

Capítulo 8

Síntesis, discusión general y consideraciones adicionales

El siguiente capítulo se sintetizan los principales resultados de los capítulos anteriores y se discuten algunas ideas que surgen de la consideración de todos ellos. También se comentan aspectos relativos al papel de los deslizamientos en el bosque tropical seco centroamericano y a las posibles tendencias de sucesión a largo plazo en el deslizamiento del Volcán Casita. Por último, se hacen algunas recomendaciones para la realización de futuras investigaciones y el diseño de medidas de restauración en la zona.

Cambios generales en las comunidades

Biomasa

La biomasa del estrato leñoso ha crecido en todos los sectores del deslizamiento durante el periodo de estudio (Capítulo 4). La biomasa del estrato herbáceo, sin embargo, sólo ha crecido en los sectores erosivos, disminuyendo en los deposicionales (Capítulo 5). Durante la sucesión temprana en deslizamientos de ladera, la existencia de diferentes patrones de cambio en la biomasa del estrato herbáceo suele venir determinada por existencia de un dosel arbóreo más o menos denso que impide el desarrollo de las especies herbáceas pioneras demandantes de luz (Lawrence R. Walker, comunicación personal). En la **Fig. 1** se muestran, para los distintos tipos de sectores en cada uno de los años del periodo de estudio, las proporciones que representan los biovolúmenes totales de los estratos leñoso y herbáceo frente al biovolumen total de las comunidades. El biovolumen total del estrato leñoso ha aumentado respecto al del estrato herbáceo en los sectores deposicionales, lo que responde al rápido desarrollo del dosel arbóreo (Capítulo 4), pero también ha aumentado en los sectores erosivos E2 y E3, donde no se ha desarrollado dosel arbóreo alguno. Dicho aumento, en estos sectores, es, sin embargo, relativo, pues en ellos el estrato herbáceo se compone principalmente de plántulas de leñosas pioneras (especialmente *Wigandia urens*) y herbáceas de pequeño tamaño cuyo biovolumen representa una proporción muy baja respecto al biovolumen total. En los sectores transicionales T1 y T2, y en el sector erosivo E1, donde no se desarrolló un dosel arbóreo continuo en el estrato leñoso, y el estrato herbáceo está compuesto por forbios y gramínoideas capaces de desarrollar grandes biovolúmenes en poco tiempo (Capítulo 5), la biomasa leñosa representa una proporción mucho menor respecto a la biomasa herbácea.

Riqueza

La riqueza del estrato leñoso sufrió una disminución significativa en la mayoría de los sectores durante el período 1999-2000 y en algunos de ellos durante el período 2001-02 (Capítulo 4). La riqueza del estrato herbáceo disminuyó también significativamente en la mayor parte de los sectores durante todo el periodo de estudio (Capítulo 5). En la discusión del capítulo 5 se sugiere

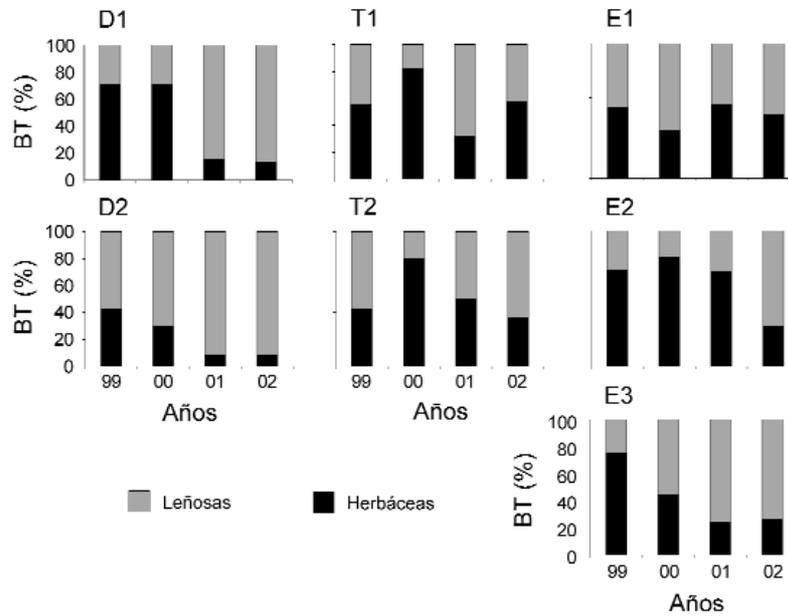


Figura 1. Proporciones de los biovolúmenes totales del estrato herbáceo y el estrato leñoso respecto al biovolumen total de las comunidades vegetales (BT) en los distintos sectores del deslizamiento, durante el periodo de estudio. Los años que comprenden el mismo están representados con sus dos últimas cifras.

que la fuerte disminución de la riqueza en el estrato herbáceo pudo deberse a la existencia de una rápida colonización inicial y una repentina saturación del sistema a partir de la cual las especies más adaptadas a las condiciones del medio habrían monopolizado los recursos disponibles, eliminando a las especies oportunistas que se establecieron justo después del deslizamiento. La disminución en la cobertura total de forbios anuales y el aumento en la de herbáceas perennes durante el periodo de estudio apoyan esta hipótesis (Capítulo 5). La discusión del capítulo 4, por el contrario, señala la existencia de una fuerte selección ambiental (Belyea y Lancaster 1999) y el efecto de las perturbaciones como las hipótesis más plausibles para explicar la disminución de la riqueza en el estrato leñoso durante los periodos 1999-2000 y 2001-2002 respectivamente. El elemento común a todas estas situaciones es la dominancia progresiva en los estratos leñoso y herbáceo de un conjunto de especies adaptadas a las condiciones ambientales existentes en las distintas zonas del deslizamiento, y al efecto de las perturbaciones humanas. Este fenómeno determina los cambios en la composición de especies (Capítulos 4 y 5) y en el patrón espacial general de colonización en los distintos sectores (Capítulo 6).

Composición específica

Los cambios en la composición de especies a escala de deslizamiento fueron más importantes y significativos en el estrato leñoso que en el estrato herbáceo, pero en ambos se observó divergencia entre los diferentes sectores (Capítulos 4 y 5). A escala de sector, sin embargo, en el

estrato leñoso predominó la convergencia composicional (Facelli y D'Angela 1990, del Moral y Jones 2002) entre las parcelas y tan sólo apareció una clara divergencia en E2 y D1 (Capítulo 4). Aunque el DCA del estrato herbáceo realizado con las especies presentes en más de un 20% de los inventarios también mostró convergencia en la composición de especies de las parcelas de algunos sectores (Capítulo 5), en el análisis con todas las especies (datos no mostrados) esta no apareció de forma tan clara.

La existencia de divergencia composicional entre zonas con características ambientales diferentes ha sido señalada en estudios de sucesión llevados a cabo en deslizamientos (Myer y Walker 1997) y en otros tipos de áreas degradadas (Pineda *et al.* 1981, Rydgren *et al.* 1998, Wiegleb y Felinks 2001, Sarmiento *et al.* 2003, Elias y Dias 2004), y era esperable que apareciera en el deslizamiento del Volcán Casita. La existencia de divergencia a escala de deslizamiento y de convergencia a escala de sector, sin embargo, es un resultado mucho más relevante y se debe al incremento en la abundancia de las especies dominantes en los distintos tipos de sectores durante el periodo de estudio. Aunque este fenómeno se aprecia en ambos estratos, es menos claro en el estrato herbáceo debido al carácter anual de la mayor parte de las especies en éste.

La importancia de las especies dominantes en la sucesión temprana del deslizamiento se observa claramente en las curvas de dominancia de especies de los distintos años del periodo de estudio (**Fig. 2**). Estas muestran un modelo de "serie geométrica" típico de ambientes pobres y de las etapas tempranas de la sucesión (Whittaker 1965, 1972) en el que unas pocas especies muy abundantes coexisten con múltiples especies raras. Las curvas de dominancia de los años 2001 y 2002 están a la derecha de la gráfica, lo que indica un incremento de la riqueza de especies a lo largo del periodo de estudio, sin embargo, la curva de 2000 está a la izquierda de la de 1999, y la de 2002 está a la izquierda de la de 2001 por lo que, en los periodos 1999-00 y 2001-02 la riqueza y la amplitud de nicho media disminuyen (Magurran 1989). Esto se debe al incremento en la abundancia de las especies dominantes, que controlan una mayor proporción de los recursos del medio, excluyendo a las demás. Estos resultados confirman la existencia de dos "ventanas" (Bartha *et al.* 2003) u "oleadas" (Pickett *et al.* 2001) de colonización en 1999 y 2001, seguidas de dos procesos de "selección ambiental" (Belyea y Lancaster 1999) durante los periodos 1999-00 y 2001-02, respectivamente. Estos procesos se relacionan en general con las características del medio abiótico (estabilidad y fertilidad de sustratos) (Capítulos 4 y 5), aunque en el primero también pudo influir la disminución de las precipitaciones (Capítulo 4), y en el segundo la incidencia de las perturbaciones humanas (Capítulos 4 y 5).

Tasas de cambio

En lo relativo a las tasas de cambio, los valores del índice de disimilaridad de Sørensen en los distintos periodos fueron mayores en el estrato herbáceo (Capítulo 5) que en el estrato leñoso (Capítulo 4). Por el contrario, los valores de las distancias euclídeas fueron elevados en estrato leñoso (Capítulo 4), mientras que para el estrato herbáceo se obtuvieron valores muy bajos

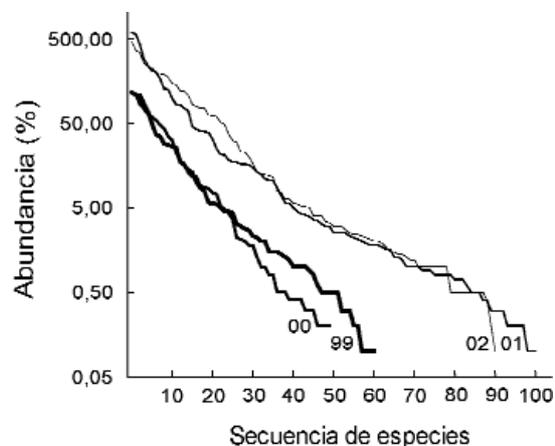


Figura 2. Curvas de abundancia de especies durante los distintos años del periodo de estudio (representados por sus dos últimas cifras). El eje abscisas muestra la secuencia de especies presentes en cada uno de los años y viene determinada por el número total de especies en los estratos leñoso y herbáceo. El eje de ordenadas muestra la abundancia de cada una de las especies en orden descendente, según su "valor de importancia" (estrato leñoso) y su "cobertura" (estrato herbáceo).

y apenas experimentaron variación alguna durante el periodo de estudio, motivo por el cual estos no se mostraron en el Capítulo 5. El hecho de que en el estrato herbáceo haya sido mayor el recambio de especies y menores los cambios en la abundancia de las mismas, puede deberse al carácter anual de la mayor parte de las especies.

Atributos morfo-funcionales

Los cambios en la abundancia de los atributos morfo-funcionales durante el periodo de estudio fueron estudiados en el estrato leñoso y en el estrato herbáceo, pero sólo aparecieron tendencias significativas en este último (Capítulo 5). Durante la sucesión secundaria temprana en bosques tropicales húmedos se producen importantes cambios en la abundancia de los atributos vitales o formas de vida presentes en las especies leñosas (Capers *et al.* 2005). En el caso del deslizamiento, el hecho de que no hayan aparecido cambios significativos en la abundancia de atributos morfo-funcionales en el estrato leñoso puede deberse al carácter perenne de las especies del mismo, que ha provocado una baja tasa de recambio, favoreciendo una rápida selección ambiental de especies, y por tanto, la existencia de cambios pocos significativos en la abundancia de atributos morfo-funcionales.

La mayor parte de las especies registradas en el deslizamiento fueron anemócoras y exóticas (Capítulos 3 y 5) y muchas de ellas, especialmente las más dominantes, han aparecido también en otros deslizamientos situados en áreas tropicales (**Apéndice 4**). El deslizamiento del Volcán Casita tan sólo posee tres géneros registrados también en los deslizamientos de Monteverde

(Costa Rica) (Myster 1993), situados a escasa distancia geográfica del mismo, sin embargo, comparte 14 géneros y 6 especies con los deslizamientos del "Valle del Mgeta" (Tanzania) (Lundgren 1978). Algunos géneros como *Desmodium* y *Panicum*, y algunas especies como *Hyppharrenia rufa* y *Phaseolus vulgaris* son particularmente abundantes en ambas localizaciones. A pesar de la gran distancia geográfica existente entre el Volcán Casita y el Valle del Mgeta, ambas zonas poseen un clima similar y se encuentran intensamente humanizadas, lo que da una idea de la importancia que tiene la historia de uso de las áreas circundantes a los deslizamientos en los patrones de sucesión ecológica que se desarrollan en los mismos.

Es importante destacar también la importante presencia en el deslizamiento de especies fijadoras de nitrógeno y con mecanismos de expansión vegetativa. Estas especies, muy comunes en sustratos infértiles y estables, contribuyen a la mejora del contenido en nutrientes y a la estabilización de los mismos, favoreciendo la germinación y el establecimiento de propágulos externos (del Moral y Wood 1988, del Moral y Bliss 1993, Nakashizuka *et al.* 1993). La abundancia de especies fijadoras de nitrógeno en el deslizamiento aumentó enormemente durante el periodo 2001-02 debido a la fuerte expansión de *Desmodium nicaraguense* en el estrato leñoso (Capítulo 4) y *Clitoria ternatea* en el estrato herbáceo (Capítulo 5). En varios trabajos sobre sucesión primaria en áreas templadas se ha señalado un aumento de la abundancia de especies fijadoras de nitrógeno como *Dryas drummondii* (Chapin III *et al.* 1994), *Alnus rubra* (Pabst y Spies 2001), *Lupinus lepidus* (del Moral y Rozzell 2005) y *Lupinus arboreus* (Gosling 2005). La mayor parte de estas especies colonizaron sustratos especialmente pobres en nutrientes como los de los sectores erosivos en los que apareció *C. ternatea*, sin embargo, *D. nicaraguense* apareció fundamentalmente en los sectores transicionales, expandiéndose fuertemente en estos entre 2001 y 2002. Algunas especies fijadoras de nitrógeno precisan de la existencia de un contenido en nitrógeno determinado en el suelo para desarrollarse (Greipsson y Davy 1997), por lo que la expansión de *D. nicaraguense* puede estar relacionada con el enriquecimiento en nutrientes producido tras los incendios que tuvieron lugar entre 2001 y 2002.

En varios trabajos sobre deslizamientos en áreas templadas y tropicales se ha detectado, también, una importante presencia de especies leñosas o herbáceas con mecanismos de reproducción vegetativa o elevada capacidad de rebrote que contribuyen a la estabilización del sustrato; *Populus tremuloides* (Langhenheim *et al.* 1956), *Micanthus sinensis* (Nakamura 1984), *Betula sp.* (Francescato *et al.* 2001), *Gleichenia sp.* y *Dricanopteris pectinata* (Walker 1994, Walker *et al.* 1996), y *Clethra occidentalis* (Dalling 1994). Este tipo de especies también tuvieron una importante presencia en el estrato herbáceo de las comunidades pioneras del deslizamiento. Entre ellas destaca *C. ternatea*, que sufrió una fuerte expansión en los sectores erosivos (especialmente en E1) durante el periodo 2001-02 (Capítulo 5).

Importancia de los factores abióticos

Entre los factores abióticos analizados como causas del cambio sucesional en el deslizamiento, aquellos relacionados con la fertilidad de los sustratos mostraron correlaciones elevadas y

significativas tanto en el estrato leñoso (cambios en riqueza, biomasa y composición de especies en los sectores erosivos) como en el estrato herbáceo (cambios en riqueza en los sectores transicionales) (Capítulo 5). La disponibilidad de los recursos más limitantes determina la distribución espacial de la vegetación pionera en zonas recientemente afectadas por perturbaciones (Myster *et al.* 1997) y la escasez de nutrientes es uno de los factores más importantes para entender la recuperación de la cubierta vegetal en deslizamientos, especialmente en lo relativo a la existencia de bajas tasas de cambio en áreas poco productivas (Guariguata 1990, Dalling 1994, Walker *et al.* 1996).

La disponibilidad hídrica podría haber sido otra de las causas de la sucesión en el deslizamiento del Volcán Casita. Aunque esta apenas ha sido mencionada entre los factores que determinan la sucesión temprana en deslizamientos de ladera, fue una de las fuerzas directoras más importantes de la sucesión en los deslizamientos del "Valle del Mgeta" (Tanzania) debido a la textura gruesa de los suelos y a la estacionalidad fuertemente marcada de la zona (Lundgren 1978). En el Volcán Casita, situado en un área con características similares, no se tomaron medidas directas de la disponibilidad hídrica, sin embargo, los factores relacionados con la textura de los suelos (porcentajes de arena, limo y arcilla), muy relacionados con esta, mostraron correlaciones bajas y poco significativas con los cambios en las variables analizadas, lo que sugiere que la disponibilidad hídrica no ha sido una "fuerza directora" importante.

Importancia de las perturbaciones

Las perturbaciones humanas sólo se tuvieron en cuenta en el diseño del muestreo como posibles eventos estocásticos asociados al contexto paisajístico altamente humanizado de los sectores deposicionales y transicionales (Capítulo 2). Sin embargo, los resultados de los capítulos 3, 4, 5 y 6, indican que estas han tenido un importante papel en la sucesión temprana del deslizamiento. La existencia de correlaciones elevadas y significativas entre la presencia de perturbaciones humanas y los cambios en la composición de especies de la vegetación leñosa en los sectores deposicionales y transicionales es muy importante al respecto (Capítulo 4).

Modelo general de sucesión temprana

Sucesión y heterogeneidad

Las características de las comunidades vegetales pioneras del deslizamiento han experimentado cambios más significativos entre los diferentes sectores que entre los diferentes años del periodo de estudio, y la incidencia de las perturbaciones humanas ha sido muy importante durante la sucesión temprana (Capítulos 4 y 5). Por tanto, puede afirmarse que la estabilidad y la fertilidad de los sustratos, el contexto paisajístico y la incidencia de perturbaciones humanas a menor escala han determinado la existencia de diferentes patrones sucesionales en el deslizamiento del Volcán Casita durante los cuatro años del periodo de estudio. Estos resultados apoyan y complementan los de otros estudios en los que se ha señalado el importante papel

que juega la heterogeneidad ambiental en la sucesión ecológica de los deslizamientos de ladera (Langenheim 1956, Flaccus 1959, Bogucki 1976, Veblen y Ashton 1978, Beatty 1988, Gecy y Wilson 1990, Guariguata 1990, Donoso *et al.* 1993). A diferencia de estos, sin embargo, en la presente tesis doctoral se han considerado las contingencias relacionadas con la heterogeneidad ambiental en el propio planteamiento de la investigación y teniendo en cuenta no sólo las características del ambiente físico o la geomorfología, sino también el contexto ecológico externo de las diferentes zonas (sectores) del deslizamiento (Capítulo 1).

La **Fig. 3** muestra un esquema de los resultados obtenidos al estudiar los patrones de sucesión en los estratos leñoso y herbáceo de las comunidades presentes en los distintos tipos de sectores del deslizamiento, durante el periodo de estudio (Capítulos 4 y 5).

Sectores deposicionales

En los sectores deposicionales (**Fig. 3a**), situados en áreas estables y productivas, se produjo un marcado incremento de la biomasa leñosa y una reducción progresiva de la biomasa herbácea durante el periodo de estudio. Ya en 1999 aparecieron ejemplares de *Trema micrantha* y *Muntingia calabura* que en pocos años alcanzaron un tamaño superior a 5 m. En 2001, la cobertura total del estrato leñoso era superior al 80% en la mayor parte de las parcelas (Capítulo 4). La existencia de un dosel arbóreo continuo ocasionó un intenso sombreado en el sotobosque que provocó, durante el periodo 2001-02, la desaparición de las especies herbáceas demandantes de luz que colonizaron inicialmente estos sectores (Capítulo 5), y la germinación y el establecimiento de especies leñosas tolerantes a la sombra (Capítulo 4).

Este patrón apareció de forma especialmente clara en D2, donde la biomasa acumulada (Capítulo 4) y la densidad de individuos (Capítulos 6 y 7) en el estrato leñoso fueron muy elevadas, desarrollándose un dosel arbóreo especialmente denso. En este sector, el número de especies tolerantes a la sombra que aparecieron durante el periodo 2001-02 fue mucho mayor que en D1 y entre estas se incluían no sólo leñosas como *Enterolobium cyclocarpum*, *Heliocarpus appendiculatus* o *Maclura tinctoria*, sino también herbáceas como *Oplismenum burmanii*, lo que provocó un importante incremento de la riqueza y de la similaridad composicional con los bosques adyacentes (Capítulos 4 y 5). Este resultado confirma la idea sugerida en la discusión del Capítulo 3 acerca de la mayor similaridad composicional con el bosque de las comunidades pioneras presentes en el rellano a media ladera en el que se sitúa D2. El desarrollo del dosel arbóreo también provocó, en D2, la rápida transformación de las plántulas leñosas en individuos juveniles (Capítulo 7).

D1, por el contrario, mostró un patrón diferente durante el periodo 2001-02. En este sector se produjo una importante divergencia composicional entre las parcelas a-c y b-d. Mientras que las primeras mostraron un patrón similar al de D2 (aunque en este caso apenas aparecieron algunos ejemplares de *Guazuma ulmifolia* en el sotobosque), en las segundas, la incidencia de la tala provocó una disminución en el número de ejemplares arbóreos (especialmente de *T.*

micrantha) y consiguiente la disminución de la biomasa leñosa (Capítulo 4), así como un aumento en la abundancia de herbáceas demandantes de luz como *Calopogonium mucunoides* y *Galactia striata* (Capítulo 5).

Las diferencias existentes entre los patrones de sucesión de los dos sectores deposicionales se explican en función del contexto ecológico externo, muy distinto en función de la altitud a la que se encuentra cada uno de ellos. En D2, que ocupa un rellano a media ladera y está delimitado en su flanco oriental por bosques y cafetales, la disponibilidad de propágulos ha sido posiblemente mayor que en D1, que se sitúa en las llanuras existentes al pie del volcán y está rodeado por campos de cultivo (Capítulo 2). Esta explicación corrobora el hecho de que la altitud mostrara correlaciones elevadas y significativas con los cambios en composición de especies en los estratos leñoso y herbáceo de los sectores deposicionales (Capítulos 4 y 5). Por otra parte, D1 es particularmente extenso, por lo que las parcelas del mismo se encuentran a una gran distancia de las fuentes de propágulos existentes en las áreas circundantes.

Al igual que en los sectores deposicionales del deslizamiento, en varios estudios sobre sucesión secundaria en bosques tropicales se ha detectado un aumento de la riqueza del dosel a los pocos años de la perturbación debido a la aparición de especies tolerantes a la sombra típicas de los bosques adyacentes (Uhl *et al.* 1981, Swaine y Hall 1983, Guariguata *et al.* 1997, Sheil *et al.* 2000, Harms *et al.* 2004, Capers *et al.* 2005), sin embargo, en muchos de estos casos, estas especies proceden en su mayor parte del banco de semillas. También ha sido señalada la importancia del banco de semillas en la colonización de las "islas de fertilidad" presentes en grandes deslizamientos (Francescato *et al.* 2001). Aunque la importancia relativa del banco de semillas frente a las fuentes de propágulos exteriores no pudo ser determinada en la presente tesis doctoral, un estudio reciente sugiere que el papel del banco de semillas en la colonización de los sectores deposicionales del deslizamiento puede ser importante (Jirón y Sánchez-Ríos 2003).

En lo relativo a las causas de sucesión en los sectores deposicionales, los resultados de los capítulos 6 y 7 sugieren que las "fuerzas directoras" autogénicas han empezado a ser importantes en los mismos. Los resultados del capítulo 6 indican la existencia de interacciones negativas debidas a la competencia por la luz entre los individuos de *T. micrantha* y *M. calabura*, y entre los individuos de *T. micrantha* situados en sustratos fértiles. Estos, además, son capaces de desarrollar respuestas plásticas a la competencia modificando su forma de crecimiento (Capítulo 7).

Sectores erosivos

Los sectores erosivos (**Fig. 3b**) se encuentran rodeados en su mayor parte por bosques relativamente bien conservados y por cafetales de sombra, y poseen formas alargadas que favorecen la llegada de propágulos procedentes de la lluvia de semillas, sin embargo, la sucesión en los mismos ha sido bastante lenta, y se ha desarrollado de forma similar a lo descrito para otras

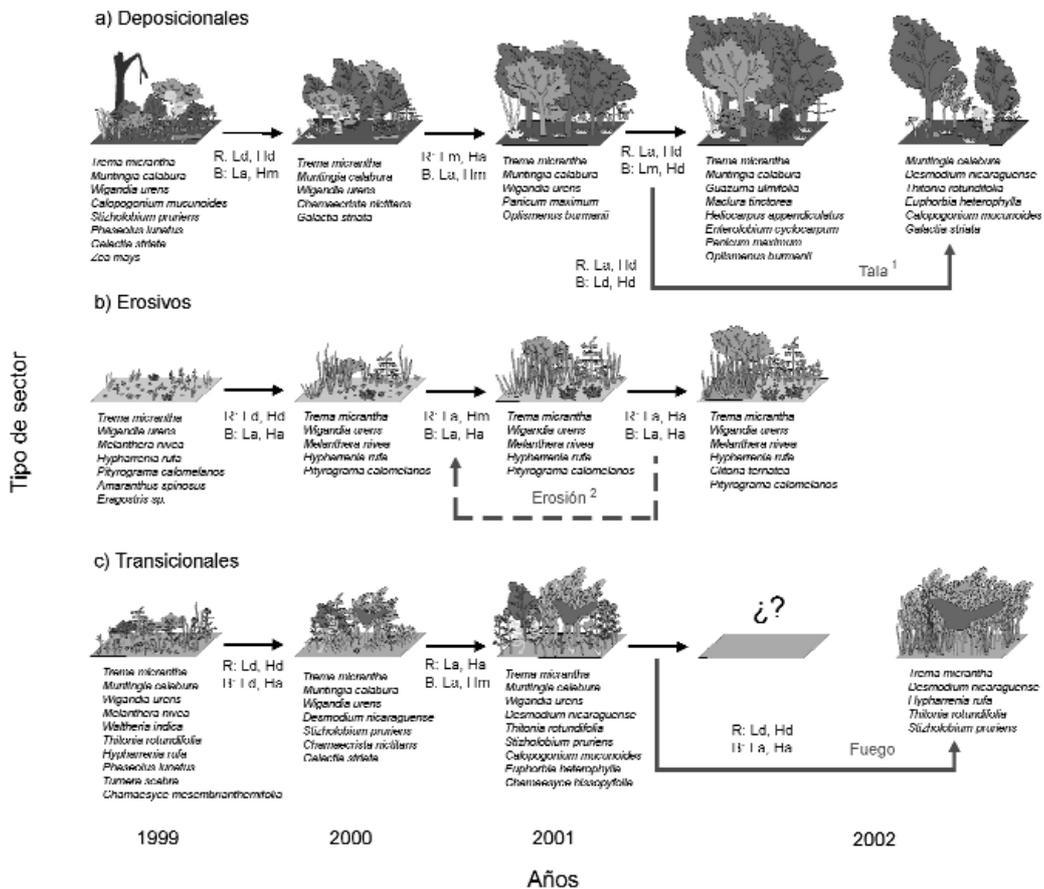


Figura 3. Esquema general de las trayectorias y patrones de sucesión en riqueza, biomasa y composición específica, en los distintos tipos de sectores del deslizamiento durante el periodo de estudio. Los dibujos muestran el aspecto de una "parcela ideal" para cada uno de los tipos de sectores en cada uno de los años. Las flechas negras representan la dirección de cambio sucesional en los distintos periodos (1999-00, 2000-01, 2001-02) y las flechas rojas las desviaciones de esta debidas al efecto de las perturbaciones. La dirección de los cambios en riqueza (R) y biomasa (B) en los estratos leñoso (L) y herbáceo (H), se indican con letras minúsculas: "a" = aumenta, "d" = disminuye, "m" = sin cambios. Las especies más características de los estratos leñoso y herbáceo en están señaladas bajo las parcelas tipo. ¹ La tala, sobretodo de de ejemplares arbóreos de *T. micrantha* (Capítulo 4), se produce en el sector T1. ² La erosión puede haber sido importante en E2 debido a la elevada inestabilidad de este sector (Capítulos 4 y 5), sin embargo, la flecha correspondiente a esta perturbación muestra un trazo discontinuo porque la importancia de los factores relacionados con la estabilidad ha sido menor de lo esperado en los sectores erosionales.

áreas mucho mayores y con una menor disponibilidad de propágulos (Rějmanek *et al.* 1982, Fridriksson 1987, Tsuyuzaki 1989, Whittaker *et al.* 1989, del Moral 1998, 1999, del Moral y Lacher 2005, Tsuyuzaki y Hase 2005). Así, aunque en estos sectores aumentó la biomasa de los estratos leñoso y herbáceo durante el periodo de estudio (Capítulos 4 y 5), la biomasa leñosa acumulada fue baja (Capítulo 4) y la biomasa herbácea solo se incrementó considerablemente en E1 debido al desarrollo de gramínoideas y forbios perennes con mecanismos de expansión vegetativa como *H. rufa* y *C. ternatea* (Capítulo 5).

En lo referente a la composición específica, en general, en el estrato leñoso aumentó la abundancia de *T. micrantha*, *W. urens* y *Melanthera nivea* (Capítulo 4) y en el estrato herbáceo la de *H. rufa*, *C. ternatea* y *Pityrogramma calomalanos* (Capítulo 5), sin embargo, esta varió de forma distinta en cada uno de los sectores en función de las características de estos. Algo similar se observó en relación con los patrones de cambio en la riqueza, y las tasas de recambio y abundancia de especies (Capítulos 4 y 5). En E2 y E3 la riqueza de especies fue baja en ambos estratos aunque se incrementó durante los últimos periodos de estudio (Capítulos 4 y 5).

Las tasas de recambio fueron especialmente altas en E2 (Capítulos 4 y 5), cuyas parcelas presentaron características muy diferentes en relación con la pendiente, la textura y el contenido en nutrientes de los sustratos, y trayectorias de cambio muy divergentes en la composición de especies del estrato leñoso (Capítulo 4). En lugares especialmente infértiles e inestables, la "microtopografía" tiene una enorme influencia en los contenidos en nutrientes y las tasas de erosión del suelo, y los primeros colonizadores están confinados a "micrositios favorables" que ofrecen una mayor estabilidad, mayores recursos y protección física frente a las perturbaciones (Walker y del Moral 2003). Esto sugiere que la divergencia observada en las trayectorias de composición de especies de las diferentes parcelas de E2 ha podido venir dada por la existencia de parcelas (o de áreas concretas) con una menor pendiente, y por tanto, con una mayor estabilidad y fertilidad, lo que corrobora los resultados de otros trabajos en los que se ha señalado la importancia de los "micrositios" en la sucesión temprana de deslizamientos (Flaccus 1959, Lundgren 1978, Hull y Scott 1982, Hupp 1983, Nakamura 1984, Guariguata 1990), y otras áreas inestables e improductivas (Hendrix 1981, Timmins 1983, Tsuyuzaki 1991, del Moral y Bliss 1993, Boeken y Shachak 1998, Titus y del Moral 1998). Es importante destacar también que según los resultados del Capítulo 6, aunque las semillas de *W. urens* germinan de forma aleatoria en toda la superficie de las parcelas de los sectores erosivos, estas solo logran establecerse en ciertas zonas de estas, formando grupos de individuos a partir del segundo año después de la colonización. Esto indica que en los sectores erosivos, la "microtopografía" también juega un importante papel en la sucesión a escala más detallada.

E3 experimentó una colonización más tardía y los cambios en él fueron más lentos que en E1 y E2. Esto puede deberse no sólo a la menor fertilidad de los sustratos (Capítulos 4 y 5) sino también al diámetro medio mucho mayor de los derrubios que cubren este sector. La presencia de grandes rocas ha sido señalada como un obstáculo para el enraizamiento de especies leñosas y herbáceas en algunos deslizamientos (Mark *et al.* 1964) y puede haber actuado de la misma forma en el caso de E3.

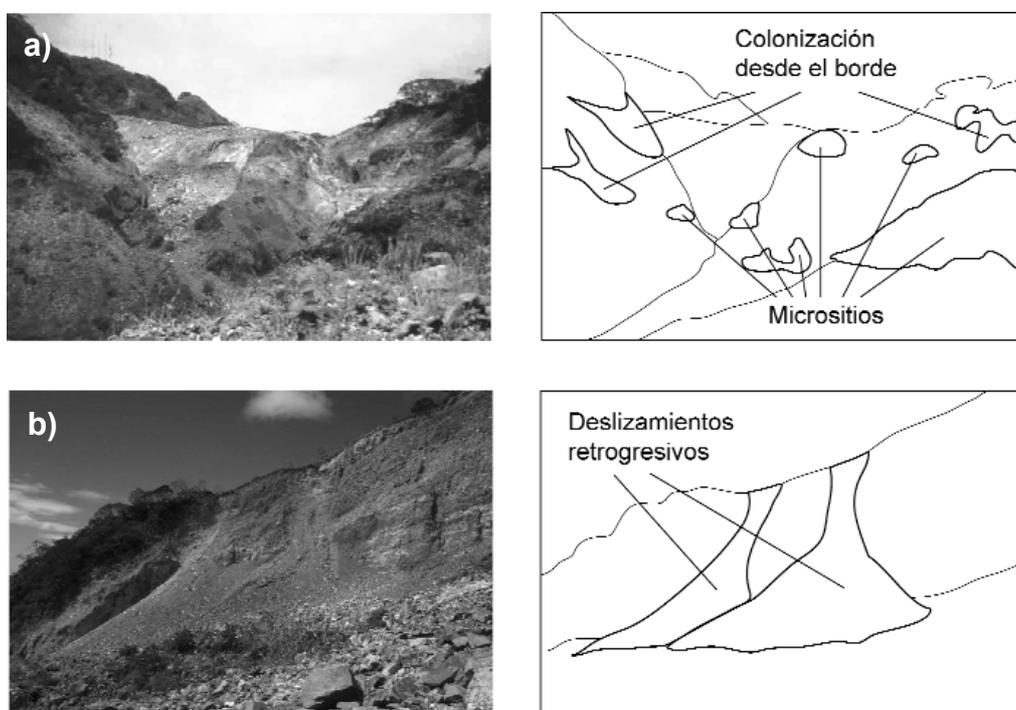


Figura 4. a) Colonización desde el borde en las quebradas que separan el sector E2 del bosque adyacente en el flanco occidental del deslizamiento (2002). b) Deslizamientos retrogresivos en los escarpes superiores del deslizamiento, en el sector E3 (2002). Fuente: el autor.

En los sectores erosivos, los factores que mostraron una correlación más alta con los cambios en las características de las comunidades vegetales fueron los relacionados con el contenido en nutrientes (Capítulo 4 y 5). La importancia de los factores relacionados con la estabilidad de los sustratos ha sido menor de lo esperado. Sin embargo, la erosión laminar y en regueros han podido influir en los patrones de cambio en riqueza y composición de especies de los estratos leñoso y herbáceo de E2 (Capítulos 4 y 5). Aunque no se detectó la presencia de fenómenos de "colonización desde el borde" ni de "deslizamientos retrogresivos" durante el periodo de estudio, ambos fenómenos se observaron en los sectores erosivos fuera de las parcelas. En 2001, aparecieron densas manchas de vegetación en las paredes exteriores de las quebradas que separan E2 del bosque adyacente (**Fig. 4a**). Aparentemente, estas manchas estaban dominadas por *C. ternatea* y la superficie de las mismas aumentó durante el periodo 2001-2002. En relación con los deslizamientos retrogresivos, en 2001 se constató la presencia de formas del relieve indicadoras de los mismos en los escarpes superiores de E3 (correspondientes a la superficie de ruptura del deslizamiento) (**Fig. 4b**), y en 2002 se observaron dos de ellos en esta misma zona. Durante el periodo 2001-2002 las especies pioneras (particularmente *W. urens*),

recolonizaron las áreas afectadas por deslizamientos retrogresivos en E3, y debido a la menor pendiente de los escarpes en las áreas cubiertas por derrubios, en algunos casos se expandieron a zonas situadas a gran altitud. Ambos fenómenos coinciden con lo señalado en otros trabajos sobre sucesión en deslizamientos en los que se han detectado este tipo de procesos geomorfológicos (Orme 1990, Pabst y Spies 2001).

Sectores transicionales

Los sectores transicionales (**Fig. 3c**) presentaron patrones sucesionales muy similares. Durante el periodo 2000-01 aumentó la riqueza de especies de los estratos leñoso y herbáceo, y la biomasa en el estrato leñoso. En éste último abundaban los ejemplares aislados de *T. micrantha* y *M. calabura* junto a otras especies como *W. urens* o *D. nicaraguense*, mientras que el estrato herbáceo estaba dominado, especialmente en T2, por forbios capaces de formar grandes biovolúmenes como *T. rotundifolia*, *Stizhobium pruriens* y *C. mucunoides* (Capítulos 4 y 5). Durante el periodo 2001-02, sin embargo, la riqueza de especies de los estratos leñoso y herbáceo, y la biomasa leñosa de T1, disminuyeron súbitamente, y la cobertura de especies como *D. nicaraguense*, y *H. rufa* experimentó un brusco incremento (Capítulos 4 y 5).

Los factores relacionados con el contenido en nutrientes mostraron una elevada correlación con las variaciones en la riqueza del estrato herbáceo (Capítulo 5) y han podido ser una de las fuerzas directoras de la sucesión más importantes durante los periodos 1999-00 y 2000-01 en estos sectores debido a la gran heterogeneidad abiótica de los mismos (Capítulo 2). Sin embargo, la profunda alteración sufrida por las comunidades vegetales de los sectores transicionales durante el periodo 2001-2002 solo se explica por la incidencia del fuego (Capítulos 4 y 5). En los capítulos 3 y 5 se discute acerca del posible papel de *H. rufa* en la expansión de los incendios realizados por los campesinos en las áreas adyacentes al deslizamiento, y en el desarrollo de progresivos incrementos en la dominancia de esta especie en los sectores transicionales y erosivos. Por otra parte, *H. rufa* no era especialmente abundante en el 2001, lo que sugiere que la expansión de los incendios ha podido deberse, en general, a la gran biomasa herbácea existente en aquel año, o a la presencia de otras especies pirófitas. En entrevistas realizadas a los campesinos de la zona durante el periodo de estudio, estos aseguraron que especies muy abundantes en los sectores transicionales en 2001 como *T. rotundifolia* y *S. pruriens*, al igual que *H. rufa*, poseen una elevada capacidad de rebrote frente al fuego y favorecen la expansión del mismo, lo que apoyaría la hipótesis anterior. Tampoco hay que olvidar que el fuego provocó sobretodo un incremento en la abundancia de *D. nicaraguense* (Capítulo 4), y que la gran densidad alcanzada por los ejemplares de esta puede comprometer futuros aumentos en la abundancia de *H. rufa*.

Heterogeneidad y escala

Según los resultados de la presente tesis doctoral, los cambios en las características de las comunidades vegetales pioneras durante la sucesión temprana en el deslizamiento del Volcán

Casita, vienen determinados no sólo por la heterogeneidad ambiental presente a escala de deslizamiento, sino también por la incidencia de perturbaciones humanas y por la heterogeneidad abiótica presente a escala de sector y a escala de parcela. Esto apoya las ideas de Holling (1992) sobre la creación de estructura espacial en los ecosistemas debido a la acción de tres tipos de procesos (geomorfológicos, perturbaciones y de dinámica vegetal) que operan a escalas diferentes, y concuerda con los postulados de la "teoría de la dinámica jerárquica de parches" (Wu y Loucks 1995) según los cuales un sistema ecológico cualquiera está constituido por mosaicos de parches a diferentes escalas cuya dinámica determina la dinámica general del sistema (Capítulo 1). De esta forma, el proceso de recuperación de la cubierta vegetal en el deslizamiento del Volcán Casita no puede ser estudiado como la respuesta del ecosistema ante un único proceso (una perturbación a gran escala), sino ante un conjunto jerárquico de procesos que tienen lugar, y generan heterogeneidad, a diferentes escalas (Capítulos 3 y 4).

Tendencias sucesionales a largo plazo

A partir de los resultados de esta tesis pueden hacerse algunas predicciones sobre de las tendencias que van a tener lugar en las distintas áreas del deslizamiento durante los próximos años.

En la región neotropical se han encontrado bosques pioneros similares a los que cubren los sectores deposicionales del deslizamiento en muchas otras zonas degradadas tales como áreas deforestadas (Vazquez-Yanes 1998, de Souza y Valio 2001, de Souza y Batista 2004), minas abandonadas (Rodrigues *et al.* 2004) o bosques muy fragmentados (Alvarez-Aquino *et al.* 2005), y en todas ellas estos han sido dominantes durante al menos diez años, por lo que es poco probable que se produzca una sustitución natural de los ejemplares de *T. micrantha* y *M. calabura* a medio plazo. En D2, si se produce finalmente un proceso de auto-aclareo en las poblaciones de *T. micrantha* (Capítulo 7), podría aumentar la disponibilidad de espacio en el sotobosque, lo que favorecería la germinación y el establecimiento de propágulos procedentes del banco de semillas y/o del bosque adyacente. En D1, las tendencias sucesionales durante los próximos años van a depender de la frecuencia de las talas y de si estas son seguidas o no por una expansión de cultivos y potreros. El desarrollo de individuos "multitallo" y de tallos de menor diámetro a partir de la tala ha sido observado en muchas especies de los bosques tropicales secos (González 1994) y *T. micrantha* posee una elevada capacidad de rebrote (Vazquez-Yanes 1998). Por tanto, si las talas constituyen un hecho aislado o tienen una frecuencia baja, una gran parte de los ejemplares talados podrían rebrotar, con lo que tan solo se producirían cambios en la estructura de las comunidades. Este fenómeno se observó tras la tala de varios individuos de *T. micrantha* en el periodo 2000-01. Sin embargo, las talas realizadas durante el periodo 2001-02 vinieron seguidas por el desbroce manual de tocones y malezas, los incendios y la expansión de cultivos y potreros. Esta tendencia se ha mantenido durante los últimos años debido al desarrollo de actuaciones forestales, a la venta de las fincas afectadas por la catástrofe, o al regreso de los antiguos propietarios, por lo que es posible que los bosques pioneros existentes en D1 desaparezcan totalmente en un breve plazo.

En los sectores transicionales la frecuencia del fuego también va a ser importante para determinar las tendencias sucesionales durante los próximos años. Si este continúa siendo una perturbación relativamente frecuente (lo que es muy probable debido al carácter pirófito de la vegetación de estos sectores y al escaso grado de control de los incendios provocados por los campesinos del área), las comunidades vegetales mantendrán una elevada biomasa y en ellas será mayor la dominancia de especies como *D. nicaraguense*, *T. rotundifolia* y *H. rufa*.

En los sectores erosivos, es probable que las especies adaptadas a los sustratos inestables e infértiles que han sido descritas como dominantes durante el periodo de estudio sigan teniendo una presencia importante durante los próximos años. En E1, la sucesión podría acelerarse si *C. ternatea* contribuyera, efectivamente, a la estabilización y la mejora del contenido en nutrientes de los sustratos (Capítulo 5), lo que favorecería la germinación y el establecimiento de especies leñosas pioneras o procedentes del bosque adyacente (no hay que olvidar que E1 posee un gran número de arbustos y de árboles de pequeño porte que pueden actuar como posaderos de aves y mamíferos dispersores). Es importante señalar también que los incendios desarrollados en los sectores transicionales podrían expandirse a E1 debido a la abundancia de *H. rufa* en este último (Capítulo 4). En E2 puede aumentar la cobertura y el número de especies presentes en las parcelas que poseen una menor pendiente, con lo que estas podrían actuar como "islas de fertilidad" (Hupp 1983, Francescato *et al.* 2001) favoreciendo el desarrollo de la vegetación en las áreas circundantes a las mismas. Sin embargo, estudios recientes aseguran que en las áreas del deslizamiento en las que se sitúan los sectores E2 y E3 puede aumentar la frecuencia y la intensidad de deslizamientos retrogresivos y grandes movimientos en masa durante los próximos años (Kerle *et al.* 2003, Scott *et al.* 2005). Si esto sucediera, estos sectores se mantendrían en un constante estado de "recolonización", lo que impediría la recuperación de la cubierta vegetal a largo plazo.

Con los datos ofrecidos en esta memoria de tesis doctoral es muy difícil predecir el tiempo necesario para la recuperación de la biomasa, la composición florística y el contenido en nutrientes existentes antes de la perturbación en el deslizamiento del Volcán Casita. En otros deslizamientos tropicales este se ha estimado en un intervalo de 50-55 años (Puerto Rico) (Guariguata 1990, Walker *et al.* 1996), 200 y 500 años (Nueva Guinea y Panamá) (Garwood *et al.* 1979) y 540 años (Jamaica) (Dalling y Iremonger 1994). En el caso del Volcán Casita, debido a la menor cuantía y mayor estacionalidad de las precipitaciones, y a la fuerte incidencia de las perturbaciones humanas, es posible que dicho periodo sea aún mayor, lo que provocaría una alteración irreversible de los ecosistemas locales (Restrepo *et al.* 2003).

Papel de los deslizamientos en la dinámica y la estructura del bosque tropical seco de América Central

Los resultados de la presente tesis doctoral hacen referencia a un único deslizamiento con características muy particulares, y por tanto, no son extrapolables al conjunto de deslizamientos presentes en la cordillera de los Maribios o en la región del Pacífico de América Central. Sin embargo, estos indican que, en deslizamientos situados en zonas altamente humanizadas y de clima tropical

seco, la sucesión ecológica temprana va a tener características muy diferentes a las descritas en los deslizamientos situados en zonas de bosque tropical húmedo. También sugieren que los deslizamientos pueden jugar un papel más importante del que habitualmente se les ha otorgado en la dinámica y la estructura del bosque tropical seco de América Central.

La incidencia del huracán Mitch en la región del Pacífico de América Central provocó el desarrollo de una "población" de deslizamientos relativamente numerosa en la cordillera de los Maribios (Marquínez *et al.* 2002), sin embargo, el ocurrido en la ladera sur del Volcán Casita destaca entre todos ellos debido al gran volumen de materiales que desplazó y a las dimensiones del área afectada (Marquínez *et al.* 2002, Kerle *et al.* 2003). La frecuencia de eventos extremos de precipitación capaces de originar deslizamientos es menor en la región del Pacífico que en la costa del Caribe de América Central (Pielke *et al.* 2003). Sin embargo, en la ladera sur del Volcán Casita se ha detectado la ocurrencia de al menos tres lahares de tamaño similar al de 1998 durante los últimos 8000 años (Scott *et al.* 2005), lo que indica que a pesar de su baja frecuencia, los grandes eventos de precipitación como el huracán Mitch son capaces de ocasionar deslizamientos de gran tamaño en la cordillera de los Maribios (Marquínez *et al.* 2002). Esto puede deberse a la presencia de litologías complejas con estratos muy fracturados (Kerle *et al.* 2003, Opfergelt *et al.* 2006), aunque también a la presencia de usos humanos inadecuados en las laderas de muchos de los volcanes que la conforman (Kerle *et al.* 2003).

Por otra parte, entre las especies registradas en el deslizamiento durante el periodo de estudio apenas se encontraron algunas de las especies nativas habitualmente presentes en los claros o los bosques secundarios locales, y las pocas existentes mostraron una abundancia baja (Capítulos 3, 4 y 5). *Lysiloma divaricatum* constituye una excepción al respecto. Esta especie, típica de los bosques tropicales secos centroamericanos y con una elevada capacidad de rebrote (Cervantes *et al.* 1996, 1998, Barrance *et al.* 2003, Breceda *et al.* 2005), mostró multitud de ejemplares aislados en los sectores erosivos del deslizamiento y una gran abundancia en las comunidades vegetales del bosque adyacente (Capítulo 3). La distribución espacial de las comunidades vegetales es el resultado de las condiciones ambientales y del régimen de perturbaciones de una zona determinada (Mackey y Currie 2000), y la estabilidad de las mismas depende en gran medida de la capacidad de resistencia o resiliencia a las perturbaciones de las especies que las componen (Halpern 1988, Pimm 1991). En muchas áreas montañosas del mundo donde los deslizamientos de ladera constituyen una perturbación frecuente se han encontrado especies arbóreas o arbustivas que suelen ser abundantes tanto en estos últimos como en los bosques locales. Entre estas destacan *Cyrilla racemiflora* (Luquillo, Puerto Rico, EEUU) (Guariguata 1990), *Metrosideros polymorpha* ("Ninole ridges", Hawaii, EEUU) (Restrepo y Vitousek 2001), *Tsuga canadensis* y *Betula lenta* ("Massanutten Mountain", Virginia, EEUU) (Hupp 1983), *Pinus thumbergii* (Kagoshima, Japón) (Shimokawa 1984), *Kauri australis* ("Waitakere ranges", Nueva Zelanda) (Claesens *et al.* 2006). Para explicar este hecho muchos de estos estudios sugieren la existencia de "adaptaciones a los deslizamientos" en la flora local (Restrepo y Vitousek 2001, Hupp 1983, Shimokawa 1984, Claesens *et al.* 2006). De esta forma, la abundancia de *L. divaricatum* en las laderas del Volcán Casita podría estar relaciona-

da con la presencia de deslizamientos en las mismas en épocas relativamente recientes. Esto sugiere que, a pesar de su frecuencia relativamente baja, los deslizamientos pueden jugar un importante papel en la estructuración de las comunidades vegetales de las laderas del Volcán.

El deslizamiento del Volcán Casita ha sido colonizado por especies muy diferentes a las que han aparecido en otros deslizamientos estudiados en América Central y las Antillas (**Apéndice 4**). Sin embargo, es posible que las mayores diferencias entre los procesos de recuperación de la cubierta vegetal en deslizamientos situados en áreas con clima tropical seco o con clima tropical húmedo o subtropical premontano, no se deban a la composición de especies, sino a las tasas de cambio, a la cantidad de biomasa acumulada, y a la abundancia de distintos atributos morfo-funcionales en la vegetación pionera (Lawrence R. Walker, comunicación personal). Las bajas tasas de cambio en la abundancia de especies (Capítulos 4 y 5), el escaso biovolumen del estrato leñoso (Capítulo 4) y la elevada presencia de gramínoideas y de forbios fijadores de nitrógeno en el estrato herbáceo de los sectores erosivos del deslizamiento sugieren que estas diferencias van a ser particularmente agudas en las áreas más inestables e infértiles de los deslizamientos, cuya colonización va a ser mucho más lenta en el trópico seco.

Es importante señalar también que en América Central, debido al cambio climático, está aumentando la frecuencia y la intensidad de los fenómenos atmosféricos que pueden provocar deslizamientos (Goldenberg *et al.* 2001, Webster *et al.* 2005) y que el rápido incremento poblacional está provocando un aumento en la frecuencia y la intensidad de las perturbaciones humanas (Hooper *et al.* 2004). En la presente tesis doctoral se demuestra que los deslizamientos y las perturbaciones humanas no solo coexisten, sino que interaccionan entre sí, produciéndose importantes sinergias entre estos dos tipos de fenómenos (Capítulos 3, 4 y 5), por lo que un aumento en la frecuencia y la intensidad de ambos supondría una importante modificación del régimen de perturbaciones en la región del Pacífico de América Central. Ello tendría importantes efectos en la dinámica de la vegetación a escala de paisaje, favoreciendo la deforestación y la degradación progresiva de los bosques tropicales secos (Dale *et al.* 2000, Quigley y Platt 2003). En este sentido, los resultados presentados en esta memoria de tesis corroboran las predicciones realizadas recientemente sobre el futuro de este tipo de ecosistemas (Miles *et al.* 2006).

Perspectivas de Investigación

La presente tesis doctoral constituye una contribución a las investigaciones realizadas sobre la sucesión en deslizamientos de gran tamaño situados en áreas humanizadas con clima tropical seco. Los resultados de la misma ofrecen respuestas, pero también plantean nuevas preguntas, por lo que es imprescindible realizar una breve exposición de las perspectivas de investigación que se abren a partir de estos.

Los resultados del Capítulo 6 indican la existencia de importantes diferencias en los patrones de puntos de las parcelas entre los diferentes años de estudio y los diferentes sectores, sin embar-

go, no ha sido comprobada la significación estadística de las mismas, para lo cual podrían emplearse aproximaciones basadas los modelos de "Análisis de Patrones de Puntos Replicados" sencillos (Cressie 1991, Batista y Maguire 1998, Wiegand y Moloney 2004) y mixtos (Bell y Grunwald 2004). Puede estudiarse también si los cambios en los patrones de puntos dependen de los valores de riqueza y biomasa en las parcelas, especialmente de esta última variable, que tiene una mayor dimensión espacial.

Los resultados de los Capítulos 4, 5, 6 y 7 sugieren la existencia de algunas interacciones bióticas cuyo papel como mecanismos de sucesión sería interesante estudiar de forma experimental. Así, podría comprobarse la existencia de competencia entre *T. micrantha* y *M. calabura* (Capítulo 6) mediante la realización de experimentos consistentes en la siembra y la manipulación de las densidades relativas de estas especies (Gurevitch *et al.* 1992, Laska y Wootton 1998). También podría determinarse si la existencia de competencia asimétrica por la luz entre los individuos de *T. micrantha* de los sectores deposicionales acaba ocasionando o no un proceso de autoaclareo (Capítulo 7). Para estudiar si *C. ternatea* contribuye a la mejora y estabilización de los sustratos de los sectores erosivos, y si tiene un efecto inhibitorio para la germinación y el establecimiento de propágulos de especies leñosas (Capítulo 5), podrían realizarse experimentos de campo consistentes en la exclusión o "remoción" de esta especie (Zavaleta *et al.* 2001). Asimismo, realizando experimentos similares a los de Gosling (2005) y Shumway (2000) podría determinarse la capacidad fijadora de N₂ de *D. nicaraguense*, *C. ternatea* y *S. pruriens* (entre otras) y si esta se traduce en la mejora apreciable del contenido en nitrógeno de los suelos, y por tanto, en una mayor germinación y en un mayor establecimiento de nuevas especies. Otro aspecto interesante que podría analizarse en relación con la ecología funcional de las especies clave es la tolerancia al estrés hídrico y la escasez de nutrientes de *W. urens*, lo que serviría para desvelar el motivo de la muerte de los individuos jóvenes de esta especie en áreas especialmente desfavorables (Capítulo 6). Asimismo, sería interesante estudiar los mecanismos existentes tras la fuerte expansión de las especies del género *Desmodium* después de los incendios (Capítulo 4).

Más allá del marco que suponen los resultados de la presente tesis, sería conveniente estudiar los patrones, las causas y los mecanismos del proceso de sucesión en el deslizamiento del Volcán Casita a medio y largo plazo. Para ello habría que continuar con los muestreos en las 28 parcelas permanentes. En estos, que podrían realizarse con una periodicidad anual o cada cuatro o cinco años, deberían recogerse de forma sistemática datos relativos a las mismas variables y factores estudiados hasta el momento (Capítulo 2), aunque podrían incluirse otros nuevos como la disponibilidad hídrica (medida del potencial hídrico de los suelos). Para la continuación de los muestreos a largo plazo en el Volcán Casita este podría ser incluido en la lista de lugares de la red "LTER" ("Long Term Ecological Research") (Hobbie 2003).

El papel que juegan los deslizamientos en la estructura y la dinámica del bosque tropical seco centroamericano podría analizarse mediante la realización de un estudio sobre la abundancia de *L. divaricatum* en relación con la frecuencia de deslizamientos en las laderas de la cordille-

ra de los Maribios. Para ello, debería comprobarse si la presencia de ciertos atributos topográficos o de altos valores de índices de riesgo de deslizamientos explica la presencia de esta especie en las laderas de la cordillera (Claessens *et al.* 2006). Siguiendo una aproximación similar a la de algunos trabajos realizados recientemente (Glade 2003, Lambin *et al.* 2003, Nagendra *et al.* 2003, Restrepo y Álvarez 2006), también podría analizarse el proceso de recuperación de la cubierta vegetal en la "población" de deslizamientos existente en la cordillera de los Maribios, y calcular la frecuencia y el porcentaje de territorio afectado por estos mismos en un periodo de tiempo determinado. La obtención de estos datos posibilitaría la realización de trabajos comparativos sobre el papel de los deslizamientos en la dinámica y la estructura de distintos ecosistemas tropicales.

Recomendaciones para la restauración del deslizamiento

El estudio del proceso de sucesión es básico para el diseño de estrategias de restauración ecológica en áreas afectadas por perturbaciones (Luken 1990, Hobbs 1999). De esta forma, aunque no fuese uno de los objetivos de la presente tesis doctoral, en el siguiente apartado se ofrecen una serie de recomendaciones relacionadas con la restauración del deslizamiento del Volcán Casita destinadas a los técnicos estatales o municipales, cooperantes, educadores, y campesinos a los que corresponde la toma de decisiones acerca de la gestión y conservación de los recursos de la zona.

A pesar de la rapidez de las tasas de revegetación existentes en zonas tropicales, la restauración ecológica de áreas afectadas por perturbaciones en este tipo de ecosistemas tiene una enorme importancia (Chazdon 2003). Esta no solo contribuye de manera notable a la reducción de los niveles de carbono atmosférico globales (Maser *et al.* 1995) y a la recuperación de la enorme pérdida de biodiversidad que se está produciendo debido a la tala de bosques primarios (Bawa *et al.* 2004), sino que además, constituye una valiosa herramienta complementaria a la gestión de espacios protegidos (Bawa y Seidler 1998) y al desarrollo de medidas para evitar la erosión y la pérdida de suelo fértil en zonas rurales densamente pobladas y que presentan una fuerte sequía estacional (Lal 2000). En el caso del deslizamiento del Volcán Casita, en el que existe un elevado riesgo de deslizamientos retrogresivos y movimientos en masa (Scott *et al.* 2005), la restauración puede también contribuir a la reducción de la inestabilidad en las laderas superiores y a la prevención de los riesgos naturales asociados. Asimismo, el diseño de estrategias para facilitar la recuperación de los ecosistemas es altamente recomendable en regiones como América Central donde puede aumentar la frecuencia de deslizamientos y otras perturbaciones a gran escala debido al cambio climático y a la acción humana (Dale *et al.* 2000).

Para el diseño de estrategias de restauración apropiadas en el deslizamiento del Volcán Casita es necesario tener en cuenta varios aspectos. En primer lugar, los bosques tropicales secos no son un ecosistema particularmente difícil de restaurar debido a su elevada resiliencia ante las perturbaciones (Fajardo *et al.* 2005), y a que muchas de las especies que los forman son resis-

tentes a la sequía y poseen una elevada capacidad de rebrote (Janzen 2002, Vieira y Scariot 2006). Sin embargo, la recuperación de comunidades vegetales con una estructura y una composición de especies similar a la de los bosques originales es difícilmente alcanzable en cualquier proyecto de restauración (Balaguer 2002), y en el caso del deslizamiento va a ser virtualmente imposible debido a la inestabilidad y la escasa fertilidad de los sustratos, a la elevada frecuencia de las perturbaciones humanas y a la presencia de especies exóticas fuertemente invasoras en muchas zonas del mismo.

Por otra parte, el deslizamiento se encuentra en una zona que posee un bajo índice de desarrollo humano y en la que un elevado porcentaje de la población depende directamente de los recursos naturales para su supervivencia (Capítulos 2 y 4), por lo que las estrategias de restauración deben aspirar a la rehabilitación de ecosistemas capaces de proporcionar servicios ambientales y recursos económicos a las comunidades locales (Montagnini 2001, Meli 2003, Gómez-Sal 2004, Lamb *et al.* 2005). En un área tan densamente poblada y en la que los usos humanos juegan un papel tan importante en la dinámica de las comunidades vegetales (Capítulos 3, 4 y 5), el éxito de la restauración va a depender, más que en las intervenciones técnicas concretas, en la puesta en práctica de determinadas medidas de gestión que frenen el daño que las actividades humanas provocan en los ecosistemas locales, y aseguren la conservación de los recursos existentes, permitiendo que la naturaleza se recupere por sí misma (Janzen 2002).

El diseño de un proyecto de restauración para el deslizamiento del Volcán Casita pasa por diferenciar, en primer lugar, las áreas que van a ser restauradas de aquellas en las que no va a realizarse ningún tipo de intervención o estas van a ser mínimas. Las últimas podrían acotarse y destinarse a la investigación científica, e incluirían los terrenos de propiedad estatal que forman parte del Parque Natural (Capítulo 2) como los sectores erosivos y D2, así como algunas zonas de los sectores transicionales (en especial de T1). Las "áreas de restauración" incluirían el resto de sectores. En las distintas áreas del deslizamiento se llevarían a cabo medidas dirigidas a superar los "umbrales de transición" abióticos y bióticos que impiden la recuperación de la cubierta vegetal (Rietkerk y van de Koppel 1997, Whisenant 2002).

Sectores erosivos

En los sectores erosivos el principal problema para la recuperación de la vegetación es la inestabilidad y la baja fertilidad de los sustratos (Capítulos 4 y 5). Asimismo, estos se encuentran dentro de los límites del Parque Natural (Capítulo 2), por lo que las intervenciones que se desarrollen en los mismos deben ser mínimas. En primer lugar habría que realizar una valoración geotécnica del riesgo de deslizamientos retrogresivos y grandes movimientos en masa, especialmente en los sectores E2 y E3. Si dicho riesgo fuera elevado podrían aplicarse medidas "duras" de estabilización de relieves como las recomendadas por la IECA ("Asociación Internacional de Control de la Erosión") (Fitfield 2004). En caso contrario, se llevarán a cabo

medidas de "ingeniería ecológica" de bajo coste y escasas necesidades de mantenimiento (Mitsch y Jorgensen 2003, Odum y Odum 2003).

En E2, las parcelas con menor pendiente y zonas cóncavas en su interior presentaron contenidos en nutrientes y valores de biovolumen en el estrato leñoso mayores que las demás (Capítulo 4), lo que sugiere que en este sector podrían crearse zonas cóncavas artificiales que contribuyesen a estabilizar los sustratos reduciendo la escorrentía superficial. En estas, además, aumentaría la infiltración del agua y la retención de la materia orgánica, los nutrientes, y las semillas arrastradas por la escorrentía superficial, lo que facilitaría la germinación y el establecimiento de las especies leñosas (Whisenant *et al.* 1995). En E2 también podrían plantarse especies herbáceas y arbustivas con amplios sistemas radiculares, mecanismos de expansión vegetativa y capacidad para fijar el nitrógeno atmosférico, similares a las que se emplean para la restauración de áreas altamente inestables e improductivas como los taludes de carreteras (Morgan y Rickson 1995, Bochet *et al.* 2002, Cano y Montalvo 2003, Bochet *et al.* 2006). Aunque algunas de las especies colonizadoras presentes en el deslizamiento poseen estas características (**Apéndice 1**), sería imprescindible evaluar las propiedades estabilizadoras y mejoradoras de las mismas de forma experimental (Jones *et al.* 1994, García-Fayos *et al.* 2000, Bochet y García-Fayos 2004) antes de utilizarlas para la restauración.

La realización de enmiendas orgánicas es poco recomendable debido a su elevado coste, y a que el éxito de las mismas está fuertemente determinado por la dinámica geomorfológica e hidrológica de las áreas donde se aplican (Parrotta y Knowles 1999, Jim 2001, Whisenant 2002). Sin embargo, podría considerarse el empleo de estas en las zonas de menor pendiente de E1. En E3, cubierto por derrubios de gran tamaño (Capítulos 2, 4 y 5), apenas podrían llevarse a cabo medidas efectivas de restauración.

Sectores transicionales

En los sectores transicionales del deslizamiento, la incidencia del fuego ha sido la principal fuerza directora de la sucesión temprana (Capítulos 4 y 5) y con toda seguridad va a constituir la principal barrera para la recuperación de comunidades vegetales diversas y funcionales. Por tanto, en estos sectores deberían llevarse a cabo estrategias de restauración tendentes a reducir la expansión de incendios desde zonas adyacentes. La supresión de este tipo de perturbaciones o la reducción de su frecuencia es uno de los objetivos principales de la restauración de áreas degradadas en zonas con clima tropical seco (Vieira y Scariot 2006), y si este se alcanza, la regeneración natural posterior es relativamente rápida (Aide *et al.* 2000, Janzen 2002). La reducción de la frecuencia de incendios en las áreas adyacentes al deslizamiento es difícil debido a que el uso del fuego está enormemente arraigado entre los campesinos de la zona (Capítulo 2). Sin embargo, la expansión de los incendios a los sectores transicionales del deslizamiento puede evitarse eliminando el exceso de biomasa vegetal herbácea presente en estos y especialmente, reduciendo la cobertura de "Jaraguá" (*H. rufa*) (Capítulo 5).

En algunas áreas protegidas se han restaurado bosques tropicales secos mediante la remoción mecánica simple de la biomasa herbácea y la siembra posterior de especies nativas aisladas o formando "islas de vegetación", que reducen la disponibilidad de luz y actúan como posaderos para aves frugívoras dispersoras de especies sucesionales tardías (Cabin *et al.* 2002, Janzen 2002, Zahwai y Augspurger 2006). Al no estar dentro de los límites del Parque Natural, en los sectores transicionales del deslizamiento, la biomasa herbácea podría ser eliminada favoreciendo el pastoreo y la inclusión de herbívoros. De hecho, las parcelas que se han vendido en estos sectores durante los últimos años han sido transformadas en pastizales para el ganado ("potreros"), y en ellas la cobertura de *H. rufa* se ha reducido considerablemente (Pedrarias Dávila, comunicación personal). Aunque la plantación de especies nativas o "islas de vegetación" en estas fincas es inviable, podría desarrollarse un programa de incentivos para promover entre los propietarios de las mismas el uso de setos vivos, lo que incrementaría la diversidad y la funcionalidad ecológica de estas fincas.

Sectores deposicionales

Dentro de los sectores deposicionales tan solo se realizarían actuaciones de restauración en D1. La restauración de este sector no es fácil debido a la elevada presión de uso humano que soporta. La superficie ocupada por los bosques pioneros de "Capulín macho" (*T. micrantha*) y "Capulín hembra" (*M. calabura*) que dominaban este sector en 2002 se ha reducido enormemente debido a las talas que se han producido durante los últimos años. Por otra parte, en Mayo de 2003, el Ministerio Agropecuario y Forestal de la República de Nicaragua (MAGFOR) realizó una plantación de *Eucalyptus camaldulensis* (Eucalipto) en la zona inferior de este sector (MAGFOR 2005).

Las estrategias de restauración más adecuadas para este amplio sector pasan, en primer lugar, por la conservación de los bosques pioneros de Capulín macho y Capulín hembra aún existentes. En estos podría llevarse a cabo la siembra directa de plántones de especies nativas con escasa capacidad de dispersión en el sotobosque. Esta técnica se ha empleado de forma exitosa en bosques secundarios alejados de las fuentes de propágulos (Parrotta y Knowles 1999, Aide *et al.* 2000, Lee *et al.* 2005) similares a los existentes en D1. Sin embargo, antes de realizar ningún tipo de actuación, es imprescindible suprimir o reducir la frecuencia de las talas. Lo que puede lograrse mediante el desarrollo de un sistema de "incentivos para la auto-regulación" (Ruiz-Pérez *et al.* 1993, Harcourt y Sayer 1996) o de "pagos por servicios ambientales" (Sierra y Russman 2006) destinado a los pobladores locales. También podría reducirse la frecuencia de las talas mediante la realización de plantaciones forestales en las zonas en las que los bosques pioneros han sido eliminados. En áreas tropicales, las plantaciones forestales mejoran la productividad de los suelos y contribuyen a acelerar el proceso de sucesión ecológica (Brown y Lugo 1994, Guariguata *et al.* 1995, Parrotta *et al.* 1997, Carnevale y Montagnini 2001, Cusack y Montagnini 2004). También constituyen una fuente de ingresos para los pobladores locales (Evans 1999, Montagnini 2001) y proporcionan a estos algunos productos que de otra manera serían tomados de los bosques de la zona (McNabb y Wadouski 1999). Sin embargo, para que

las plantaciones cumplan estos dos objetivos no deben desarrollarse bajo criterios exclusivamente productivistas (Lamb 1998, Healey y Gara 2003, Kanowski *et al.* 2005).

La plantación "energética" de Eucalipto (*E. camaldulensis*) desarrollada en la zona deposicional inferior del deslizamiento del Volcán Casita tiene el objetivo de suministrar leña a los campesinos de la zona (MAGFOR 2005). El poder calorífico de la leña de esta especie es elevado (4800 Kcal/Kg) (Herrera y Morales 1993, INAFOR 1994b), sin embargo, las plantaciones de la misma realizadas en zonas tropicales no han contribuido a la mejora de las condiciones edáficas (Warren y Zou 2002), ni a potenciar la germinación y el establecimiento de especies tardías en el sotobosque (Kanowski *et al.* 2005), por lo que sería recomendable la sustitución de esta plantación por otra diseñada con criterios diferentes. En esta última podrían emplearse especies que, además de tener una elevada tasa de crecimiento y de ser capaces de producir leña, contribuyesen a la mejora de las condiciones edáficas y a la germinación y el establecimiento de especies tardías en el sotobosque. Al igual que el Eucalipto, el Capulín macho posee una elevada tasa de crecimiento, una gran capacidad de rebrote que le permite recuperarse fácilmente de las cortas (Kammesheidt 1998, de Souza y Valio 2001) y una leña cuyo poder calorífico es elevado (4500 Kcal/Kg) (NAC 1980). Por otra parte, es una especie que contribuye enormemente a la mejora de las condiciones edáficas (Vázquez-Yanes 1998, Vázquez-Yanes *et al.* 1999, Rodrigues *et al.* 2004), que ha sido empleada con éxito en la restauración de áreas degradadas en México (Alvarez-Aquino *et al.* 2005) y Brasil (de Souza y Batista 2004), y con la que están muy familiarizados los campesinos del área de estudio. Todo esto implica que, paradójicamente, *T. micrantha* podría ser empleada en una nueva plantación, aunque también podrían usarse para la misma especies como la Teca (*Tectona grandis*), o el Neem (*Azadiracta indica*). Esta última, a pesar de no ser originaria de la región neotropical, contribuye enormemente al enriquecimiento del suelo y posee infinidad de usos (INAFOR 1994a).

En el caso de que no surgieran especies tardías en el sotobosque de la plantación a los cuatro o cinco años de realizarse la misma, podrían realizarse "siembras de enriquecimiento" en este. En proyectos de restauración de bosques tropicales secos degradados llevados a cabo en América Central se han empleado con éxito para el mismo objetivo especies como el Cortés (*Tabebuia ochracea*) (Hernández-Salas 2002, Molina 2002), el Roble (*Tabebuia rosea*) (Molina 2002, Mora-Santacruz 2002), el Pochote (*Bombacopsis quinatum*) (Molina 2002, Toval 2003), el Guanacaste de Oreja (*Enterolobium cyclocarpum*) (Mora-Santacruz 2002), el Guácimo de ternero (*Guazuma ulmifolia*) (Hernández-Salas 2002), el Madero negro (*Gliricidia sepium*) y la Leucaena (*Leucaena leucocephala*) (Toval 2003). Muchas de estas especies son muy abundantes en las áreas adyacentes al deslizamiento y están disponibles en los viveros comunitarios locales (Tercero-Talavera 2005).

Referencias

- Aide T.M., Zimmerman J.K., Pascarella J.B. *et al.* 2000. Forest regeneration in a chronosequence of tropical abandoned pastures: Implications for restoration ecology. *Restoration Ecology*. 8 (4): 328-38.
- Alvarez-Aquino C., Williams-Linera G. y Newton A. 2005. Disturbance effects on the seed bank of Mexican cloud forest fragments. *Biotropica*. 37 (3): 337-42.
- Antonovics J. y Levin D.A. 1980. The ecological and genetic consequences of density-dependent regulation in

- plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 11: 411-52.
- Balaguer L. 2002. Las limitaciones de la restauración de la cubierta vegetal. *Ecosistemas*. Año XI, nº 1, (Enero-Abril).
- Barrance A.J., Flores L., Padilla E. *et al.* 2003. Trees and farming in the dry zone of southern Honduras I: "campesino" tree husbandry practices. *Agroforestry Systems*. 59 (2): 97-106.
- Bartha S., Meiners S., Pickett S.T.A. *et al.* 2003. Plant colonization windows in a mesic old field succession. *Applied Vegetation Science*. 6: 205-12.
- Batista J. y Maguire D.A. 1998. Modelling the spatial structure of tropical forests. *Forest Ecology and Management*. 110: 293-314.
- 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.
- y Seidler R. 1998. Natural forest management and conservation of biodiversity in tropical forests. *Conservation Biology*. 12 (1): 46-55.
- 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.
- Bell M.L. y Grunwald G.K. 2004. Mixed models for the analysis of replicated spatial point patterns. *Biostatistics*. 5 (4): 633-48.
- Belyea L.R. y Lancaster J. 1999. Assembly rules within a contingent ecology. *Oikos*. (86): 402-416.
- Bochet E. y García-Fayos P. 2004. Factors controlling vegetation establishment and water erosion on motorway slopes in Valencia, Spain. *Restoration Ecology*. 12 (2): 166-74.
- , Poesen J. y Rubio J.L. 2002. Influence of plant morphology on splash erosion in a Mediterranean matorral. *Zeitschrift Fur Geomorphologie*. 46 (2): 223-43.
- 2006. Runoff and soil loss under individual plants of a semi-arid Mediterranean shrubland: influence of plant morphology and rainfall intensity. *Earth Surface Processes and Landforms*. 31 (5): 536-49.
- Boeken B. y Shachak M. 1998. The dynamics of abundance and incidence of annual plant species during colonization in a desert. *Ecography*. 21 (1): 63-73.
- Bogucki D.J. 1976. Debris slides in the Mt. Le Conte area, Great Smoky Mountains National Park, USA. *Geografiska Annaler A*. 58: 179-91.
- Breceda A., Ortiz V. y Scrosati R. 2005. Mauto (*Lysiloma divaricatum*, Fabaceae) allometry as an indicator of cattle grazing pressure in a tropical dry forest in northwestern Mexico. *Rangeland Ecology & Management*. 58 (1): 85-8.
- Brown S. y Lugo A.E. 1994. Rehabilitation of tropical lands: a key to sustaining development. *Restoration Ecology*. 2: 97-111.
- Cabin R.J., Weller S.G., Lorence D.H. *et al.* 2002. Effects of microsite, water, weeding, and direct seeding on the regeneration of native and alien species within a Hawaiian dry forest preserve. *Biological Conservation*. 104 (2): 181-90.
- Cano A. y Montalvo J. 2003. Tipos y estereotipos de plantas contra la erosión: evaluación multicriterio aplicada a taludes. En: I Simposio Nacional sobre Control de la Erosión y Degradación del Suelo, Madrid, 9-11 Julio 2003.
- Capers R.S., Chazdon R.L., Brenes A.R. *et al.* 2005. Successional dynamics of woody seedling communities in wet tropical secondary forests. *Journal of Ecology*. 93 (6): 1071-84.
- Carnevale N. y Montagnini F. 2001. Facilitating regeneration of secondary forests with the use of mixed and pure plantations of indigenous tree species. *Forest Ecology and Management*. 163: 217-27.
- Cervantes V., Arriaga V., Meave J. *et al.* 1998. Growth analysis of nine multipurpose woody legumes native from southern Mexico. *Forest Ecology and Management*. 110 (1-3): 329-41.
- , Carabias J. y Vazquez-Yanes C. 1996. Seed germination of woody legumes from deciduous tropical forest of southern Mexico. *Forest Ecology and Management*. 82 (1-3): 171-84.
- Chapin III F.S., Walker L.R., Fastie C.L. *et al.* 1994. Mechanisms of primary succession following deglaciation

- at Glacier Bay, Alaska. *Ecological Monographs*. 64 (2): 149-75.
- Chazdon R.L. 2003. Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*. 6 (1-2): 51-71.
- Claesens L., Verburg P.H., Schoorl J.M. *et al.* 2006. Contribution of topographically based landslide hazard modelling to the analysis of the distribution and ecology of Kauri (*Agathis australis*). *Landscape Ecology*. 21: 63-76.
- Cressie N.A.C. 1991. *Statistics for spatial data*. Wiley, London.
- Cusack D. y Montagnini F. 2004. The role of native species plantations in recovery of understory woody diversity in degraded pasturelands of Costa Rica. *Forest Ecology and Management*. 188 (1-3): 1-15.
- Dale V.H., Joyce L.A., McNulty S. *et al.* 2000. The interplay between climate change, forests, and disturbances. *Science of the Total Environment*. 262 (3): 201-4.
- 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.
- de Souza F.M. y Batista J.L.F. 2004. Restoration of seasonal semideciduous forests in Brazil: influence of age and restoration design on forest structure. *Forest Ecology and Management*. 191 (1-3): 185-200.
- de Souza R.P. y Valio I.F.M. 2001. Seed size, seed germination, and seedling survival of Brazilian tropical tree species differing in successional status. *Biotropica*. 33 (3): 447-57.
- del Moral R. 1998. Early succession 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 Bliss L.C. 1993. Mechanisms of primary succession: insights resulting from the eruption of Mount St. Helens. *Advanced Ecology Research*. 24: 1-66.
- y Jones C. 2002. Vegetation development on pumice at Mount St. Helens, USA. *Plant Ecology*. 162 (1): 9-22.
- y Lacher I.L. 2005. Vegetation patterns 25 years after the eruption of Mount St. Helens Washington, USA. *American Journal of Botany*. 92 (12): 1948-56.
- y Rozzell L.R. 2005. Long-term effects of *Lupinus lepidus* on vegetation dynamics at Mount St. Helens. *Plant Ecology*. 181 (2): 203-15.
- y Wood D.M. 1988. Dynamics of herbaceous vegetation recovery of Mount St. Helens, Washington USA, after a volcanic eruption. *Vegetatio*. 74: 11-27.
- Donoso C., Sandoval V., Grez R. *et al.* 1993. Dynamics of *Fitzroya cupressoides* forests in southern Chile. *Journal of Vegetation Science*. 4: 303-12.
- Elias R.B. y Dias E. 2004. Primary succession on lava domes on Terceira (Azores). *Journal of Vegetation Science*. 15 (3): 331-8.
- Evans J. 1999. Planted forests of the wet and dry tropics: their variety, nature and significance. *New Forests*. 17: 25-36.
- Facelli J.M. y D'Angela E. 1990. Directionality, convergence and rate of change of change during early succession in the inland pampa, Argentina. *Journal of Vegetation Science*. 1: 255-60.
- Fajardo L., Gonzalez V., Nassar J.M. *et al.* 2005. Tropical dry forests of Venezuela: Characterization and current conservation status. *Biotropica*. 37 (4): 531-46.
- Fitfield J.S. 2004. *Designing for effective sediment and erosion control on construction sites*. Forrester Press, San Francisco.
- 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.
- Fridriksson S. 1987. Plant colonization of a volcanic island, Surtsey, Iceland. *Arctic and Alpine Research*. 19: 425-31.
- García-Fayos P., García-Ventoso B. y Cerdà A. 2000. Limitations to plant establishment on eroded slopes in south-eastern Spain. *Journal of Vegetation Science*. 11: 77-86.
- Garwood N.C., 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.
- Glade T. 2003. Landslide occurrence as a response to land use change: A review of evidence from New Zealand. *CATENA*. 51: 297-314.
- Goldenberg S.B., Landsea C.W., Mestas-Nunez A.M. *et al.* 2001. The recent increase in Atlantic hurricane activity: Causes and implications. *Science*. 293 (5529): 474-9.
- Gómez-Sal A. 2004. Sostenibilidad ecológica, espacios y oportunidades para un reto inaplazable. En: Gómez-Sal A. (coord), *Desafíos de la sostenibilidad en América Latina*. Quorum nº 10, Universidad de Alcalá, Alcalá de Henares. pp. 23-43.
- González O.J. 1994. Dynamics of tropical dry forests in St. Lucía, West Indies. Dissertation, University of Michigan.
- Gosling P. 2005. Facilitation of *Urtica dioica* colonisation by *Lupinus arboreus* on a nutrient-poor mining spoil. *Plant Ecology*. 178 (2): 141-8.
- Greipsson S. y Davy A. 1997. Responses of *Leymus arenarius* to nutrients: Improvement of seed production and seedling establishment for land reclamation. *Journal of Applied Ecology*. 34: 1165-76.
- Guariguata M.R. 1990. Landslide disturbance and forest regeneration in the upper Luquillo Mountains of Puerto Rico. *Journal of Ecology*. 78: 814-32.
- , Chazdon R.L., Denslow J.S. *et al.* 1997. Structure and floristics of secondary and old-growth forest stands in lowland Costa Rica. *Plant Ecology*. 132: 107-20.
- , Rheingans R. y Montagnini F. 1995. Early woody invasion under tree plantations in Costa Rica: Implications for forest restoration. *Restoration Ecology*. 3 (4): 252-60.
- Gurevitch J., Morrow L.L., Wallace A. *et al.* 1992. A meta analysis of field experiments on competition. *American Naturalist*. 140: 539-72.
- Halpern C.B. 1988. Early successional pathways and the resistance and resilience of forest communities. *Ecology*. 69: 1703-15.
- Harcourt C.S. y Sayer J.A. 1996. *The Conservation Atlas of Tropical Forests: The Americas*. World Conservation Monitoring Center and IUCN. Simon & Schuster, New York.
- Harms K.E., Powers J.S. y Montgomery R.A. 2004. Variation in small sapling density, understorey cover and resource availability in four Neotropical forests. *Biotropica*. 36:40-51.
- Healey S.P. y Gara R.I. 2003. The effect of a teak (*Tectona grandis*) plantation on the establishment of native species in an abandoned pasture in Costa Rica. *Forest Ecology and Management*. 176 (1-3): 497-507.
- Hendrix L.B. 1981. Post-eruption succession on Isla Fernandina, Galápagos. *Madroño*. 28: 242-54.
- Hernández-Salas Z. 2002. Cronosecuencia del bosque seco secundario tropical en el Parque Nacional Palo Verde, Bagaces (Costa Rica). En: *Ecosistemas forestales de bosque seco tropical: Investigaciones y resultados en Mesoamérica*. Instituto de Investigación y Servicios Forestales (INISEFOR)- Universidad Nacional de Costa Rica (UNA), Heredia. pp. 136-145.
- Herrera Z. y Morales A. 1993. Propiedades y usos potenciales de 100 maderas nicaragüenses. Laboratorio de Tecnología de la Madera. Instituto Nicaragüense de los Recursos Naturales y del Ambiente (IRENA), Managua.

- Hobbie J.E. 2003. Scientific accomplishments of the Long Term Ecological Research program: an Introduction. *BioScience*. 53 (1): 21-32.
- Hobbs R.J. 1999. Restoration of disturbed ecosystems. En: Walker L.R. (eds), *Ecosystems of disturbed ground. Ecosystems of the world*. Elsevier, Amsterdam. pp. 673-87.
- Holling C.S. 1992. Cross-scale morphology, geometry and dynamics of ecosystems. *Ecological Monographs*. 62 (4): 447-502.
- Hooper E., Legendre P. y Condit R. 2004. Factors affecting community composition of forest regeneration in deforested, abandoned land in Panama. *Ecology*. 85 (12): 3313-26.
- Hupp C.R. 1983. Seedling establishment on a landslide site. *Castanea*. 48: 89-98.
- INAFOR 1994a. *Azadiracta indica*, A.Juss (Meliaceae). Maderas Nicaragüenses (Colección de Fichas Técnicas). Gobierno de Nicaragua. Instituto Nacional Forestal (INAFOR), Managua.
- 1994b. *Eucaliptus camaldulensis*, Dehnh. (Mytaceae). Maderas Nicaragüenses (Colección de Fichas Técnicas). Gobierno de Nicaragua. Instituto Nacional Forestal (INAFOR), Managua.
- Janzen D.J. 2002. Tropical dry forest: "Área de Conservación Guanacaste", northwestern Costa Rica. En: Perrow M.R. and Davy A.J. (eds), *Handbook of Ecological Restoration. Volume 2, Restoration in Practice.*, Cambridge University Press, Cambridge (UK). pp. 559-83.
- Jim C.Y. 2001. Ecological and landscape rehabilitation of a quarry site in Hong Kong. *Restoration Ecology*. 9 (1): 85-94.
- Jirón F.A. y Sánchez-Ríos M.R. 2003. Caracterización de suelos y oferta de semillas en diferentes sectores del deslave del Volcán Casita. Tesis de maestría. Guevara O. and Dávila P. (dirs). Universidad Nacional Autónoma de Nicaragua - León (UNAN-León), León.
- Jones C.G., Lawton J.H. y Shachek M. 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*. 69: 373-386.
- Kammesheidt L. 1998. The role of tree sprouts in the restorations of stand structure and species diversity in tropical moist forest after slash-and-burn agriculture in Eastern Paraguay. *Plant Ecology*. 139 (2): 155-65.
- Kanowski J., Catterall C.P. y Wardell-Johnson G.W. 2005. Consequences of broadscale timber plantations for biodiversity in cleared rainforest landscapes of tropical and subtropical Australia. *Forest Ecology and Management*. 208 (1-3): 359-72.
- Kerle N., de Vries B.V. 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.
- Lal R. 2000. Soil management in the developing countries. *Soil Science*. 165 (1): 57-72.
- Lamb D. 1998. Large-scale ecological restoration of degraded tropical forest lands: The potential role of timber plantations. *Restoration Ecology*. 6 (3): 271-79.
- , Erskine P.D. y Parrotta J.A. 2005. Restoration of degraded tropical forest landscapes. *Science*. 310 (5754): 1628-32.
- Lambin E.F., Geist H.J. y Lepers E. 2003. Dynamics of land-use and land-cover change in tropical regions. *Annual Review in Environmental Research*. 28: 205-41.
- Langenheim J.H. 1956. Plant succession on subalpine earthflow in Colorado. *Ecology*. 37: 301-17.
- Laska M.S. y Wootton J.T. 1998. Theoretical concepts and empirical approaches to measuring interaction strength. *Ecology*. 79: 461-76.
- Lee E.W.S., Hau B.C.H. y Corlett R.T. 2005. Natural regeneration in exotic tree plantations in Hong Kong, China. *Forest Ecology and Management*. 212 (1-3): 358-66.
- Luken J.O. 1990. *Directing ecological succession*. Chapman & Hall, London.
- 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.
- Mackey R.L. y Currie D.J. 2000. A re-examination of the expected effects of disturbance on diversity. *Oikos*. 88 (3): 483-93.
- MAGFOR 2005. *Rehabilitación de microcuencas (Post-Mitch/Pro-Casitas)*. Colección MAGFOR-PROFOR, Tomo V. Ministerio Agropecuario y Forestal (MAGFOR), Managua.

- Magurran A. 1989. La Diversidad Ecológica y su Medición. Vedral, Barcelona.
- 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: 60-89.
- Marquinez J., Dévoli G. y Menéndez-Duarte R. 2002. El deslave del Volcán Casita (Nicaragua). En: Ayala-Carcedo F.J. and Olcina J. (eds), Riesgos naturales. Ariel Ciencia, Barcelona. pp. 307-12.
- Masera O.R., Bellon M.R. y Segura G. 1995. Forest management options for sequestering carbon in Mexico. *Biomass & Bioenergy*. 8 (5): 357-67.
- McNabb K.L. y Wadouski L.H. 1999. Multiple rotation yields for intensively managed plantations in the amazon basin. *New Forests*. 18: 5-15.
- Meli P. 2003. Tropical forest restoration. twenty years of academic research. *Interciencia*. 28 (10): 581+.
- 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.
- Mitsch W.J. y Jorgensen S.E. 2003. Ecological engineering and ecosystem restoration. John Wiley, New York.
- Molina M.A. 2002. Inducción del proceso de restauración del bosque seco tropical en el "Área de Conservación Guanacaste" (ACG), Costa Rica. En: Ecosistemas forestales de bosque seco tropical: Investigaciones y resultados en Mesoamérica. Instituto de Investigación y Servicios Forestales (INISEFOR)- Universidad Nacional de Costa Rica (UNA), Heredia. pp. 54-61.
- Montagnini F. 2001. Strategies for the recovery of degraded ecosystems: experiences from Latin America. *Interciencia*. 26 (10): 498-503.
- Mora-Santacruz A. 2002. Regeneración natural de tres especies arbóreas en un bosque subcaducifolio de la costa de Jalisco (México). En: Ecosistemas forestales de bosque seco tropical: Investigaciones y resultados en Mesoamérica. Instituto de Investigación y Servicios Forestales (INISEFOR)- Universidad Nacional Agraria (UNA), Heredia. pp. 125-35.
- Morgan R.P.C. y Rickson R.J. 1995. Slope Stabilization and Erosion Control. A Bioengineering Approach. E & FN Spon, London.
- 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.
- , Thomlinson J.R. y Larsen M.C. 1997. Predicting landslide vegetation in patches on landscape gradients in Puerto Rico. *Landscape Ecology*. 12: 299-307.
- y Walker L.R. 1997. Plant sucesional pathways on Puerto Rican Landslides. *Journal of Tropical Ecology*. 13: 165-73.
- NAC 1980. Firewood crops: Shrub and tree species for energy production. National Academy of Sciences, Washington DC.
- Nagendra H., Southworth J. y Tucker C.M. 2003. Accesibility as a determinant of landscape transformation in western Honduras: Linking pattern and process. *Landscape Ecology*. 18: 141-58.
- Nakashizuka T., Lida S., Suzuki W. *et al.* 1993. Seed dispersal and vegetation development on a debris avalanche on the Ontake Volcano, Central Japan. *Journal of Vegetation Science*. 4: 537-42.
- Odum H.T. y Odum B. 2003. Concepts and methods of ecological engineering. *Ecological Engineering*. 20 (5): 339-361.
- 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): Art. N° L15305.
- Orme A.R. 1989. The nature and rate of an alluvial fan aggradation in a humid temperate environment, north-west Washington. *Physical Geography*. 10: 131-46.
- Pabst R.J. y Spies T.A. 2001. Ten years of vegetation succession on a debris-flow deposit in Oregon. *Journal of the American Water Resources Association*. 37 (6): 1693-708.
- Parrotta J.A. y Knowles O.H. 1999. Restoration of tropical moist forests on bauxite-mined lands in the Brazilian Amazon. *Restoration Ecology*. 7 (2): 103-116.

- , Turnbull J.W. y Jones N. 1997. Introduction - Catalyzing native forest regeneration on degraded tropical lands. *Forest Ecology and Management*. 99 (1-2): 1-7.
- Pickett S.T.A., Cadenasso M.L. y Bartha S. 2001. Implications from the Buell-Small Succession Study for vegetation restoration. *Applied Vegetation Science*. 4: 41-52.
- Pielke R.A., Rubiera J., Landsea C. *et al.* 2003. Hurricane vulnerability in Latin America and the Caribbean: Normalized damage and loss potentials. *Natural Hazards Review*. 4 (3): 101-14.
- Pimm S.L. 1991. *The balance of nature?*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Pineda F.D., Nicolas J.P., Pou A. *et al.* 1981. Ecological succession in oligotrophic pastures of central Spain. *Vegetatio*. 44: 165-76.
- Quigley M.F. y Platt W.J. 2003. Composition and structure of seasonally deciduous forests in the Americas. *Ecological Monographs*. 73 (1): 87-106.
- Réjmanek M., Haagerova R. y Haager J. 1982. Progress of plant succession on the Parícutín Volcano: 25 years after activity ceased. *American Midland Naturalist*. 108: 194-8.
- 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.
- y Vitousek P. 2001. Landslides, alien species and the diversity of a hawaiian montane mesic ecosystem. *Biotropica*. 33 (3): 409-20.
- , Vitousek P. y Neville P. 2003. Landslides significantly alter land cover and the distribution of biomass: an example from the Ninole ridges of Hawaii. *Plant Ecology*. 166: 131-43.
- Rietkerk M. y van de Koppel J. 1997. Alternate stable states and threshold effects in semi-arid grazing systems. *Oikos*. 79: 69-76.
- Rodrigues R.R., Martins S.V. y de Barros L.C. 2004. Tropical Rain Forest regeneration in an area degraded by mining in Mato Grosso State, Brazil. *Forest Ecology and Management*. 190 (2-3): 323-33.
- Ruiz-Pérez M., Sayer J.A. y Jehoram S.C. 1993. *El Extractivismo en América Latina. Conclusiones y Recomendaciones del Taller UICN-CEE*. Amacayacu, Colombia, Octubre 1992. Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN). Gland, Suiza.
- 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.
- Sarmiento L., Llambi L.D., Escalona A. *et al.* 2003. Vegetation patterns, regeneration rates and divergence in an old-field succession of the high tropical Andes. *Plant Ecology*. 166 (1): 63-74.
- 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.
- Sheil D., Jennings S. y Savill P. 2000. Long-term permanent plot observations of vegetation dynamics in Budongo, an Ugandan rain forest. *Journal of Tropical Ecology*. 16: 765-800.
- Shumway S.W. 2000. Facilitative effects of a sand dune shrub on species growing beneath the shrub canopy. *Oecologia*. 124: 138-48.
- Sierra R. y Russman E. 2006. On the efficiency of environmental service payments: A forest conservation assessment in the Osa Peninsula, Costa Rica. *Ecological Economics*. 59 (1): 131-41.
- Swaine M.D. y Hall J.B. 1983. Early succession on cleared forest land in Ghana. *Journal of Ecology*. 71: 601-27.
- Tercero-Talavera, V. 2005. *Lecciones aprendidas e iniciativas de co-inversión*. Proyecto Forestal de Nicaragua (PROFOR). Colección MAGFOR-PROFOR, Tomo VII. Ministerio Agropecuario y Forestal (MAGFOR), Managua.
- Timmins S. 1983. Mt. Tarawera: 1. Vegetation types and successional trends. *New Zealand Journal of Ecology*. 6: 99-105.
- Titus J.H. y del Moral R. 1998. Seedling establishment in different microsites on Mount St. Helens, Washington, USA. *Plant Ecology*. 134: 13-26.

- 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>):
- Tsuyuzaki S. 1989. Analysis of revegetation dynamics on the volcano Usu, northern Japan, deforested by 1977-1978 eruptions. *American Journal of Botany*. 76 (10): 1468-77.
- 1991. Species Turnover and Diversity During Early Stages of Vegetation Recovery on the Volcano Usu, Northern Japan. *Journal of Vegetation Science*. 2 (3): 301-6.
- Tsuyuzaki S. y Hase A. 2005. Plant community dynamics on the Volcano Mount Koma, northern Japan, after the 1996 eruption. *Folia Geobotanica*. 40 (4): 319-30.
- Uhl C., Clark K., Clark H. *et al.* 1981. Early plant succession after cutting and burning in the Upper Rio Negro region of the amazon basin. *Journal of Ecology*. 69: 631-49.
- Vázquez-Yanes C. 1998. *Trema micrantha* (L.) Blume (Ulmaceae): A promising neotropical tree for site amelioration of deforested land. *Agroforestry Systems*. 40 (1): 97-104.
- , Batis A.I., Alcocer M.I. *et al.* 1999. Árboles y arbustos nativos potencialmente valiosos para la restauración ecológica y la reforestación. Reporte técnico del proyecto J-084. CONABIO-Instituto de Ecología, UNAM, México DF.
- Veblen T.T. y Ashton D.H. 1978. Catastrophic influences on the vegetation of the Valdivian Andes. *Vegetatio*. 36: 149-67.
- Vieira D.L.M. y Scariot A. 2006. Principles of natural regeneration of tropical dry forests for restoration. *Restoration Ecology*. 14 (1): 11-20.
- 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).
- , Zarin D.J., Fetcher N. *et al.* 1996. Ecosystem development and plant succession on landslides in the caribbean. *Biotropica*. 28 (4a): 566-76.
- Warren M.W. y Zou X.M. 2002. Soil macrofauna and litter nutrients in three tropical tree plantations on a disturbed site in Puerto Rico. *Forest Ecology and Management*. 170 (1-3): 161-71.
- Webster P.J., Holland G.J., Curry J.A. *et al.* 2005. Changes in tropical cyclone number, duration, and intensity in a warming environment. *Science*. 309 (5742): 1844-6.
- Whisenant S.G. 2002. Terrestrial systems. En: Perrow M.R. and Davy A.J. (eds), *Handbook of Ecological Restoration*. Volume 1, Principles of Restoration. Cambridge University Press, Cambridge (UK). pp. 83-105.
- Whisenant S.G., Thurow T.L. y Maranz S.J. 1995. Initiating autogenic restoration on shallow semiarid sites. *Restoration Ecology*. 3: 61-7.
- Whittaker R.H. 1965. Dominance and diversity in land plant communities. *Science*. 147: 250-60.
- 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*. 21: 213-51.
- Whittaker R.J., Bush M.B. y Richards K. 1989. Plant recolonization and vegetation succession on the Krakatu Islands, Indonesia. *Ecological Monographs*. 59: 59-123.
- Wiegand T. y Moloney A. 2004. Rings, circles and null-models for point pattern analysis in ecology. *Oikos*. 104: 209-29.
- 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.
- Wu J. 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.
- Zahwai R.A. y Augspurger C.K. 2006. Tropical forest restoration: Tree islands as recruitment foci in degraded lands of Honduras. *Ecological Applications*. 16 (2): 464-78.
- Zavaleta E.S., Hobbs R.J. y Mooney H.A. 2001. Viewing invasive species removal in a whole ecosystem context. *Trends in Ecology & Evolution*. 16: 454-9.

