

UNIVERSIDAD SAN CARLOS DE GUATEMALA
FACULTAD DE CIENCIAS QUIMICAS Y FARMACIA



Guatemala, Abril de 2009

JUNTA DIRECTIVA

Oscar Cobar Pinto, Ph.D.	Decano
Lic. Pablo Ernesto Oliva Soto	Secretario
Licda. Lillian Raquel Irving Antillón, M.A.	Vocal I
Licda. Liliana Vides de Urizar	Vocal II
Lic. Luis Antonio Gálvez Sanchinelli	Vocal III
Br. Andrea Alejandra Alvarado Álvarez	Vocal IV
Br. Aníbal Rodrigo Sevillanos Cambroner	Vocal V

ACTO QUE DEDICO

A mi Madre Thelma A. R. Fajardo por su cariño incondicional, enseñanzas y sacrificios para permitirme ir a la universidad.

A mi Padre Max Ruano Ayala (Q.E.P.D) y a mi abuelita Lupita Muñoz Fajardo (Q.E.P.D) por sus múltiples enseñanzas y todo el afecto brindado.

A mi hermano y amigo Pablo B. Ruano Fajardo por todo su apoyo, comprensión, cariño y ejemplo.

A mis primos y mis tíos Rafael Leiva, Judith Fajardo, Silvia, Estuardo, Rodolfo y Claudia por todo su apoyo, cariño y guían en la vida.

A Fátima Reyes por su apoyo, cariño y consejos.

A la Universidad San Carlos de Guatemala - USAC - y a la gente del pueblo de Guatemala que paga sus impuestos.

AGRADECIMIENTOS

A mis asesores M.Sc. Sean Rovito y Ph.D. Theodore Papenfuss por brindarme apoyo y consejos valiosos en la realización de la tesis y en el estudio de pletodontidos.

A mis revisores por sus pertinentes opiniones y comentarios: Licda. Roselvira Barillas de Klee en su colaboración en todo el proceso del estudio y especialmente al Lic. Claudio Méndez por su gran ayuda en el diseño del estudio.

A las personas que ayudaron con equipo, colecta de campo, revisión u opinión sobre el trabajo presentado, especialmente a la Licda. Elsa Ma. de Fátima Reyes que colaboró en todo el proceso, también a Juan Quiñónez, Emilio García, Pablo Ruano, Lic. Cristian Craker, Lic. Rony García, Licda. Melissa Ojeda, Lic. Pavel García y Rosa Alicia Jiménez.

A los encargados del Parque Nacional Volcán de Pacaya - PNVP - en el municipio de San Francisco de Sales, Escuintla y al Consejo Nacional de Áreas Protegidas - CONAP -. Así mismo al Lic. Sandoval por su permiso y apoyo para realizar esta investigación.

Al Museo de Historia Natural de la Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia de la Universidad San Carlos de Guatemala - MUSHNAT - por darme la oportunidad de formar parte de su equipo de trabajo en conjunto con el Museo de Zoología de Vertebrados - MVZ - de la Universidad de California, Berkeley, especialmente a Carlos Vásquez por su apoyo con equipo y comentarios.

A mis amigos de la Universidad especialmente a Cristian, Pavel, Chévere, Juan, Gandhi, Elizabeth S., Pilar, Liza, Pichón, Emilio, Elizabeth A., Diego E., etc.

A mis amigos de la infancia Juan Carlos, Pablo, Néstor, Rodrigo, Werner, Richard, Omar, Brian, Alex y Jorge por compartir sus experiencias y opiniones de la vida.

INDICE

I. RESUMEN.....	1
II. INTRODUCCIÓN.....	3
III. ANTECEDENTES.....	4
3.1. MARCO TEÓRICO.....	4
3.1.1. Familia Plethodontidae.....	4
3.1.2. Tipos de Microhábitat.....	6
3.1.3. <i>Bolitoglossa morio</i>	7
3.1.3.1. Distribución Geográfica.....	7
3.1.3.2. Hábitat y Microhábitat.....	8
3.1.3.3. Ecología.....	8
3.1.3.4. Clasificación taxonómica.....	9
3.1.3.5. Sinonimias de <i>Bolitoglossa morio</i>	10
3.1.3.6. Sistemática.....	11
3.1.4. Bromelias.....	11
3.1.4.1. <i>Tillandsia guatemalensis</i> L.B. Smith, 1949.....	13
3.1.4.2. <i>Werauhia werckleana</i> (Mez) J.R. Grant, 1995.....	14
3.2. MARCO REFERENCIAL.....	15
3.2.1. Área de Estudio.....	15
3.2.1.1. Parque Nacional Volcán de Pacaya.....	15
3.2.1.1.1. Geología e Hidrología.....	16
3.2.1.1.2. Vegetación y Clima.....	16
3.2.1.1.3. Cobertura y usos de la tierra.....	17
3.2.1.1.4. Herpetofauna.....	18
3.3. ESTUDIOS ANTERIORES.....	18
IV. JUSTIFICACIÓN.....	20
V. OBJETIVOS.....	21
5.1. OBJETIVO GENERAL.....	21
5.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	21
VI. HIPÓTESIS.....	22
VII. MATERIALES Y MÉTODOS.....	23
7. 1. UNIVERSO DE TRABAJO.....	23
7.1.1. Población.....	23
7.1.2. Muestra.....	23
7.1.3. Réplicas.....	23
7.2. MATERIALES.....	23
7.2.1. Equipo.....	23
7.2.2. Reactivos.....	24

7.3. MÉTODOS.....	24
7.3.1. Técnicas de Recolección de Datos.....	24
7.3.2. Colecta en campo.....	25
7.3.2.1. Geoposicionamiento.....	26
7.3.2.2. Disposición de la bromelia en el árbol.....	26
7.3.2.3. Cobertura del dosel en microhábitat.....	26
7.3.2.4. Humedad relativa, temperatura ambiental y temperatura del microhábitat.....	26
7.3.2.5. Temperatura y humedad del suelo.....	27
7.3.2.6. Identificación de bromelia.....	27
7.3.2.7. Medidas de la bromelia.....	27
7.3.2.8. Acidez del agua de las bromelias.....	27
7.3.3. Medidas morfológicas de <i>Bolitoglossa morio</i>	28
7.3.4. Análisis de Datos.....	28
7.4. RECURSOS HUMANOS.....	30
VIII. RESULTADOS.....	31
8.1. Presencia y abundancia de <i>B. morio</i> en sitios de muestreo.....	31
8.2. Variables ambientales de las bromelias.....	32
8.3. Ordenación de las Bromelias por Análisis de Componentes Principales - PCA -.....	34
8.4. Comparaciones entre variables asociadas a la presencia de <i>B. morio</i> en los sitios de muestreo.....	37
8.5 Variables influyentes en la presencia de <i>B. morio</i>	38
8.6 Variables influyentes en la abundancia de <i>B. morio</i>	40
8.7 Variables influyentes en el tamaño de <i>B. morio</i>	41
8.8 Comparaciones entre variables asociadas al tamaño de <i>B. morio</i> en los sitios de muestreo.....	42
IX. DISCUSIÓN DE RESULTADOS.....	44
X. CONCLUSIONES.....	49
XI. RECOMENDACIONES.....	50
XII. REFERENCIAS.....	51
XIII. ANEXOS.....	56

I. RESUMEN

La salamandra *Bolitoglossa morio* (Caudata: Plethodontidae) es una especie endémica de Guatemala con una distribución relativamente amplia, desde los Cuchumatanes pasando por la cadena volcánica del Cuaternario, incluyendo partes altas de la meseta central del país. En los últimos años se ha registrado un incremento de su abundancia en diferentes microhábitats y hábitats donde comúnmente no se encontraba, posiblemente por extinciones locales debido a efecto de agroquímicos, cambio de uso de la tierra, enfermedades y/o el cambio climático global.

El volcán de Pacaya, que se encuentra al este de la distribución de *B. morio*, históricamente ha presentado la característica especial de albergar gran abundancia de *B. morio* en bromelias (microhábitat no común en otras regiones). La ausencia de competencia interespecífica por la restricción fisiológica a la humedad de esta región, la resistencia al alto grado de modificación natural (actividad volcánica) y antropogénica son unas de las características de su incremento poblacional.

El presente documento pretende buscar las relaciones ambientales que determinan la presencia de *B. morio* en bromelias para entender procesos relacionados con su adaptabilidad, dispersión y elección de microhábitat.

Para ello se hizo un muestreo de bromelias en tres sitios del bosque aledaño al cono del volcán de Pacaya (Cerro Grande y Chiquito) y se midieron 10 variables relacionadas con ellas (humedad ambiental, temperatura ambiental, temperatura del microhábitat, cobertura de dosel, pH, tamaño del tanque de la bromelia, tamaño de la hoja de la bromelia, diámetro del árbol a la altura del pecho - DAP -, altura y posición de la bromelia en el árbol). Por medio de un análisis de componentes principales - PCA - y una regresión logística múltiple se encontró que las variables que influyen la presencia de esta salamandra en bromelias (*Tillandsia guatemalensis* L.B. Smith, 1949 y *Werauhia werckleana* (Mez) J.R. Grant, 1995) fueron el tamaño de la bromelia y la temperatura del microhábitat, que en efecto conjunto dan un microhábitat más estable en sus condiciones microclimáticas.

También se midió el tamaño de la salamandra y al relacionarlo con las variables ambientales, por medio de una regresión lineal múltiple, se obtuvo que el tamaño de la salamandra (*SVL*) está relacionado con el diámetro de las bromelias. *B. morio* no discriminó ninguna especie de bromelia pero su tamaño fue diferente para bromelias con tanque pequeño (*T. guatemalensis*). En otras palabras los factores ambientales de escala mayor (temperatura del ambiente y humedad relativa ambiental) controlan la distribución de bromelias en el bosque del volcán de Pacaya y éstas a la vez influyen el tamaño de individuo de *B. morio* que pueden portar.

Palabras Clave: Plethodontidae; *Bolitoglossa*; Tillandsioideae; variables microclimáticas; volcán de Pacaya.

II. INTRODUCCIÓN

La región de América Central nuclear, especialmente Guatemala, es uno de los focos de diversidad de salamandras (Caudata: Plethodontidae) del neotrópico y del mundo. Esto en parte debido a factores geológicos que ocurrieron en esta región y un proceso de millones de años de evolución.

El alarmante declive poblacional y extinción de salamandras (Lips, *et al.*, 2006; Rovito *et al.*, en Prensa) pone en foco el estudio de especies que amplían sus rangos altitudinales como es el caso de *Bolitoglossa morio* Cope 1969, la cual en estudios en los años setenta presentaba abundancia y rango altitudinal menor (Rovito *et al.*, en Prensa). Esta especie tiene la capacidad de cambiar de microhábitat de una forma selectiva, dependiendo de la interacción que tenga con factores abióticos y bióticos.

Para entender qué factores influyen en el éxito poblacional y en la dispersión de esta especie es fundamental determinar las variables ambientales que tienen influencia en su presencia en ciertos microhábitats. Estos mismos podrían explicar la presencia de *B. morio* en bromelias con ciertas características.

Para comprobar esto se tomaron datos de la presencia y abundancia de salamandras en bromelias con tanque (*Tillandsia guatemalensis* L.B. Smith, 1949 y *Werauhia werckleana* (Mez) J.R. Grant, 1995) de tres sitios del volcán de Pacaya (Cerro Grande y Chiquito), y se determinó qué variables ambientales como humedad ambiental, temperatura ambiental, temperatura del microhábitat, cobertura de dosel, diámetro del árbol a la altura del pecho - DAP -, pH de la bromelia, tamaño, altura y posición de bromelias en el árbol, tienen influencia en la presencia de *B. morio* en alguna bromelia. A la vez se midieron variables morfológicas de las salamandras para determinar qué relación existe con las bromelias y las variables ambientales.

III. ANTECEDENTES

3.1. MARCO TEÓRICO

3.1.1. Familia Plethodontidae

Los organismos de esta familia son conocidos generalmente como salamandras sin pulmones. Éste es el grupo de salamandras más diverso del mundo pues la conforman aproximadamente 376 especies, un 70% del total de especies. Esta familia se encuentra básicamente en el Nuevo Mundo pero existen 6 especies en el Viejo Mundo (sur-oeste del Mediterráneo y Sardinia) (Larson *et al.*, 2006) y hace unos años fue descrita una nueva especie (*Karsenia korea*) en Korea del Sur (Min *et al.*, 2005). En América se distribuye desde el sur de Canadá hasta Bolivia y Brasil. Es la única familia de salamandras neotropicales representando 2/3 del total de especies de pletodóntidos.

Miembros de este grupo se han adaptado a hábitats riparios, arbóreos, terrestres, fosoriales y de cuevas. En la actualidad existen dos subfamilias, Desmognathinae y Plethodontinae (Chipindale *et al.*, 2004). En la segunda se encuentra el supergénero *Bolitoglossa*, donde se encuentran todas las especies tropicales (Wake, 1966), este supergénero está compuesto por 13 géneros de salamandras (8 de ellos se encuentran en Guatemala. Anexo, 10.2), y posiblemente bajen a 10 ó 11, lo cual está en revisión (Amphibiaweb, 2008; Frost *et al.* 2006).

Existen tres focos principales de diversificación evolutiva de pletodóntidos tropicales: el margen sureste de la meseta central de México junto con las partes altas del norte de Oaxaca, América Central nuclear y la región de Talamanca en Costa Rica junto con el oeste de Panamá (Anexo, 10.1).

La dispersión de los linajes ha sido relativamente limitada y la mayoría de migraciones fueron por rutas de dispersión de altura media (Wiens *et al.*, 2007). La invasión de áreas tropicales de poca altura fue por medio de especializaciones de vida arborícola o hábitos cavadores (Wake, 1987; Wake y Lynch, 1976).

El éxito de esta familia en ocupar la región tropical, la cual es rica en depredadores y tiene densidades relativamente altas de riqueza, parece estar relacionado con la ausencia de una etapa larval acuática, un mecanismo de alimentación único (proyectan su lengua altamente especializada y rápida para capturar presas, especialmente invertebrados) y un repertorio de comportamientos asociados que pudieron ayudar a la radiación de este grupo (Wake, 1966; Wake, 1987). Una característica importante de estas salamandras es que presentan un modo reproductivo de desarrollo directo (sin pasar por etapa larvaria) (Wake y Hanken, 1996), además, también tienen ojos grandes y frontales.

En Guatemala se han reportado 43 especies de esta familia, aunque tres de ellas no están oficialmente incluidas (*Bolitoglossa yucatanana*, *B. conanti* y *B. heireoreias*). Aproximadamente el 50% son especies endémicas de Guatemala (Campbell, 2001).

De la familia Plethodontidae, el género *Bolitoglossa* es el más grande y ampliamente distribuido con más de 90 especies, el 17% del total de salamandras (Devitt y Wake, 2007; Wake y Lynch, 1976), de las cuales Guatemala cuenta con 22 especies oficiales (Campbell, 2001) y otras más pendientes de describir o de agregar a los listados nacionales. Se les puede encontrar desde bosques alpinos (4000 msnm) hasta bosques húmedos de tierras bajas. Este grupo, a pesar de tener un gran número de especies, es monofilético; situación sustentada tanto por datos morfológicos como moleculares (Parra-Olea *et al.*, 2004).

Este género ha mantenido la morfología general de la familia Plethodontidae con la excepción de tener extremidades inusuales caracterizadas por reducción tarsal, una membrana interdigital extensa y una lengua extraordinariamente larga y rápida. También tiene autotomía de la cola al igual que el resto de salamandras tropicales (estrategia de defensa que consiste en desprenderse voluntariamente de una parte no vital de su cuerpo con el fin de escapar de un depredador) (Wake, 1991).

Las especies generalistas y linajes más ancestrales se encuentran a elevaciones altas, mientras que las especies específicas se encuentran en microhábitats específicos y en zonas de elevación específica. Generalmente están asociadas a bromelias en bosques nubosos y en tierras bajas a hábitats fosoriales y arbóreos (Wake, 1991).

En 2004, Parra-Olea *et al.* propusieron varios subgéneros para *Bolitoglossa* donde agrupan a *B. morio* en el subgénero *Magnadigita*. Es un ensamblaje heterogéneo de especies diagnosticado por diferencias en ADNm y proteínas; ninguna especie de este grupo (incluyendo *B. morio*) tiene manos y patas que tengan una membrana interdigital completa, casi todos tienen la punta de los dedos bien definidos, de un tamaño mediano y los machos tienen una glándula mental prominente (Parra-Olea *et al.*, 2004; Wake y Lynch, 1976).

3.1.2. Tipos de Microhábitat

Existe simpatria entre especies, es decir que pueden estar en un mismo piso altitudinal, lo cual se logra por la segregación del uso de microhábitats (Wake y Lynch, 1976). Los microhábitats utilizados, según D. Wake, son:

- Residentes del suelo: Aquí se incluyen las especies que se encuentran debajo de piedras, troncos, objetos superficiales y en la hojarasca. Este modo corresponde a la forma generalizada de salamandras de la región del norte de América.
- Residentes de troncos: Son especies que se encuentran dentro de los troncos, entre la corteza y el tronco, también se incluye en esta categoría a especies que viven en bromelias que cayeron al suelo.
- Arbóreas: Ocurrencia en las axilas de las hojas incluyendo en esta categoría a las bromelias epífitas, plantas de banano y plantas con grandes hojas. También se incluye a especies encontradas dentro del musgo en árboles o en cortezas de árboles.
- Fosoriales: Están adaptadas para vivir en pequeños y angostos lugares subterráneos.

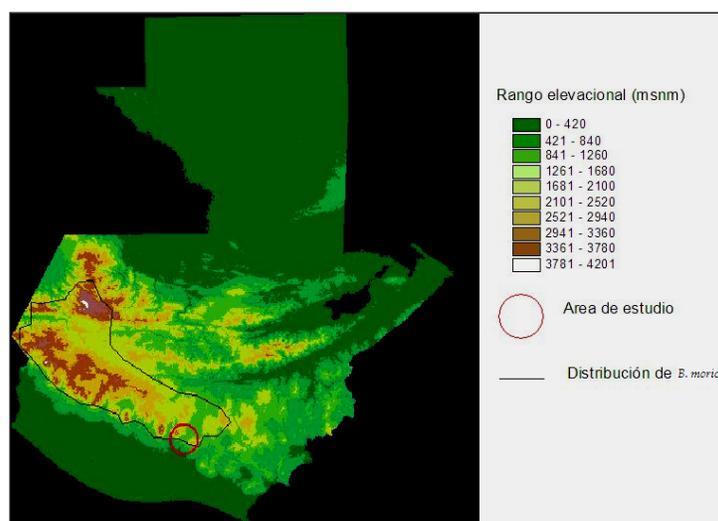
En el caso de los microhábitats arbóreos, las bromelias son más importantes en América Central nuclear (Anexos, 13.1) y existen salamandras especialistas. En ellas inclusive existen modificaciones como tamaño pequeño (usualmente < 50 mm.), extremidades largas, dedos bien separados, colas prensiles y largas, ojos frontales y bastante acrobáticos. Especies de salamandras más grandes se encuentran en bromelias ocasionalmente. En la región de Costa Rica y Panamá el microhábitat más importante son los musgos (Wake y Lynch, 1976; Wake, 1987).

3.1.3. *Bolitoglossa morio*

3.1.3.1. Distribución Geográfica

Bolitoglossa morio es una especie endémica de Guatemala con distribución en la meseta central de Guatemala, las partes altas de las regiones volcánicas del Pacífico hasta el cerro Miramundo, Jalapa y los Cuchumatanes (Wake y Lynch, 1976; Wake *et al.*, 1992; Stuart, 1943) aunque la población de los Cuchumatanes necesita más estudios para determinar si se trata de la misma especie (Com. per. Papenfuss, 2008). Esta especie tiene rango de distribución amplio en comparación a la mayoría de especies de su grupo (Fig. 1).

Figura 1. Distribución de *B. morio* y el área de estudio.



En el área oeste de su distribución se tiene reportado un rango altitudinal entre 2,000 y 2,800 msnm para los años setenta. En el lado este de su distribución su rango altitudinal es de 1,300 a 3,000 msnm (Fig. 1). En el este es la única especie de altitud media, mientras que a altitud equivalente del lado oeste comparte el rango con 10 especies, algunas en simpatria altitudinal. En la actualidad se ha observado que podría estar ampliando su rango altitudinal encontrándose hasta los 3100 msnm en Sololá (Obs. Pers.). Hacia el lado sureste de Guatemala se encuentra un declive en la altitud y también en la humedad, lo que provoca menor riqueza de salamandras en la región sureste (Wake, 1987; Wake y Lynch, 1976). Según Stuart se encuentra en las áreas bióticas Cuchumatana, Chimaltenangana y Fuegana (Stuart, 1942).

3.1.3.2. Hábitat y Microhábitat

B. morio es una especie generalista que está vinculada a bosques de pino-encino en la meseta central de Guatemala y también a hábitats secundarios (Amphibiaweb, 2008). Se encuentra en microhábitats como: troncos, debajo de piedras y ocasionalmente en bromelias, en el área oeste de su distribución. Se tiene que mencionar que el cambio de microhábitat señalado por Wake en áreas con modificación como el Cerro Grande en el volcán Pacaya (debido a actividad volcánica) o en lugares con modificaciones de otra índole, hace que las bromelias sean adecuadas para su sobrevivencia y que haya grandes conglomerados de abundancia poblacional.

Esta especie, en general, tiene resistencia a lugares perturbados con baja precipitación y presenta una morfología no especializada para trepar bromelias, aunque tiene una membrana interdigital semicompleta. Se encuentra en diferentes microhábitats, se le puede encontrar con gran abundancia en bromelias en el volcán Pacaya, hasta una altura de 7 metros sobre el suelo (Obs. Pers.; Wake, 1987; Wake y Lynch, 1976). No se ha colectado ningún espécimen en microhábitats terrestres en el volcán de Pacaya, pero se cree que podría haber hembras reproductoras (Com. Per. Papenfuss y Wake, 2008).

En un lugar cercano, como el volcán Agua, se han encontrado pocos individuos (en microhábitats terrestres) y aproximadamente 3 individuos en bromelias, por lo tanto, se supone que dicha especie ha cambiado el uso de microhábitat en un espacio relativamente corto (Wake, 1987; Wake y Lynch, 1976).

3.1.3.3. Ecología

B. morio es una especie que presenta las características representativas del género, bastante generalizada en su morfología y ecología (Wake, 1987; Wake y Lynch, 1976), y tiene, como todos los pletodóntidos neotropicales, reproducción por desarrollo directo y no es dependiente de agua (Wake y Hanken, 1996). Según Feder, en estudios comparativos de metabolismo y de consumo de oxígeno, se llegó a determinar un rango de peso de 1.48 a 3.74 gr. Esto fue utilizado para cálculos metabólicos donde resulta que consumen oxígeno en un promedio de 21.3 (+/- 4.0) $\mu\text{l}/(\text{g}\cdot\text{h})$ (Feder, 1976).

Tienen un comportamiento no agresivo. Evitan a sus depredadores al ser detectados quedándose quietos o fingiendo estar muertos. Presentan autotomía de su cola para escapar de sus depredadores y ésta tiene movimiento después de desprenderse para distraer. En su piel probablemente existen químicos antidepredadores.

Aunque esta especie es bastante generalista y común, tiene amenazas como lo son la reducción de hábitat (pérdida total de la cobertura boscosa), agricultura extensiva y asentamientos humanos (Amphibiaweb, 2008).

3.1.3.4. Clasificación taxonómica

Dentro de la clasificación taxonómica del Reino Animal, *Bolitoglossa morio* (Cope 1869) (Fig. 2) se encuentra clasificada así:

Phylum	Chordata
Subphylum	Vertebrata
Clase	Amphibia
Orden	Caudata
Familia	Plethodontidae
Subfamilia	Plethodontinae
Supergénero	Bolitoglossa
Género	<i>Bolitoglossa</i>
Subgénero	Magnadigita
Especie:	<i>Bolitoglossa morio</i>

Figura 2. Ejemplar de *Bolitoglossa morio*.



Foto: (Rovito, S. M. 2006)

3.1.3.5. Sinonimias de *Bolitoglossa morio*.

Geotriton carbonarius (part) Cope, 1868:313

Oedipus morio Cope, 1869:103. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia 21:77

Geotriton morio Smith, 1877:64. Tailed Amph. pág 158.

Spelerpes morio Boulenger, 1882:70 Cat. Batr. Grad. Coll. Brit. Mus., pág 503.

Spelerpes bocourti Brocchi, 1883:111. Miss. Sci. Mex. Am. Cent. 3:97122

Magnadigita morio Taylor, 1944:218 Univ. Kansas Sci. Bull. 30:189232.

Magnadigita omniunsanctorum Stuart, 1952:4 Proc. Biol. Soc. Washington 65:112.

Magnadigita morio Stuart, 1952:5 Proc. Biol. Soc. Washington 65:112.

Magnadigita omniunsanctorum Stuart, 1963:22 Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan 122:1150.

Magnadigita morio Stuart, 1963:21 Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan 122:1150.

Bolitoglossa omniunsanctorum Wake and Brame, 1963:386 Copeia 1963:382387.

Bolitoglossa morio Wake and Brame, 1963:386 Copeia 1963:382387.

Localidad Tipo: "Montañas de Guatemala." (Elias, 1984; Campbell, 2001)

3.1.3.6. Sistemática

Aunque las relaciones de esta especie y su grupo aún están en estudio, todo indica que su pariente más cercano es *Bolitoglossa flavimembris* (Elias, 1984; Parra-olea *et al.*, 2004). Como lo indica el análisis de máxima parsimonia, utilizando ADN mitocondrial y nuclear (Anexo, 10.3), la relación exhibida en el árbol filogenético para *B. morio* es un complejo de especies conformado dentro del subgénero magnadigita (denominado grupo *morio*). Pero estudios preliminares de morfometría y genética proponen que individuos de *B. morio* (basal en el anexo 10.3) en una determinada región de Quetzaltenango, son una especie diferente (Vázquez, en Prensa). Sin embargo, los individuos de *B. morio* en el área de estudio son de la misma especie.

3.1.4. Bromelias

Las bromelias son prácticamente plantas exclusivas del Nuevo Mundo (con excepción de una especie en África). Se distribuyen desde el sur-este de Estados Unidos hasta Argentina y Chile. En Guatemala se encuentran desde el nivel del mar hasta 3000 msnm. El 73 % de éstas son epífitas y se encuentran desde regiones secas hasta bosques nubosos.

Hay tres grupos que conforman la familia Bromeliaceae: Pitcairnioideae, Tillandsioideae y Bromelioideae (las tres presentes en Guatemala). A la mayoría de especies con características epífitas se le conoce vulgarmente como “gallitos”. El único grupo con especies que tienen tanques acumuladores de agua y detritos pertenecen a la subfamilia Tillandsioideae. Ésta también tiene el mayor número de representantes. Son predominantemente epífitas. Las hojas están dispuestas en roseta (las cuales dan forma al tanque de acumulación) y las raíces solo tienen función de sostén. Los frutos son capsulares y sueltan semillas con apéndices plumosos (Dix y Dix, 2006).

Las bromelias son plantas que se caracterizan por tener un contenedor basal conocido como fitotelma (Kitching, 2000). La forma de retención de agua generalmente en especies de bosques nubosos es por medio de una cutícula cerosa en las hojas o por tricomas repelentes de agua, que a la vez sirven para absorción de nutrientes (Dix y Dix, 2006).

Los tanques de las bromelias proporcionan una fuente de agua estable y nutrientes derivados de la descomposición y acumulación de materia orgánica producto del metabolismo de pequeños animales residentes en ellas.

El agua y detritos acumulados en este microhábitat resguardan una diversa comunidad de invertebrados terrestres (ej. insectos, miriápodos, escorpiones y arañas) y acuáticos (ej. larvas de insectos, mosquitos, libélulas y crustáceos como copépodos). También albergan a varios vertebrados como serpientes de los géneros *Bothriechis*, *Oxybelis* y *Leptodeira* y reptiles de los géneros *Abronia*, *Norops*, *Sceloporus*. Así mismo, anuros de la familia *Hylidae*, como *Agalychnis* y *Bromeliohyla bromeliacia* (Dix y Dix, 2006; Wake y Lynch, 1976). También está presente un gran número de especies de pletodóntidos y son el grupo más común de vertebrados encontrados en bromelias (Wake y Lynch, 1976). Todos encuentran comida y refugio en ellas (Dix y Dix, 2006). Muchas especies de aves forrajeaban entre bromelias por la gran cantidad de artrópodos y pequeños vertebrados. Las bromelias también proveen polen, néctar y frutos a muchos animales mientras que otros simplemente se comen hojas o pequeñas inflorescencias (Willians, 2007).

Debido a las condiciones de humedad y protección contra depredadores, muchas especies viven sólo parte de su vida en estos microhábitats y cuando son adultos pasan a ecosistemas terrestres. Por lo tanto las bromelias no son estrictamente islas, tiene una dinámica de inmigración. La riqueza de especies que colonizan y están adaptadas a este tipo de microhábitat varía dependiendo los factores del ecosistema del bosque donde se encuentren y su diversidad (Richardson, 1999).

Feder y Lynch, en estudios comparativos de temperatura de salamandras en el campo (microhábitat) y en laboratorio, encontraron que a pesar de que estos animales son capaces de termoregular en condiciones de laboratorio, podrían no hacerlo en condiciones de campo, debido a la poca diversidad de temperaturas en microhábitats como las bromelias (Feder y Lynch, 1982; Feder, 1982). La relación que tiene este microhábitat con la humedad podría ser una de las razones de poca diversidad de temperatura dentro de ellas. Se encontró también que la oscilación de temperatura en bromelias es entre 1.2 – 4.9 °C (Feder, 1982).

3.1.4.1. *Tillandsia guatemalensis* L.B. Smith, 1949

Conocida en algunas regiones de Guatemala como “pie de gallo” (Fig. 3), esta bromelia epífita se encuentra en áreas montañosas desde México hasta Costa Rica entre alturas de 1,200 a 2,600 msnm. Puede llegar a crecer hasta 1 m de altura y tiene bastantes hojas de color verde dispuestas en una roseta. En Guatemala se le puede encontrar desde San Marcos hasta Santa Rosa en el área sur; en Zacapa, Jalapa, Quetzaltenango y Huehuetenango (Standley y Steyermark, 1958).

Las flores que produce son de color naranja hasta púrpura (Fig. 3) y se tiene entendido que colibríes visitan estas plantas. La floración se da entre noviembre y marzo. Generalmente después de tener su floración, esta planta muere. La dispersión de sus semillas es en época seca; la mitad de las semillas mueren en época seca y su germinación se da en época lluviosa. Se ha demostrado que su germinación, tanto en el laboratorio como *in situ*, es bastante exitosa. Desde el momento de germinación, tendrán que pasar de 3-5 años para llegar a su etapa de adulto y dar generalmente su única floración (Castro-Hernández *et al.*, 1999). Estudios realizados por Castro-Hernández *et al.* (1999) y Benzig (1990) indican que la cantidad de nutrientes que llegan a la planta es un factor determinante en el crecimiento de esta especie y es crucial en el desarrollo de ésta.

Figura 3. *Tillandsia guatemalensis* encontrada en el volcán de Pacaya.



Foto: (Ruano-Fajardo, G., 2008)

En algunas partes de Guatemala las poblaciones de esta especie están en riesgo debido a que son utilizadas en las fiestas navideñas para adornar iglesias y hogares, la mayoría son extraídas de su entorno natural, utilizando tanto las flores como la planta completa. Desde 2002 el Consejo Nacional de Áreas Protegidas - CONAP - ha hecho esfuerzos para confiscar estas plantas ilegalmente colectadas en Navidad (Dix y Dix, 2006).

3.1.4.2. *Werauhia werckleana* (Mez) J.R. Grant, 1995

También conocida por la sinonimia de *Vriesia weckleana* (Fig. 4), se encuentra distribuida desde Oaxaca, México hasta Panamá, en bosques nubosos entre altitudes de 1800 a 2300 msnm. En Guatemala se distribuye en Chimaltenango, Alta Verapaz, Zacapa, Guatemala, Escuintla y Quetzaltenango. Esta especie es una de las especies epífitas dominantes en bosques nubosos de Guatemala (Dix y Dix, 2006). Está ausente en regiones secas.

Tiene las hojas dispuestas en rosetas, las hojas son largas y acuminadas (Standley y Steyermark, 1958). Tiene una inflorescencia compuesta con un escapo erecto de entre 35 a 65 cms. Tiene brácteas de color canela a verde y pétalos de color verde oscuro, su floración es desde noviembre hasta marzo (Morales, 1999). Pueden llegar a medir entre 1 a 2 m de altura. *Werauhia* es principalmente polinizada por murciélagos (Dix y Dix, 2006).

Figura 4. *Werauhia werckleana* encontrada en el volcán de Pacaya.



Foto: (Ruano-Fajardo, G., 2008)

3.2. MARCO REFERENCIAL

3.2.1. Área de Estudio

3.2.1.1. Parque Nacional Volcán de Pacaya

El Parque Nacional Volcán de Pacaya - PNVP - se encuentra localizado en los municipios de San Vicente Pacaya del Departamento de Escuintla; y Amatitlán y Villa Canales del Departamento de Guatemala. Fue declarado Parque Nacional en 1963 (Castro, 1998). Comprende una extensión aproximadamente de 1,800 hectáreas. Su cráter principal alcanza una altura de 2,552 msnm.

En realidad, el Volcán de Pacaya es más bien un “complejo volcánico”. Está constituido por una serie de relieves como cráteres, conos y domos (de los cuales hay 14). Este complejo está situado al sur del lago de Amatitlán y poco a poco va explayándose hacia el sur. La formación de estos relieves fue en distintos momentos. Está formado por el Cerro Grande o Cerro de Agua, Cerro Chiquito, Cerro Chino y el cono del Volcán de Pacaya propiamente dicho y por último el “Cono MacKenney”.

Existen registros del año 1565 donde se relata una erupción. En la actualidad lleva 35 años de constante actividad. La última erupción considerable fue en el año 2000 (INSIVUMEH, 2007).

En el PNVP existen remanentes de bosque en su mayoría compuestos por especies de hoja ancha, vegetación que está siendo reducida principalmente por su conversión para fines agrícolas, uso extractivo de madera y como resultado de la actividad volcánica en el área (Evans, 2006).

Actualmente el PNVP es co-administrado por el INAB - Instituto Nacional de Bosques -, la Municipalidad de San Vicente Pacaya y la Asociación Comité de Administración y Manejo, éste último, integrado por representantes de las comunidades locales (Castro, 1998).

3.2.1.1.1. Geología e Hidrología

El volcán de Pacaya se encuentra dentro de la unidad fisiográfica Pendiente Volcánica del Pacífico. Es parte de una zona reciente (Cuaternario, Pleistoceno) cuya geología está asociada con la zona de subducción del Pacífico la cual dio forma a la cadena volcánica del sur del país. Es clasificado como un estrato-volcán. El área del parque nacional está en la cuenca de los ríos María Linda y Michatoya.

La formación del Cerro Grande se debe a la extrusión gradual de lava. Las dos formaciones del Cerro Chiquito se deben a la eflusión de torres de lava por grietas en el domo. La falta de escapes y las espinas indican que el Cerro Grande es el domo más joven del área (Evans, 2006).

Los suelos del área son reflejo de su origen volcánico. Son permeables (el agua se filtra fácilmente) y con alto contenido de arena y grava en sus horizontes A y B, son ricos en potasio y bajos en fósforo.

La única fuente superficial de agua cercana es la Laguna de Calderas con una extensión de 32.4 hectáreas (Castro, 1998). En un estudio reciente (2006) se evaluó el nivel de acidez de la deposición seca y húmeda, así como de las fuentes de agua superficial y subterránea en la región, y su relación con la actividad del Volcán de Pacaya, encontrando que el agua en la región del volcán presenta un grado de acidez mayor que en la ciudad de Guatemala, al observarse valores de pH de hasta 3 unidades, lo cual representa un riesgo para la salud de la población humana, de las cosechas y para las estructuras de las comunidades bióticas (Oliva *et al.*, 2006).

3.2.1.1.2. Vegetación y Clima

Tomando como base el sistema de clasificación de Holdridge, el área del parque se encuentra ubicada en la zona de vida “Bosque húmedo sub-tropical (Templado)” (Cruz, 1976). Los terrenos correspondientes a esta zona son de relieve ondulado y accidentado.

La temperatura promedio varía entre los 15 y 20 °C, dependiendo de la época del año y de la altura. Los vientos que prevalecen en la región vienen del noroeste. El clima es templado. La precipitación es mayor durante los meses de junio a septiembre, alcanzando un promedio de 2,000 mm/año. Los meses que tienen poca o ninguna actividad son de diciembre a marzo. El promedio anual de humedad relativa es de 80% (Castro, 1998).

Castro reporta las siguientes especies para la región del PNVP: cedro (*Cedrela pacayana* y *C. imparipinnata*), pino (*Pinus pseudostrobus*, *P. oocarpa*), encino (*Quercus oocarpa*), pacaya (*Chamaedorea* sp.), laurel (*Nectandra membranacea*), aliso (*Alnus arguta* y *Alnus jorullensis*), anonas (*Annona diversiflora*, *A. purpurea*, *A. lutescens*), manzanote (*Olmediella besthchleriana*) y bambú (*Chusquea* sp.). Se encuentran además varias especies de la familia Bromeliaceae como *Tillandsia guatemalensis* (Obs. Per), *Tillandsia usneoides*, *Catopsis* sp., *Werauhia werckleana*, y orquídeas como *Bothriochilus guatemalensis*, *Bletia purpurata*, *Lycaste cruenta*, *Odontoglossum laeve*. Destacándose por su importancia la especie endémica cedro del pacaya (*Cedrela pacayana*) y otras como el árbol de hormigo (*Platimiscium dimorphandrum*), con el que se construye nuestra marimba.

3.2.1.1.3. Cobertura y usos de la tierra

Entre los diferentes usos de la tierra se encuentran cultivos anuales de maíz (*Zea mays*), café (*Coffea arabica*) y frijol (*Phaseolus* sp.). También se encuentran cultivos de jocotes, aguacate (*Persea americana*) y naranja (*Citrus sinensis*). Existen secciones que son consideradas pinares/pastizales para ganado, algunas naturales por la actividad volcánica y otras intervenidas por efecto antropogénico de la cobertura original.

La comunidad vegetal más extendida en el área es la de tipo de hoja ancha o bosque mixto latifoliado, que incluyen principalmente especies como *Quercus oocarpa*, *Chiranthodendron pentadactylum* y *Annona* sp. (Castro, 1998). Aquí se encuentra el bosque clímax. Dentro de los bosques se encuentran comunidades de bambú (*Chusquea* sp.) asociadas a disturbios naturales (deslizamientos). Otra comunidad importante es el monte bajo latifoliado con alisos que se encuentran en un piso superior mucho más abierto. En esta comunidad los árboles son mucho más cortos, el sotobosque es

más desarrollado y están continuamente expuestos a los efectos de las erupciones. También existen áreas de matorrales, fajas de fumarolas y flujos de lava con vegetación primaria (Castro, 1998).

3.2.1.1.4. Herpetofauna

Los reportes para reptiles y anfibios no han sido tomados como prioridad debido a que los listados encontrados en la literatura son especulativos de presencia por la región donde se encuentra el volcán. Hay algunas evidencias de presencia de serpientes venenosas como coral (*Micrurus sp.*), cantil (*Agkistrodon bilineatus*) (Obs. Per.) y no venenosas como *Geophis sp.*, *Dryadophys dorsalis*, lagartijas (*Sceloporus sp.* y *Corytophanes sp.*) y especialmente anfibios como *Bolitoglossa morio* (Wake y Lynch, 1976; Obs. Per.).

3.3. ESTUDIOS ANTERIORES

Laurence C. Stuart es una de las personas que más estudios realizó con herpetofauna en Guatemala, incluso propuso una clasificación de Guatemala en ocho de sus denominadas áreas bióticas basadas en la distribución de salamandras, la cual coincide con zonificaciones hechas con herpetofauna (Acevedo, 2006) y otros taxones como escarabajos (Shuster y Cano, 2006).

En los años setentas (1969 - 1978) D. Wake y colaboradores hicieron fase de campo para varias publicaciones importantes de taxonomía, sistemática, biología evolutiva, biogeografía y ecología de salamandras de toda la región neotropical, especialmente en Guatemala (Acevedo, 2006). Los estudios más relevantes son “The distribution, ecology and evolutionary history of plethodontid salamanders in tropical America” (Wake y Lynch, 1976), así como la publicación de “Adaptive Radiation of Salamanders in Middle American Cloud Forest” (Wake, 1987) y “Distribution of Salamanders Along Elevational Transect in Mexico and Guatemala” (Wake *et al.*, 1992). Estos estudios reúnen características específicas de las salamandras tanto en su distribución espacial y zonificación altitudinal como en segregación de microhábitats.

La mayoría de datos fueron obtenidos durante varios años de muestreo en un transecto altitudinal en el área de San Marcos, específicamente sobre el volcán de Tajumulco y visitando varias localidades alrededor de Guatemala incluyendo los volcanes de Agua y Pacaya (Wake y Lynch, 1976; Wake, 1987; Wake *et al.*, 1992). Además se hace referencia a la importancia de las bromelias como microhábitat fundamental en la radiación adaptativa de salamandras en bosques nubosos de América Central nuclear (Wake, 1987), haciendo una base fundamental para el desarrollo de esta tesis, específicamente con *B. morio*.

Desde 2005 a la fecha, S. Rovito y asociados están llevando a cabo estudios taxonómicos, filogeográficos y de aspectos comparativos relacionados con el declive poblacional de salamandras, en comparación con las abundancias encontradas por Wake y asociados en los años setenta (Rovito *et al.*, en prensa).

IV. JUSTIFICACIÓN

América Central nuclear es una de las regiones de mayor diversidad de Pletodóntidos. Estos anfibios se encuentran distribuidos en diferentes hábitats, microhábitats y elevaciones (Wake y Lynch, 1976; Wake, 1987; Wake *et al.*, 1992). Estudios de campo recientes indican cambios en abundancia y posibles extinciones de algunos taxones en México y Guatemala, a pesar de tener un hábitat en buen estado, comparado con estudios realizados en los años setenta (Rovito *et al.*, en Prensa). Además se ha evidenciado el incremento de especies comunes a ampliar sus rangos de distribución, posiblemente por el cambio del uso de la tierra y/o el cambio climático global. El estudio de las relaciones ambientales que determinan la presencia de estas especies es de suma importancia para entender procesos relacionados con su adaptabilidad y la elección de microhábitats.

La especie *B. morio* podría tener la capacidad de cambiar de microhábitat de una forma selectiva dependiendo de la interacción que tenga con factores abióticos y estos mismos podrían explicar la presencia de dicha especie en bromelias con ciertas características. Un estudio detallado de especies de amplia distribución, como esta especie, en lugares donde hay una modificación constante (Pacaya) y lugares donde la modificación es reciente debido al avance de la frontera agrícola, dará una mejor comprensión de la importancia de las bromelias para la sobrevivencia de salamandras en lugares con una modificación artificial o natural considerable.

V. OBJETIVOS

5.1. OBJETIVO GENERAL

Determinar las variables ambientales que influyen en la presencia de *Bolitoglossa morio* en bromelias del volcán de Pacaya.

5.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- 5.2.1. Relacionar variables morfológicas de *B. morio* con su presencia en diferentes bromelias.
- 5.2.2. Establecer qué variables ambientales (humedad, temperatura, cobertura de dosel, pH, tamaño de la bromelia, DAP del forofito, altura y posición de la bromelia en el árbol) influyen en la presencia de *B. morio* en bromelias del volcán de Pacaya.
- 5.2.3. Comparar la presencia y abundancia de *B. morio* en un gradiente altitudinal en el volcán de Pacaya.

VI. HIPÓTESIS

La presencia y el tamaño de salamandras (*B. morio*) dentro de una bromelia está relacionada positivamente con el tamaño de la bromelia en combinación con algunas variables como humedad ambiental, temperatura, cobertura de dosel, pH, DAP, altura y posición de la bromelia en el árbol.

VII. MATERIALES Y MÉTODOS

7.1. UNIVERSO DE TRABAJO

7.1.1. Población

Especímenes de *Bolitoglossa morio* en bromelias con tanque de la línea de niebla del volcán de Pacaya.

7.1.2. Muestra

Bromelias con tanque de las diferentes altitudes del volcán de Pacaya.

7.1.3. Réplicas

Se realizaron dos réplicas en el volcán de Pacaya.

7.2. MATERIALES

7.2.1. Equipo

- Sierra
- Machete
- Rastrillo
- Bolsas plásticas de 3 y 10 Lbs.
- Bolsas plásticas Zip-loc
- Bolsas canguro
- Densímetro
- GPS
- Brújula
- Potenciómetro
- Termómetro ambiental
- Termómetro de suelo
- Estereoscopio
- Vernier
- Sonda de humedad de suelo TDR 100
- Pinzas de disección
- Tijeras de disección
- Agujas de disección
- Cinta Métrica
- Cinta Diamétrica
- Altimetro
- Distanciómetro
- Viales de 50cc.
- Tubos de ensayo
- Marcador indeleble
- Anestesia (MS-222)
- Papel mayordomo
- Libreta de campo
- Micropipetas
- Vacutainers
- Frascos de Vidrio
- Botes de plástico
- Guantes de látex
- Hisopos estériles

7.2.2. Reactivos

- Alcohol 95%
- Formol 10%
- Solución para calibrar potenciómetro
- Agua destilada

7.3. MÉTODOS

7.3.1. Técnicas de Recolección de Datos

La toma de datos del estudio se realizó en el volcán de Pacaya (Fig. 1) en los meses de febrero a abril de 2008. *B. morio* se concentra en parches húmedos (tal es el caso en bromelias) y su detectabilidad es más efectiva en época seca, por lo que la recopilación de datos en esa época es fundamental. La selección de las áreas de bosque se realizaron por medio de la interpretación de fotos aéreas de la región, rectificadas por el MAGA /2006.

La replicabilidad de las condiciones ambientales en el muestreo es de suma importancia y para enfocarse en variables más específicas, se realizó un premuestreo, esto para encontrar si existían diferencias entre las temperaturas y humedades del suelo a lo largo del gradiente altitudinal del volcán de Pacaya. Se encontró que no hay una diferencia significativa para estas variables ($\alpha=0.05$), por lo que se estandarizó que los muestreos pueden ser realizados en cualquier área con cobertura boscosa.

Para recopilar la información de presencia de *B. morio* en bromelias, se utilizó la técnica de muestreo de parche, propio para especies que se encuentran asociadas específicamente a un microhábitat o parche. Con esta técnica se puede determinar la abundancia relativa o la densidad de especies presentes en subunidades discretas en un área de interés (Heyer *et al.*, 1994).

La forma de muestrear fue al azar y para hacer inferencias estadísticas se calculó el tamaño muestral necesario para captar la variable de respuesta más fina (Krebs, 1999; Daniels, 1990), la cual es el tamaño del individuo.

Se utilizaron datos de colecta de mayo de 2007 con un esfuerzo de 21 bromelias muestreadas y especímenes de *B. morio* del volcán de Pacaya de la colección de referencia del - MUSHNAT -. Se midieron salamandras desde el hocico hasta el extremo posterior de la cloaca. En base a estas mediciones y su tamaño muestral, se calculó el intervalo de confianza y posteriormente se determinó el tamaño muestral para obtener un intervalo de confianza del 90%. Se obtuvo un número de 10 salamandras por sitio. Se decidió muestrear un número de 15 bromelias por sitio, esto para obtener un intervalo de confianza aceptable para los parámetros ambientales medidos. El total de sitios de colecta fueron tres.

Se recorrió un gradiente altitudinal donde se colectaron salamandras en bromelias (con el fin de evitar error intermuestral, la detección de salamandras se realizó sacudiendo la bromelia en una bolsa plástica blanca para hacer contraste, así mismo, se abrió la bromelia para revisar su contenido).

Las bromelias antes descritas se tomaron como unidades muestrales (Heyer *et al.*, 1994) y a cada una se le tomaron datos ambientales, incluyendo las que tuvieron ausencia de salamandras. Cada muestreo fue independiente, al azar, y se obtuvieron dos réplicas en el estudio.

7.3.2. Colecta en campo

Se utilizaron sierras con mangos extensibles para cortar las bromelias de los árboles. La altura máxima de colecta fue de 10 m. aproximadamente del suelo. Las salamandras encontradas fueron colectadas y se les extrajo tejido, especialmente del hígado con el fin de obtener muestras de ADN para estudios posteriores. Los tejidos fueron depositados en viales de 1.8 ml en alcohol al 70% y fueron refrigerados a una temperatura menor a 0 °C. Los individuos colectados fueron fijados en formol al 10% y depositados en frascos con alcohol al 70% en la colección de referencia del Museo de Historia Natural - MUSHNAT -. Se siguió el protocolo estandarizado para la toma de tejidos y fijación de especímenes utilizado por varios expertos (Heyer *et al.*, 1994)

Además se tomaron datos de variables del microhábitat, como coordenadas geográficas, altitud, disposición de la bromelia en el árbol (con respecto al norte, altura y ubicación en el

árbol), número de bromelias en el árbol, especie de la bromelia, diámetro de la roseta de la bromelia (tanque), largo de la segunda hoja de la roseta, diámetro del forófito, cobertura del dosel, temperatura ambiental, temperatura del microhábitat, humedad relativa y pH del agua de la bromelia.

7.3.2.1. Geoposicionamiento

Las coordenadas geográficas fueron tomadas con un GPS Garmin Etrex y se utilizó el sistema DMS con el datum WGS 1984 para registrar la ubicación de la muestra. También se tomó la altitud utilizando el GPS y para corroborar se utilizó un altímetro Konus.

No hubo una división altitudinal *a priori*, la altitud se tomó como un continuo, la información del rango de distribución de esta especie se hizo con los datos colectados. Se colectó en tres sitios, tratando de que las variables de humedad del suelo fueran homogéneas. También se elaboró un mapa de ubicación de los sitios muestreados a partir de los datos tomados en el campo.

7.3.2.2. Disposición de la bromelia en el árbol

Se utilizó una brújula para obtener los grados azimutales de la disposición de la bromelia en el árbol. A la vez se tomó el DAP del árbol por medio de una cinta diamétrica.

7.3.2.3. Cobertura del dosel en microhábitat

La cobertura se estimó con un densímetro esférico Model - C. Se tomaron cuatro mediciones representando cada uno de los puntos cardinales, en cada una de estas mediciones se contó el reflejo sin cobertura de cada cuarto de los cuadros como un punto. Cada valor se multiplicó por 1.04 y el resultado de los cálculos se promedió para dar un estimado del porcentaje del área sin cobertura (Strickler, 1959).

7.3.2.4. Humedad relativa, temperatura ambiental y temperatura del microhábitat

Antes de buscar salamandras dentro de la bromelia se midió la temperatura con un “VWR* Humidity/Temperature Digital Thermometer” el cual posee un sonda que se incrusta en el microhábitat y este registra la temperatura en el interior. La temperatura ambiental y la

humedad relativa fueron registradas lo más cercano posible al estado natural del microhábitat.

7.3.2.5. Temperatura y humedad del suelo

La temperatura del suelo se midió en grados °F (los datos se transformaron a grados °C) con un termómetro REOTEMP para suelo. El dato fue tomado cercano al árbol en donde estaba situada la bromelia. La humedad del suelo se midió con un TDR-100 Fieldscout Soil Moisture Meter, el dato obtenido indica el contenido volumétrico de agua en el suelo.

7.3.2.6. Identificación de bromelia

Se identificaron las especies de bromelias en base a especímenes de referencia en herbarios locales y con los registros de las especies que se encuentran reportadas en esta región. Se tomaron fotos y/o colectaron en caso de no estar seguros de la identificación y fueron determinados en el herbario - BIGU - con la ayuda del Ing. Agr. Mario Véliz, curador de este establecimiento.

7.3.2.7. Medidas de la bromelia

Con una cinta diamétrica se midió el diámetro de todas las bromelias que se incluyen en el presente estudio, la medición se hizo en el segundo juego de hojas de la roseta (Willans, 2007); además se midió el largo de una hoja del segundo juego de hojas de la roseta.

7.3.2.8. Acidez del agua de las bromelias

Para estimar el pH del agua dentro de la bromelias se utilizó un potenciómetro Checker de Ihanna Instruments. Se extrajo agua depositada en la roseta por medio de micropipetas limpias y se depositó en tubos de ensayo donde se esperó alrededor de 1 min. para que la materia orgánica se asentara y posteriormente se hizo la medición del pH. El potenciómetro se calibraba previo a cada muestreo con soluciones estándar (pH 4 y pH 7).

7.3.3. Medidas morfológicas de *Bolitoglossa morio*

El tamaño de los individuos se obtuvo midiendo cada salamandra desde el hocico hasta el extremo posterior de la cloaca (*Snout Vent length - SVL -*) y el ancho del individuo a la altura del pliegue gular (*Gular width - GW -*), utilizando un vernier (Feder *et al.*, 1982). Debido a que esta especie no presenta dimorfismo sexual evidente, los individuos fueron sexados utilizando un microscopio de disección. Esto se hizo separando las paredes de la cloaca con una aguja de disección. La presencia de pliegues en la cloaca es una característica de las hembras mientras que en los machos la cloaca no tiene pliegue (Per. Com. Rovito y Vásquez, 2008).

7.3.4. Análisis de Datos

Se elaboraron bases de datos con toda la información obtenida, se hizo una descripción general de los datos encontrados y al obtener la abundancia de *B. morio* para los diferentes pisos altitudinales se realizó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis para comprobar si existe una diferencia significativa entre ellas. Se decidió utilizar estas pruebas porque al tener datos de abundancia se obtienen valores 0 (ausencia) y al usar pruebas paramétricas no cumplen con el supuesto de normalidad, presentando una distribución binomial en la mayoría de casos (Krebs, 1999).

Para identificar cómo las diferentes variables pueden influenciar la presencia de *B. morio* se realizó un análisis multivariado con el método Análisis de Componentes Principales - PCA - (McGarigal *et al.*, 2000) con el programa estadístico PC-ORD 5. Esto para encontrar patrones vinculados a las bromelias y reducir variables ambientales a unos cuantos componentes esenciales. Como primer paso, por medio del programa GRAPHPAD INSTAT 3, se realizó la prueba de normalidad de Kolmogorov-Smirnov - KS - a todas las variables asociadas a las bromelias y se hizo una correlación no paramétrica de Spearman para encontrar correlaciones entre ellas. Se evaluó la significancia de las correlaciones con

un ajuste con el Método de Bonferroni $\alpha' = (\alpha/k)$ donde K es el número de correlaciones realizadas (Sokal y Rohlf, 1995). El nivel de significancia fue a nivel de $P' \leq 0.001$.

Para determinar el largo del gradiente de respuesta, es decir, si las variables se comportaban de una forma lineal o unimodal, se realizó un Análisis de correspondencia con efecto de arco corregido - DCA -. En base a que el gradiente es corto o “respuesta lineal” se decidió utilizar el método de PCA el cual es idóneo para ese tipo de datos. Debido a que el PCA es susceptible a los datos no normales y a la alta correlación de variables continuas (James y McCulloch, 1990), se descartaron algunas variables tomadas en cuenta en el estudio, sin embargo, serán tomadas en cuenta en otros análisis.

Para obtener los Componentes Principales - CP - se utilizaron correlaciones para relacionar las variables y permutaciones de Monte Carlo para decidir cuál de los ejes a analizar. También se tomó en cuenta la varianza de explicación de cada eje ($>15\%$) y la relación entre el Eigenvalor del eje y el Eigenvalor de “*Broken-Stick*”. Para escoger entre las variables que están asociadas a cada uno de los ejes se realizó una correlación de Pearson, para tomar en cuenta su efecto se consideró que debería tener un valor de $R > 0.5$. Por último, se analizaron los componentes principales que explicaban la mayor varianza y se relacionaron descriptivamente la presencia y abundancia de *B. morio*.

Para encontrar las variables que tienen mayor influencia en la predicción de presencia de *B. morio* se utilizó el programa SPSS 12.0 con la opción de Regresión Logística Múltiple con selección “*Stepwise*”, que toma en cuenta solo las variables con un valor significativo de su correlativo de similitud de radio “*likelihood ratio*”, esto para explicar la varianza de la variable dependiente (presencia). Ésta se evaluó con un estadístico de Wald X^2 ; en base a éstas se produjo un modelo predictivo de la presencia que fue comparado con una prueba bondad de ajuste de Hosmer y Lemeshow (HL) a un modelo nulo (Peng lee y Ingersoll, 2002).

Para encontrar la relación de la abundancia y las variables ambientales se hizo una Regresión Lineal Múltiple con selección “*stepwise*”, con base al estadístico de prueba de bondad de ajuste como “ R^2 ajustado”, con el criterio de significancia en la probabilidad de F (< 0.05) para considerar las variables que ingresaron al modelo. Si el cambio del valor de R^2 asociado con una variable es grande, entonces la variable es un buen predictor de la

variable dependiente (abundancia). La significancia del modelo se evaluó con una prueba de ANDEVA.

Para determinar si el tamaño del individuo (*SVL*) está relacionado con alguna variable evaluada se utilizó una Regresión Lineal Múltiple con selección “*stepwise*”, con base en un estadístico de prueba de bondad de ajuste como “ R^2 ajustado” con un criterio de significancia en la probabilidad de F (< 0.05) para considerar las variables que ingresaron al modelo. Asimismo, se evaluó la significancia del modelo con una prueba de ANDEVA. Se utilizó el programa estadístico SPSS 16.0.

Para comprender los patrones obtenidos entre cada sitio de muestreo se realizaron comparaciones con cada variable ambiental de importancia, por medio de un análisis de varianza (ANDEVA) o un análisis de Kruskal-Wallis; y para la relación dentro de los sitios de muestreo se realizó una prueba de Dunn. Asimismo, se comparó, por medio de una prueba U de Mann-Whitney, los datos entre las especies de bromelias (*T. guatemalensis* y *W. werckleana*). Todos los análisis con el programa Graphpad Instat 3.

7.4. RECURSOS HUMANOS

Tesista

Br. Edgar Gustavo Ruano Fajardo

Asesores

Ph.D. Theodore Papenfuss

Ms.C. Sean M. Rovito

Revisores

Lic. Claudio Méndez

Licda. Roselvira Barillas de Klee

Asistentes

Licda. Fátima Reyes

Br. Pablo Ruano

Lic. Cristian Cracker

Br. Emilio García

Lic. Pavel García

Br. Juan Quiñónez

Br. Carlos Vásquez

VIII. RESULTADOS

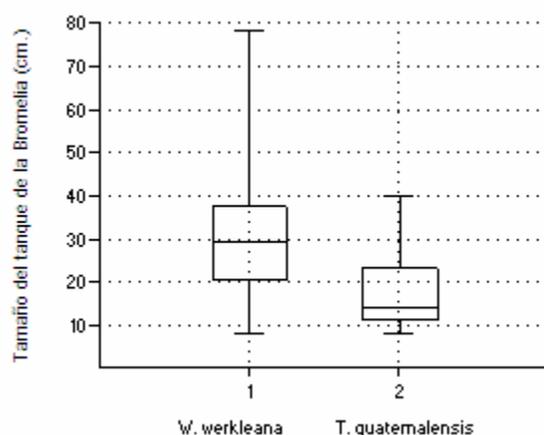
8.1. Presencia y abundancia de *B. morio* en sitios de muestreo.

En total se muestrearon 45 bromelias, *Tillandsia guatemalensis* (17) y *Werauhia werckleana* (28) repartidas en los 3 sitios de muestreo (15 por sitio). La presencia de salamandras en bromelias en el sitio A fue de 7 (21 individuos), en el sitio B fue de 8 (22 individuos) y en el sitio C fue de 6 (13 individuos). Se obtuvo una distribución de frecuencias de presencia en las bromelias de: un individuo 14 veces, dos individuos 3 veces, siete individuos 4 veces y 1 vez para ocho individuos. Entre los 56 individuos se obtuvieron 2 hembras, 5 machos y 49 juveniles (no se pudo determinar el sexo, sin diferenciación en la cloaca).

La probabilidad de encontrar presencia de individuos de *B. morio* en una bromelia en el volcán de Pacaya fue de 0.46 (+/- 0.07). La presencia de *B. morio* en bromelias no tuvo diferencia en los 3 sitios (KW = 1.217, P = 0.5441), al igual que su abundancia relativa (KW = 1.139, P = 0.5658). Lo que respalda la probabilidad de encontrar individuos para este lugar.

El tamaño de la bromelia entre las especies *W. werckleana* y *T. guatemalensis* (Fig. 5) varía en la circunferencia de su tanque (U' = 376, P = 0.002), pero no en el tamaño de sus hojas.

Figura 5. Diagrama de caja con el tamaño del tanque de las especies de bromelias, mostrando su mediana y la dispersión de los datos. Se muestra valores mínimos y máximos de tamaños.



A pesar de esto no hay diferencia entre especies de bromelia en lo que concierne a la presencia ($U' = 245.00$, $P = 0.8774$) y abundancia ($U' = 265.00$, $P = 0.5302$) de salamandras en ellas.

8.2. Variables ambientales de las bromelias.

La estadística descriptiva utilizada para todas las variables ambientales que están vinculadas a las bromelias en el estudio se encuentra en la Tabla 1.

Tabla 1. Estadística descriptiva de variables ambientales de las bromelias en el Volcán de Pacaya.

Variables		Media	Des. Std.	I.C 95% (+/-)
Altura	Alt (cm)	338.73	159.87	46.71
Cobertura	Cober (%)	79.89	7.51	2.19
Temperatura Microhábitat	Tmicro (°C)	17.12	1.66	0.48
Humedad Relativa Ambiental	HrelAm (%)	67.4	13.35	3.9
pH de Bromelia	pH_Br	5.78	0.62	0.18
Largo de la Hoja	LarHoj (cm)	43.52	22.58	6.6
Azimut	Azimut (°)	211.62	109.94	32.12
DAP	DAP (cm ³)	30.1	23.27	6.8
Ancho Roseta	AnRoc (cm)	26.75	15.91	4.65
Temperatura Ambiental	Tambi (°C)	19.76	2.17	0.63

Dentro de las 10 variables registradas se encontraron dos variables que están altamente asociadas con otras (Tabla 2). Entre las significativamente correlacionadas se encuentran temperatura ambiental con humedad relativa ambiental ($r_s = .719$, $P' = <0.001$) y largo de bromelia con ancho del tanque de la bromelia ($r_s = .734$, $P' = <0.001$). Estas variables lógicamente debían estar fuertemente correlacionadas por su relacionada interacción.

Entre otras variables que presentaron pequeña correlación positiva, pero significativa, se puede mencionar la cobertura del dosel con respecto al DAP de los árboles y a la vez con el tamaño de la bromelia (Tabla 2), este nos podría indicar la relación de estructura del bosque por ser un bosque secundario menos perturbado o más antiguo.

Tabla 2. Correlación de Spearman entre todas las variables consideradas.

Correlación de Spearman (rs)										
Variables	Alt	Cob	Tmic	Hrel	pHBr	LarH	Azi	DAP	AnR	Tam
Alt	1									
(P)	.									
Cobe	0.138	1								
(P)	0.183	.								
Tmicro	-0.061	-0.2	1							
(P)	0.346	0.098	.							
HrelAm	-0.089	-0.06	-0.252*	1						
(P)	0.28	0.35	0.047	.						
pH_Br	0.012	0.155	-0.169	0.015	1					
(P)	0.468	0.155	0.134	0.46	.					
LarHoj	-0.145	.312*	-0.141	-.263*	0.042	1				
(P)	0.172	0.018	0.177	0.04	0.392	.				
Azimut	0.085	0.017	-.39**	0.038	-0.16	-.284*	1			
(P)	0.289	0.455	0.004	0.401	0.147	0.029	.			
DAP	0.229	.263*	-.300*	0.122	-0.07	-0.01	-0.013	1		
(P)	0.065	0.04	0.023	0.212	0.324	0.475	0.465	.		
AnRoc	-0.179	0.109	0.056	-.337*	-0.11	.739***	-.305*	-0.08	1	
(P)	0.119	0.238	0.357	0.012	0.236	< 0.001	0.021	0.311	.	
Tambi	0.04	0.084	.385**	-.719***	0.086	0.176	-0.2	-0.07	0.223	1
(P)	0.398	0.292	0.005	< 0.001	0.288	0.123	0.094	0.322	0.07	.

*** Significancia con ajuste del Método de Bonferroni a un nivel de 0.001 (2-colas).

** Significancia a un nivel de 0.01 (2-colas).

* Significancia a un nivel de 0.05 (2-colas).

Se encontró una pequeña correlación negativa significativa entre la temperatura del microhábitat y las variables: disposición de la bromelia en el árbol (AZIMUT) y DAP (Tabla 2), lo cual nos muestra que una mayor temperatura se encuentra en árboles con DAP menor y que también hay una tendencia de las bromelias situadas en dirección noreste a tener temperaturas más altas, aunque parece ser que esta correlación con la temperatura es de poca importancia para la presencia de *B. morio* porque no discriminó bromelias por su posición ni por el DAP del forofito.

En la prueba de Normalidad de Kolmogorov -Smirnov (ver Anexo 13.5) se descartó las variables que no cumplieran con el requisito de la normalidad, quedando por último cuatro variables: altura, Temperatura del microhábitat, pH de la bromelia y ancho del tanque de la bromelia (medida de tamaño).

Los valores del Análisis - DCA - para el largo del gradiente de respuesta de las variables fueron para cada eje < 2.0 (entre 0.316 y 0.412), lo que indica que la relación de las variables es de forma lineal (McGarigal *et al.*, 2000) y se puede utilizar un método como PCA para el análisis.

8.3. Ordenación de las Bromelias por Análisis de Componentes Principales - PCA -

Con las cuatro variables continuas restantes (altura, Temperatura del microhábitat, pH de la bromelia y ancho de roseta), se realizó un Análisis de Componentes Principales - PCA -. Los ejes que fueron considerados para analizar son CP1 con 30.6 % de varianza, el CP2 con 26.9 % de varianza y el CP3 con 24.8 %. Los primeros tres ejes tienen varianzas explicativas de más del 20 % y su valor de Eigenvalor de “Broken-Stick” es mayor a su valor de Eigenvalor, excepto el CP3, pero su valor alto de varianza lo hace válido para analizar (Tabla 3).

El primer Componente Principal - CP - tiene una correlación negativa con la variable de pH, el segundo CP tiene correlación positiva con la altura de la bromelia en el árbol (Fig. 6a) y el tercer CP tiene una correlación positiva con la temperatura del microhábitat y negativa con el ancho del tanque de la bromelia (Fig. 6b y 13.6 Anexos).

Tabla 3. Varianza explicada por los primero cuatro ejes del PCA.

Eje	Eigenvalor	% de Var.	Acum. %	Broken-stick Var. Eigenvalor
1	1.225	30.637	30.637	2.083
2	1.077	26.915	57.552	1.083
3	0.993	24.827	82.379	0.583
4	0.705	17.621	100.000	0.250

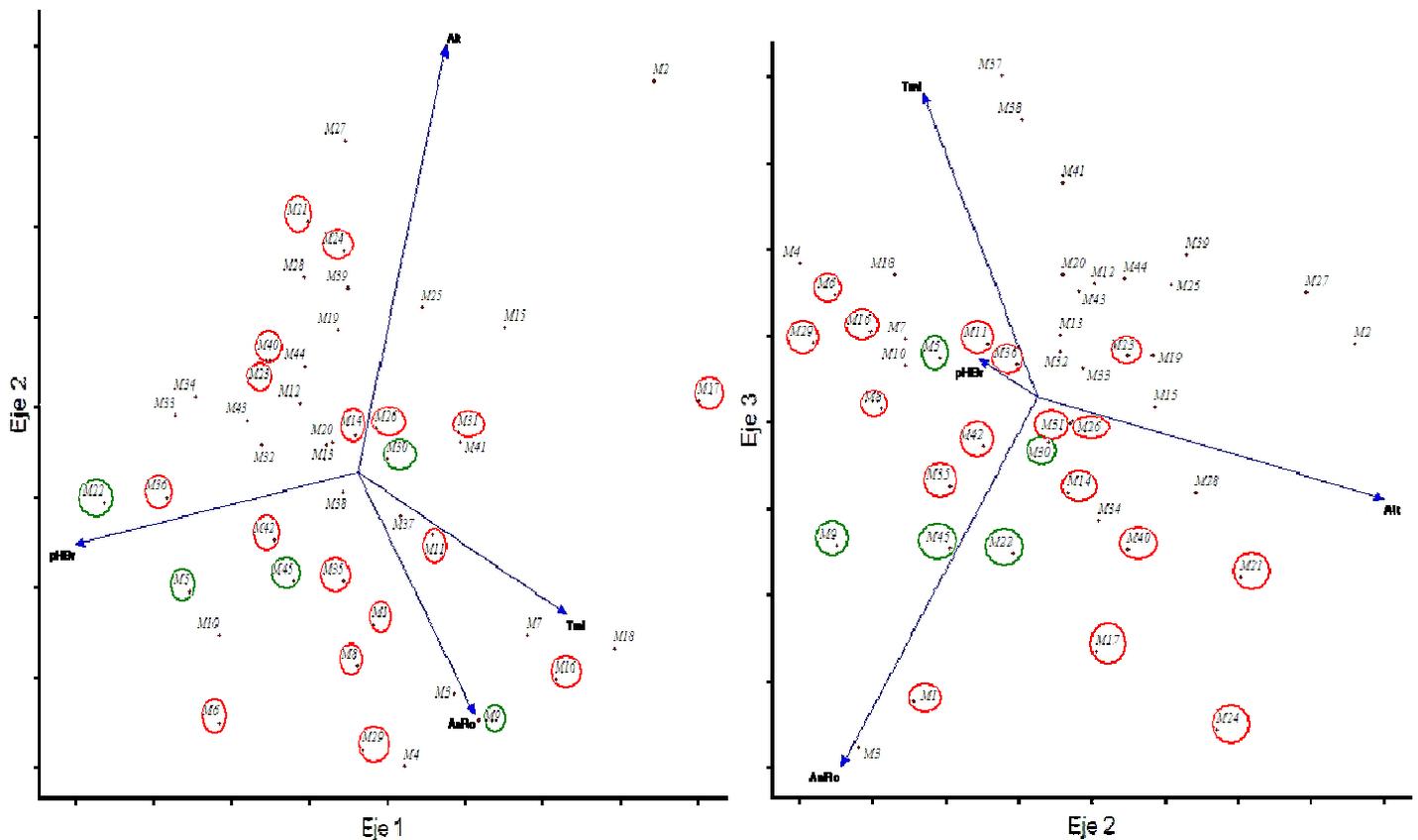
La distribución de las muestras en el CP1 es explicada por el pH de la bromelia (R = -0.674). El patrón de presencia de *B. morio* que se puede deducir es que hay una preferencia por pH de valores promedio de 5.78 (I.C. 95%, 5.51 – 6.10) en la mayoría de bromelias. En los pH extremos (pH 4) hubo presencia pero solo de dos individuos en diferentes bromelias y cabe mencionar que cuando hubo abundancias de más de dos individuos por bromelia el pH fue menos ácido (> 5.6).

En el CP2 se tiene una correlación con la altura de la bromelia en el árbol (R = 0.737), la incidencia de salamandras mostró una menor presencia en alturas altas. La abundancia conglomerada de varios individuos de *B. morio* se mantuvieron en alturas bajas (Fig. 6a, círculos verdes).

Figura 6. PCA de las bromelias del volcán de Pacaya. Los círculos de las muestras muestran presencia de *B. morio*. Círculo rojo = < 2 salamandras. Círculo verde = > de 3 salamandras.

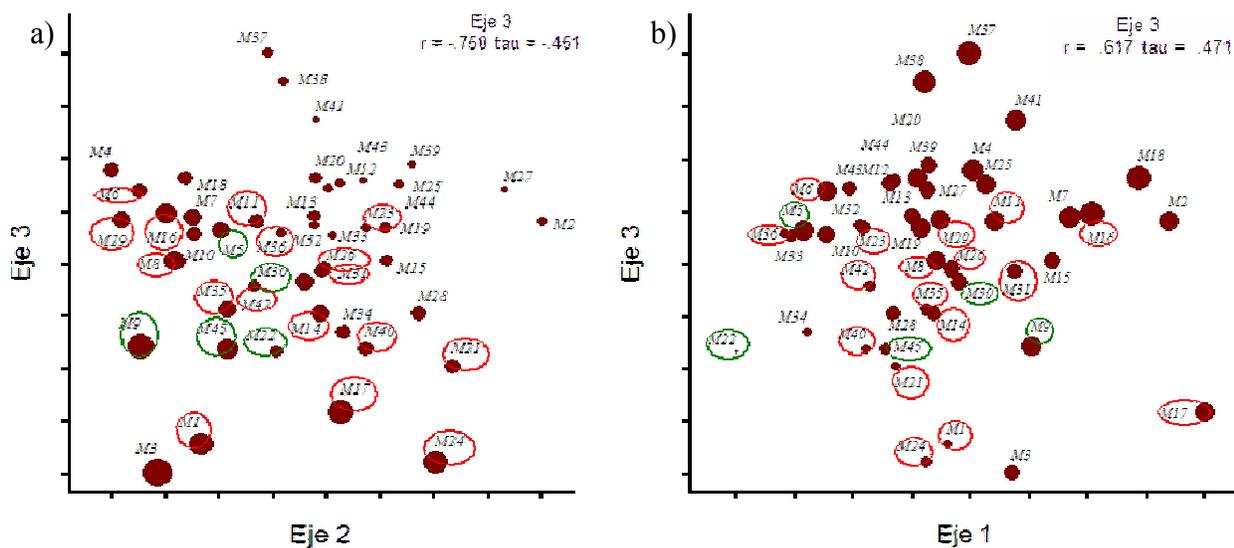
(a)

(b)



El CP3 es el eje que más explicó el patrón de presencia de salamandras. Está correlacionado con el tamaño del tanque de la bromelia ($R = -0.563$) y con la temperatura de la bromelia ($R = .381$). Relacionando esto con la presencia de salamandras tenemos que tienen una predilección por bromelias grandes (tanques grandes) y por bromelias con temperaturas más bajas (Fig. 6b.). Estos patrones son descriptivos y puede que no todos sean determinantes en la presencia de *B. morio*. Para confirmar la influencia de las variables se realizó un análisis de significancia. Para entender el efecto de cada una de las variables de interés sobre la presencia de *B. morio* se graficaron los valores de las variables de cada CP con mayor correlación (Fig. 7-8).

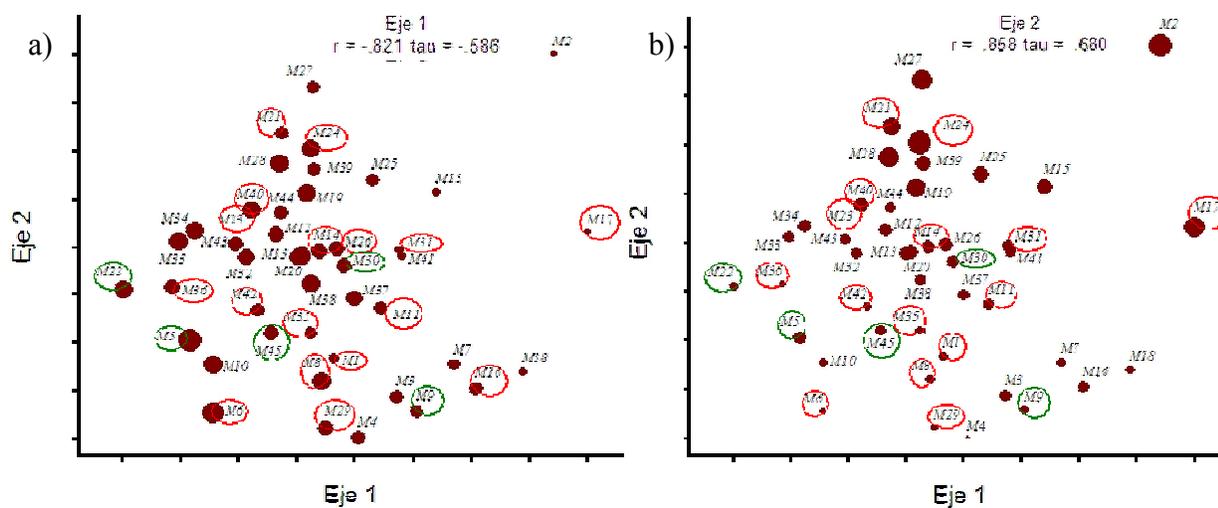
Figura 7. Distribución de valores de tamaño bromelia (a) y temperatura de la bromelia (b). El tamaño del punto rojo representa el valor creciente de la variable. Los círculos de las muestras muestran presencia de *B. morio*. Circulo rojo = < 2 , Circulo verde = > 3 salamandras.



El patrón de la Figura 7 a y b muestra las dos variables que presentan mayor relación con la presencia de *B. morio*. La preferencia fue mayor por un tanque de bromelia grande y temperatura de bromelia bajo. Los valores promedio de predilección fueron para un tamaño de tanque 33.14 cm. de circunferencia (I.C 95%, 26.451 - 39.835) y para la temperatura de la bromelia fue 16.9 °C (I.C 95%, +/- 15.893 - 17.478).

La relación que presentó *B. morio* con respecto al pH es una preferencia a bromelias con valores menos ácidos (Fig. 8), aunque en dos casos tuvo presencia en bromelias con valores un poco más ácidos (pH 4.88). El patrón de altura de la bromelia mostró una relación media con la presencia de *B. morio* en alturas bajas y a la vez una relación alta con abundancia de > 2 especímenes por bromelia (100%).

Figura 8. Distribución de valores de pH de bromelia (a) y altura de la bromelia en árbol (b). El tamaño del punto rojo representa el valor creciente de la variable. Los círculos de las muestras muestran presencia de *B. morio*. Circulo rojo = < 2 , Circulo verde = > 3 salamandras.



Fuente: Datos de campo, 2008

8.4 Comparaciones entre variables asociadas a la presencia de *B. morio* en los sitios de muestreo.

Entre las variables ambientales que no varían entre los sitios de muestreo está cobertura de dosel (KW = 2.201, P = 0.3326), pH de bromelias (F = 0.0004, P = 0.9996), DAP (KW = 3.915, P = 0.1412), largo de hoja de bromelia (KW = 4.814, P = 0.0901) y la temperatura de microhábitat (F = 1.70, P = 0.1950).

Entre las variables que son diferentes en por lo menos un sitio está el ancho del tanque de bromelia el cual tuvo diferencias solo entre el sitio A y C (D = 14.63, P = < 0.01). Esto debido a que hay diferencias en la distribución de las especies de bromelias en los sitios, en el sitio A no hubo *T. guatemalensis*.

La humedad relativa ambiental ($D = 14.63$, $P = < 0.01$) y la temperatura ambiental ($D = 14.63$, $P = < 0.01$) fueron diferentes en el sitio 3, estas dos variables están altamente correlacionadas (Tabla 2), y estos factores parecen ser determinante en la distribución de las bromelias, en este caso segrega a *T. guatemalensis* casi exclusivamente al sitio 3.

8.5 Variables influyentes en la presencia de *B. morio*.

Las variables explicativas sugeridas por la regresión logística múltiple para la presencia de *B. morio* fueron el ancho de la bromelia y la temperatura de microhábitat. La Tabla 4 muestra la significancia de cada variable influyente y la Tabla 5 muestra la significancia conjunta de las variables para explicar la presencia. Los valores de los coeficientes son basados en un radio de similitud (“*likelihood ratio*”) y fueron evaluados individualmente por el estadístico de X^2 de Wald que es la prueba de significancia para los coeficientes individuales de regresión (Peng lee y Ingersoll, 2002).

Tabla 4. Resumen de La Regresión Logística Múltiple para la presencia de *B. morio* en bromelias. Para encontrar variables individuales influyentes en la presencia.

		B	S.E.	Wald	df	Sig.
1 ^a	Ancho_Roc	.072	.030	6.004	1	.014
	Const.	-1.899	.788	5.814	1	.016
2 ^b	Tmicr	-.476	.235	4.106	1	.043
	Ancho_Roc	.087	.035	6.170	1	.013
	Const.	5.698	3.856	2.340	1	.126

a Predictor: Ancho de roseta

b Predictores: Ancho de roseta y Temperatura de la bromelia

c Variable Dependiente: Presencia

En este caso los coeficientes tomados en cuenta fueron el ancho del tanque de la bromelia y el temperatura de microhábitat ($P < 0.05$). Estas variables se incluyeron conjuntamente para generar un modelo que fue evaluado por una prueba de bondad de ajuste y justificar su influencia en la predicción de *B. morio* (Tabla 5).

Tabla 5. Prueba de Ajuste Hosmer y Lemeshow (HL) para evaluar el modelo para la presencia de *B. morio* en bromelias ($P > 0.05$).

	Chi-square	df	Sig.
1	8.371	7	.301
2	12.070	7	.098

La significancia de la prueba (HL) fue $>$ de 0.05 lo que nos dice que el modelo se ajusta bien a los datos observados.

Para complementar la información referente al modelo se obtuvieron índices descriptivos que muestran la proporción de varianza explicada en la variable dependiente (Peng, lee y Ingersoll, 2002). El índice de Nagelkere (R^2) fue 0.354, lo que nos indica un ajuste considerable (Tabla 13.8, Anexos).

El modelo de predicción dio un valor de clasificación de valores correctos de 77.8 % para el modelo 2 (Tabla 6). Esto nos da una idea de la predictividad explicada para la presencia de *B. morio* en bromelias por las variables de influencia en una regresión logística.

Tabla 6. Predicción de la presencia de *B. morio*

		Predicción		% Correcto
		Ausencia	Presencia	
Modelo 1	Observados	0	1	
	Ausencia 0	18	5	77.3
	Presencia 1	9	13	59.1
		% total		68.9
Modelo 2	Observados	0	1	
	Ausencia 0	19	4	82.6
	Presencia 1	6	16	72.7
		% total		77.8

Nota modelo 2: Sensibilidad = $19/(4+19) = 82.6\%$ Especificidad = $16/(6+16) = 72.6\%$
falso positivo = $6/(19+6) = 24\%$ falso negativo = $4/(16+4) = 20\%$

8.6 Variables influyentes en la abundancia de *B. morio*.

La variable que mejor se ajusta a la abundancia de las salamandras en el volcán de Pacaya fue el tamaño de la bromelia (largo de hoja). En las tablas 7 y 8 se muestra la significancia de la variable predictora y del modelo en general. La probabilidad de F para que una variable fuera considerada fue $P \leq .050$, y probabilidad de F para remover otras fue $P > = 0.100$.

Tabla 7. Resumen de La Regresión Múltiple para las variables predictoras influyentes en el modelo de la abundancia de *B. morio* en bromelias.

Modelo	Var.	Coeficientes		Coeficiente	t	Sig.
		No estandarizado		Estandarizado		
		B	Std. Error	Beta		
1	(Const.)	-.102	.695		-.147	.884
	LarHoj	.031	.014	.315	2.178	.035

El valor de Beta (β) estandarizado es una medida del aporte de cada variable al modelo que influencia a la abundancia ($P < 0.05$).

Tabla 8. Resumen de La Regresión Múltiple para el modelo de abundancia de *B. morio* en bromelias.

Modelo	R	R ²	Ajuste de R ²	Error estándar del estimado	Estadísticas de Cambio		df1	df2	Sig. F
					Cambio de R ²	Cambio de F			
1	.315(a)	0.1	0.078	2.129	0.099	4.742	1	43	0.04

Predictor: (Constante), Largo de Hoja

Variable Dependiente: Abundancia

La correlación ajustada de R^2 nos muestra que el modelo explica muy poco la varianza de la variable de abundancia (Tabla 8), lo que no la hace muy útil para este propósito. Aunque el valor de P del modelo completo lo hace significativo por una Prueba de ANDEVA ($P = 0.035$), es cuestionable su eficiencia.

8.7 Variables influyentes en el tamaño de *B. morio*.

Para este paso se utilizaron 56 mediciones de especímenes (*SVL*) del volcán de Pacaya. Así mismo se utilizaron los datos ambientales para cada espécimen (Tabla 13.9, Anexos).

Las variables resultantes que influyen el tamaño de salamandras en su microhábitat fue el ancho del tanque de la bromelia y la temperatura ambiental. Estas dos variables tuvieron importancia para el modelo de regresión múltiple y explican en parte la varianza en tamaño de *B. morio*. En las tablas 9 y 10 se muestra la significancia de las variables predictoras y del modelo en general.

Tabla 9. Resumen de La Regresión Múltiple para las variables predictoras influyentes en el tamaño (*SVL*) de *B. morio* en bromelias.

Modelo	Var.	Coeficientes		Coef.	T	Sig.(P)
		No estandarizado		Estand.		
		B	Std. Error	Beta		
1	(const.)	2.46	.220		11.213	.000
	An_Roc	.017	.006	.372	2.918	.005
2	(const.)	.399	.955		.418	.678
	An_Roc	.018	.006	.398	3.222	.002
	Tam	.102	.046	.274	2.215	.031

Las variables tamaño del tanque de la bromelia y temperatura ambiental fueron significativamente predictoras del tamaño de la salamandra (*SVL*). Su coeficiente (β) estandarizado indica la contribución individual de cada variable predictora en el modelo que influencia el tamaño de *B. morio* ($P < 0.05$). El valor de P pequeño (Tabla 9) de la variable de ancho de roseta indica una mayor influencia en el tamaño de *B. morio*.

La correlación ajustada de R^2 nos muestra que el modelo explica un poco la varianza del tamaño de *B. morio*. El valor de P de un ANDEVA para el modelo en general indica que es un modelo significativo para explicar el patrón ($P = 0.002$).

Tabla 10. Resumen de La Regresión Múltiple para el tamaño de *B. morio* y su relación con las variables ambientales en bromelias.

Modelo	R	R^2	Ajuste de R^2	Error estándar del estimado	Estadísticas de Cambio				
					Cambio de R^2	Cambio de F	df1	df2	Sig. F
1	.372a	.138	.122	.593	.138	8.517	1	53	.005
2	.461b	.213	.182	.572	0.074	4.908	1	52	.031

a Predictor: Ancho de roseta

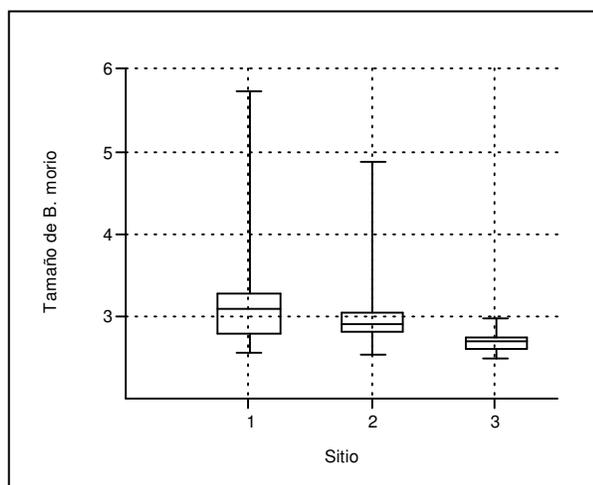
b Predictores: Ancho de roseta y Temperatura de la bromelia

c Variable Dependiente: *SVL*

8.8 Comparaciones entre variables asociadas al tamaño de *B. morio* en los sitios de muestreo.

El tamaño (*SVL*) de *B. morio* en los sitios de muestreo fue distinto ($KW = 17.962$, $P = 0.001$), específicamente el sitio 3 varía en comparación al sitio 1 ($D = 24.049$, $P < 0.001$) y al sitio 2 ($D = 17.567$, $P < 0.01$). La figura 9 muestra la diferencia entre ellas.

Figura 9. Diagrama de caja con el tamaño de salamandras (*SVL* en cm.) en los tres sitios de muestreo (Sitio A = 1, Sitio B = 2 y Sitio C = 3), mostrando su mediana y la dispersión de los datos. Se muestra valores mínimos y máximos de tamaños.



Los especímenes de salamandras encontrados en el sitio C fueron exclusivamente juveniles lo que nos muestra una segregación de tamaño en uno de los sitios tomados en cuenta. Para poder entender mejor la influencia de la bromelia en el tamaño de salamandra se deben considerar las variables ambientales que presentan diferencias en el sitio 3. Estas fueron temperatura ambiental, humedad relativa ambiental y ancho de roseta (ver Sección 8.4). Éstas parecen ser determinantes en la estructura intraespecífica de *B. morio* en el uso bromelias.

IX. DISCUSIÓN DE RESULTADOS

La información recabada sobre la presencia y abundancia relativa de *Bolitoglossa morio* en bromelias del volcán de Pacaya no fue diferente a lo que había sido registrado en los años setenta, se sigue manteniendo una alta población y su probabilidad de detectabilidad es alta, (Wake y Lynch 1976; Wake, 1987). La alta modificación natural (por actividad del volcán) del bosque aledaño al volcán de Pacaya muestra que mientras existan bromelias, sin importar el grado de perturbación o fragmentación, siempre serán un microhábitat fundamental en la distribución de salamandras (Wake, 1987) y tomando en cuenta que no hay especies que compitan por este recurso, estos anfibios pueden llegar a tener una alta abundancia poblacional.

Los tres sitios tomados en cuenta no presentaron diferencia en cuanto a la abundancia o presencia de *B. morio* lo que muestra en cierta manera una distribución homogénea en lugares sin competencia interespecífica y con condiciones de modificación ambiental que podrían provocar restricciones para otras salamandras. Cabe agregar que las bromelias tomadas en cuenta fueron las muestreadas en el centro del bosque evitando efecto de borde ya que se puede sobreestimar la predilección de un microhábitat por una salamandra por influencia de estrés ambiental extremo, provocando la utilización de ellas como recurso de sobrevivencia obligado.

Un patrón observado en las bromelias que se encontraban en el borde del bosque fue que su presencia y abundancia era mucho más alta que adentro del bosque, en ellas inclusive fue común encontrar hembras adultas en mayores proporciones e individuos adultos macho, a la vez la relación de la temperatura y humedad del suelo aledañas a los árboles presentaron valores más bajos. Este patrón enseña la influencia del estrés hídrico del suelo lo que podría conllevar a mayores conglomeraciones de individuos a pesar de ser una especie resistente en cierto grado a la baja humedad (Amphibiaweb, 2008).

Entre los individuos observados en los sitios de estudio sólo se encontraron juveniles, hembras subadultas y machos adultos. Esto no contrasta a estudios de los años setenta donde sólo se encontraron individuos juveniles o subadultos en bromelias y se sospecha que las hembras son demasiado grandes (*SVL*) para frecuentar bromelias, lo que hace suponer que en condiciones óptimas tendrían preferencia por microhábitats terrestres (Com. Per. Papenfuss y Wake, 2008).

Para encontrar las variables que tienen mayor influencia en la presencia de *B. morio* se tomó en cuenta que a pesar de que las dos especies de bromelias *W. werckleana* y *T. guatemalensis* varían en la circunferencia de su tanque (Fig. 5) éstas no difirieron en la presencia de salamandras por lo que la utilización conjunta de estas dos especies no enmascaran algún patrón encontrado. Las variables con más influencia fueron el tamaño del tanque de la bromelia y la temperatura de la bromelia. Esto fue apoyado descriptivamente siendo con las variables explicativas del CP3 (Fig. 6b) y con las variables predictoras de la presencia de salamandras del modelo logístico lineal (tabla 5).

En cierta manera esta influencia podría ser explicada por el tamaño de bromelias, que hace más estable la temperatura y la humedad de la bromelia y por consecuencia también hace un sitio más estable para *B. morio*. Se ha encontrado en otros estudios que las bromelias son más frescas y con baja variabilidad de temperaturas microclimáticas que su entorno ambiental (Feder, 1982). Estos datos se restringen a bromelias con un tamaño grande en el diámetro de su tanque. Pero aquí se tomó en cuenta diferentes tamaños de tanques y llama la atención que las gráficas muestran (Fig. 7b) un gradiente de mayor heterogeneidad con un poco de mayor afinidad por presencia de salamandras en temperaturas bajas, pero este patrón no concuerda con la homogeneidad de temperatura que deberían presentar las bromelias, por lo que el tamaño del tanque de la bromelia afecta la temperatura de la bromelia.

Al hacer un análisis más específico con las variables de influencia se encontró que en bromelias grandes (> 30 cm. de circunferencia) no había diferencia de temperatura entre bromelias con ausencia y presencia de salamandras ($P = 0.30$, dos colas) al igual que en el estudio de Feder (1982), pero para bromelias más pequeñas existió diferencia entre la

temperatura de presencia y ausencia ($P = 0.01$, dos colas). La presencia de *B. morio* dentro de las bromelias pequeñas fue en temperatura más baja. En tal caso estos microhábitats estarían más vinculados a factores externos y dependerían de otros factores para ser más estables (ej. posición de bromelia en árbol o cobertura de dosel). Al comparar la temperatura entre tamaños de bromelias donde existiera presencia de *B. morio*, la temperatura era más baja en bromelias con menor circunferencia ($P = 0.03$, dos colas), dando la idea que las bromelias más pequeñas podrían ser menos estables que las grandes y perderían humedad más fácilmente. Se necesitaría de temperaturas más bajas para mantener su humedad y ser lugares óptimos para la presencia de salamandras. Estas observaciones no son concluyentes y se necesita experimentación específica para confirmarlas.

En lo que concierne a las variables que influyen la abundancia se encontró que solamente el tamaño de bromelia es importante. Pero este análisis es cuestionable ya que a pesar de ser significativo ($P = 0.03$) el ajuste del modelo fue muy pobre. Posiblemente para esto se necesite más esfuerzo de muestreo y tomar en cuenta otras variables.

La relación del pH parece ser no muy importante para la presencia de *B. morio*. Se encontró que no había una gran proporción de salamandras abajo de un pH de 5 (aprox. 1% de los individuos), sin embargo para valores de pH cercanos al neutro, se agregaban varias salamandras en una bromelia. Aunque el rango pH no fue diferente en ningún sitio, no se encontró un rango demasiado amplio entre bromelias (Tabla 1).

En lo que concierne a la altura de las bromelias sobre los árboles, se relacionó con el CP2 (Fig. 8b) y nos indica descriptivamente que las abundancias altas (>3) ocurrieron en bromelias que estaban a < 3.8 m. de altura. Esto no parece contradecir que esta especie normalmente es una especie de microhábitats terrestres (Wake y Lynch, 1976) y que utiliza ambientes terrestres en sus actividades nocturnas especialmente en momentos con lluvia, por lo que estar más cercano al suelo puede tener una ventaja para su actividad.

El tamaño de *B. morio* (SVL) en bromelias fue influenciado por la morfología del tanque de la bromelia (fitotelma) y la temperatura ambiental. La diferencia de tamaño del fitotelma

entre *W. werckleana* y *T. guatemalensis* parece influenciar entonces el tamaño de salamandras, ya que el patrón espacial de distribución agregado que presentó *T. guatemalensis* fue para el sitio C, donde también se encontraron las salamandras más pequeñas (Fig. 9). Mientras en los otros dos sitios se encontró un patrón espacial agregado de *W. werckleana*, aquí no se discriminó tanto el tamaño de salamandra, habían salamandras grandes y pequeñas (Fig. 9).

Las salamandras en el sitio C siempre fueron más pequeñas en comparación a los otros dos sitios donde a la vez se encontró diferencia en dos variables (humedad relativa y temperatura ambiental). El cambio ambiental reflejado por estas variables tiene relación con la distribución de las especies de bromelias. El sitio C de muestreo fue en un lugar un poco más alto (+ 200 m.) que el sitio B y evidentemente hubo una transición en la distribución de especies de bromelias. Cabe mencionar que al haber salamandras pequeñas en bromelias del sitio C no significa que individuos de talla grande no estén presentes en el área, éstas deben estar en otros microhábitats.

La subfamilia Tillandsioidae (Bromeliaceae) que presenta las especies con fitotelma, tiende a tener mayor endemismo en alturas medias (1,000 – 2800 msnm) especialmente en bosques nubosos mesoamericanos (Dix y Dix, 2006). La distribución altitudinal de bromelias del género *Tillandsia* es entre un rango de zonas de vida tropicales y montanas (Cruz, 1976). Y *W. werckleana* es una de las especies dominantes de bromelias en bosques nubosos (Dix y Dix, 2006). La diversificación altitudinal de este grupo (Tillandsioidae) coincide con la presente en pletodóntidos de América Central nuclear, donde la altura media es donde se encuentra la mayor diversidad (Wake, 1987; Wake *et al.*, 1991). Estos mantienen parapatría a través de diferencias en su distribución altitudinal y las salamandras dentro de ciertos rangos altitudinales presentan microsimplatría dada por la preferencia en diferentes microhábitats o tamaño corporal (Wake *et al.*, 1991).

Un ejemplo de diferencias de tamaños corporales en un mismo rango es el de tres salamandras que habitan bromelias en bosques nubosos bajos (San Marcos, Guatemala) *Dendrotriton bromeliacea*, *Bolitoglossa franklini* y *Bolitoglossa engelhardti*. Se ha

sugerido que la microsimpatría que se da en éstas es por diferentes preferencias en el tamaño de sus presas (Wake y Lynch, 1976). La diferencias de *B. morio* en su tamaño intrapoblacional en las bromelias del volcán de Pacaya (Cerro Grande y Chiquito) sugiere al tamaño de fitotelma como una forma de segregación de tallas (esencialmente para tallas grandes). Este mismo mecanismo podría ser un importante factor de microsimpatría para regiones donde existe competencia interespecífica como en el caso de las tres especies antes mencionadas. La variable de humedad del suelo (humedad muy baja) no presentó diferencia para ningún sitio, se espera que la homegeniedad del área permitiera su presencia en otros microhábitats.

Relacionar que la temperatura ambiental (más baja) es una de las variables que afectan el tamaño de salamandras (menor tamaño) es una interpretación indirecta. Esta variable en alguna forma refleja la diferencia en humedad ambiental y temperatura ambiental (proporcionalmente inversas) que afecta la distribución de bromelias con cierta morfología y esto podría discriminar el tamaño grande en salamandras. En otras palabras los factores ambientales de escala mayor (temperatura del ambiente y humedad relativa ambiental) controlan la distribución de bromelias en el bosque del volcán de Pacaya y éstas a la vez determinan el tamaño de individuo de *B. morio* que puede portar.

La extinción y el declive poblacional de anfibios alrededor del mundo han sido documentados por varios años especialmente en especies de montaña (Lips *et al.*, 2005). El caso de salamandras no es una excepción y estudios de campo recientes indican cambios en abundancia y posibles extinciones de algunos taxones en México y Guatemala, a pesar de tener un hábitat en buen estado (Rovito *et al.*, en Prensa). La poblacional de *B. morio* ligada a hábitats degradados (artificial o natural) y bosque primario, como el volcán de Pacaya, nos dio una idea de cómo esta especie puede utilizar las bromelias como recurso para persistir en estos lugares.

X. CONCLUSIONES

1. El efecto conjunto de un tamaño grande de bromelia con temperatura baja y estable es esencial para la presencia de *Bolitoglossa morio* en bromelias del volcán de Pacaya.
2. El tamaño (SVL) de *B. morio* en bromelias está influenciado por el tamaño del fitotelma (tanque de una bromelia) en el volcán de Pacaya.
3. La distribución espacial de las especies de bromelia *Werauhia werckleana* y *Tillandsia guatemalensis* no determina la presencia o abundancia de *Bolitoglossa morio* pero si afecta el tamaño de salamandra que reside en ella por diferencia en el diámetro de su tanque.
4. Los factores ambientales de escala mayor (temperatura del ambiente y humedad relativa ambiental) controlan la distribución de bromelias en el bosque del volcán de Pacaya y éstas a la vez determinan el tamaño de individuo de *B. morio* que puede portar.
5. No existe diferencia en la presencia y abundancia en ningún sitio de muestreo. La probabilidad de encontrar una salamandra en el bosque del volcán de Pacaya (Cerro Grande y Chiquito) es igual.

XI. RECOMENDACIONES

1. Realizar estudios detallados del efecto de las variables ambientales como humedad relativa del ambiente y temperatura ambiental en otros microhábitats.
2. Llevar a cabo experimentos controlados de laboratorio para ver la predilección de *B. morio* hacia valores de pH bajos y su influencia en su distribución.
3. Hacer un estudio específico con la variable de tamaño de bromelia en rangos y ver su relación con la temperatura del microhábitat.
4. Hacer un estudio donde exista competencia interespecífica para ver si existe una relación de microsimpatría entre la morfología del tanque de bromelias y el tamaño interespecífico de salamandras.

XII. REFERENCIAS

- Acevedo, M. E. 2006. Anfibios y Reptiles de Guatemala: Una breve Síntesis con Bibliografía. Biodiversidad de Guatemala. Vol. I. Editado E. Cano. Universidad del Valle de Guatemala. Págs. 487 - 524.
- AmphibiaWeb: Information on Amphibian Biology and Conservation. [web application]. 2008. Berkeley, California: AmphibiaWeb. Available: <http://amphibiaweb.org/>.
- Berger, L., Speare, R., Daszak, P., Green, D. E., Cunningham, A. A., Goggin, C. L., Slocombe, R., Ragan, M. A., Hyatt, A.D., McDonald, K. R., Hines, H. B., Lips, K. R., Marantelli, G. y Parkes, H. 1998. Chytridiomycosis Causes Amphibian Mortality Associated with Population Declines in the Rainforests of Australia and Central America. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 95: 9031 - 9036.
- Boyle D. G., Boyle D. B., Olsen V., Morgan J. A. T., Hyatt A. D. 2004. Rapid Quantitative Detection of Chytridiomycosis (*Batrachochytrium dendrobatidis*) in Amphibian Samples using Real-Time Taqman PCR Essay. *Dis. Aquat. Org* 60 Págs. 141 - 148.
- Castro, J. C., Wolf, J. H. D y García-Franco, J. G.. 1999. The Influence of Humidity, Nutrients and Light on the Establishment of the Epiphytic Bromeliad *Tillandsia guatemalensis* in the Highlands of Chiapas, Mexico. *Rev. biol. trop.* [online]. dic. 1999, Vol. 47, No. 4 [citado 05 Marzo 2008], Págs.763 - 773. http://www.scielo.sa.cr/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S003477441999000400013&lng=es&nrm=iso>. ISSN 0034-7744.
- Castro, F. 1998. Diagnóstico del Parque Nacional Volcán de Pacaya y Propuesta de Plan de Manejo. INAB (Instituto Nacional de Bosques). Guatemala. Págs. 55.
- Chan, L. M. 2003. Seasonality, Microhabitat and Cryptic Variation in Tropical Salamander Reproductive Cycle. *Biological Journal of the Linnean Society*. 78. Págs. 489 - 496.

- Chippindale, P. T., Bonett, R. M., Baldwin, A. S. y Wiens, J. J. 2004. Phylogenetic Evidence for a Major Reversal of Life-History Evolution in Plethodontid Salamanders. *Evolution*. Vol. 58. Págs. 2809 - 2822.
- Conversación personal con Ph. D Ted Papenfuss, Carlos Vásquez y M. Sc. Sean Rovito. 2008.
- Daniel, W. 1990. Bioestadística. Base para el Análisis de las ciencias de la Salud. 3ra. Edición. Editorial Limusa. México. Págs. 667.
- Devitt, T. y Wake, D. 2007. Supergen *Bolitoglossa*. Version 09 March 2007 (underconstruction). [http://tolweb.org/supergen_Bolitoglossa/68802/2007.03.09](http://tolweb.org/supergen/Bolitoglossa/68802/2007.03.09) in The Tree of Life Web Project, <http://tolweb.org/>
- Cruz, J. R. de la, 1976. Clasificación de las zonas de vida de Guatemala a nivel de reconocimiento. Sistema Holdridge. Guatemala, Instituto Nacional Forestal. 24 p.
- Dix, M. W. y Dix, M. A. 2006. Diversity, Distribution, Ecology and Economic importance of Bromeliaceae en Guatemala. Biodiversidad de Guatemala. Vol. I. Editado E. Cano. Universidad del Valle de Guatemala. Págs. 199 - 210.
- Ecke, F., Löfgren, O., y Sörlin, D. 2002. Population Dynamics of Small Mammals in relation to forest age and structural habitat factors in northern Sweden. *Journal of applied ecology*. Vol. 39. Págs 781-792.
- Elias, P. 1984. Salamander of Northwestern Highlands of Guatemala. Natural History Museum of Los Angeles. Contributions in Science. Number 348. Págs. 20.
- Evans, M. 2006. Caracterización de la Vegetación Natural de Sucesión Primaria en el Parque Nacional Volcán Pacaya y Laguna de Calderas, Guatemala. Costa Rica. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. CATIE. Págs. 91.
- Feder, M. 1976. Oxygen Consumption and Body Temperature in Neotropical and Temple Zone Lungless Salamanders (Amphibia: Plethodontidae). *J. comp. Physiol.* Vol. 110. Págs. 197-208.
- Feder, M., Papenfuss, T. y Wake, D. 1982. Body Size and Elevation in Neotropical Salamanders. *Copeia*, Vol. 1982 (feb.). No. 1. Págs. 186 -188.

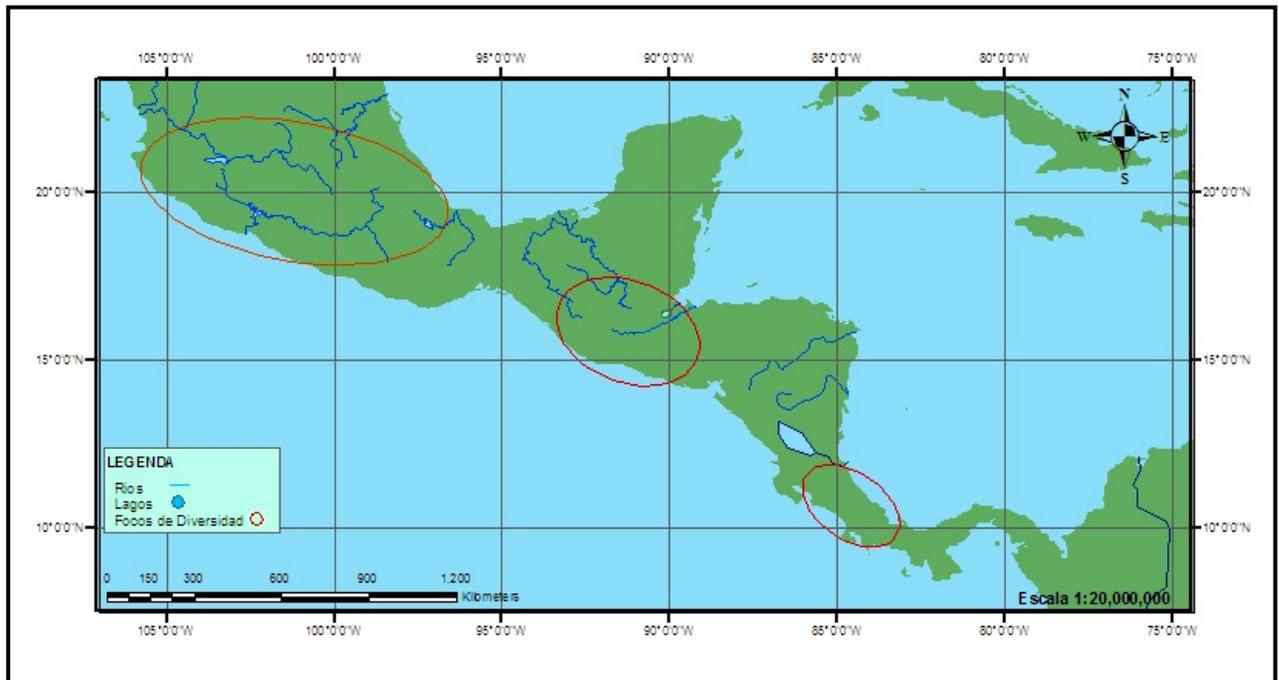
- Feder, M. Y., Lynch, J. 1982. Effects of Latitude, Season, Elevation, and Microhabitat on Field Body Temperature of Neotropical and Temperate Salamanders. *Ecology*, Vol. 63, No. 6. (dic.). Págs. 1657-1664.
- Feder, M. 1982. Thermal Ecology of Neotropical Lungless Salamanders (Amphibia: Plethodontidae): Environmental Temperatures and Behavioral Responses. *Ecology*, Vol. 63, No. 6. (dic.). Págs. 1665-1674
- Heyer, R., Donnelly, M., McDiarmid, R., Hayek, L.A. y Foster, M. 1994. Measuring and Monitoring Biological Diversity Standard Methods for Amphibians. Peter Strupp/Princeton Ed. Smithsonian Institution Press. Págs. 364.
- INSIVUMEH: Instituto Nacional De Sismología, Vulcanología, Meteorología e Hidrología. 2007. <http://www.insivumeh.gob.gt/geofisica/programa.htm>
- Kitching, R. L. 2000. Food Webs and Container Habitats. Cambridge University Press: Cambridge.
- Krebs, C. 1999. Ecological Methodology. Editorial Addison Wesley Longman, Inc. Second Edition. Págs. 19 - 69.
- Longcore, J., Pessier, A. y Nichols, D. 1999. *Batrachochytrium dendrobatidis* Gen. Et sp. Nov, a Chytrid Pathogenic to Amphibians. *Mycology*. 91(2). Págs. 219 - 227.
- Larson, A., Wake, D., y Devitt, T. 2006. Plethodontidae. Lungless Salamanders. <http://tolweb.org/Plethodontidae/15441/2006.09.26> in The Tree of Life Web Project, <http://tolweb.org/>
- Lips, K., Burrowes, P.A., Mendelson, J.R., y Parra-Olea, G. 2005. Amphibian Declines in Latin America: Widespread Population Declines, Extinctions, and Impacts. *Biotropica* 37(2): Págs. 163-165.
- McGarigal, K., Cushman, S. Y Stafford, S. 2000. Multivariate Statistics for wildlife and Ecology Reserach. Ed. Springer. Págs. 281
- Min, M. S., Yang, S. Y., Bonett, R. M., Vieites, D. R., Brandon, R. A. y Wake, D. B. 2005. Discovery of the First Asian Plethodontid Salamander. *Nature Publishing Group*. Vol. 435. Págs. 87 - 90. www.nature.com/nature.

- Oliva, B. E., Pérez, J. F., Herrera, K. L., Martínez, O. E., Roldán, A., Valladares, B. S. 2006. La Deposición Húmeda y Seca y su Impacto en la Acidez del Agua en la Región del Volcán de Pacaya. Facultad de Ciencias Químicas Y Farmacia. DIGI. Págs. 47
- Parra-Olea, G., y Wake, D. B. 2001. Extreme Morphological and Ecological Homoplasy in Tropical Salamanders. PNAS. 98(14). Págs. 7888 - 7891.
- Parra-Olea, G., García-París, M. y Wake, D. B. 2004. Molecular Diversification of Salamanders of the Tropical American Genus *Bolitoglossa* (Caudata: Plethodontidae) and its Evolutionary and Biogeographical Implications. Biol. J. Linn. Soc. 81, Pásg. 325 - 346.
- Peng, C.J; Lee, K.L e Ingersoll, G.M. (2002). An introduction to logistic regression. Analysis and reporting. The Journal of Educational Research. 96(1), Págs. 3-14.
- Pritchett, W. 1986. Suelos Forestales: Propiedades, Conservación y Mejoramiento Ed. Limusa. México. Págs. 634.
- Richardson, B. A. 1999. The Bromeliad Microcosm and the Assessment of Faunal Diversity in a Neotropical Forest. Biotropica, Vol. 31, No. 2. Págs. 321 - 336.
- Rovito, S., Parra-Olea, G., Vazquez, C., Papenfuss, T. y Wake, D. B. Dramatic declines in Neotropical salamanders population are an important dimension of the Global Amphibian Crisis. (En Prensa).
- Shuster, J. y Cano E. 2006. What Can Scarabaeoidea Contribute to the Knowledge of Biogeography in Guatemala? Universidad del Valle Guatemala. Coleopterists Society Monograph. 5(1). Págs. 57 – 60.
- Standley P.C. y Steyermark, J.A. 1958. Flora of Guatemala. Fieldiana: Botany. Pub.Chicago Natural History Museum. Vol. 24(1) I Págs. 505.
- Stuart, L. C. 1942. Una Descripción Preliminar de las Provincias Bióticas de Guatemala, Fundado sobre la Distribución del Género Salamandrino. Anales de la Sociedad de Geografía e Historia de Guatemala. 18(1) Pág. 29 - 38.

- Stuart, S. N., Chanson, J. S., Cox, N. A., Young, B. E., Rodrigues, A. S., Fischman, D. L., y Waller, R. W. 2004. Status and Trends of Amphibian Declines and Extinctions Worldwide. *Science* 306(5702): Págs.1783 - 1786.
- Strickler, G. 1959. Use of the Densimeter to Estimate Density of Forest Canopy on Permanent Sample Plots. U.S. Department of Agriculture. Vol. 180. Págs. 5.
- Wake, D.B. 1966. Comparative Osteology and Evolution of the Lungless Salamander, Family Plethodontidae. *Mem. Southern California. Academy. Science.* 4:1. Págs. 111.
- Wake, D. B. 1987. Adaptive Radiation of Salamanders in Middle American Cloud Forests. *Annals of the Missouri Botanical Garden.* Vol. 74: Págs. 242 - 264.
- Wake, D. B. 1991. Homoplasy: The Result of Natural Selection, or Evidence of Design Limitations? *American Naturalist*, Vol 138. No. 3. Págs. 543 - 567.
- Wake D. y Hanken, J. 1996. Direct Development in the Lungless Salamanders: What are the Consequences for Developmental Biology, Evolution and Phylogenesis? *Int. J. Dev. Biol.* Vol. 40. Págs. 859 - 869.
- Wake, D. B. y Lynch, J. F. 1976. The Distribution, Ecology, and Evolutionary History of Plethodontid Salamanders in Tropical America. *Sci. Bull. Nat. Hist. Mus. Los Angeles Co.*25, Págs. 1 - 65.
- Wake, D., Papenfuss, T. y Lynch, J.F. 1992. Distribution of Salamanders Along Elevational Transect in Mexico And Guatemala. *Tulane studies in Zoology and Botany.* Págs. 303 - 319.
- Wiens, J. Parra-Olea, G., García-París, M., y Wake. 2007. Phylogenetic History Underlies Elevational Biodiversity Patterns In Tropical Salamanders. *The Royal Society.* Págs. 1 - 10.
- Willans, C. M. 2007. Investigation into the Extent of Nested Populations in *Tillandsia guatemalensis* in Cusuco National Park, Honduras. *University of Nottingham.* Págs. 105.

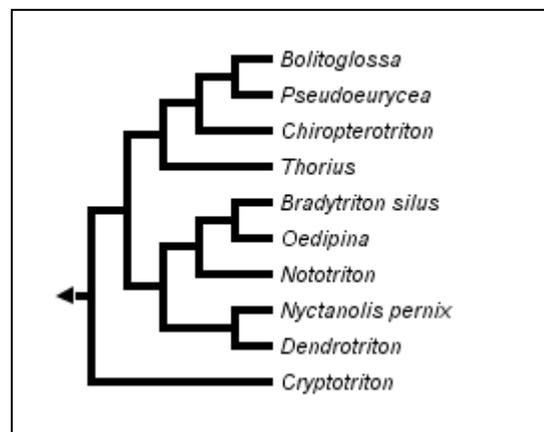
XIII. ANEXOS

13.1. Mapa indicando los principales focos de diversificación evolutiva de la familia Plethodontidae en el neotrópico.



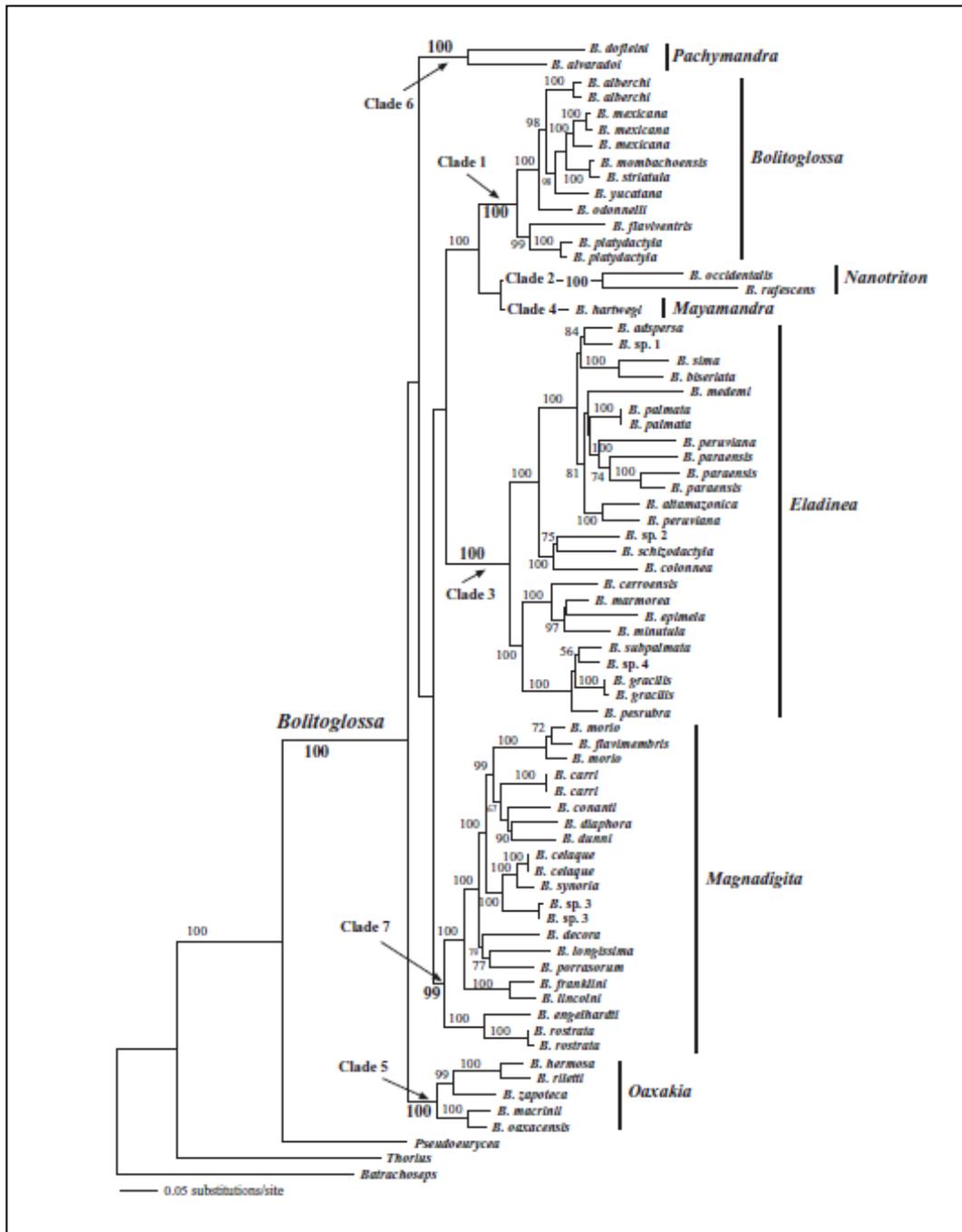
Fuente: Ruano-Fajardo, G., 2008.

13.2. Relaciones filogenéticas entre miembros del Supergénero *Bolitoglossa* basado en Parra-Olea *et al.* (2004) y Wiens *et al.* (2007).



Fuente: (Devitt y Wake, 2007)

13.3. Relaciones filogenéticas entre miembros del género *Bolitoglossa* basado en Parra - Olea *et al.* (2004).



Fuente: (Parra-olea *et al.*, 2004)

13.4 Datos de variables ambientales obtenidas en cada uno de las bromelias.

	Alt	Cober	Tmi	HRAm	Tam	pHBr	LarHo	AnRo	Azi	DAP	Pres/Abun	Especie
M1	220	84.1	14.9	68	21	5.34	86	56	280	27.1	1	<i>W. werckleana</i>
M2	783	83.4	18.4	63	21	4.33	26	15	300	0.4	0	<i>W. werckleana</i>
M3	250	85.2	16	47	24	5.36	90	78	320	23.6	0	<i>W. werckleana</i>
M4	120	85.4	19.2	45	23	5.73	40	29	80	36.6	0	<i>W. werckleana</i>
M5	324	79.5	18.2	64	22	7.56	80	32	110	26.7	7	<i>W. werckleana</i>
M6	136	72.4	17.8	59	23	6.73	35	25	120	20.1	1	<i>W. werckleana</i>
M7	240	84.1	19.4	67	22	5.21	35	35	10	25.5	0	<i>W. werckleana</i>
M8	240	84.1	18.3	62	23	6.24	67	40	10	25.5	1	<i>W. werckleana</i>
M9	240	65.9	18.2	64	20	5.59	19	62	280	18.8	7	<i>W. werckleana</i>
M10	191	82.8	17	64	19	6.62	38	26	257	22.1	0	<i>W. werckleana</i>
M11	268	83.9	18	70	19	5.4	45	25	265	8.6	1	<i>W. werckleana</i>
M12	353	69.1	17.4	72	19	6.1	23	14	307	30.6	0	<i>W. werckleana</i>
M13	350	80.5	17.5	69	18	6.06	30	20	285	8.3	0	<i>W. werckleana</i>
M14	383	75.8	16.4	69	19	5.78	37	31	80	10.5	2	<i>W. werckleana</i>
M15	415	79.2	16.9	70	18	4.71	23	20	355	41.4	0	<i>W. werckleana</i>
M16	256	68	20.4	63	20	5.38	46.1	42	220	1	1	<i>W. werckleana</i>
M17	610	80.8	18.2	66	19	4.52	84	65	90	124.1	1	<i>W. werckleana</i>
M18	200	77.6	20	60	19.4	4.63	48	30	160	15.3	0	<i>W. werckleana</i>
M19	529	83.1	17.8	48	22	6.29	24	21	265	18.1	0	<i>W. werckleana</i>
M20	370	76.3	18.3	47	20.9	6.22	51	18	10	16.6	0	<i>T. guatemalensis</i>
M21	555	70.9	14.6	45	22	5.67	31	24	260	121	1	<i>T. guatemalensis</i>
M22	180	91.9	13.2	43	21	6.2	56	21	300	34.6	7	<i>T. guatemalensis</i>
M23	382	86	16.4	53	21	6.13	56	15	345	17.2	1	<i>W. werckleana</i>
M24	770	91.9	15.4	43	21	6.27	77	52	280	34.6	1	<i>W. werckleana</i>
M25	490	84.9	18.2	43	21	5.6	30	15	295	32.8	0	<i>W. werckleana</i>
M26	393	86.7	17.2	75	20	5.79	73.2	27	273	44.9	1	<i>W. werckleana</i>
M27	617	89.1	16.9	73	20	5.74	15	8	263	32.5	0	<i>W. werckleana</i>
M28	640	89.1	16.7	75	20	6.5	53	29	193	38.8	0	<i>W. werckleana</i>
M29	139	80.2	18.4	72	20	5.95	48.1	34	155	31.8	2	<i>W. werckleana</i>
M30	383	75.3	17.3	72	20	5.8	54	31	90	31.8	8	<i>W. werckleana</i>
M31	307	90.4	16.6	77	19	4.88	43	23	257	37.6	1	<i>T. guatemalensis</i>
M32	254	83.6	15.9	86	16	5.82	28	14	314	58.6	0	<i>T. guatemalensis</i>
M33	298	87.8	15.6	86	16	6.45	31	14	25	28.6	0	<i>T. guatemalensis</i>
M34	341	83.9	14.6	87	15	6.25	37	23	110	32.8	0	<i>W. werckleana</i>
M35	200	79.2	15.9	88	16	5.46	95.1	31	30	27.4	1	<i>T. guatemalensis</i>
M36	173	71.7	14.9	88	16	6.04	19	12	330	24.2	1	<i>T. guatemalensis</i>
M37	283	78.2	20.5	81	21	6.01	16.9	11	250	17.5	0	<i>T. guatemalensis</i>
M38	294	78.2	19.6	77	22	6.22	24	11	127	16.9	0	<i>T. guatemalensis</i>
M39	428	69.3	17.3	66	21	5.67	22.2	9	50	39.2	0	<i>T. guatemalensis</i>
M40	395	65.7	14.8	70	20	5.87	34	26	315	26.4	1	<i>T. guatemalensis</i>
M41	245	65.7	18.2	72	20	4.89	23	9	250	40.1	0	<i>T. guatemalensis</i>
M42	187	63.6	15.3	72	19	5.61	57	22	320	8.6	2	<i>T. guatemalensis</i>
M43	276	82.3	16.4	86	16	6.02	15	11	352	28.3	0	<i>T. guatemalensis</i>
M44	276	82.3	16.1	84	17	5.42	16	7.8	350	28.3	0	<i>T. guatemalensis</i>
M45	257	86	15.9	82	17	6.06	77	40	185	19.1	7	<i>T. guatemalensis</i>

Fuente: Datos de campo, 2008

13.5 Prueba de Normalidad de Kolmogorov-Smirnov para las variables ambientales.

NOMBRE DE VARIABLE	Alt (cm.)	Cober (%)	Tmicro (°C)	HR_A (%)	Tambi (°C)	pH_Br (pH)	LarHoj (cm.)	AnRoc (cm.)	Azim (°)	DAP (cm ³)
Prueba de KS	0.1	0.2253	0.0837	0.1251	0.154	0.101	0.088	0.095	0.2446	0.16
Valor de P	>0.10	<0.0001	>0.10	0.0748	0.009	>0.10	>0.10	>0.10	<0.0001	0.01
Aprobó la normalidad?	Sí	No	Sí	Sí	No	Sí	Sí	Sí	No	No

Fuente: Datos de campo, 2008

13.6 Correlaciones de Pearson entre las diferentes variables y los ejes de ordenación producto del PCA.

Var.	Eje1			Eje2			Eje3		
	r	r-sq	tau	r	r-sq	Tau	r	r-sq	tau
Alt	0.258	0.067	0.087	0.858	0.737	0.68	-0.207	0.043	-0.091
Tmi	0.607	0.368	0.426	-0.286	0.082	-0.22	0.617	0.381	0.471
pHBr	-0.821	0.674	-0.586	-0.145	0.021	0.013	0.078	0.006	-0.005
AnRo	0.342	0.117	0.218	-0.487	0.237	-0.355	-0.75	0.563	-0.451

Fuente: Datos de campo, 2008

13.7 Correlación de Spearman entre las variables ambientales y la presencia de *B. morio*.

Correlaciones Paramétricas					
	Spearman			Spearman	
	Abun	Pres		Abun	Pres
Alt	-0.193	-0.163	Lar_Hoj	0.517	0.543
(p)	0.203	0.286	(p)	0.0002**	0.0001**
Cober	-0.115	-0.087	Azim	-0.064	-0.038
(p)	0.453	0.568	(p)	0.674	0.806
Tmicro	-0.234	-0.262	DAP	-0.073	-0.046
(p)	0.121	0.082	(p)	0.632	0.763
HR_am	-0.077	-0.089	An_Roc	0.543	0.543
(p)	0.613	0.56	(p)	0.0001**	0.0001**
pH_Br	0.044	-0.003	Tambi	0.026	0.04
(p)	0.772	0.982	(p)	0.865	0.795
N		45		45	

** Significancia a un nivel de 0.01 (2-colas).

Fuente: Datos de campo, 2008

13.8 Índices de ajuste para el modelo generado entre las variables influyentes en la presencia de *B. morio*.

	-2 Log likelihood	Cox & Snell R Square	Nagelkerke R Square
1	53.305 ^a	.182	.243
2	48.486 ^a	.265	.354

Fuente: Datos de campo, 2008

13.9 Datos de mediciones morfológicas de *B. morio*. *SVL* = Largo de parte nasal a la cloaca, *TC* = largo gular, J= juvenil, ♀ = Hembra y ♂ = Macho.

Muestras		<i>SVL</i>	<i>TC</i>	Sexo
M1	M2P1	3.155	0.425	J
M5	M6P1	5.715	0.81	♀
M5	M6P1	3.275	0.44	♀
M5	M6P1	3.08	0.46	J
M5	M6P1	2.775	0.41	J
M5	M6P1	2.545	0.33	J
M5	M6P1	2.985	0.41	J
M6	M7P1	3.16	0.465	J
M8	M9P1	3.25	0.355	J
M9	M10P1	4.775	0.615	♂
M9	M10P1	4.2	0.66	♂
M9	M10P1	4.425	0.56	♂
M9	M10P1	3.006	0.425	J
M9	M10P1	2.955	0.415	J
M9	M10P1	2.91	0.375	J
M9	M10P1	2.785	0.385	J
M11	M13P1	3.115	0.445	J
M14	M16P1	2.73	0.41	J
M14	M16P1	2.73	0.74	J
M16	M1P2	2.905	0.425	J
M17	M2P2	4.865	0.64	♂
M21	M6P2	2.915	0.41	J
M22	M7P2	3.185	0.395	J
M22	M7P2	2.895	0.395	J
M22	M7P2	2.85	0.35	J
M22	M7P2	2.875	0.395	J
M22	M7P2	2.7	0.385	J
M22	M7P2	2.54	0.335	J
M22	M7P2	2.73	0.405	J

Fuente: Datos de campo, 2008

Continúa... Datos de mediciones morfológicas de *B. morio*. *SVL* = Largo de parte nasal a la cloaca, *TC* = largo gular, J= juvenil, ♀ = Hembra y ♂ = Macho.

Muestras		<i>SVL</i>	<i>TC</i>	Sexo
M23	M8P2	3.04	0.37	J
M24	M9P2	3.04	0.425	J
M26	M11P2	3.375	0.465	J
M29	M14P2	2.81	0.45	J
M29	M14P3	2.885	0.405	J
M30	M15P2	4.075	0.49	♂
M30	M15P2	2.835	0.455	J
M30	M15P2	2.95	0.435	J
M30	M15P2	3.165	0.44	J
M30	M15P2	2.745	0.425	J
M30	M15P2	2.58	0.4	J
M30	M15P2	2.845	0.41	J
M30	M15P2	2.985	0.46	J
M31	M1P3	2.755	0.365	J
M35	M5P3	2.74	0.39	J
M36	M6P3	2.975	0.42	J
M40	M10P3	2.61	0.39	J
M42	M12P3	2.725	0.395	J
M42	M12P3	2.725	0.395	J
M45	M15P3	2.54	0.33	J
M45	M15P3	2.61	0.37	J
M45	M15P3	2.705	0.38	J
M45	M15P3	2.83	0.385	J
M45	M15P3	2.48	0.365	J
M45	M15P3	2.535	0.395	J
M45	M15P3	2.6	0.395	J

Fuente: Datos de campo, 2008

Edgar Gustavo Ruano Fajardo
Estudiante de Biología

Ph. D. Theodore Papenfuss
Asesor de Tesis

M.Sc. Sean M. Rovito
Asesor de Tesis

Lic. Claudio A. Méndez
Revisor de Tesis

Licda. Roselvira Barillas de Klee
Revisora de Tesis

Licda. Rosalito Barrios de Rodas.
Directora de Escuela de Biología

Ph. D. Oscar Cóbar Pinto
Decano de la Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia