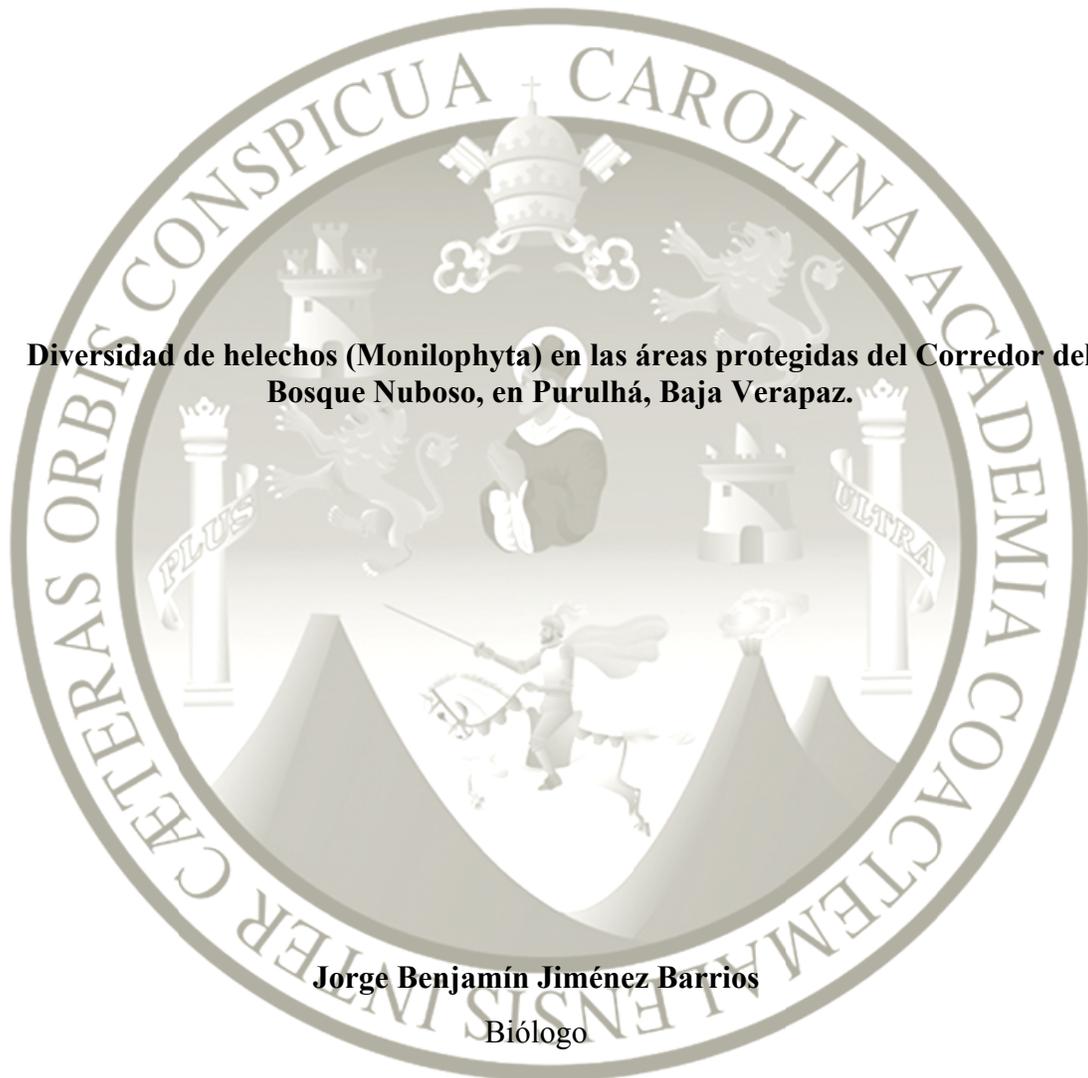


UNIVERSIDAD DE SAN CARLOS DE GUATEMALA
FACULTAD DE CIENCIAS QUÍMICAS Y FARMACIA



Diversidad de helechos (Monilophyta) en las áreas protegidas del Corredor del Bosque Nuboso, en Purulhá, Baja Verapaz.

Jorge Benjamín Jiménez Barrios
Biólogo

Guatemala, octubre de 2009

JUNTA DIRECTIVA

Oscar Manuel Cóbar Pinto, Ph.D.	Decano
Pablo Ernesto Oliva Soto, M.A.	Secretario
Lillian Raquel Irving Antillón, M.A.	Vocal I
Licda. Liliana Vides de Urizar	Vocal II
Lic. Luis Gálvez Sanchinelli	Vocal III
Br. María Estuardo Guerra Valle	Vocal IV
Br. Berta Alejandra Morales Mérida	Vocal V

DEDICATORIA

Dedico este trabajo a todos los buenos amigos indispensables de la vida, Los de Derecho, Los del Zoológico y Los de Biología, sin los que no podría haberme mantenido feliz y animado durante tanto tiempo.

También, con mención especial, dedico este trabajo a Rosario Rodas, que me motivó en muchos momentos y siempre será una persona muy especial para mí.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a mis padres por su incondicional apoyo en los procesos que me han llevado hasta este momento.

Agradezco a los buenos maestros, bibliotecarios, investigadores responsables y personas trabajadoras que con sus enseñanzas y buen ejemplo han contribuido notablemente en mi formación profesional.

ÍNDICE

Capítulo	Página
1. Resumen	9
2. Introducción	10
3. Antecedentes	
3.1. Los Helechos (Monilophyta)	12
3.2. Riqueza de helechos en Guatemala	12
3.3. Los Bosques Nubosos	13
3.4. El Corredor del Bosque Nuboso	13
3.5. Estudios anteriores sobre la vegetación en el lugar	15
3.6. Estudios similares en otras localidades	16
4. Justificación	17
5. Objetivos	
5.1. General	18
5.2. Específicos	18
6. Hipótesis	19
7. Materiales y Métodos	
7.1. Universo	20
7.2. Materiales	20
7.3. Métodos	
7.3.1. Ubicación de las unidades muestrales	21
7.3.2. Colecta de datos	22
7.3.3. Análisis de los datos	24
8. Resultados	
8.1. Colecta de datos	30
8.2. Exploración preliminar	35
8.3. Identificación de grupos en la muestra	38
8.4. El bosque nuboso	
8.4.1. La riqueza de especies de helechos	42

8.4.2. Las localidades	44
8.4.3. La distribución de las especies como respuesta a las variables ambientales	44
8.5. El bosque caducifolio	
8.5.1. La riqueza de especies de helechos	50
8.5.2. Las localidades	52
8.5.3. La distribución de las especies como respuesta a las variables ambientales	53
8.6. Otros ambientes	55
9. Discusión	
9.1. La metodología	56
9.2. La diversidad de helechos en el CBN	
9.2.1. La diversidad en el paisaje	58
9.2.2. Los distintos bosques	59
9.2.3. El bosque nuboso	61
9.2.4. El bosque caducifolio	64
9.3. La distribución de las especies de helechos como respuesta a las variables ambientales	
9.3.1. Evidencia indirecta	66
9.3.2. Evidencia directa	68
9.4. La conservación de los helechos en el CBN	71
10. Conclusiones	73
11. Recomendaciones	75
12. Referencias	76
13. Anexos	
13.1. Anexo 1. Mapa de Ubicación del Corredor del Bosque Nuboso	82
13.2. Anexo 2. Mapa topográfico del Corredor del Bosque Nuboso	83
13.3. Anexo 3. Boleta de campo	84
13.4. Anexo 4. Listado de especies y números de herbario	85
13.5. Anexo 5. Coordenadas geográficas de las unidades muestrales	89

13.6. Anexo 6. Listado de especies para las áreas protegidas	90
13.7. Anexo 7. Agrupación de parcelas según especies, n=80	94
13.8. Anexo 8. Agrupación de parcelas según especies el en grupo de Bosque nuboso, n=51	95
13.9. Anexo 9. Análisis canónico de coordenadas principales, CAP en el grupo de Bosque nuboso	96
13.10. Anexo 10. Análisis canónico de coordenadas principales, CAP en el grupo de Bosque caducifolio	97

1. RESUMEN

Los bosques nubosos de Guatemala son ecosistemas ricos en especies de plantas y animales. Estos bosques se encuentran amenazados por la expansión de la agricultura, la extracción minera, la tala de árboles para madera y la extracción de plantas y animales. La principal estrategia de conservación de las especies en Guatemala es la creación de áreas protegidas (AP) y algunos corredores. Son pocas las investigaciones especializadas que han documentado la diversidad biológica en estas áreas y hace falta evidencia sobre su eficacia en la conservación de las especies. Se estudió la diversidad de especies de helechos (Monilophyta) en el Corredor del Bosque Nuboso (CBN), utilizando 80 parcelas circulares de 400 m² distribuidas en ocho de las AP incluidas, lo que representó casi el 0.1% del área protegida. En cada parcela se registró la presencia de especies de helechos y siete variables ambientales (VA): altitud, pendiente, orientación de la pendiente, área basal, altura del dosel, porcentaje de cobertura y densidad de árboles. Las VA fueron elegidas asumiendo que en intervalos cortos de gradientes altitudinales o geográficos, como éstos, son variables a pequeña escala las que influyen la distribución de las especies. En la investigación se encontraron 128 especies de helechos pertenecientes a 42 géneros y 18 familias, equivalente al 93% de las especies esperadas (Jackknife 2), y al 19.3% de las especies conocidas para Guatemala. Se reportan tres nuevos registros de especies para el país, la presencia de un helecho endémico y varias especies amenazadas de extinción. En el grupo de datos se observó heterogeneidad en la composición de especies y en los valores de las VA, además de un patrón espacial, lo que se adujo a la presencia de dos tipos de bosques diferentes en el CBN, por lo que se formaron dos subgrupos de datos (Bosque nuboso y Bosque caducifolio). Se calcularon índices de diversidad beta y gamma que contribuyeron a expresar la diversidad de helechos en el CBN. Se buscó identificar la influencia de las VA sobre la distribución de las especies, encontrándose relaciones principalmente con la altitud y algunas características estructurales del bosque (área basal, densidad de árboles). Estas relaciones se interpretan como el efecto del borde y la cobertura vegetal dentro de las AP (bosques, guamiles, reforestaciones y pastizales). Se discute sobre la identidad y distribución de las especies de helechos y los efectos del manejo en las AP sobre la diversidad de especies.

2. INTRODUCCIÓN

Los bosques nubosos son complejos de vegetación en zonas caracterizadas por la presencia persistente de niebla en movimiento, en donde la humedad atmosférica se suma a la precipitación lluviosa normal como “lluvia horizontal” (Hamilton 2001). Los bosques nubosos son ecosistemas ricos en especies de plantas y animales, entre éstos el quetzal, ave símbolo de Guatemala. Estos bosques se encuentran en varias zonas montañosas del país, entre 1200 y 2600 msnm (Islebe & Véliz 2001). Los bosques nubosos se encuentran amenazados por la expansión de la agricultura, la extracción minera, la tala de árboles para madera y la extracción de plantas y animales (CECON 2002, RECOSMO 2004).

Una de las estrategias de conservación de la diversidad de especies en el país es la creación de áreas protegidas y corredores biológicos. En Baja Verapaz se han creado varias áreas protegidas (AP) que se incluyen dentro del Corredor del Bosque Nuboso (CBN). Éste pretende dar continuidad al bosque nuboso de Purulhá con el bosque nuboso de Sierra de las Minas para permitir el flujo entre individuos de las poblaciones de esas localidades y de esta manera mantener la diversidad de especies (RECOSMO 2004). Aunque existan numerosas áreas protegidas en el CBN, pocas son las que cuentan con información sobre diversidad de especies y son aún menos las investigaciones realizadas en taxones específicos (Jiménez 2008). La información biológica es útil para guiar el establecimiento y manejo de las áreas protegidas dentro del CBN y para plantear estudios de monitoreo que permitan evaluar la eficacia en la conservación de las especies (Grinspoon *et al.* 2003).

Se estudió la distribución de las especies de helechos y su relación con siete variables ambientales (VA) en las áreas protegidas del CBN. Los helechos (Monilophyta *sensu* Pryer *et al.* 2004) son plantas con tejido vascular, que no producen flores ni semillas y que se reproducen por esporas producidas en esporangios localizados en el envés de hojas megáfilas. Se utilizaron especies de helechos porque son plantas características de los bosques nubosos, son bien conocidos en estudios florísticos regionales, son fáciles de identificar y son sensibles a las variaciones en la humedad y luz solar, por lo que pueden ser buenas especies indicadoras de cambio ambiental (Caro & O’Doherty 1999, Grinspoon *et al.* 2003). Las siete VA fueron elegidas asumiendo que en intervalos cortos de gradientes altitudinales o geográficos, como éstos, son variables a pequeña escala las que influyen

la distribución de las especies (Kessler 2001, Williams-Linera *et al.* 2005). Éstas fueron: altitud, pendiente, orientación de la pendiente, área basal, altura del dosel, porcentaje de cobertura y densidad de árboles.

Los datos se colectaron utilizando 80 parcelas circulares distribuidas uniformemente en ocho de las áreas protegidas, esto para hacer la muestra representativa con unidades muestrales independientes entre sí (Krebs 1999). Con esta investigación se incrementó el listado de especies de helechos conocidos para la región, que incluye, tres nuevos registros para el país. Se calcularon índices de diversidad beta y gamma que contribuyeron a comprender la diversidad de helechos. Se encontraron relaciones entre VA y la distribución de algunas especies, lo que se interpreta como el efecto del borde y la cobertura vegetal dentro de las AP. Se discute sobre la identidad y distribución de las especies de helechos, los efectos del manejo en las AP y su eficacia potencial en la conservación de la diversidad de especies.

3. ANTECEDENTES

3.1. Los Helechos (Monilophyta)

Monilophyta es el grupo al que pertenecen los helechos (Pryer *et al.* 2004). Son plantas que carecen de flores y semillas, poseen tejido vascular, y portan esporangios en el envés de hojas megáfilas. Estas plantas están entre los vegetales terrestres más antiguos, aparecieron en el Devónico y dominaron el período Carbonífero (Mauseth 1998, Moran 2004).

Los helechos están distribuidos en casi todo el mundo, son principalmente tropicales y subtropicales. La mayoría crece en lugares húmedos, otros prefieren suelos secos, soleados o pedregosos; crecen en hábitats terrestres, epífitos o acuáticos, e incluso hay especies que sólo colonizan fisuras y grietas de acantilados y grandes masas rocosas. Existen alrededor de 12,000 especies actualmente en el mundo (Mauseth 1998).

Los helechos constituyen un componente importante en un ecosistema. Algunos helechos epífitos son notables por su relación con otras plantas, además proveen del principal hábitat para una gran variedad de fauna (Caro & O'Doherty 1999). Los helechos son muy sensibles a los cambios de humedad y a la luz de sol directa en un ecosistema, por lo que podrían utilizarse como indicadores de cambio ambiental (Caro & O'Doherty 1999, Grinspoon *et al.* 2003). También se los ha utilizado como indicadores de diversidad biológica asociados a ensambles de especies o tipos de bosques (Salovaara *et al.* 2004).

3.2. Riqueza de helechos en Guatemala

En Guatemala se encuentran 12 familias, 95 géneros y 628 especies de helechos según Stolze (1976, 1981, 1983), y 26 familias, 117 géneros y 664 especies según la Flora Mesoamericana (Moran & Riba 1995). Los diferentes ordenamientos taxonómicos llevan a que no sea posible reportar un número certero de especies. Los helechos de Guatemala han sido estudiados en ocasiones anteriores, a escala local por Stolze (1976, 1981, 1983) y regional por Moran & Riba (1995). En ambos casos existe incertidumbre acerca de la referencia geográfica de algunas muestras de herbario antiguas.

3.3. Los Bosques Nubosos

Los bosques nubosos neotropicales se encuentran entre 23° de latitud norte y 25° de latitud sur en un rango altitudinal de 1000 a 3000 msnm (Webster 1995), y pueden definirse como complejos de vegetación en zonas caracterizadas por la presencia persistente de nubes o niebla en movimiento, en donde la humedad atmosférica se suma a la precipitación lluviosa normal como “lluvia horizontal” (Hamilton 2001), la cual es significativamente mayor que en otros sitios similares desprovistos de bosque, lo cual demuestra la importancia de éste en la protección de cuencas hidrográficas (Brown *et al.* 1996). En comparación con los bosques lluviosos de tierras bajas, acerca de los cuales hay más estudios (Webster 1995), los bosques nublados presentan árboles con menor altura y hojas más pequeñas, gruesas y duras (Hamilton 2001), y la diversidad florística disminuye linealmente con la altura arriba de los 1500 msnm (Gentry 2001). La alta humedad, falta de luz y el viento son factores que provocan tasas de crecimiento y acumulación de biomasa lentas en comparación con otros bosques (Silver *et al.* 2001). En Guatemala los bosques nublados han sido poco estudiados aunque se encuentran en varias regiones montañosas del país, entre 1200 y 2600 msnm. (Islebe & Véliz 2001).

3.4. El Corredor del Bosque Nuboso - CBN -

Paiz (1996) evidenció las migraciones estacionales del quetzal entre los bosques nubosos del Biotopo Universitario para la Conservación del Quetzal (BUCQ) y de la Reserva de Biosfera Sierra de las Minas (RBSM), lo que incrementó el interés por conservar parches de bosque que aumentarían la conectividad entre estos dos bosques. Con el fin de favorecer la movilización de flora y fauna entre la RBSM y el BUCQ, de conservar y aprovechar racionalmente los beneficios del bosque y de explotar el potencial ecoturístico de la región se creó en el año 2000 el Grupo Gestor del Bosque Nuboso (RECOSMO 2004).

En 2003, por medio del proyecto Región de Conservación y Desarrollo Sostenible Sarstún-Motagua, se diseñó el corredor, y se determinó que el enfoque de manejo del corredor debía ser más social que biológico (RECOSMO 2004). El grupo gestor es reconocido actualmente como la Coordinadora Local del Corredor Biológico Mesoamericano de Baja Verapaz por el acuerdo 2007-214 del Ministerio de Ambiente (MARN 2007).

El CBN abarca un total de 12 áreas protegidas declaradas en el Sistema Nacional de Áreas Protegidas (Anexo 1). La mayoría de las áreas protegidas pertenecen a la categoría de Reserva Natural Privada (CONAP 2008), y presentan parches de bosque nuboso (Jiménez 2008). Las áreas protegidas se listan a continuación:

Cuadro 1. Áreas protegidas dentro del Corredor del Bosque Nuboso, Baja Verapaz, Guatemala. (CONAP 2008)

No.	Categoría	Nombre	m ²
1	Biotopo protegido	Biotopo del Quetzal	9873000
2	Reserva Natural Privada	Biotopín	300000
3	Reserva Natural Privada	Cerro Verde	7499000
4	Reserva Natural Privada	El Ciruelo – Country Delight	186000
5	Reserva Natural Privada	El Naranja	158000
6	Reserva Natural Privada	Hacienda Pastores	355000
7	Reserva Natural Privada	Montebello	464000
8	Reserva Natural Privada	Peña del Ángel	535000
9	Reserva Natural Privada	Posada Montaña del Quetzal	1171000
10	Reserva Natural Privada	Ram Tzul	1002000
11	Reserva Natural Privada	Santa Rosa y Llano Largo	14772000
12	Reserva Natural Privada	Saq Ha	84000

El CBN se localiza en los municipios de Purulhá, Salamá y San Jerónimo, del departamento de Baja Verapaz, entre 15.087° y 15.273° de latitud norte y entre 90.078° y 90.331° de longitud oeste. Tiene una extensión aproximada de 292.91 Km², de las cuales el 12.4% se encuentra dentro de áreas protegidas. La ubicación del CBN se relaciona con la Ruta CA-14 que conduce de El Rancho hacia Cobán, y abarca del Km 142 al Km 172. Entre los poblados con mayor extensión territorial se cuentan: Niño Perdido, Santa Bárbara, La Unión Barrios y Purulhá (Jiménez 2008).

Desde un punto de vista fisiográfico, el área pertenece a la Región de las Tierras Altas Cristalinas (MAGA 2001), que se extiende desde el norte de la depresión del Río Motagua

hasta la depresión del Río Polochic, y se divide en la Sierra de Chuacús al oeste y norte y la Sierra de las Minas al sureste (Anexo 2). La altitud en toda el área varía desde los 450 msnm en la parte baja del río Panimá hasta los 2340 msnm en el Cerro Quisís (MAGA 2001). Separadas por valles aluviales irregulares se encuentran dos montañas importantes: la Montaña de Santa Rosa dividida en los cerros Quisís y Carpintero y el Cerro Verde (MAGA 2001). El sistema hídrico presenta corrientes rápidas que drenan por dos cuencas en dos vertientes diferentes: la cuenca del Río Salinas en la vertiente del Golfo de México, y la cuenca del Río Polochic en la vertiente del Caribe (MAGA 2001).

En el CBN se encuentran parches grandes de bosque en la parte media y alta de las montañas, zonas por lo general cubiertas la mayor parte del tiempo por nubes (Jiménez 2008), producto de la humedad proveniente del Caribe (Wallace 1997). Como un ejemplo, en el Biotopo del Quetzal el clima es moderadamente fresco, muy húmedo, de tipo subtropical, con temperatura promedio de 18.1 °C, humedad relativa de 93.9% y precipitación anual promedio de 2,092 mm (CECON 2002). Según el sistema de Holdridge en el CBN se encuentran cuatro zonas de vida: Bosque subtropical muy húmedo, Bosque muy húmedo montano bajo, Bosque húmedo montano bajo y Bosque subtropical seco (De la Cruz 1982). Entre las principales amenazas a los bosques del CBN y los organismos que los habitan se encuentran la extracción de madera y leña, la extracción minera, los incendios producto de rozas mal ejecutadas, la extracción de plantas y animales y la expansión de la frontera agrícola (CECON 2002, RECOSMO 2004).

3.5. Estudios anteriores en el lugar

Desde 1976 se han realizado investigaciones en el BUCQ relacionadas con la vegetación. Monterroso (1976) reportó 30 especies de plantas arborescentes y describió la estratificación vertical del bosque y algunas variables estructurales de éste. Cano (1990) realizó un estudio de suelos donde reportó suelos de tres órdenes y clasificó la vegetación fisionómicamente en cuatro tipos de cobertura.

Véliz (1997) realizó un estudio sobre la diversidad florística y estructura vertical del estrato epífita en el BUCQ, donde reporta 21 especies de helechos en 8 géneros y dos familias. Este estudio presenta algunos errores notables de determinación taxonómica.

El estudio más completo es de García (1998) quién determinó la composición florística entre los 1,800 y 2,200 msnm. También dividió el estrato arbóreo en cuatro categorías fitosociológicas: estrato superior, de 30-40 m; estrato medio, de 20-30 m; estrato inferior, de 10-20 m y sotosegla, con árboles menores de 10 m. Este estudio presenta un listado de especies de helechos en el BUCQ, reportando 41 especies en 21 géneros y seis familias. Debido posiblemente a una errónea identificación taxonómica, en este listado se presentan especies no encontradas por Jiménez (2008), quien encontró 97 especies en 41 géneros y 18 familias.

3.6. Estudios similares en otras localidades

La mayoría de estudios ecológicos sobre Pteridoflora están enfocados al estudio de patrones de composición de especies en razón de un gradiente altitudinal (Kessler 1999, Watkins *et al.* 2006, Bach & Gradstein 2007). En estas investigaciones se ha demostrado el recambio de especies y la asociación de algunas especies o hábitos de helechos a lo largo del gradiente, que generalmente es de más de 2500 msnm. Los mismos autores han evidenciado también un pico de riqueza de especies a altitudes medias, generalmente de 1400 a 1900 msnm.

Otros estudios han tratado la asociación de las especies de helechos a tipos de bosque (Salovaara *et al.* 2004) o características estructurales de éste (Williams-Linera *et al.* 2005) para determinar los factores que afectan la distribución de las especies. Estos investigadores encontraron que se puede nombrar especies de helechos como indicadores de tipos de bosque poco evidentes o asociados a tipos de suelo específicos, y que algunas especies de helechos se asocian a características estructurales del bosque como el área basal, mas no se asocian a la riqueza de especies de árboles en el bosque. La asociación de condiciones físicas de los hábitats a la diversidad de helechos ha sido utilizada para predecir áreas con alta diversidad de especies y endemismos (Lehmann *et al.* 2002).

4. JUSTIFICACIONES

Es necesario documentar la diversidad biológica actual dentro de las AP, sobre todo en bosques tan vulnerables y con área reducida como los del CBN. La información recopilada puede servir como guía para plantear estudios de monitoreo dentro del corredor. Según se ha documentado, los helechos son buenos indicadores biológicos de cambio ambiental y diversidad biológica, son fáciles de coleccionar e identificar y permiten realizar análisis ecológicos y biogeográficos a diferentes escalas. Los helechos son atractivos visualmente, algunas especies se encuentran en peligro de extinción o son endémicas de la región, además constituyen elementos notables y característicos de los bosques nublados. Los estudios biológicos promueven el interés de conservación, investigación y turismo de las áreas protegidas al evidenciar su importancia biológica.

5. OBJETIVOS

5.1. General:

Estudiar la diversidad de helechos de los bosques nubosos del centro de Guatemala.

5.2. Específicos:

5.2.1. Determinar la diversidad de helechos en las áreas protegidas del Corredor del Bosque Nuboso.

5.2.2. Identificar variables ambientales asociadas a la distribución de helechos dentro de las áreas protegidas.

6. HIPÓTESIS

La distribución de algunas especies de helechos está asociada a variables ambientales en el Corredor Bosque Nuboso.

7. MATERIALES Y MÉTODOS

7.1. Universo

En la población se incluyen los helechos presentes en las áreas protegidas del CBN, bajo diferentes valores de las variables ambientales (características del terreno y características estructurales del bosque). Se registraron las especies de helechos y las variables ambientales (VA) utilizando parcelas (unidades muestrales) de 400 m² de forma circular. El número total de parcelas fue 80, con un área total cercana al 0.1% del área protegida en el CBN, y se ubicaron de forma uniforme en el área de estudio (Figuras 1 y 2).

Las VA fueron elegidas asumiendo que en intervalos cortos de gradientes altitudinales o geográficos, como en este caso, son variables a pequeña escala las que influyen la distribución de las especies (Kessler 2001, Williams-Linera *et al.* 2005). Por esta razón y por la factibilidad de realizar las mediciones a esta escala en el campo, se escogieron las siguientes variables, que fueron registradas en cada parcela:

- Especies de helechos
- Variables ambientales (VA):
 - Características del terreno:
 - a. altitud
 - b. pendiente
 - c. orientación de la pendiente.
 - Características estructurales del bosque:
 - a. área basal total (a partir de datos de DAP)
 - b. altura del dosel
 - c. densidad de árboles con DAP mayor que 10 cm
 - d. porcentaje de cobertura del bosque.

7.2. Materiales

Equipo de campo:

- Lazo de 11.28 m de largo
- Brújula magnética KonuStar 4075 de Konus USA Corporation
- Garmin GPS Map 60csx de Garmin Internacional, Inc.

- Clinómetro de péndulo KonuStar 4075 de Konus USA Corporation
- Densiómetro esférico Modelo-C de Robert E. Lemmon Forest Densimeters
- Altimetro barométrico ALT-20 Konus de Konus USA Corporation
- Cinta métrica de fibra de vidrio de 1.5 m
- Bolsas plásticas
- Tijeras para podar
- Libreta de campo
- Lápiz
- Boleta de registro en las parcelas (Anexo 3)
- Prensa botánica

Papelería, equipo de oficina:

- Computadora DELL Inspiron 1420
- Impresora Canon IP 1800
- Papel

Software:

- ArcGIS 9.2 Service Pack 4 de ESRI, Inc.
- MapSource 6.11.6 de Garmin Ltd.

Equipo de Herbario:

- Secadora
- Estereoscopio de brazo largo LW Scientific Z-2 Zoom con fuente de luz LW Scientific Alpha-1501 de LWScientific, Inc.
- Libros para determinación taxonómica (Stolze 1976, 1981, 1983, Moran & Riba 1995)

7.3. Métodos

7.3.1. Ubicación de las unidades muestrales

De las 80 parcelas, 61 fueron ubicadas utilizando como base una capa en formato vectorial (extensión .SHP) conteniendo los polígonos de las áreas protegidas del CBN (Jiménez 2008) en la que se trazó series repetitivas de hexágonos contiguos con la extensión Repeating Shapes para ArcGIS (Jenness 2006). Los parámetros para ubicar los hexágonos

fueron: organización triangular con base a 0° y una distancia de centroide de 670 m. La distancia de 670 m fue determinada realizando ensayos con el objetivo de rendir 80 parcelas en el área de estudio. Se determinó las coordenadas geográficas de cada uno de los centroides, que correspondió a la ubicación propuesta de cada una de las unidades muestrales (Figura 2). Al ubicar las unidades muestrales a distancias uniformes se buscó hacerlas independientes entre sí, optimizar la representatividad de la muestra (Krebs 1999) y eliminar la tendencia del investigador a coleccionar datos solamente en las áreas más accesibles. Esta ubicación uniforme no fue posible para 19 de las parcelas, las ubicadas en la Reserva Natural Privada Cerro Verde, donde por la presencia de cercos e invasiones humanas, la ubicación fue al azar en un área más restringida.

7.3.2. Colecta de los datos

Para cada unidad muestral se utilizó un área de 400 m^2 porque ha sido propuesto que tiene el tamaño suficiente para registrar la diversidad de helechos de un lugar, bajo condiciones ambientales más homogéneas respecto a parcelas más grandes (Kessler 1999, Watkins *et al.* 2006, Bach & Gradstein 2007). A cada parcela se llegó siguiendo las coordenadas que habían sido cargadas al GPS, utilizando también una brújula. Debido a lo difícil de trazar parcelas cuadradas en el bosque, se utilizó un lazo con longitud de 11.28 m (radio para rendir una circunferencia de 400 m^2) que se ataba a un árbol que funcionaba como centro de la parcela. Dentro de la parcela se registraban las siguientes variables:

- Especies de helechos presentes: se buscó todos los helechos enraizados dentro de la parcela, desde el nivel del suelo, hasta 3 m de altura sobre el suelo en el caso de helechos epífitos. Fueron registrados todos los helechos que se presentaron fértiles, y los estériles siempre que la longitud de la hoja superara los 15 cm, lo que permite su determinación taxonómica. Se colectaron muestras botánicas de los helechos cuya identificación en el campo no fue posible o satisfactoria.
- Altitud: se utilizó un altímetro barométrico y esta variable es reportada en metros sobre el nivel del mar.

- Pendiente: se utilizó un clinómetro para determinar la pendiente a lo largo de la parcela en relación a la variable “orientación de la pendiente”. La variable fue reportada en grados de inclinación respecto a la línea horizontal (0°).
- Orientación de la pendiente: utilizando una brújula se determinó la orientación de la cara de la montaña o la dirección en que corre el agua por escorrentía superficial, la cual fue reportada en grados en una escala de 0-360 en sentido dextrógiro.
- Área basal total: determinada por la sumatoria de áreas basales calculadas a partir del perímetro de los árboles registrado con la cinta métrica (Matteucci & Colma 1982). Cada área basal fue calculada con la siguiente ecuación:

$$A = \frac{p^2}{4\pi}$$

donde:

A es el área basal en cm^2

p es el perímetro de cada árbol registrado en el campo en cm

- Altura del dosel: utilizando una regla graduada se ejecutaba la metodología del hipsómetro de Christen (Matteucci & Colma 1982), que se basa en la relación entre triángulos con ángulos semejantes y utiliza la siguiente ecuación:

$$h = \frac{bL}{x}$$

donde:

h es la altura del dosel en metros

b es la altura total del bosque proyectada en la regla graduada en cm

L es una altura real de un objeto que se proyecta en la regla graduada, en metros

x es la altura del objeto con altura conocida proyectada en la regla graduada en cm

- Densidad de árboles: conteo de los árboles con DAP > 10 cm o perímetro > 31.4 cm
- Porcentaje (%) de cobertura del bosque: utilizando el densiómetro esférico se contó sistemáticamente los cuadros (96 en total) que presentan una abertura en el techo del bosque dirigiendo la cuenta una vez hacia cada uno de los puntos cardinales. Se promedió los cuatro resultados y el promedio fue multiplicado por 1.04 (corrección

dictada por el fabricante) para obtener el porcentaje de descubierta del bosque, por lo que se calculó el inverso, que es el valor de la variable buscada.

Todos los datos fueron anotados en las boletas de campo (Anexo 3). Las muestras de helechos fueron herborizadas e identificadas utilizando las instalaciones del Herbario USCG, donde se depositó por lo menos una copia de todo el material colectado, y se le asignó un número de registro en la colección, lo que sirve como respaldo a la investigación (Anexo 4). Las otras copias fueron dejadas a disposición de los intercambios del Herbario USCG con otros herbarios.

7.3.3. Análisis de los datos

Los datos de riqueza de especies fueron tabulados en tablas de presencia y ausencia por unidad muestral, junto con los valores de las variables ambientales. En tablas aparte se anotaron las especies de helechos que no habían sido encontradas dentro de las parcelas, pero que habían sido encontradas dentro de las áreas protegidas, para enriquecer los listados finales de especies para cada área protegida.

Previo al análisis fue necesario buscar errores en los datos, errores detectables como valores extremos en la distribución de las variables métricas (Kindt & Coe 2005). Para esto se utilizaron gráficas de caja con valores extremos, que funcionan como dispositivos visuales para el análisis exploratorio, que revelan información respecto a la magnitud de la dispersión, localización de la concentración de los datos y simetría de los datos (Daniel 2002). Las gráficas fueron generadas con el paquete car (Fox 2009), en el programa R (RDCT 2008). También se realizaron pruebas de normalidad de Shapiro-Wilk para cada una de las variables, para fundamentar el uso de métodos paramétricos o no paramétricos (Sprent & Smeeton 2001) al momento de buscar apoyo estadístico en los datos. Estas pruebas se realizaron utilizando el paquete stats en el programa R (RDCT 2008).

Para describir la tendencia en la acumulación de las especies en el estudio se graficaron curvas de acumulación basadas en el número de parcelas, lo que es más útil con los datos de presencia, siguiendo el método exacto, que calcula por medio de permutaciones el número promedio de especies para cada una de las muestras acumuladas, produciendo una gráfica homogénea, no susceptible al ordenamiento cronológico o espacial del muestreo

(Kindt & Coe 2005). Para esto se utilizó el paquete BiodiversityR (Kindt & Coe 2005) en el programa R. Las curvas de acumulación para cada área protegida sirvieron también para evidenciar que la vegetación en algunas áreas era diferente.

Se calculó el número de especies esperadas en el área de estudio y en cada una de las áreas protegidas utilizando el programa EstimateS (Colwell 2006). Se emplearon diferentes estimadores no paramétricos, debido a que éstos superan a las curvas paramétricas extrapoladas al suponer azar desde el principio y contrarrestar mejor el efecto del agrupamiento de las especies (Colwell & Coddington 1994). Estas estimaciones son una forma de comparar la diversidad específica entre las AP y también de estimar qué tan completo es el muestreo al comparar las especies observadas con el total esperado (Kindt & Coe 2005, Moreno 2001), y con las especies observadas fuera del muestreo estricto, no dentro de las parcelas, pero alrededor de éstas.

Se calculó la complementariedad (diversidad beta) entre las áreas protegidas, que se refiere al grado de disimilitud en la composición de especies entre pares de biotas (Colwell & Coddington 1994). Este índice presenta valores entre 0 a 1, indicando con cero las biotas idénticas y con 1 las biotas completamente disímiles o complementarias. El índice fue calculado de la siguiente manera:

$S_{AB} = a + b - c$ que es la riqueza total para ambos sitios combinados,

$U_{AB} = a + b - 2c$ que es el número de especies únicas a cualquiera de los dos sitios,

$$\text{Complementariedad} = C_{AB} = \frac{U_{AB}}{S_{AB}}$$

donde:

a es el número de especies en el sitio A

b es el número de especies en el sitio B

c es el número de especies en común entre los sitios A y B

Se utilizó el índice de diversidad gamma de Lande basado en riqueza de especies (Moreno 2001), el que integra la diversidad alfa y la diversidad beta. Este índice solamente es comparable entre sí, es decir, con índices calculados de la misma manera para otros sitios.

Se calculó de la siguiente forma:

$$Beta = \sum_j q_j (S_T - S_j)$$

$$Gamma = \bar{\alpha} + Beta$$

donde:

q_j es el número de parcelas para el área protegida j dividido 80 (total de parcelas)

S_T es el número total de especies registradas en todas las áreas protegidas

S_j es el número de especies en el área protegida j

$\bar{\alpha}$ número promedio de especies por área protegida

Con la intención de reconocer VA que favorecen la alta o baja riqueza de especies y de encontrar variables redundantes para los análisis posteriores, se evaluó la asociación entre todas las variables exceptuando la presencia de las especies, la cual fue transformada en el valor de riqueza o número total de especies para cada parcela. La asociación se evaluó con pruebas de correlación de Spearman que produjeron coeficientes de correlación positiva, negativa o neutra y valores de p (Sheskin 2004).

Para apoyar una explicación ecológica para la presencia de las especies de helechos en las parcelas, en lugar de una explicación espacial se utilizaron pruebas de Mantel (Watkins *et al.* 2006), que buscan la correlación entre dos matrices de distancias (Legendre & Legendre 1998). Se utilizaron tres matrices de distancias, conteniendo distancias euclídeanas para las coordenadas geográficas y para las VA, e índices de similitud de Sorensen para la composición de especies. Se utilizaron distancias euclídeanas, ya que las dos primeras matrices contienen datos cuantitativos que no pertenecen a conteos de individuos, por lo que aunque el índice no sea métrico, es el más popularmente utilizado para este tipo de datos (Moreno 2001). Para la matriz de especies se utilizó el índice de Sorensen porque se dispuso únicamente de datos de presencia (Moreno 2001). Para todos los cálculos se utilizó el coeficiente de regresión de Spearman, por no suponer normalidad en los datos (Sprent & Smeeton 2001). Para el cálculo de esta prueba se utilizó el paquete vegan (Oksanen *et al.* 2008) para el programa R (RCDT 2008).

La asociación entre la distribución de las especies y las VA se exploró con análisis de ordenación. Para los análisis de ordenación todas las variables fueron transformadas. La

orientación de la pendiente fue transformada en cuatro categorías representantes de los cuatro puntos cardinales. Las variables métricas fueron estandarizadas respecto al rango completo de la distribución de cada variable, el cual sirvió como denominador en la proporción del resultado de la resta de cada valor menos el valor mínimo, de la siguiente manera:

$$y_k^* = \frac{(y_k - y_{\min})}{(y_{\max} - y_{\min})}$$

donde:

y_k^* es el valor estandarizado

y_k es el valor antes de la estandarización

y_{\min} es el valor mínimo en el rango de distribución de la variable

y_{\max} es el valor máximo en el rango de distribución de la variable

Esta estandarización permite reflejar una respuesta lineal de las especies a las variables, y elimina la influencia de los valores extremos ampliando el espacio de ordenación en las gráficas de ordenación (Jongman *et al.* 1995). La variable Área basal total fue transformada antes de realizar la estandarización explicada en las líneas superiores debido a su amplio rango, por medio de un cálculo de raíz cuadrada.

Debido a los datos de presencia y ausencia de las especies, los únicos métodos de ordenación no restringida posibles de utilizar fueron el Escalamiento Multidimensional No Métrico (NMDS) y el Análisis de Coordenadas Principales (PCoA). Ambos análisis inician desde una matriz de distancias, que en este caso fue generada con índices de Sorensen, a partir de la cual las parcelas son ordenadas en la gráfica representando de la mejor manera las distancias de la matriz, reduciendo la multidimensionalidad de los datos a solamente dos dimensiones. La forma en que cada análisis hace esto varía un poco, en el PCoA se hace por medio de simplificaciones métricas, mientras en el NMDS se hace por medio de ordenamientos jerárquicos de las distancias (Jongman *et al.* 1995, Kindt & Coe 2005). También se utilizó el Análisis Canónico de Coordenadas Principales (CAP) como método de ordenación restringida, el cual parte de los resultados de un PCoA pero modifica el gráfico de ordenación para que los valores de los ejes de ordenación reflejen combinaciones

lineales de las VA (Kindt & Coe 2005). Los análisis de ordenación fueron realizados con el paquete *vegan* (Oksanen *et al.* 2008) para el programa R.

Los análisis de ordenación permitieron identificar parcelas con valores extremos de VA o especies extraordinarias, que fueron segregadas del análisis con el apoyo de gráficas de clasificación. En los análisis de clasificación se utilizaron distancias euclidianas para las VA, índices de Sorensen para las especies y clasificación aglomerativa por unión promedio. Para generar las gráficas se utilizó el paquete *cluster* (Maechler 2009) para el programa R.

También se buscó medir la magnitud de la asociación entre la distribución de las especies de helechos y las VA. Para esto se escogieron las especies con mayores punteos en los ejes de ordenación de NMDS, PCoA y CAP, ya que estas especies exhiben mayor probabilidad de correlacionarse a gradientes de VA (Jongman *et al.* 1995, Kindt & Coe 2005). Se utilizaron 15 especies para someterse individualmente como respuestas a modelos matemáticos de regresión en función de las VA. Los modelos matemáticos utilizados aquí son comparables a las funciones de regresión logística múltiple (Jongman *et al.* 1995), donde la función vinculante de regresión lineal es modificada para que la variable de respuesta varíe entre 0 y 1. Además de la ecuación de regresión, los modelos están complementados por una función de varianza, que ajusta a una distribución binomial la desviación entre los datos predichos y los datos observados (Jongman *et al.* 1995). Estas funciones reflejan la relación de cómo la media y la varianza de la variable de respuesta (especie) dependen de las VA (Kindt & Coe 2005). El análisis de los modelos se realizó para cada especie en tres pasos mínimos:

- a. Modelo Aditivo Generalizado (GAM) con función vinculante logística y función de varianza *quasiBinomial*, que es el más general y provee información acerca de la naturaleza exponencial del modelo (Kindt & Coe 2005).
- b. Modelo Lineal Generalizado (GLM) con función vinculante logística y función de varianza *quasiBinomial*, que provee información sobre el factor de varianza de la variable de respuesta, es decir, su dispersión con respecto a las VA y que permite evidenciar la robustez de los datos para representar un modelo predictivo (Kindt & Coe 2005).

- c. Modelo Lineal Generalizado (GLM) con función vinculante logística y función de varianza Binomial, que es el menos general y más exacto para predecir la presencia de las especies (Jongman *et al.* 1995, Kindt & Coe 2005).

Todos los modelos fueron evaluados con el paquete *vegan* (Oksanen *et al.* 2008) para el programa R, y aunque no se presentan todos, los modelos fueron graficados con el paquete *plot* para el programa R. Al establecer el factor de varianza se escogió entre utilizar la función Binomial o la función *quasiBinomial*. La función *quasiBinomial* fue utilizada en los casos en que el factor de varianza fue diferente a 1. La selección del modelo a presentar se realizó por el método por pasos (Leps & Smilauer 1999), en el cual se agrega una VA como predictora y se evalúa el porcentaje de varianza que explica el modelo. Se seleccionó los modelos que explicaron la mayor cantidad de varianza, con variables que contribuían significativamente ($p < 0.1$).

El empleo de modelos matemáticos predictivos permite cuantificar robustez de la relación positiva o negativa de las VA por separado y en conjunto para predecir la presencia de las especies. Es un paso previo para el planteamiento de especies como indicadoras de variables ambientales (Jongman *et al.* 1995).

8. RESULTADOS

8.1. Colecta de datos

La colecta de datos en el campo se realizó durante el segundo semestre del año 2008, aunque el diseño de la investigación inició desde principios de ese año. Se produjo un mapa con las unidades muestrales distribuidas uniformemente utilizando la extensión Repeating Shapes para ArcGIS (32). La ventana del paquete se muestra en la Figura 1.

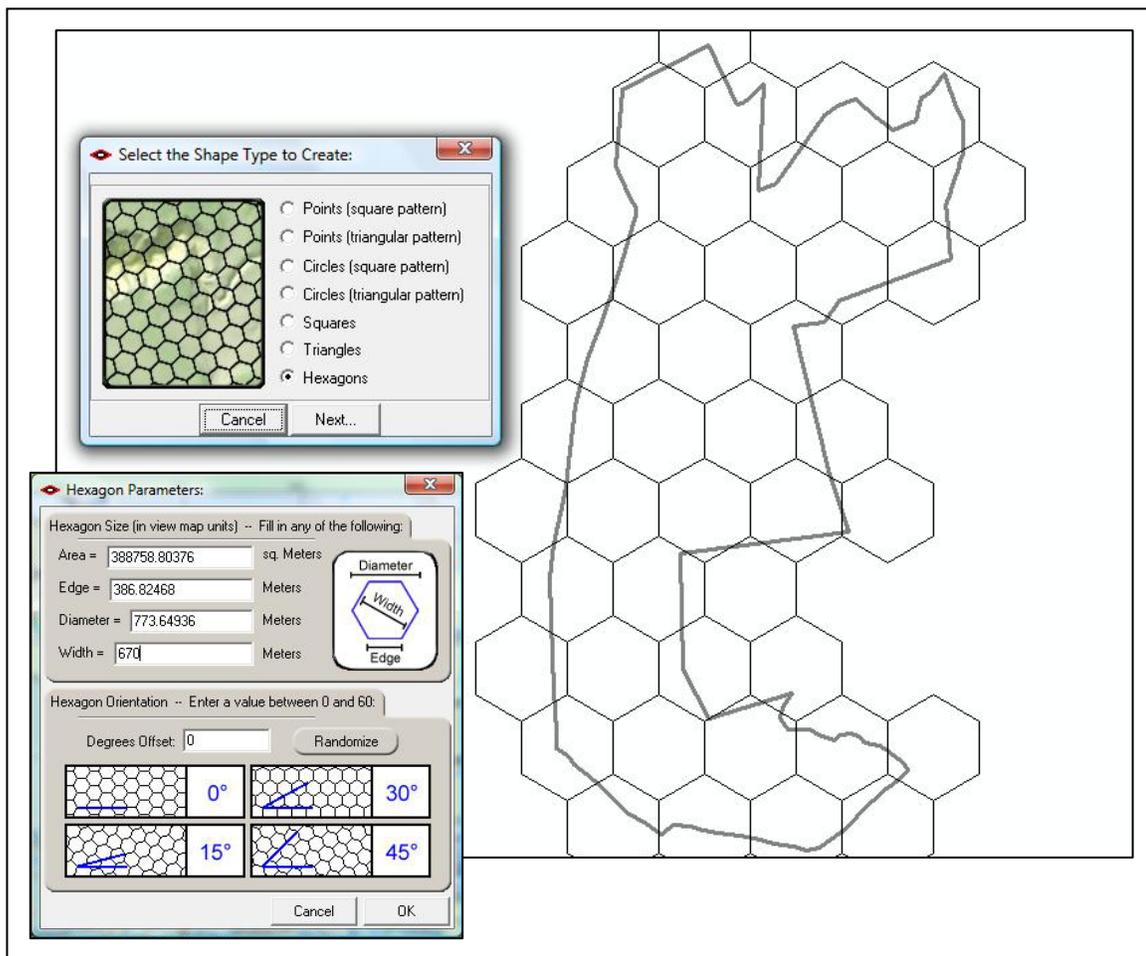


Figura 1. Ventanas del paquete Repeating Shapes, para ArcGIS, al momento de establecer la ubicación de las unidades muestrales en el Biotopo del Quetzal, Corredor del Bosque Nuboso, Baja Verapaz, Guatemala.

Aunque el mapa que guió el trabajo de campo presentaba puntos equidistantes, no fue posible seguir este patrón con exactitud en el campo, ya que en diferentes lugares se encontraban peñas, barrancos con paredes verticales o caídas de agua con varios metros de altura, en estos casos las unidades muestrales se situaron lo más cerca posible de los puntos predefinidos. Algunas veces, debido a la nubosidad y lluvia, la presencia de montañas altas o bosques muy altos y densos, la recepción satelital del GPS no era buena, por lo que varios puntos resultaron desplazados algunos metros del objetivo original.

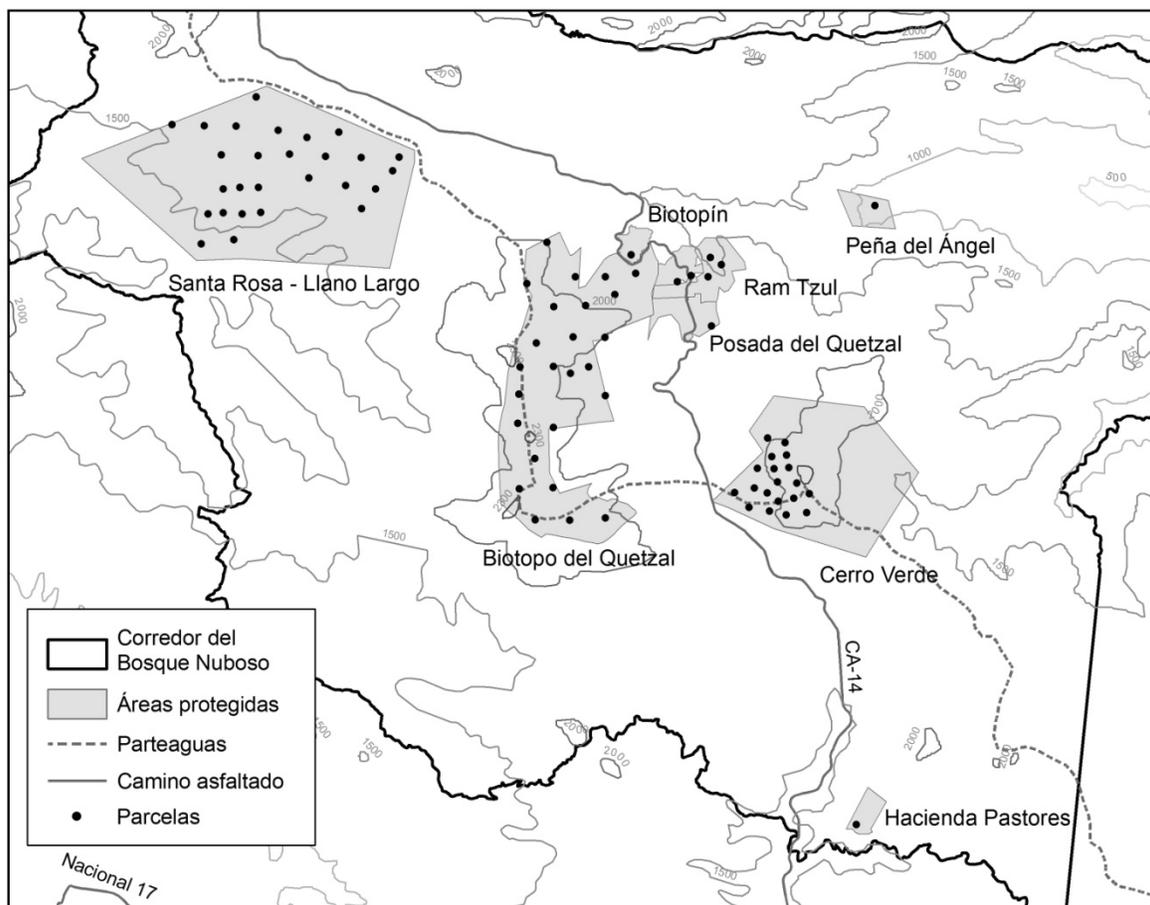


Figura 2. Mapa de la ubicación de las 80 parcelas para el muestreo de helechos en el Corredor del Bosque Nuboso, Baja Verapaz, Guatemala.

El caso menos fiel a la planificación ocurrió en la Reserva Natural Privada Cerro Verde donde los 19 puntos fueron dispuestos al azar estando en el campo, debido que no toda el

área estaba disponible para la investigación por la presencia de cercos e invasiones humanas. Las implicaciones se discuten en el próximo capítulo.

El mapa final que muestra la ubicación real de las 80 parcelas se muestra en la Figura 2, y las coordenadas de los puntos se listan en el Anexo 5. Las parcelas se repartieron en proporción al área protegida de cada reserva de la siguiente manera: Biotopo del Quetzal (25 parcelas), Posada del Quetzal (3 parcelas), Ram Tzul (3 parcelas), Cerro Verde (19 parcelas), Santa Rosa – Llano Largo (27 parcelas), Peña del Ángel (1 parcela), Hacienda Pastores (1 parcela) y Biotopín (1 parcela).

Se registraron 128 especies de helechos (Anexo 4), pertenecientes a 42 géneros y 18 familias según la Flora Mesoamericana (Moran & Riba 1995). Dentro de las parcelas, en el muestreo estricto, se encontraron 103 especies de helechos en igual número de géneros y familias que en la investigación en general.

En relación al número de especies de helechos conocidos para Guatemala según la Flora Mesoamericana se encontró el 19.3% de las especies en un área correspondiente al 0.0027% del territorio nacional, que es el área del CBN. Las familias más importantes por su número de especies fueron Polypodiaceae (18 spp.), Grammitidaceae (Polypodiaceae-Grammitideae, 17 spp.), Pteridaceae (15 spp.), Hymenophyllaceae (14 spp.) y Dryopteridaceae (12 spp.).

Se encontraron varios helechos endémicos de la región montañosa de Mesoamérica, como *Alsophila tryoniana* (Gastony) D.S. Conant. También se encontró a *Lellingeria dissimulans* (Maxon) A.R. Sm., un helecho endémico localmente, que según las Floras disponibles (Stolze 1981, Moran & Riba 1995), se encuentra solamente en las montañas de Purulhá y del Sur de Cobán.

Con ayuda del botánico experto en helechos de Mesoamérica y editor de la Flora Mesoamericana (Moran & Riba 1995), el Dr. Robbin C. Moran, fue posible identificar tres helechos que corresponden a nuevos registros para el país. Estos son: *Lellingeria phlegmaria* var. *phlegmaria* (J.Sm.) A.R. Sm. et R.C. Moran y *Serpocaulon sessilifolium* (Desv.) A.R. Sm. para los que corresponde el registro más septentrional desde Honduras para el primero, y desde Costa Rica para el segundo y *Trichomanes lucens* Sw., que es una especie común hacia el sur de Costa Rica, pero poco conocida hacia el norte.

También se colectaron helechos poco conocidos en las colecciones de herbario por su baja abundancia en todas sus áreas de distribución como *Micropolypodium basiattenuatum* (Jenman) A.R. Sm. y *Notholaena sulphurea* (Cav.) J. Sm.

Para favorecer el análisis, y debido a que dos parejas de especies se lograron distinguir solamente en las fases posteriores de la investigación, se decidió fusionar los registros de éstas especies: *Trichomanes hymenophylloides* Bosch y *Trichomanes diaphanum* Kunth se fusionaron en la primera especie; *Hymenophyllum polyanthos* (Sw.) Sw. e *Hymenophyllum myriocarpum* Hook. se fusionaron en la primera especie. De esta manera solamente quedan 101 especies encontradas dentro de las parcelas para los análisis estadísticos. Otros motivos se discuten en el próximo capítulo. Las VA fueron medidas en todas la parcelas según la metodología propuesta sin presentar ningún problema.

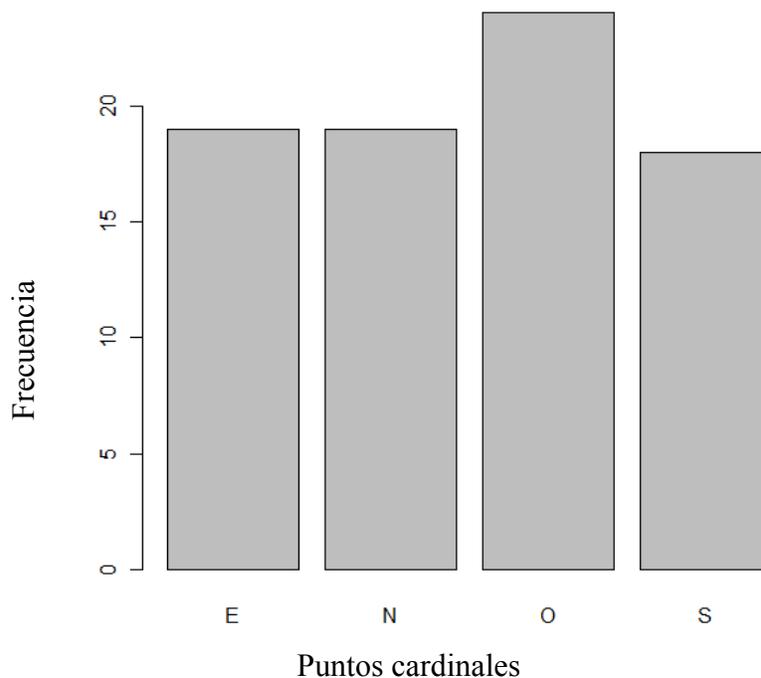


Figura 3. Histograma de la frecuencia de parcelas (n=80) para cada punto cardinal en el Corredor del Bosque Nuboso, Baja Verapaz.

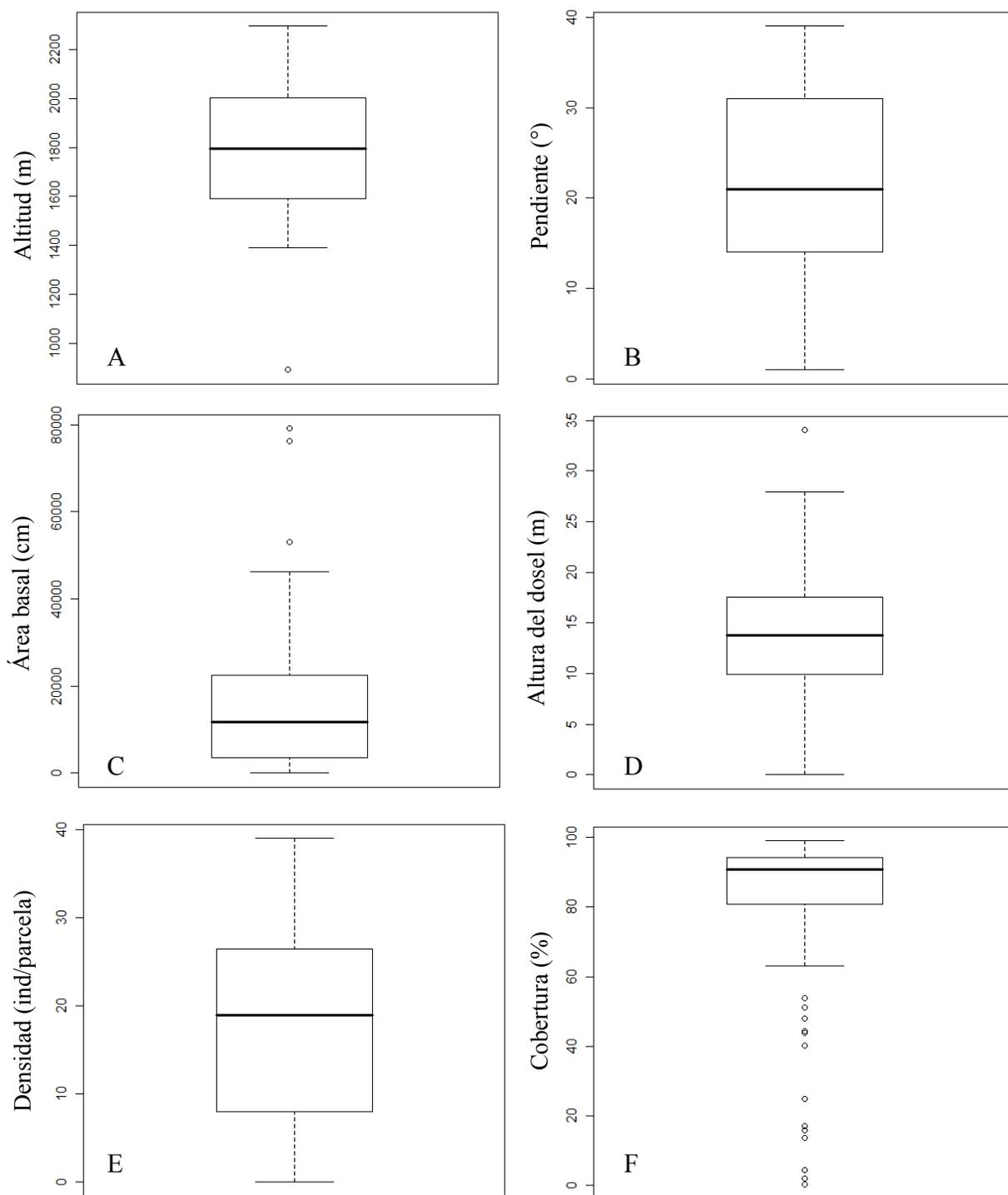


Figura 4. Gráficas de caja de los valores de las variables ambientales en las parcelas muestreadas (n=80) en el Corredor del Bosque Nuboso, Baja Verapaz. A. Altitud. B. Pendiente. C. Área basal. D. Altura del dosel. E. Densidad de árboles. F. Cobertura.

8.2. Exploración preliminar

Varias transformaciones fueron necesarias para analizar los datos, pero en la fase preliminar solamente se transformó la orientación de la pendiente de su escala de 0-360° en una escala categórica de cuatro puntos cardinales (Figura 3). Dos de las seis variables continuas presentaron una distribución similar a la normal, determinada con una prueba de Shapiro-Wilk (Cuadro 2). Esta condición varía en análisis posteriores, y se asemeja a lo observado en las gráficas de caja (Figura 4).

Cuadro 2. Resultados de las pruebas de normalidad de Shapiro-Wilk de las variables ambientales en las parcelas (n=80) del Corredor del Bosque Nuboso, Baja Verapaz.

Variable	Estadístico (W)	Valor de p	Interpretación
Altitud	0.95	0.002	No normal
Pendiente	0.97	0.067	Normal
Densidad	0.96	0.010	No normal
Área basal total	0.82	<0.001	No normal
Altura del dosel	0.98	0.188	Normal
Cobertura	0.65	<0.001	No normal

La riqueza conocida en la mayoría de los casos supera el 60% de la riqueza esperada según los estimadores Jackknife de segundo orden y Chao2 (Cuadro 3). El muestreo fue altamente efectivo, lo que se apoya gráficamente con la curva de acumulación de especies (Figura 5). Las diferencias observadas entre los bosques de las áreas protegidas se evidencian en los valores de complementariedad (diversidad beta) calculados, que son muy variables (Cuadro 4). El índice de diversidad gamma es de 112.8, que expresa en conjunto la diversidad alfa y la diversidad beta de las áreas protegidas del paisaje del CBN.

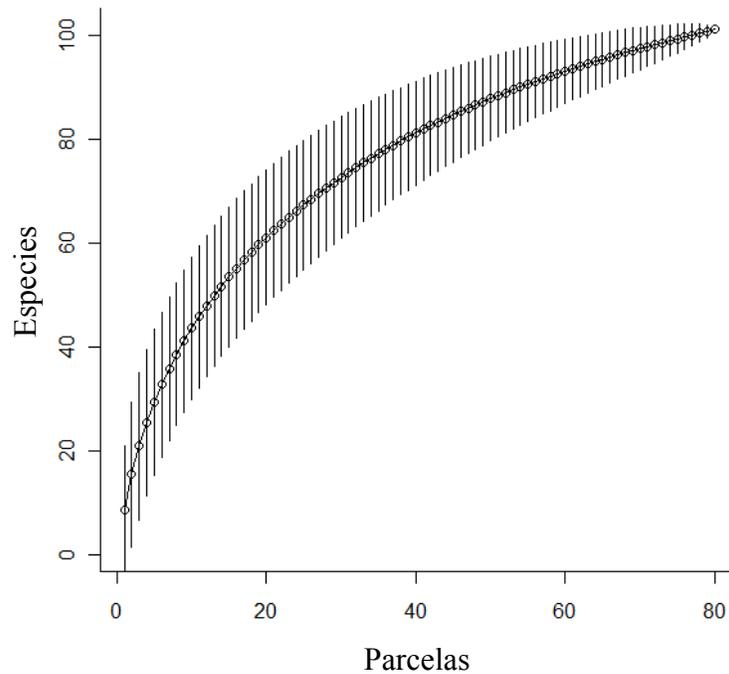


Figura 5. Curva de acumulación de especies de helechos en las parcelas (n=80) en el Corredor del Bosque Nuboso, Baja Verapaz. Se muestran valores promedio para cada parcela y los límites de confianza al 95%, calculados por el método exacto.

Se buscó evidencia de correlaciones entre las VA y la riqueza de especies de helechos utilizando pruebas de Spearman (Cuadro 5). Se encontraron algunas correlaciones significativas para pocas parejas, algunas notables como las correlaciones entre la riqueza de especies y las características estructurales del bosque. La Pendiente y la Orientación de la pendiente presentaron la menor probabilidad de correlacionarse con otras variables. Se evidenció un patrón espacial afectando las VA ($\rho=0.086$, $p=0.01$) y la composición de las especies ($\rho=0.59$, $p<0.001$) por medio de las pruebas de Mantel.

Cuadro 3. Riqueza observada en el muestreo (número de especies dentro de las parcelas y porcentaje respecto a la riqueza esperada), riqueza total observada (número de especies dentro y fuera de las parcelas, y porcentaje respecto a la riqueza esperada) y riqueza esperada (número de especies estimadas) en cada área protegida del Corredor del Bosque Nuboso, Baja Verapaz.

Área Protegida	Riqueza (muestreo)		Riqueza (total)		Riqueza esperada
	Especies	%	Especies	%	Jacknife 2
Biotopo del Quetzal	61	66	101	109	92
Posada del Quetzal	28	55	39	76	51
Ram Tzul	21	51	33	80	41
Cerro Verde	50	65	60	78	77
Santa Rosa - Llano Largo	21	58	27	75	36
Peña del Ángel	7	-	13	-	-
Biotopín	14	-	36	-	-
Total	101	73	128	93	138

Cuadro 4. Valores de complementariedad (diversidad beta) entre la áreas protegidas del Corredor del Bosque Nuboso, Baja Verapaz. bucq=Biotopo del Quetzal; posa=Posada Montaña del Quetzal; rtzu=Ram Tzul; cver=Cerro Verde; still=Santa Rosa – Llano Largo; pang=Peña del Ángel; past= Hacienda Pastores; opin=Biotopín.

	bucq	Posa	rtzu	Cver	still	pang	Past
posa	0.750						
rtzu	0.779	0.676					
cver	0.513	0.638	0.759				
still	0.963	0.957	0.976	0.941			
pang	1.000	1.000	1.000	0.964	0.833		
past	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	
opin	0.831	0.765	0.793	0.750	1.000	0.950	1.000

Cuadro 5. Coeficientes de correlación de Spearman (ρ) y valores de p entre las variables ambientales medidas en las parcelas ($n=80$) del Corredor del Bosque Nuboso, Baja Verapaz. Se muestran solo valores significativos ($p<0.05$).

		Altitud	Densidad	Área basal	Altura del dosel	Cobertura
Riqueza	ρ	0.75	0.57	0.62	0.46	0.51
	p	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
Altitud	ρ		0.49	0.64	0.40	0.42
	p		<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
Área basal	ρ		0.73		0.72	
	p		<0.001		<0.001	
Altura del dosel	ρ		0.63			
	p		<0.001			

8.3. Identificación de grupos en la muestra

Se observaron diferencias notables entre los bosques de diferentes lugares dentro de las áreas protegidas, diferencias que se evidencian en las VA y en las especies de helechos. Debido a esto, no sería válido aplicar el análisis estadístico al grupo de datos completo, ya que es heterogéneo y no se considera como una muestra. El grupo de datos se dividió apoyándose en el patrón espacial observado, y en el análisis de ordenación NMDS para la información de especies y VA (Figuras 7 y 8). Para realizar este análisis fue necesario eliminar las parcelas que no presentaron ninguna especie de helecho. La definición de los subgrupos se apoyó con análisis de clasificación (Anexo 7), debido a que el NMDS es un método no métrico, lo que significa que en la gráfica no se expresan las distancias reales entre las unidades muestrales contenidas en la matriz de distancias.

Diferentes tendencias en la acumulación de especies se observaron al graficar curvas de acumulación de especies para cada área protegida (Figura 6), lo que apoyó la formación de dos subgrupos (Bosque nuboso y Bosque caducifolio, Cuadro 6). Se reconocieron dos parcelas aisladas (pang88 y past01), una con una composición única de especies de helechos de tierras bajas y otra sin presencia de helechos.

Cuadro 6. División del grupo de datos en dos subgrupos de parcelas basados en la información de especies de helechos y VA en el Corredor del Bosque Nuboso, Baja Verapaz. Peña del Ángel y Hacienda Pastores se consideran parcelas aisladas.

	Subgrupo	Áreas protegidas	Parcelas
1	Bosque nuboso	Biotopo del Quetzal	25
		Posada del Quetzal	3
		Ram Tzul	3
		Cerro Verde	19
		Biotopín	1
2	Bosque caducifolio	Santa Rosa – Llano Largo	27

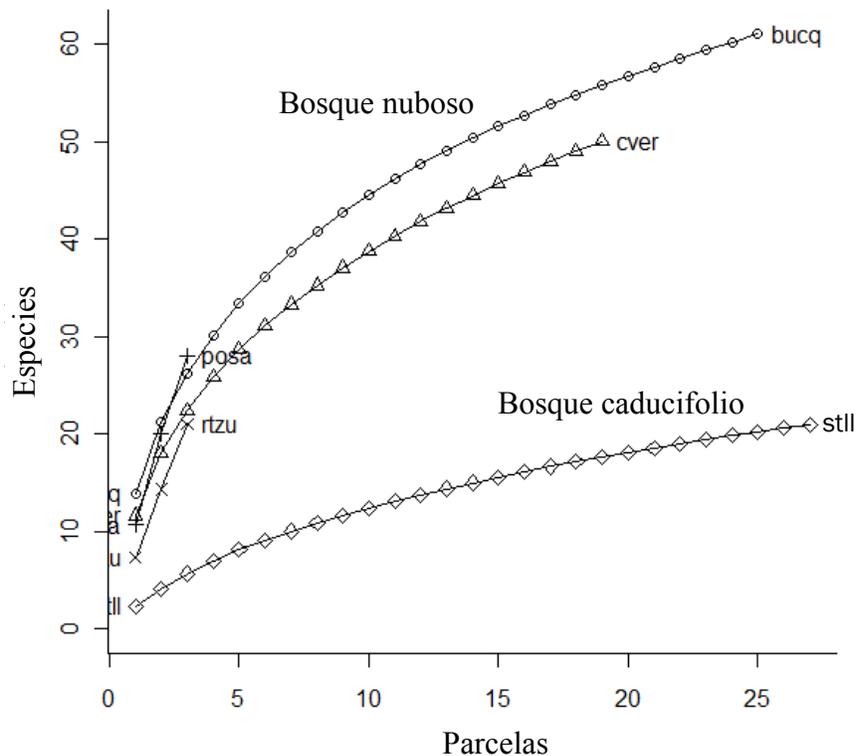


Figura 6. Curvas de acumulación de especies para parcelas (n=77) agrupadas por área protegida en el Corredor del Bosque Nuboso, Baja Verapaz. bucq=Biotopo del Quetzal; posa=Posada del Quetzal; cver=Cerro Verde; rtzu=Ram Tzul; stll=Santa Rosa – Llano Largo. No se muestran las tres áreas protegidas con una sola parcela.

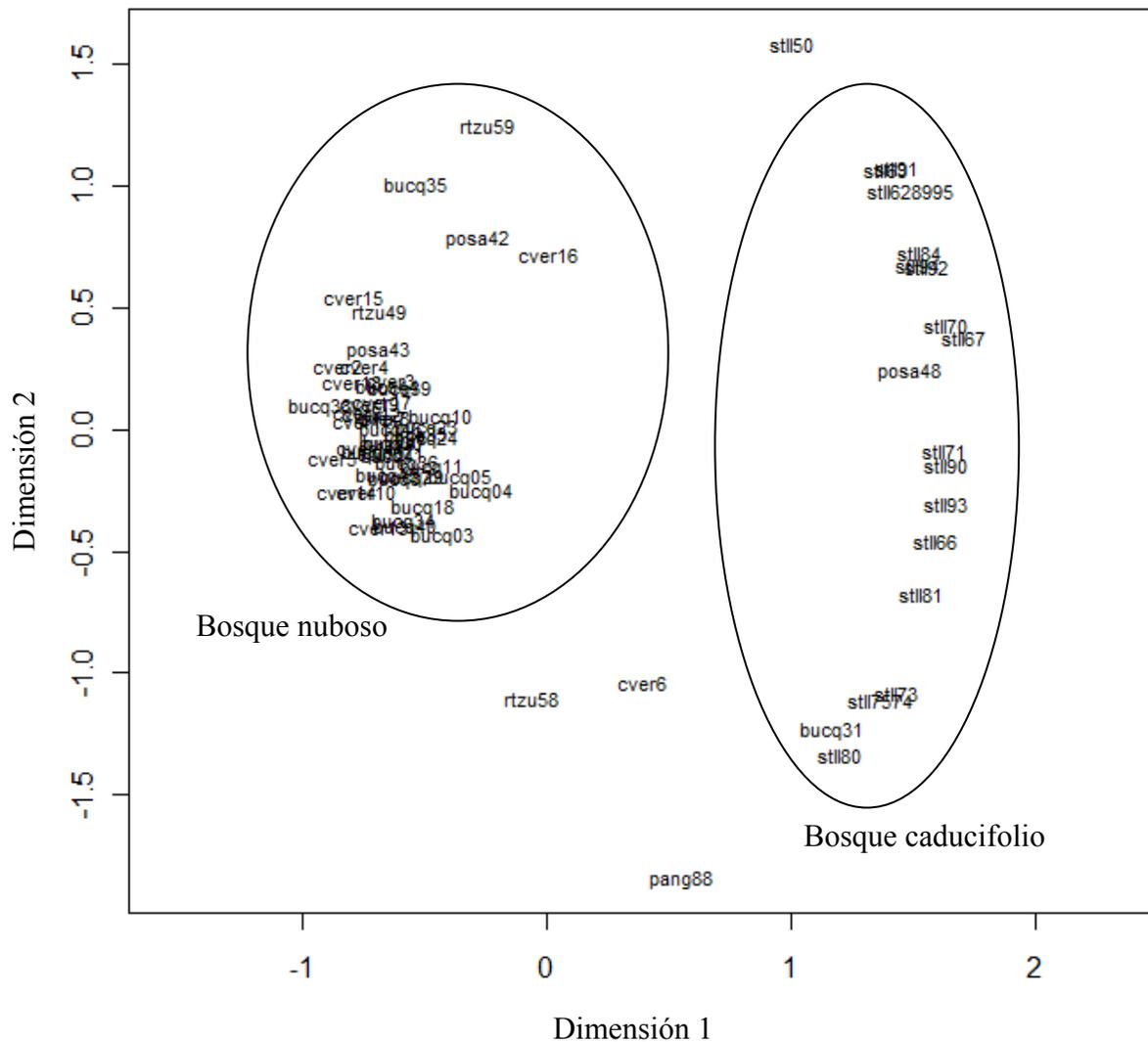


Figura 7. NMDS a partir de una matriz de distancias de Sorensen entre las parcelas (n=72) basada en la presencia de helechos en el Corredor del Boque Nuboso, Baja Verapaz. k=2 dimensiones, tensión=17.83. bucq=Biotopo Universitario para la Conservación del Quetzal; posa=Posada Montaña del Quetzal; rtzu=Ram Tzul; cver=Cerro Verde; stll=Santa Rosa – Llano Largo; pang=Peña del Ángel; opin=Biotopín. No se consideran las ocho parcelas que no presentaron helechos, como Hacienda Pastores.

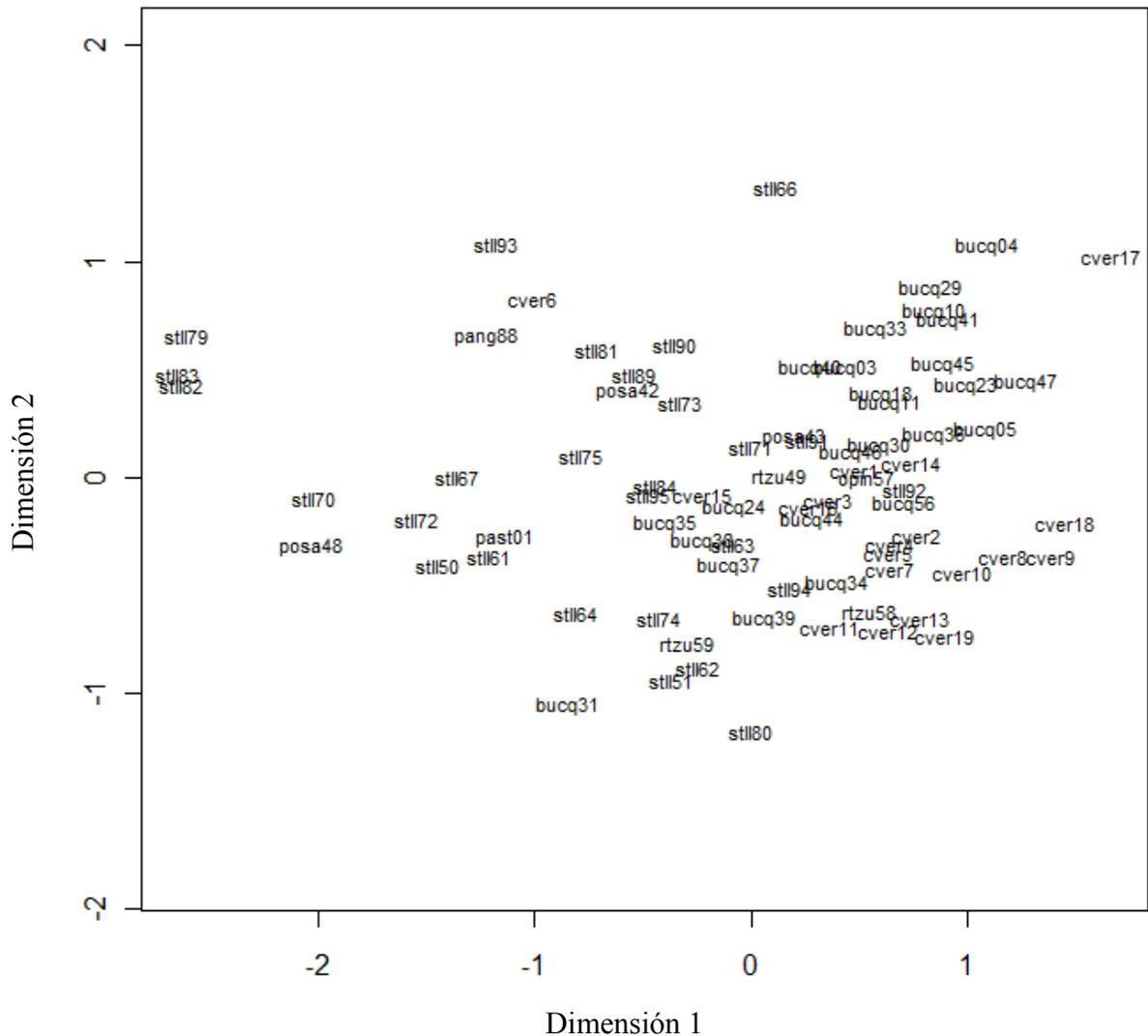


Figura 8. NMDS a partir de una matriz de distancias euclidianas entre las parcelas (n=80) basada en los valores de las variables ambientales (excepto Orientación de la pendiente) en el Corredor del Bosque Nuboso, Baja Verapaz. k=2 dimensiones, tensión=12.08. bucq=Biotopo Universitario para la Conservación del Quetzal; posa=Posada Montaña del Quetzal; rtzu=Ram Tzul; cver=Cerro Verde; stll=Santa Rosa – Llano Largo; past=Hacienda pastores; pang=Peña del Ángel; opin=Biotopín.

8.4. El bosque nuboso

8.4.1. La riqueza de especies de helechos

Del subgrupo de Bosque nuboso fueron eliminadas tres parcelas ($51-3=48$ parcelas), esto apoyado por la presencia de especies de helechos y por las observaciones de campo (Figura 10, Anexo 8). Las parcelas eliminadas (bucq31, posa48 y rtzul58) presentaban especies de helechos únicas, carecían de las especies comunes del bosque nuboso y se ubicaron en bosques o reforestaciones de coníferas. En el subgrupo de Bosque nuboso se consideraron 48 parcelas, que reunieron 79 especies de helechos, 34 géneros y 16 familias. En la Figura 9 se presenta la curva de acumulación de especies en el subgrupo de Bosque nuboso. El número de especies esperadas en el Bosque nuboso fue de 112 con el estimador Jackknife de segundo orden y de 98 con el estimador Chao2.

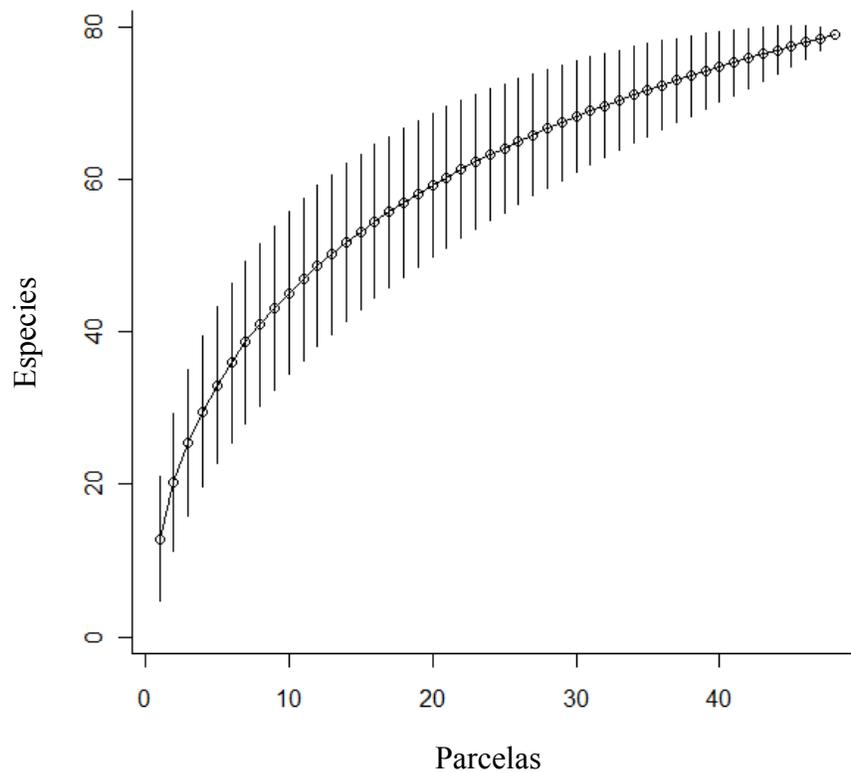


Figura 9. Curva de acumulación de especies de helechos en las parcelas ($n=48$) del subgrupo de Bosque nuboso, Corredor del Bosque Nuboso. Se muestran valores promedio para cada parcela y los límites de confianza al 95%, calculados por el método exacto.

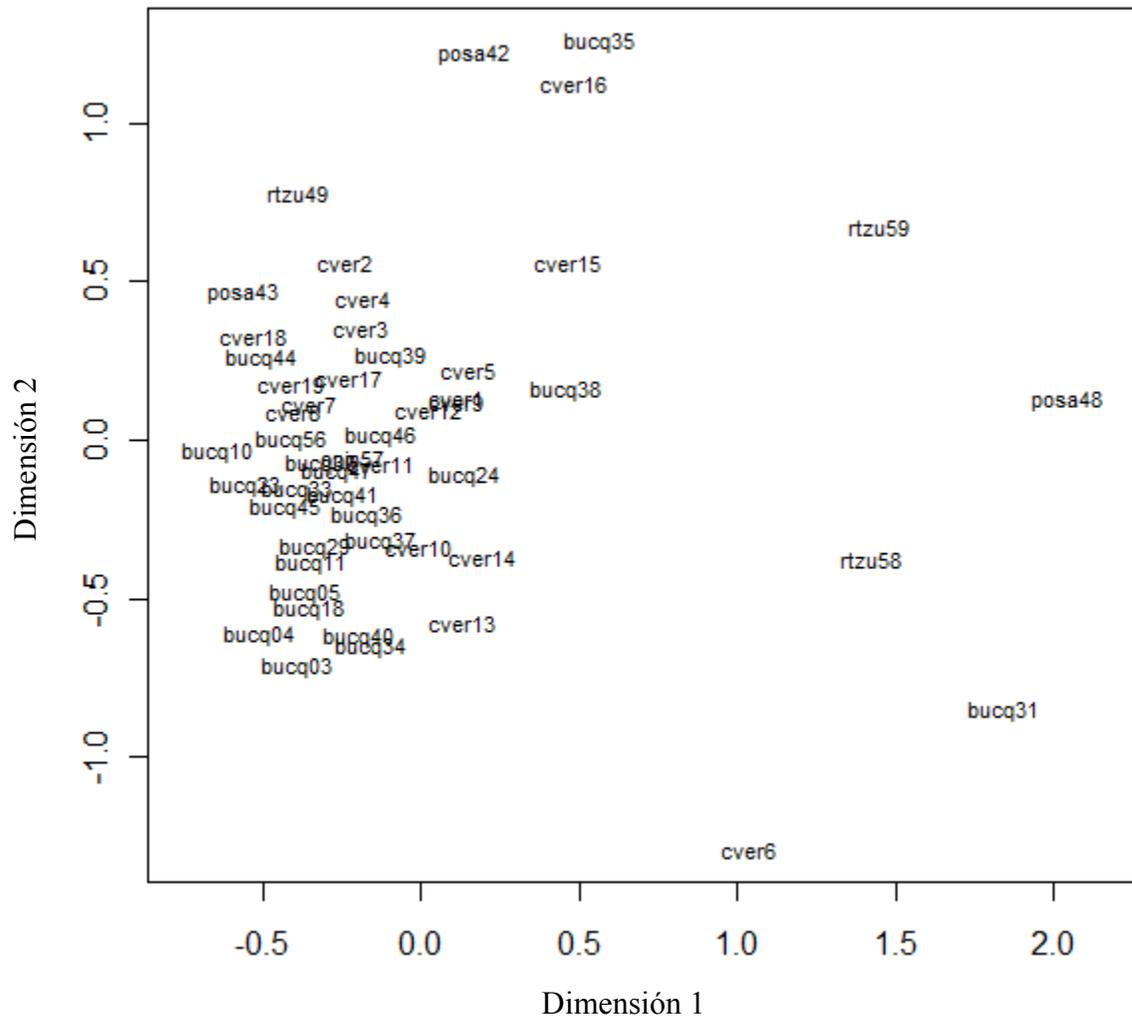


Figura 10. NMS a partir de una matriz de distancias de Sorensen entre las parcelas (n=51) del subgrupo de Bosque nuboso basada en la presencia de especies de helechos, Corredor del Boque Nuboso, Baja Verapaz. $k=2$ dimensiones, tensión=18.46. bucq=Biotopo Universitario para la Conservación del Quetzal; posa=Posada Montaña del Quetzal; rtzu=Ram Tzul; cver=Cerro Verde; opin=Biotopín.

8.4.2. Las localidades

El subgrupo de Bosque nuboso (48 parcelas) mostró distribuciones normales en los valores de la mayoría de las variables ambientales, lo que sugirió que este subgrupo podría ser considerado una muestra homogénea. Se trazaron gráficas de caja (Figura 11) y se realizaron pruebas de normalidad de Shapiro-Wilk (Cuadro 7).

Cuadro 7. Resultados de las pruebas de normalidad de Shapiro-Wilk de las variables ambientales en las parcelas (n=48) del subgrupo de Bosque nuboso, en el Corredor del Bosque Nuboso, Baja Verapaz.

Variable	Estadístico (W)	Valor de p	Interpretación
Altitud	0.98	0.407	Normal
Pendiente	0.97	0.225	Normal
Densidad	0.97	0.377	Normal
Área basal total	0.88	<0.001	No normal
Altura del dosel	0.96	0.088	Normal
Cobertura	0.92	0.003	No normal

Se buscó evidencia de correlaciones entre las variables ambientales y la riqueza de especies de helechos realizando un análisis con la prueba de Spearman (Cuadro 8). La Cobertura y la Orientación de la pendiente presentaron la menor probabilidad de correlacionarse con otras variables. No se encontró evidencia en las pruebas de Mantel de que un patrón espacial afectara los valores observados en las parcelas: no afecta la composición de las especies ($\rho=0.06$, $p=0.05$), ni las variables ambientales ($\rho=0.031$, $p=0.16$).

8.4.3. La distribución de las especies como respuesta a las variables ambientales

Se seleccionaron 23 especies del subgrupo de Bosque nuboso para el análisis con modelos matemáticos. La naturaleza exponencial de todos los modelos evaluados para todas las especies fue la misma, de primer orden. De las 23 especies de Bosque nuboso nueve especies fueron eliminadas del análisis por no encontrarse evidencia de que su distribución sea explicada por las variables ambientales estudiadas (Cuadro 9).

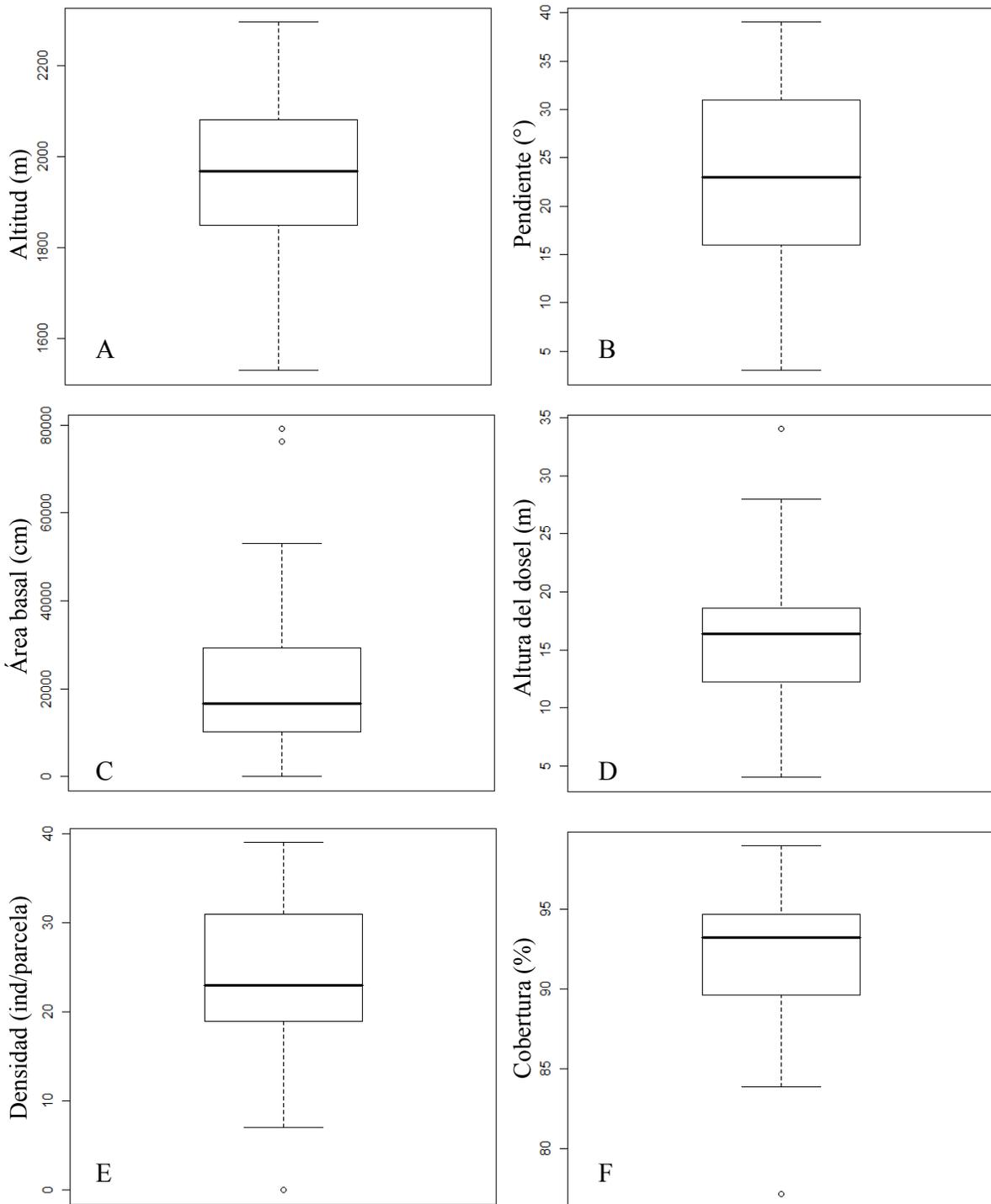


Figura 11. Gráficas de caja de los valores de las variables ambientales en las parcelas (n=80) del subgrupo de Bosque nuboso, Corredor del Bosque Nuboso. A. Altitud. B. Pendiente. C. Área basal. D. Altura del dosel. E. Densidad de árboles. F. Cobertura.

Cuadro 8. Coeficientes de correlación de Spearman (ρ) y valores de p entre las variables ambientales medidas en las parcelas (n=48) del subgrupo de Bosque nuboso, Corredor del Bosque Nuboso. Se muestran valores significativos ($p < 0.05$) y Riqueza – Altitud.

		Altitud	Densidad	Pendiente	Área basal
Área basal	ρ	0.37	0.43	-0.29	
	p	0.009	0.002	0.049	
Altura del dosel	ρ		0.45		0.63
	p		0.001		<0.001
Riqueza	ρ	0.28			
	p	0.051			

Cuadro 9. Especies del subgrupo de Bosque nuboso en las que no se encontró evidencia para explicar su distribución en relación a las variables ambientales estudiadas.

Sin respuesta a las VA	
1	<i>Asplenium auriculatum</i>
2	<i>Asplenium barbaense</i>
3	<i>Blechnum ensiforme</i>
4	<i>Cochlidium rostratum</i>
5	<i>Elaphoglossum lonchophyllum</i>
6	<i>Lellingeria prionodes</i>
7	<i>Melpomene xiphopteroides</i>
8	<i>Serpocaulon loriceum</i>
9	<i>Terpsichore asplenifolia</i>

La presencia de las 14 especies restantes puede ser parcialmente explicada por algunas de las VA. Se aceptaron las variables cuyo coeficiente de correlación presentara un valor de $p < 0.1$. En el Cuadro 10 se presentan las especies ordenadas según el porcentaje de la

desviación explicada por el modelo, se presentan también los coeficientes del intercepto y de las variables que forman parte del modelo predictivo de cada especie. El parámetro de dispersión se expresa en una escala de 0 al infinito, correspondiendo cero a un patrón espacial anidado, uno a un patrón espacial al azar, y valores mayores de uno con tendencia a la distribución uniforme (Krebs 1985, Kindt & Coe 2005). Cuando la Orientación de la pendiente contribuye en la predicción de la presencia de las especies, se anota como “Var.” indicando que para cada punto cardinal existe un coeficiente diferente. En la Figura 12 se presentan a manera de ejemplo las gráficas de los modelos predictivos de dos de las especies de helechos. La gráfica de ordenación del análisis canónico de coordenadas principales se muestra en el Anexo 9, donde se encuentra evidencia sobre las VA más importantes para explicar la ordenación de las parcelas según las especies que presentan.

Cuadro 10. Porcentaje de desviación explicada (DE), parámetro de dispersión (Dis) y coeficientes de los modelos predictivos de la presencia de especies de helechos en el subgrupo de Bosque nuboso (n=48 parcelas), Corredor del Bosque Nuboso. In=Intercepto VA: Al=Altitud, Pe=Pendiente, OP=Orientación de la pendiente, De=Densidad, AB=Área basal, AD=Altura del dosel, Co=Cobertura.

Especie	DE	Dis	In	Al	Pe	OP	De	AB	AD	Co
<i>Terpsichore semihirsuta</i>	77%	0.353	-135.3	0.049	-	Var.	-	-	-	0.319
<i>Polypodium ursipes</i>	52%	0.582	-36.98	0.017	-	-	-	-	-	-
<i>Elaphoglossum peltatum</i>	51%	0.696	-13.84	0.004	0.095	-	0.174	-	-	-
<i>Alsophila salvinii</i>	43%	1	-24.07	0.010	-	-	-	-	-	-
<i>Cyathea valdecrenata</i>	41%	1	-19.21	-0.007	0.102	-	-	-0.001	-	0.344
<i>Trichomanes hymenophylloides</i>	38%	0.848	-19.21	-	-	Var.	-	0.001	-	-
<i>Asplenium harpeodes</i>	38%	0.506	-31.36	0.014	-	-	-	-	-	-
<i>Hymenophyllum crassipetiolatum</i>	34%	0.784	15.36	0.008	-	-	-	-	0.328	-0.377
<i>Arachniodes denticulata</i>	32%	1	-21.95	0.009	-	-	-	-	-	-
<i>Elaphoglossum erinaceum</i>	26%	1	16.28	-	-	-	-	0.001	-	-0.204
<i>Terpsichore cultrata</i>	26%	1	-17.82	0.007	0.123	-	-	-	-	-
<i>Melpomene anfractuosa</i>	24%	1	-18	0.009	-	-	-	-0.005	-	-
<i>Sticherus brevipubis</i>	20%	0.494	0	-0.008	-0.100	-	-	-	-	-
<i>Hymenophyllum polyanthos</i>	20%	0.900	-2.16	-	-	-	0.143	-	-	-

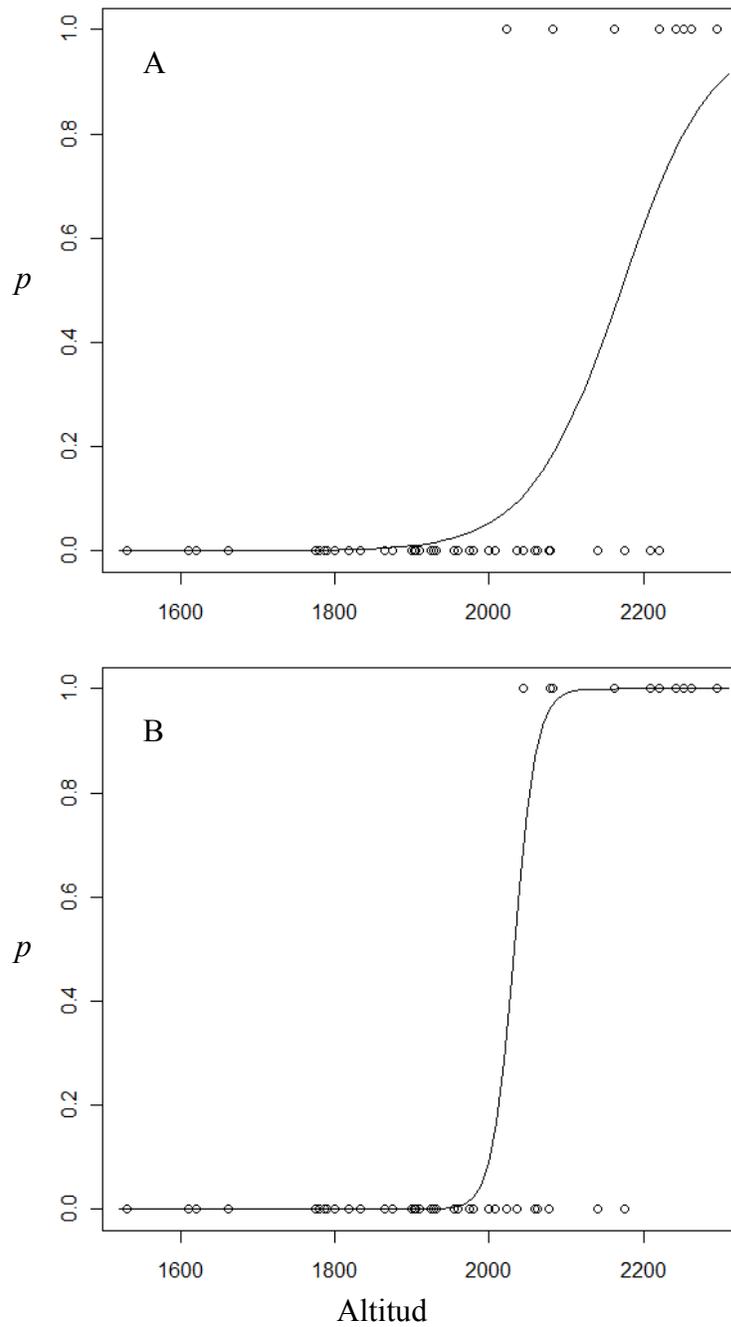


Figura 12. Gráfica de los modelos predictivos de la presencia de A) *Polypodium ursipes* y B) *Terpsichore semihirsuta*, respecto la variable Altitud, Corredor del Bosque Nuboso. Modelos lineales generalizados con vínculo logístico y función de varianza quasiBinomial.

8.5. El bosque caducifolio

8.5.1. La riqueza de especies de helechos

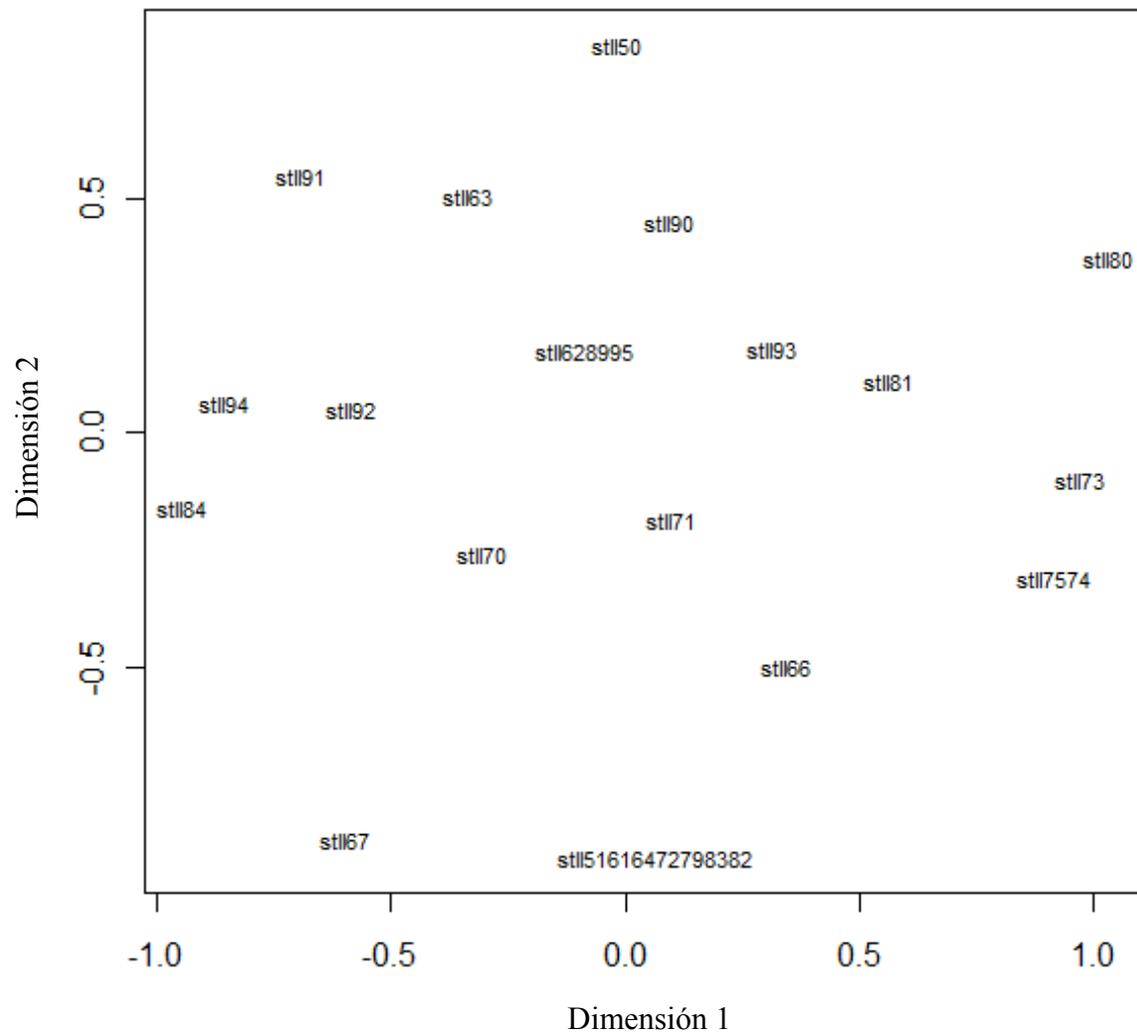


Figura 13. NMDS a partir de una matriz de distancias de Sorensen entre las parcelas (n=27) del subgrupo de Bosque caducifolio basada en la presencia de especies de helechos, Corredor del Boque Nuboso, Baja Verapaz. k=2 dimensiones, tensión=19.39. stl=Santa Rosa – Llano Largo. Las parcelas totalmente similares se escriben juntas.

En el grupo de Bosque caducifolio no fue necesario eliminar parcelas. Aunque se observaron diferencias en el campo, éstas se expresaron en las especies de manera sutil formando un continuo, sin parcelas alejadas que redujeran el espacio de ordenación (Figura 13). Las parcelas que presentaron similitud completa fueron agrupadas para el análisis de ordenación, como en el caso de stll62, stll89 y stll95. En el grupo se consideraron 27 parcelas, que reunieron 21 especies de helechos, 15 géneros y 7 familias. En la Figura 14 se presenta la curva de acumulación de especies para el subgrupo de Bosque caducifolio. El número de especies esperadas en el Bosque caducifolio fue de 36 con el estimador Jackknife de segundo orden y de 34 con el estimador Chao2.

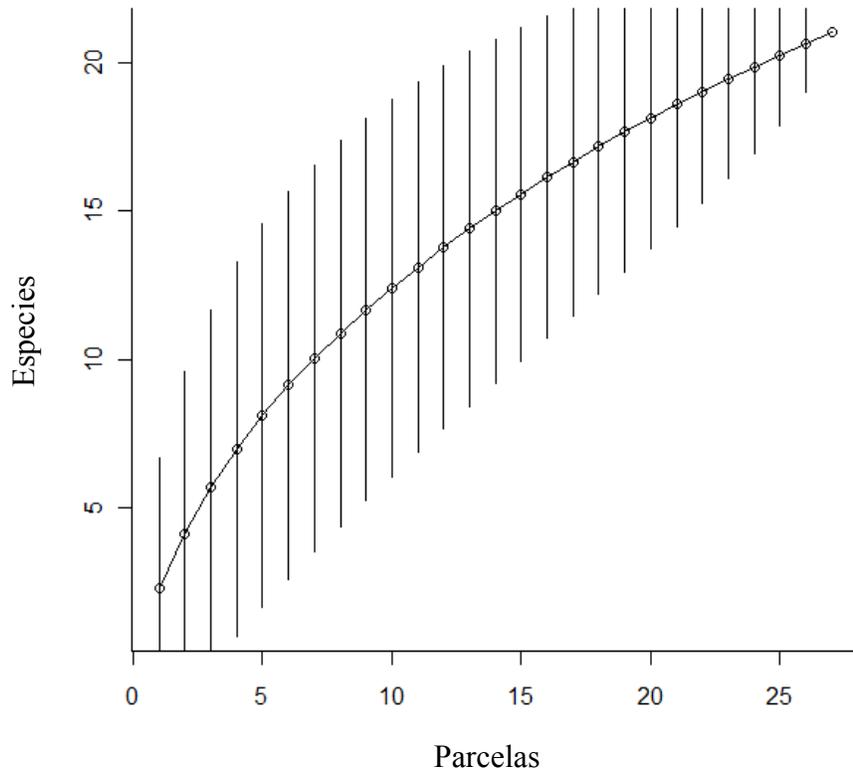


Figura 14. Curva de acumulación de especies de helechos en las parcelas (n=27) del subgrupo de Bosque caducifolio, Corredor del Bosque Nuboso. Se muestran valores promedio para cada parcela y los límites de confianza al 95%, calculados por el método exacto.

8.5.2. Las localidades

El subgrupo de 27 parcelas en el Bosque caducifolio mostró pocas variables con distribución normal (Pendiente y Altura del dosel), debido a varios datos extremos, distribuciones asimétricas y datos muy dispersos. Se trazaron gráficas de caja de las variables con distribución no normal (Figura 15), y se realizaron pruebas de normalidad de Shapiro-Wilk (Cuadro 11).

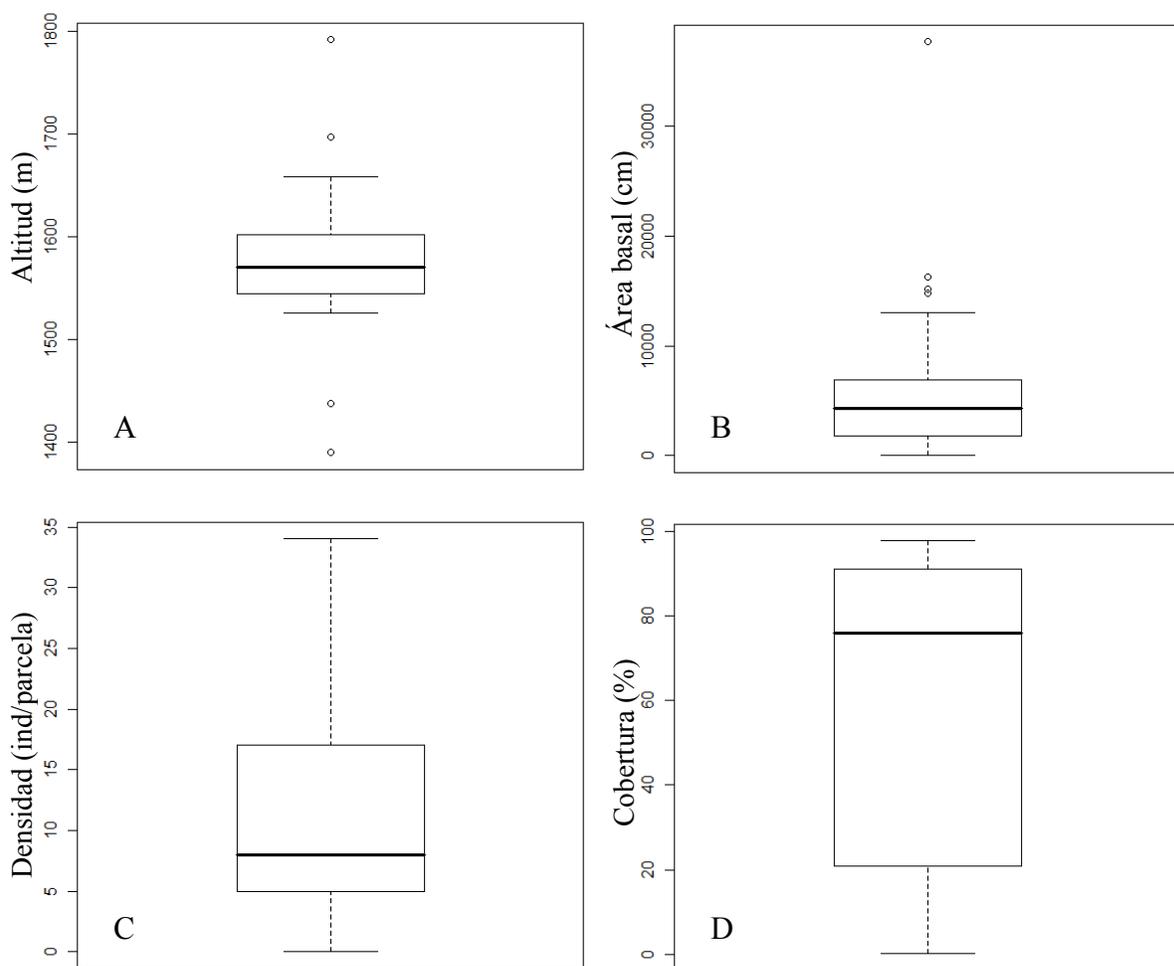


Figura 15. Gráficas de caja de los valores de las variables ambientales en las parcelas (n=27) del subgrupo de Bosque caducifolio, Corredor del Bosque Nuboso. A. Altitud. B. Área basal. C. Densidad de árboles. D. Cobertura.

Cuadro 11. Resultados de las pruebas de normalidad de Shapiro-Wilk de las variables ambientales en las parcelas (n=27) del subgrupo de Bosque caducifolio, en el Corredor del Bosque Nuboso, Baja Verapaz.

Variable	Estadístico (W)	Valor de p	Interpretación
Altitud	0.91	0.028	No normal
Pendiente	0.95	0.238	Normal
Densidad	0.92	0.031	No normal
Área basal total	0.71	<0.001	No normal
Altura del dosel	0.94	0.153	Normal
Cobertura	0.84	<0.001	No normal

Se buscó evidencia de correlaciones entre las variables ambientales y la riqueza de especies de helechos realizando un análisis con la prueba de Spearman (Cuadro 12). La Altitud y la Orientación de la pendiente presentaron la menor probabilidad de correlacionarse con otras variables. Se encontró evidencia de un patrón espacial afectando levemente la composición de las especies ($\rho=0.137$, $p=0.021$) y las VA ($\rho=0.216$, $p=0.001$) por medio de las pruebas de Mantel.

8.5.3. Las especies como respuesta a las VA

Se seleccionaron dos especies en el subgrupo de Bosque caducifolio para el análisis con modelos matemáticos. La naturaleza exponencial de todos los modelos evaluados para todas las especies fue la misma, de primer orden. Una especie, *Polypodium sanctae-rosae*, fue eliminada del análisis por no presentar correlación con ninguna de las VA.

Debido a que el parámetro de dispersión de la única especie modelada fue diferente a 1 se utilizó una función de varianza quasiBinomial para construir el modelo final. Solamente se pudo predecir parcialmente la presencia de una especie explicada por el intercepto y el Área basal. Se aceptaron los coeficientes que presentaron un valor de $p<0.1$. En el Cuadro 13 se presenta la especie junto al porcentaje de la desviación explicada por el modelo, los coeficientes del intercepto y de la variable que forma parte del modelo predictivo. La gráfica de ordenación del análisis canónico de coordenadas principales se muestra en el

Anexo 10, donde se encuentra evidencia sobre las VA más importantes para explicar la ordenación de las parcelas según las especies que presentan.

Cuadro 12. Coeficientes de correlación de Spearman (ρ) y valores de p entre las variables ambientales medidas en las parcelas (n=27) del subgrupo de Bosque caducifolio, Corredor del Bosque Nuboso. Se muestran valores significativos ($p < 0.05$).

		Área basal	Altura del dosel	Densidad	Cobertura
Riqueza	ρ	0.44	0.46		0.62
	p	0.022	0.016		<0.001
Área basal	ρ		0.72	0.86	
	p		<0.001	<0.001	
Altura del dosel	ρ			0.59	
	p			0.001	
Pendiente	ρ	0.40	0.45	0.39	
	p	0.036	0.019	0.045	

Cuadro 13. Porcentaje de desviación explicada (DE), parámetro de dispersión (Dis) y coeficientes de los modelos predictivos de la presencia de especies de helechos en el subgrupo de Bosque caducifolio (n=27 parcelas), Corredor del Bosque Nuboso. In=Intercepto VA: Al=Altitud, Pe=Pendiente, OP=Orientación de la pendiente, De=Densidad, AB=Área basal, AD=Altura del dosel, Co=Cobertura.

Especie	DE	Dis	In	Al	Pe	OP	De	AB	AD	Co
<i>Phlebodium pseudoaureum</i>	45%	0.739	-9.185	-	-	-	-	13.941	-	-

8.6. Otros ambientes

A lo largo del trabajo de campo se encontraron parcelas aparentemente diferentes, lo cual se evidenciaba en las VA y en las especies de helechos, incluso en algunas parcelas no se detectó la presencia de ninguna especie. Parcelas que podrían estar más cercanamente relacionadas al grupo de Bosque nuboso se presentan en el Cuadro 15, indicando sus características generales.

Cuadro 15. Parcelas pertenecientes a ambientes especiales o atípicos en el Corredor del Bosque Nuboso, Baja Verapaz.

Parcela	Descripción
1 pang88	Bosque muy húmedo, posiblemente relacionado a tierras bajas, ubicado a 890 msnm. Las especies registradas en esta parcela no aparecen en ninguna otra.
2 past01	Parcela de reforestación con pinos jóvenes de 3 m de alto. Sin helechos.
3 bucq31	Bosque con alta pendiente, pinos aislados y vegetación baja de 3 m de alto. Helechos parecidos a los de Santa Rosa – Llano Largo.
4 posa48	Reforestación con pinos jóvenes de 2.5 m de alto. Pocas especies de helechos.
5 rtzul58	Rodal denso de cipreses altos, alta pendiente. Helechos parecidos a los de bucq31.

9. DISCUSIÓN

9.1. La metodología

El patrón uniforme para la distribución de las parcelas fue elegido por varias razones. Las más importantes fueron lograr la independencia entre las unidades muestrales y la representatividad de la muestra. La independencia estaba asegurada desde el inicio, ya que la metodología con parcelas pequeñas supone el análisis de variables a pequeña escala, con efecto local restringido al área de la parcela (Kessler 1999, Watkins *et al.* 2006). La representatividad de la muestra fue lograda en todas las áreas protegidas, exceptuando Cerro Verde. La muestra obtenida fue representativa ya que incluyó parcelas que representaron los gradientes de la arquitectura del bosque, del terreno y de los ensambles de especies en la proporción en que están presentes en las áreas protegidas y se logró registrar un número de especies de helechos que representó un alto porcentaje de las especies esperadas según los estimadores.

El trabajo no fue dividido en tratamientos o estratos a priori como lo han hecho otros autores en el mismo lugar, quienes utilizaron categorías altitudinales (García 1998) o edáficas (Cano 1990) para guiar sus estudios. Estas categorías no son válidas para el análisis por incluir unidades de muestreo heterogéneas en fisionomía del bosque y composición de especies, suponiendo homogeneidad. Esto provoca que la interpretación de la presencia de las especies vegetales sea errónea, además la muestra es poco representativa de la vegetación de las áreas protegidas al localizarse aglomerada cerca de los senderos. Investigadores en otros lugares (Kessler 1999, Salovaara *et al.* 2004, Watkins *et al.* 2006) han utilizado la estratificación altitudinal o edáfica para hacer viables los estudios en áreas muy extensas con gradientes muy amplios.

En esta investigación se planteó la medición de variables continuas, y se asumió que eran normalmente distribuidas, por lo que la distribución uniforme de las unidades muestrales correspondería a un muestreo aleatorio en donde la distribución de los datos no necesitaría ser dividida en estratos o tratamientos. Estas variables continuas colectadas al azar permitirían construir los diferentes gradientes en que las especies de helechos se expresarían como respuesta a éstos.

La representatividad de la muestra no fue posible para Cerro Verde cómo área protegida, donde la muestra contribuye a expresar los gradientes y relaciones de las especies de helechos, pero no representa la totalidad de condiciones del bosque, del terreno y los ensamblajes de especies del área protegida. La información registrada aquí solamente representa las condiciones del área restringida en que se distribuyó la muestra y fue suficiente para explorar las relaciones entre las VA y las especies de helechos. Evidencia de esto se observa en la Figura 6, donde las curvas de acumulación de especies presentan tendencia similar a la encontrada en otras áreas protegidas dentro del grupo de Bosque nuboso, lo que indica que el muestreo en el área fue suficiente para reflejar la similitud en la riqueza de especies, la cual es apoyada por la similitud en la composición de especies según el Cuadro 4.

Aunque no todas las parcelas fueron ubicadas exactamente en los puntos indicados en la planificación de la investigación, sino cerca de éstos, todas las parcelas son supuestamente independientes por ser pequeñas. Se asume que la amplia o reducida distancia entre cada unidad muestral, por lo menos en la escala de este trabajo, no afecta la presencia de las especies de helechos en una unidad muestral, esto debido a la capacidad de dispersión a larga distancia de las esporas (Barrington 1993). Por esto se asume que son las variables ambientales, especialmente aquellas a pequeña escala, las que realmente afectan la distribución de las especies.

Los registros de algunas especies de helechos de la familia Hymenophyllaceae fueron fusionados para el análisis estadístico. Esta reducción fue inevitable debido a la debilidad de las claves dicotómicas y descripciones para distinguir las especies, las que según Stolze (1981), podrían no ser especies diferentes.

Las VA también fueron transformadas. Debido a la escala circular de 0-360°, no fue posible ajustar la orientación de la pendiente a alguna distribución, por lo que debió modificarse en una variable categórica nominal según los cuatro puntos cardinales. Esta modificación permitió incluirla en los análisis de ordenación y en los modelos matemáticos para predecir la presencia de especies de helechos. Las otras VA también fueron modificadas como se indicó en la metodología para permitir los análisis de ordenación, esto para normalizar los valores extremos, estandarizar las distribuciones y mejorar el rendimiento de los gráficos.

9.2. La diversidad de helechos en el CBN

9.2.1. La diversidad en el paisaje

Se reporta la presencia de 128 especies de helechos en el CBN, en un paisaje heterogéneo. La riqueza de especies es comparable a la reportada en Costa Rica por Watkins y colaboradores (2006), quienes encontraron 294 especies de helechos y otros grupos afines en un intervalo altitudinal de 2960 m, también en un paisaje heterogéneo. En el CBN el intervalo altitudinal abarcó 1300 m. Si se elimina de la comparación la parcela de menor altitud, en Peña del Ángel, el intervalo altitudinal abarca 900 m y 116 especies, lo que resulta en una riqueza de especies similar o mayor a la encontrada en Costa Rica.

La alta riqueza de especies en esta investigación se podría explicar por varios fenómenos, como la perturbación antropogénica intermedia (Whittaker *et al.* 2001), u otros asociados a la elevación, como la productividad intermedia, la máxima humedad, y el efecto geométrico del dominio medio, el cual atribuye la alta riqueza al traslape de la distribución de varias especies (Colwell *et al.* 2004, Cardelús *et al.* 2006). Este efecto altitudinal no debería presentar mayor variación en el gradiente tan corto de esta investigación.

La riqueza de especies esperada fue mejor calculada por el estimador Jackknife de segundo orden, el que rindió resultados relativamente equilibrados (Cuadro 3). La riqueza fue sobreestimada por el estimador Chao 2, que es muy sensible a las muestras pequeñas. En las tres áreas protegidas con mayor número de parcelas y en el total de parcelas, los valores fueron similares entre los dos estimadores, habiéndose encontrado dentro de las parcelas el 58-73% de las especies esperadas, porcentaje que aumentó al 75-93% considerando las especies encontradas fuera de las parcelas. Una interpretación similar puede darse a las curvas de acumulación de especies (Figura 5), que aunque no parecen demasiado cercanas a una asíntota, muestran que es muy probable que se conozca un alto porcentaje de las especies de helechos del lugar. Esta investigación presenta un muestreo exitoso, porque aunque se puede mejorar al aumentar el número de parcelas, se optimizaron los recursos invertidos con relación al porcentaje de información obtenido y se registró un alto porcentaje del número de especies esperadas para el área. Esto concuerda con lo esperado para la metodología (Watkins *et al.* 2006).

Se encontraron ocho especies de helechos arborescentes y subarborescentes, especies características de los bosques nubosos, y referidas como especies amenazadas de extinción (Véliz & Vargas 2006). Estos helechos, junto con las especies poco conocidas, las especies endémicas y los nuevos registros para Guatemala, hacen de esta pequeña porción de territorio una importante zona de conservación de especies de helechos y posiblemente de otros grupos de organismos.

Se interpreta alta diversidad beta basada en los valores de complementariedad en el Cuadro 4, donde cada área protegida no contiene la totalidad de las especies en el paisaje. Si se toma como norma la comparación respecto al Biotopo del Quetzal, que puede ser considerado un ejemplo de bosque nuboso, las otras áreas protegidas presentan algunas especies exclusivas, y comparten solo la minoría de las especies con el Biotopo. Los ensambles de especies diferentes son representados con valores extremadamente altos (>0.9), posiblemente no relacionados al pertenecer a distintos fragmentos del paisaje. Es la unión de los registros de todos los parches lo que permite alcanzar alta riqueza de especies, por lo que es importante la conservación de éstos.

No se encontraron publicaciones semejantes para comparar el índice de diversidad gamma, pero éste se utilizó de todas maneras para establecer un precedente y proponer su uso en nuevos estudios. Una diversidad alfa promedio menor, es decir que se encontrara menor número de especies en promedio por área protegida, habría provocado que el índice fuera más bajo. También habría sido menor si la diversidad beta fuera menor, producto de que la mayoría de especies se encontrara en todas las áreas protegidas o existieran menos áreas protegidas. La alta diversidad gamma en el CBN depende de la presencia de varias áreas protegidas con diferentes especies entre sí.

9.2.2. Los distintos bosques

Es importante resaltar la heterogeneidad de los lugares en el CBN. No puede considerarse todo como un bosque nuboso homogéneo, idea algunas veces asumida al referirse al CBN. Esta heterogeneidad se reflejó en casi todas las variables consideradas en la investigación. Cuatro de las seis VA continuas fueron calificadas con distribución no normal según la prueba de Shapiro-Wilk (Cuadro 2), lo cual se explicó por la presencia de valores

superiores extremos en algunas variables e inferiores en otras y asimetría en la distribución de los datos (Figura 4). Si la cobertura boscosa fuera similar en todo el CBN, no deberían existir estas irregularidades, y la distribución de las VA tendería a la normalidad (Richards 1996). Las parcelas disímiles formarían parte de una porción azonal evidente y tan minoritaria del muestreo, que podrían fácilmente ser removidas para ser analizadas por separado (Kluge & Kessler 2006).

Aunque la heterogeneidad de los lugares fue evidente en el campo, encontrándose por una parte bosques nubosos, oscuros, húmedos y fríos y por otra parte bosques caducifolios, secos, con abundante luz hasta el suelo, se buscó su expresión en el análisis de las VA y la presencia de especies para describirla mejor. Información importante se encuentra en los resultados de las pruebas de Mantel donde la composición de especies y las VA mostraron evidencia de un patrón espacial. Como se observa en la Figura 2, las parcelas se pueden organizar en dos subgrupos asociados a su distribución espacial respecto al parteaguas de cuencas: parcelas con bosque caducifolio en Santa Rosa – Llano Largo ubicadas hacia el noroeste en el valle intermontano semiárido y parcelas con bosque nuboso en las montañas húmedas hacia el centro y este. Otras parcelas aisladas también contribuirían al establecimiento del patrón espacial pero en menor medida, como las de Peña del Ángel y Hacienda Pastores.

Los coeficientes de correlación entre las VA y la riqueza por separado muestran un fenómeno importante (Cuadro 5). La correlación mejor establecida ocurre entre la altitud y la riqueza de especies, otras correlaciones importantes también relacionan a la riqueza con otras variables. Para explicar este resultados es necesario mencionar que el bosque caducifolio se encontraba en Santa Rosa – Llano Largo entre 1400 y 1650 msnm. Respecto al bosque nuboso, presentaba árboles más dispersos, con troncos menos gruesos, menor porcentaje de cobertura por las hojas que dejaban pasar la luz hasta el suelo del bosque y menor cantidad de especies de helechos (Cuadro 3).

Gráficamente se pueden ordenar las parcelas según su composición de especies (Figura 7) en grupos discretos, con el bosque nuboso por un lado, el bosque caducifolio por el otro y muy pocas parcelas intermedias. La división de la muestra basada en las diferentes áreas protegidas es apoyada por la tendencia de crecimiento de la diversidad alfa expresada en las

curvas de acumulación de especies (Figura 6) y por la diversidad beta expresada en los índices de complementariedad (Cuadro 4). En la discusión posterior se utiliza la división propuesta en el Cuadro 6, que se realizó apoyándose en análisis de ordenación y clasificación (Figura 7 y Anexo 7).

La división del grupo de datos inicial en dos subgrupos se apoyó también en la distribución de las VA, que por lo menos en el subgrupo de Bosque nuboso, se acercó más a la normalidad (Cuadro 7 y Figura 11) perdiéndose, según las pruebas de Mantel, la relación con un patrón espacial.

En el subgrupo de Bosque caducifolio la distribución de las VA no se mostró normal (Cuadro 11). Posiblemente la disminución drástica en el número de parcelas provocó que los datos parecieran series incompletas (Figura 15), con asimetrías y varios valores extremos. Aunque las distribuciones no fueran normales, el análisis de ordenación basado en especies (Figura 13) sugiere que la varianza entre parcelas es homogénea, por lo que puede tratarse estadísticamente como una muestra.

9.2.3. El bosque nuboso

En el subgrupo de Bosque nuboso con 51 parcelas presentado en el Cuadro 6 se encontraron 83 especies de helechos, que al complementarse con las especies encontradas fuera de las parcelas alcanzó el total de 103 especies. Un estudio en bosques nubosos de Chiapas también reportó la presencia de 103 especies de helechos, de los cuales 83 fueron registrados a lo largo de transectos (Williams-Linera *et al.* 2005).

Previo a esta investigación, en el área del CBN solamente se habían realizado estudios florísticos en el Biotopo Universitario para la Conservación del Quetzal. El listado de especies de helechos conocidas para ésta área protegida aumentó de 21 especies en 1997 (Véliz 1997) a 41 especies en 1998 (García 1998) y a 101 en esta investigación. El Biotopo del Quetzal podría ser el área con mayor cantidad de especies de helechos en el CBN al presentar mayor área y mayor rango altitudinal. Además de la mayor área que implicó mayor número de parcelas, más esfuerzo fuera de las parcelas fue invertido en el Biotopo del Quetzal, por esto es notable el aumento de la riqueza con 40 especies encontradas de esta manera.

El conocimiento de la riqueza de especies del subgrupo de Bosque nuboso es muy completo. En las parcelas se encontró el 71% de las especies esperadas, porcentaje que aumentó al 92% al considerar las especies encontradas fuera de las parcelas. La metodología demostró ser suficiente para registrar un alto porcentaje de las especies en este tipo de bosque, lo que es apoyado también por la curva de acumulación de especies (Figura 9).

Las áreas protegidas del subgrupo de Bosque nuboso presentan curvas de acumulación de especies con tendencias parecidas (Figura 6), varias especies compartidas y bosques con apariencia similar. Las cinco áreas protegidas podrían considerarse fragmentos de un mismo bosque. Como se esperaría, la mayoría de las VA observadas en las parcelas del subgrupo de Bosque nuboso presentaron distribuciones normales (Cuadro 7, Figura 11), las pocas parcelas con datos extremos se retiraron del análisis y se trabajó finalmente con un subgrupo de 48 parcelas. Las parcelas eliminadas por sus valores extremos en algunas variables, junto a otras aparentemente alejadas del grupo principal (Figura 10) están apoyadas para su mención especial por la composición de sus especies.

En cada una de las parcelas atípicas del grupo se lograron hacer importantes observaciones. La parcela bucq31 correspondía a un pinar alto, con un guamil de cerca de tres metros de alto creciendo sobre una pendiente casi vertical. El lugar parecía seco, y se encontraron algunas especies parecidas a las del bosque caducifolio como *Adiantum feei*, *Pteridium caudatum*, *Blechnum glandulosum*, *Pityrogramma ebenea* y *Polypodium subpetiolatum*. Estas especies se discuten en la sección del bosque caducifolio. Otras especies encontradas fueron *Thelypteris melanochlaena* y *Nephrolepis pectinata*.

En la parcela posa48 se encontró un terreno reforestado con pinos, que aunque era muy húmedo, estaba muy expuesto a la luz solar. Posiblemente por el mantenimiento mecánico o químico dado a la plantación para favorecer el crecimiento exclusivo de los pinos, se encontraron solamente especies de helechos invasivos o que crecen a orillas de los caminos (Moran & Riba 1995), las cuales son comunes y de amplia distribución como *Pteridium caudatum*, *Pityrogramma ebenea*, *Phlebodium pseudoaureum* y *Thelypteris tuerckheimii*. Similares condiciones se observaron en la parcela de la Hacienda Pastores, donde la reforestación de pino estaba descuidada y los pinos jóvenes se encontraban rodeados de un

denso guamil de un par de metros de altura, lo que posiblemente no dejaba lugar para el crecimiento de helechos.

La tercera parcela retirada fue rtzu58, que se ubicó en un rodal de cipreses altos, posiblemente un monocultivo con varias décadas creciendo, donde no se encontró un guamil denso. Similar a las otras parcelas eliminadas, posiblemente por la influencia alelopática de las coníferas, las especies de helechos encontradas fueron comunes y de amplia distribución como *Adiantum feei*, *Nephrolepis pectinata* y *Pityrogramma ebenea*. Estas tres especies de helechos, comunes a las parcelas atípicas, no fueron encontradas en otras parcelas del subgrupo de Bosque nuboso. En esta parcela también se encontraron dos especies, de amplia distribución, pero comunes en otros estudios realizados en bosques húmedos y nubosos, que fueron *Serpocaulon loriceum* y *Lellingeria prionodes*. En estas tres parcelas eliminadas y en las otras parcelas intermedias (rtzu59 y cver6) es notable la baja proporción o ausencia total de especies de helechos epifitos.

Entre las parcelas típicas del subgrupo de Bosque nuboso las especies más comunes fueron *Cyathea divergens* var. *tuerckheimii*, *Serpocaulon loriceum*, *Peltapteris peltata*, *Alsophila salvinii* e *Hymenophyllum crassipetiolatum*. Estas especies se encontraron bajo diferentes valores de las VA, por lo que podrían ser designadas como las especies generalistas y características del bosque nuboso del CBN.

Las familias más importantes por su porcentaje en las incidencias totales, es decir por el número de veces que aparecen en el muestreo en la forma de cada uno de sus diferentes géneros son Grammitidaceae (Polypodiaceae-Grammitideae) (19%), Hymenophyllaceae (17%), Dryopteridaceae (16%) y Cyatheaceae (15%). Estas pueden ser las familias más representativas del bosque nuboso, lo cual concuerda con investigaciones realizadas en otros bosques nubosos de Mesoamérica (Williams-Linera *et al.* 2005, Watkins *et al.* 2006).

Las familias más comúnmente encontradas en el bosque nuboso suman el 66% de las incidencias totales, por lo que hace parecer que otras familias también asociadas a los bosques nubosos y húmedos, como Blechnaceae, Dicksoniaceae y Lophosoriaceae (Stolze 1976, Stolze 1981, Moran & Riba 1995), sean relativamente raras. Esto concuerda con otros estudios realizados en bosques similares (Williams-Linera *et al.* 2005, Watkins *et al.* 2006).

Las familias Grammitidaceae (Polypodiaceae-Grammitideae) e Hymenophyllaceae aunque presentan varios géneros y especies además de ser comunes, no logran formar parte de la vegetación dominante del bosque nuboso. Son plantas pequeñas, epifitas que contribuyen a dar el aspecto propio del bosque nuboso poblando densamente las ramas y troncos de las especies leñosas. La familia Cyatheaceae con tres de sus especies comúnmente distribuidas, *Cyathea divergens* var. *tuerckheimii*, *C. valdecrenata* y *Alsophila salvinii*, sí logra formar parte de la vegetación dominante en el sotobosque y en las pequeñas perturbaciones dentro y fuera del bosque, donde forman densas colonias y guamiles. El listado completo de las especies de helechos registradas en el bosque nuboso del CBN se encuentra organizado por áreas protegidas en el Anexo 4.

9.2.4. El bosque caducifolio

En el subgrupo de Bosque caducifolio, con 27 parcelas, presentado en el Cuadro 6 se encontraron 21 especies de helechos, que al complementarse con las especies encontradas fuera de las parcelas alcanzó el total de 27 especies. Si estos datos se comparan con aquellos encontrados en el Biotopo del Quetzal utilizando 25 parcelas (61 especies dentro de las parcelas), se puede asegurar que el bosque caducifolio presenta menos especies que el bosque nuboso: aproximadamente un tercio de éstas. Se encontraron solamente tres especies en común con el subgrupo de Bosque nuboso: *Niphidium crassifolium*, *Phlebodium pseudoaureum* y *Pteridium caudatum*. Estas especies son generalistas, y se encontraron en lugares perturbados del bosque nuboso.

El conocimiento de la riqueza de especies del subgrupo de Bosque caducifolio es moderado. En las parcelas se encontró el 58% de las especies esperadas, porcentaje que aumentó al 75% al considerar las especies encontradas fuera de las parcelas. También se observa que se tiene poca certeza sobre el conocimiento de la riqueza total en el bosque caducifolio basado en la curva de acumulación de especies (Figura 14), que presenta amplios límites al 95%. Este desconocimiento relativo puede estar relacionado al tamaño de la muestra, que es menor y con menor número de especies en relación a los datos del subgrupo de Bosque nuboso. Durante la etapa de campo existían pocas esperanzas de encontrar especies nuevas para el listado del área, eran pocas las especies encontradas en

cada parcela y éstas eran comunes en otras parcelas. Se esperaría que al aumentar el esfuerzo, aumente la certeza sobre la efectividad del muestreo, pero no aumente demasiado el número de especies. La gran extensión del área protegida Santa Rosa – Llano Largo contribuyó a que las parcelas estuvieran bien distribuidas y se encontraran especies nuevas incluso en la segunda mitad del muestreo en el área. La tendencia en la acumulación de especies es notablemente diferente a la observada en el bosque nuboso, pareciendo alcanzar una asíntota con un menor esfuerzo (Figura 6).

Aunque las VA no se normalizaron al formar el subgrupo de Bosque caducifolio, la gráfica de ordenación en la Figura 13 sugiere que las parcelas pertenecen a un conjunto de datos con varianza homogénea, por lo que fue posible tratarlo estadísticamente como una muestra. Para los análisis de ordenación fue necesario fusionar las parcelas totalmente similares. Siete de las parcelas no presentaron ninguna especie de helecho, todas eran pastizales o guamiles densos con algunos pinos altos, donde se encontró indicios de incendios recientes. Tres parcelas presentaron una sola especie, *Polypodium sanctae-rosae*, que fue la especie más común en el subgrupo de Bosque caducifolio, encontrándose en el 44% de las parcelas. Todas las parcelas, exceptuando una, presentaron menos de cinco especies de helechos, la excepción presentó 10 especies de helechos y se ubicó en un bosque de encinos viejo, aparentemente similar a otros encinales. Nueve de las especies de helechos encontradas en el subgrupo de Bosque caducifolio corresponden al hábito epífita, aunque en esta localidad presentaron a veces hábito epipétrico o terrestre.

Las otras especies más comunes en el bosque caducifolio fueron *Pteridium caudatum*, *Asplenium aethiopicum* y *Phlebodium pseudoaureum*. Las familias más importantes por su porcentaje en las incidencias totales, es decir por el número de veces que aparecen en el muestreo en la forma de cada uno de sus diferentes géneros son Polypodiaceae (62%) y Pteridaceae (16%). Estas pueden ser las familias más representativas del bosque caducifolio, lo cual concuerda con su afinidad fitogeográfica, hacia las regiones semiáridas de Norteamérica. Las especies encontradas aquí de la familia Pteridaceae y las polipodiáceas escamosas como *Polypodium* y *Pleopeltis*, tienen su centro de origen posiblemente en los valles áridos y desiertos del norte de México (Gómez 1982), lugares posiblemente parecidos a los valles semiáridos intermontanos del centro de Guatemala.

Asplenium aethiopicum es cosmopolita y se distribuye en casi todo el mundo, en amplia diversidad de hábitats y *Pteridium caudatum* se distribuye principalmente en hábitats montanos, perturbados y un poco secos (Moran & Riba 1995). Algunos de estos helechos presentan escamas como adaptación para evitar la pérdida de agua, y permanecen enrollados durante la sequía para continuar vivos hasta la estación lluviosa (Moran 2004).

9.3. La distribución de las especies de helechos como respuesta a las variables ambientales

9.3.1. Evidencia indirecta

En esta sección se considera el análisis de gradiente indirecto, es decir los análisis de ordenación y clasificación basados en la composición de especies, sin considerar las VA, y fuertemente apoyados en las observaciones realizadas en el campo.

En la Figura 10 y el Anexo 8 se observan parcelas alejadas del conglomerado de parcelas típicas del bosque nuboso. Las parcelas bucq31, posa48 y rtzu58 fueron comentadas en la sección anterior, en conclusión presentaban bosques dominados por coníferas, guamiles bajos o pastizales, poca humedad y pocas especies de helechos, que son parecidas a las especies del bosque caducifolio o eran especies cosmopolitas. La riqueza osciló entre cinco y siete especies de helechos por parcela.

Las otras parcelas atípicas son bucq35, posa42, rtzu59, cver6 y cver16. Estas parcelas se ubicaron en guamiles con diferente grado de desarrollo, muy húmedos, colindando directamente con grandes parches de bosque nuboso aparentemente maduro. Aquí se encontraron los helechos más comunes de familias propias del bosque nuboso como Cyatheaceae (*Cyathea*), Grammitidaceae (*Cochlidium*, *Melpomene*), Thelypteridaceae (*Thelypteris*) y Gleicheniaceae (*Sticherus*). Las especies de *Thelypteris* y *Sticherus* se encontraron solamente a orillas de los senderos, a orillas del bosque o en perturbaciones recientes dentro del bosque. La riqueza osciló entre seis y trece especies de helechos por parcela.

En el conglomerado de parcelas típicas del bosque nuboso (subgrupo de Bosque nuboso) fue más difícil encontrar patrones a simple vista. El bosque aquí es húmedo, con árboles latifoliados, altos y con gruesos fustes y el aire es frío. Aquí se encontró la mayor diversidad de helechos, casi todas las especies eran propias de los bosques nubosos o por lo

menos de bosques muy húmedos. La riqueza osciló entre ocho y 23 especies de helechos por parcela.

Con esta evidencia se puede proponer que en el bosque nuboso existen gradientes asociados a la arquitectura del bosque. Los árboles altos, frondosos y con troncos gruesos provocan menor disponibilidad de luz, mayor humedad y menor temperatura (Richards 1996). La presencia de coníferas provoca un efecto negativo sobre la riqueza de especies de helechos. En estado natural, las coníferas aparentemente superan a los árboles latifoliados perennifolios solamente en lugares secos o propensos a incendios. Las reforestaciones con pinos o las plantaciones de éstos pueden ser nocivas para la diversidad de helechos y posiblemente de otros taxones propios del bosque nuboso. Con las condiciones climáticas favorables de la zona, la mejor opción para recuperación del bosque es la regeneración natural, que tomaría menos décadas para albergar mayor cantidad de especies de helechos, y seguramente también de otros taxones, propios del bosque nuboso.

En la Figura 13, las parcelas del subgrupo de Bosque caducifolio, ordenadas por la composición de especies, están relacionadas con el eje de Dimensión 1. Hacia los valores negativos se encuentran bosques de encino, aparentemente maduros con árboles no tan altos, pero con troncos gruesos que presentaban bromeliáceas epifitas. Los helechos de estas localidades eran principalmente epifitos o epipétricos, de las familias asignadas en la sección anterior como propias de este tipo de bosque (Gómez 1982).

Hacia el centro de la gráfica se encuentran las parcelas sin especies de helechos o con una sola especie. Hacia el lado positivo del eje se encuentran parcelas con guamiles bajos, encinos jóvenes dispersos, pinos en diferentes tamaños y densidades, y evidencia de incendios. Las especies son principalmente terrestres y de amplia distribución (Moran & Riba 1995). La especie más común en estas parcelas es *Pteridium caudatum*, una especie invasiva, con caracteres que pueden conferirle resistencia a los incendios (Stolze 1981, Moran & Riba 1995). En el bosque caducifolio también se observa el efecto nocivo de los pinares, posiblemente asociado a los incendios forestales. En esta localidad los pinares parecen naturales, no asociados a plantaciones o reforestaciones.

9.3.2. Evidencia directa

Se ha discutido que las correlaciones del Cuadro 5 presentan evidencia útil para apoyar la división del grupo original de datos, y no para explicar la presencia de especies de helechos. En cambio, las correlaciones del Cuadro 8 permiten descubrir algunos patrones en los datos del subgrupo de Bosque nuboso. Las notables correlaciones del área basal y la riqueza de especies con la altitud indican que mientras más se sube en las montañas del bosque nuboso, se encuentran bosques con árboles más gruesos y antiguos, y mayor cantidad de especies de helechos. Esto es fácil de comprender, ya que las partes bajas y medias de las montañas son más propensas a las perturbaciones antropogénicas, como la tala de árboles, los incendios y la influencia de agroquímicos. Las parcelas a menores altitudes coinciden algunas veces con guamiles que presentan baja área basal y pocas especies de helechos.

Las correlaciones positivas entre las variables relacionadas a la arquitectura del bosque (densidad, área basal y altura del dosel) indican que ésta puede ser considerada como un gradiente, y que posiblemente una sola de éstas variables serviría para representar la arquitectura. Lo mismo puede discutirse sobre el Cuadro 12, que presenta relaciones similares entre las variables de arquitectura del bosque. En el Cuadro 12 también se encuentra una relación positiva de la riqueza con los gradientes de arquitectura del bosque, aumentando la riqueza en bosques con árboles más grandes y antiguos.

La correlación en el Cuadro 12 entre la riqueza y la cobertura podría estar influenciada por la abundancia de pastizales descubiertos, en los que generalmente no se encontraron especies de helechos, por lo que la correlación no describe un gradiente continuo, sino la diferencia entre variables casi categóricas de cobertura en el bosque y descubierta total en el pastizal. Lo mismo se puede asumir de las correlaciones con la pendiente, donde los pastizales se encontraron principalmente en zonas planas. Esto contribuye a explicar la carencia de normalidad en la distribución de los datos de las VA en el bosque caducifolio.

Las principales VA para ordenar las unidades muestrales variaron en cada subgrupo de parcelas, esto apoyado por las ordenaciones canónicas (Anexos 9 y 10). En el bosque nuboso las principales variables fueron Altitud y Área basal. Los datos de estas variables forman un gradiente continuo, que sin embargo no es totalmente natural, lo que podría

implicar algún efecto de origen antropogénico, así que la discusión de los modelos predictivos puede encontrar alguna fuente de información en este origen.

En el bosque caducifolio las variables más importantes fueron densidad, altitud y cobertura. Como se discutió anteriormente, estas variables son poco útiles para describir un gradiente continuo en el bosque caducifolio.

En los análisis con regresiones generalizadas (GLM) se calcula el porcentaje de la varianza explicada por el modelo. Por medio de ajustes de los valores de la varianza observada respecto a una distribución binomial, se contrasta la varianza explicada por el modelo en cuestión contra la varianza explicada por un modelo nulo, que no explica ni una fracción de la distribución de los datos observados. Con esto se obtiene un valor de p , que indica la pertinencia de utilizar un determinado modelo, y también un porcentaje de la varianza observada explicada por el mismo modelo.

Diez especies de helechos no fueron consideradas para el análisis con modelos predictivos por no presentar una respuesta a las VA. En este tipo de análisis la presencia de una especie se considera la variable de respuesta a un grupo de variables predictoras. En los casos de las diez especies que no presentaron respuesta a las VA, el porcentaje de varianza explicada por el modelo era menor al 20%, lo que permite concluir que estas especies son generalistas de todas las condiciones observadas en las VA y que en realidad son otras variables, no medidas en esta investigación, las que explican su presencia.

Algunas especies fueron eliminadas de los análisis con GLM, debido a que el porcentaje de varianza explicada por los modelos era del 100%, dato irreal, que coincidió en todos los casos con un valor de dispersión cercano a cero. Esto indicaba que la especie presentaba una distribución anidada. Todos sus registros, que deberían no ser más de uno o dos en raros casos, se encontraron en parcelas contiguas en una matriz de distancias basada en VA. Se explicaba toda la varianza debido a que las condiciones ambientales donde la planta se presentaba eran las mismas para todos los casos documentados, sobre todo si los registros de la especie estaban basados en una sola parcela. Para estas especies se puede concluir que son especies raras, con una o dos incidencias, por lo que los datos no permiten el análisis de este tipo.

Para cada una de las 15 especies analizadas exitosamente con las regresiones generalizadas (Cuadros 10 y 13) se puede escribir una discusión apoyada en las observaciones en el campo, pero aquí se resumen en algunas generalizaciones. Algunas de las especies con parámetros de dispersión alrededor de 0.5 (*Terpsichore semihirsuta*, *Polypodium ursipes* y *Asplenium harpeodes*) podrían ser consideradas como especies con datos insuficientes. Estas especies están principalmente asociadas positivamente a la altitud, fueron registradas la mayoría de las veces en las partes altas del Biotopo del Quetzal y Cerro Verde. Los rangos altitudinales reportados para estas especies son variables (Moran & Riba 1995), por lo que podría considerarse que en el CBN los datos están principalmente influenciados por otro gradiente correlacionado a la altitud. En este caso se propone el efecto de la matriz de usos de la tierra de la que están rodeados los fragmentos de bosque (Finegan & Bouroncle 2008), el cual disminuye en estas AP con la altitud, ya que el borde se encuentra en la parte baja de la montaña y con el aumento en la altitud el efecto de éste debería disminuir. Además, las áreas protegidas más grandes son las que presentan terrenos a mayor altitud, y por lo mismo mayor oportunidad de presentar más área libre del efecto de la matriz (Arroyo-Rodríguez & Mandujano 2008).

Las especies más exitosas en el análisis con GLM son aquellas que presentan parámetros de dispersión cercanos a uno, porque su distribución es aparentemente al azar debido a lo bien representadas que están en la muestra. Puede resaltarse *Cyathea valdecrenata*, una especie asociada positivamente a la pendiente y negativamente al área basal, lo que concuerda con las observaciones en el campo. Esta especie se distribuye en laderas muy inclinadas, pero principalmente en lugares perturbados en el bosque. Se encontró creciendo en áreas donde habían muerto árboles grandes, los cuales habían derrumbado el bosque a su alrededor al caer. También crecía cerca del borde del bosque y en guamiles. La presencia de *Melpomene anfractuosa* se asume de manera similar.

La presencia de casi todas las especies presenta algún grado de correlación con la altitud, y esta variable, como se ha observado, presenta correlación con las variables que expresan las características estructurales del bosque, especialmente el área basal, la cual también puede estar afectada por el efecto de la matriz de usos de la tierra (Arroyo-Rodríguez & Mandujano 2008, Finegan & Bouroncle 2008). Las especies asociadas positivamente a la

altitud y a otra variable propia de la arquitectura del bosque (*Trichomanes hymenophylloides*, *Hymenophyllum crassipetiolatum*, *H. polyanthos* y *Elaphoglossum erinaceum*) pueden considerarse especies propias del bosque protegido, que se distribuyen en áreas ajenas al efecto del borde.

De acuerdo con lo discutido anteriormente, la especie *Sticherus brevipubis* se encuentra asociada negativamente a la altitud y a la pendiente, condiciones propias de la parte baja de las montañas, por lo que se puede considerar que la especie está relacionada a lugares con un grado evidente de perturbación del bosque.

La especie *Phlebodium pseudoaureum* en el bosque caducifolio muestra una importante correlación positiva con el área basal. Esto se explica porque las plantas siempre fueron observadas creciendo como epífitas, por lo que es más probable que crezca en árboles antiguos con troncos gruesos y mayor cantidad de sustrato acumulado sobre sus ramas y entre la corteza.

Los datos de la variable orientación de la pendiente no son discutidos profundamente. Los resultados se mencionan como un indicio, ya que al dividir la variable en cuatro categorías no se contó con un tamaño de muestra suficiente para realizar conclusiones válidas. La variable porcentaje de cobertura tampoco se discute, ya que en el bosque nuboso presentó un rango de cerca del 10%, por lo que los valores observados en el campo son muy similares, y las sutiles variaciones entre las unidades de muestreo podrían estar fuertemente influenciadas por el observador.

9.4. La conservación de los helechos en el CBN

La mayoría de las especies presentaron una respuesta asociada a la altitud y a alguna de las variables de la arquitectura del bosque, lo que se propone interpretar como una asociación positiva a los bosques maduros y secundarios antiguos bien conservados. Aunque la complementariedad fue alta entre las AP del grupo de Bosque nuboso, se observa la mayor cantidad de especies propias del interior del bosque en las áreas protegidas más grandes y con mayor altitud. Esto puede ser entendido de dos formas. Un efecto geométrico relacionado al tamaño del área podría favorecer el crecimiento de más especies, ya que habría mayor disponibilidad de hábitats en lugares más amplios. Podría interpretarse

también que las áreas más grandes permiten evitar mejor el efecto del borde en las zonas más internas del área, y considerarse así una guía para el manejo de AP.

Se ha encontrado evidencia de que el área basal de especies de bosque primario y la riqueza de especies vegetales están relacionadas positivamente con el tamaño del parche de bosque, mientras que el área basal de especies de bosque secundario está relacionada negativamente con éste (Arroyo-Rodríguez & Mandujano 2008). Es más probable que el efecto del borde y de la matriz de usos de la tierra afecte a los parches más pequeños, provocando el incremento en la tasa de mortalidad y daño en árboles grandes y aumentando la tasa de sustitución de especies de bosque primario por especies de bosque secundario (Finegan & Bouroncle 2008). En estos escenarios, las especies de helechos al estar asociadas a las características de la arquitectura del bosque o al efecto de borde en los parches de bosque, podrían funcionar como indicadores en diferentes estrategias de manejo del paisaje.

Estudios en diferentes grupos de animales han propuesto que las características que permitirían a las especies sobrevivir a la inminente fragmentación del paisaje son una alta tasa de crecimiento de la población y la capacidad para dispersarse a través de hábitats abiertos (Ranganathan & Daily 2008). Se podría decir que los helechos presentan estas características, solamente que desde el punto de vista vegetal. Se reproducen en grandes cantidades por esporas que pueden ser dispersadas a grandes distancias por el viento.

En el CBN la estrategia de conservación apoyada en el manejo de áreas protegidas podría rendir buenos resultados conservando las especies de helechos. Las áreas más grandes albergan especies raras propias de los bosques maduros, por lo que al distribuirse las especies en más de un área protegida del Corredor, posiblemente se mantiene el flujo genético entre las poblaciones. Es importante también plantear escenarios realistas que consideren la complejidad del paisaje fragmentado, las necesidades sociales, el cambio climático y las oportunidades de conservación, lo que permitirá implementar mejores estrategias de manejo.

10. CONCLUSIONES

- 10.1. En el Corredor del Bosque Nuboso se encontraron 128 especies de helechos, pertenecientes a 42 géneros y 18 familias.
- 10.2. Se reportó la presencia de tres especies de helechos como nuevos registros para el país.
- 10.3. Se documentó la presencia de *Lellingeria dissimulans* (Maxon) A.R. Sm., un helecho endémico de la localidad.
- 10.4. La metodología de muestreo fue exitosa, ya que se colectó dentro de las unidades muestrales el 73% de las especies totales de helechos estimadas (Jacknife de segundo orden) para el Corredor del Bosque Nuboso.
- 10.5. Se conoció el 93% (73% dentro de las parcelas y 20% más fuera de éstas) de las especies de helechos estimadas (Jacknife de segundo orden) para el Corredor del Bosque Nuboso.
- 10.6. Se documentó la presencia de varias especies de helechos amenazadas de extinción.
- 10.7. Se reconocieron dos tipos de bosque dentro del Corredor del Bosque Nuboso: Bosque nuboso y Bosque caducifolio.
- 10.8. Se determinó que el bosque nuboso del Corredor es tan rico en especies de helechos como los bosques nubosos de otros países.
- 10.9. El mosaico de parches de bosques y otros tipos de cobertura vegetal contribuyen a mantener alta diversidad de especies de helechos en el Corredor del Bosque Nuboso.
- 10.10. Se identificaron algunas características del terreno (altitud y pendiente) y características estructurales del bosque (área basal y cobertura) asociadas a la distribución de algunas especies de helechos.

- 10.11. La altitud junto a las características estructurales del bosque (área basal y cobertura) y el efecto del borde se proponen como predictores de la distribución de helechos en las áreas protegidas.
- 10.12. El sistema de áreas protegidas en el Corredor del Bosque Nuboso podría estar contribuyendo a la conservación de la diversidad de especies de helechos de este tipo de bosque.

11. RECOMENDACIONES

- 11.1. Aplicar esta metodología en otras localidades con diferentes tipos de bosque para investigar la diversidad y distribución de helechos.
- 11.2. Repetir esta investigación en algunas décadas para evaluar el éxito del establecimiento de áreas protegidas y corredores como estrategia de manejo para la conservación de la diversidad de especies.
- 11.3. Estudiar los efectos del borde y la matriz de usos de la tierra relacionados a la distribución y riqueza de las especies de helechos.
- 11.4. Estudiar la regeneración natural del bosque en el Corredor del Bosque Nuboso.
- 11.5. Considerar las especies de helechos como una opción para el monitoreo con especies indicadoras.
- 11.6. Considerar el cambio climático y las actividades económicas humanas al planificar la conexión entre parches de bosque o áreas protegidas.
- 11.7. Evitar la reforestación y silvicultura de pinos en las áreas que originalmente estuvieron cubiertas con bosque nuboso en el Corredor del Bosque Nuboso.

12. REFERENCIAS

- Arroyo-Rodríguez V. & Mandujano S.** 2008. Efectos de la fragmentación sobre la composición y la estructura de un bosque tropical lluvioso mexicano. pp.179–196. (En Harvey C. A. & Sáenz J. C. eds. Evaluación y conservación de la biodiversidad en paisajes fragmentados de Mesoamérica. Costa Rica: INBio, 2008. 620pp.)
- Bach K. & Gradstein S.** 2007. Cambio hipsométrico de la vegetación en un bosque nublado de los Yungas de Bolivia- metodología y cinturones altitudinales. *Ecología en Bolivia* 42(2):83–101.
- Barrington D.** 1993. Ecological and historical factors in fern biogeography. *Journal of Biogeography* 20:275–280.
- Brown M., de la Roca I., Vallejo A., Ford G., Aguilar B. & Haacker R.** 1996. Un análisis del valor del bosque nuboso en la protección de cuencas: Reserva de Biosfera Sierra de las Minas, Guatemala y Parque Nacional Cusuco, Honduras. Guatemala: Centro RARE. 148pp.
- Cano E.** 1990. Estudio semidetallado de los suelos del Biotopo Universitario para la Conservación del Quetzal, “Mario Dary Rivera”, Purulhá, Baja Verapaz, Guatemala. Guatemala: Universidad de San Carlos (Tesis de graduación, Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia). 37pp.
- Cardelús C., Colwell R. & Watkins J.** 2006. Vascular epiphyte distribution patterns: explaining the mid-elevation richness peak. *Journal of Ecology* 94: 144–156.
- Caro M. T. & O’Doherty G. O.** 1999. On the use of surrogate species in conservation biology. *Conservation Biology* 13:27–29.
- Centro de Estudios Conservacionistas – CECON.** 2002. Plan Maestro 2000-2004, Biotopo Universitario para la Conservación del Quetzal “Mario Dary Rivera”. Guatemala: Universidad de San Carlos (Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia). 48pp.
- Colwell R. K.** 2006. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Versión 8. Disponible en: <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>.
- Colwell R. K. & Coddington J. A.** 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions* 345:101–118.

- Colwell R., Rahbek C. & Gotelli N.** 2004. The mid-domain effect and species richness patterns: What have we learned so far? *The American Naturalist* 163(3): 1–23.
- Consejo Nacional de Áreas Protegidas – CONAP.** 2008. Mapa No. 218-2008. Guatemala: CONAP.
- Daniel W.** 2002. Bioestadística, base para el análisis de las ciencias de la salud. 4 ed. Mexico: LIMUSA. 874pp.
- De la Cruz, J. R.** 1982. Clasificación de zonas de vida a nivel de reconocimiento. Guatemala: MAGA. 42pp.
- Finegan B. & Bouroncle C.** 2008. Patrones de fragmentación de los bosques de tierras bajas, su impacto en las comunidades y especies vegetales y propuestas para su mitigación. pp.139–178. (En Harvey C. A. & Sáenz J. C. eds. Evaluación y conservación de la biodiversidad en paisajes fragmentados de Mesoamérica. Costa Rica: INBio, 2008. 620pp.)
- Fox J.** 2009. car: Companion to applied regression. Versión 1.2-12. Disponible en: <http://www.r-project.org>.
- García B.** 1998. Estudio del dosel de la selva nublada del Biotopo Universitario para la Conservación del Quetzal “Lic. Mario Dary Rivera” Guatemala: Universidad de San Carlos (Tesis de graduación, Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia). 128p.
- Gentry A. H.** 2001. Patrones de diversidad y composición florística en los bosques montanos neotropicales. pp.85–124. (En Kapelle M. & Brown A. D. eds. Bosques Nublados del Neotrópico. Costa Rica: INBio, 2001. 704pp.)
- Gómez L.D.** 1982. The origin of the pteridophyte flora of Central America. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 69: 548–556.
- Grinspoon E., Delfs M. & Brooha P.** 2003. National strategic planning for sustainable forests: using criteria and indicators in the U.S. *Unasylva* 54:14–21.
- Hamilton L. S.** 2001. Una campaña por los Bosque Nublados: ecosistemas únicos y valiosos en peligro. pp.41–50. (En Kapelle M. & Brown A. D. eds. Bosques Nublados del Neotrópico. Costa Rica: INBio, 2001. 704pp.)
- Islebe G. & Véliz M.** 2001. Guatemala. pp.231–241. (En Kapelle M. & Brown A. D. eds. Bosques Nublados del Neotrópico. Costa Rica: INBio, 2001. 704pp.)

- Jenness J.** 2006. Repeating Shapes for ArcGIS. Jenness Enterprises. Disponible en: http://www.jennessent.com/arcgis/repeat_shapes.htm.
- Jiménez J.** 2008. Informe Final de Ejercicio Profesional Supervisado. Guatemala: Universidad de San Carlos (Ejercicio Profesional Supervisado, Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia). 62pp.
- Jongman R. H. G., Ter Braak C. J. F. & Van Togerem O. F. R.** 1995. Data analysis in community and landscape ecology. 2 ed. Cambridge: Cambridge University Press. 299pp.
- Kessler M.** 1999. Plant species richness and endemism during natural landslide succession in a perhumid montane forest in the Bolivian Andes. *Ecotropica* 5:123–136.
- Kessler M.** 2001. Maximum plant-community endemism at intermediate intensities of anthropogenic disturbance in Bolivian montane forests. *Conservation Biology* 15(3):634–641.
- Kindt R. & Coe R.** 2005. Tree diversity analysis: A manual and software for common statistical methods for ecological and biodiversity studies. Nairobi: World Agroforestry Centre. 203pp.
- Kluge J. & Kessler M.** 2006. Fern endemism and its correlates: contribution from an elevational transect in Costa Rica. *Diversity Distribution* 12: 535–545.
- Krebs C.** 1985. Ecología, estudio de la distribución y la abundancia. 2 ed. México: Harla. 752pp.
- Krebs C.** 1999. Ecological Methodology. 2 ed. EE.UU: Benjamin-Cummins. 756pp.
- Legendre P. & Legendre L.** 1998. Numerical ecology. 2 ed. Amsterdam: ELSEVIER. 870pp.
- Lehmann A., Leathwick J. & Overnton J.** 2002. Assessing New Zealand fern diversity from spatial predictions of species assemblages. *Biodiversity and Conservation* 11:2217–2238.
- Leps J. & Smilauer P.** 1999. Multivariate analysis of ecological data. República Checa: University of South Bohemia. 110pp.
- Maechler M., Rousseeuw P., Struyf A. & Hubert M.** 2009. Cluster analysis basics and extensions. Versión 1.11.12. Disponible en: <http://www.r-project.org>.

- Matteucci S. & Colma A.** 1982. Metodología para el estudio de la Vegetación. Washington: OEA. 168pp.
- Mauseth, J.** 1998. Botany, an introduction to plant biology. 2 ed. Massachusetts: Jones and Bartlett Publishers. 837pp.
- Ministerio de Agricultura, Ganadería y Alimentación – MAGA.** 2001. Base de datos digital de la República de Guatemala a escala 1:250,000. Guatemala: MAGA.
- Ministerio de Ambiente y Recursos Naturales – MARN.** 2007. Acuerdo Ministerial No. 214-2007. Guatemala: Diario de Centroamérica 39:8–9.
- Monterroso J.** 1976. Análisis florístico y estructural del Biotopo Protegido de Purulha para la conservación del quetzal. Guatemala: Universidad de San Carlos de Guatemala (Tesis de graduación, Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia). 110pp.
- Moran R. C.** 2004. A natural history of ferns. China: Timber Press. 302pp.
- Moran R. C. & Riba R.** 1995. Vol 1. Psilotaceae a Salviniaceae. 470pp. (En Davidse G., Sousa M. & Knapp S. eds. Flora Mesoamericana. México: Universidad Autónoma de México, 1995).
- Moreno C.** 2001. Métodos para medir la biodiversidad. Zaragoza: CYTED (Manuales y Tesis SEA) vol. 2. 84pp.
- Oksanen J., Kindt R., Legendre P., O’Hara B., Simpson G. L., Solymos P., Stevens M. H. & Wagner H.** 2008. Vegan: Community ecology package. Versión 1.15-1. Disponible en: <http://vegan.r-forge.r-project.org>.
- Paiz M. C.** 1996. Migraciones estacionales del quetzal (*Pharomacrus mocinno mocinno*) en la región de la Sierra de las Minas, Guatemala y sus implicaciones para la conservación de la especie. Guatemala: Universidad del Valle de Guatemala (Tesis de Licenciatura). 109pp.
- Proyecto Región de Conservación y Desarrollo Sostenible Sarstún-Motagua – RECOSMO.** 2004. Creación de una red ambientalista regional en Guatemala. Guatemala: RECOSMO. 214pp.
- Pryer K. M., Schuettpelz E., Wolf P. G., Schneider H., Smith A. R. & Cranfill R.** 2004. Phylogeny and evolution of ferns (monilophytes) with a focus on the early leptosporangiate divergences. American Journal of Botany 91:1582–1598.

- R Development Core Team – RDCT.** 2008. R: A language and environment for statistical computing. Versión 2.8.1. Austria: R Foundation for Statistical Computing. Disponible en: <http://www.r-project.org>.
- Ranganathan J. & Daily G.** 2008. La biogeografía del paisaje rural: oportunidades de conservación para paisajes de Mesoamérica manejados por humanos. pp.15–30. (En Harvey C. A. & Sáenz J. C. eds. Evaluación y conservación de la biodiversidad en paisajes fragmentados de Mesoamérica. Costa Rica: INBio, 2008. 620pp.)
- Richards P. W.** 1996. The tropical rainforest: an ecological study. 2 ed. Cambridge: Cambridge University Press. 600pp.
- Salovaara KJ., Cárdenas GG. & Tuomisto H.** 2004. Forest classification in an Amazonian rainforest landscape using pteridophytes as indicator species. *Ecography* 27:689–700.
- Sheskin D.J.** 2004. Handbook of parametric and nonparametric statistical procedures. 3 ed. Washington: Chapman & Hall. 1184pp.
- Silver W. L., Marín-Spiotta E. & Lugo A. E.** 2001. El Caribe. pp.155–182. (En Kapelle M. & Brown A. D. eds. Bosques Nublados del Neotrópico. Costa Rica: INBio, 2001. 704pp.)
- Sprent P. & Smeeton N. C.** 2001. Applied non parametric statistical methods. 3 ed. Whashington: Chapman & Hall. 463pp.
- Stolze R.** 1976. Ferns and fern allies of Guatemala. Part I. Ophioglossaceae through Cyatheaceae. *Fieldiana Botany* 39:1–130.
- Stolze R.** 1981. Ferns and fern allies of Guatemala. Part II. Polypodiaceae. *Fieldiana Botany* 6:1–522.
- Stolze R.** 1983. Ferns and fern allies of Guatemala. Part III. Marsileaceae, Salviniaceae and the fern allies. *Fieldiana Botany* 12:1–91.
- Véliz M.** 1997. Epífitas del Biotopo del Quetzal, Purulhá, Guatemala. *Tikalía* 15(1):41–55.
- Véliz M. & Vargas J.** 2006. Helechos arborescentes de Guatemala. Guatemala: USAC. 94pp.
- Wallace D. R.** 1997. Central American landscapes. 72–96 pp. (En Coates A. G. ed. Central America, a natural and cultural history. EE.UU.: Yale University Press, 1997. 294 pp.)

- Watkins J. E., Cardelús C., Colwell R. K. & Moran R. C.** 2006. Species richness and distribution of ferns along an elevational gradient in Costa Rica. *American Journal of Botany* 93(1):73–83.
- Webster G.** 1995. The panorama of Neotropical Cloud Forests. pp.53–77. (En Churchill S. P., Balslev H., Forero E. & Luteyn J. L. eds. *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests*. New York: New York Botanical Garden, 1995. 702pp.)
- Whittaker R. J., Willis K. J. & Field R.** 2001. Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography* 28(4):453–470 pp.
- Williams-Linera G., Palacios-Ríos M. & Henández-Gómez R.** 2005. Fern richness, tree species surrogacy and fragment complementarity in a Mexican tropical montane cloud forest. *Biodiversity and Conservation* 14:119–133.

13.3. Anexo 3. Boleta de Campo

Parcela:		Coordenadas:			
		N		O	
Altitud (m):		Pendiente (°):		Orientación pendiente (°):	
Cobertura: (cuadros/96)		N		Altura dosel:	
O		E			
S					
Árboles con Perímetro mayor a 31.4 cm (cm):					
1	10	19	28	37	46
2	11	20	29	38	47
3	12	21	30	39	48
4	13	22	31	40	49
5	14	23	32	41	50
6	15	24	33	42	51
7	16	25	34	43	52
8	17	26	35	44	53
9	18	27	36	45	54
Especies de Helechos					
1		16			
2		17			
3		18			
4		19			
5		20			
6		21			
7		22			
8		23			
9		24			
10		25			
11		26			
12		27			
13		28			
14		29			
15		30			

13.4. Anexo 4. Listado de especies de helechos colectadas e identificadas durante la investigación, con los números de registro en el Herbario USCG del CECON. En especies frecuentemente colectadas solamente se muestran dos números de registro como máximo.

No	Familia	Especie	Herbario USCG
1	Aspleniaceae	<i>Asplenium aethiopicum</i> (Burm. f.) Bech.	34558, 34569
2		<i>Asplenium auriculatum</i> Sw.	34377, 34394
3		<i>Asplenium barbaense</i> Hieron	34433, 34448
4		<i>Asplenium fragrans</i> Sw.	34343, 34526
5		<i>Asplenium harpeodes</i> Kunze	34389, 34499
6		<i>Asplenium serra</i> Langsd. et Fisch.	34493
7	Blechnaceae	<i>Blechnum divergens</i> (Kunze) Mett.	34523
8		<i>Blechnum ensiforme</i> (Liebm.) C. Chr.	34363
9		<i>Blechnum fragile</i> (Liebm.) C.V. Morton et Lellinger	34362, 34405
10		<i>Blechnum glandulosum</i> Kaulf. ex Link	34512, 34552
11		<i>Blechnum schiedeanum</i> (Schltdl. ex C. Presl) Hieron	30433
12		<i>Blechnum varians</i> (E. Fourn.) C. Chr.	34469
13	<i>Blechnum wardiae</i> Micket et Beitel	34518	
14	Cyatheaceae	<i>Alsophila salvinii</i> Hook.	34371
15		<i>Alsophila tryoniana</i> (Gastony) D.S. Conant	34367
16		<i>Cyathea bicrenata</i> Liebm.	34353
17		<i>Cyathea divergens</i> var. <i>tuerckheimii</i> (Maxon) R.M. Tryon	34372
18		<i>Cyathea valdecrenata</i> Domin	34366
19		<i>Sphaeropteris horrida</i> (Liebm.) R.M. Tryon	34370
20	Dennstaedtiaceae	<i>Dennstaedtia cicutaria</i> (Sw.) T. Moore	34549
21		<i>Histiopteris incisa</i> (Thunb.) J. Sm.	34419
22		<i>Hypolepis blepharochlaena</i> Mickel et Beitel	34532
23		<i>Hypolepis nigrescens</i> Hook.	34427
24		<i>Pteridium arachnoideum</i> (Kaulf.) Maxon	34349
25		<i>Pteridium caudatum</i> (L.) Maxon	34565
26	Dicksoniaceae	<i>Dicksonia sellowiana</i> Hook.	34364
27	Dryopteridaceae	<i>Arachniodes denticulata</i> (Sw.) Ching	34401, 34420
28		<i>Ctenitis hemsleyana</i> (Baker ex Hemsl.) Copel.	34502
29		<i>Elaphoglossum erinaceum</i> (Fée) T. Moore	34392
30		<i>Elaphoglossum eximium</i> (Mett.) H. Christ	34426, 34501
31		<i>Elaphoglossum guatemalense</i> (Klotzsch) T. Moore	34339, 34341
32		<i>Elaphoglossum lonchophyllum</i> (Fée) T. Moore	34393, 34444
33		<i>Elaphoglossum muscosum</i> (Sw.) T. Moore	34507
34		<i>Elaphoglossum paleaceum</i> (Hook. et Grev.)	34359, 34382

		Sledge	
35	Dryopteridaceae	<i>Elaphoglossum peltatum</i> (Sw.) Urb.	34342
36		<i>Elaphoglossum rubescens</i> H. Christ	34340, 34368
37		<i>Elaphoglossum setosum</i> (Liebm.) T. Moore	34345
38		<i>Phanerophlebia nobilis</i> var. <i>remotispora</i> (E. Fourn.) Yatsk.	34479
39		<i>Polystichum hartwegii</i> (Klotzsch) Hieron	34481
40	Gleicheniaceae	<i>Dicranopteris pectinata</i> (Willd.) Underw.	34488
41		<i>Diplopterygium bancroftii</i> (Hook.) A.R. Sm.	34483
42		<i>Sticherus brevipubis</i> (H. Christ) A.R. Sm.	34486
43		<i>Sticherus palmatus</i> (W. Schaffn. ex E. Fourn.)	34480, 34487
		Copel	
44	Grammitidaceae	<i>Ceradenia kalbreyeri</i> (Baker) L.E. Bishop	34424, 34443
45	(Polypodiaceae	<i>Cochlidium rostratum</i> (Hook.) Maxon ex C. Chr.	34358, 34410
46	Grammitideae)	<i>Cochlidium serrulatum</i> (Sw.) L.E. Bishop	34360, 34373
47		<i>Enterosora parietina</i> (Klotzsch) L.E. Bishop	34457, 34513
48		<i>Lellingeria dissimulans</i> (Maxon) A.R. Sm.	34432
49		<i>Lellingeria phlegmaria</i> var. <i>phlegmaria</i> (J. Sm.) A.R. Sm. et R.C. Moran	34495
50		<i>Lellingeria prionodes</i> (Mickel et Beitel) A.R. Sm. et R.C. Moran	34361, 34399
51		<i>Melpomene anfractuosa</i> (Kunze ex Klotzsch) A.R. Sm. et R.C. Moran	34403, 34416
52		<i>Melpomene deltata</i> (Mickel et Beitel) A.R. Sm. et R.C. Moran	34412
53		<i>Melpomene xiphopteroides</i> (Liebm.) A.R. Sm. et R.C. Moran	34376, 34415
54		<i>Micropolypodium basiattenuatum</i> (Jenman) A.R. Sm.	34336, 34404
55		<i>Micropolypodium taenifolium</i> (Jenman) A.R. Sm.	34356, 34386
56		<i>Micropolypodium trichomanoides</i> (Sw.) A.R. Sm.	34351, 34435
57		<i>Terpsichore asplenifolia</i> (L.) A.R. Sm.	34374, 34398
58		<i>Terpsichore cultrata</i> (Willd.) A.R. Sm.	34383, 34417
59		<i>Terpsichore semihirsuta</i> (Klotzsch) A.R. Sm.	34396, 34421
60		<i>Terpsichore subtilis</i> (Kunze ex Klotzsch) A.R. Sm.	34346, 34369
61	Hymenophyllaceae	<i>Hymenophyllum asplenioides</i> (Sw.) Sw.	34441
62		<i>Hymenophyllum crassipetiolatum</i> Stolze	34375, 34391
63		<i>Hymenophyllum fucooides</i> (Sw.) Sw.	34402, 34478
64		<i>Hymenophyllum maxonii</i> H. Christ ex C.V. Morton	34458, 34461
65		<i>Hymenophyllum myriocarpum</i> Hook.	34355, 34516
66		<i>Hymenophyllum polyanthos</i> (Sw.) Sw.	34381, 34385
67		<i>Trichomanes capillaceum</i> var. <i>capillaceum</i> L.	34477
68		<i>Trichomanes diaphanum</i> Kunth	34380, 34454
69		<i>Trichomanes hymenoides</i> Hedw.	34482
70		<i>Trichomanes hymenophylloides</i> Bosch	34453

71	Hymenophyllaceae	<i>Trichomanes lucens</i> Sw.	34335, 34524
72		<i>Trichomanes polypodioides</i> L.	34350
73		<i>Trichomanes radicans</i> Sw.	34520
74		<i>Trichomanes rigidum</i> Sw.	34447
75	Lomariopsidaceae	<i>Nephrolepis pectinata</i> (Willd.) Schott	34348, 34511
76	Lophosoriaceae	<i>Lophosoria quadripinnata</i> var. <i>quadripinnata</i> (J.F. Gmel.) C. Chr.	34365
77	Marattiaceae	<i>Marattia excavata</i> Underw.	34387, 34446
78	Ophioglossaceae	<i>Botrychium decompositum</i> M. Martens et Galeotti	34553
79	Polypodiaceae	<i>Campyloneurum amphostenon</i> (Kunze ex Klotzsch) Fée	34409
80		<i>Campyloneurum angustifolium</i> (Sw.) Fée	34539
81		<i>Niphidium crassifolium</i> (L.) Lellinger	34536, 34556
82		<i>Phlebodium pseudoaureum</i> (Cav.) Lellinger	34567
83		<i>Pleopeltis angusta</i> Humb. et Bonpl. ex Willd.	34543
84		<i>Pleopeltis macrocarpa</i> var. <i>trichophora</i> (Weath.) Pic. Serm.	34542
85		<i>Polypodium fraternum</i> Schltdl. et Cham.	34509, 34562
86		<i>Polypodium furfuraceum</i> Schltdl. et Cham.	34537, 34541
87		<i>Polypodium platylepis</i> Mett. ex Kuhn	34534
88		<i>Polypodium plebeium</i> Schltdl. et Cham.	34571
89		<i>Polypodium plesiosorum</i> Kunze	34354, 34557
90		<i>Polypodium polypodioides</i> (L.) Watt	34533
91		<i>Polypodium remotum</i> Desv.	34510
92		<i>Polypodium sanctae-rosae</i> (Maxon) C. Chr.	34568, 34570
93		<i>Polypodium subpetiolatum</i> Hook.	34508
94		<i>Polypodium ursipes</i> Moritz ex C. Chr.	34397, 34473
95		<i>Serpocaulon loriceum</i> (L.) A.R. Sm.	34378, 34395
96		<i>Serpocaulon sessilifolium</i> (Desv.) A.R. Sm.	34445
97	Pteridaceae	<i>Adiantum andicola</i> Liebm.	34521
98		<i>Adiantum concinnum</i> Humb. et Bonpl. ex Willd.	34560
99		<i>Adiantum feei</i> T. Moore ex Fée	34491, 34528
100		<i>Adiantum macrophyllum</i> Sw.	34548
101		<i>Adiantum poiretii</i> Wikstr.	34555
102		<i>Aleuritopteris farinosa</i> (Forssk.) Fée	34544
103		<i>Cheilanthes angustifolia</i> Kunth	34564
104		<i>Cheilanthes membranacea</i> (Davenp.) Maxon	34566
105		<i>Cheilanthes notholaenoides</i> (Desv.) Maxon ex Weath.	34540
106		<i>Notholaena sulphurea</i> (Cav.) J. Sm.	34559
107		<i>Pityrogramma ebenea</i> (L.) Proctor	34529, 34530
108		<i>Pteris grandifolia</i> L.	34550
109		<i>Pteris muricata</i> Hook.	34407
110		<i>Vittaria graminifolia</i> Kaulf.	34400
111		<i>Pteris orizabae</i> M. Martens et Galetti	34425
112		<i>Pteris quadriaurita</i> Retz.	34506, 34563
113	Saccolomataceae	<i>Saccoloma inaequale</i> (Kunze) Mett.	34525

114	Tectariaceae	<i>Tectaria heracleifolia</i> var. <i>heracleifolia</i> (Willd.) Underw.	34546
115		<i>Tectaria mexicana</i> (Fée) C.V. Morton	34547
116	Thelypteridaceae	<i>Macrothelypteris torresiana</i> (Gaudich.) Ching	34502
117		<i>Thelypteris cheilanthoides</i> (Kunze) Proctor	34429
118		<i>Thelypteris hatchii</i> A.R. Sm.	34503, 34505
119		<i>Thelypteris hispidula</i> (Decne.) C.F. Reed	34430, 34431
120		<i>Thelypteris linkiana</i> (C.Presl) R.M. Tryon	34344
121		<i>Thelypteris melanochlaena</i> (C. Chr.) C.F. Reed	34338, 34545
122		<i>Thelypteris proctorii</i> A.R. Sm. et Lellinger	34337, 34517
123		<i>Thelypteris puberula</i> var. <i>puberula</i> (Baker) C.V. Morton	34554
124		<i>Thelypteris rudis</i> (Kunze) Proctor	34406
125		<i>Thelypteris tuerckheimii</i> (Donn. Sm.) C.F. Reed	34428
126	Woodsiaceae	<i>Diplazium diplazioides</i> (Klotzsch ex H. Karst.) Alston	34390, 34492
127		<i>Diplazium lindbergii</i> (Mett.) H. Christ	34347, 34489
128		<i>Diplazium werckleanum</i> H. Christ.	34467, 34519

13.5. Anexo 5. Coordenadas geográficas finales de las unidades muestrales. Datum WGS

84. bucq=Biotopo Universitario para la Conservación del Quetzal; posa=Posada Montaña del Quetzal; rtzu=Ram Tzul; cver=Cerro Verde; stll=Santa Rosa – Llano Largo; pang=Peña del Ángel; past=Hacienda Pastores; opin=Biotopín.

No	Parcela	Latitud (N)	Longitud (O)	No	Parcela	Latitud (N)	Longitud (O)
1	bucq05	15.16938	90.22124	41	cver10	15.17411	90.19097
2	bucq04	15.16896	90.22761	42	cver11	15.17416	90.19139
3	bucq03	15.16904	90.23376	43	cver12	15.17408	90.19154
4	bucq11	15.17462	90.23054	44	cver13	15.17461	90.19206
5	bucq10	15.17442	90.23661	45	cver14	15.17503	90.19280
6	bucq18	15.17968	90.23379	46	cver15	15.17486	90.19399
7	bucq24	15.18507	90.23045	47	cver16	15.17454	90.19463
8	bucq37	15.20080	90.22692	48	cver17	15.17381	90.18822
9	bucq35	15.19558	90.22415	49	cver18	15.17387	90.18890
10	bucq38	15.20075	90.22128	50	cver19	15.17380	90.18941
11	bucq23	15.18584	90.23685	51	stll50	15.21702	90.29337
12	bucq29	15.19086	90.23666	52	stll51	15.21776	90.28753
13	bucq33	15.19559	90.23642	53	stll62	15.22244	90.28940
14	bucq36	15.19977	90.23351	54	stll61	15.22286	90.29111
15	bucq39	15.20606	90.23036	55	stll63	15.22304	90.28356
16	bucq40	15.20628	90.22473	56	stll64	15.22285	90.28410
17	bucq34	15.19565	90.23045	57	stll71	15.22682	90.28646
18	bucq30	15.19448	90.22742	58	stll70	15.22664	90.28769
19	bucq31	15.19057	90.22120	59	stll72	15.22733	90.28471
20	bucq46	15.21127	90.22118	60	stll79	15.23253	90.28975
21	bucq41	15.20818	90.21947	61	stll80	15.23237	90.28321
22	bucq47	15.21184	90.21578	62	stll89	15.23776	90.29858
23	bucq45	15.21122	90.22653	63	stll90	15.23841	90.29262
24	bucq56	15.21727	90.23162	64	stll84	15.23206	90.25797
25	bucq44	15.21005	90.23520	65	stll75	15.22787	90.26147
26	posa43	15.20265	90.20222	66	stll67	15.22658	90.26223
27	posa48	15.21143	90.20584	67	stll66	15.22455	90.26482
28	posa42	15.21036	90.20830	68	stll74	15.22718	90.26755
29	rtzu49	15.21123	90.20284	69	stll83	15.23202	90.26479
30	rtzu59	15.21335	90.20046	70	stll82	15.23222	90.27116
31	rtzu58	15.21455	90.20241	71	stll94	15.23581	90.26982
32	cver1	15.17541	90.19373	72	stll73	15.23008	90.27382
33	cver2	15.17601	90.19172	73	stll93	15.23554	90.27447
34	cver3	15.17691	90.19158	74	stll81	15.23440	90.27733
35	cver4	15.17783	90.19106	75	stll92	15.23675	90.27963
36	cver5	15.17641	90.19238	76	stll91	15.23752	90.28710
37	cver6	15.17534	90.19324	77	stll95	15.24256	90.28353
38	cver7	15.17408	90.19000	78	pang88	15.22354	90.17299
39	cver8	15.17417	90.19024	79	past01	15.11601	90.17646
40	cver9	15.17413	90.19071	80	opin57	15.21504	90.21655

13.6. Anexo 6. Listado de especies para las áreas protegidas. bucq=Biotopo Universitario para la Conservación del Quetzal; posa=Posada Montaña del Quetzal; rtzu=Ram Tzul; cver=Cerro Verde; still=Santa Rosa – Llano Largo; pang=Peña del Ángel; past=Hacienda Pastores; opin=Biotopín. Se incluyen las especies encontradas fuera de las parcelas, pero dentro de las áreas protegidas, y se resaltan las especies encontradas en una sola área protegida.

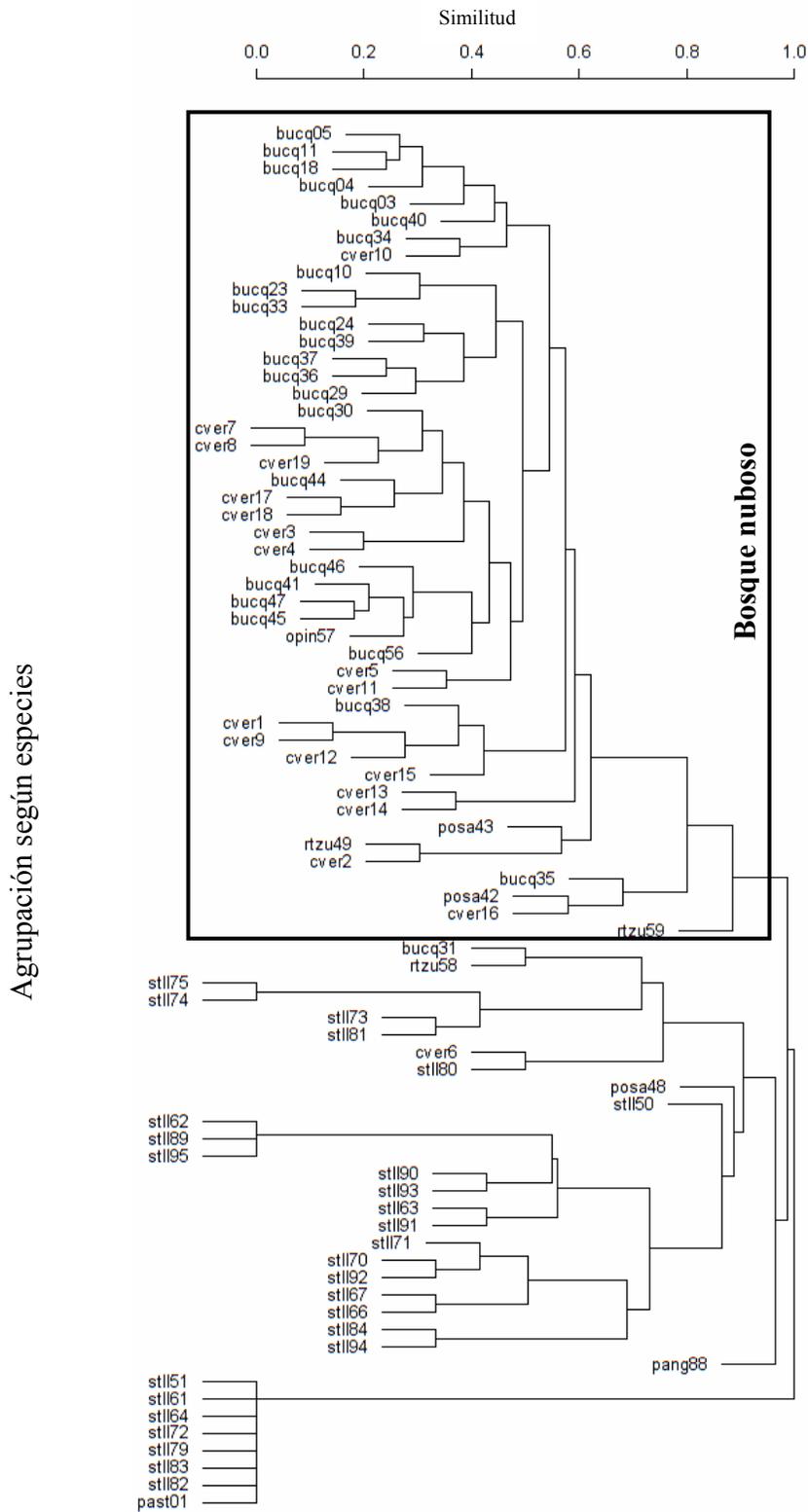
No	Especie	bucq	posa	rtzu	Cver	still	pang	past	opin
1	<i>Asplenium aethiopicum</i> (Burm. f.) Bech.					X			
2	<i>Asplenium auriculatum</i> Sw.	x			x				
3	<i>Asplenium barbaense</i> Hieron	X							
4	<i>Asplenium fragrans</i> Sw.	x							x
5	<i>Asplenium harpeodes</i> Kunze	X							
6	<i>Asplenium serra</i> Langsd. et Fisch.	X							
7	<i>Blechnum divergens</i> (Kunze) Mett.	x			x				
8	<i>Blechnum ensiforme</i> (Liebm.) C. Chr.	x	x		x				x
9	<i>Blechnum fragile</i> (Liebm.) C.V. Morton et Lellinger	x			x				
10	<i>Blechnum glandulosum</i> Kaulf. ex Link	x	x		x	x			
11	<i>Blechnum schiedeanum</i> (Schltdl. ex C. Presl) Hieron	x	x	x	x				x
12	<i>Blechnum varians</i> (E. Fourn.) C.Chr.	X							
13	<i>Blechnum wardiae</i> Micket et Beitel	X							
14	<i>Alsophila salvinii</i> Hook.	x			x				x
15	<i>Alsophila tryoniana</i> (Gastony) D.S. Conant	X							
16	<i>Cyathea bicrenata</i> Liebm.	x	x	x					x
17	<i>Cyathea divergens</i> var. <i>tuerckheimii</i> (Maxon) R.M. Tryon	x	x	x	x				x
18	<i>Cyathea valdecrenata</i> Domin	x	x	x	x				x
19	<i>Sphaeropteris horrida</i> (Liebm.) R.M. Tryon	x		x					x
20	<i>Dennstaedtia cicutaria</i> (Sw.) T. Moore						X		
21	<i>Histiopteris incisa</i> (Thunb.) J. Sm.	x		x					
22	<i>Hypolepis blepharochlaena</i> Mickel et Beitel	X							
23	<i>Hypolepis nigrescens</i> Hook.	x			x				x
24	<i>Pteridium arachnoideum</i> (Kaulf.) Maxon		x	x					
25	<i>Pteridium caudatum</i> (L.) Maxon	x	x	x	x	x			
26	<i>Dicksonia sellowiana</i> Hook.	X							
27	<i>Arachniodes denticulata</i> (Sw.) Ching	x			x				
28	<i>Ctenitis hemsleyana</i> (Baker ex Hemsl.) Copel.				X				

29	<i>Elaphoglossum erinaceum</i> (Fée) T. Moore	X					
30	<i>Elaphoglossum eximium</i> (Mett.) H. Christ	x				x	
31	<i>Elaphoglossum guatemalense</i> (Klotzsch) T. Moore	x				x	
32	<i>Elaphoglossum lonchophyllum</i> (Fée) T. Moore	x	x	x	x		x
33	<i>Elaphoglossum muscosum</i> (Sw.) T. Moore	x				x	x
34	<i>Elaphoglossum paleaceum</i> (Hook. et Grev.) Sledge	x	x			x	x
35	<i>Elaphoglossum peltatum</i> (Sw.) Urb.	x	x			x	x
36	<i>Elaphoglossum rubescens</i> H. Christ	x			x	x	x
37	<i>Elaphoglossum setosum</i> (Liebm.) T. Moore	x	x			x	
38	<i>Phanerophlebia nobilis</i> var. <i>remotispora</i> (E. Fourn.) Yatsk.	X					
39	<i>Polystichum hartwegii</i> (Klotzsch) Hieron	x	x			x	x
40	<i>Dicranopteris pectinata</i> (Willd.) Underw.	x	x				
41	<i>Diplopterygium bancroftii</i> (Hook.) A.R. Sm.	x				x	
42	<i>Sticherus brevipubis</i> (H. Christ) A.R. Sm.	x	x		x	x	
43	<i>Sticherus palmatus</i> (W. Schaffn. ex E. Fourn.) Copel	x	x		x	x	x
44	<i>Ceradenia kalbreyeri</i> (Baker) L.E. Bishop	X					
45	<i>Cochlidium rostratum</i> (Hook.) Maxon ex C. Chr.	x	x		x	x	x
46	<i>Cochlidium serrulatum</i> (Sw.) L.E. Bishop	x	x		x	x	x
47	<i>Enterosora parietina</i> (Klotzsch) L.E. Bishop	X					
48	<i>Lellingeria dissimulans</i> (Maxon) A.R. Sm.	X					
49	<i>Lellingeria phlegmaria</i> var. <i>phlegmaria</i> (J. Sm.) A.R. Sm. et R.C. Moran	X					
50	<i>Lellingeria prionodes</i> (Mickel et Beitel) A.R. Sm. et R.C. Moran	x	x		x	x	x
51	<i>Melpomene anfractuosa</i> (Kunze ex Klotzsch) A.R. Sm. et R.C. Moran	x	x			x	
52	<i>Melpomene deltata</i> (Mickel et Beitel) A.R. Sm. et R.C. Moran	X					
53	<i>Melpomene xiphopteroides</i> (Liebm.) A.R. Sm. et R.C. Moran	x	x		x	x	x
54	<i>Micropolypodium basiattenuatum</i> (Jenman) A.R. Sm.	X					
55	<i>Micropolypodium taenifolium</i> (Jenman) A.R. Sm.	X					
56	<i>Micropolypodium trichomanoides</i> (Sw.) A.R. Sm.	x	x		x	x	x
57	<i>Terpsichore asplenifolia</i> (L.) A.R. Sm.	x	x			x	x
58	<i>Terpsichore cultrata</i> (Willd.) A.R. Sm.	x				x	
59	<i>Terpsichore semihirsuta</i> (Klotzsch) A.R. Sm.	x				x	
60	<i>Terpsichore subtilis</i> (Kunze ex Klotzsch)	x				x	

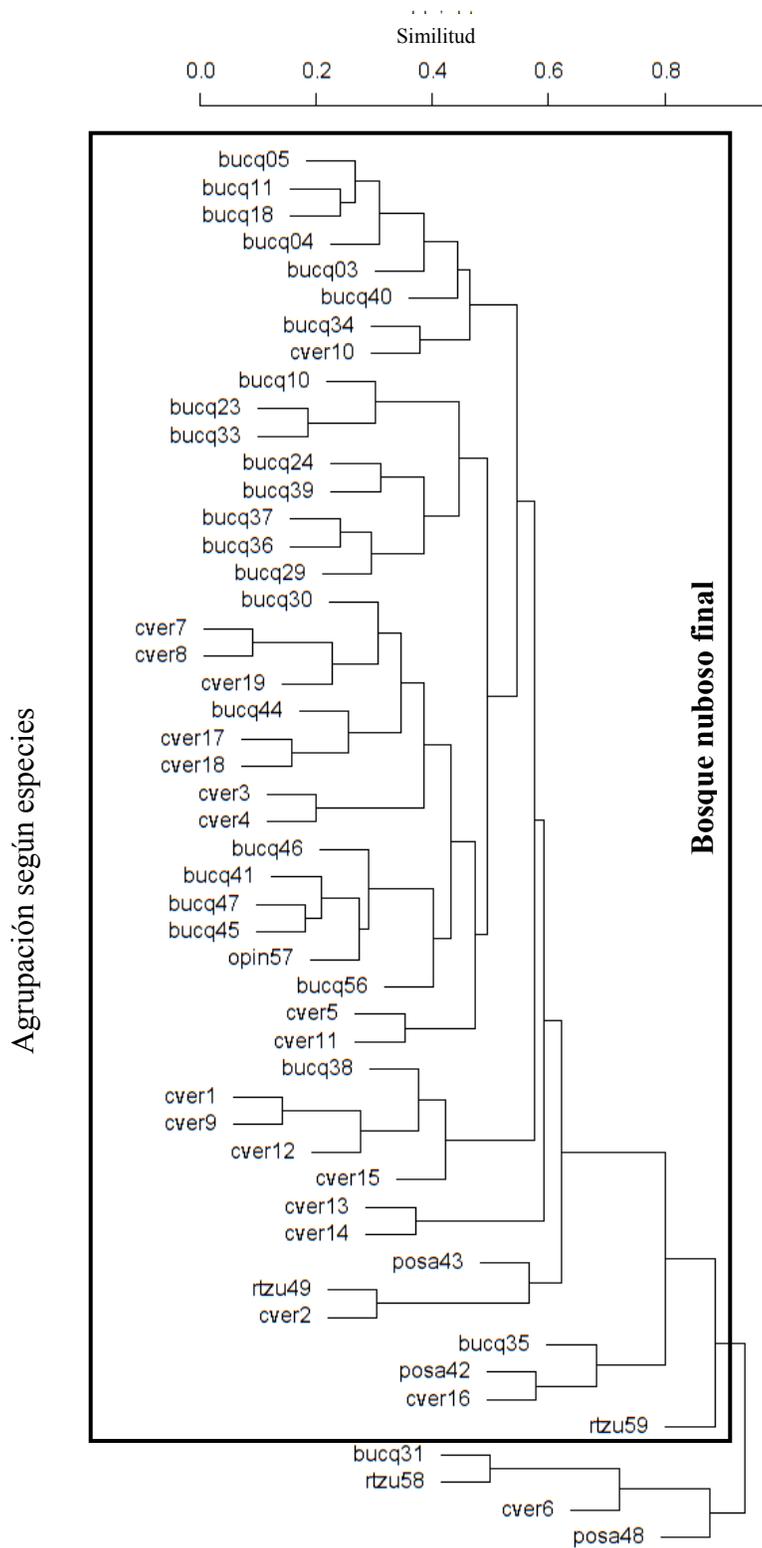
A.R. Sm.						
61	<i>Hymenophyllum asplenioides</i> (Sw.) Sw.	x			x	
62	<i>Hymenophyllum crassipetiolatum</i> Stolze	x	x	x	x	x
63	<i>Hymenophyllum fucoides</i> (Sw.) Sw.	x				x
64	<i>Hymenophyllum maxonii</i> H. Christ ex C.V. Morton	x	x		x	x
65	<i>Hymenophyllum myriocarpum</i> Hook.	x			x	
66	<i>Hymenophyllum polyanthos</i> (Sw.) Sw.	x	x	x	x	x
67	<i>Trichomanes capillaceum</i> var. <i>capillaceum</i> L.	x	x			
68	<i>Trichomanes diaphanum</i> Kunth	x			x	x
69	<i>Trichomanes hymenoides</i> Hedw.	X				
70	<i>Trichomanes hymenophylloides</i> Bosch	X				
71	<i>Trichomanes lucens</i> Sw.	X				
72	<i>Trichomanes polypodioides</i> L.		X			
73	<i>Trichomanes radicans</i> Sw.	X				
74	<i>Trichomanes rigidum</i> Sw.	X				
75	<i>Nephrolepis pectinata</i> (Willd.) Schott	x		x		x
76	<i>Lophosoria quadripinnata</i> var. <i>quadripinnata</i> (J.F. Gmel.) C. Chr.	x	x		x	
77	<i>Marattia excavata</i> Underw.	x			x	
78	<i>Botrychium decompositum</i> M. Martens et Galeotti					X
79	<i>Campyloneurum amphostenon</i> (Kunze ex Klotzsch) Fée	x			x	
80	<i>Campyloneurum angustifolium</i> (Sw.) Fée				x	x
81	<i>Niphidium crassifolium</i> (L.) Lellinger	x			x	x
82	<i>Phlebodium pseudoaureum</i> (Cav.) Lellinger	x	x	x	x	x
83	<i>Pleopeltis angusta</i> Humb. et Bonpl. ex Willd.					X
84	<i>Pleopeltis macrocarpa</i> var. <i>trichophora</i> (Weath.) Pic. Serm.	x			x	x
85	<i>Polypodium fraternum</i> Schldl. et Cham.	x			x	
86	<i>Polypodium furfuraceum</i> Schldl. et Cham.				x	x
87	<i>Polypodium platylepis</i> Mett. ex Kuhn				X	
88	<i>Polypodium plebeium</i> Schldl. et Cham.				X	
89	<i>Polypodium plesiosorum</i> Kunze	x			x	
90	<i>Polypodium polypodioides</i> (L.) Watt					X
91	<i>Polypodium remotum</i> Desv.	x	x	x	x	
92	<i>Polypodium sanctae-rosae</i> (Maxon) C. Chr.					X
93	<i>Polypodium subpetiolatum</i> Hook.	X				
94	<i>Polypodium ursipes</i> Moritz ex C. Chr.	X				
95	<i>Serpocaulon loriceum</i> (L.) A.R. Sm.	x	x	x	x	x
96	<i>Serpocaulon sessilifolium</i> (Desv.) A.R. Sm.	x	x		x	
97	<i>Adiantum andicola</i> Liebm.	x			x	
98	<i>Adiantum concinnum</i> Humb. et Bonpl. ex Willd.					X

99	<i>Adiantum feei</i> T. Moore ex Fée	x		x		x		
100	<i>Adiantum macrophyllum</i> Sw.							X
101	<i>Adiantum poiretii</i> Wikstr.							X
102	<i>Aleuritopteris farinosa</i> (Forssk.) Fée							X
103	<i>Cheilanthes angustifolia</i> Kunth							X
104	<i>Cheilanthes membranacea</i> (Davenp.) Maxon							X
105	<i>Cheilanthes notholaenoides</i> (Desv.) Maxon ex Weath.							X
106	<i>Notholaena sulphurea</i> (Cav.) J. Sm.							X
107	<i>Pityrogramma ebenea</i> (L.) Proctor	x	x	x				
108	<i>Pteris grandifolia</i> L.							X
109	<i>Pteris muricata</i> Hook.	x				x		
110	<i>Pteris orizabae</i> M. Martens et Galetti	x	x	x	x			x
111	<i>Pteris quadriaurita</i> Retz.	x		x	x	x	x	x
112	<i>Vittaria graminifolia</i> Kaulf.	X						
113	<i>Saccoloma inaequale</i> (Kunze) Mett.	x				x		
114	<i>Tectaria heracleifolia</i> var. <i>heracleifolia</i> (Willd.) Underw.							X
115	<i>Tectaria mexicana</i> (Fée) C.V. Morton							X
116	<i>Macrothelypteris torresiana</i> (Gaudich.) Ching	x	x	x	x	x	x	x
117	<i>Thelypteris cheilanthoides</i> (Kunze) Proctor	x		x				
118	<i>Thelypteris hatchii</i> A.R. Sm.							X
119	<i>Thelypteris hispidula</i> (Decne.) C.F. Reed				x	x	x	
120	<i>Thelypteris linkiana</i> (C.Presl) R.M. Tryon	X						
121	<i>Thelypteris melanochlaena</i> (C. Chr.) C.F. Reed	x	x	x	x		x	x
122	<i>Thelypteris proctorii</i> A.R. Sm. et Lellinger	X						
123	<i>Thelypteris puberula</i> var. <i>puberula</i> (Baker) C.V. Morton							X
124	<i>Thelypteris rudis</i> (Kunze) Proctor	x	x	x	x			
125	<i>Thelypteris tuerckheimii</i> (Donn. Sm.) C.F. Reed	x	x	x				x
126	<i>Diplazium diplazioides</i> (Klotzsch ex H. Karst.) Alston	X						
127	<i>Diplazium lindbergii</i> (Mett.) H. Christ	x				x		x
128	<i>Diplazium werckleanum</i> H. Christ.	X						

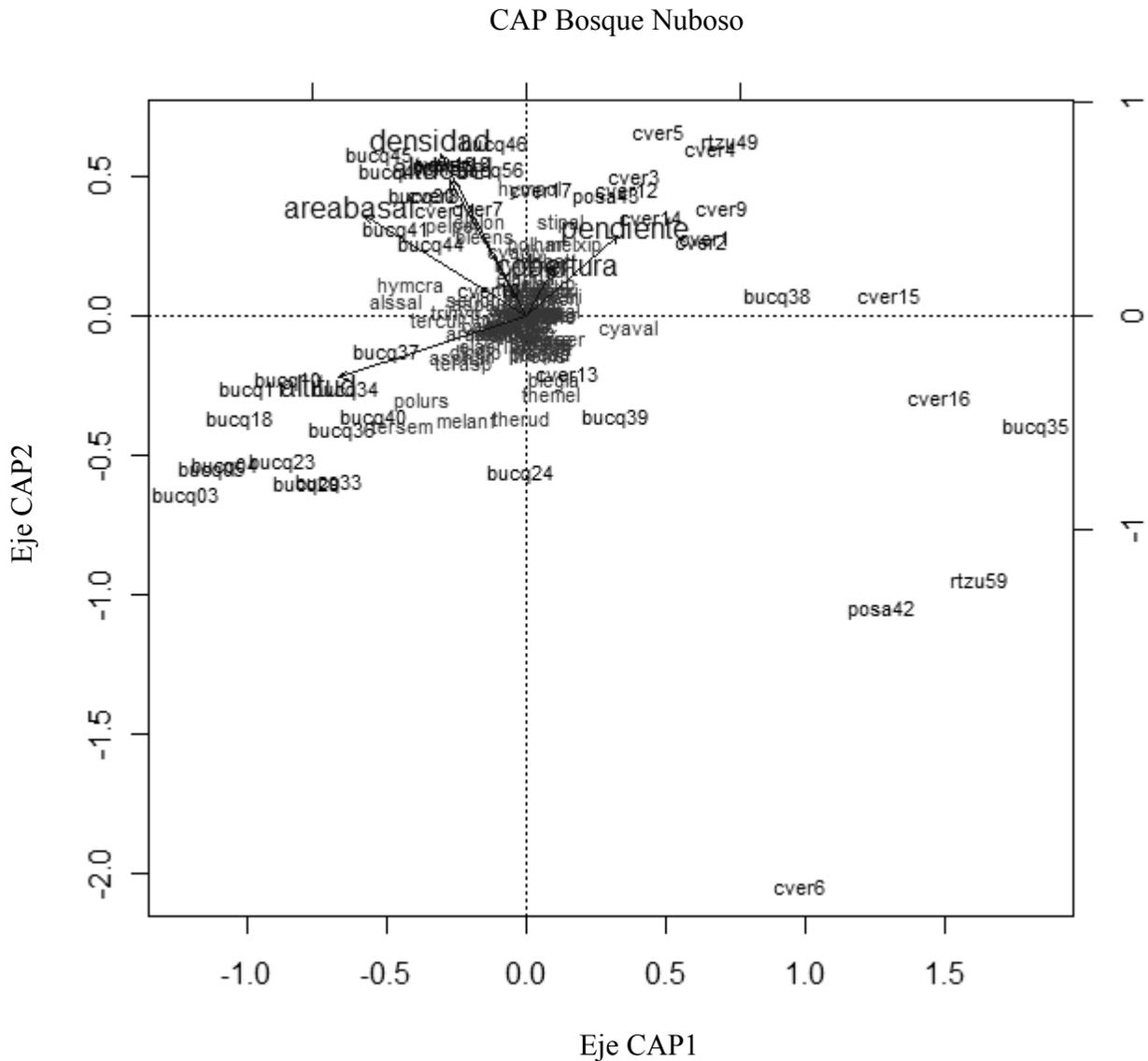
13.7. Anexo 7. Agrupación de las parcelas según las especies presentes. Índice de Sorensen, método de unión promedio. n=80 parcelas.



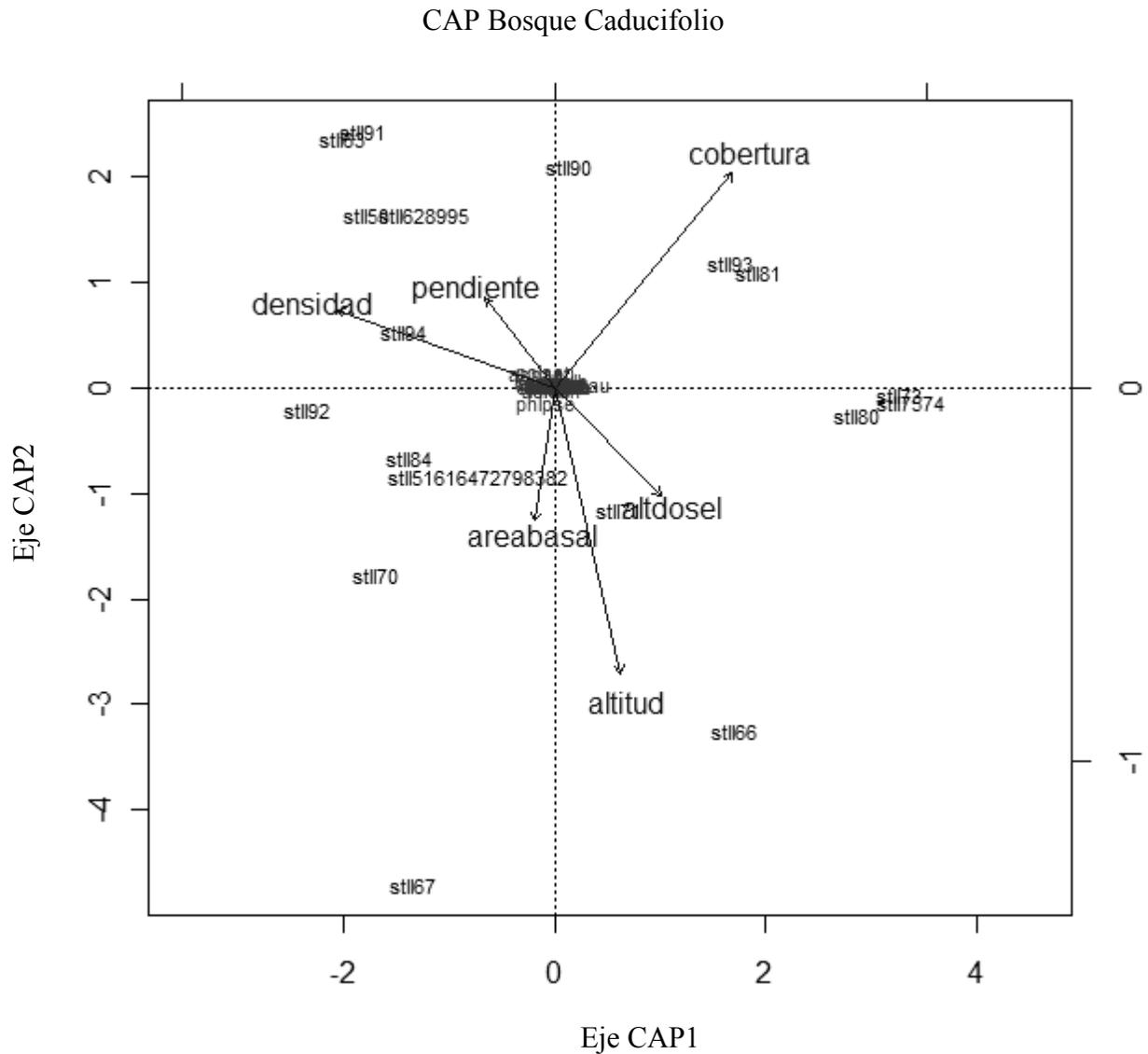
13.8. Anexo 8. Agrupación de las parcelas según las especies presentes en el grupo de Bosque nuboso. Índice de Sorensen, método de unión promedio. n=51 parcelas.



13.9. Anexo 9. Análisis canónico de coordenadas principales (CAP) en el grupo de Bosque Nuboso. bucq=Biotopo Universitario para la Conservación del Quetzal; posa=Posada Montaña del Quetzal; rtzu=Ram Tzul; cver=Cerro Verde; opin=Biotopín. Se utilizan abreviaturas para las especies, compuestas por las tres primeras letras del género y de la especie.



13.10. Anexo 10. Análisis canónico de coordenadas principales (CAP) en el grupo de Bosque caducifolio. Se utiliza la abreviatura stll para indicar el área protegida Santa Rosa –Llano Largo, donde se ubican las parcelas, y abreviaturas para las especies, compuestas por las tres primeras letras del género y de la especie.



Jorge Benjamín Jiménez Barrios
Estudiante

Dr. Jorge E. López
Asesor

Licda. Roselvira Barillas
Revisora

Licda. Rosalito Barrios
Directora Escuela de Biología

Dr. Oscar Cobar Pinto
Decano Facultad de CC. QQ. y Farmacia