

UNIVERSIDAD DE SAN CARLOS DE GUATEMALA
FACULTAD DE CIENCIAS QUÍMICAS Y FARMACIA

“Priorización de áreas de conservación de Bosques Nubosos en base a un análisis multicriterio de las comunidades de *Quercus*.”

Alicia Maríasol Díaz Reyes

Bióloga

Guatemala, abril de 2022

USAC

TRICENTENARIA

Universidad de San Carlos de Guatemala

FACULTAD DE CIENCIAS QUÍMICAS Y FARMACIA
PROGRAMA DE EXPERIENCIAS DOCENTES CON LA COMUNIDAD -EDC-
SUBPROGRAMA DEL EJERCICIO PROFESIONAL SUPERVISADO -EPS-

INFORME FINAL DEL SEGUNDO EPS COMO OPCIÓN DE GRADUACIÓN DE LA ESCUELA DE BIOLOGÍA

REALIZADO EN
HERBARIO USCG – CECON CIUDAD DE GUATEMALA

DURANTE EL PERÍODO COMPRENDIDO

DEL QUINCE (15) DE FEBRERO AL 15 DE AGOSTO DE DOS MIL VEINTE (2020)



PRESENTADO POR
ALICIA MARÍASOL DIAZ REYES
REGISTRO ACADÉMICO: 200910974
DPI: 1918 55677 0101

ESTUDIANTE DE LA CARRERA DE
BIOLOGÍA

GUATEMALA, ENERO DE 2022

REF. SEGUNDO EPS. B1/2020

JUNTA DIRECTIVA

M.A. Pablo Ernesto Oliva Soto	Decano
Licda. Miriam Roxana Marroquín Leiva	Secretaria
Doctor Juan Francisco Pérez Sabino	Vocal I
Doctor Roberto Enrique Flores Arzú	Vocal II
Licenciado Carlos Manuel Maldonado Aguilera	Vocal III
Bachiller Carmen Amalia Rodríguez Ortiz	Vocal IV
Bachiller Paola Margarita Gaitán Valladares	Vocal V

*Que nada nos limite,
que nada nos defina,
que nada nos sujete,
que la libertad sea nuestra propia sustancia.*

Simone de Beauveaur

DEDICATORIA

A mis padres, Salvador Antonio Díaz y Luz Marina Reyes Cerón, por su apoyo incondicional ante cualquier decisión, por muy absurda que ésta fuera.

A mis hermanos, Andrea María Díaz Reyes y Diego Antonio Díaz Reyes, por los buenos y malos ratos que hemos compartido.

A la tropa, Paula Regil, Silvia Del Valle, Ilse Pineda y en especial a Andrea Azurdia, por siempre ser auténtica.

A los amigos con los cuales compartí diferentes historias, Mafer Ramírez, Irene Monterrosa, Génesis, Caba, Jorge Martínez, Quebin, Denisse, Maura, Rosario, Rebeca Orellana, Jessica, Iris, Damaris, Luisito, Dulce Navarrete, Andy y muchos otros que han sido una obsidiana importante en este camino. Y por supuesto, a la Chatía, por acompañar cada momento y hacerlo memorable.

A Marcela García, por enseñarme la posibilidad de adentrarme al mundo de esta carrera extraordinaria.

A mis alumnas y alumnos de diferentes sectores, que me han enseñado tanto.

A quien me dio la oportunidad de recorrer este camino con obstáculos que nunca imaginé, que me hicieron crecer de diferentes maneras, a ti Rafael, te dedico mi trabajo, demostrando que puedes conseguir lo que deseas.

A todas las niñas y niños de Guatemala, que persiguen un sueño.

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad de San Carlos de Guatemala, a la Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia, y al Centro de Estudios Conservacionistas, por permitirme la formación de una educación superior.

A Mario Dary Rivera, por el legado que nos dejó, y que tenemos la responsabilidad de continuar con convicción.

A la Doctora Maura Quezada, curadora del Herbario USCG, por confiarme los datos de encinos de tantos años, por transmitirme su pasión y llevarme a conocer lugares increíbles.

Al Dr. Jorge Mario Vargas, por sus atenciones, enseñanzas y tiempo para nutrir mi investigación.

Al Ing. Agr. Daunno Chew, por su orientación en el campo de Sistemas de Información Geográfico.

Al Lic. Jorge Jiménez, por hacer entendible el lenguaje estadístico.

Al Lic. Carlos Cabrera, por el acompañamiento en este proceso y por sus anécdotas.

A los profesores que hacen de la carrera de biología una experiencia de superación acompañado de calidad humana: Licda. Roselvira Barillas, Lic. Manolo García, M.Sc. Javier Rivas, Licda. Samanta Orellana, Licda. Antonieta Rodas, Dr. Jorge Erwin López.

A los Guardarecursos, que nos enseñan tanto, y siempre están en la línea de fuego.

ÍNDICE

RESUMEN	7
INTRODUCCIÓN	8
ANTECEDENTES	10
Bosque nuboso	10
Endemismo de los bosques nubosos	11
Servicios ecosistémicos de los bosques nubosos	11
Áreas Protegidas de los bosques nubosos de Guatemala	11
Importancia y amenazas	12
Género Quercus	12
Encinos o robles	12
Servicios ecosistémicos del género Quercus	13
Bosque nuboso y los encinos	14
Patrones de riqueza, rareza e irremplazabilidad de especies	15
Diversidad beta	16
JUSTIFICACIÓN	17
General	18
Específicos	18
HIPÓTESIS	18
MATERIALES Y MÉTODOS	19
Universo del estudio	19
Población	19
Muestra	19
Materiales	19
Métodos	19
Base de datos de encinos	19
Riqueza de especies de encinos del Bosque Nuboso	20
Patrones de riqueza	21
Patrones de endemismo: rareza e irremplazabilidad	21
Patrones de variables ambientales	22
Priorizando áreas de conservación	23
RESULTADOS	24
Tabla 3	26
Patrones de endemismo: índices de rareza e irremplazabilidad	26
Patrones de recambio de especies	28
Patrones de variables ambientales	30
Priorización de áreas de conservación	32

DISCUSIÓN	35
Patrones de endemismo: índices de rareza e irremplazabilidad	37
CONCLUSIONES	43
RECOMENDACIONES	44
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	45
ANEXOS	50
Anexo 1: Matriz para la obtención del índice de endemismo ponderado. La suma de los pesos de todas las especies que se encuentran dentro de cada unidad geográfica, obteniendo como resultado la rareza de las especies.	50
Anexo 2: Matriz de presencia ausencia de especies de encinos de bosque nuboso en las gradillas numeradas. Las gradillas se observan en las columnas y las especies de encinos en las filas. Por cada cuadrilla, se obtuvo el peso ponderado (WF) y los índices de rareza e irremplazabilidad.	52
Anexo 3: Valores de índice de rareza, índice de irremplazabilidad y recambio de especies del género Quercus en el Bosque Nuboso de Guatemala.	55
Anexo 4: Valores del recambio de especies del género Quercus en el Bosque Nuboso de Guatemala con los respectivos sitios.	56
Anexo 5. Datos de riqueza, rareza y recambio de especies entre los diferentes niveles altitudinales en los que se encuentran especies del género Quercus en Guatemala. Este rango altitudinal concuerda con el de los Bosques Nubosos, sin embargo, no todos los rangos altitudinales presentan son exclusivos de este ecosistema.	57
Anexo 6. Valores de recambio de especies entre diferentes temperaturas ambientales en las cuales se distribuyen las especies de Quercus del estudio.	58
Anexo 7. Valores de recambio de especies entre diferentes medidas de precipitación anual en las cuales se distribuyen las especies de Quercus del estudio	59
Anexo 8. Transformación de los resultados de los análisis de patrones de diversidad, endemismo y recambio de especies en una escala lineal donde se asignó “0” a los índices bajos y “5” a los índices altos.	60
Anexo 9. Matriz diversidad beta obtenida por el paquete “betapart” en el software R.	61
Anexo 10. Pruebas del proceso de análisis de diversidad beta por medio del paquete “betapart” con el software R	61
Anexo 11. Matriz de presencia/ausencia de intervalos de altitudes	63
Anexo 12. Matriz de presencia/ausencia de intervalos de temperaturas entre 1°C.	63
Anexo 13. Análisis de diversidad beta con el paquete “betapart” para los rangos de temperatura y la matriz obtenida.	64
Anexo 14. Matriz de presencia/ausencia de intervalos de precipitación	65
Anexo 15. Análisis de diversidad beta con el paquete “betapart” para los rangos de precipitación y la matriz obtenida.	65
Anexo 16. Áreas Protegidas del SIGAP traslapada con la capa de ecosistemas de Bosque Nuboso del INAB.	66

Priorización de áreas de conservación de Bosques Nubosos en base a un análisis multicriterio de las comunidades de *Quercus*

RESUMEN

Los bosques nubosos poseen una alta frecuencia de nubes o viento nuboso, poca exposición solar, y retención de humedad, a una altitud entre los 500 a 2600 msnm. Estas condiciones conllevan a generar un alto grado de endemismo, como es el caso de algunas especies de encino (*Quercus* spp.). Sin embargo, estas condiciones particulares, lo convierte en un ecosistema fuertemente amenazado frente al cambio climático. Por ello, su protección y conservación es indispensable. Las comunidades de encinos constituyen un modelo adecuado de conservación en los sistemas montañosos, útiles para determinar áreas prioritarias de conservación ya que juegan un papel clave en el ensamble ecológico de comunidades de organismos. En el presente estudio, se analizaron 26 especies de encinos dentro de los bosques nubosos de Guatemala, utilizando valores de riqueza, rareza, irremplazabilidad y recambio de especies, así como el recambio espacial en función de las variables ambientales (altitud, temperatura y precipitación). Con base en estos análisis, se identificaron dos sitios con alto grado de importancia para conservación: El Biotopo Universitario para la Conservación del Quetzal en el departamento de Baja Verapaz y la Reserva de Biósfera Sierra de las Minas entre Zacapa y Alta Verapaz. Tomando en cuenta los mismos análisis y las áreas que no poseen algún tipo de protección legal, se identificaron tres sitios para la conservación, en los departamentos de Huehuetenango, Quiché y Santa Rosa. Es de suma importancia fortalecer las estrategias en las áreas conservadas y fomentar la protección de los bosques nubosos más vulnerables.

Palabras clave: *bosque mesófilo de montaña, rareza, irremplazabilidad, recambio, patrones de endemismo, patrones de distribución.*

INTRODUCCIÓN

Los bosques nubosos de Guatemala se encuentran en varias regiones montañosas del país, ubicadas en una altitud entre los 1,200 a 2,600 msnm (**Brujinzeel, Scatena & Hamilton, 2010; Hamilton, Juvik & Scatena, 1995; Stadtmüller, 1986**). Este tipo de bosque constituye ecosistemas arbóreos con un grado alto de heterogeneidad en cuanto su vegetación, presentando ensambles de especies típicas, con un mosaico de parches de diferentes tipos de cobertura vegetal. Ello, aunado a una compleja historia biogeográfica, contribuye a ser uno de los centros con una alta diversidad de especies y endemismo a nivel mundial. Así mismo, proporcionan al menos siete aspectos de servicios ecosistémicos, tomando en cuenta la captación y filtración de agua como uno de los más relevantes. Cubren el 1.05% del territorio nacional, y a pesar del impacto ecológico que poseen, en las últimas décadas se han encontrado en gran estado de vulnerabilidad debido al cambio de uso de suelo y el cambio climático, lo que reduce cada vez más las áreas donde habitan especies endémicas e irremplazables.

Por ello, la ecología de la conservación se enfoca en diferentes esfuerzos de estudio para proteger y conservar áreas de importancia ecológica, con el fin de no perder especies endémicas y los servicios ecosistémicos que proveen los bosques. Los árboles del género *Quercus* son organismos que han presentado gran interés en cuanto a la investigación dentro de los bosques nubosos, ya que tienen una alta diversidad en regiones montañosas desde el Sur de México hacia el resto de Centroamérica, siendo dominante en la estructura del bosque (**Nixon, 2006; Rodríguez-Correa, et al., 2015; Torres-Miranda, 2014; Uribe-Salas, et al., 2017**). Sin embargo, el aumento de temperatura superficial puede dar lugar a cambios en la distribución de los encinos, prediciendo que los encinos de la sección *Lobatae* se desplacen hacia zonas de mayor elevación, en búsqueda de sitios más fríos, mientras que los de sección *Quercus* pueden llegar a ser más oportunistas; un cambio que puede causar pérdidas de dominancia vegetal en los bosques nubosos (**Carrero, et al., 2020; Martínez, 2020; Rodríguez, 2015**).

A manera de contribuir con los estudios de los bosques nubosos y su conservación, se utilizó un análisis multicriterio donde se identificaron cinco áreas de conservación, demostrando que es fundamental implementar y adaptar programas de conservación de los bosques, así como realizar estudios y monitoreos constantes. Para ello, se determinó la riqueza taxonómica, rareza, irremplazabilidad y recambio de especies de *Quercus* en los bosques nubosos de Guatemala. Se evaluaron las variables ambientales que influyen en la distribución geográfica de los encinos y se generaron mapas donde se identifican las áreas de conservación prioritarias en base a los resultados obtenidos, siendo el Biotopo Universitario para la Conservación del Quetzal y la Reserva de Biósfera Sierra de las Minas los dos sitios que deben fortalecerse constantemente para aprovechar los esfuerzos de conservación. En cuanto a sitios sin protección legal, se identificaron tres, en los departamentos de Huehuetenango, Quiché y Santa Rosa.

Se necesita con urgencia actualizar la ciencia de la conservación, para encontrar formas de mejorar y fusionar el conocimiento ecológico y evolutivo actual, considerando las

necesidades e inclusión de las organizaciones comunitarias locales (**Carrero, et al., 2020; Jiménez, 2009; Rodas, Quezada & Marroquín, 2020**), con el fin de enfocar multidisciplinariamente la conservación de los encinos y de los bosques nubosos de Guatemala.

ANTECEDENTES

Bosque nuboso

El término “bosque mesófilo de montaña” fue utilizado por primera vez en 1947 por Faustino Miranda, botánico español muy reconocido en México, quien se refirió a este ecosistema como “tipo de bosque en la cuenca del río Balsas que se desarrolla en el mismo piso altitudinal del encinar, pero en condiciones de humedad más favorables”. Sin embargo, fue Jerzy Redowski, quien lo extendió en 1978. Tras el simposio de bosques tropicales nublados de montaña, en Puerto Rico, se consolida la definición “bosque nublado” (*Tropical montane cloud forests*) (**Brujinzeel, et al., 2010; Hamilton, Juvik & Scatena, 1995**). En la actualidad, existen sinonimias para referirse a este ecosistema: bosque de niebla, bosque húmedo, bosque húmedo de montaña, bosque tropical montano (**Brujinzeel, et al., 2010; Redowski, 2006**).

Los bosques nubosos constituyen ecosistemas arbóreos con un alto grado de heterogeneidad en cuanto a su vegetación y estructura, presentando ensamblajes de especies típicas, con un mosaico de parches de diferentes tipos de cobertura vegetal que contribuyen a mantener una alta diversidad de especies (**Brujinzeel, et al., 2010; Hamilton, Juvik & Scatena, 1995; Rzedowski, 1978; Sabás-Rosales, Sosa-Ramírez & Luna-Ruiz, 2015; Stadtmüller, 1986**). Una característica que hace difícil la delimitación de este tipo de bosque en el neotrópico, es la variación altitudinal que presenta según las características ecológicas del área. Se encuentran entre 23° latitud norte y 25° latitud sur y con una amplia variación altitudinal: en las cordilleras oscilan entre 2,000 a 3,500 msnm en áreas tropicales y entre 1,500 a 2,500 msnm en áreas subtropicales; en áreas costeras puede descender hasta 1,000 msnm y en condiciones excepcionales de humedad, pueden ocurrir hasta los 500 msnm (**Brujinzeel, et al., 2010; Hamilton, Juvik & Scatena, 1995; Stadtmüller, 1986**), siendo las familias botánicas que abarcan la mayor densidad arbórea: Araliaceae, Aquifoliaceae, Fagaceae, Lauraceae, Myrsinaceae y Theaceae (**Brujinzeel, et al., 2010; Rzedowski, 1978**). En Guatemala, los bosques nubosos se encuentran distribuidos principalmente en la Sierra de los Cuchumatanes, Sierra de Santa Cruz, Sierra del Mico, Sierra del Merendón, Sierra de Chaucús, Sierra de Chinajá, Sierra de las Minas, Sierra de los Cuchumatanes, Sierra Madre de Chiapas Sierra Chamá y montañas del Trifinio (**Jiménez, 2009; Véliz & Vargas, 2006**), cubriendo únicamente el 1.05% del territorio nacional, entre los 1200 a 2600 msnm (**CECON, 2010; INAB, 2013**).

Se caracteriza principalmente por una alta frecuencia de nubes o viento nuboso, poca exposición solar, y retención de humedad. Solo en estos bosques ocurre la “lluvia horizontal”, que consiste en la precipitación en forma de niebla que se condensa en las hojas de los árboles y luego cae al suelo como gotas. La neblina tiene un efecto directo, ya que abastece de humedad, pero también reduce las horas de luz solar y disminuye las temperaturas diurnas. La cantidad de precipitación horizontal depende principalmente de la altitud, época del año y topografía, además de otros factores en la vegetación como la altura, la estructura del dosel, las epífitas, cantidad y agrupación del follaje. Estas características hacen que la superficie se cubra fácilmente de musgo, helechos, líquenes, hepáticas y hongos. En cuanto a la composición de especies botánicas, predominan árboles caducifolios de afinidad holártica mientras el sotobosque está conformado por especies tropicales perennifolias de afinidad neotropical con abundantes helechos y epífitas en las copas de los árboles (**Brujinzeel, et al., 2010; Guerrero-Hernández, Muñiz-Castro, Vázquez-García & Ruiz-Corral, 2019; Hamilton, Juvik & Scatena, 1995; Stadtmüller, 1986**).

Endemismo de los bosques nubosos

Debido a las condiciones geológicas, fisiográficas, climáticas, de humedad y altitudinales que presentan los bosques nubosos entre las regiones discontinuas desde Chiapas hasta Honduras, constituyen uno de los mayores centros de endemismo a nivel mundial. Esta distribución es el resultado de una compleja historia biogeográfica de la heterogeneidad ambiental. Estas son las principales causas del alto grado de endemismo y diversidad de especies que albergan los bosques nubosos. Cabe destacar que los valores de endemismos en estos bosques nubosos ocurren en un rango amplio de precipitación (entre 500 a 10,000 mm anuales) y, generalmente, en altas altitudes (**Rzedowski, 1978; Sabás-Rosales, et al., 2015; Ochoa-Ochoa, Mejía-Domínguez & Bezaury-Creel, 2017; Stadtmüller, 1986; Vasquez-García, 1995**).

Dentro de las regiones con mayores niveles de endemismo en Guatemala, se encuentra Sierra de las Minas (en los departamentos de Zacapa, Izabal, Baja Verapaz y El Progreso) y Sierra de los Cuchumatanes (en el departamento de Huehuetenango) donde por encima de 2,900 msnm se han documentado al menos 31 familias y 78 especies endémicas de plantas, siendo la familia Asteraceae una con mayor endemismo local en los Cuchumatanes, con 19 especies. También hay alto endemismo en las montañas de El Trifinio en el departamento de Chiquimula, la montaña de Xalapán en Jalapa y el Arco Húmedo del Norte, de Huehuetenango (entre Sierra de las Minas y Maxbal), área con un alto grado de endemismo en la familia Orchidaceae y una alta frecuencia de helechos arborescentes de los géneros *Cyathea*, *Alsophila*, *Discksonia* y *Sphaeropteris* (**Véliz & Vargas, 2006**). El Cerro San Gil y la Sierra de Santa Cruz también son regiones con incidencia de endemismos locales, especialmente de los géneros *Chamaedorea* (Arecaceae) y *Lepanthes* (Orchidaceae) (**Véliz, 2008**). En la región del norte y oriente, se pueden encontrar las especies de encinos: *Quercus flagellifera* y *Q. salicifolia*, que son endémicas regionales (**Rodas, et al., 2020**).

Servicios ecosistémicos de los bosques nubosos

Los bosques nubosos proporcionan una diversidad de servicios ecosistémicos, los cuales pueden identificarse en siete aspectos: captación y filtración de agua, mitigación de los efectos del cambio climático (por la posición estratégica de los gradientes altitudinales), generación de oxígeno, protección de la diversidad biológica, retención de suelo, refugio de fauna silvestre y belleza escénica. Además, estos bosques son únicos en cuanto al servicio de captación de agua por condensación de nubes y niebla (**Ochoa-Ochoa, et al., 2017**). Por estas razones, algunos científicos han investigado y se han esforzado por buscar pago por los servicios ambientales que proporcionan estos bosques, ya que la cantidad de agua que capturan e infiltran es grande.

Áreas Protegidas de los bosques nubosos de Guatemala

Guatemala posee 371 Áreas Protegidas en toda la Nación (CONAP, 2021). Dentro de los Bosques Nubosos de Guatemala se encuentran 34 reservas naturales privadas en doce departamentos del país, dos bosques municipales y un biotopo universitario en Baja Verapaz. En estos sitios se practican sistemas agroforestales (cardamomo, café, pacaya, etc.) y cultivos tradicionales (**Jiménez, 2009; Reservas Naturales Privadas, 2021**). Este

tipo de actividades es posible debido a la variedad de hábitats naturales y productivos que se presentan, de manera que se impulse un desarrollo sostenible por parte de los comunitarios dentro de la zona (Jiménez, 2009; Juárez, Barrios & Bustamante, 2010).

Importancia y amenazas

Los bosques nubosos, presentan altos valores de diversidad biológica con un gran nivel de endemismo, ello debido a las condiciones tan restringidas que posee (humedad, precipitación y temperatura) (Brujinzeel, et al., 2010; Guerrero-Hernández, et al., 2019, Rzedowski, 1978). Además, poseen un valor ecosistémico proporcionando abastecimiento de agua dulce, provisionamiento de hábitat, reciclaje de nutrientes, entre otros (Brujinzeel, Kappelle & Mulligan, 2010; Quezada, Rodas & Hernández, 2017; Quezada, Rodas & Hernández, 2018). Sin embargo, estas mismas condiciones climáticas hace que estos bosques sean de distribución limitada y posean altos índices de fragmentación, lo que tiene como resultado a un ecosistema muy vulnerable y gravemente amenazado (Brujinzeel, et al., 2010; Rzedowski, 1978; Quezada, et al., 2018; Vargas & Véliz, 2006). Entre las principales amenazas a estos bosques y de los organismos que los habitan, se encuentran: el acelerado cambio climático, la expansión de la frontera agrícola, la extracción de flora y fauna, incendios producto de rozas mal ejecutadas, la extracción minera y la extracción de madera y leña (Brujinzeel, et al. 2010; Juárez, et al., 2010; Martínez, 2020; Véliz & Vargas, 2006).

Aunque el sistema de áreas protegidas puede contribuir con la conservación de la diversidad de especies (Jiménez, 2009), esta misma se ve afectada por la deforestación fuera del área de conservación, causando fragmentos de bosque, lo que provoca la pérdida de hábitat, aislamiento, y pequeños parches de bosque nublado que quedan rodeados de una matriz de tierras con otros usos de suelo. Esto puede incrementar las relaciones de depredación, parasitismo y aislamiento genético, lo que conlleva a la extinción de organismos (Brujinzeel, et al., 2010; Juárez, et al., 2010; Véliz, & Vargas, 2006). Un ejemplo de ello, son los cambios en la elevación de las nubes lo que provocó la extinción de varios anfibios del orden Anura, incluyendo a *Bufo periflenes*, el sapo dorado endémico del bosque nuboso de Monteverde, Costa Rica (Pounds, Fogden & Campbell, 1999).

Género Quercus

Encinos o robles

Los encinos o robles son árboles de la familia Fagaceae y del género *Quercus*, los cuales poseen una amplia distribución a nivel mundial y es uno de los grupos de plantas leñosas con mayor importancia en el hemisferio norte, con un alto recambio de especies a nivel latitudinal y altitudinal (Kaul, 1985; Nixon, 2006; Uribe-Salas, España-Boquera & Torres-Miranda, 2019). Según Nixon (1993), el género *Quercus* se divide en cinco subgéneros o secciones: *Cyclobalanopsis*, *Euquercus*, *Protobalanus*, *Quercus* y *Lobatae*. En este trabajo encontraremos especies de las últimas dos secciones, cada una con características específicas: las especies de la sección *Quercus* son denominados encinos blancos, y éstos son capaces de tolerar condiciones secas y áridas, teniendo una amplia distribución, mientras que a las especies de la sección *Lobatae* se les denomina encinos rojos y se caracterizan por ser abundantes, pero con restricción a zonas húmedas y sistemas montañosos tropicales (Nixon, 2006).

En Centroamérica se reconocen 46 especies, las cuales se encuentran en su mayoría en el sureste de México y Guatemala (Nixon, 2006). Para Guatemala, Standley & Steyermark (1952) en la Flora de Guatemala describieron 26 especies de encinos; sin embargo, a 60 años de esa publicación, nuevas investigaciones han demostrado que en Guatemala se distribuyen al menos 36 especies de encinos que se distribuyen a lo largo de toda la República (Tabla 1) (Quezada, Rodas-Duarte, Chew & Marroquín-Tintí, 2017; Quezada, et al., 2018; Rodas, Quezada & Marroquín, 2020). De éstas, 13 especies son de la sección *Quercus* (encinos blancos), las cuales toleran condiciones secas y áridas con una amplia distribución; y 22 especies de la sección *Lobatae* (encinos rojos), que se caracterizan por ser abundantes, pero con restricción a zonas húmedas (Nixon, 2006).

Servicios ecosistémicos del género Quercus

Los seres humanos obtenemos diversos beneficios de los recursos naturales, a lo que se le denomina Servicios Ecosistémicos, y éstos se agrupan en 3 categorías según su uso: servicios de suministro o provisión, de regulación y culturales (Balvanera, 2012). Los servicios ecosistémicos que se asocian a los bosques de encinos en Guatemala son: fuente energética (leña y carbón), acceso al recurso hídrico, suministro de oxígeno, evita la erosión del suelo, refugio de animales, alimento (hongos como fuente de proteínas), materiales de construcción, medicina y recreación (Quezada, Rodas-Duarte & Marroquín-Tintí, 2016; Quezada, Rodas & Marroquín, 2016; Quezada, et al., 2017; Quezada, et al., 2018). Dentro de la interacción con otros organismos, los encinos poseen asociación con al menos 31 especies diferentes de árboles, 13 especies de animales (por refugio o alimento) y al menos 7 especies de hongos comestibles que la población guatemalteca tiene a disposición en diferentes regiones (Quezada, et al., 2017; Quezada, et al., 2018).

Muchas de las comunidades de diferentes regiones de Guatemala, reconocen los servicios ecosistémicos que les proveen los bosques de encino, siendo los dos usos principales la fuente energética (leña y carbón) y el material de construcción. Sin embargo, también reconocen la vulnerabilidad y peligro que corren los encinos y el ecosistema, debido al cambio de uso de suelo, incendios forestales, extracción de leña, tala de árboles, entre otros factores. Esto se ve reflejado en la disminución de la disponibilidad de encinos en los bosques (Quezada, et al., 2016; Quezada, et al., 2017; Quezada, et al., 2018)

Tabla 1

Especies de encinos registrados para Guatemala según cuatro ecosistemas propuestos por Rodas, et al. (2020).

No.	Sección	Especie	Selva	Bosque nuboso	Bosque de Pino-Encino	Bosque de Encino
1		<i>Quercus acatenangensis</i> Trel.			X	X
2		<i>Quercus acutifolia</i> Née			X	X
3		<i>Quercus aff. salicifolia</i> Née		X		
4		<i>Quercus benthamii</i> A. DC.		X		
5		<i>Quercus borucasana</i> Trel.		X	X	
6		<i>Quercus calophylla</i> Schltld. & Cham.			X	X
7		<i>Quercus cortesii</i> Liebm.	X			
8	Lobatae	<i>Quercus crassifolia</i> Bonpl.			X	X
9		<i>Quercus crispifolia</i> Trel.		X		X
10		<i>Quercus elliptica</i> Née			X	X
11		<i>Quercus flagellifera</i> Trel.		X		
12		<i>Quercus gulielmi-treleasei</i> C.H. Mull.		X		
13		<i>Quercus sapotifolia</i> Liebm.			X	X
14		<i>Quercus skinneri</i> Benth.		X		
15		<i>Quercus tristis</i> Liebm.			X	X
16		<i>Quercus xalapensis</i> Bonpl.		X		
17		<i>Quercus bumelioides</i> Liebm.	X	X		
18		<i>Quercus corrugata</i> Hook.		X		
19		<i>Quercus insignis</i> M. Martens & Galeotti	X	X		
20		<i>Quercus lancifolia</i> Schltld. & Cham.	X	X		
21	Quercus	<i>Quercus pacayana</i> C.H. Mull.			X	
22		<i>Quercus peduncularis</i> Née			X	X
23		<i>Quercus purulhana</i> Trel.			X	X
24		<i>Quercus rugosa</i> (Masam.)J.C. Liao				X
25		<i>Quercus segoviensis</i> Liebm.			X	X
26		<i>Quercus vicentensis</i> Trel.				X

Fuente: Quezada, et al., 2017; Quezada, et al., 2018; Rodas, et al., 2020

Bosque nuboso y los encinos

En cuanto a los bosques de encinos del género *Quercus*, su distribución general coincide con la de los bosques nubosos, siendo ésta entre 1,500 a 2,500 msnm. En estas áreas, *Quercus* no representa una riqueza alta, pero si dominancia en cuanto a la estructura del bosque (**Rodríguez-Correa, Oyama, MacGregor-Fors & González-Rodríguez, 2015**).

El sistema montañoso de Guatemala es reconocido como uno de los nueve centros de endemismos del neotrópico (**Rzedowski, 1978**). Sus condiciones ecológicas concuerdan con la distribución altitudinal de las especies de encinos (entre 1,500 a 2,500 msnm), los cuales no presentan una alta riqueza, pero sí dominancia en la estructura del bosque, por lo que el manejo y conservación de éstos tiene gran importancia en los bosques nubosos (**Rzedowski, 1978; Rodríguez-Correa, Oyama, MacGregor-Fors & González-Rodríguez, 2015**).

Las condiciones húmedas dan lugar a que predominen encinos de la sección *Lobatae*, (encinos rojos) ya que estos se restringen a zonas húmedas. En los bosques nubosos del área noroccidente y central de Guatemala se distribuyen las especies: *Quercus benthamii*, *Q. borucasana*, *Q. bumelioides*, *Q. corrugata*, *Q. crispifolia*, *Q. gulielmi-treleasei*, *Q. lancifolia*, *Q. skinneri* y *Q. xalapensis*. Para la región del norte y oriente, se pueden encontrar además de las especies ya mencionadas: *Q. insignis*. Las especies *Q. flagellifera* y *Q. salicifolia*, son endémicas regionales a causa de la depresión Motagua-Polochic, considerado como una de las principales barreras de la distribución de encinos (**Quezada, et al., 2017; Quezada, et al., 2018; Rodas, et al., 2020**).

Patrones de riqueza, rareza e irremplazabilidad de especies

Con el objetivo de mejorar la conservación de la diversidad biológica, se ha visto necesario el implementar análisis y monitoreos de biodiversidad, para aplicar estrategias adecuadas a cada región. Por ello, la medición de la riqueza de especies (número de especies) es una medida esencial por diversas razones: la riqueza de especies refleja distintos aspectos de la biodiversidad, tiene un significado comprensible, para algunos grupos taxonómicos, las especies son fácilmente detectables y cuantificables; existen muchos datos disponibles sobre la taxonomía de especies, aunque este conocimiento siempre continúa avanzando (**Aguilera & Silva, 1997; Moreno, 2001; Vázquez, & Gaston, 2004**).

La rareza de las especies se da a diferentes niveles y puede ser de diferentes tipos: 1) rareza biogeográfica (relacionada con la distribución de las especies), 2) rareza de hábitat (relacionada con el grado de restricción de hábitat de las especies), y 3) rareza demográfica (relacionada con la abundancia de las especies). Por ello, se identifica a las especies raras como especies con una mayor probabilidad de desaparecer que las especies comunes. Este término se ha enmarcado más dentro de la biología de la conservación (**Esparza-Olguín, 2004; Rabinowitz, 1981; Vázquez & Gaston, 2004**).

Otro término de importancia es el endemismo de las especies. Los patrones de endemismo proporcionan información sobre las restricciones geográficas y ambientales que poseen ciertas especies. Por ello, este dato es relevante para delimitar, diseñar y manejar áreas protegidas. Las especies endémicas son un grupo sensible a la modificación de factores en su ambiente, por lo que son especies vulnerables, lo que a su vez hace que sean raras, y por lo tanto, también son potencialmente irremplazables. Es decir, si las condiciones ambientales cambian, también lo hace la dinámica ecológica, y las especies endémicas pueden sufrir migración o extinción (**Alcántara & Paniagua, 2007; Esparza-Olguín, 2004; Estrada-Márquez, Villaseñor & Escalante, 2020; Vázquez, & Gaston, 2004**). Así como sucedió con el caso en Monteverde, Costa Rica; los cambios en la elevación de las nubes, provocó la desaparición de varios anuros de la zona, incluyendo la extinción del sapo dorado (*Bufo periflenes*), especie endémica ya extinta (**Pounds, Fogden & Campbell, 1999**).

Diversidad beta

La diversidad beta o diversidad entre hábitats es el grado de reemplazamiento de especies o cambio biótico a través de gradientes ambientales (**Whittaker, 1972**). La medición de la diversidad beta es de una dimensión diferente, ya que se basa en diferencias, las cuales son medidas por medio de índices o coeficientes de similitud, de disimilitud o de distancia entre las muestras a partir de datos cualitativos (matrices presencia/ausencia) o cuantitativos (abundancia proporcional de cada especie medida como número de individuos, biomasa, densidad, cobertura, etc.), o bien con índices de diversidad beta (**Magurran, 1988; Moreno, 2001**).

Los índices de similitud o disimilitud expresan el grado en el que dos muestras (sitios) son similares en cuanto a la presencia de las especies. Para ello, generalmente se utiliza el coeficiente de similitud de Sorensen (**Magurran, 1988**)

$$I_{Sorenson} = \frac{2 pN}{aN + bN} \quad (\text{Magurran, 1988})$$

Donde

aN = número total de individuos en el sitio A

bN = número total de individuos en el sitio B

pN = sumatoria de la abundancia más baja de cada una de las especies compartidas entre ambos sitios

JUSTIFICACIÓN

Las condiciones geológicas, fisiográficas, climáticas, de humedad y altitudinales de los bosques nubosos, hacen que tenga una distribución limitada y fragmentada. En Guatemala, este tipo de bosque se encuentra en diversos puntos del país y es reconocido como uno de los nueve centros de endemismo del neotrópico (**Rzedowski, 1978; Rodríguez-Correa, et al., 2015**). Una de sus características más distintivas, es la captación del agua por la condensación de nubes y niebla, por lo que la conservación de este tipo de bosque es de vital importancia no solo para la diversidad biológica que alberga, también para asegurar las fuentes de agua de las comunidades cercanas.

Además, debido al conjunto con la diversidad genética y los altos niveles de endemidad, resultan ser áreas vulnerables por la amenaza de la aceleración del cambio climático, el cual afecta la fragilidad del ecosistema al incidir en la temperatura, precipitación y la formación de nubes en las zonas de montaña. Esto, aunado a la continua fragmentación por acciones antropogénicas inconscientes, puede cambiar las interacciones en el ecosistema e incrementar las relaciones de depredación, parasitismo y aislamiento genético, lo que conlleva a la extinción de organismos (**Brujinzeel, et al., 2010; Juárez, et al., 2010; Pounds & Campbell, 1999; Sabás-Rosales, et al., 2015; Véliz & Vargas, 2006**).

Las comunidades de encinos constituyen un modelo adecuado de conservación en los sistemas montañosos, útiles para determinar áreas prioritarias de conservación ya que juegan un papel clave en el ensamble ecológico de comunidades de organismos (**Ramírez-Toro, Torres-Miranda, González-Rodríguez, Ruiz-Sanchez, Luna-Vega & Oyama, 2017; Torres-Miranda, Luna-Vega & Oyama, 2011; Uribe-Salas, España-Boquera & Torres-Miranda, 2019**) tales como hongos ectomicorrízicos (**Quezada, 2018**), coleópteros fungívoros (**Orellana & Quezada, 2015**); alimento de vertebrados por medio de semillas y provisionamiento de hábitat (**López & Manson, 2006**), entre otros servicios que provee al ambiente y al ser humano. Por ello, la identificación y representación en sistemas de información geográfico de áreas de acuerdo a criterios de representatividad de encinos (patrones de endemismo, riqueza, vulnerabilidad, irremplazabilidad), hacen posible la evaluación de las áreas con factores relevantes para la diversidad biológica y su correcto manejo (**Ramírez-Toro, et al., 2017; Torres-Miranda, et al., 2011; Uribe-Salas, et al., 2019**).

La necesidad de documentar y entender esos patrones y mecanismos se hace urgente dado el grado de amenaza al que actualmente se enfrenta la biodiversidad debido a factores que provocan cambios en la estructura de las comunidades como son la destrucción y la fragmentación del hábitat o el cambio climático

OBJETIVOS

General

- Identificar áreas prioritarias de conservación de Bosques Nubosos de Guatemala, utilizando análisis multivariado en base a riqueza de especies, endemismo y recambio de las especies de *Quercus*.

Específicos

- Determinar la riqueza taxonómica, rareza, irremplazabilidad y recambio de especies de *Quercus* en los Bosques Nubosos de Guatemala.
- Evaluar las variables ambientales (altitud, temperatura y precipitación) que influyen en la distribución geográfica de *Quercus* dentro de los bosques nubosos de Guatemala.
- Generar mapas que identifiquen las áreas de conservación prioritarias de Bosques nubosos en Guatemala, utilizando a *Quercus* como elemento de conservación.

HIPÓTESIS

Dado que *Quercus* presenta altos niveles de endemismo, este género es clave para la priorización de áreas de conservación de bosques nubosos de Guatemala.

MATERIALES Y MÉTODOS

Universo del estudio

Se utilizaron registros del herbario USCG del Centro de Estudios Conservacionistas y el herbario BIGU de la Escuela de Biología, ambos de la Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia. Las muestras utilizadas se determinaron con certeza taxonómica (Quezada *et al.* 2017) y se verificó la georreferenciación de cada muestra en base a sus coordenadas y ubicación descrita en cada etiqueta y base de datos, y con ayuda del servidor Google maps.

Población

La población está conformada por las especies de *Quercus* que se distribuyen en los Bosques Nubosos de Guatemala, en 19 departamentos: Huehuetenango, Quiché, Alta Verapaz, Baja Verapaz, Izabal, Zacapa, El Progreso, Chiquimula, Jutiapa, Jalapa, Santa Rosa, Guatemala, Sacatepéquez, Chimaltenango, Sololá, Suchitepéquez, Totonicapán, Quetzaltenango y San Marcos.

Muestra

Está basada en los registros de herbario del género *Quercus* (USCG y BIGU) recolectados dentro de la capa de Bosque Nuboso del INAB en los departamentos de: Huehuetenango, Quiché, Alta Verapaz, Baja Verapaz, Izabal, Zacapa, El Progreso, Chiquimula, Jutiapa, Jalapa, Santa Rosa, Guatemala, Sacatepéquez, Chimaltenango, Sololá, Suchitepéquez, Totonicapán, Quetzaltenango y San Marcos.

Materiales

Se utilizaron los siguientes materiales para el estudio:

- Computadora Intel Core i5-6200 U de 8.00GB, 64 bits
- Bases de datos de Herbarios USCG y BIGU
- Muestras de Herbarios USCG y BIGU
- Capa de Ecosistemas estratégicos para Guatemala desarrollado por el Instituto Nacional de Bosques – INAB
- Programa informático Google Earth
- Software ArcGIS 10.3
- Software estadístico R 64 4.0.3
- Programa Microsoft Excel 2019
- Programa Microsoft Word 2019

Métodos

Base de datos de encinos

Se obtuvo la base de datos que corresponde al género *Quercus* presentes en la república de Guatemala, a partir de la consulta de las colecciones de herbarios nacionales BIGU y USCG. Se revisaron los ejemplares de herbario para confirmar su correcta determinación. La base de datos se curó, tomando en cuenta las muestras que presentan fecha, localidad y coordenadas geográficas, lo cual fue útil para la georreferenciación. Se utilizó el programa Google Earth para corroborar las coordenadas y sitios de colecta (Loiselle, Jorgensen, Consiglio, Jiménez, Blake, Lohmann & Montiel, 2008; Estrada-Márquez, Villaseñor & Escalante, 2020; Torres-Miranda, et al., 2011; Uribe-Salas, et al., 2019). En base a los sitios de colecta, se corrigieron las coordenadas geográficas. Sin embargo, para el

estudio solo se consideraron las muestras que evidenciaban coordenadas concretas del lugar donde se colectó o que fue posible ubicar geográficamente el sitio.

