán Casita, que forman parte de la "Reserva Natural San Cristóbal", perteneciente al SINAP (Sistema Nacional de Áreas Protegidas), y el área declarada de utilidad pública para establecer el "Monumento Histórico del Casita" (en memoria de las víctimas de la catástrofe) en el antiguo emplazamiento de la cooperativa "Rolando Rodríguez".

Los niveles de pobreza son elevados en el área de estudio. El IDH (Índice de Desarrollo Humano) de los municipios de Chichigalpa y Posoltega, en los que se encuentra el deslizamiento, es de 0,691 y de 0,552, respectivamente (PNUD 2002).

Muestreo de campo

Parcelas permanentes

Para estudiar los patrones de cambio en las características de las comunidades vegetales durante la sucesión temprana, y determinar su variación entre las diferentes zonas del deslizamiento, así como sus principales causas, se realizó un muestreo estratificado al azar en parcelas permanentes durante los cuatro primeros años tras la perturbación.

En 1999 se identificaron siete áreas en el deslizamiento (sectores D1, D2, T1, T2, E1, E2, E3) en función de la heterogeneidad abiótica (estabilidad geomorfológica y fertilidad de los sustratos) y

el contexto ecológico del mismo. La diferenciación de sectores "a priori" constituye el método más idóneo para estimar la influencia de las características del lugar muestreado en el desarrollo de diferentes trayectorias sucesionales (Pickett 1989) y se ha llevado a cabo en estudios sobre la recuperación de la cubierta vegetal en todo tipo de ambientes (Barbour *et al.* 1999, Terradas 2001). En el caso de los deslizamientos de ladera normalmente se han diferenciado distintas áreas en función de las características del ambiente físico interno o la geomorfología (Capítulo 1), sin embargo, en el presente estudio se optó por considerar también el contexto ecológico externo, que determina la disponibilidad de propágulos y la incidencia de perturbaciones (Rydgren *et al.* 1998, Smith y Olf 1998, Pickett *et al.* 2001, del Moral y Jones 2002) y muestra una alta variabilidad en las zonas adyacentes al deslizamiento.

Los sectores se definieron, en primer lugar, considerando tres zonas diferentes en función de la estabilidad y la fertilidad de los sustratos ["tipos de sectores": Deposicionales (D), Erosivos (E) y Transicionales (T)]. Estas coinciden ampliamente con las que se detallan en un estudio sobre las causas y las características del deslizamiento del Volcán Casita realizado al poco tiempo de producirse la perturbación (Kerle y van Wyk de Vries 2001) y según el cual, en el deslizamiento podían diferenciarse dos zonas erosivas y dos zonas deposicionales. Debido a las características de las partes superiores de la zona deposicional inferior (suaves pendientes y presencia de parches de suelo original de tamaño variado), se decidió considerar a estas como una "zona de transición" entre esta última y la zona erosiva a media ladera (Antonio Cendreras, comunicación personal).

Los sectores (D1, D2, T1, T2, E1, E2, E3) se definieron dentro de estas zonas en función del contexto ecológico externo, teniendo en cuenta los ecosistemas adyacentes al deslizamiento. Estos fueron descritos contrastando los trabajos existentes sobre la vegetación general de Nicaragua y los inventarios florísticos realizados anteriormente en el complejo volcánico Chonco-San Cristóbal-Casita (Grijalva 1986, Laguna 1987, Aker 1990), con los datos obtenidos en cuatro recorridos sistemáticos llevados a cabo en las áreas adyacentes al deslizamiento en 1999. En estos recorridos se realizaron observaciones sobre la vegetación cada 100 m de distancia, registrándose la altitud media sobre el nivel del mar en las mismas con un altímetro. Para caracterizar los ecosistemas adyacentes al deslizamiento también se utilizaron fotografías aéreas de la zona tomadas en 1999 y obtenidas en el "Instituto Nicaragüense de Estudios Territoriales" (INETER).

Una vez identificados los siete sectores se recogieron cuatro series de datos para documentar los cambios durante la sucesión temprana: 1999, 2000, 2001 y 2002 (Capítulos 4 y 5). En cada sector, en 1999, cuando el terreno estaba apenas en fase de consolidación y el proceso de colonización en sus inicios, se muestrearon mediante notas de campo detalladas las especies y las características de la vegetación. En cada sector, en 2000, se estableció al azar una parcela permanente de 10*10 m² de área (siete parcelas en total). En 2001 se establecieron tres más por sector (28 parcelas en total) que se mantuvieron en 2002. Se decidió que las parcelas tuvieran forma cuadrangular porque esta es especialmente apropiada para parcelas permanentes debi-

Tabla 1. Variables y factores ambientales relacionados con las características del medio físico y la incidencia de perturbaciones humanas medidos en las parcelas permanentes (2000, 2001 y 2002), en los pasillos de los transectos realizados en 2001, y en los cuadrantes de ambos. Se señala el tipo de variables y/o factores, la metodología utilizada y el año de medición.

	Tipo	Metodología (instrumento/s)	Años
Variables			
Nº de especies (parcela) ^{1,2,3,4}	Discreta	Conteo directo	00, 01, 02
Cobertura (especies) ^{1,2}	Continua	Proyección vertical (cintas métricas)	"
Atributos vegetales (especies) ^{1,2,3,4}	NM, P/A	OD, Conocimiento experto, Bibliografía	"
Altura (individuo) ^{1,2,3}	Continua	MD (metro, clinómetro)	"
Diámetro basal (individuo) ¹	"	" (calibrador)	"
Posición en la parcela (individuo) ¹	"	" (cintas métricas)	"
Factores ambientales			
Elevación ^{1,3}	Continua	MD (Altimetro)	00, 01
Pendiente ^{1,3}	"	" (Clinómetro)	00, 01, 02
Cobertura de suelo desnudo ³	"	" (Cintas métricas)	"
Cobertura de piedras ¹	"	" (*)	"
Diámetro medio de piedras ¹	"	" (Calibrador, cintas métricas)	"
Contenido en nutrientes (NO3, K, P) ¹	"	" (Kit portátil de análisis químico)	02
Textura ¹	"	L (Secado y tamizado, muestras 200 gr.)	02
Incidencia del fuego ¹	P/A	OD (Presencia de troncos quemados)	00, 01, 02
Incidencia de las talas ¹	P/A	OD (Presencia de tocones)	"
Abreviaturas: ¹ Medición en las parcelas permanentes, ² Medición en los cuadrantes de las parcelas permanentes (estrato herbáceo), ³ Medición en los pasillos, ⁴ Medición en los cuadrantes de los pasillos, NM = Nominal multiestado, P/A = Presencia/ Ausencia, OD = Observación directa, MD = Medición directa, * Ver Capítulo 5			

do a su robustez frente a progresivos incrementos en el tamaño de los individuos vegetales (Bonham 1989). Se decidió que el área de las parcelas fuera de 10*10 m² porque para realizar estudios de vegetación, la superficie de una parcela debe ser al menos dos veces mayor que la de la copa de la especie más grande existente en el área de estudio (*Trema micrantha* en este caso) (Greigh-Smith 1964). Los muestreos se realizaron al final de la estación de lluvias y al principio de la estación seca (Noviembre-Diciembre), el momento del año en el que la vegetación tiene un mayor grado de cobertura y las condiciones climatológicas resultan más apropiadas.

Durante los años 2000, 2001 y 2002, se muestreó en cada una de las parcelas permanentes y de forma separada para el estrato leñoso (Capítulo 4) y el estrato herbáceo (Capítulo 5). Se tomaron datos relativos a la riqueza, la biomasa, la composición específica y la abundancia de atributos morfo-funcionales en las comunidades, que se seleccionaron por ser características cuyo cambio es fácilmente observable durante la sucesión temprana (Capítulo 1) y que pueden estimarse a partir de datos cuya medición es sencilla (**Tabla 1**). De esta forma, en cada parcela se registró el número de especies, y se calculó la cobertura total de las mismas a partir de la proyección vertical de las copas (Daubenmire 1959). También se midió la altura de cada individuo arbustivo y arbóreo utilizando un clinómetro y una cinta métrica, y el diámetro basal (a 20 cm del suelo) de estos últimos utilizando un calibrador de precisión (Capítulo 7). Por último, se realizó un croquis de cada parcela estimando la posición (coordenadas x-y) de los individuos leñosos mediante el uso de cintas métricas (Capítulo 6). Para determinar la abundancia de atributos morfo-funcionales en cada una de las parcelas del deslizamiento, se anotaron la forma, el tamaño, el número de frutos, la longitud aproximada de las raíces y la presencia de nódulos de fijación de las especies presentes en las mismas, para lo que se recolectaron ejemplares de

zonas adyacentes a las parcelas. Estas características fueron contrastadas con el conocimiento de los pobladores locales y los botánicos de la UNAN-León, y con las descripciones presentes en la bibliografía sobre la vegetación de la zona (Capítulos 3 y 5).

Las notas de campo tomadas en cada uno de los sectores en 1999 sirvieron de base para definir "parcelas de referencia" relativas al primer año de la sucesión ecológica en el deslizamiento. Las estimaciones del número de especies, la cobertura y la altura media de las mismas, y la abundancia de atributos morfo-funcionales relativos a estas parcelas son valores medios calculados a partir de los datos recogidos para el sector correspondiente. Se han empleado procedimientos similares en otros estudios sobre sucesión ecológica en deslizamientos (Francescato *et al.* 2001).

En las parcelas también se tomaron datos sobre factores ambientales relacionados con las características del medio físico y la incidencia de perturbaciones humanas (**Tabla 1**, Capítulos 4 y 5), con el objetivo de descubrir las principales causas o fuerzas directoras alogénicas de la sucesión (Capítulo 1). Mientras que la pendiente de las parcelas y la cobertura y el diámetro medio de piedras se relacionan con la estabilidad geomorfológica, el contenido en nutrientes (concentraciones de NO_3 , K, P) y la textura (proporciones de Arena, Limo y Arcilla) se relacionan con la fertilidad o la productividad potencial de los sustratos. En 2000 y 2001 se midió la altitud con un altímetro. En 2000, 2001 y 2002 se midió la pendiente con un clinómetro, la cobertura de piedras con cintas métricas y el diámetro medio de estas con cintas métricas y con un calibrador de precisión, a partir de 50 muestras. Los contenidos en nutrientes y la textura de los suelos se calcularon respectivamente mediante un kit portátil de análisis químico (La Motte) y mediante el secado y tamizado de muestras de suelo de 200 gramos en 2002 (Capítulos 4 y 5). La incidencia de las perturbaciones humanas se estimó a partir de los restos de tala y quema, según la presencia de tallos quemados y tocones cada año de muestreo (Capítulos 4 y 5).

En cada una de las parcelas se ubicaron 4 cuadrados de muestreo de $1 \times 1 \text{ m}^2$ siguiendo la diagonal NE-SO de las mismas. En los cuadrados se estimaron datos relativos a las características de las comunidades herbáceas siguiendo una metodología similar a la empleada para las comunidades leñosas (**Tabla 1**, Capítulo 5).

Transectos

En 2001 se realizó un muestreo sistemático de la vegetación en el deslizamiento y en el bosque adyacente con el objetivo de caracterizar la vegetación, y estudiar los factores ambientales que controlan la distribución de las especies y la abundancia de atributos morfo-funcionales en ambos sitios. Se realizaron dos transectos paralelos a la línea de máxima pendiente en el deslizamiento y tres en el bosque. En estos se situaron respectivamente 47 y 52 parcelas de forma cuadrangular ("pasillos"). El muestreo en estas se describe de forma detallada en el Capítulo 3.

Análisis estadístico

Para diferenciar las comunidades vegetales muestreadas en los transectos realizados en el deslizamiento y en el bosque adyacente tres años después de la perturbación, se realizó un análisis de clasificación TWINSpan a partir de las matrices de presencia/ausencia de especies en ambos lugares (Capítulo 3). A pesar de que el análisis TWINSpan ha sido criticado por la laxitud y la aritmética poco precisa de los criterios de convergencia que emplea para realizar los grupos (Oksanen y Minchin 1997), así como por el carácter errático de sus resultados (van Groenewoud 1992), dicha técnica sigue siendo muy utilizada en ecología de comunidades (Barbour *et al.* 1999) y su aplicación ha mejorado considerablemente en la mayor parte de los paquetes estadísticos que la incluyen.

Una vez definidas las comunidades vegetales mediante los TWINSpan, se realizaron Análisis de Correlaciones Canónicas (CCA según sus siglas en inglés) (ter Braak 1987) con el objetivo de analizar los gradientes ambientales que determinan la distribución espacial de las especies y la presencia de determinados atributos morfo-funcionales en el deslizamiento y en el bosque adyacente (Capítulo 3). A diferencia de otras técnicas de ordenación métricas (CA, PCA, DCA, NMDS) en las que la relación entre los patrones de distribución de las especies y los factores ambientales debe estimarse indirectamente mediante correlaciones ("Análisis indirecto de gradientes") (Gilliam *et al.* 1993, Greer *et al.* 1997), los CCA estiman esta directamente, ("Análisis directo de gradientes") (Palmer 1993, Okland 1996).

Estos análisis se realizaron a partir de matrices de abundancia de especies y matrices de factores ambientales. Para las primeras se utilizaron los "valores de importancia" y la cobertura de las distintas especies para cada parcela en cada año de muestreo, en los estratos leñoso y herbáceo respectivamente (Capítulo 3). Los "valores de importancia" han sido muy utilizados con especies leñosas en estudios de sucesión ecológica, tanto en deslizamientos (Hull y Scott 1982) como en otras áreas (DeWalt *et al.* 2003, Howard y Lee 2003). En las matrices de factores ambientales sólo se incluyeron aquellos que poseían una baja comunalidad con el resto de factores y una elevada correlación con los ejes I y II de Análisis de Componentes Principales realizados de previamente (Luis M. Carrascal, comunicación personal). Los CCA se llevaron a cabo mediante un modelo de respuesta unimodal reescalado y en ellos se realizó un "test de Monte Carlo" con 499 permutaciones no-restringidas para asegurar la robustez del análisis frente a las permutaciones (Tausch *et al.* 1995). Según recomienda ter Braak (1987), tras la realización de los CCA se llevaron a cabo Análisis de Correspondencias libres de tendencia (DCA según sus siglas en inglés) (Hill y Gauch 1980) para los mismos datos. En ellos se comprobó que la longitud de los ejes de ordenación en el DCA era mayor de 3-4 unidades "unidades estándar" (ter Braak y Smilauer 1998) con el objetivo de verificar el carácter unimodal de las curvas de respuesta de las especies (Erjnaes 2000, Rydgren *et al.* 2003) y la presencia de factores importantes no tenidos en cuenta en el análisis (Young y Peacock 1992, Palmer 1993).

La prueba de Kruskal-Wallis se empleó para comprobar la existencia de diferencias significativas entre los sectores en función de los valores medios que presentaban en los mismos los factores ambientales relacionados con la estabilidad y la fertilidad de los sustratos, y la incidencia de perturbaciones humanas (Capítulo 4). Se optó por estos análisis porque la mayor parte de los factores no seguían una distribución normal y al ser no-paramétricos, tienen una gran robustez frente a las desviaciones de la normalidad (Carrasco 1995). También se llevaron a cabo test de la U de Mann-Whitney a modo de análisis "*post-hoc*" para comprobar la existencia de diferencias significativas entre los distintos pares de sectores.

En los capítulos 4 y 5 de la presente tesis se estudió el proceso sucesional en los estratos leñoso y herbáceo de las comunidades vegetales en función de los cambios en la riqueza de especies, la biomasa, la composición específica y la frecuencia de determinados atributos morfo-funcionales en las comunidades. La riqueza se estimó a partir del número de especies y la biomasa a partir del biovolumen total [Cobertura (m²) * altura media (m)] de los individuos de cada especie presentes en cada parcela, cada año de muestreo (Capítulos 4 y 5). El biovolumen es una aproximación indirecta a la biomasa que se utiliza cuando la medida directa de esta es destructiva y no podemos recurrir a ecuaciones alométricas debido a la escasez de datos que las posibiliten (Bonham 1989). El uso del biovolumen constituye una medida especialmente fiable de la biomasa en comunidades vegetales de bajo porte como las que se desarrollan durante la sucesión temprana (Elias y Dias 2004). Los valores de composición específica se obtuvieron a partir de las coordenadas de cada parcela en cada año de muestreo, en el espacio de ordenación definido por los ejes I y II de los DCA realizados a partir de las matrices de "valores de importancia" (estrato leñoso, Capítulo 4) y cobertura (estrato herbáceo, Capítulo 5). La abundancia de atributos morfo-funcionales se estimó en las matrices de cobertura calculando la abundancia de especies que presentaban un determinado atributo (Capítulo 5).

Las trayectorias de cambio en las características de las comunidades analizadas se consideraron como vectores con una dirección y una longitud (Bakker *et al.* 1996, Bakker *et al.* 2002) (Capítulos 4 y 5). La "dirección" de las trayectorias es expresada por los valores de las características estudiadas durante el periodo de estudio. Para estudiar esta misma, con la riqueza, la biomasa y la frecuencia de atributos morfo-funcionales se emplearon representaciones frente al tiempo (Rydgren *et al.* 1998) y con la composición específica se emplearon DCA (Avis y Lubke 1996). Se eligió esta metodología porque, frente a las técnicas no-métricas de análisis indirecto de gradientes como el "Análisis no-métrico multidimensional" (NMDS según sus siglas en inglés), las técnicas métricas como los DCA resultan más adecuadas para reconocer grupos de parcelas o especies en el plano de ordenación (Kenkel y Orlóci 1986). Asimismo, los DCA son bastante robustos frente a la presencia de casos atípicos (James y McCulloch 1990) y tienen un menor riesgo de producir ordenaciones distorsionadas que otras técnicas métricas (Kent y Ballard 1988). La "longitud" de las trayectorias representa la velocidad o "tasa de cambio" y puede calcularse para un periodo de estudio completo (tasa total) o para cada uno de los periodos interanuales que forman el mismo (tasas de incidencia) (Prach 1993). Aunque se utilizan con todo tipo de variables (Bonikamm 1981, Foster y Tilman 2000), en la presente tesis solo se estimaron para la riqueza y la composición de especies (Capítulos 4 y 5).

Para analizar la existencia de diferencias significativas en los valores de riqueza, biomasa, composición específica y abundancia de atributos morfo-funcionales, entre los diferentes sectores del deslizamiento y entre los diferentes años de muestreo, se emplearon Análisis de la Varianza (ANOVAs) de dos vías (Capítulos 4 y 5). Antes de la realización de los análisis se comprobó que las variables cumplieran los supuestos de Normalidad, Linealidad, Independencia y Multicolinealidad, mediante la realización del test de Shapiro-Wilk, la búsqueda de patrones curvilíneos en las matrices de cada variable (Luis M. Carrascal, comunicación personal), y la realización de "Análisis de Covariación" y "Análisis de Componentes Principales", respectivamente (Hair *et al.* 1999). Una vez llevados a cabo los ANOVA, se verificó la normalidad en los residuos y la igualdad de las matrices de Varianzas-Covarianzas, y se realizó el "Test de Scheffé" de comparaciones múltiples para comprobar "*post hoc*" la existencia de diferencias significativas entre pares de sectores y de años (Day y Quinn 1989, Hair *et al.* 1999, Zar 1999).

Para determinar las principales causas del cambio sucesional en cada tipo de sector se realizaron Correlaciones de Spearman entre los valores de las características de la comunidad y los factores ambientales (Capítulos 4 y 5).

El análisis de los cambios en el patrón espacial durante el periodo de estudio se llevó a cabo mediante "Funciones de densidad" (Capítulo 6). Estas constituyen una metodología para el análisis estadístico de datos espaciales basada en la comprobación de hipótesis relativas al patrón espacial de una (Análisis univariado) o dos (Análisis bivariado) series de puntos dispuestas sobre un plano, atendiendo únicamente a las coordenadas x-y de estos (Liebhold y Gurevitch 2002). Las funciones de densidad tienen en cuenta tanto el número o la intensidad de puntos (propiedad de primer orden), como las distancias existentes entre estos (propiedad de segundo orden) (Wiegand y Moloney 2004). Aunque el cálculo de las funciones de densidad varía según la expresión matemática de las mismas, estas se representan empíricamente como una curva que relaciona el número medio de puntos "j" existentes en la vecindad de un punto "i", a un determinado rango de distancias "t" del mismo (Diggle 2003). La significación de las funciones empíricas se calcula comparando estas con funciones teóricas ("envueltas") (Dale 1999, Diggle 2003). Estas se generan a partir de la realización de un número de simulaciones de Monte Carlo del proceso estocástico subyacente a un determinado "modelo nulo" de distribución de los puntos (Wiegand y Moloney 2004).

Dos problemas habituales para el análisis de un patrón de puntos con funciones de densidad son la "heterogeneidad" (los puntos no están normalmente distribuidos, con la misma media y con la misma varianza, en el plano de análisis) (Diggle 2003), y el "efecto borde", que viene determinado por la existencia de un menor número de puntos vecinos cerca de los bordes del plano de análisis que en el centro de este (Haase 1995). Para una aplicación exitosa de las funciones de densidad es importante elegir un modelo nulo apropiado y funciones robustas frente a estos dos problemas (Wiegand y Moloney 2004).

En la presente tesis se realizaron transformaciones de las variables para que estas cumplieran los supuestos de los distintos análisis realizados (Sokal y Rohlf 1995). La "transformación logarítmica" se aplicó preferentemente a variables continuas, y las transformaciones "angular" y "Box-Cox" se aplicaron a variables porcentuales. En los test con múltiples estimas de probabilidad (P) se corrigió el nivel crítico de significación " α " mediante el "Método secuencial de Rice" (Rice 1989).

Referencias

- Aker C. 1990. Lista de las especies vegetales encontradas en el Volcán Casita (Chinandega). Departamento de Biología, Universidad Nacional Autónoma de Nicaragua-León (UNAN-León), León.
- Avis A.M. y Lubke R.A. 1996. Dynamics and succession of coastal dune vegetation in the Eastern Cape, South Africa. *Landscape and Urban Planning*. 34: 237-53.
- Bakker J.P., Marrs R.H. y Pakeman R.J. 2002. Long-term vegetation dynamics: successional patterns and processes: Introduction. *Applied Vegetation Science*. 5: 1-6.
- , Olf H., Willems J.H. *et al.* (1996): Why do we need permanent plots in the study of long-term vegetation dynamics?. *Journal of Vegetation Science*. 7: 149-56.
- Barbour M.G., Burk J.H., Pitts W.D. *et al.* 1999. *Terrestrial Plant Ecology*. The Benjamin Cummings Publishing Company Inc., Menlo Park.
- Bonham C.D. 1989. *Measurement for terrestrial vegetation*. Wiley-Interscience, Nueva York.
- Bonikamm R. 1981. Rates of change in vegetation during secondary succession. *Vegetatio*. 47: 213-20.
- Carrasco J.L. 1995. *El método estadístico en la investigación médica*. Editorial Ciencia 3, Madrid.
- CEPAL 1999. Nicaragua, evaluación de los daños ocasionados por el huracán Mitch (1998): Implicaciones para el desarrollo económico y social y el medio ambiente. Naciones Unidas. Comisión Económica para América Latina y el Caribe (CEPAL.), México DF.
- Corrales-Rodríguez D. 1983. Impacto ecológico sobre los recursos naturales renovables de Centroamérica. Instituto Nicaragüense de los Recursos Naturales y del Ambiente (IRENA), Managua.
- Dale M.R.T. 1999. *Spatial pattern analysis in plant ecology*. Cambridge University Press, Cambridge (UK).
- Dampier W. 1927. *A new voyage around the world (1697)*. <http://gutemberg.net.au/ebooks05/0500461h.html/>.
- Daubenmire R.F. 1959. A canopy-coverage method of vegetational analysis. *Northwest Science*. 33: 43-66.
- Day R.W. y Quinn G.P. 1989. Comparisons of treatments after an analysis of variance in ecology. *Ecological Monographs*. 59: 463-73.
- del Moral R. y Jones C. 2002. Vegetation development on pumice at Mount St. Helens, USA. *Plant Ecology*. 162 (1): 9-22.
- DeWalt S.J., Maliakal S.K. y Denslow J.S. 2003. Changes in vegetation structure and composition along a tropical forest chronosequence: implications for wildlife. *Forest Ecology and Management*. 182: 139-51.
- Diggle P.J. 2003. *Statistical analysis of spatial point patterns*. Arnold, Londres.
- Dunn G.E. y Miller B.I. 1960. *Atlantic hurricanes*. Louisiana State University Press, Baton Rouge.
- Elias R.B. y Dias E. 2004. Primary succession on lava domes on Terceira (Azores). *Journal of Vegetation Science*. 15 (3): 331-8.
- Erjnaes R. 2000. Can we trust gradients extracted by Detrended Correspondence Analysis? *Journal of Vegetation Science*. 11: 565-72.
- Esgueva-Gómez A. (1993): *Documentos de la Historia de Nicaragua 1523-1857*. Universidad Centroamericana (UCA), Managua.
- Fernández de Oviedo G. 1979. *Historia general y natural de las Indias (1527)*. Centro de Estudios de Historia de

- México. Condumex, México DF.
- Foster B.L. y Tilman D. 2000. Dynamic and static views of succession: Testing the descriptive power of the chronosequence approach. *Plant Ecology*. 146: 1-10.
- 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.
- Gilliam F.S., Yurish B.M. y Goodwin L.M. 1993. Community composition of an old growth longleaf pine forest: relationship to soil texture. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. 120 (3): 287-94.
- Greer G.K., Lloyd R.M. y McCarthy B.C. 1997. Factors influencing the distribution of pteridophytes in a southeastern Ohio hardwood forest. *Journal of the Torrey Botanical Society*. 124 (1): 11-21.
- Greigh-Smith P. 1964. *Quantitative plant ecology*. Butterworths, Londres.
- Grijalva A. 1986. Estudio de la vegetación del Volcán San Cristóbal. Instituto Nicaragüense de los Recursos Naturales y del Ambiente (IRENA), Managua.
- Haase P. 1995. Spatial pattern-analysis in ecology based on Ripley K-function: Introduction and methods of edge correction. *Journal of Vegetation Science*. 6 (4): 575-82.
- Hair J.F., Anderson R.E. y Tatham R.L. 1999. *Análisis Multivariante*, 5ª ed. Prentice Hall Iberia, Madrid.
- Harcourt C.S. y Sayer J.A. 1996. Nicaragua. En: Sayer J.A., Harcourt C.S., and Collins N.M. (eds), *The conservation atlas of tropical forests: The Americas*. Simon & Schuster Publishers, Washington DC. pp. 206-11.
- Hill M.O. y Gauch H.G. 1980. Detrended Correspondence Analysis: an improved ordination technique. *Vegetatio*. 42: 47-58.
- Holdridge L.R. 1967. *Life Zone Ecology*. Universidad Nacional de Costa Rica, San José.
- , Grenke W.C., Hatheway W.H. *et al.* 1971. *Forest environments in tropical life zones: a pilot study*. Pergamon, Nueva York.
- Howard L.F. y Lee T.D. 2003. Temporal patterns of vascular plant diversity in southeastern New Hampshire forests. *Forest Ecology and Management*. 185: 5-20.
- Hull J.C. y Scott R.C. 1982. Plant succession on debris avalanches of Nelson County, Virginia. *Castanea*. 47: 158-76.
- Incer J. 1970. *Nueva Geografía de Nicaragua*. Universidad Centroamericana (UCA), Managua.
- INETER 2004. *Atlas climático de Nicaragua*. Instituto Nicaragüense de Estudios Territoriales (INETER), Managua.
- 2005. *Resumen meteorológico 1966-2004*. Instituto Nicaragüense de Estudios Territoriales (INETER), Managua.
- James F.C. y McCulloch C.E. 1990. Multivariate Analysis in Ecology and Systematics: Panacea or Pandora's box?. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 21: 129-66.
- Kenkel N.C. y Orlóci L. 1986. Applying metric and nonmetric multidimensional scaling to ecological studies: Some new results. *Ecology*. 67 (4): 919-28.
- Kent M. y Ballard J. 1988. Trends and problems in the application of classification and ordination methods in plant ecology. *Vegetatio*. 78: 109-24.
- Kerle N. 2002. Volume estimation of the 1998 flank collapse at Casita volcano, Nicaragua: A comparison of photogrammetric and conventional techniques. *Earth Surface Processes and Landforms*. 27 (7): 759-72.
- , van Wyk de Vries B. y Oppenheimer C. 2003. New insight into the factors leading to the 1998 flank collapse and lahar disaster at Casita volcano, Nicaragua. *Bulletin of Volcanology*. 65 (5): 331-45.
- y van Wyk de Vries B. (2001): The 1998 debris avalanche at Casita Volcano, Nicaragua; investigation of structural deformation as the cause of slope instability using remote sensing. *Journal of Volcanology and Geothermal Research*. 105 (1-2): 49-63.
- Kottek M., Grieser J., Beck C. *et al.* 2006. World map of the Köppen-Geiger climate classification updated. *Meteorologische Zeitschrift*. 15 (3): 259-63.
- La Motte C. *Combination Soil Kit (Model STH-14)*. (21620).

- Laguna A. 1987. Complejo Volcánico San Cristóbal: Estudio de Vegetación. Instituto Nicaragüense de los Recursos Naturales y del Ambiente (IRENA), Managua.
- Liebold A.M. y Gurevitch J. 2002. Integrating the statistical analysis of spatial data in ecology. *Ecography*. 25: 553-7.
- MARENA 2005. Evaluación y Redefinición del Sistema de Áreas Protegidas de las Regiones Pacífico y Centro-Norte de Nicaragua: Complejo San Cristóbal-Casita (Informe final). Ministerio de los Recursos Naturales y del Ambiente (MARENA), Managua.
- Marín-Castillo E. 1981. Suelos del Pacífico de Nicaragua. Instituto Nicaragüense de los Recursos Naturales y del Ambiente (IRENA), Managua.
- (1988): Proyecto de Ordenamiento del Sistema Productivo: Región II. Ministerio de Desarrollo Agropecuario y Reforma Agraria (MIDINRA), Managua.
- Marquinez J., Dévoli G. y Menéndez-Duarte R. 2002. Deslave del Volcán Casita (Nicaragua). En: Ayala-Carcedo F.J. and Olcina J. (eds), Riesgos naturales. Ariel Ciencia, Barcelona. pp. 307-12.
- Mayorga F.J. 1989. The nicaraguan economic experience (1950-1984): development and exhaustion of an agroindustrial model. Yale University, New Haven.
- McKnight T.L. y Hess D. 2000. Climate zones and types: Tropical Savanna Climate (Aw). En: McKnight, T. y Hess, D. (eds), *Physical Geography: A landscape appreciation*, Prentice & Hall, Upper Saddle River. pp. 208-211.
- Menendez-Duarte R., Marquinez J. y Dévoli G. 2003. Slope instability in Nicaragua triggered by Hurricane Mitch: distribution of shallow mass movements. *Environmental Geology*. 44 (3): 290-300.
- Michin P.R. 1987. An evaluation of the relative robustness of techniques for ecological ordination. *Vegetatio*. 69: 89-107.
- Myster R.W. y Pickett S.T.A. 1994. A Comparison of Rate of Succession over 18 Yr in 10 Contrasting Old Fields. *Ecology*. 75 (2): 387-92.
- Núñez-Soto O. 1993. Desarrollo sostenible y economía campesina. Centro para la Investigación, la Promoción y el Desarrollo Rural y Social (CIPRES), Managua.
- Okland R.H. 1996. Are ordination and constrained ordination alternative or complementary strategies in general ecological studies?. *Journal of Vegetation Science*. 7: 289-92.
- Oksanen J. y Minchin P.R. 1997. Instability of ordination results under changes in input data order: explanations and remedies. *Journal of Vegetation Science*. 8: 447-54.
- Opfergelt S., Delmelle P., Boivin P. *et al.* 2006. The 1998 debris avalanche at Casita volcano, Nicaragua: Investigation of the role of hydrothermal smectite in promoting slope instability. *Geophysical Research Letters*. 33 (15). doi: 10.1029/2006GL026661. issn: 0094-8276.
- Palmer M.W. 1993. Putting things in an even better order: the advantages of canonical correspondence analysis. *Ecology*. 74: 2215-30.
- Pickett S.T.A. 1989. Space-for-time substitution as an alternative to long-term studies. En: Likens GE (ed) *Long term studies in ecology*. Springer-Verlag, Nueva York. pp. 110-35.
- , Cadenasso M.L. y Bartha S. 2001. Implications from the Buell-Small Succession Study for vegetation restoration. *Applied Vegetation Science*. 4: 41-52.
- PNUD 2002. Informe de desarrollo humano en Nicaragua. Programa de las Naciones Unidas para el Desarrollo (PNUD), Managua.
- Porta J., López-Acevedo M. y Roquero C. 1994. Edafología para la agricultura y el medio ambiente. Mundi-Prensa, Madrid.
- Portig W.H. 1965. Central American rainfall. *Geographical Review*. 55: 68-90.
- Prach K. 1993. On the rate of succession. *Oikos*. 66: 343-6.
- PROTIERRA/MARENA 1997. Propuesta de Ordenamiento Ambiental para León y Chinandega: Informe Técnico. Ministerio de los Recursos Naturales y del Ambiente (MARENA), Managua.
- Rice W.R. 1989. Analyzing tables of statistical tests. *Evolutionary Ecology*. 43: 223-5.

- Romero-Arrechavala J. 2005. Tierra ardiente: El Occidente de Nicaragua a través de su historia. Universidad Nacional Autónoma de Nicaragua-Managua (UNAN-Managua), Managua.
- Rydgren K., Hestmark G. y Okland R.H. 1998. Revegetation following experimental disturbance in a boreal old-growth *Picea abies* forest. *Journal of Vegetation Science*. 9 (6): 763-76.
- , Okland R.H. y Okland T. 2003. Species response curves along environmental gradients. A case study from SE Norwegian swamp forests. *Journal of Vegetation Science*. 14 (6): 869-80.
- Sáenz-Mejía L. 1999. Usos de la tierra y producción. En: Salas-Estrada J.B. (ed), Biodiversidad en Nicaragua, un estudio de país. Ministerio de los Recursos Naturales y del Ambiente (MARENA)-Ministerio Agropecuario y Forestal (MAGFOR), Managua. pp. 89-144.
- Salas-Estrada J.B. 1993. Árboles de Nicaragua. Instituto Nicaragüense de los Recursos Naturales y del Ambiente (IRENA), Managua.
- 1999. Biodiversidad en Nicaragua, un estudio de país. Ministerio de los Recursos Naturales y del Ambiente (MARENA)-Ministerio Agropecuario y Forestal (MAGFOR), Managua.
- Scott K.M., Vallance J.W., Kerle N. *et al.* 2005. Catastrophic precipitation-triggered lahar at Casita volcano, Nicaragua: occurrence, bulking and transformation. *Earth Surface Processes and Landforms*. 30 (1): 59-79.
- Sheridan M.F. 1998. Report on the October 30, 1998 avalanche and breakout flow of Casita Volcano, Nicaragua, triggered by hurricane Mitch. United States Geological Service (USGS), Washington DC.
- Smith R. y Olf H. 1998. Woody species colonisation in relation to habitat productivity. *Plant Ecology*. 139 (2): 203-9.
- Sokal R.R. y Rohlf F.J. 1995. *Biometry*. W.H. Freeman, Nueva York.
- Squier E.G. 1989. Nicaragua, sus gentes y paisajes. Nueva Nicaragua, Managua.
- Tausch R.J., Charlet D.A., Weixelman D.A. *et al.* 1995. Patterns of ordination and classification instability resulting from changes in input data order. *Journal of Vegetation Science*. 6: 897-902.
- Taylor B.W. 1963. An Outline of the Vegetation of Nicaragua. *Journal of Ecology*. 51 (1): 27-54.
- ter Braak C.J.F. 1987. The analysis of vegetation-environment relationships by Canonical Correspondence Analysis. *Vegetatio*. 69: 69-77.
- y Smilauer P. 1998. CANOCO reference manual and user's guide to Canoco for Windows: software for canonical community ordination (version 4). Microcomputer Power, Ithaca (NY).
- Terradas J. 2001. Ecología de la Vegetación; de la ecofisiología de las plantas a la dinámica de comunidades y paisajes. Omega, Barcelona.
- Toval A.H. 2003. Hacia una silvicultura sostenible en el trópico seco: el caso de la Finca Piedra Rala, Nicaragua. Ecosistemas. 2 ((URL: <http://www.aeet.org/ecosistemas/032/informe2.htm>):
- USDA 1975. Soil Taxonomy. A Basic System of Soil Classification for Making and Interpreting Soil Surveys. Agricultural Handbook nº 436. Soil Conservation Service. CRC Press, Washington DC.
- van Groenewoud H. 1992. The robustness of Correspondence, Detrended Correspondence and TWINSpan analysis. *Journal of Vegetation Science*. 3: 239-42.
- van Wyk de Vries B., Kerle N. y Petley D. 2000. Sector collapse forming at Casita volcano, Nicaragua. *Geology*. 28 (2): 167-70.
- Walsh R.P.D. 1996. Climate. En: Richards P.W. (ed), *The Tropical Rain Forest*. Cambridge University Press, Cambridge (UK). pp. 159-205.
- Wheelock J. 1990. La reforma agraria sandinista. Vanguardia, Managua.
- Wiegand T. y Moloney A. 2004. Rings, circles and null-models for point pattern analysis in ecology. *Oikos*. 104: 209-29.
- Young T.P. y Peacock M.M. 1992. Giant senecios and alpine vegetation of mount Kenya. *Journal of Ecology*. 80: 141-8.
- Zar J.H. 1999. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall, Upper Saddle River