Las especies del género *Quercus* poseen una amplia tolerancia ecológica (Nixon, 1993; Rzedowski, 1978), y su composición puede verse modificada dependiendo la temperatura, altitud, distribución geográfica, historia biogeográfica. Además, poseen una alta alta hibridación que hace presentar características intermedias entre las formas parentales, dificultando la identificación taxonómica con la morfología (Torres-Miranda, 2014; Rodas, et al., 2020). Por esta razón, se utilizaron muestras de herbario revisadas previamente por taxónomas en el área.

Delimitación de área

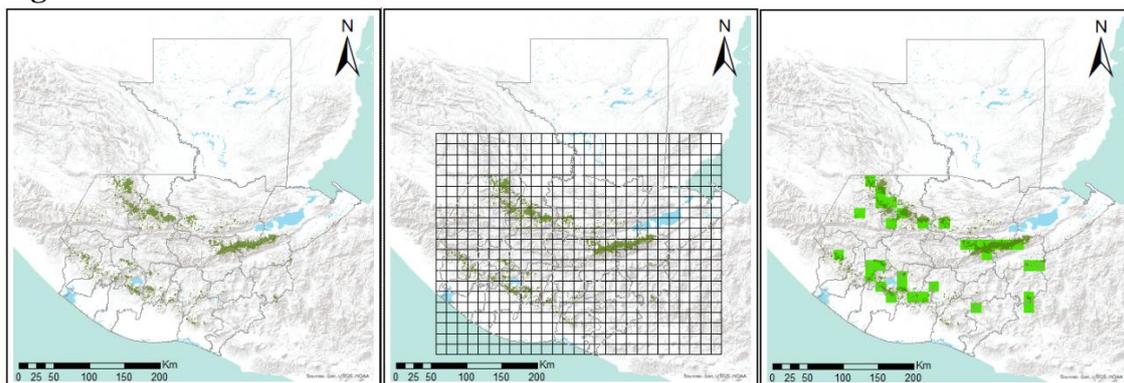
El estudio se enfocó en los bosques nubosos de toda la región de Guatemala. Para ello se utilizó la Capa de Ecosistemas estratégicos de Bosque Nuboso para Guatemala, el cual fue desarrollado por el Instituto Nacional de Bosques en el año 2013 (Figura 1).

Riqueza de especies de encinos del Bosque Nuboso

La riqueza de encinos para el Bosque Nuboso fue extraída con base a los registros de especies dentro de la capa de bosque nuboso del INAB, así como la utilización de estudios previos del género en Guatemala (Rodas, et al., 2020; Martínez, 2020).

Se obtuvo un total de 1,528 registros de especies del género *Quercus* para todo el país, de los cuales 156 corresponden a colectas registradas en el Bosque Nuboso. Estos registros se analizaron en el programa ArcMap (ArcGIS 10.3) y se interpolaron con la capa de ecosistemas estratégicos del Bosque Nuboso desarrollado por el Instituto Nacional de Bosques, elaborando mapas de distribución para cada especie del género *Quercus*. A lo largo de los años, se ha considerado el uso de las cuadrillas (grillas o unidades muestrales en este estudio) como una herramienta importante para el estudio de los patrones de diversidad biológica (Ramírez-Toro, et al., 2017; Uribe-Salas, et al., 2019). Por lo que se graficó una red de cuadrillas sobre el mapa de Guatemala, enfocándose en las áreas donde se distribuyen bosques nubosos. Cada cuadrilla presentó una longitud de 5x5 min, esto para delimitar las unidades muestrales (Figura 1).

Figura 1



Mapa geográfico de Guatemala con capa de ecosistemas estratégicos de los bosques nubosos de Guatemala y cuadrillas de 5 x 5 min graficadas. Cada cuadrilla se tomó en cuenta como una unidad muestral, de las cuales se analizaron diferentes patrones en cuanto la presencia o ausencia de especies de encinos.

Patrones de riqueza

Para evaluar los patrones de riqueza, en cada una de las unidades muestrales, se cuantificó el número de especies que se encontraba en cada cuadrilla (Tabla 2), obteniendo una matriz de presencia (1) y ausencia (0) de especies, calculando la riqueza alfa (**Crisp, Laffan, Linder & Monro, 2001; Linder, 2001; Ramírez-Toro, et al., 2017; Torres-Miranda, et al., 2011; Uribe-Salas, et al., 2019**).

Patrones de endemismo: rareza e irremplazabilidad

Para la obtención de los **patrones de endemismo**, se calcularon los valores de rareza e irremplazabilidad por cada unidad muestral. Para medir la **rareza**, se utilizó el **índice de endemismo ponderado** (**Crisp, et al., 2001**), el cual se calculó contando todas las especies en cada unidad muestral y pesando cada especie por el inverso de su rango. A las unidades muestrales que albergaban una especie se les asignó el peso máximo de 1; las especies que se presentaban en 2 unidades muestrales se les asignó un peso de 0.5 ($2/1 = 0.5$), las especies que se presentaban en 100 unidades muestrales se les asignó un peso de 0.01 ($100/1 = 0.01$). Para obtener la rareza por unidad muestral, se sumaron los pesos de cada especie presente en cada unidad muestral (**Crisp, et al., 2001**, Anexo 1 y 3). El índice de endemismo ponderado tiende a disminuir la importancia de especies que poseen una amplia distribución geográfica. Éste aumenta proporcionalmente a la distribución de las especies, por lo que un índice bajo nos indicará las especies más raras de encontrar en los sitios (**Crisp, et al., 2001; Linder, 2001; Ramírez-Toro, et al., 2017; Uribe-Salas, et al., 2019**).

Para obtener el criterio de **irremplazabilidad** se utilizó el **índice de endemismo ponderado corregido**. Para calcularlo, se construyó una matriz de distribución, donde en las columnas se colocaron las unidades muestrales que contenían alguna proporción de bosque nuboso, y en las filas se colocaron las especies de encinos (Anexo 2 y 3). Se ponderó con un valor de 1 a 10 a cada especie, dependiendo del número de unidades muestrales en que estaba presente: las especies restringidas a una sola unidad eran valoradas con un 10, y las especies que se presentaron en 10 o más áreas, fueron valoradas con 1. En este sentido, las especies con endemismo local tienen un factor de peso mayor, mientras las especies

con una distribución geográfica amplia, tuvieron un factor de peso bajo (Crisp, et al., 2001; Linder, 2001; Ramírez-Toro, et al., 2017).

El factor de peso calculado para cada especie, se multiplicó por la inversa de sus rangos (obtenidos en el paso anterior). Por lo tanto, la irremplazabilidad de un área incrementa cuando ésta contiene especies que no se encuentran en otras unidades muestrales, y disminuye cuando contiene especies que sí se encuentran en otras unidades. El peso ponderado de la irremplazabilidad se sumó entre las especies para determinar las áreas con una alta importancia general de irremplazabilidad (Anexo 3) (Crisp, et al., 2001; Linder, 2001; Ramírez-Toro, et al., 2017).

Patrones de recambio de especies

Para identificar las diferencias de los ensamblajes de especies entre las unidades muestrales, se realizó un análisis de **recambio de especies** (diversidad Beta), que es una medida de diferenciación en la composición de especies entre distintas comunidades de un paisaje. Esto se determinó utilizando el índice de Sorensen con el paquete **betapart** para el software R, con la función “beta.pair” (Anexo 4, 5, 6, 7) (Baselga & Orme, 2012; Baselga, et al., 2020; R Core Team, 2020; Ramírez-Toro, et al., 2017).

Este paquete presenta ventajas en cuanto a la información que aporta. Como resultado se obtienen tres matrices en total. La primera es Disimilitud de anidamiento, y la segunda es Recambio espacial. Con la información de estas dos matrices se compone la tercera: Disimilitud de Sorensen. Esta última matriz fue la utilizada para evaluar el **recambio de especies entre las unidades muestrales** (Baselga & Orme, 2012 & Baselga, et al., 2020).

Patrones de variables ambientales

Las muestras de herbario proporcionan diferente tipo de información, dentro de la cual se encuentran valores de variables ambientales. En este estudio se utilizaron variables **altitudinales, de temperatura y de precipitación**, para analizar los patrones de las especies de *Quercus* que se encontraron dentro de la capa de ecosistemas de Bosques Nubosos de Guatemala.

Para cada variable se construyó una matriz de presencia/ausencia de especies, donde las filas representan los intervalos de las variables ambientales y en las columnas las especies. Para la variable altitudinal, se utilizaron intervalos de 100m de altitud (de 200 a 3,300 msnm), para la variable de temperatura se utilizó un intervalo de 1°C de temperatura (de 19 a 25°C) y para la variable de precipitación, se utilizó un intervalo de 100 mm de precipitación (de 600 a 4,000mm) (Anexo 5 y 8).

Para evaluar los patrones de rareza de las especies, se cuantificó el número de intervalos de cada variable ambiental en los que está presente y se ponderó a cada especie por el inverso de este número. Para obtener una puntuación de rareza para cada intervalo de elevación, estos pesos se resumieron para todas las especies (Crisp, et al., 2001; Ramírez-Toro, et al., 2017; Uribe-Salas, et al., 2019)..

Para medir la irremplazabilidad, se utilizó otra matriz donde el inverso ponderado de la rareza de cada especie fue medido por el factor de corrección para cada una. La suma de los valores corregidos de todas las especies para cada intervalo, se utilizó para determinar

el índice de irremplazabilidad (Crisp, et al., 2001; Ramírez-Toro, et al., 2017; Uribe-Salas, et al., 2019).

El recambio de especies (diversidad beta) entre los intervalos de las variables ambientales se analizó con el índice de Sorensen utilizando el paquete **betapart** en el programa R (Anexo 5, 6 y 7) (Baselga & Orme, 2012; Ramírez-Toro, et al., 2017).

Priorizando áreas de conservación

Para evaluar la priorización de áreas de conservación, se transformaron los resultados obtenidos de las unidades muestrales, para evaluar en la siguiente línea: **patrones de riqueza, patrones de rareza, patrones de irremplazabilidad y criterio de recambio de especies** (Anexo 7). Estos patrones nos indican la importancia de las unidades muestrales que contienen especies raras de encontrar y que no pueden ser sustituidas por otras unidades (Rodríguez-Toro, et al., 2017; Crisp, et al., 2001). Para ello, cada celda se evaluó de 0 a 5, donde 0 son las unidades muestrales con bajos índices de riqueza, rareza, irremplazabilidad y recambio, y 5 corresponde a las unidades muestrales con altos índices. Luego, un promedio del valor de cada criterio (riqueza, rareza, irremplazabilidad y recambio) se calculó de acuerdo a cada criterio enlistado con anterioridad. El promedio es una medida directa para la priorización de áreas de conservación, ayudando a la evaluación de la delimitación, diseño y manejo de áreas protegidas (Alcántara & Paniagua, 2007; Esparza-Olguín, 2004; Ramírez-Toro, et al., 2017).

Sin embargo, los sitios que no poseen protección alguna, serán tomadas en cuenta con mayor grado de prioridad de conservación, ya que se encuentran en un estado más vulnerable (Ochoa-Ochoa, et al., 2017; Schuster, Cano & Cardona, 2000; Torres, et al., 2011). Los resultados se visualizan en mapas que se generaron con el programa ArcGis versión 10.3, para evidenciar las áreas prioritarias de conservación de los Bosques Nubosos de Guatemala.

RESULTADOS

Riqueza de Quercus en Bosque Nuboso de Guatemala

Se localizaron 156 registros dentro de la capa de Bosque Nuboso, los cuales corresponden a 26 especies: 16 de encinos rojos (sección *Lobatae*) y 10 de encinos blancos (sección *Quercus*). En la Tabla 2 se enlistan las especies encontradas en este estudio y se indican las especies que son características de Bosque Nuboso según **Rodas, et al., 2020**. La especie de encino que presenta mayor riqueza dentro del bosque nuboso es *Q. guilmi-treleasei* C.H. Mull., con 32 registros dentro del Bosque Nuboso, en los departamentos de: **Huehuetenango, Quiché, Alta Verapaz, Baja Verapaz, Zacapa, Chiquimula, Quetzaltenango y Chimaltenango**. Seguido por *Q. borucasana* Trel., con 18 registros en los departamentos de: **Huehuetenango, Quiché, Baja Verapaz, Zacapa, El Progreso y Chiquimula**.

De las siguientes especies, únicamente se obtuvo un registro: *Quercus aff. salicifolia* Née, *Q. calophylla* Schltl. & Cham., *Q. elliptica* Née, *Q. peduncularis* Née, *Q. purulhana* Trel., *Q. vicentensis* Trel. De las siguientes, se obtuvieron de dos a cuatro registros: *Q. cortesii* Liebm., *Q. crassifolia* Bonpl., *Q. crispifolia* Trel., *Q. insignis* M. Martens & Galeotti, *Q. pacayana* C.H. Mull., *Q. skinneri* Benth., *Q. tristis* Liebm., *Q. xalapensis* Bonpl.

En cuanto a las divisiones políticas del país, se puede observar en la Table 3 que el departamento de Baja Verapaz presenta una mayor riqueza de especies tanto de sección *Lobatae* (39) como de *Quercus* (11), encontrándose en su mayoría, en el Biotopo Universitario para la Conservación del Quetzal, algunos en la Reserva de Biósfera Sierra de las Minas (4) y otros en Chilascó (3). Dentro de los departamentos con menor riqueza, se encuentran: **Guatemala, Quetzaltenango, Suchitepéquez y San Marcos**, con solo un registro de encinos subsección *Lobatae*. Luego se tiene a **Santa Rosa y Totonicapán** con un registro para *Lobatae* y dos registros para *Quercus*.

Tabla 2.

Especies de encinos del género Quercus que se distribuyen en la capa de Ecosistemas estratégicos de los Bosques Nubosos desarrollado por el INAB vrs especies de encinos que son característicos del Bosque Nuboso según Rodas, et al., 2020.

No.	Especie	Sección	Capa INAB	Rodas 2020
1	<i>Quercus acatenangensis</i> Trel.		x	
2	<i>Quercus acutifolia</i> Née		x	
3	<i>Quercus aff. salicifolia</i> Née		x	x
4	<i>Quercus benthamii</i> A. DC.		x	x
5	<i>Quercus borucasana</i> Trel.		x	x
6	<i>Quercus calophylla</i> Schldl. & Cham.		x	
7	<i>Quercus cortesii</i> Liebm.		x	
8	<i>Quercus crassifolia</i> Bonpl.	<i>Lobatae</i>	x	
9	<i>Quercus crispifolia</i> Trel.		x	x
10	<i>Quercus elliptica</i> Née		x	
11	<i>Quercus flagellifera</i> Trel.		x	x
12	<i>Quercus gulielmi-treleasei</i> C.H. Mull.		x	x
13	<i>Quercus sapotifolia</i> Liebm.		x	
14	<i>Quercus skinneri</i> Benth.		x	x
15	<i>Quercus tristis</i> Liebm.		x	
16	<i>Quercus xalapensis</i> Bonpl.		x	x
17	<i>Quercus bumelioides</i> Liebm.		x	x
18	<i>Quercus corrugata</i> Hook.		x	x
19	<i>Quercus insignis</i> M. Martens & Galeotti		x	x
20	<i>Quercus lancifolia</i> Schldl. & Cham.		x	x
21	<i>Quercus pacayana</i> C.H. Mull.	<i>Quercus</i>	x	
22	<i>Quercus peduncularis</i> Née		x	
23	<i>Quercus purulhana</i> Trel.		x	
24	<i>Quercus rugosa</i> (Masam.)J.C. Liao		x	
25	<i>Quercus segoviensis</i> Liebm.		x	
26	<i>Quercus vicentensis</i> Trel.		x	

Tabla 3

Riqueza de encinos por sección según las divisiones políticas divididas por departamentos. Se analizaron los encinos colectados dentro de bosques nubosos de 17 departamentos de Guatemala.

Departamento	<i>Lobatae</i> (rojos)	<i>Quercus</i> (blancos)
Baja Verapaz	39	11
Zacapa	16	5
Huehuetenango	14	5
Chiquimula	6	4
El Progreso	5	3
Sacatepéquez	8	2
Chimaltenango	6	2
Santa Rosa	1	2
Totonicapán	1	2
Quiché	5	1
Sololá	5	1
Jalapa	0	1
Alta verapaz	7	0
Guatemala	1	0
Quetzaltenango	1	0
San Marcos	1	0
Suchitepéquez	1	0

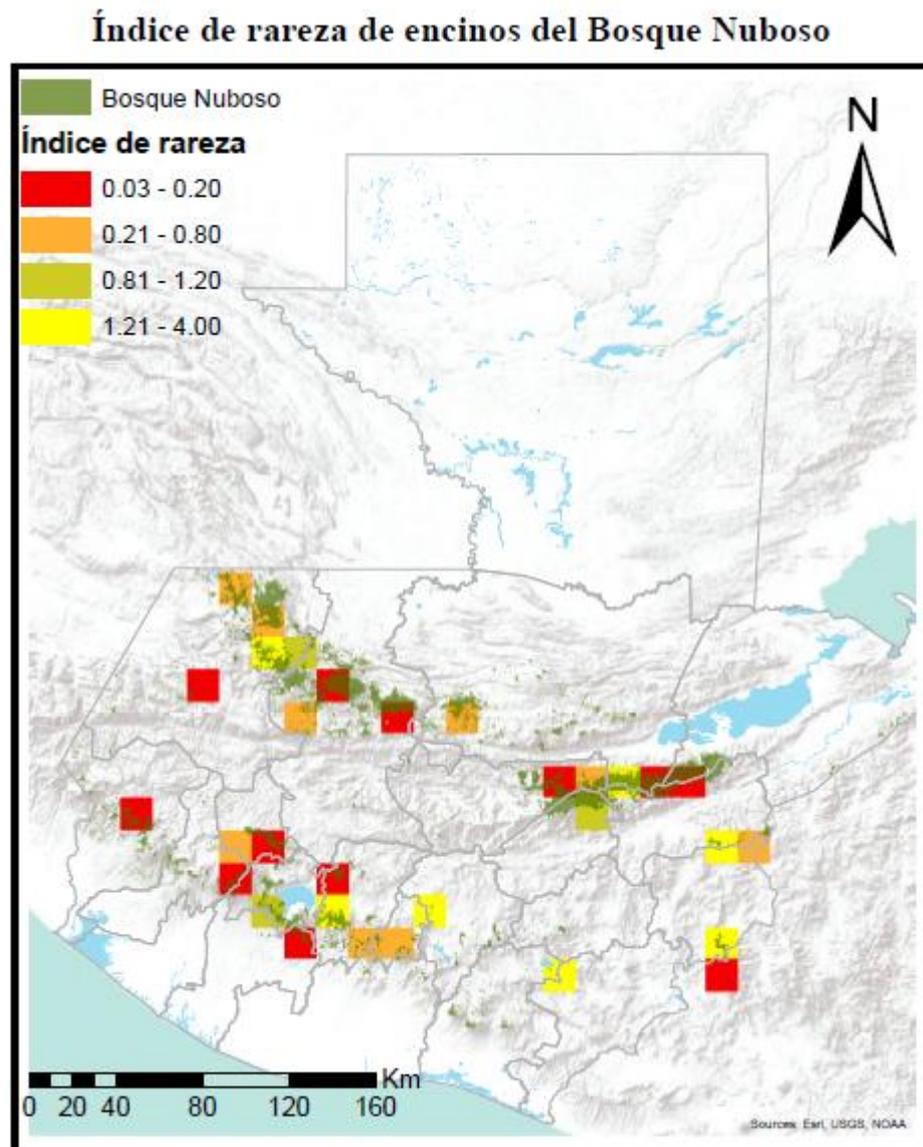
Patrones de endemismo: índices de rareza e irremplazabilidad

Los patrones de endemismo de los registros de *Quercus* en bosque nuboso, fueron analizados por medio de índices complementarios de rareza e irremplazabilidad (**Tabla 4**). Para el índice de rareza, el mayor grado se representa en las áreas donde hay especies que poseen una distribución restringida (**Figura 2**). Según los índices, hay una mayor rareza en las unidades muestrales 129 (0.05), 195 (0.03), 360 (9.03) y 246 (0.06), ubicados en los departamentos de: **Alta Verapaz, Chiquimula, Quetzaltenango, San Marcos y Quiché**.

Para el índice de irremplazabilidad, el mayor grado representa las especies que no se encuentran en otras áreas, por lo que no pueden ser reemplazadas (**Figura 3**). Según los índices, hay una mayor irremplazabilidad en las unidades muestrales 129 (0.5), 143 (1.4), 195 (0.3), 246 (0.6), 289 (1.4), 290 (1.6), 360 (0.3), ubicados en los departamentos de: **Chiquimula, Suchitepéquez, Quetzaltenango, San Marcos, Zacapa, y Quiché**.

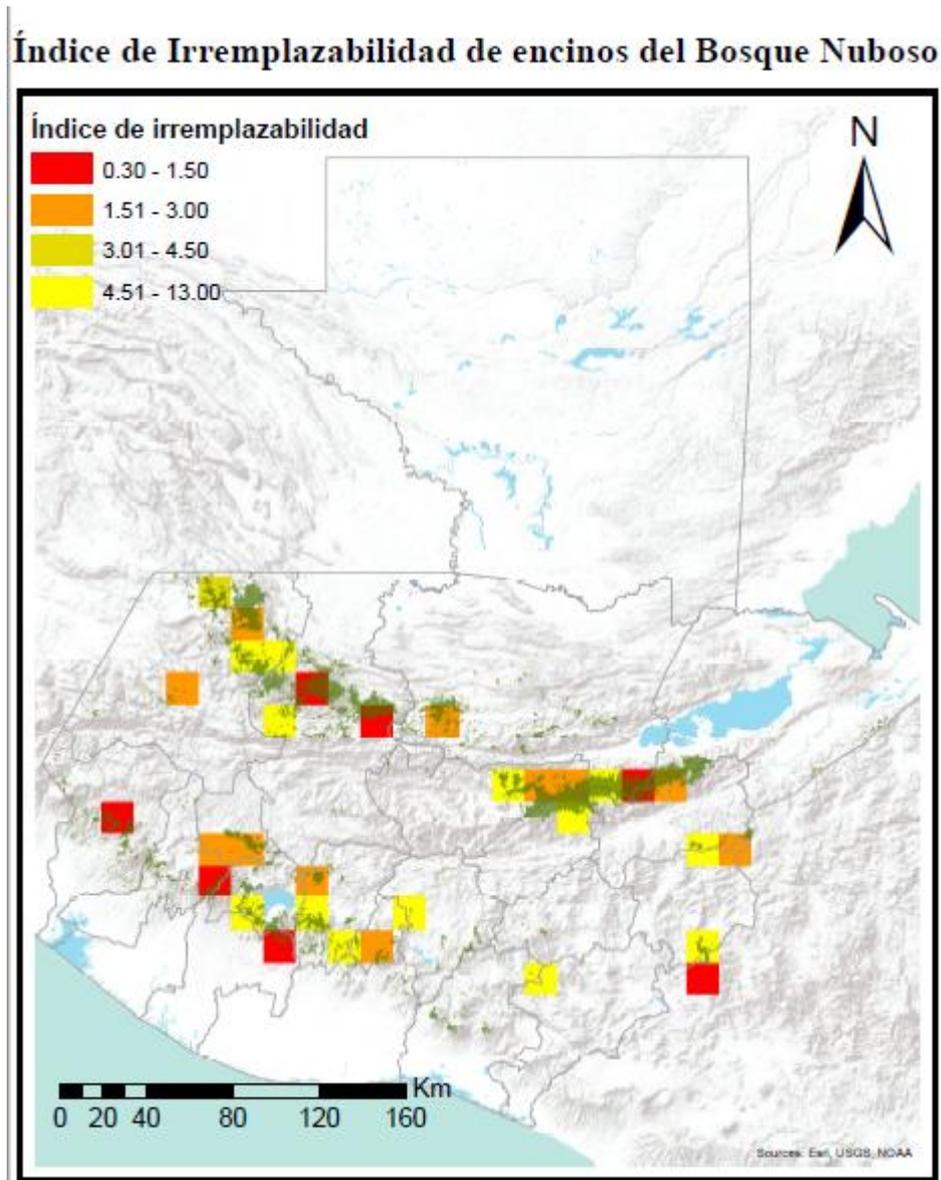
Ambos patrones concuerdan con cuatro unidades muestrales (129, 195, 246 y 360) de los departamentos de **Chiquimula, San Marcos, Quetzaltenango y Quiché**, identificando patrones de endemismo en los sitios donde se registra una especie que es poco compartida con otras unidades muestrales. Las especies que se encontraron como único registro dentro de las unidades anteriormente mencionadas son: *Quercus borucasana*, *Q. acatenanguensis* y *Q. gulielmi-treleasei*.(este último en las unidades muestrales 195 y 360, en los departamentos de Quetzaltenango y Quiché).

Figura 2



*Índice de rareza del género *Quercus* en los bosques nubosos de Guatemala. Los valores del índice de rareza muestran sitios con especies raras de encontrar. Los sitios con una mayor rareza corresponden a Fuentes Georginas en Quetzaltenango (0.03), Reserva de Biósfera en Quiché (0.03), Reserva de Biósfera Montecristo en Chiquimula (0.05) y el volcán Tajumulco en San Marcos.*

Figura 3



Índice de irreemplazabilidad de especies del género Quercus en los Bosques Nubosos de Guatemala. Los valores del índice de irreemplazabilidad muestra sitios con menos especies reemplazables, ya sea por su baja riqueza o dominancia, por lo cual, los valores con un mayor irreemplazabilidad corresponde a la Reserva de Biósfera en Quiché (0.3), Fuentes Georginas en Quetzaltenango (0.3), Reserva de Biosfera Montecristo en Chiquimula (0.5), Volcán Tajumulco en San Marcos (0.6), Reserva Los Andes en Suchitepéquez (1.4), Finca Alejandría en Zacapa (1.4) y Reserva de Biósfera Sierra de las Minas (1.6).

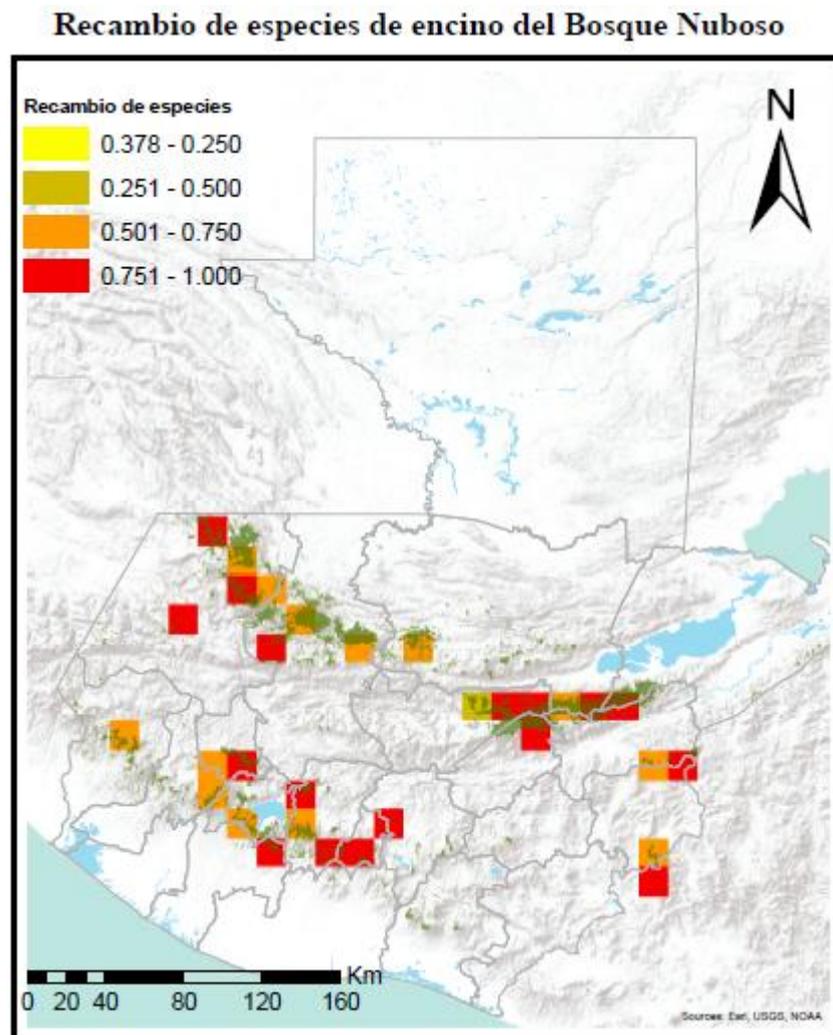
Patrones de recambio de especies

Los patrones de recambio de especies entre unidades muestrales (Figura 4, Anexo 3), indican que existen departamentos que poseen al menos un área con un recambio, estando éstos dentro del Biotopo Protegido para la Conservación de Quetzal (BUCQ) en Baja Verapaz (0.378) y en la Reserva de Biósfera Sierra de las Minas en Zacapa (0.514). Con un mayor recambio de especies, se encuentra Chimaltenango (0.577), Huehuetenango (0.588), Quetzaltenango (0.645), Quiché (0.645, 0.688), Reserva de Biósfera Trifinio en

Chiquimula (0.653), en Cerro Cruz Maltín en Huehuetenango (0.726), Alta Verapaz (0.726), Sierra del Merendón en Zacapa (0.734), Volcán San Pedro en Sololá (0.737), Sierra Madre en Totonicapán (0.742) y el Volcán Tajumulco en San Marcos (0.742).

Los sitios donde se evaluó un alto recambio de especies entre las unidades muestrales, se presentaron en Huehuetenango (0.764), Reserva de Biósfera El Trifinio en Chiquimula (0.774), Reserva de Biósfera Sierra de las Minas en El Progreso (0.780), Chilascó en Baja Verapaz (0.806), Volcán Acatenango en Sacatepéquez (0.823), Suchitepéquez (0.839), Sacatepéquez (0.839), La Unión en Zacapa (0.839), Jalapa (0.860), Chimaltenango (0.871), Totonicapán (0.871), Zacapa (0.871), Quiché (0.871), Huehuetenango (0.871), Reserva de Biósfera Sierra de las Minas en El Progreso (0.935), Reserva de Biósfera Sierra de las Minas en Zacapa (0.935), Santa Eulalia en Huehuetenango (0.968) (Anexo 4).

Figura 4



Patrones de recambio de especies del género Quercus en los Bosques Nubosos de Guatemala. Las unidades muestrales con mayor recambio de especies indica que son sitios más únicos. Éstos se indican en el mapa con color rojo, seguido por un color naranja y luego un color mostaza.

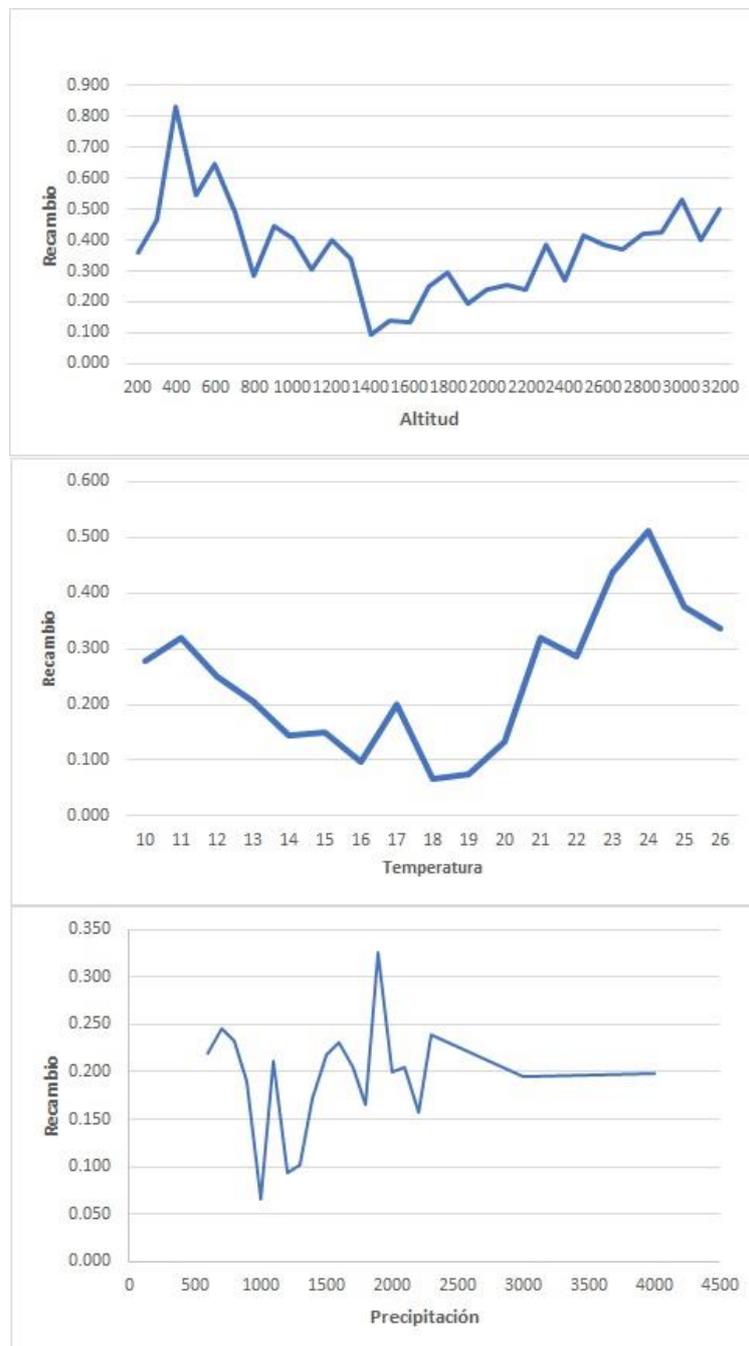
Patrones de variables ambientales

La mayor riqueza de especies del género *Quercus* fue encontrada entre 1,400 a 1,700 metros sobre el nivel del mar. Los encinos con distribución altitudinal restringida ocurren principalmente entre los 300 a 500 msnm. A partir del rango altitudinal entre 1,400 a 1,500 msnm hay un aumento en el índice de rareza (3.34). En cuanto al recambio de especies, el intervalo entre 400 a 500 es el que tiene valores de recambio más alto, luego disminuye y a partir de los 1,500 msnm este índice comienza a elevarse (Anexo 5 y 8).

Con base en las condiciones ambientales, los encinos evaluados poseen un índice de recambio entre especies de 0.510, en temperaturas entre 24 a 25°C (Anexo 6) y de 0.326 en precipitaciones entre 1900 a 2000 mm y se mantiene constante a partir de los 3000 mm (Anexo 7, Figura 5).

Figura 5

Recambio de especies



Los gráficos muestran el recambio de especies con base en las condiciones ambientales en las que se encontraron los registros utilizados en el estudio: elevación, temperatura y precipitación.

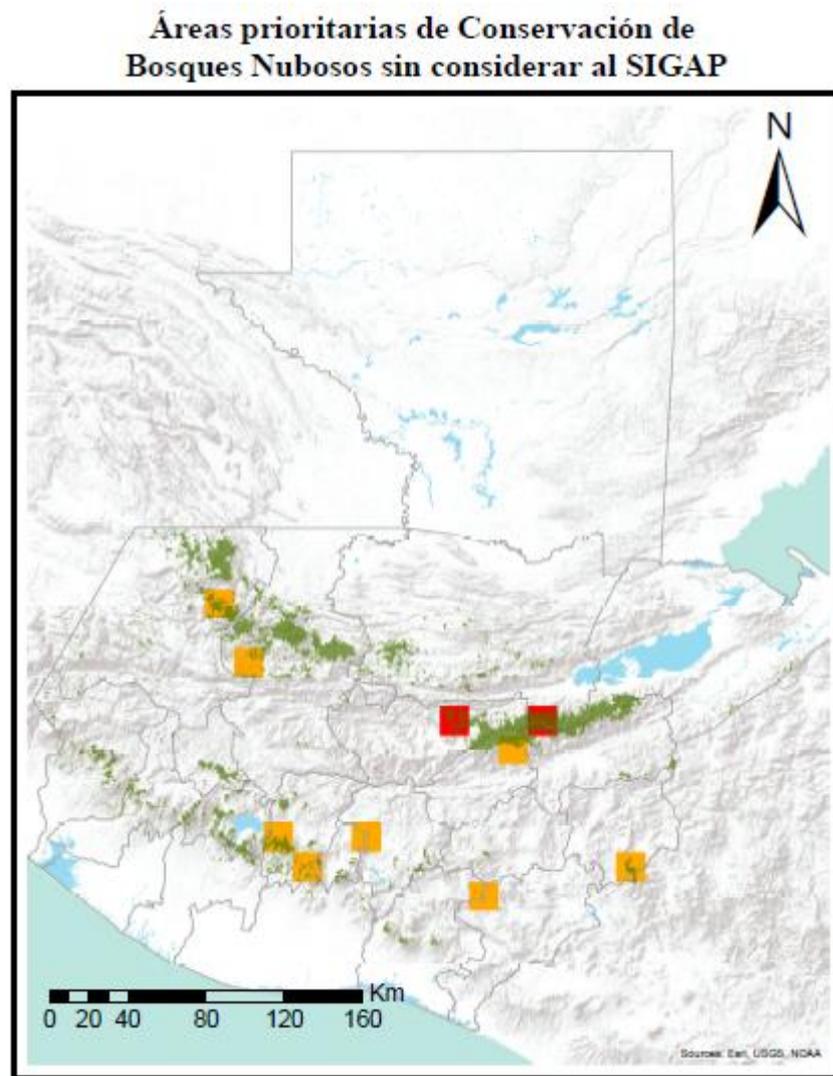
Priorización de áreas de conservación

Luego de analizar la riqueza de especies dentro de los bosques nubosos, y de calcular los índices de rareza, irremplazabilidad y recambio de especies, se evaluaron estas variables en cuanto a las unidades muestrales. Se promediaron los valores de cada criterio, obteniendo como resultado el mapa de la **Figura 6**, donde se evidencian sitios de importancia para la conservación de bosques nubosos con base a las variables analizadas de las especies del género *Quercus*.

Se identificaron dos unidades muestrales, una en el Biotopo Universitario para la Conservación del Quetzal en el departamento de Baja Verapaz (unidad muestral 285) y la otra en la Reserva de Biósfera Sierra de las Minas entre Zacapa y Alta Verapaz (unidad muestral 288). Se identificaron 19 especies, once en la unidad muestral del Corredor del Bosque Nuboso (*Quercus acutifolia*, *Q. acatenangensis*, *Q. benthamii*, *Q. borucasana*, *Q. bumelioides*, *Q. corrugata*, *Q. gulielmi-treleasei*, *Q. lancifolia*, *Q. purulhana*, *Q. sapotifolia*, *Q. skinneri*), y ocho en la Reserva de Biósfera Sierra de las Minas (*Quercus aff. salicifolia*, *Q. benthamii*, *Q. borucasana*, *Q. bumelioides*, *Q. crispifolia*, *Q. gulielmi-treleasei*, *Q. acatenangensis*, *Q. sapotifolia*).

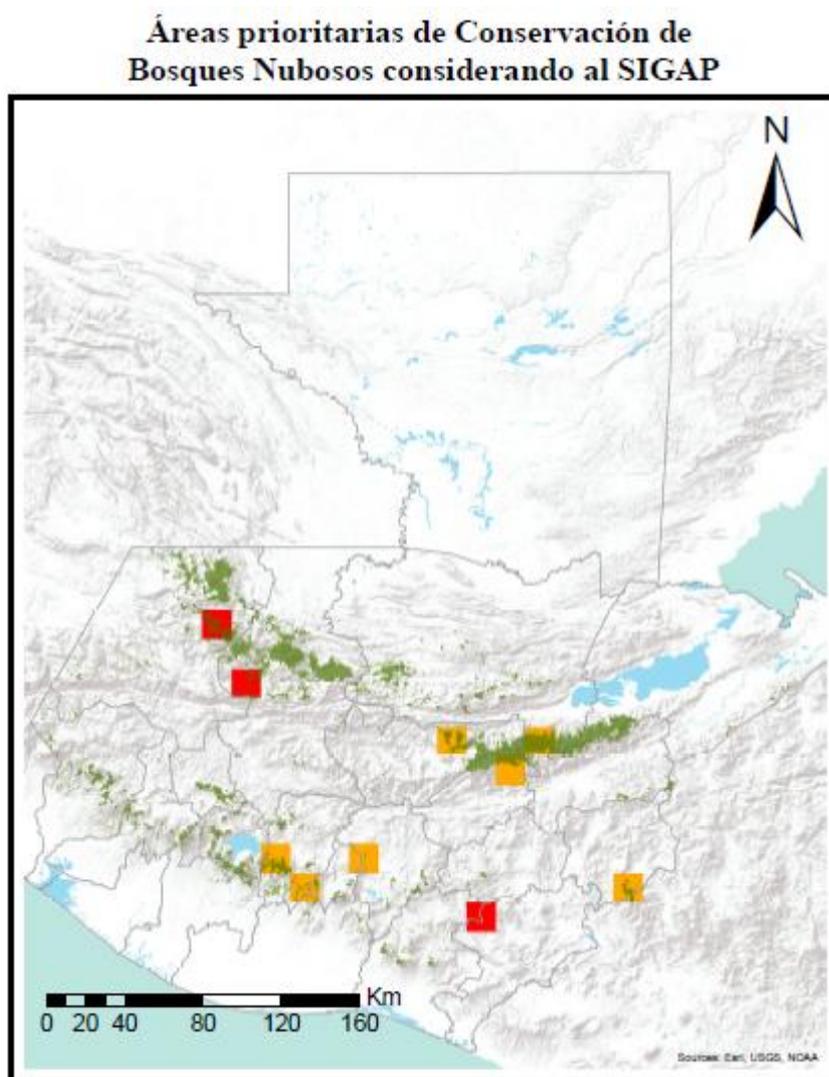
Sin embargo, tomando en cuenta que algunas de estas unidades se registran dentro del Sistema Guatemalteco de Áreas Protegidas, en la **Figura 7** se remarcaron con mayor importancia aquellos remanentes de bosque nuboso que no se encuentran dentro de este sistema, ya que no poseen ningún tipo de protección. De esta manera se obtuvieron tres unidades muestrales: Huehuetenango (385), Quiché (332) y Santa Rosa (124), con 7 especies en total: *Quercus calophylla* (1), *Q. tristis* (1), *Q. segoviensis* (3), *Q. sapotifolia* (1), *Q. vicentensis*(1).

Figura 6



Áreas prioritarias de conservación en función de las variables analizadas. En rojo se encuentran las áreas que poseen altos índices de rareza, irremplazabilidad y recambio de especies. En color naranja se muestran las áreas que poseen altos índices de al menos dos de estas variables.

Figura 7



Áreas prioritarias de conservación en función a las variables analizadas y su ubicación. En rojo se observan las áreas que presentan un promedio alto entre las variables analizadas: rareza, irremplazabilidad y recambio de especies, y que no se encuentran dentro del Sistema Guatemalteco de Áreas Protegidas.

DISCUSIÓN

Patrones de riqueza

Dentro de las diferentes comunidades de encinos, **Rodas, et. al., (2020)** describe cuatro predominantes para el país: bosques de encino, bosques de pino-encino, selvas y bosques nubosos, registrando 12 especies que se distribuyen para este último ecosistema: *Quercus bumelioides* Liebm., *Q. corrugata* Hook., *Q. lancifolia* Schltdl. & Cham., *Q. benthamii* A. DC., *Q. crispifolia* Trel., *Q. skinneri* Benth., *Q. xalapensis* Benth, *Q. borucasana* Trel., *Q. gulielmi-treleasei* C.H. Mull, indicadora de bosque nuboso, además de las siguientes *Q. flagellifera* Trel., *Q. insignis* M. Martens & Galeotti. y *Q. aff salicifolia* Née. las cuales son endémicas regionales. Sin embargo, en el presente estudio, donde se utilizó la capa de Bosque Nuboso del INAB, se registraron **26 especies de encinos, de las cuales, 16 pertenecen a la subsección *Lobatae* (encinos rojos) y 10 a la subsección *Quercus* (encinos blancos)**. La diferencia en las especies registradas en el presente estudio, es que la capa utilizada puede tener traslape con otros ecosistemas (pino-encino y encino) donde este género es dominante y presenta una composición diferente a la encontrada en bosque nubosos. Cabe resaltar que los bosques nubosos presentan una mayor riqueza de especies de la sección *Lobatae*. Ello se explica porque esta sección se encuentra en regiones con mayor precipitación anual y mayor heterogeneidad ambiental, así mismo, tienen una diversidad muy alta en las regiones montañosas desde el sur de México a toda Centroamérica, ocupando un importante lugar en cuanto a la riqueza de los bosques nubosos. Las especies de la subsección *Quercus*, están más asociadas a climas secos, áreas con menor precipitación anual y donde la aridez puede ser más marcada (**Nixon, 2006; Rodríguez-Correa, et al., 2015; Torres-Miranda, 2014; Torres-Miranda, et al., 2011; Uribe-Salas, et al., 2017**). Es importante resaltar que según **Martínez (2020)**, las especies de la sección *Lobatae* podrían desplazarse conforme el tiempo hacia zonas de mayor elevación, buscando sitios más fríos y húmedos (**Martínez, 2020**). El aumento de temperatura superficial, puede dar inicio a efectos negativos en la distribución de los encinos sección *Lobatae*, causando pérdidas en cuanto a la presencia de encinos en los bosques nubosos del oriente del país (**Martínez, 2020**), a diferencia de la sección *Quercus*, que puede ser más oportunista ante los efectos del cambio climático (**Rodríguez, 2015**).

De las especies registradas, *Quercus gulielmi-treleasei* C.H. Mull. es la más frecuente, con 32 puntos de colecta dentro de la capa de ecosistemas del Bosque Nuboso del INAB, distribuido en 8 departamentos. Es importante recalcar que esta especie no está reportada en la Flora de Guatemala (**Standley & Steyermark, 1952**), pero con base a las investigaciones de **Quezada, et al., 2017 y Rodas, et al., 2020**, se confirmó su presencia y se amplió su rango de su distribución a casi todo el país, específicamente en los departamentos de Huehuetenango, Quiché, Alta Verapaz, Baja Verapaz, Zacapa, El Progreso, Chiquimula, Jutiapa, Jalapa, Guatemala, Sacatepéquez, Sololá, Quetzaltenango y San Marcos, siendo un total de 14 departamentos donde se ha colectado la especie. Esto demuestra que el trabajo de campo, aunado al trabajo taxonómico, debe ser constante, registrando en las colecciones biológicas y bases de datos internacionales.

De las especies de encinos que se analizaron con un solo registro, ninguna de las siguientes especies: *Q. calophylla* Schltdl. & Cham., *Q. elliptica* Née, *Q. peduncularis* Née, *Q. purulhana* Trel. y *Q. vicentensis* Trel., crece en ambientes como los que proporciona el bosque nuboso, con excepción de *Quercus aff. salicifolia* Née, que se encontró un registro en La Tinta, Alta Verapaz. Esta especie, junto con *Q. insignis* y *Q. flagellifera*, suelen encontrarse en los bosques nubosos de la región norte y oriente del país, siendo endémicas de esa región (Rodas, et al., 2020).

Según las divisiones políticas, el departamento de Baja Verapaz es el que alberga una mayor cantidad de especies de encinos, con 50 registros y 12 especies, ubicados en su mayoría en el Biotopo Universitario para la Conservación del Quetzal (BUCQ) y en el Corredor del Bosque Nuboso. Esto debido a que son áreas donde se han realizado diferentes trabajos de investigación. Cabe mencionar que no se tomaron en cuenta al menos 16 registros por desaciertos en las coordenadas geográficas.

En cuanto al Sistema Guatemalteco de Áreas Protegidas - SIGAP -, el BUCQ es quien tiene una mayor cantidad de registros, identificando 32 encinos de 7 especies, mientras en la Reserva de Biósfera Sierra de las Minas se encontraron 14 registros de 10 especies, de los cuales no se tomaron en cuenta 5 registros, por sesgos en las coordenadas geográficas. Esto demuestra que la Reserva de Biósfera Sierra de las Minas es un área con un patrón de riqueza mayor que cualquier otra área protegida. Tomando en cuenta que la riqueza de los encinos está correlacionada positivamente con la heterogeneidad topográfica (Uribe-Salas, et al., 2018).

Tomando en cuenta que la capa de Bosque Nuboso del INAB es del año 2013, puede que la extensión territorial de este tipo de bosque se encuentre reducido y degradado por actividades antropogénicas o por efectos del cambio climático, dando lugar a especies más tolerantes (Martínez, 2020; Rodríguez, 2015). Así mismo, puede que no se haya tomado en cuenta los diferentes tipos de bosques que pueden formar un continuo e interpretarse como bosque nuboso (Jiménez, 2009; Rodríguez-Correa, et al., 2015; Torres-Miranda, 2014), como el caso del bosque caducifolio que se encuentra dentro del Corredor del Bosque Nuboso en Baja Verapaz (Jiménez, 2009).

Además, se debe considerar que la cantidad de especies en el estudio fue menor a 35 registros por especie. Esto evidencia no solo los vacíos de información, también la falta de datos certeros, específicamente de georreferenciación en las etiquetas de Herbario (Bermúdez & Sánchez, 2000; Cuesta, et al., 2013; Quezada et al., 2017), ya que muchos de los registros no fueron tomados en cuenta al poseer coordenadas incongruentes con el sitio de colecta de la muestra, o al ser indefinidos. Por ello, no solo es importante la exploración y esfuerzos de colecta a nivel nacional, también lo es proporcionar datos correctos de cada muestra tomada en campo, para nutrir las colecciones biológicas y utilizar los datos en planes de manejo y ordenamiento territorial.

Por ello, se sugiere impulsar la actualización de las capas de bosques a nivel nacional, tomando en cuenta el mosaico de parches de bosques con diferente cobertura vegetal.

Además, aumentar el trabajo de campo y de gabinete, en especial de los departamentos con menor riqueza taxonómica y mayor heterogeneidad ambiental: **Retalhuleu, San Marcos, Quetzaltenango, Sololá, Suchitepéquez y más áreas de Alta Verapaz y Jutiapa**, ya que la cantidad de registros no equivale a los parches de bosque nuboso que presentan, de manera que se contribuya al conocimiento de la diversidad biológica con datos actualizados en cuanto a su restauración y degradación (**Rodas, et. al., 2020; Uribe-Salas, et al., 2018**).

La actualización de información es relevante para el conocimiento y manejo adecuado de nuestros recursos naturales. Evidencia de ello, son las 26 especies de encinos que se describen en La Flora de Guatemala (Standley & Steyermark, 1952), y las 35 especies que se conocen en la actualidad (Tabla 1) por las investigaciones que **Quezada y colaboradores han realizado desde el año 2015 hasta el 2020**.

Patrones de endemismo: índices de rareza e irremplazabilidad

El patrón de diversidad de *Quercus* es amplio y abundante en nuestra región, abarcando un espacio geográfico heterogéneo con una historia geológica y climática compleja, que puede observarse desde el sur de México hacia los Andes colombianos, encontrando uno de los puntos con mayor diversidad entre las montañas del sur de México (Nixon, 2006; Rodríguez, 2015). Y, aunque en Centroamérica esta riqueza disminuye geográficamente, las especies de *Quercus* ocupan **el segundo lugar en cuanto a importancia** en términos de riqueza en los bosques nubosos (**Nixon, 2006; Rodríguez, 2015**). Estos patrones de diversidad, así como los procesos de diferenciación intraespecífica, se asocian a procesos geológicos y biológicos, así como al efecto moderado de las fluctuaciones climáticas del Período Cuaternario (**Rodríguez, 2015; Torres & Luna, 2006**). Es por ello, que los resultados obtenidos de los análisis de complementariedad (rareza e irremplazabilidad), identificaron cuatro unidades muestrales (de un total de 32) en los departamentos de **Chiquimula, Quetzaltenango, San Marcos y Quiché**; donde se identificaron 3 especies de subsección *Lobatae*: *Q. borucasana*, *Q. gulielmi-treleasei* y *Q. acatenangensis*. Esta última no es característica de bosque nuboso, pero con características de encino rojo que tolera los ambientes fríos y la humedad. Además, tiene una alta plasticidad para adecuarse en bosques de pino-encino, bosque nuboso y en ambientes degradados (**Quezada, et al., 2018**). Es importante resaltar que aún se cuentan con pocos registros para este género en este ecosistema, por lo cual los datos no presentan robustez, y los patrones acá establecidos pueden presentar sesgos derivados de datos insuficientes para algunas unidades muestrales, tal es el caso del departamento de Chiquimula, donde solo hay registros en La Reserva de Biósfera Trinacional Montecristo, y no toma en cuenta otros sectores del departamento que presenta un mosaico de parches de bosque nuboso. Además, los departamentos de **Chimaltenango, Sololá, Suchitepéquez, Totonicapán, Quetzaltenango, San Marcos y Retalhuleu** (siete departamentos en la región Sur occidente) todavía no han sido explorados en cuanto a la riqueza y diversidad de encinos durante los últimos 60 años, existiendo una alta probabilidad de ocurrencia de estas especies. Por ello se entiende que

no hay suficientes colectas en el país que evidencien la presencia o ausencia de las especies de *Quercus* a nivel nacional (Quezada, et al., 2017; Rodas, et al., 2020).

El endemismo para este género registrado en la región entre el Istmo de Tehuantepec y el sistema del Motagua-Polochic, corresponde a un área heterogénea que se caracteriza con sierras discontinuas y ríos transversales del lado de México, en conjunto con los límites entre la placa de América del Norte y la placa del Caribe en Guatemala, constituyendo una región con un sistema complejo de fallas a gran escala y con características geológicas contrastantes que forman barreras de distribución, provocando especiaciones (Quezada, et al., 2017; Rodríguez, 2015; Torres & Luna, 2006). Por ello, los bosques nubosos de Guatemala que se encuentran en más de 10 departamentos poseen un alto grado de endemismo, contando con al menos 31 familias y 78 especies de plantas endémicas, muchas de ellas con incidencia de endemismo local (Jiménez, 2009; Véliz & Vargas, 2006; Véliz, 2008), como es el caso de *Quercus flagellifera*, *Q. insignis* y *Q. aff salicifolia*, endémicas de la región nor-oriental del país (Rodas, et al., 2020).

Este patrón de endemismo en bosques nubosos, se ha documentado en otros taxa como: helechos del Corredor del Bosque Nuboso, a *Lellingeria dissimulans* (Maxon) A.R. Sm., (Jiménez, 2009), composición de la hepatoflora en Alta Verapaz (Pérez, 2006), estudio de Passalidae, Coleoptera para proponer áreas prioritarias de conservación (Schuster, Cano & Cardona, 2000), diversidad y amenazas de la herpetofauna en bosques nubosos de Guatemala (Acevedo, 2006; Vásquez-Almazán et al., 2009; García, 2012), mamíferos que migran entre los gradientes altitudinales, y una gran variedad de aves regionales, migratorias altitudinales y migratorias (Bustamante, 2012; Chaluleu, 2020; Ordóñez, González, Octavio & Lou, 2003).

Recambio de especies

Los mayores cambios en la diversidad de los ensamblajes se encontraron asociados a los sitios de muestreo de los departamentos de Huehuetenango, Zacapa, y Quiché, indicando que las tres unidades muestrales son las más heterogéneas respecto a las 32 unidades analizadas en el estudio. En cuanto al SIGAP, es dentro de la Reserva de Biósfera Sierra de Las Minas donde hay un alto recambio de diversidad entre los sitios de bosque nuboso, indicando que el aislamiento asociado a procesos de alopatría entre montañas, genera una heterogeneidad ambiental, por lo que este sitio juega un papel importante en la distribución de la riqueza de especies, como los encinos (Rodríguez, 2015; Rodríguez-Correa, Oyama, MacGregor-Fors & González-Rodríguez, 2015).

Patrones de variables ambientales

El patrón de diversidad de *Quercus* se asocia a los rangos latitudinales de los encinos Neotropicales, así como los gradientes altitudinales dentro de los bosques (Kappelle, 1996; Kappelle & Uffelen, 2006; Luna-Vega, et al., 2006; Nixon, 2006; Rodríguez-Correa, 2015). Por lo que, para este estudio, los resultados indicaron que el rango altitudinal con mayor riqueza de especies del género *Quercus* se encuentra entre 1400 a 1700 msnm. Este

patrón concuerda con la transición entre el bosque de pino-encino y encino, modelo observado también en México (**Ramírez-Toro, et al., 2017; Rzedowski, 1978; Vázquez & Givnish, 1998**). Aunque esta riqueza es menor a la que presenta México, este género tiene un papel importante en la riqueza de los bosques nubosos mesoamericanos (**Rodríguez-Correa, et al., 2015**).

A pesar de que los encinos de la subsección *Lobatae* tienen una distribución restringida a las regiones montañosas y dentro del rango altitudinal entre 800 a 3500 msnm (**Nixon, 2006**), se ha observado de especies que se encuentran fuera de este rango. Con el aumento de la altitud en bosques nubosos, ocurren cambios en la estructura y fisionomía del bosque, encontrando diferentes gremios vegetales a lo largo del gradiente altitudinal (**Bruljnzeel, et al. 1995**). Aunque no posean una gran riqueza de especies respecto al resto de vegetación, la dominancia del género *Quercus* en la estructura del bosque es esencial (**Rodas, et. al., 2020; Rodríguez, 2015**) y presentan un recambio de especies alto a este nivel (**Rodríguez-Correa, et al., 2017**).

Respecto a la temperatura, los encinos se distribuyen a lo largo de una amplia variación. Se analizó el recambio de especies en un rango de 10 a 26°C. El rango de temperatura en el que se presentó un mayor recambio (0.510) fue entre 24 y 25 °C (Anexo 6). Esto debido a que los encinos son menos tolerantes y tenderán a cambiar su distribución en las comunidades vegetales (**Rodríguez-Correa, 2015; Torres-Miranda, et al., 2011**), aunque se esperaba que los encinos de la subsección *Lobatae*, se encontraran en temperaturas ligeramente inferiores (**Uribe-Salas, et al., 2019**).

En cuanto a la precipitación, las especies de encinos se encuentran presentes en diferentes niveles, siendo los de subsección *Lobatae* los que crecen en áreas con mayor porcentaje de lluvia (mayor a 1000 mm anuales), así como en áreas donde la aridez es menos intensa; a diferencia de la subsección *Quercus*, quienes son más tolerantes a sitios más secos (**Uribe-Salas, et al., 2019**). Tomando en cuenta esto, el índice de recambio para la precipitación (0.326) es bastante bajo y ocurre entre 1900 a 2000 mm anuales. A partir de los 3000 mm se mantiene constante (0.195) (Anexo 7, Figura 5).

El recambio de especies busca evidenciar la heterogeneidad espacial entre las unidades muestrales, sin embargo, no se observa un cambio significativo en las variables ambientales de temperatura y precipitación. Aunque los encinos poseen distribuciones restringidas a nivel biogeográfico (**Torres-Miranda, et al., 2011; Torres-Miranda, 2014**) y un recambio de especies alto a nivel altitudinal y latitudinal (**Rodríguez-Correa, et al., 2017**), esta diferencia se debe a que la comunidad de Bosque nuboso presenta un alto grado de amenaza, derivado a los efectos del cambio climático y el cambio de uso de suelo en las últimas décadas (**Brujinzeel, et al., 2010; Carrero, et al., 2020; CONABIO, 2020**).

Además, si tomamos en cuenta que *Quercus gulielmi-treleasei* C.H. Mull. es una especie que se encuentra en un rango altitudinal de 1,300 a 1,900 msnm (**Nixon, 2006**), y en Guatemala se ha registrado en un rango más amplio, de 800 a 3200 msnm (**Rodas, et. al.,**

2020), se considera que esto se debe a los sitios de transición de bosque de encino o de pino-encino a bosque nuboso (**Guerrero-Hernández, Muñiz-Castro, Vázquez-García & Ariel, 2019; Rodas, et al., 2020**). Por ello es importante la continua investigación y monitoreo de la diversidad biológica, principalmente en los bosques nubosos que se encuentran gravemente amenazados (**Guerrero-Hernández, 2019; Jiménez, 2009; Ochoa-Ochoa, Mejía-Domínguez & Bezaury-Creel, 2017; Rodas, et. al., 2020**).

Priorización de áreas de conservación

Con los análisis multicriterio, se determinaron dos unidades muestrales para protección: **Biotopo Universitario para la Protección del Quetzal** en el departamento de Baja Verapaz y la **Reserva de Biósfera Sierra de las Minas** en los departamentos de Zacapa y Alta Verapaz.

El BUCQ y la Reserva de Biósfera Sierra de las Minas son dos de las 371 áreas protegidas (4,177,023.26 ha) que posee Guatemala dentro del Sistema Guatemalteco de Áreas Protegidas bajo la institución del Consejo Nacional de Áreas Protegidas. Eso quiere decir que el 38.36% del territorio nacional, está destinado a la protección de los recursos naturales, ya sea con administración municipal, universitaria, comunitaria o privada. De ese porcentaje, solo el 1.05% son áreas de bosque nuboso (**CONAP; 2021**).

El sistema de protección de los recursos naturales en Guatemala inició en 1989 con la delimitación de áreas protegidas, bajo el cargo del Sistema Guatemalteco de Áreas Protegidas del Consejo Nacional de Áreas Protegidas. Para el manejo de las 371 áreas, se categorizaron en: parques nacionales, reservas biológicas, biotopos, reservas de la biósfera, áreas de uso múltiple, manantiales, reservas forestales y refugios de vida silvestre. Este sistema tiene la ventaja de controlar el manejo que se le da a los recursos naturales, como la leña, el agua y el sustento de proteína por medio de la caza o recolección (**CONAP, 2021**).

Algunos autores proponen que la priorización de conservación debería enfocarse en aquellos sitios que no tienen protección alguna (**Cuesta, Peralvo, Baquero, Bustamante, Merino, Muriel, Freile & Torres, 2013; Margules, Pressey & Williams, 2002; Prieto-Torres, Nori & Rojas-Soto, 2018; Schuster, Cano & Cardona, 2000; Torres, et al., 2011**). A pesar que el Sistema Guatemalteco de Áreas Protegidas presenta un mosaico de conflictos que impiden realizar los protocolos de protección de la manera ideal, aún así, es una entidad legal que funciona como herramientas para colaborar con la protección de los recursos naturales. Estas herramientas deben fortalecerse continuamente con investigaciones y la realización de proyectos multidisciplinarios que involucren a las comunidades y poblaciones aledañas (**Chaluleu, 2020; Eisermann, 2005; Fancy, Gross & Cartes, 2009; García, Leonardo, Castillo, Gómez & Gacia, 2010; Margules & Pressey, 2000**).

Con base a esta premisa, se identificaron tres unidades muestrales que no poseen protección bajo el SIGAP: **Huehuetenango, Quiché y Santa Rosa**, con 7 especies en total: *Quercus calophylla* (1), *Q. tristis* (1), *Q. segoviensis* (3), *Q. sapotifolia* (1) y *Q. vicentensis* (1) (Vulnerable).

Ninguna de estas especies son características de los bosques nubosos de Guatemala, evidenciando el alto grado de amenaza al que se enfrentan los parches de Bosque Nuboso bajo los efectos del cambio climático y el cambio de uso de suelo (Carrero, et al., 2020; Quezada, Arroyo-Rodríguez, Pérez-Silva & Aide, 2014).

Las comunidades de encinos constituyen un modelo adecuado para la conservación en los sistemas montañosos de México y Guatemala, por el importante papel ecológico como especies dominantes en varios bosques templados (Carrero, et al., 2020; Ramírez-Toro, et al., 2017; Torres, et al., 2011) además de los servicios ecosistémicos que proporcionan: protegen y conservan el suelo, fijan CO₂ atmosférico, proporcionan refugio y alimento para especies faunísticas, son fuente de energía y leña para comunidades humanas y mantienen la diversidad biológica por sus interacciones ecológicas con hongos, insectos, otras plantas y vertebrados (Orellana & Quezada, 2015; Quezada, et al.; 2016, Quezada, et al., 2016; Quezada, et al., 2017; Quezada, et al., 2018; Rzedowski, 1978; Sabás-Rosales, et al., 2015).

La historia evolutiva y geográfica de los encinos, nos demuestran la flexibilidad de sus funciones que lo ha hecho adaptarse a nuevos entornos y con factores que contribuyen a la persistencia de organismos longevos. Ello ha dejado un legado evolutivo que influye en la función de todo un ecosistema, ofreciendo información fundamental sobre la intersección de la ecología y la evolución de la diversificación en los procesos del ensamble de comunidades (Cavender-Bares, 2018; Rodríguez-Correa, et al., 2015)

Para el año 2019, Rodas y colaboradores (2020), indicaron que el 65% de los registros de encinos en comunidades de Bosque Nuboso, se encuentran en lugares conservados. Aún en áreas protegidas, los efectos del cambio climático pueden desplazar las poblaciones de encinos sección *Lobatae* hacia zonas de mayor elevación, donde el clima es más frío y húmedo (Martínez, 2020). Pero estos cambios no afectan a este grupo de organismos. Los mamíferos se verían afectados buscando el recurso hídrico (Aguado-Bautista & Escalante, 2014; Moritz, et al., 2008; Trejo, et al., 2011; Ordóñez, González, Cajas & Lou, 2003; Vázquez & Gaston, 2004), la herpetofauna que posee una distribuciones restringidas y una necesidad de regímenes constantes de lluvias, se vería grandemente afectada en sus poblaciones (Campbell, 1982; Young, Stuart, Chanson, Cox & Boucher, 2004;) y en aves mesoamericanas, quienes son migratorias latitudinales y altitudinales; se vería modificado su patrón reproductivo que los lleva a anidar en bosques de pino-encino y encino (Chaluleu Baeza, 2020; Eisermann, 2005).

A pesar de la vulnerabilidad en la que se encuentran los bosques nubosos (Bruijnzeel en 2001; Carrero, et al., 2020; Hamilton, et al., 1995), en especial los del occidente de Guatemala (Rodas, et al., 2020), en la Reserva de la Biosfera transfronteriza Trifinio-

Fraternidad, **Quezada y colaboradores (2018)**, determinaron 13 especies para este departamento, las cuales se agregaron a las 21 especies que registran **Standley y Steyermark (1952)**, considerando nuevos registros para dicho departamento, demostrando la importancia de la continua investigación sobre nuestros recursos naturales.

A pesar que el SIGAP sea una herramienta para la protección de los recursos naturales, lamentablemente este sistema tiene debilidades; una de ellas es el conflicto social y delictivo que atenta contra la seguridad y vida de los guarda recursos, administradores y del uso adecuado de los recursos ecosistémicos. Aunque se han realizado diversas investigaciones académicas en las áreas protegidas con bosque nuboso, todavía falta la obtención y actualización de datos, buscando involucrar a la población local para que sea parte del sistema de protección y no se convierta en amenaza (**Carrero, et al., 2020; Cuesta, et al., 2013; Jiménez, 2009; Margules, Pressey & Williams, 2002; Prieto-Torres, Nori & Rojas-Soto, 2018; Quezada, et al., 2016; Rodas et al., 2020; Rodríguez-Correa, et al., 2015; Williams-Linera, 2015; Véliz & Vargas, 2006**).

A pesar de que algunos autores (**Cuesta, et al., 2013; Margules, Pressey & Williams, 2002; Prieto-Torres, Nori & Rojas-Soto, 2018**) indiquen que hay que priorizar las áreas que no tienen protección legal, se considera enfocar los esfuerzos en fortalecer los sistemas de protección y de investigación de las áreas que se encuentran dentro y alrededor del BUCQ y de la Reserva de Biósfera Sierra de las Minas, con el objetivo de evitar su fragmentación y su aislamiento en islas o parches que hacen perder la conectividad y la heterogeneidad del ambiente. Esto debido a que las unidades muestrales de la **figura 7** no poseen una conectividad con mosaicos de bosque nuboso, siendo pequeños fragmentos aislados en esta zona (**Schuster, Cano & Cardona, 2000; Torres, et al., 2011**).

CONCLUSIONES

1. Se analizaron 26 especies de encinos dentro de los bosques nubosos de Guatemala, dentro de los cuales el 61.53% eran encinos rojos sección *Lobatae* y 38.46% encinos blancos sección *Quercus*. Los encinos rojos tienen una diversidad muy alta en las regiones montañosas, desde México a toda Centroamérica.
2. La especie con mayor riqueza fue *Quercus gulielmi-treleasei* C.H. Mull. Con 32 muestreos dentro de los bosques nubosos. Esta especie fue reportada por **Quezada, y colaboradoras en 2017** y se distribuye en los departamentos de: Huehuetenango, Quiché, Alta Verapaz, Baja Verapaz, Zacapa, El Progreso, Chiquimula, Jutiapa, Jalapa, Guatemala, Sacatepéquez, Sololá, Quetzaltenango y San Marcos, en un rango altitudinal de 800 a 3,200 msnm.
3. Con base a los índices de rareza y endemismo, se obtuvieron patrones de endemismo en los departamentos de **Chiquimula, Quetzaltenango, San Marcos y Quiché**.
4. El recambio de especies para la altitud, concuerda con la transición de otros bosques, como el bosque de pino-encino o de encino. Esta característica se comparte con México.
5. Los análisis de patrones de endemismo y variables ambientales dieron como resultado dos sitios con alto grado de importancia para la conservación: Biotopo Universitario para la Protección del Quetzal en el departamento de Baja Verapaz y la Reserva de Biósfera Sierra de las Minas entre Zacapa y Alta Verapaz.
6. Con los mismos análisis y tomando en cuenta las áreas que no poseen una protección legal, se identificaron tres sitios para la conservación, en los departamentos de Huehuetenango, Quiché y Santa Rosa.
7. Es de suma importancia continuar con los esfuerzos de conservación de la Reserva de Biósfera Sierra de las Minas para evitar su fragmentación y deterioro, ya que es el área protegida más extendida de bosque nuboso. De la misma manera, fortalecer las estrategias de conservación de las áreas alrededor del Biotopo Universitario para la Conservación del Quetzal.

RECOMENDACIONES

1. Fomentar la importancia que tienen las colecciones biológicas. Son un recurso valioso para la producción de información por medio de Sistema de Información Geográfico o por metodologías de biogeografía. Por ello es valioso que los investigadores coloquen los datos correctos para cada muestra, ya que muchos individuos fueron descartados del estudio por no poder ser referenciados a causa de la falta de datos concretos.
2. Continuar con el estudio de diversidad de encinos de Guatemala, principalmente para la región Sur occidente, ya que los encinos de estas regiones no se han estudiado en los últimos 60 años, desde la Flora de Guatemala de Standley & Steyermark en 1952.
3. Fomentar el trabajo de la academia con la participación comunitaria con el fin de mejorar la protección de los bosques.
4. El uso del paquete “betapart” ayuda a obtener tres matrices: la disimilitud de Sorensen y otras dos que la componen: disimilitud de anidamiento y recambio espacial.
5. Propiciar investigación biogeográfica de las especies de encinos, ya que ésta puede dar más información sobre su actual distribución, y el modelado a futuro.
6. Se sugiere la actualización de las capas de bosques a nivel nacional, tomando en cuenta el mosaico de parches de bosques con diferente cobertura vegetal.
7. Por lo tanto, se recomienda que aumenten los esfuerzos en investigación en los departamentos que presentan áreas con mayor heterogeneidad ambiental, tomando en cuenta como prioridad los bosques nubosos.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

1. Aguado-Bautista, O. & Escalante, T. (2014). Cambios en los patrones de endemismo de los mamíferos terrestres de México por el calentamiento global. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 86(2015) 99-110.
2. Aguilera, M. M. & Silvia, J.F. (1997). Especies y biodiversidad. *Interciencia*, 22: 299-306.
3. Alcántara, O. & Paniagua, M. (2007). Patrones de distribución y conservación de las plantas endémicas. En: Luna, I., Morrone, J.J., Espinosa, D., (Eds). *Biodiversidad de la Faja Volcánica Transmexicana*. (pp. 421-438). México: Universidad Nacional Autónoma de México.
4. Baselga, A., & Orme, D. (2012). Betapart: an R package for the study of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, 2012(3): 808-812.
5. Baselga, A., Orme, D., Villeger, S., De Bortoli, J., Leprieur, F. & Logez, M. (2020). betapart: Partitioning Beta Diversity into Turnover and Nestedness Components. R package version 1.5.2. <https://CRAN.R-project.org/package=betapart>
6. Bermúdez, M., & Sánchez, G. J. (2000). Identificación de vacíos de información botánica en Centroamérica. San José, Costa Rica: WWF Centroamérica, Museo Nacional de Costa Rica y Red de Herbarios de Mesoamérica y el Caribe.
7. Brujinzeel, L.A., Scatena F.N. & Hamilton, L.S. (2010). General perspectives. En L.A. Brujinzeel, F.N. Scatena & L.S. Hamilton (Eds.), *Tropical Montane Cloud Forest* (pp. 1 - 13). New York: Cambridge University Press.
8. Brujinzeel, L.A., Kappelle, M. & Mulligan, M. (2010). Tropical montane cloud forests: State of knowledge and sustainability perspectives in a changing world. *Cambridge University Press*. DOI: 10.1017/CBO9780511778384.074
9. Bustamante, M. (2012). Relación de la disponibilidad de frutos de las plantas nutricias del quetzal (*Pharomachrus mocinno mocinno* de la Llave) con los movimientos altitudinales de Quetzales en el gradiente de elevación del Biotopo del Quetzal. Tesis de Grado Licenciatura.
10. Campbell, J.A. (1982). The Biogeography of the Cloud Forest Herpetofauna of Middle America, with Special Reference to the Sierra de las Minas of Guatemala. (Tesis de doctorado). University of Kansas. Estados Unidos.
11. Chaluleu Baeza, C.A. (2020). Fototrampeo en bosques nubosos y latifoliados de la Reserva de la Biósfera Sierra de las Minas, Guatemala. *Revista Mesoamericana de Biodiversidad y Cambio Climático*. *Yu'am*, 4(2): 44-65.
12. Coordinadora Nacional para la Reducción de Desastres – CONRED –. (2020). Protocolo Nacional Temporad de incendios forestales 2019 – 2020. Recuperado de: https://www.conred.gob.gt/documentos/Protocolo_Nacional_Temporada_Incendios_2019_2020.pdf
13. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. (2020). El bosque mesófilo de montaña en México: amenazas y oportunidades para su conservación y manejo sostenible. México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
14. Consejo Nacional de Áreas Protegidas –CONAP- (2010). Biodiversidad Terrestre de Guatemala: Análisis de Vacíos y Estrategias para su Conservación. Documento Técnico No. 73 (I-2010). Guatemala: TNC-WWF-CI-CONAP. P. 158.

15. Crisp, M.D., Laffan, S., Linder, H.P. & Monro, A. (2001). Endemism in the Australian flora. *Journal of Biogeography*, 28: 183 – 198.
16. Cuesta, F., Peralvo, M., Baquero, F., Bustamante, M., Merino, A., Muriel, P., Freile, J. & Torres, O. (2013). Identificación de vacíos y prioridades de conservación en el Ecuador Continental. Consorcio para el Desarrollo sostenible de la Ecoregión Andina - CONDESAN -. Ministerio de Ambiente del Ecuador, Dirección Nacional de Biodiversidad - DNB -.
17. Eisermann, K. (2005). Evaluación de la avifauna en las partes que formarán el área protegida trinacional de montecristo en Territorio Guatemalteco y Hondureño. *Salvanatura*.
18. Eisermann, K. & Schulz, U. (2005). Birds of a high-altitude cloud forest in Alta Verapaz, Guatemala. *Revista biológica tropical* 53(3-4):577-594.
19. Esparza-Olguín, L. (2004). ¿Qué sabemos de la rareza en especies vegetales? Un enfoque genético-demográfico. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 75: 17-32 (2004).
20. Estrada-Márquez, A.S.; Villaseñor, J.L. & Escalante, T. (2020). Áreas de Endemismo de Magnoliophyta en el Estado de Morelos, México. *Botanical Sciences*, 98(2): 377-392.
21. Fancy, S. G., Gross, J. E., & Carter, S. L. (2009). Monitoring the condition of natural resources in US National Parks. *Environmental Monitoring & Assessment*, 151(2009),161-174. Doi: 10.1007/s10661-008-0257-y.
22. García, M., Leonardo, R., Castillo, F., Gómez, I., & Gacía, L. (2010). El tapir centroamericano (*Tapirus bairdii*) como herramienta para el fortalecimiento del Sistema Guatemalteco de Áreas Protegidas. Informe DIGI 2.99. Dirección General de Investigación, Universidad de San Carlos de Guatemala, Guatemala.
23. Guerrero-Hernández, R., Muñiz-Castro, M., Vázquez-García, A. & Ruiz-Corral, A. (2019). Cloud Forest structure and its replacement by fir forest along two altitudinal gradients in Western Mexico. *Botanical Sciences*, 97(3): 301-322.
1. Hamilton, L.S., Juvik, J.O. & Scatena, F.N. (1995). The Puerto Rico Tropical Cloud Forest Symposium: Introduction and Workshop Synthesis. En L.S. Hamilton, J.O. Juvik, & F.N. Scatena (Eds). *Tropical Montane Cloud Forests* (pp. 1-23). New York: Springer.
2. INAB. (2013). Informe de los talleres para la elaboración de la Estrategia de Bosque Nuboso. Recuperado de: https://www.gwp.org/globalassets/global/gwp-cam_files/informe-de-talleres-bosque-nuboso-gwp.pdf
3. Jiménez, J.B. (2009). Diversidad de helechos (Monilophyta) en las áreas protegidas del Corredor del Bosque Nuboso, en Purulhá, Baja Verapaz. (Tesis de Licenciatura). Universidad de San Carlos de Guatemala, Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia, Guatemala.
4. Juárez, D., Barrios, M. & Bustamante, M. (2010). Fenología de las plantas nutricias del quetzal (*Pharomachrus mocinno mocinno* de La Llave) y su efecto sobre la abundancia de quetzales en el Biotopo del Quetzal y Corredor Biológico del Bosque Nuboso, Baja Verapaz.
5. Kappelle, M. & Van Uffelen, J.G. (2006). Altitudinal zonation of montane oak forests along climate and soil gradients in Costa Rica. Pages 39–54 in M Kappelle, ed. *Ecology and conservation of Neotropical montane oak forest*. Springer, Berlin.

6. Kaul, R. B., 1985. Reproductive morphology of *Quercus* (Fagaceae). *American Journal of Botany*, 72(2):1962-1977.
7. Linder, H.P. (2001). Plant diversity and endemism in sub-saharan tropical Africa. *Journal of Biogeography*, 28, 169-182.
8. Loiselle, B., Jorgensen, P., Consiglio, T., Jiménez, I., Blake, J., Lohmann, L. & Montiel, O. (2008). Predicting species distribution from herbarium collections: does climate bias in collection sampling influence model outcomes? *Journal of Biogeography*, 35(2008): 105-116.
9. López, F. B., & Manson, R. H. (2006). Ecology of acorn dispersal by small mammals in montane forests of Chiapas, Mexico. In: M. Kappelle (ed.) Ecology and conservation of neotropical montane oak forests (pp. 165–176). Berlin, Germany: Springer.
10. Margules, C.R., y R.L. Pressey. 2000. Systematic conservation planning. *Nature* 405:243-253.
11. Magurran, A.E. (1988). *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press, New Jersey, pp. 179.
12. Moreno, C.E. (2001). Métodos para medir la biodiversidad. México: Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Pp. 84.
13. Moritz, C., Patton, J. L., Conroy, C. J., Parra, J. L., White, G. C. & Beissinger, S. R. (2008). Impact of a century of climate change on small-mammal communities in Yosemite National Park, USA. *Science*, 322, 261–264.
14. Nixon, K. (1993). Infrageneric classification of *Quercus* (Fagaceae) and typification of sectional names. *Annals of Forest Sciences*, 50, 25-34.
15. Nixon, K. (2006). Global and Neotropical Distribution and Diversity of Oaks (genus *Quercus*) and Oak Forest. En M. Kappelle, Ecology and Conservation of Neotropical Montane Oak Forests Studies (pp. 3-13). Berlin: Springer.
16. Ochoa-Ochoa, L.M., Mejía-Domínguez, N.R. & Bezaury-Creel, J. (2017). Priorización para la conservación de los bosques de niebla en México. *Ecosistemas*, 26(2):27-37.
17. Ordóñez, N., González, B., Cajas, J. & Lou, S., (2003). Mamíferos menores y entomofauna del bosque nuboso del área núcleo de la Reserva de Biosfera La Fraternidad, Guatemala. Proyecto 61-01.
18. Orellana, S. & Quezada, M. (2015). Efecto de la conformación del paisaje en coleópteros (Insecta: Coleoptera) asociados a macrohongos de la Ecorregión Lachúa, Alta Verapaz, Guatemala. *Revista científica*, 25(1):37 - 48.
19. Pérez, M. (2006). Composición de la hepatoflora en tres estados de sucesión vegetal: bosque, guamil y cultivo, en las comunidades de Chelemá I y II, Tucurú, Alta Verapaz, Guatemala. Tesis de licenciatura-
20. Pounds, J.A., Fogden, M.P.L. & Campbell, J.H. (1999). Biological response to climate change on a tropical mountain. *Nature*, 398, 611-615
21. Prieto-Torres, D., Nori, J. & Rojas-Soto, O. (2018). Identifying priority conservation areas for birds associated to endangered Neotropical dry forests. *Biological Conservation*, 228(2018), 205-214.
22. Quezada, M. L., Arroyo-Rodríguez, V., Pérez-Silva, E., & Aide, T. M. (2014). Land cover changes in the Lachúa region, Guatemala: patterns, proximate causes, and underlying driving forces over the last 50 years. *Regional environmental change*, 14(3), 1139-1149.

23. Quezada, M., Rodas-Duarte, R. & Marroquín-Tintí, A. (2016). Contribución al conocimiento de los encinos (*Quercus*: Fagaceae) en los departamentos de Alta Verapaz, Baja Verapaz y Petén, Guatemala. *Ciencia, tecnología y salud*. 3(2):115 – 126.
24. Quezada, M., Rodas, R. & Marroquín, A. (2016). Diversidad de encinos en Guatemala, una alternativa para bosques energéticos, seguridad alimentaria y mitigación al cambio climático. Fase II. Jutiapa, Jalapa y Santa Rosa. (Inf-2016-37). Guatemala. Universidad de San Carlos de Guatemala, Dirección General de Investigación y Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia.
25. Quezada, M. Rodas, R. & Hernández, B. (2017). Encinos de Guatemala, estado de conservación y evaluación de servicios ecosistémicos. Fase III: Izabal, Zacapa y Chiquimula. (Inf-2017-16). Guatemala: Universidad de San Carlos de Guatemala, Dirección General de Investigación y Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia.
26. Quezada, M. Rodas-Duarte, R., Chew, D. & Marroquín-Tintí, A. (2017). Riqueza, distribución y estado de conservación de las especies de encino en Guatemala. *Ciencia, tecnología y salud*. 4(2) 141 – 158.
27. Quezada, M. Rodas, R. & Hernández, B. (2018). Encinos de Guatemala, estado de conservación y evaluación de servicios ecosistémicos. Fase IV: Huehuetenango y Quiché. (Inf-2018-21). Guatemala. Universidad de San Carlos de Guatemala, Dirección General de Investigación y Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia.
28. Rodas, R., Quezada, M. & Marroquín, A. (2020). *Diversidad, uso y valoración cultural de los encinos de la región central. Fase V: El Progreso, Guatemala, Sacatepéquez y Escuintla*. (Inf-2019-33). Guatemala: Universidad de San Carlos de Guatemala y Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia.
29. Ramírez-Toro, W., Torres-Miranda, A., González-Rodríguez, A., Ruiz-Sanchez, E., Luna-Vega, I. & Oyama, K. (2017). A Multicriteria Analysis for Prioritizing Areas of Conservation of Oaks (Fagaceae: *Quercus*) in Oaxaca, Southern Mexico. *Tropical Conservation science*, 10(2017): 1-29.
30. R Core Team (2020). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Recuperado de: <https://www.R-project.org/>
31. Rabinowitz, D. (1981). Seven forms of rarity. En: Synge H. (Ed.), *Biological Aspects of Rare Plant Conservation*. (Pp. 205-217). Nueva York: John Wiley y Sons.
32. Rodríguez, H. (2015). Patrones de distribución y filogeografía de los encinos (*Quercus*: Fagaceae) en Mesoamérica y los Andes. (Tesis de doctorado). Universidad Autónoma de México, Instituto de Investigaciones en ecosistemas y sustentabilidad biología evolutiva. México.
33. Rodríguez-Correa, H., Oyama, K., MacGregor-Fors, I. & González-Rodríguez, A. (2015). How are oaks distributed in the neotropics? a perspective from species turnover, areas of endemism, and climatic niches. *International Journal of Plant Sciences*, 176(3), 222-231.
34. Rzedowski, J. (1978). Bosque Mesófilo de Montaña. En Rzedowski, J. (Ed), *Vegetación de México* (pp. 328 - 339). México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
35. Sabás-Rosales, J., Sosa-Ramírez, J. & Luna-Ruiz, J. (2015). Diversidad, distribución y caracterización básica del hábitat de los encinos (*Quercus*: Fagaceae) del Estado de San Luis Potosí, México. *Botanical Sciences*, 93(4): 881-897. DOI: 10.17129/botsci.205
36. Standley, P. C. y Steyermark, J. A. (1952). Flora of Guatemala. Part III. *Fieldiana Botany* 24:1 – 432.

37. Stadtmüller, T. (1986). *Cloud Forests in the Humid Tropics, A Bibliographic Review*. Costa Rica: The United Naciones University.
38. Torres-Miranda, A., Luna-Vega, I. & Oyama, K. (2011). Conservation biogeography of red oaks (*Quercus*, Section *Lobatae*) In Mexico and Central America. *American Journal of Botany*, 98(2): 290-305.
39. Trejo, I., Martínez-Meyer, E. Calixto-Pérez, E., Sánchez-Colón, S., Vázquez-De la Torre, R. y Villers-Ruíz, L. (2011). Analysis of the effects of climate change on plant communities and mammals in Mexico. *Atmósfera*, 24, 1–14.
40. Urbina-Cardona, J.N., y R.D. Loyola. 2008. Applying niche based models to predict endangered-hyloid potential distributions: Are neotropical protected areas effective enough? *Tropical Conservation Science* 1:417-445.
41. Uribe-Salas, D., España-Boquera, M. & Torres-Miranda, A. (2019). Aspectos biogeográficos y ecológicos del género *Quercus* (Fagaceae) en Michoacán, México. *Acta Botánica Mexicana*. 126:e1342. Doi:10.21829/abm126.2019.1342
42. Vasquez-García, J.A. (1995). Cloud forest archipelagos: Preservation of fragmented montane ecosystems in Tropical America. En: L.S. Hamilton, J.O. Juvik, & F.N. Scatena (Eds). *Tropical Montane Cloud Forests* (pp. 315-332). Nueva York: Springer.
43. Vázquez, L., & Gaston, K. (2004). Rarity, Commonness, and Patterns of Species Richness: The Mammals of Mexico. *Global Ecology and Biogeography*, 13(6), 535-542.
44. Véliz, M. & Vargas, J.M. (2006). Helechos arborescentes de Guatemala, distribución, diversidad, usos y manejo. Herbario USCG, Escuela de Biología, Facultad de Ciencias Químicas y Farmaci, Universidad de San Carlos de Guatemala.
45. Véliz, M. E. (2008). Capítulo 6: Diversidad florística de Guatemala. En C. Azurdia Pérez, F. Harcía Barrios & M.M. Ríos Palencia (Eds.), *Guatemala y su biodiversidad: un enfoque histórico, cultural, biológico y económico*. (pp. 261 – 299). CONAP, Documento Técnico, 67(06-2008).
46. Villarreal, H., Álvarez, M., Córdoba, S., Escobar, F., Fagua, G., Gast, F., Mendoza, H. & Ospina, H. (2006). *Métodos para el análisis de datos: una aplicación para resultados provenientes de caracterizaciones de biodiversidad*. En: Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de biodiversidad. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Colombia. Ed. Claudia María Villa G. 236 pp.
47. Williams-Linera, G. (2015). El bosque mesófilo de montaña, veinte años de investigación ecológica ¿qué hemos hecho y hacia dónde vamos?. *Madera y Bosques*, 21(2015), 51-61.
48. Young, B.E., S.N. Stuart, J.S. Chanson, N.A. Cox y T.M. Boucher. (2004). Joyas que están desapareciendo: el estado de los anfibios en el Nuevo Mundo. NatureServe, Arlington, Virginia.

ANEXOS

Anexo I: Matriz para la obtención del índice de endemismo ponderado. La suma de los pesos de todas las especies que se encuentran dentro de cada unidad geográfica, obteniendo como resultado la rareza de las especies.

No.	Especie	Endemismo ponderado	124	129	143	145	146	156	169	171	174	195	198	222	223	237	238	246	260	285
1	<i>Quercus acatenangensis</i> Trel.	0.06				0.18			0.18	0.06	0.18			0.06				0.06		0.06
2	<i>Quercus acutifolia</i> Née	0.16								0.64										0.16
3	<i>Quercus aff. salicifolia</i> Née	1																		
4	<i>Quercus benthamii</i> A. DC.	0.1								0.1										0.5
5	<i>Quercus borucasana</i> Trel.	0.05		0.05				0.05											0.15	0.15
6	<i>Quercus bumelioides</i> Liebm.	0.14																		0.28
7	<i>Quercus calophylla</i> Schltld. & Cham.	1																		
8	<i>Quercus corrugata</i> Hook.	0.14			0.14		0.28	0.14		0.14							0.14			0.14
9	<i>Quercus cortesii</i> Liebm.	0.5														1				
10	<i>Quercus crassifolia</i> Bonpl.	0.3							0.3		0.6									
11	<i>Quercus crispifolia</i> Trel.	0.3																		0.3
12	<i>Quercus elliptica</i> Née	1								1										
13	<i>Quercus flagellifera</i> Trel.	0.16						0.48								0.16	0.16			
14	<i>Quercus gulielmi-treleasei</i> C.H. Mull.	0.03						0.03		0.06		0.03				0.03				0.51
15	<i>Quercus insignis</i> M. Martens & Galeotti	1						1												
16	<i>Quercus lancifolia</i> Schltld. & Cham.	0.09														0.09			0.09	0.81
17	<i>Quercus pacayana</i> C.H. Mull.	0.3																		0.3
18	<i>Quercus peduncularis</i> Née	0.5								0.5	0.5									
19	<i>Quercus purulhana</i> Trel.	1																		1
20	<i>Quercus rugosa</i> (Masam.)J.C. Liao	0.2							0.2				0.2	0.2	0.2					

21	<i>Quercus sapotifolia</i> Liebm.	0.1	0.1											0.1		0.1	0.3			
22	<i>Quercus segoviensis</i> Liebm.	0.5	0.5																	
23	<i>Quercus skinneri</i> Benth.	0.33						0.33									0.66			
24	<i>Quercus tristis</i> Liebm.	0.33			0.33		0.33													
25	<i>Quercus vicentensis</i> Trel.	1	1																	
26	<i>Quercus xalapensis</i> Bonpl.	0.5						0.5												
			1.6	0.05	0.14	0.51	0.28	1.7	1.01	3.33	1.28	0.03	0.2	0.26	0.2	1.38	0.3	0.06	0.94	4.57
			1.6	0.05	0.14	0.51	0.28	1.7	1.01	3.33	1.28	0.03	0.2	0.26	0.2	1.38	0.3	0.06	0.94	4.57

No.	Especie	Endemismo ponderado	286	287	288	289	290	332	335	337	356	360	385	386	412	438
1	<i>Quercus acatenangensis</i> Trel.	0.06			0.06											0.06
2	<i>Quercus acutifolia</i> Née	0.16					0.16									
3	<i>Quercus aff. salicifolia</i> Née	1			1											
4	<i>Quercus benthamii</i> A. DC.	0.1			0.1			0.1	0.2							
5	<i>Quercus borucasana</i> Trel.	0.05			0.15			0.05						0.25	0.05	
6	<i>Quercus bumelioides</i> Liebm.	0.14			0.28	0.14									0.14	0.14
7	<i>Quercus calophylla</i> Schltld. & Cham.	1											1			
8	<i>Quercus corrugata</i> Hook.	0.14														
9	<i>Quercus cortesii</i> Liebm.	0.5														
10	<i>Quercus crassifolia</i> Bonpl.	0.3														
11	<i>Quercus crispifolia</i> Trel.	0.3			0.6											
12	<i>Quercus elliptica</i> Née	1														
13	<i>Quercus flagellifera</i> Trel.	0.16													0.16	
14	<i>Quercus gulielmi-treleasei</i> C.H. Mull.	0.03			0.03			0.03	0.09		0.03		0.06	0.03	0.03	
15	<i>Quercus insignis</i> M. Martens & Galeotti	1														
16	<i>Quercus lancifolia</i> Schltld. & Cham.	0.09														
17	<i>Quercus pacayana</i> C.H. Mull.	0.3		0.3												0.3

11	<i>Quercus crispifolia</i> Trel.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
12	<i>Quercus elliptica</i> Née	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
13	<i>Quercus flagellifera</i> Trel.	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0
14	<i>Quercus gulielmi-treleasei</i> C.H. Mull.	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1
15	<i>Quercus insignis</i> M. Martens & Galeotti	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
16	<i>Quercus lancifolia</i> Schltld. & Cham.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1
17	<i>Quercus pacayana</i> C.H. Mull.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
18	<i>Quercus peduncularis</i> Née	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
19	<i>Quercus purulhana</i> Trel.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
20	<i>Quercus rugosa</i> (Masam.)J.C. Liao	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0
21	<i>Quercus sapotifolia</i> Liebm.	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1
22	<i>Quercus segoviensis</i> Liebm.	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
23	<i>Quercus skinneri</i> Benth.	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
24	<i>Quercus tristis</i> Liebm.	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
25	<i>Quercus vicentensis</i> Trel.	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
26	<i>Quercus xalapensis</i> Bonpl.	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
TOTAL		3	1	1	2	1	5	4	9	3	1	1	2	1	5	2	1	5	11	11
WF		8	10	10	9	10	6	7	2	8	10	10	9	10	6	9	10	6	1	1
Rareza		1.6	0.05	0.14	0.5	0.2	1.7	1.0	3.3	1.28	0.0	0.2	0.2	0.2	1.3	0.3	0.06	0.94	4.57	4.57
Índice irremplazabilidad		12.8	0.5	1.4	4.5	2.8	10.2	7.0	6.6	10.24	0.3	2	2.3	2	8.2	2.7	0.6	5.64	4.57	4.57
					9			7	6				4		8					
No.	Especie	286	287	28	28	29	332	33	33	356	36	385	38	41	43	Total				
1	<i>Quercus acatenangensis</i> Trel.	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	9				
2	<i>Quercus acutifolia</i> Née	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3				
3	<i>Quercus aff. salicifolia</i> Née	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1				
4	<i>Quercus benthamii</i> A. DC.	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	5				
5	<i>Quercus borucasana</i> Trel.	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	8				

6	<i>Quercus bumelioides</i> Liebm.	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	5
7	<i>Quercus calophylla</i> Schltld. & Cham.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
8	<i>Quercus corrugata</i> Hook.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6
9	<i>Quercus cortesii</i> Liebm.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
10	<i>Quercus crassifolia</i> Bonpl.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
11	<i>Quercus crispifolia</i> Trel.	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
12	<i>Quercus elliptica</i> Née	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
13	<i>Quercus flagellifera</i> Trel.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	4
14	<i>Quercus gulielmi-treleasei</i> C.H. Mull.	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	12
15	<i>Quercus insignis</i> M. Martens & Galeotti	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
16	<i>Quercus lancifolia</i> Schltld. & Cham.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
17	<i>Quercus pacayana</i> C.H. Mull.	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3
18	<i>Quercus peduncularis</i> Née	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
19	<i>Quercus purulhana</i> Trel.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
20	<i>Quercus rugosa</i> (Masam.)J.C. Liao	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	5
21	<i>Quercus sapotifolia</i> Liebm.	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	8
22	<i>Quercus segoviensis</i> Liebm.	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2
23	<i>Quercus skinneri</i> Benth.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
24	<i>Quercus tristis</i> Liebm.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	3
25	<i>Quercus vicentensis</i> Trel.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
26	<i>Quercus xalapensis</i> Bonpl.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2
	TOTAL	1	2	8	1	1	2	3	2	1	1	2	3	5	3
	WF	10	10	3	10	10	9	8	9	10	10	9	8	6	8
	Rareza	0.2	0.3	2.3	0.1	0.1	0.6	0.1	0.2	0.2	0.0	1.33	0.8	0.4	0.4
				2	4	6		8	9		3		1	4	7
	Índice irremplazabilidad	2	3	6.9	1.4	1.6	5.4	1.4	2.6	2	0.3	11.9	6.4	2.6	3.7
				6				4	1			7	8	4	6

Anexo 3: Valores de índice de rareza, índice de irremplazabilidad y recambio de especies del género Quercus en el Bosque Nuboso de Guatemala.

	Cuadrilla	Riqueza	Rareza	Irremplazabilidad	Recambio
1	124	3	1.6	12.8	0.774
2	129	1	0.05	0.5	0.839
3	143	1	0.14	1.4	0.823
4	145	4	0.51	4.59	0.839
5	146	2	0.28	2.8	0.653
6	156	7	1.7	10.2	0.737
7	169	6	1.01	7.07	0.577
8	171	13	3.33	6.66	0.860
9	174	6	1.28	10.24	0.645
10	195	1	0.03	0.3	0.871
11	198	1	0.2	2	0.742
12	222	2	0.26	2.34	0.871
13	223	1	0.2	2	0.734
14	237	6	1.38	8.28	0.839
15	238	2	0.3	2.7	0.742
16	246	1	0.06	0.6	0.780
17	260	7	0.94	5.64	0.378
18	285	45	4.57	4.57	0.806
19	286	2	0.2	2	0.935
20	287	1	0.3	3	0.514
21	288	12	2.32	6.96	0.871
22	289	1	0.14	1.4	0.935
23	290	1	0.16	1.6	0.871
24	332	2	0.6	5.4	0.688
25	335	3	0.18	1.44	0.726
26	337	5	0.29	2.61	0.871
27	356	1	0.2	2	0.645
28	360	1	0.03	0.3	0.968
29	385	2	1.33	11.97	0.726
30	386	8	0.81	6.48	0.588
31	412	5	0.44	2.64	0.764
32	438	3	0.47	3.76	0.892

Anexo 4: Valores del recambio de especies del género *Quercus* en el Bosque Nuboso de Guatemala con los respectivos sitios.

Unidad muestral	Recambio	Departamento	Área
285	0.378	Baja Verapaz	Biotopo del Quetzal
288	0.514	Zacapa	Sierra de las Minas
171	0.577	Chimaltenango	Pochuta
412	0.588	Huehuetenango	Asumlaq, Parque Regional Municipal
195	0.645	Quetzaltenango	Fuentes Georginas
360	0.645	Quiché	Aldea Chel
156	0.653	Chiquimula	Reserva de Biosfera Trifinio Fraternidad- Área Protegida Trinacional Montecristo, Caserío Plan de la Arada
335	0.688	Quiché	Montaña de Chimel
386	0.726	Huehuetenango	Cerro Cruz Maltín
337	0.726	Alta Verapaz	Catalji, San Cristóbal
237	0.734	Zacapa	Finca las Granadillas, Sierra del Merendón
169	0.737	Sololá	Volcán San Pedro, San Pedro La Laguna
222	0.742	Totonicapán	Montañas Sierra Madre, aprox. A 10-15 km del Sur de Totonicapan
246	0.742	San Marcos	Volcán Tajumulco
438	0.764	Huehuetenango	Bosque del Caserío San Lucas
129	0.774	Chiquimula	Reserva de Biosfera Trifinio Fraternidad- Área Protegida Trinacional Montecristo, Caserío Plan de la Arada
260	0.780	El Progreso	Sierra de las Minas
286	0.806	Baja Verapaz	Chilascó
145	0.823	Sacatepéquez	Volcán Acatenango barranca el Aguacate
143	0.839	Suchitepéquez	Reserva Natural Privada Los Andes, Sendero El Quetzal
146	0.839	Sacatepéquez	Finca Candelaria, San Juan Alotenango
238	0.839	Zacapa	Camino a La Unión
174	0.860	Jalapa	Km 145 de San Luis Jilotepeque a Jalapa
198	0.871	Chimaltenango	Pachalí, Caquixajay
223	0.871	Totonicapán	Sierra María Tecún
289	0.871	Zacapa	Finca Alejandría, Río Hondo
332	0.871	Quiché	Los arenales
356	0.871	Huehuetenango	Todos Santos
287	0.935	El Progreso	Los Albores, Sierra de las Minas
290	0.935	Zacapa	Teculután, Sierra de las Minas
385	0.968	Huehuetenango	Finca Villa Gloria, Santa Eulalia

Anexo 5. Datos de riqueza, rareza y recambio de especies entre los diferentes niveles altitudinales en los que se encuentran especies del género Quercus en Guatemala. Este rango altitudinal concuerda con el de los Bosques Nubosos, sin embargo, no todos los rangos altitudinales presentan son exclusivos de este ecosistema.

Altitud	Riqueza	Rareza	Recambio
200-300	2	0.013	0.362
301-400	1	0.020	0.467
401-500	1	0.111	0.833
501-600	5	0.188	0.547
601-700	5	0.453	0.647
701-800	8	0.327	0.490
801-900	17	0.972	0.287
901-1000	7	0.361	0.443
1001-1100	15	5.974	0.406
1101-1200	13	0.861	0.307
1201-1300	16	1.135	0.400
1301-1400	16	1.351	0.343
1401-1500	23	3.346	0.096
1501-1600	21	1.755	0.142
1601-1700	23	2.283	0.135
1701-1800	19	1.327	0.250
1801-1900	17	1.362	0.294
1901-2000	19	1.620	0.192
2001-2100	18	1.698	0.242
2101-2200	16	1.404	0.255
2201-2300	15	1.155	0.238
2301-2400	10	0.679	0.385
2401-2500	13	0.605	0.272
2501-2600	11	0.613	0.417
2601-2700	8	0.471	0.384
2701-2800	6	0.149	0.370
2801-2900	5	0.204	0.420
2901-3000	5	0.267	0.427
3002-3100	2	0.098	0.533
3101-3200	6	0.198	0.401
3201-3300	2	0.011	0.500

Anexo 6. Valores de recambio de especies entre diferentes temperaturas ambientales en las cuales se distribuyen las especies de Quercus del estudio.

Temperatura media anual	Recambio
10-11	0.277
11-12	0.319
12-13	0.249
13-14	0.206
14-15	0.143
15-16	0.149
16-17	0.096
17-18	0.199
18-19	0.066
19-20	0.074
20-21	0.132
21-22	0.318
22-23	0.286
23-24	0.436
24-25	0.510
25-26	0.375
26-27	0.338

Anexo 7. Valores de recambio de especies entre diferentes medidas de precipitación anual en las cuales se distribuyen las especies de Quercus del estudio

Precipitación	Recambio
600-700	0.219
700-800	0.245
800-900	0.233
900-1000	0.190
1000-1100	0.066
1100-1200	0.211
1200-1300	0.094
1300-1400	0.102
1400-1500	0.172
1500-1600	0.218
1600-1700	0.231
1700-1800	0.205
1800-1900	0.165
1900-2000	0.326
2000-2100	0.200
2100-2200	0.204
2200-2300	0.158
2300-2400	0.240
3000	0.195
4000	0.198

Anexo 8. Transformación de los resultados de los análisis de patrones de diversidad, endemismo y recambio de especies en una escala lineal donde se asignó “0” a los índices bajos y “5” a los índices altos.

ID	Cuadrilla	Riqueza	Rareza	Irreemplazabilidad	Recambio
1	124	0	0	5	0
2	129	0	0	0	5
3	143	0	0	0	5
4	145	0	0	0	5
5	146	0	0	0	0
6	156	5	5	5	0
7	169	0	0	5	0
8	171	5	5	5	5
9	174	0	0	5	0
10	195	0	0	0	5
11	198	0	0	0	0
12	222	0	0	0	5
13	223	0	0	0	0
14	237	0	0	5	5
15	238	0	0	0	0
16	246	0	0	0	0
17	260	5	0	0	0
18	285	5	5	0	5
19	286	0	0	0	5
20	287	0	0	0	0
21	288	5	5	5	5
22	289	0	0	0	5
23	290	0	0	0	5
24	332	0	0	0	0
25	335	0	0	0	0
26	337	0	0	0	5
27	356	0	0	0	0
28	360	0	0	0	5
29	385	0	0	5	0
30	386	5	0	5	0
31	412	0	0	0	0
32	438	0	0	0	5


```

> quercus.samp
$sampled.values
  beta.SIM  beta.SNE  beta.SOR
1 0.8984615 0.04965167 0.9481132

$mean.values
  beta.SIM  beta.SNE  beta.SOR
0.89846154 0.04965167 0.94811321

$sd.values
beta.SIM beta.SNE beta.SOR
      NA      NA      NA

> pair.s<-beta.pair(quercus)
> pair.s
$beta.sim
      124      129      143      145      146      156      169
129 1.0000000
143 1.0000000 1.0000000
145 1.0000000 1.0000000 1.0000000
146 1.0000000 1.0000000 0.0000000 1.0000000
156 1.0000000 0.0000000 0.0000000 1.0000000 0.0000000
169 1.0000000 1.0000000 1.0000000 0.0000000 1.0000000 1.0000000
171 1.0000000 1.0000000 0.0000000 0.5000000 0.0000000 0.6000000 0.7500000
174 1.0000000 1.0000000 1.0000000 0.5000000 1.0000000 1.0000000 0.3333333
195 1.0000000 1.0000000 1.0000000 1.0000000 1.0000000 0.0000000 1.0000000
198 1.0000000 1.0000000 1.0000000 1.0000000 1.0000000 1.0000000 0.0000000
222 1.0000000 1.0000000 1.0000000 0.5000000 1.0000000 1.0000000 0.0000000
223 1.0000000 1.0000000 1.0000000 1.0000000 1.0000000 1.0000000 0.0000000
237 0.6666667 1.0000000 1.0000000 1.0000000 1.0000000 0.6000000 1.0000000
238 1.0000000 1.0000000 0.0000000 1.0000000 0.0000000 0.0000000 1.0000000
246 1.0000000 1.0000000 1.0000000 0.0000000 1.0000000 1.0000000 0.0000000
260 0.6666667 0.0000000 1.0000000 1.0000000 1.0000000 0.8000000 1.0000000
285 0.6666667 0.0000000 0.0000000 0.5000000 0.0000000 0.4000000 0.7500000
286 0.0000000 1.0000000 1.0000000 1.0000000 1.0000000 1.0000000 1.0000000
287 1.0000000 1.0000000 1.0000000 1.0000000 1.0000000 1.0000000 1.0000000
288 0.6666667 0.0000000 1.0000000 0.5000000 1.0000000 0.6000000 0.7500000
289 1.0000000 1.0000000 1.0000000 1.0000000 1.0000000 1.0000000 1.0000000
290 1.0000000 1.0000000 1.0000000 1.0000000 1.0000000 1.0000000 1.0000000
332 0.0000000 1.0000000 1.0000000 1.0000000 1.0000000 1.0000000 1.0000000
335 1.0000000 0.0000000 1.0000000 1.0000000 1.0000000 0.3333333 1.0000000
337 1.0000000 1.0000000 1.0000000 1.0000000 1.0000000 0.5000000 1.0000000

```

Anexo 11. Matriz de presencia/ausencia de intervalos de altitudes

No.	Especie	1501-1600	1601-1700	1701-1800	1801-1900	1901-2000	2001-2100	2101-2200	2201-2300	2301-2400	2401-2500	2501-2600	2601-2700	2701-2800	2801-2900	2901-3000	3002-3100	3101-3200	3201-3300	Total altitud	WF (inverso)
1	<i>Quercus acatenangensis</i> Trell.	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	18	3
2	<i>Quercus acutifolia</i> Née	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	19	2
3	<i>Quercus aff. salicifolia</i> Née	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	18
4	<i>Quercus benthamii</i> A. DC.	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	14	7
5	<i>Quercus borucasana</i> Trell.	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	13	8
6	<i>Quercus bumelioides</i> Liebm.	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	5	16
7	<i>Quercus calophylla</i> Schtdl. & Cham.	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	10	11
8	<i>Quercus corrugata</i> Hook.	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	13
9	<i>Quercus cortesii</i> Liebm.	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	15
10	<i>Quercus crassifolia</i> Bonpl.	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	20	1
11	<i>Quercus crispifolia</i> Trell.	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	14	7
12	<i>Quercus elliptica</i> Née	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	14	7
13	<i>Quercus fuscifera</i> Trell.	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	13
14	<i>Quercus gulleimii-treleasei</i> C.H. Mull.	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	15	6
15	<i>Quercus insignis</i> M. Martens & Galeotti	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	14
16	<i>Quercus lancifolia</i> Schtdl. & Cham.	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	15	6
17	<i>Quercus pacavana</i> C.H. Mull.	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	12	9
18	<i>Quercus pedunculata</i> Née	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	20	1
19	<i>Quercus purulhana</i> Trell.	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	18	3
20	<i>Quercus rugosa</i> (Masam.) C. Liag.	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	17	4
21	<i>Quercus sapotifolia</i> Liebm.	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	19	2
22	<i>Quercus segoviensis</i> Liebm.	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	15	6
23	<i>Quercus skinneri</i> Benth.	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	14	7
24	<i>Quercus tristis</i> Liebm.	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	18	3

Anexo 12. Matriz de presencia/ausencia de intervalos de temperaturas entre 1°C.

	QACA	QACU	QAFF	QBEN	QBO	QBUN	QCAL	QCORR	QCORT	QCRAS	QCRIS	QELLI	QFLAG	QGUL	QINS	QLAN	QPAC	QPEC	QPUR	QRUG	QSAP
10-11	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0
11-12	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0
12-13	1	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1
13-14	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	0
14-15	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1
15-16	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1
16-17	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1
17-18	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1
18-19	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1
19-20	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1
20-21	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1
21-22	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1
22-23	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1
23-24	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	1
24-25	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0
25-26	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
26-27	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1

Anexo 13. Análisis de diversidad beta con el paquete "betapart" para los rangos de temperatura y la matriz obtenida.

```

RGui (32-bit)
Archivo  Editar  Visualizar  Misc  Paquetes  Ventanas  Ayuda

R Console
> read.table("clipboard")->temp
> pair.s<-beta.pair(temp)
> pair.s
$beta.sim
      10-11  11-12  12-13  13-14  14-15  15-16
11-12 0.1666667
12-13 0.1666667 0.3333333
13-14 0.0000000 0.0000000 0.2500000
14-15 0.0000000 0.0000000 0.0833333 0.07692308
15-16 0.0000000 0.0000000 0.0000000 0.07692308 0.1666667
16-17 0.0000000 0.0000000 0.0000000 0.0000000 0.05555556 0.05263158
17-18 0.3333333 0.3333333 0.1666667 0.23076923 0.1666667 0.10526316
18-19 0.1666667 0.1666667 0.0833333 0.07692308 0.11111111 0.05263158
19-20 0.1666667 0.1666667 0.1666667 0.07692308 0.05555556 0.10526316
20-21 0.1666667 0.1666667 0.2500000 0.07692308 0.11111111 0.15789474
21-22 0.6666667 0.6666667 0.5000000 0.38461538 0.29411765 0.23529412
22-23 0.3333333 0.5000000 0.3333333 0.38461538 0.29411765 0.23529412
23-24 0.8333333 1.0000000 0.6250000 0.6250000 0.3750000 0.3750000
24-25 0.8333333 1.0000000 0.8333333 0.8333333 0.5000000 0.6666667
25-26 0.0000000 0.0000000 0.0000000 0.0000000 0.0000000 0.0000000
26-27 0.6000000 0.6000000 0.2000000 0.2000000 0.0000000 0.0000000
      16-17  17-18  18-19  19-20  20-21  21-22
11-12
12-13
13-14

```

	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R
1		10-11	11-12	12-13	13-14	14-15	15-16	16-17	17-18	18-19	19-20	20-21	21-22	22-23	23-24	24-25	25-26	26-27
2	10-11		0.28															
3	11-12	0.1666667	0.31875															
4	12-13	0.1666667	0.3333333	0.2494792														
5	13-14	0	0	0.25	0.2058093													
6	14-15	0	0	0.0833333	0.0769231	0.1431349												
7	15-16	0	0	0	0.0769231	0.1666667	0.1486353											
8	16-17	0	0	0	0	0.0555556	0.0526316	0.0962006										
9	17-18	0.3333333	0.3333333	0.1666667	0.2307692	0.1666667	0.1052632	0.1428571	0.1992679									
10	18-19	0.1666667	0.1666667	0.0833333	0.0769231	0.1111111	0.0526316	0.0476191	0	0.0658163								
11	19-20	0.1666667	0.1666667	0.1666667	0.0769231	0.0555556	0.1052632	0.0952381	0.0476191	0.0416667	0.0738181							
12	20-21	0.1666667	0.1666667	0.25	0.0769231	0.1111111	0.1578947	0.1428571	0.1428571	0.0476191	0	0.1321598						
13	21-22	0.6666667	0.6666667	0.5	0.3846154	0.2941177	0.2352941	0.1176471	0.0588235	0	0	0.0588235	0.3183399					
14	22-23	0.3333333	0.5	0.3333333	0.3846154	0.2941177	0.2352941	0.1764706	0.1176471	0.0588235	0.0588235	0.1764706	0.2941177	0.2862321				
15	23-24	0.8333333	1	0.625	0.625	0.375	0.375	0.375	0.125	0	0	0.25	0.25	0.25	0.4364583			
16	24-25	0.8333333	1	0.8333333	0.8333333	0.5	0.6666667	0.3333333	0.1666667	0	0	0.1666667	0.1666667	0.1666667	0.5	0.5104167		
17	25-26	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0.375	
18	26-27	0.6	0.6	0.2	0.2	0	0	0	0.2	0.2	0.2	0.2	0.4	0.2	0.4	1	1	0.3375

Anexo 14. Matriz de presencia/ausencia de intervalos de precipitación

	QACA	QACU	QAFF	QBEN	QBO	QBUN	QCAL	QCORR	QCORT	QCRAS	QCRIS	QELU	QFLAG	QGUL	QJNS	QLAN	QPAC	QPEC	QPUR	QRUG	QSAP	QSEG	QSKI	QTRI	QVIC	QXAL
600-700	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0
700-800	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1
800-900	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0
900-1000	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0
1000-1100	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1
1100-1200	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1
1200-1300	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1
1300-1400	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1
1400-1500	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0
1500-1600	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1
1600-1700	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1
1700-1800	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0
1800-1900	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1
1900-2000	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0
2000-2100	1	0	0	1	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1
2100-2200	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0
2200-2300	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2300-2400	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0
3000	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1
4000	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1

Anexo 15. Análisis de diversidad beta con el paquete “betapart” para los rangos de precipitación y la matriz obtenida.

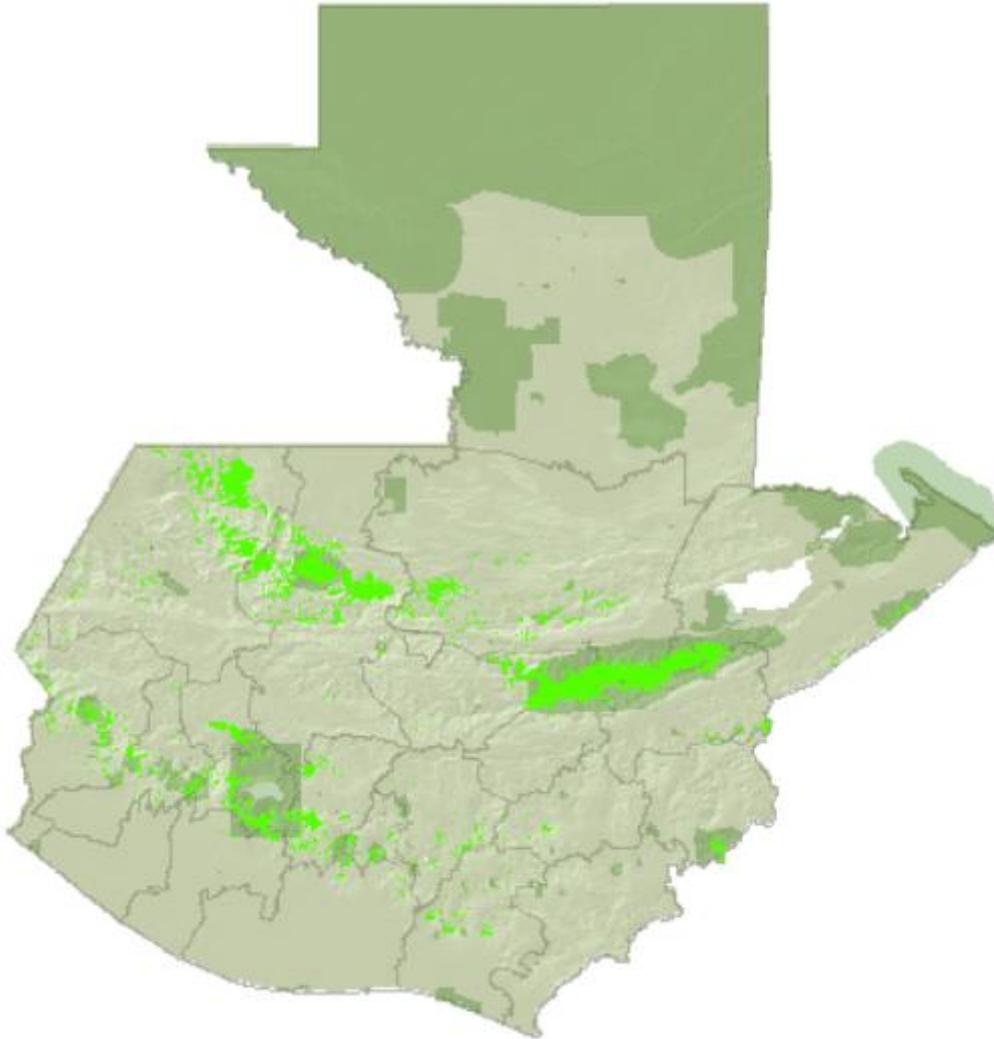
```

R Console
> read.table("clipboard")->precipitacion
> pair.s<-beta.pair(precipitacion)
> pair.s
$beta.sim
      600-700   700-800   800-900   900-1000  1000-1100  1100-1200
700-800 0.30769231
800-900 0.26666667 0.23076923
900-1000 0.20000000 0.23076923 0.26666667
1000-1100 0.06666667 0.00000000 0.06666667 0.00000000
1100-1200 0.20000000 0.15384615 0.20000000 0.13333333 0.11764706
1200-1300 0.06666667 0.00000000 0.06666667 0.00000000 0.00000000 0.11764706
1300-1400 0.13333333 0.15384615 0.13333333 0.00000000 0.05000000 0.11764706
1400-1500 0.13333333 0.15384615 0.20000000 0.13333333 0.05555556 0.23529412
1500-1600 0.26666667 0.30769231 0.26666667 0.26666667 0.11764706 0.29411765
1600-1700 0.20000000 0.30769231 0.20000000 0.20000000 0.09523810 0.23529412
1700-1800 0.21428571 0.23076923 0.28571429 0.14285714 0.07142857 0.14285714
1800-1900 0.26666667 0.23076923 0.20000000 0.20000000 0.13636364 0.17647059
1900-2000 0.50000000 0.50000000 0.41666667 0.50000000 0.08333333 0.50000000
2000-2100 0.40000000 0.38461538 0.40000000 0.33333333 0.06666667 0.33333333
2100-2200 0.27272727 0.36363636 0.36363636 0.27272727 0.00000000 0.36363636
2200-2300 0.00000000 0.00000000 0.00000000 0.00000000 0.00000000 0.00000000
2300-2400 0.33333333 0.33333333 0.33333333 0.33333333 0.11111111 0.22222222
3000    0.20000000 0.38461538 0.26666667 0.20000000 0.10526316 0.23529412
4000    0.13333333 0.38461538 0.26666667 0.20000000 0.10526316 0.23529412
      1200-1300  1300-1400  1400-1500  1500-1600  1600-1700  1700-1800

```

	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R	S	T	U
1		600-700	700-800	800-900	900-1000	1000-1100	1100-1200	1200-1300	1300-1400	1400-1500	1500-1600	1600-1700	1700-1800	1800-1900	1900-2000	2000-2100	2100-2200	2200-2300	2300-2400	3000	
2		0.2190196																			
3		0.3076923	0.2451846																		
4		0.2666667	0.2307692	0.2331642																	
5		0.2	0.2307692	0.2666667	0.190159																
6		0.0666667	0	0.0666667	0	0.065729															
7		0.2	0.1538462	0.2	0.1333333	0.1176471	0.1112597														
8		0.0666667	0	0.0666667	0	0	0.1176471	0.0944027													
9		0.1333333	0.1538462	0.1333333	0	0.05	0.1176471	0.1	0.102052												
10		0.1333333	0.1538462	0.2	0.1333333	0.0555556	0.2352941	0.1111111	0.1111111	0.1723614											
11		0.2666667	0.3076923	0.2666667	0.2666667	0.1176471	0.2941177	0.1176471	0.1176471	0.2352941	0.2177738										
12		0.2	0.3076923	0.2	0.2	0.0952381	0.2352941	0.1428571	0.15	0.2777778	0.1764706	0.2310269									
13		0.2142857	0.2307692	0.2857143	0.1428571	0.0714286	0.1428571	0.0714286	0.1428571	0.2857143	0.2142857	0.2046715									
14		0.2666667	0.2307692	0.2	0.2	0.1363636	0.1764706	0.1818182	0.15	0.1666667	0.1764706	0.0952381	0.1428571	0.1649071							
15		0.5	0.5	0.4166667	0.5	0.0833333	0.5	0.1666667	0.1666667	0.25	0.4166667	0.25	0.5	0.0833333	0.3257576						
16		0.4	0.3846154	0.4	0.3333333	0.0666667	0.3333333	0.1333333	0	0.2	0.1333333	0.1333333	0.3571429	0.0666667	0.25	0.1997789					
17		0.2727273	0.3636364	0.3636364	0.2727273	0	0.3636364	0.0909091	0.0909091	0.0909091	0.2727273	0.2727273	0.1818182	0.0909091	0.2727273	0.1818182	0.2041467				
18		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0.5	0.5	0	0	0	0	0	0
19		0.3333333	0.3333333	0.3333333	0.3333333	0.1111111	0.2222222	0.1111111	0.1111111	0.2222222	0.3333333	0.3333333	0.3333333	0.1111111	0.3333333	0.2222222	0.3333333	0	0.1578947	0.2397651	
20		0.2	0.3846154	0.2666667	0.2	0.1052632	0.2352941	0.1578947	0.1052632	0.2777778	0.1764706	0.0526316	0.2142857	0.0526316	0.25	0.0666667	0.1818182	0.5	0.2222222	0.1948491	
21		0.1333333	0.3846154	0.2666667	0.2	0.1052632	0.2352941	0.1578947	0.1052632	0.2777778	0.1764706	0.0526316	0.2142857	0.1052632	0.25	0.1333333	0.1818182	0.5	0.2222222	0.0526316	0.1976192

Anexo 16. Áreas Protegidas del SIGAP traslapada con la capa de ecosistemas de Bosque Nuboso del INAB.





Alicia Mariasol Díaz Reyes

Autora



Dra. Maura Liseth Quezada Aguilar

A sesora



Dr. Jorge Mario Vargas

Revisor



Dr. Sergio Alejandro Melgar V.

Director

Escuela de Biología



M.A. Pablo Ernesto Oliva Soto

Decano

Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia