

Universidad Autónoma de Chiriquí

Facultad de Ciencias Naturales y Exactas

Escuela de Biología

Comparación de comunidades de helechos en Chorro Blanco (Bosque Pluvial Premontano)

y en el Sendero Culebra (Bosque Pluvial Montano Bajo) en la provincia de Chiriquí,

Panamá

Presentado por:

Katusca Michelle Ríos Madrid

4-761-1703

Asesora:

M.Sc. Angélica Rodríguez

Coasesores:

M.Sc. Rafael Rincón

M.Sc. Rosa Villarreal

Trabajo de graduación presentado
como requisito parcial para optar por el
título de Licenciatura en Ciencias
Ambientales y Recursos Naturales.

2018

DEDICATORIA

A Dios por mantenerme de pies para realizar este trabajo.

A mi madre Magda por sus sacrificios, esfuerzo, amor y apoyo; a mis hermanas Indrany y Satchel por el apoyo, amor, palabras de aliento y por ser el motivo para seguir durante mi vida.

A mi abuela Josefina Mora, a mis tíos Heredia Madrid y Juan Camaño, a mis primos Carlos, Gustavo y Paola por su amor, apoyo incondicional y palabras de aliento.

BRJ - 7509

AGRADECIMIENTOS

Primeramente a Dios todo poderoso por darme la salud, fuerzas, sabiduría e entendimiento para lograr desarrollar este trabajo.

A mi madre Magda y a mis hermanas Indrany y Satchel por todo su apoyo, amor, comprensión, por ser mi inspiración, mi fortaleza; a toda mi familia por darme palabras de aliento durante todo el transcurso de este proceso de aprendizaje.

A mi asesora *M.Sc.* Angélica Rodríguez por su valiosa ayuda, dedicación, tiempo, por sus conocimientos brindados, enseñanzas en la redacción, análisis estadísticos, por revisar y corregir el manuscrito.

A mi coasesor *M.Sc.* Rafael Rincón por su apoyo incondicional, tiempo invertido en las giras y apoyo en el trabajo de campo, en la revisión del manuscrito, por el asesoramiento en la identificación de las muestras y por corregir el trabajo.

A mi coasesora *M.Sc.* Rosa Villarreal por todo el apoyo incondicional, consejos, conocimientos, esfuerzo, dedicación, tiempo, ayuda en el trabajo en campo, por corregir y revisar el documento.

Al *M.Sc.* Eyvar Rodríguez Quiel por su ayuda, conocimiento, por facilitarme literatura relacionada al tema y tiempo invertido en la revisión del manuscrito.

A la *M.Sc.* Rosemary Ríos por sus conocimientos, facilitación de equipo y literatura, a los Licenciados Paola Camaño y Moisés Santos por su apoyo en el trabajo de campo.

Al Ministerio de Ambiente de Panamá por el permiso de colecta y autorización para ingresar al Sendero Culebra (Boquete) para realizar las giras.

Al Herbario UCH por facilitarme sus instalaciones, equipos, materiales, literatura correspondiente al tema para realizar esta investigación y al personal del herbario por toda su ayuda, conocimiento y apoyo incondicional.

A mis compañeros Gabriela Castillo, Evelyn Caballero, José Rodríguez, Calixto Rodríguez, Manuel Castillo, Heofilio González, Gloria Rodríguez, Ana Vissueti, Leila González, Alicia Sánjur; a todos los demás amigos y compañeros que de una u otra forma me ayudaron en mis giras y en el proceso de la tesis.

ÍNDICE GENERAL

Contenido	
HOJA DE APROBACIÓN.....	ii
DEDICATORIA.....	iii
AGRADECIMIENTOS.....	iv
ÍNDICE GENERAL.....	vi
ÍNDICE DE CUADROS.....	viii
ÍNDICE DE FIGURA.....	ix
RESUMEN.....	x
INTRODUCCIÓN.....	1
OBJETIVOS.....	4
Objetivo general.....	4
Objetivos específicos.....	4
MARCO TEÓRICO.....	5
1 Distribución de los helechos a nivel mundial.....	5
1.1 Distribución en el Neotrópico.....	6
1.2 Distribución en Panamá.....	6
2 Diversidad de los helechos.....	7
3 Abundancia y riqueza de los helechos.....	9
4 Clasificación taxonómica de los helechos.....	11
5 Características de los helechos.....	12
5.1 Morfología de los helechos.....	12
5.2 Ciclo de vida de los helechos.....	15
6 Estudios en Panamá.....	17
7 Importancia de los Helechos.....	17
7.1 Importancia económica.....	18
8 Conservación de los helechos a nivel mundial.....	18
8.1 Estado de la conservación de helechos en Panamá.....	19
MATERIALES Y MÉTODOS.....	21
Área de estudio.....	21
Trabajo de campo.....	22

<i>Procesamiento de la muestra</i>	24
<i>Tratamiento estadístico de los datos</i>	25
RESULTADOS Y DISCUSIÓN	26
A. Descripción de los resultados de abundancia, riqueza de especies y diversidad de especies de helechos encontrados en Sendero Culebra, distrito de Boquete.	26
B. Descripción de los resultados de abundancia, riqueza de especies y diversidad de especies de helechos encontrados en Chorro Blanco, distrito de Boquerón.....	44
C. Comparación de los resultados de riqueza, abundancia y diversidad de especies de helechos encontrados entre ambos sitios de muestreo.	61
CONCLUSIONES.....	73
RECOMENDACIONES	75
BIBLIOGRAFÍA	76
ANEXOS	87
Anexo 1.....	87
Anexo 2.....	88
Anexo 3.....	89
Anexo 4.....	90
Anexo 5.....	91
Anexo 6.....	92

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Especies de helechos encontrados en la parcela 1 del Sendero Culebra, Boquete, noviembre de 2015 a octubre de 2016.	27
Cuadro 2. Especies de helechos encontrados en la parcela 2 del Sendero Culebra, Boquete, noviembre de 2015 a octubre de 2016.	28
Cuadro 3. Especies de helechos encontrados en la parcela 3 del Sendero Culebra, Boquete, noviembre de 2015 a octubre de 2016.	29
Cuadro 4. Especies de helechos encontrados en la parcela 4 del Sendero Culebra, Boquete, noviembre de 2015 a octubre de 2016.	31
Cuadro 5. Especies de helechos encontrados en la parcela 5 del Sendero Culebra, Boquete, noviembre de 2015 a octubre de 2016.	32
Cuadro 6. Especies de helechos encontrados en las cinco parcelas del Sendero Culebra, Boquete, noviembre de 2015 a octubre de 2016.	34
Cuadro 7. Diversidad y equitatividad de helechos en las parcelas muestreadas en Sendero Culebra, Boquete.	39
Cuadro 8. Especies de helechos encontrados en la parcela 1 de Chorro Blanco, Boquerón, febrero a abril de 2017.	44
Cuadro 9. Especies de helechos encontrados en la parcela 2 de Chorro Blanco, Boquerón, febrero a abril de 2017.	45
Cuadro 10. Especies de helechos encontrados en la parcela 3 de Chorro Blanco, Boquerón, febrero a abril de 2017.	46
Cuadro 11. Especies de helechos encontrados en la parcela 4 de Chorro Blanco, Boquerón, febrero a abril de 2017.	47
Cuadro 12. Especies de helechos encontrados en la parcela 5 de Chorro Blanco, Boquerón, febrero a abril de 2017.	48
Cuadro 13. Especies de helechos encontrados en las cinco parcelas de Chorro Blanco, Boquerón, febrero a abril de 2017.	50
Cuadro 14. Diversidad y equitatividad de helechos en las parcelas muestreadas en Chorro Blanco, Boquerón.	56
Cuadro 15. Diversidad de helechos registrada en Sendero Culebra y Chorro Blanco, noviembre de 2015 – abril de 2017.	66
Cuadro 16. Equitatividad de helechos en Sendero Culebra y Chorro Blanco, noviembre de 2015 – abril de 2017.	67
Cuadro 17. Especies de helechos registrados en Sendero Culebra (Boquete) y Chorro Blanco (Boquerón), noviembre de 2015 – abril de 2017.	67

ÍNDICE DE FIGURA

Figura 1. Ciclo de vida de un helecho	16
Figura 2. Localización de Sendero Culebra en el distrito de Boquete y Chorro Blanco en el distrito de Boquerón, provincia de Chiriquí.	21
Figura 3. Parcelas establecidas en Sendero Culebra distrito de Boquete y Chorro Blanco distrito de Boquerón.....	22
Figura 4. Diagrama de parcela y subparcelas.	23
Figura 5. Riqueza de especies de helechos por parcelas muestreadas en el Sendero Culebra, Boquete.	36
Figura 6. Curva de acumulación de especies de helechos encontrados en el Sendero Culebra, Boquete.	37
Figura 7. Tipos de hábitos y formas de crecimiento de helechos colectados en Sendero Culebra, Boquete.	41
Figura 8. Abundancia de helechos por parcelas muestreadas en Sendero Culebra, Boquete.	43
Figura 9. Riqueza de especies de helechos por parcelas muestreadas en Chorro Blanco, Boquerón.....	53
Figura 10. Curva de acumulación de especies de helechos encontrados en Chorro Blanco, Boquerón.....	54
Figura 11. Tipos de hábitos y formas de crecimiento en helechos colectados en Chorro Blanco, Boquerón.	59
Figura 12. Abundancia de helechos por parcelas muestreadas en Chorro Blanco, Boquerón.	61
Figura 13. Riqueza de especies de helechos registrados en Sendero Culebra y Chorro Blanco, noviembre de 2015 – abril de 2017.	63
Figura 14. Abundancia de helechos registrados en Sendero Culebra y Chorro Blanco, noviembre de 2015 – abril de 2017.	64
Figura 15. Familias de helechos encontradas en Sendero Culebra y Chorro Blanco, noviembre de 2015 – abril de 2017.	70
Figura 16. Hábitos y formas de crecimiento de los helechos encontrados en Sendero Culebra y Chorro Blanco, noviembre de 2015 – abril de 2017.....	72
Figura 17. Especies de helechos compartidos entre Sendero Culebra (Boquete) y Chorro Blanco (Boquerón).....	90
Figura 18. Especies de helechos encontrados en Sendero Culebra, Boquete.....	91
Figura 19. Especies de helechos encontrados en Chorro Blanco, Boquerón.....	92

RESUMEN

Los helechos son plantas vasculares que carecen de flores y semillas y están dentro de las plantas más antiguas. Taxonómicamente, los helechos son uno de los grupos más diversos y abundantes en los bosques tropicales húmedos. En Panamá existen algunos estudios taxonómicos de helechos; sin embargo, existen pocos estudios sobre la ecología de este grupo. Por esta razón, el objetivo de este trabajo fue comparar las comunidades de helechos en el Sendero Culebra (Bosque Pluvial Montano Bajo) y en Chorro Blanco (Bosque Pluvial Premontano). La investigación fue realizada en los distritos de Boquete (Sendero Culebra) y Boquerón (Chorro Blanco). En cada sitio se establecieron cinco parcelas de 10 x 10 m, cada una se subdividió en 25 subparcelas de 2 x 2 m, siendo muestreadas 15 subparcelas al azar. Se recolectaron todos los helechos presentes y se registró el número de individuos y la cantidad de especies por parcela. En ambos sitios se determinó la riqueza, diversidad, equitatividad y abundancia de las especies. Se obtuvo un total de 82 especies distribuidas en 29 géneros y 13 familias. Al comparar la riqueza de especies, Sendero Culebra registró un total de 61 especies; mientras que en Chorro Blanco se logró identificar 34 especies. El índice de Shannon-Weaver determinó que la diversidad es alta en ambos sitios (Sendero Culebra $H' = 3.51$ y Chorro Blanco $H' = 3.07$). De las 82 especies identificadas; 69 (84.15 %) estuvieron presentes en un sólo sitio (Sendero Culebra o Chorro Blanco) y 13 (15.85 %) estuvieron presentes en ambos sitios. En Sendero Culebra ($J = 0.85$) y en Chorro Blanco ($J = 0.87$) existe un buen nivel de equidad en la abundancia entre las especies de ambos sitios. La abundancia de especies fue mayor en Sendero Culebra con un total de 274 individuos, mientras que, Chorro Blanco presentó una menor abundancia con 148 individuos. Los resultados obtenidos demuestran que en el Sendero Culebra los helechos presentan una

mayor riqueza, abundancia y diversidad; sin embargo, ambos sitios comparten 13 especies. Posiblemente, esto se debe a que en Chorro Blanco las condiciones ambientales, edáficas, topográficas son menores, mientras que, el nivel de intervención humana es mayor. Este estudio es un aporte al conocimiento de la ecología y biodiversidad de los helechos en nuestro país, de igual forma, contribuye para la creación de planes de manejo y conservación de los sitios estudiados.

ABSTRACT

Ferns are vascular plants that do not produce flowers and seeds and they are among the oldest plants. Taxonomically, ferns are one of the most diverse and abundant groups in tropical rainforests. In Panama there are some taxonomic studies of ferns; however, there are few studies on the ecology of this group. The main reason of this work was to compare the communities of ferns in the Sendero Culebra (Low Montane Rain Forest) and in Chorro Blanco (Premontane Rain Forest). The research was in the districts of Boquete (Sendero Culebra) and Boqueron (Chorro Blanco). In each site five plots of 10 x 10 m were established, each one was subdivided into 25 subplots of 2 x 2 m, with 15 subplots randomly sampled. All the ferns present there were collected and the number of individuals and the number of species per plot were recorded. In both sites the richness, diversity, fairness and abundance of the species were determined. A total of 82 species distributed in 29 genera and 13 families were obtained. When comparing species richness, Sendero Culebra registered a total of 61 species; while in Chorro Blanco 34 species were identified. The Shannon-Weaver index determined that diversity is high at both sites (Sendero Culebra $H' = 3.51$ and Chorro Blanco $H' = 3.07$). Of the 82 identified species; 69 (84.15%) were present in only one site (Sendero

Culebra or Chorro Blanco) and 13 (15.85%) were present in both sites. In Sendero Culebra ($J=0.85$) and in Chorro Blanco ($J=0.87$) there is a good level of equity in abundance between the species of both sites. The abundance of species was higher in Sendero Culebra with a total of 274 individuals, while, Chorro Blanco had a lower abundance with 148 individuals. The results obtained show that in the Sendero Culebra the ferns present a greater richness, abundance and diversity; however, both sites share 13 species. Possibly, this is due to the fact that in Chorro Blanco the environmental, soil and topographic conditions are lower, while the level of human intervention is greater. This research is a contribution to the knowledge of the ecology and biodiversity of ferns in our country, in the same way, it contributes to the creation of management plans and conservation of the studied sites.

INTRODUCCIÓN

Los helechos y plantas afines son un grupo de plantas vasculares que se caracterizan porque su dispersión ocurre por medio de esporas; las cuales, varían de una especie a otra en forma, tamaño y ornamentación (Murillo 1983). Se encuentran distribuidas en todo el mundo (con excepción de las regiones polares) y están presentes principalmente en las regiones tropicales y subtropicales (Jiménez 2010).

Después de las angiospermas, los helechos son el segundo grupo de plantas vasculares más diverso con 13,600 especies descritas (Hassler & Swale 2001, Moran 2008). Según Sharpe *et al.* (2010), representan alrededor del 4% del total de diferentes floras vasculares del mundo. En las regiones húmedas montañosas del Neotrópico, se concentra la mayor riqueza (Watkins *et al.* 2006, Salazar *et al.* 2015), diversidad y abundancia de helechos y licófitos (Kessler 2001b, Kessler *et al.* 2001).

De acuerdo a Moran (2008), las características del sitio y la heterogeneidad ambiental (por ejemplo, topografía, clima y suelo) influyen en la diversidad de especies. Por su parte, García-Lahera & Sánchez-Villanueva (2006) señalan que la riqueza está principalmente relacionada a factores ecológicos (por ejemplo, pluviosidad, temperatura y humedad relativa); así como, a factores edáficos y topográficos que pueden afectar su establecimiento en un área determinada. En este sentido, varios estudios de helechos y licófitos en el Neotrópico, han reportado la existencia de patrones de diversidad a lo largo de gradientes altitudinales; donde se observa una mayor distribución de la riqueza a elevaciones intermedias (1,800-2,400 m) [Kessler 2001, 2010, Watkins *et al.* 2006, Bhattarai *et al.* 2004, Krömer *et al.* 2005 y Mehlreter 1995]. Lo anterior debido a que, en altitudes intermedias,

las condiciones de humedad elevada y temperatura moderada son propicias para la diversidad de especies (Kluge *et al.* 2006).

Los helechos y plantas afines generalmente crecen en todos los tipos de hábitats (Jiménez 2010, Murillo & Murillo 2001) y clima (Øllgaard 2002, Morán 1994), y una mayor abundancia de helechos se encuentra en las regiones húmedas y templadas, donde un gran número de especies están adaptadas a diferentes hábitats (Hernández Cibrián *et al.* 2005). No obstante, el grado de intervención humana puede afectar tanto la riqueza y composición de los helechos (Carvajal-Hernández *et al.* 2014).

A los helechos se les puede encontrar como herbáceas, trepadoras o arborescentes y pueden presentar diferentes tipos de hábitos; tales como, epífitos, terrestres y rupícolas (Murillo & Murillo 2001). Siendo los hábitos terrestres y epífitos los más predominantes en los helechos a nivel mundial (Watkins *et al.* 2006).

Comparadas con las Gimnospermas y Monilofitas, las Angiospermas (plantas con flores) han sido las más estudiadas, debido a que tienen mayor plasticidad evolutiva, mayor diversidad, se adaptan a una mayor variedad de ambientes, sus mecanismos de polinización son más diversos y su morfología floral los hace más atractivos y abundantes (R. Rincón, com. pers.). Lo anterior, podría explicar que el proyecto The Flora of Panama que inició el Missouri Botanical Garden, se enfocó sólo en las plantas con semillas; incluyendo un poco más de 6,200 especies, mientras que, los helechos fueron estudiados como un grupo aparte por Lellinger (D'Arcy 1943). Se estima que la flora en Panamá está conformada por alrededor de 10,444 especies; de las cuales, 938 especies son helechos y plantas afines (Correa *et al.* 2004). A pesar de que los helechos son plantas que existen en todas las regiones del país, son poco los estudios a nivel taxonómico y ecológico; siendo el objetivo principal de esta

investigación, comparar la composición de las comunidades de helechos de Chorro Blanco (Bosque pluvial premontano) y Sendero Culebra (Bosque pluvial montano bajo). Se espera que los resultados de este estudio, contribuyan a ampliar los conocimientos sobre la sistemática y la ecología de los helechos; de manera tal, que esta información sirva de base para el diseño y desarrollo de estrategias encaminadas a la conservación de ambos sitios de estudios.

OBJETIVOS

Este estudio tiene los siguientes propósitos:

Objetivo general

- Comparar las comunidades de helechos de Chorro Blanco (Bosque Pluvial Premontano) y en el Sendero Culebra (Bosque Pluvial Montano Bajo).

Objetivos específicos

- Identificar las especies de helechos presentes en los dos sitios: Chorro Blanco y Sendero Culebra.
- Determinar la abundancia absoluta, riqueza de especies, y otros descriptores ecológicos referentes a las comunidades de helechos estudiadas.
- Comparar la composición y diversidad de helechos en diferentes parcelas en dos sitios de muestreo por el tipo de zonas de vidas.
- Elaborar una guía visual de campo con imágenes fotográficas de los helechos encontrados en estas zonas de vidas.

MARCO TEÓRICO

1 Distribución de los helechos a nivel mundial

Los helechos se encuentran distribuidos por todo el mundo, logrando habitar lugares húmedos y sombríos o secos y rocosos. Hace 300 millones de años aproximadamente, se encuentran entre los vegetales más antiguos que ocuparon el hábitat terrestre, constituyendo para ese tiempo la forma de vegetación dominante (Navarro & Rodríguez 2008). Según Jiménez (2010), los helechos son un grupo de plantas que se encuentran entre los vegetales terrestres más antiguos, aparecieron en el Devónico (hace 408 millones de años), un poco antes que los anfibios, y fueron dominantes en el período Carbonífero, cuando aparecieron los reptiles (hace 362 millones de años).

Este grupo de plantas forman parte de la vegetación primaria o secundaria, al igual que limitan varios tipos de vegetación. Muchas especies de helechos y licófitos se distribuyen en diversos ecosistemas y otras especies son características de ciertos hábitats (Riba 1998). En las montañas tropicales se distribuye el 75 % de las especies de dos grandes regiones; una en América (Bolivia, Centroamérica, Las Antillas, Los Andes de Venezuela y el sureste de México) y otro en el Viejo Mundo (Malasia y sureste de Asia). Las zonas templadas de ambos hemisferios y África tienen relativamente pocas especies (Tryon 1986).

Las variaciones climáticas están relacionadas principalmente con la temperatura y la humedad, junto con otros factores ambientales que influyen en la distribución de las especies (Bhatarai *et al.* 2004, Kluge *et al.* 2006); tales como disponibilidad energética y productividad del ecosistema (Currie *et al.* 2004), así como los procesos históricos y evolutivos (Wiens & Donoghue 2004). Estas son algunas de las razones por las que se puede

explicar que las zonas tropicales contienen una gran biodiversidad, misma que decrece fuertemente con la cercanía a los polos. Distribución de los helechos están influenciadas no sólo por las condiciones ambientales, sino también por factores biológicos entre ellos la capacidad de dispersión y reproducción, características genéticas y ciertas adaptaciones fisiológicas (Barrington 1993, Kornas 1993)

En los bosques tropicales se representan más del 10 % del total de las especies de plantas vasculares, siendo este grupo uno de los más importantes (Tuomisto & Poulsen 1996). Aproximadamente 3,300 especies se encuentran en América, con la mayor diversidad en la región Andina (Tryon & Tryon 1982). En Sudamérica hay alrededor de 3,000-3,500 especies de helechos y plantas afines, Colombia y Ecuador registran 1,300 especies y finalmente, Bolivia y Perú tienen una riqueza semejante con 1,195 especies (Morán & Riba 1995, Navarrete 2001, Smith *et al.* 2005, Navarrete *et al.* 2006 y Morán 2008).

1.1 Distribución en el Neotrópico

En las regiones montañosas neotropicales las condiciones del clima y la topografía son muy variables, lo que puede constituir un importante centro de especiación para los helechos (Moran 1995). Lo que influye que la región Andina presente el mayor número de especies endémicas, si se compara con otras regiones neotropicales (Tryon 1972). Muchas especies de helechos están restringidas a ciertas elevaciones; tal es el caso de los bosques montanos (500-1,500 m s.n.m. o más), los helechos tienen una distribución más restringida y pueden llegar a ser endémicos (Lellinger 1989).

1.2 Distribución en Panamá

En las áreas fronterizas, Panamá posee muchos helechos en común con Costa Rica (88 %) y con Colombia (63 %), donde comparten hábitat; sin embargo, posee más especies en

común con México y Guatemala que con el Chocó de Colombia (Lellinger 1985). En Panamá los helechos se encuentran en casi todos los hábitats, son más frecuentes en los bosques de montaña especialmente en los bosques nublados premontanos; sin embargo, en los hábitats acuáticos y xerófitos son menos frecuentes. De acuerdo a la distribución de especies endémicas Panamá se diferencia de Costa Rica y el Chocó en tener pocas especies endémicas y algo menor que la mayoría de las islas; (Lellinger 1985). De acuerdo a Correa *et al.* 2004, Panamá presenta 32 especies endémicas de helechos y plantas afines de las 938 especies reportadas para Panamá.

2 Diversidad de los helechos

A nivel mundial los helechos son uno de los grupos más diversos con 13,600 especies descritas; forman el segundo grupo más diverso después de las angiospermas (Hassler & Swale 2001, Moran 2008). Actualmente se sabe que los licófitos y helechos constituyen uno de los grupos más diversos y abundantes en la zona montañosa tropical (Kessler 2001b, Kessler *et al.* 2001) y representan en promedio aproximadamente el 4 % del total de diferentes floras vasculares del mundo (Sharpe *et al.* 2010).

Los helechos y licófitos crecen en una gran variedad de ambientes, pero la mayor diversidad se concentra en las montañas tropicales y subtropicales (Jermy 1990), principalmente en el sureste de Asia y en América (Tryon & Tryon 1982). En los bosques húmedos montanos de altitudes similares, la diversidad de los helechos se mantiene más o menos constante en las regiones tropicales que se extienden desde Costa Rica hasta el centro de Bolivia y sólo disminuye notoriamente más al norte y al sur conforme se alcanzan las latitudes subtropicales (Kessler 2001a, Kluge *et al.* 2006).

Las zonas templadas de ambos hemisferios y África tienen relativamente pocas especies (Tryon 1986, Kessler 2010). En países como Costa Rica en las selvas altas perennifolias la diversidad de ambos grupos llega a ser de 21 especies/100 m² (Whitmore *et al.* 1985), y en Ecuador la diversidad llega hasta 50 especies/ha (Poulsen & Nielsen 1995).

La estimación de la diversidad a nivel mundial de los helechos y licopodios es entre 10,000 y 15,000 especies (Moran 2008, Mendoza-Ruiz & Pérez-García 2009). En México los bosques de neblina o mesófilos de montaña son uno de los más diversos, seguido por otros tipos de bosques como los bosques tropicales de tierra baja, bosques tropicales caducifolios y bosques de pino-encino (Riba 1998).

La mayor diversidad de helechos está presente en el Continente Americano, donde Colombia presenta casi 1,300 spp. (Murillo & Harker 1990), seguido por Ecuador con 1,298 spp. (Jorgensen & León 1999) y finalmente, México con 1,008 spp. (Mickel & Smith 2004). La diversidad de especies varía considerablemente en los trópicos, contrario a las tierras bajas la mayor cantidad de especies se encuentra en las montañas. En los Andes se encuentran cerca de 2,500 especies, mientras que en la Amazonía (Tierras bajas y Brasil Central) el número es cercano a 235 especies. Siendo la región andina en Colombia donde se encuentra un alto número de especies endémicas (Murillo *et al.* 2008). Los helechos en Costa Rica, Panamá y el Choco son tan diversos dentro de las zonas, se reconocen cerca de 1,100 especies en 117 géneros (Lellinger 1989).

Dentro de los bosques tropicales la mayoría de los estudios se basan en la composición y diversidad de las plantas leñosas (Gentry 1995), son pocas las investigaciones que se enfocan en estudiar la composición y diversidad de helechos y licófitos, siendo este grupo

uno de los más abundantes y diversos (Kessler 2001). Dependiendo de la heterogeneidad, la topografía y las condiciones ambientales relacionadas a la disponibilidad de agua, los helechos aportan un 13-19 % a la diversidad en los bosques tropicales y los hábitats montañosos del Neotrópico (Kessler 2001b, Kessler *et al.* 2001, Kessler 2010).

Los bosques premontanos albergan la mayor diversidad de helechos, especialmente en áreas nubladas, entre altitudes que van desde 500 a 1,500 m (Lellinger 1985). Por otro lado, se ha encontrado que en las regiones montañosas, tropicales o templadas, se encuentra la mayor diversidad de helechos, en donde la heterogeneidad ambiental es producto de los relieves montañosos, con microclimas y elevaciones que favorecen el establecimiento de diferentes grupos (Moran 2008)

3 Abundancia y riqueza de los helechos

La flora vascular de Panamá tiene aproximadamente 10,444 especies que puede representar aproximadamente el 3.6 %, los helechos y plantas afines poseen 938 especies que representan el 8.9 %. Los helechos son un grupo de plantas dentro de la flora vascular, que presentan un gran número de especies, las cuales se pueden adaptar a diferentes hábitats y la mayor abundancia de especies se encuentra en las regiones húmedas y tropicales (ANAM 2010).

Los helechos son uno de los grupos más abundantes, este gran número de especies se relacionan a su capacidad de adaptarse a diferentes hábitats, su mayor abundancia se encuentra en las regiones húmedas y templadas (Hernández Cibrián *et al.* 2005). Autores como Øllgaard (2002) y Morán (1994), señalan que los helechos y plantas afines crecen generalmente en todos los tipos de hábitat y clima, no obstante, en sitios donde la humedad es constantemente alta, la abundancia y la riqueza de especies es mayor. Algunos estudios

realizados en bosques secundarios han evidenciado que la abundancia y la riqueza de especies de helechos se está reduciendo debido a las perturbaciones humanas (Paciencia & Prado 2005, Carreño-Rocabado 2006).

En las zonas montañosas el mayor número de helechos se encuentra en los bosques tropicales; sin embargo, la cantidad de helechos disminuye en las regiones templadas y árticas (Rodríguez 2001). La riqueza de especies en las montañas no es uniforme en zonas bajas (menos de 800 m s.n.m.), la riqueza incrementa hasta las elevaciones medias (800-2,000 m s.n.m.) y luego disminuye; probablemente es el resultado de una variedad de hábitats creados por las diferentes elevaciones, laderas, suelos, tipos de rocas y microclimas (Moran 1995).

La mayor riqueza de especies se encuentra dentro de un intervalo altitudinal entre 1,000 a 2,000 m, puesto que se encuentran las condiciones óptimas de clima, temperatura y la humedad (Kessler 2001b, Krömer *et al.* 2005, Kluge *et al.* 2006, Watkins *et al.* 2006 y Kessler *et al.* 2011). Factores ambientales como precipitación, humedad y temperatura son los responsables en la variación de la riqueza de los briofitos, helechos y licófitos (Kessler 2001).

En el Neotrópico la mayoría de los estudios de helechos y licófitos han reportado patrones de diversidad a lo largo de gradientes altitudinales, donde se observa que la mayor riqueza de especies se distribuye en elevaciones intermedias entre 1,800-2,400 m (Mehltreter 1995, Hemp 2001, Kessler 2001, 2010, Bhattarai *et al.* 2004, Krömer *et al.* 2005, Watkins *et al.* 2006 y Cardelús *et al.* 2006). Dentro de los trópicos la mayor riqueza de helechos y licófitos se distribuye en las montañas y no en tierras bajas (Moran 2008).

4 Clasificación taxonómica de los helechos

Los linajes que pertenecen a las plantas vasculares son: licopodios, helechos, colas de caballo, gimnospermas y angiospermas, son fáciles de reconocer como grupos monofiléticos debido a sus características derivadas. Dentro de los estudios de filogenia y evolución realizados en helechos los han dividido en dos divisiones: Lycopodiophyta que contiene a los más antiguos con microfílas (hojas rudimentarias) y Monilophyta que reúne a las pteridófitas con megáfílas y aquellas que luego de haber adquirido sus megáfílas las perdieron en el transcurso de su evolución; esta división se basa en nuevos estudios moleculares (Pryer *et al.* 2004).

Estudios filogenéticos, morfológicos y moleculares realizados por Kenrick & Crane (1997), Pryer *et al.* (2001a), apoyan el reconocimiento de un grupo monofilético de plantas vasculares que incluyen cuatro linajes principales: Equisetopsida (colas de caballo), Psilotopsida (helechos batidor y helechos Ophioglossales), Marattiopsida (helechos Marattiales) y Polypodiopsida o leptosporangiados (helechos leptosporangiados). Este grupo monofilético se ha denominado Monilophyta (o moniliformopsas); el nombre común se denomina Monilófitas o simplemente helechos como un sentido amplio.

En años anteriores los helechos eran clasificados como Pteridophyta; sin embargo, no se consideraron a los Equisetales y Psilotales, dentro de este grupo debido a su marcada diferencia morfológica. No obstante, los análisis filogenéticos moleculares, realizados con secuencia de plastidios, agruparon a los helechos en la división Monilophyta, reconociendo a los Equisetales, Ophioglossales y Psilotales junto con los helechos como un grupo monofilético (Rai *et al.* 2010). Se considera que los Equisetales son los más ancestrales dentro de este grupo, mientras que los Polypodiales son los más derivados siendo muy

abundantes en los bosques tropicales y en las regiones húmedas del planeta, agrupando alrededor del 90 % de los especímenes actuales (Cole *et al.* 2013)

Chase & Reveal (2009) y Christenhusz *et al.* (2011), en su sistema de clasificación, mencionan que los Licófitos son monofiléticos conformados por la subclase Lycopodiidae, por otra parte los helechos presentan cuatro subclases: Equisetidae, Ophioglossidae, Marattiidae y Polypodiidae. Todas las subclases están clasificadas dentro de la clase Equisetopsida que es un clado monofilético que abarca la totalidad de las denominadas embriofitas o plantas terrestres, incluyendo musgos, hepáticas y plantas con semillas (Chase & Reveal 2009, Arana & Bianco 2011).

5 Características de los helechos

Los helechos se caracterizan por carecer de flores y semillas, poseen tejido vascular (tejido para conducir agua y nutrientes) y se reproducen por esporas ubicadas en el envés de las hojas, en estructuras llamadas esporangios (Jiménez 2010). Son consideradas plantas herbáceas, perennes con algunas excepciones, carecen de crecimiento secundario (Moran 2004), presentan una gran variedad de tamaños, formas de crecimiento y se localizan en casi todos los tipos de vegetación en intervalos de altitud entre 0 y 5,000 m; algunas especies tienen distribución cosmopolita (Kessler 2010).

5.1 Morfología de los helechos

Los helechos poseen una variada morfología, están formados principalmente por raíz, rizoma o tallo, hoja o fronda, soros y esporangios. Este grupo de plantas se les puede encontrar en diferentes formas y tamaño, en las zonas tropicales los helechos pueden desarrollar formas arbóreas y reciben el nombre de helechos arborescentes, los cuales pueden

llegar alcanzar alturas impresionantes con aspecto de palmeras, debido a que poseen un tronco no ramificado y grandes hojas (Hernández Cibrián & Nelson Sutherland 2007).

El rizoma crece horizontalmente sobre o bajo la superficie del suelo, los hay erectos, suberecto, rastreros, estolonífero, aéreos y trepadores; los rizomas pueden estar cubiertos por escamas (lanceoladas, orbiculares, marginadas, clatradas o glabras) y por pelos que pueden ser unicelulares o pluricelulares, simples y estrellados (Triana-Moreno & Murillo 2005). Los helechos presentan formas muy variadas (rastreros, erectos, trepadores o epífitas); en algunos casos los terrestres poseen un rizoma subterráneo; la raíz primaria es efímera (dura poco) y es sustituida por raíces adventicias que se forman en los rizomas (UCV 2011).

En los helechos a las hojas se le conocen como frondas, las cuales constan de dos partes: el pecíolo y la lámina. El pecíolo en el lado adaxial pueden ser acanalado, glabros, espinosos, teretes, en algunas especies alados y presentan estructuras accesorias tales como: escamas, pelos, estípulas carnosas o aflebias y nudos turgentes (Triana-Moreno & Murillo 2005). La lámina es la parte más evidente de la fronda, son monomórficas y en algunos casos es dimórfica (en géneros como: *Blechnum*, *Bolbitis*, *Elaphoglossum* y *Polybotrya*); el raquis es el eje principal y puede ser primario, secundario o de menor orden, el indumento puede presentar escamas, tricomas o simplemente es glabro (Monterrosa *et al.* 2009). Las láminas son de variadas formas las hay simples (enteras o lobuladas) ó compuestas (1-pinnadas, pero generalmente son varias veces divididas), con un patrón de división pinnado, lineares hasta anchamente ovadas; con venación circinada, libre, bifurcada, anastomosada y las areolas pueden presentar venas libres incluidas, o puede ser mixta (Triana-Moreno & Murillo 2005).

Los soros son agrupaciones de esporangios de diferentes formas, se encuentran en la parte abaxial de la lámina, los mismos pueden ser redondeados, alargados o pueden cubrir

totalmente la lámina (acrosticoide), pueden ser encontrados sin indusio, con indusio o un indusio falso, que es un tejido membranoso que nace sobre el soro o lateralmente a él. (Monterrosa *et al.* 2009).

Los esporangios son estructura de diferentes formas donde se encuentran las esporas, los cuales presentan un pedúnculo que sostiene una cápsula generalmente uniestratificada, el anillo presenta una fila de células con paredes, el esporangio es importante para la dispersión de las esporas (Triana-Moreno & Murillo 2005). Las esporas son generalmente de color café o negro que en grupo tienen apariencia de polvo (Monterrosa *et al.* 2009). Se dividen en dos grupos: los leptosporangiados que tienen un sólo tipo espora (homospóricos), y los eusporangiados, que poseen esporas de diferente tipo (heterospórico) [UCV 2011].

En los helechos los esporangios se clasifican en eusporangiados (Equisetales, Psilotales, Marattiales y Ophioglossales), los mismos se asemejan a una cápsula lisa, la cual se rompe por presión interna que es generada por el tamaño de la espora; la otra clasificación son los leptosporangiados (Polypodiales), que se caracterizan por presentar una cápsula que tiene un anillo que permiten su apertura, en los esporangios de los helechos leptosporangiados, donde el estomio es el conjunto de células de pared delgada situadas en el anillo, por donde se abre el esporangio y libera las esporas. La diferencia entre eusporangiados y leptosporangiados es que los eusporangiados son relativamente grande que se derivan de varias células epidérmicas y que producen muchas esporas; al contrario de los leptosporangiados donde se desarrollan a partir de una sola célula, las paredes de los esporangios están formados por una sola capa de célula; la cantidad de esporas que se presentan en los leptosporangiados es mucho menor que en los eusporangiados (Simpson 2010).

5.2 Ciclo de vida de los helechos.

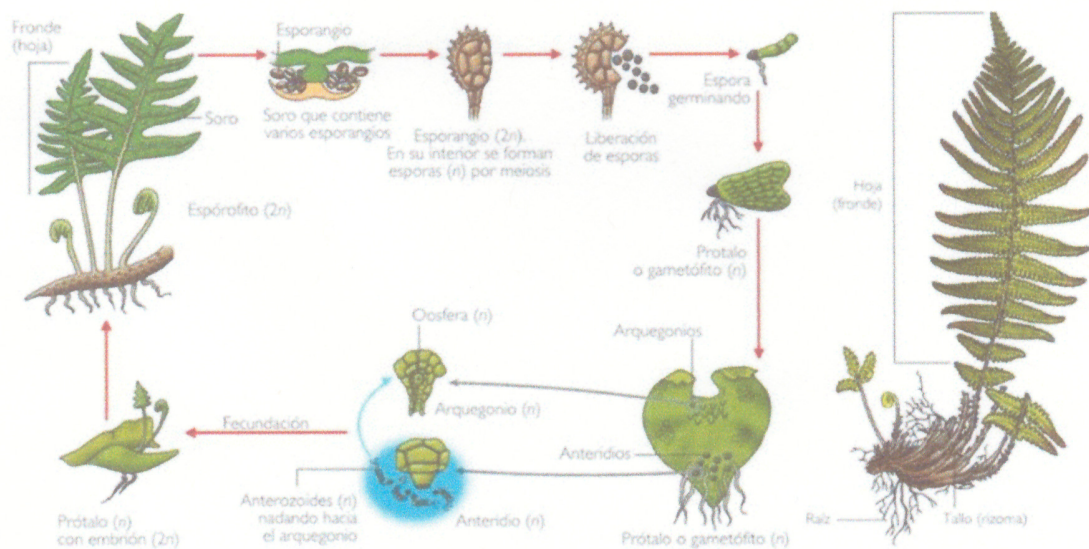
La reproducción de los helechos puede ser sexual y vegetativa; la reproducción sexual es aquella donde es necesario el intercambio genético, donde se presenta alternancia de generaciones y la reproducción vegetativa es aquella que se da sin intercambio de células o núcleos de células de los vegetales (Vilée *et al.* 1992). El esporofito posee tejido vascular (xilema y floema), es la fase dominante; estos tejidos transportan agua y alimento. La presencia de estos tejidos vasculares permite que el esporófito pueda desarrollar raíces verdaderas, tallos y hojas (Mertens & Stevenson 1978).

El ciclo de vida de los helechos se lleva a cabo en dos fases; una gametofítica y otra esporofítica. El ciclo comienza con una planta con rizoma y frondas llamada esporófito; en la superficie abaxial de la fronda se encuentran pequeñas estructuras llamados soros. Dentro de los soros se encuentran los esporangios; cuando el anillo de un esporangio se seca, éste se dobla hacia atrás y este movimiento hace que la cápsula se rompa por el medio, en este punto el anillo repentinamente vuelve a su posición normal, empujando a las esporas (n) al exterior (Monterrosa *et al.* 2009).

La espora al hacer contacto con el suelo germina formando un prótalo (n), que es un gametofito; los órganos sexuales o gametangios se desarrollan en la parte ventral del prótalo, los anteridios son los masculinos (parte de abajo) y producen el esperma y los arquegonios son los femeninos (parte de arriba) que producen la célula huevo que es donde llega el esperma. La presencia de agua en el ambiente facilita en el prótalo la fertilización. El anteridio absorbe agua, luego se hincha y estalla de manera que libera los espermias (n) flagelados, por medio del agua se movilizan hacia la célula huevo (n), la fertiliza y forma el

cigoto ($2n$) que luego mediante crecimiento y diferenciación, origina el esporófito ($2n$) (Monterrosa *et al.* 2009) [Figura 1].

En la reproducción vegetativa los helechos han tenido que adaptarse a condiciones ambientales como lo son temperaturas altas y ambientes secos; este tipo de reproducción es conocido como apogamia. Aquí la espora (n) es liberada y la misma cae al suelo donde germina y empieza a desarrollar un prótalo normal (n); en vez de producir anteridios y arquegonios, el prótalo se desarrolla en una plántula que posee rizoma y frondas, la cual se desarrollada de manera independiente en un esporofito (n); en este caso hay una reproducción asexual. Una ventaja de esta adaptación es que no necesitan de agua y no hay estructuras reproductivas que necesiten unirse, además el prótalo de un helecho apógamo se madura más rápido que aquellos que se reproducen sexualmente; de esta manera los helechos no corren el riesgo de morir deshidratados (Monterrosa *et al.* 2009).



Fuente: Ciclo de vida 2017

Figura 1. Ciclo de vida de un helecho.

6 Estudios en Panamá.

La Flora de Panamá tiene 10,444 especies de plantas, esta diversidad se caracteriza por el intercambio biótico entre norte y Suramérica, donde 9,520 especies (91.15 %) son plantas vasculares y 924 especies (8.85 %) son plantas no vasculares. Dentro de las plantas vasculares se encuentran las Angiospermas con 8,560 especies, seguido por las Gimnospermas con 22 especies y finalmente, están los helechos y plantas afines con 938 especies, donde 852 especies son helechos y 86 especies son plantas afines (Correa *et al.* 2004).

Lellinger (1985, 1989) inició con estudios de distribución y diversidad de los helechos en Panamá, como un grupo separado de las plantas con flores y semillas. Posteriormente, Correa *et al.* (2004), publicaron el Catálogo de Plantas Vasculares de Panamá, donde reportan las especies de helechos y plantas afines presentes hasta ese año. En Panamá han reportado especies de helechos para Bocas del Toro, Veraguas, Coclé, Colón, entre otras provincias; sin embargo, en la provincia de Chiriquí se han realizado estudios sobre helechos por Guerra & Guinard (2000), Navarro & Rodríguez (2008), Castillo & Acosta (2013), Williams (2013), Ríos *et al.* (2016) y Morales *et al.* por publicar.

7 Importancia de los Helechos

Se ha comprobado que los helechos son buenos indicadores de factores ambientales, como agua y nutrientes disueltos en los suelos (Brodribb *et al.* 2009). En diferentes tipos de ambientes, los helechos a través de sus tejidos brindan una amplia información sobre las respuestas fisiológicas a lo largo de los gradientes e información de sus microhábitats; los mismos son útiles para establecer tipos de vegetación o hábitats (Banaticla & Buot 2005).

Este grupo de plantas dentro de los ecosistemas tienen importantes funciones, algunas especies terrestres son colonizadoras de hábitats antropizados, otras forman hojarasca y estabilizan laderas (Walker 1994, Slocum *et al.* 2004); mientras que, en los bosques las especies epífitas debido a su capacidad de almacenar agua y material orgánico participan en el balance hídrico del dosel (Ambrose 2004). En los trópicos los helechos conforman un grupo representativo entre las plantas, muchas especies de helechos son hábitats para animales e insectos, un ejemplo son los epífitos del dosel, son lugar para forrajeo de algunas especies endémicas (Moran *et al.* 2003). Dentro de los bosques los helechos en conjunto con los briófitos, son fundamentalmente plantas colonizadoras y formadoras de suelo, favoreciendo así el posterior establecimiento de otras especies en el proceso de la sucesión vegetal (Muñiz *et al.* 2005).

7.1 Importancia económica.

Comparados con otros grupos de plantas, a pesar de ser tan diversos y abundantes no son económicamente muy explotados. Hace mucho tiempo los helechos fueron utilizados por el hombre con diversos fines tales como; plantas ornamentales, medicinales, alimenticias, medio ambiente, construcción y cosmetología principalmente (Muñiz *et al.* 2005, Sanín *et al.* 2008). En los trópicos los diferentes usos que se le dan a los helechos son medicinales, artesanales, cosméticos, tintes, fibras, rituales y como alimentos (Macía 2004).

8 Conservación de los helechos a nivel mundial

La diversidad biológica y la conservación de los helechos dependen del estado que guardan los ecosistemas donde se reproducen; sin embargo, estos sitios están siendo alterados principalmente por la actividades (asentamientos humanos, ganadería, agricultura y explotación de recursos forestales), poniendo en riesgo las especies de helechos y provocando

hasta su extinción. Debido a esta situación los botánicos y ecólogos, están canalizando sus esfuerzos en mantener reservas ecológicas y áreas protegidas para poner en práctica métodos de conservación de germoplasma in situ; es decir, dentro de su hábitat natural (Pérez & Reyes 1993).

Los helechos arborescentes son los de mayor interés por las personas, utilizan las raíces de las especies de *Cyathea* como sustrato para cultivar distintas especies de orquídeas, debido a que al extraerlas son derribadas; de igual forma, mucho de los tallos son utilizados para soporte de viviendas; por lo que es importante hacer un llamado de atención a las personas a no utilizar los helechos para sus actividades (Méndez & Murillo 2014). Se han desarrollado medidas directas de conservación para las especies de helechos, entre las que destacan la conservación in situ y ex situ; así como estrategias indirectas que están enfocadas en programas de educación, difusión y divulgación (Delgado Vásquez & Plaza Arregui 2006).

8.1 Estado de la conservación de helechos en Panamá.

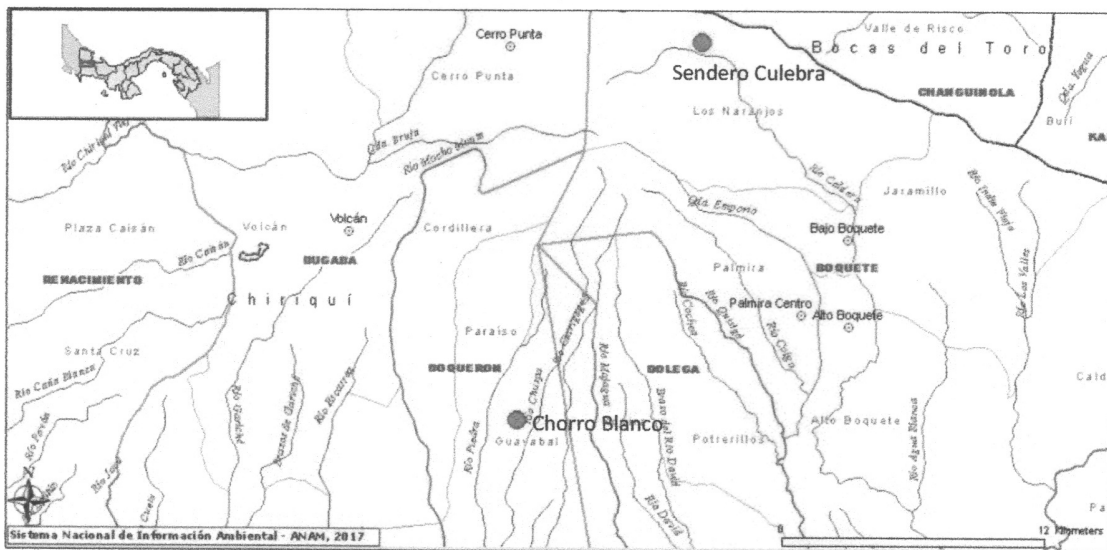
La conservación de las especies en Panamá se basa en la legislación para el manejo de convenios internacionales; existen leyes como la Ley 24 de 7 de junio de 1995, la cual establece la legislación de la Vida Silvestre en la República de Panamá y la Ley 14 de 28 de octubre de 1997, que aprueba la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Flora y Fauna Silvestres (CITES), el mismo incluye tres apéndices (ANAM 2008). De acuerdo al IV informe de biodiversidad de Panamá (2010), se encontró que siete especies de plantas están en el apéndice I y 427 en el apéndice II del CITES, estos datos publicado en el Primer Informe de la Riqueza y Estado de la Biodiversidad de Panamá para el año 2000, se estimaba aproximadamente 5,308 especies, de las cuales 5,000 son plantas; sin embargo, la legislación nacional sólo protege 1,733 especies de plantas.

En Panamá las especies del género *Cyathea*, *Dicksonia* y *Sphaeropteris* se encuentran en el apéndice II de la CITES, todas las especies en estado vulnerable según la UICN y la especie *Pleopeltis panamensis* que es endémica está en estado vulnerable (ANAM 2008). Comparado con el listado de especies de la CITES para México, se encontró que las especies de helechos arborescentes pertenecientes al género *Cyathea* están ubicadas en el apéndice II, es decir, no se encuentran necesariamente en peligro de extinción; sin embargo, debido a su comercialización ponen en riesgo su supervivencia (Cerón-Carpio *et al.* 2012). Muchas de estas especies se encuentran en peligro debido a las actividades antropogénicas (deforestación, extracción para propósitos medicinales o comerciales) que se están realizando dentro de los bosques; tal es el caso de la calaguala (*Polypodium leucotomos*), que es un helecho utilizado para fines medicinales.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se realizó en dos áreas de la provincia de Chiriquí, específicamente en el Sendero Culebra, distrito de Boquete y en Chorro Blanco, distrito de Boquerón. El Sendero Culebra está localizado a los $8^{\circ} 50' 39.2''$ N y $82^{\circ} 28' 52.3''$ W, en un Bosque Pluvial Montano Bajo (bp-mb), se caracteriza por ocupar el 3.2 % del territorio, con precipitaciones mayores a 4,000 mm (Tosi 1971); mientras que, Chorro Blanco está localizado a los $8^{\circ} 41' 14.2''$ N y $82^{\circ} 33' 12.6''$ W, en un Bosque Pluvial Premontano (bp-pm), ocupar el 12.6 % del territorio nacional, con precipitaciones de 4,000-5,000 mm (Tosi 1971). Los sitios de muestreos están localizados entre los 1,026-1,224 m s.n.m (Chorro Blanco) y 1,685-2,718 m s.n.m. (Sendero Culebra) [Figura 2].



Fuente: Ministerio de ambiente 2017

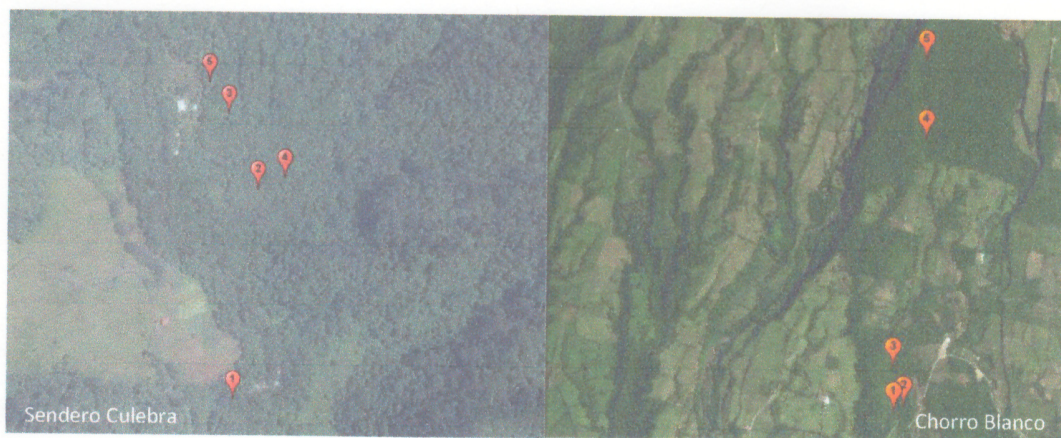
Figura 2. Localización de Sendero Culebra en el distrito de Boquete y Chorro Blanco en el distrito de Boquerón, provincia de Chiriquí.

El Sendero Culebra es una franja de bosque secundario en forma de galería. A lo largo del sendero se pueden observar varios riachuelos y quebradas, vegetación arbórea con grandes entradas de luz; mientras que su estado arbustivo es notablemente desarrollado y

presenta suelos cubiertos en su mayoría de hojarascas (Castillo & Acosta 2013). Chorro Blanco se encuentra ubicado en las montañas del distrito de Boquerón (Guerra 2011), específicamente a tres kilómetros de la comunidad de Santa Rita (en las faldas del Volcán Barú), corregimiento de Guayabal, muy cerca al nacimiento del río Chuspá.

Trabajo de campo

Se establecieron 10 parcelas de 10 x 10 m (Figura 4); cinco ubicadas en Sendero Culebra y cinco en Chorro Blanco (Figura 3). Cada parcela fue subdividida en 25 subparcelas de 2 x 2 m (Figura 4) y de estas 25 subparcelas, se seleccionaron 15 al azar para ser muestreadas; reduciendo así la probabilidad de cometer un error de pseudoreplicación. Es decir, contar más de una vez aquellos helechos que están conectados por un mismo rizoma pero que emergen del suelo en subcuadrantes diferentes. Se muestreó un total de 150 subparcelas (75 en Sendero Culebra y 75 en Chorro Blanco). Las parcelas fueron delimitadas utilizando, una cinta métrica de 30 m, estacas e hilos de nylon y una cinta plástica fluorescente para marcar las subparcelas.



Fuente: Google Earth 2017

Figura 3. Parcelas establecidas en Sendero Culebra distrito de Boquete y Chorro Blanco distrito de Boquerón.

En las subparcelas se colectaron helechos de diferentes sustratos (suelo, corteza y tronco en descomposición). En aquellas subparcelas donde se encontraron árboles, se muestrearon hasta dos metros de altura los helechos epífitos y hemiepífitos. Por cada morfoespecie colectada se procedió a cuantificar la cantidad de individuos presentes (abundancia) en la subparcela y a registrar su hábito (terrestre y epífita) y forma de crecimiento (arborescente, subarborescente y herbáceo). Adicionalmente, se tomaron las coordenadas geográficas y la altitud (m s.n.m) de las parcelas y de cada una de las subparcelas muestreadas; utilizando un GPS (GARMIN etrex Venture HC).

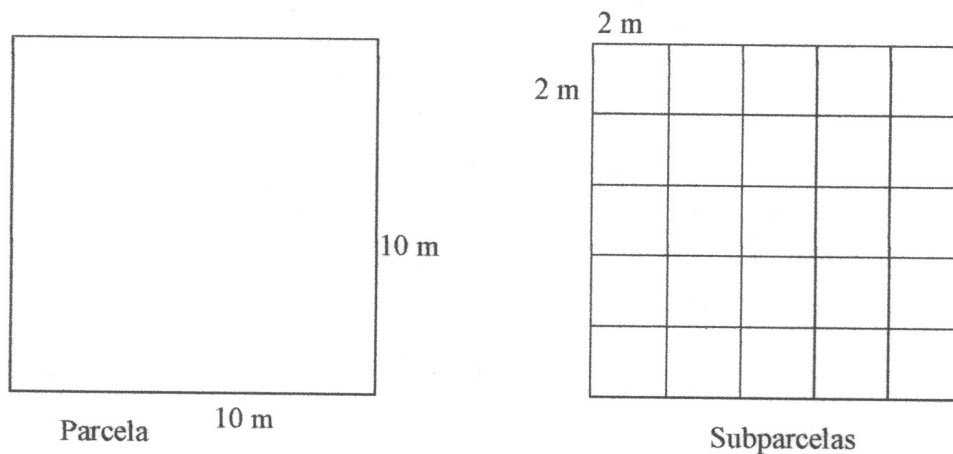


Figura 4. Diagrama de parcela y subparcelas.

En el campo, se anotaron las características que se pueden perder por la colecta y preservación de los helechos, tales como: tamaño de la muestra, el hábitat, en los arborescentes el largo y ancho de la fronda, características del caudex, presencia o no de espinas, presencia o ausencia de escamas y su coloración, largo y ancho del pecíolo, tipo de fronda, características del ambiente donde se encuentra el helecho (a pleno sol, sombra o lugar muy húmedo), entre otras que pueden llegar a ser indispensables para la posterior identificación en el laboratorio (Bridson & Forman 1992).

En el caso de los especímenes de hábito herbáceo (terrestres, epífitos y hemiepífitos) se recolectó una muestra completa (incluido el rizoma); mientras que en el caso de los helechos con forma de crecimiento arborescente o subarborescente, se recolectaron las frondas fértiles (cuando estuvieron presentes) y en aquellos casos donde no estuvieron se recolectó las infértiles (Bridson & Forman 1992). Se colectaron cuatro muestras, tres para secar y una para trabajar en la identificación. Para la colecta de los especímenes se utilizaron tijeras podadoras de mano, machete, una vara de colecta para aquellos helechos que estaban sobre árboles y para los arborescentes. A cada morfoespecie colectada se le asignó un número de muestra; para lo cual, se utilizó una cinta adhesiva. Los especímenes colectados y las parcelas fueron fotografiadas con una cámara Lumix modelo DMC-F2 y con una Cannon Profesional Rebel T3. Las muestras pequeñas fueron colocadas en bolsas ziploc rotuladas para facilitar su traslado, mientras que, las muestras más grandes fueron rotuladas y colocadas en bolsas negras. Las bolsas negras se rotularon colocando el número de la parcela, fecha y lugar de colecta.

Procesamiento de la muestra

Para el prensado, secado y preservación de las muestras, se utilizó el método establecidos por Bridson & Forman (1992). Los especímenes fueron separados, medidos y colocados en papel periódico rotulados; luego se pasaron a una prensa botánica con cartones de 45 x 30 cm, acomodando un espécimen en papel periódico entre dos cartones. Posteriormente, la prensa fue amarrada con correas y las muestras fueron secadas en el horno, con un secado mínimo de tres días a menos 70 °C.

El secado, procesamiento e identificación de los especímenes se realizó en el Herbario de la Universidad Autónoma de Chiriquí (UCH). Para la identificación se utilizó un

estereoscopio Zeiss (modelo STEMI DV4) y las claves dicotómicas para familia, géneros y especies presentes en las obras de Lellinger (1989), Davidse *et al.* (1995), Jiménez (2010), Moran (2004), Mickel & Smith (2004) y Véliz & Vargas (2006). Los nombres científicos fueron corroborados con la obra de Correa *et al.* (2004) y en los sitios web (trópicos.org y en theplantlist.org). La identificación de aquellas muestras procesadas sin la presencia de soros, fueron verificadas a través de su comparación con los especímenes presentes en la colección del Herbario de la Universidad Autónoma Chiriquí (UCH). Se elaboraron bases de datos con la información de los especímenes recolectados e identificados para la elaboración de etiquetas. Los especímenes serán depositados en el Herbario de la Universidad Autónoma de Chiriquí (UCH).

Tratamiento estadístico de los datos

Se determinó el número de familias, géneros, especies (riqueza de especies), la abundancia y el hábito de crecimiento. Además, se calculó el índice de diversidad de Shannon-Weaver y el índice de Equitatividad (J). Se diseñó la curva de acumulación de especies para ambos sitios; utilizando el programa EstimateS, para elaborar la base de datos, cuadros y gráficos se utilizó el programa Excel (Microsoft Inc. 2013). Para el cálculo del índice de diversidad de Shannon-Weaver y el índice de Equitatividad (J) se utilizó el programa Past3 (Microsoft Inc. 2013) y se realizaron Pruebas de Bondad de Ajuste con el programa Statistica 6.0.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

A. Descripción de los resultados de abundancia, riqueza de especies y diversidad de especies de helechos encontrados en Sendero Culebra, distrito de Boquete.

A continuación, se presenta una descripción de los resultados encontrados en Sendero Culebra, posteriormente se procede a describir los resultados obtenidos en Chorro Blanco y finalmente se hace una comparación entre los resultados de ambos sitios de estudio.

En la parcela 1 del Sendero Culebra se registró un total de 54 individuos, perteneciente a ocho familias, 12 géneros y 17 especies (Cuadro 1). Se encontró que las familias Polypodiaceae y Dryopteridaceae fueron las familias con más especies registradas, con seis y cinco especies, respectivamente. Las familias con un menor número de especies (una especie), fueron Athyriaceae, Blechnaceae, Dicksoniaceae, Marattiaceae, Hymenophyllaceae y Pteridaceae (Cuadro 1).

Con respecto a la abundancia, *Polybotrya gomezii* y *Polypodium fraxinifolium* fueron las más abundantes, con 13 y nueve individuos, respectivamente. Entre las menos abundante están *Blechnum divergens*, *Elaphoglossum minutum*, *E. russelliae*, *Campyloneurum angustifolium*, *Pleopeltis macrocarpa* var. *macrocarpa*, *Polypodium myriolepis*, *Vittaria lineata* e *Hymenophyllum siliquosum*, todas con un sólo individuo (Cuadro 1).

En la parcela 1, el 100.00 % (17 de 17) de las especies encontradas presentaron un sólo tipo de hábito (terrestre o epífita), donde predominaron las especies con hábito epífita (76.47 % ó 13 de 17 especies) [Cuadro 1]. Considerando la forma de crecimiento, la mayor cantidad de especies son herbáceas (15 de 17 ó 88.23 %) y con menor cantidad de especies las formas de crecimiento subarborescente (1 de 17 ó 5.88 %) y arborescente-subarborescente (1 de 17 ó 5.88 %) [Cuadro 1].

Cuadro 1. Especies de helechos encontrados en la parcela 1 del Sendero Culebra, Boquete, noviembre de 2015 a octubre de 2016.

Familia	Especie	Hábito	Forma de crecimiento	Abundancia
Athyriaceae	<i>Diplazium obscurum</i>	Terrestre	Herbáceo	6
Blechnaceae	<i>Blechnum divergens</i>	Terrestre	Herbáceo	1
Dicksoniaceae	<i>Dicksonia sellowiana</i>	Terrestre	Arborescente, subarborescente	5
Dryopteridaceae	<i>Elaphoglossum caricifolium</i>	Epífito	Herbáceo	2
	<i>Elaphoglossum lonchophyllum</i>	Epífito	Herbáceo	2
	<i>Elaphoglossum minutum</i>	Epífito	Herbáceo	1
	<i>Elaphoglossum russelliae</i>	Epífito	Herbáceo	1
	<i>Polybotrya gomezii</i>	Epífito	Herbáceo	13
Hymenophyllaceae	<i>Hymenophyllum siliquosum</i>	Epífito	Herbáceo	1
Marattiaceae	<i>Marattia interposita</i>	Terrestre	Subarborescente	3
Polypodiaceae	<i>Campyloneurum angustifolium</i>	Epífito	Herbáceo	1
	<i>Phlebodium pseudoaureum</i>	Epífito	Herbáceo	2
	<i>Pleopeltis macrocarpa</i> var. <i>macrocarpa</i>	Epífito	Herbáceo	1
	<i>Polypodium fraxinifolium</i>	Epífito	Herbáceo	9
	<i>Polypodium myriolepis</i>	Epífito	Herbáceo	1
	<i>Polypodium rhodopleuron</i>	Epífito	Herbáceo	4
Pteridaceae	<i>Vittaria lineata</i>	Epífito	Herbáceo	1
			Total	54

En la parcela 2 del Sendero Culebra se encontró un total de 57 individuos, pertenecientes a 10 familias, 16 géneros y 28 especies (Cuadro 2). Se observa que las familias Dryopteridaceae y Polypodiaceae fueron las familias con más especies registradas, 10 y seis especies, respectivamente y con menos especies (una especie) Blechnaceae, Cyatheaceae, Marattiaceae y Thelypteridaceae (Cuadro 2).

Polybotrya gomezii y *Diplazium striatastrum* fueron las especies más abundantes, con ocho y seis individuos, respectivamente. Por el contrario, *Blechnum fragile*, *Cyathea costaricensis*, *Ctenitis nigrovenia*, *C. chiriquiana*, *Trichomanes* sp., *Elaphoglossum erinaceum*, *E. eximium*, *E. lonchophyllum*, *E. tenuiculum*, *Peltapteris peltata* fo. *peltata*, *Marattia excavata*, *Polypodium fraxinifolium*, *Terpsichore atroviridis*, *T. zeledoniana* y *Vittaria graminifolia* fueron las menos abundantes (todas con un sólo individuo) [Cuadro 2].

En la parcela 2 se observó que la mayoría de las especies (23 de 28 ó 82.14 %) registradas presentaron un sólo tipo de hábito (epífito o terrestre); sin embargo, se encontró que algunas especies (5 de 28 ó 17.86 %) presentaron dos tipos de hábitos (terrestre, epífito). Las especies con hábito epífito (53.57 % ó 15 de 28 especies) fueron predominantes. De acuerdo, a la forma de crecimiento las especies herbáceas (26 de 28 ó 92.86 %) predominan y en menor cantidad de especies están las formas de crecimiento subarborescente (1 de 28 ó 3.57 %) y arborescentes (1 de 28 ó 3.57 %) [Cuadro 2].

Cuadro 2. Especies de helechos encontrados en la parcela 2 del Sendero Culebra, Boquete, noviembre de 2015 a octubre de 2016.

Familia	Especie	Hábito	Forma de crecimiento	Abundancia
Aspleniaceae	<i>Asplenium abscissum</i>	Epífito	Herbáceo	2
	<i>Asplenium auriculatum</i>	Epífito	Herbáceo	3
Athyriaceae	<i>Diplazium lonchophyllum</i>	Terrestre	Herbáceo	3
	<i>Diplazium striatastrum</i>	Terrestre	Subarborescente	6
Blechnaceae	<i>Blechnum fragile</i>	Epífito	Herbáceo	1
Cyatheaceae	<i>Cyathea costaricensis</i>	Terrestre	Arborescente	1
Dryopteridaceae	<i>Ctenitis chiriquiana</i>	Terrestre	Herbáceo	1
	<i>Ctenitis nigrovenia</i>	Terrestre	Herbáceo	1
	<i>Elaphoglossum caricifolium</i>	Terrestre, epífito	Herbáceo	3
	<i>Elaphoglossum cuspidatum</i>	Epífito	Herbáceo	3
	<i>Elaphoglossum erinaceum</i>	Epífito	Herbáceo	1
	<i>Elaphoglossum eximium</i>	Epífito	Herbáceo	1
	<i>Elaphoglossum lonchophyllum</i>	Terrestre	Herbáceo	1
	<i>Elaphoglossum tenuiculum</i>	Epífito	Herbáceo	1
	<i>Peltapteris peltata</i> fo. <i>peltata</i>	Epífito	Herbáceo	1
	<i>Polybotrya gomezii</i>	Terrestre, epífito	Herbáceo	8
Hymenophyllaceae	<i>Trichomanes</i> sp.	Epífito	Herbáceo	1
	<i>Trichomanes hymenophylloides</i>	Epífito	Herbáceo	2
Marattiaceae	<i>Marattia excavata</i>	Terrestre	Herbáceo	1
Polypodiaceae	<i>Pleopeltis</i> sp. 1	Epífito	Herbáceo	2
	<i>Polypodium fraxinifolium</i>	Terrestre	Herbáceo	1
	<i>Polypodium myriolepis</i>	Terrestre, epífito	Herbáceo	2
	<i>Polypodium rhodopleuron</i>	Terrestre, epífito	Herbáceo	2
	<i>Terpsichore atroviridis</i>	Epífito	Herbáceo	1
	<i>Terpsichore zeledoniana</i>	Epífito	Herbáceo	1
Pteridaceae	<i>Antrophyum lineatum</i>	Epífito	Herbáceo	2
	<i>Vittaria graminifolia</i>	Epífito	Herbáceo	1
Thelypteridaceae	<i>Thelypteris barvae</i>	Terrestre, epífito	Herbáceo	4
			Total	57

En la parcela 3 del Sendero Culebra se observó un total de 69 individuos, clasificados en 11 familias, 17 géneros y 27 especies (Cuadro 3). Las familias con más especies registradas fueron Dryopteridaceae y Polypodiaceae, con seis y cuatro, respectivamente. Dentro de las familias con menor número de especies (una especie) están Dicksoniaceae, Marattiaceae y Pteridaceae (Cuadro 3). *Diplazium palmense* (con 13 individuos), *Campyloneurum sphenodes* y *Polybotrya gomezii* (siete individuos cada uno) fueron las especies más abundantes. Entre las menos abundantes se encuentran, *Asplenium harpeodes*, *Diplazium prominulum*, *D. striatastrum*, *Cyathea costaricensis*, *C. delgadii*, *Sphaeropteris brunei*, *Dicksonia sellowiana*, *Ctenitis excelsa*, *Elaphoglossum erinaceum*, *E. gloorrhizum*, *Pleopeltis fructuosa*, *Polypodium fraxinifolium*, *Thelypteris dentata* y *T. leprieurii* var. *subcostalis*, todas con un sólo individuo (Cuadro 3).

En la parcela 3, el 96.30 % (26 de 27) de las especies de helechos encontrados presentaron un sólo tipo de hábito (epífita o terrestre), y el 3.70 % restante (1 de 27) de las especies tienen dos tipos de hábito (terrestre, epífita). Especies con hábito epífita (48.15 % ó 13 de 27 especies) predominan en esta parcela; con base a la forma de crecimiento, se encontró que el 85.18 % (23 de 27 especies) son herbáceas, seguido de un 11.11 % (3 de 27 especies) que son arborescentes y un 3.70 % (1 de 27 especies) son subarborescentes (Cuadro 3).

Cuadro 3. Especies de helechos encontrados en la parcela 3 del Sendero Culebra, Boquete, noviembre de 2015 a octubre de 2016.

Familia	Especie	Hábito	Forma de crecimiento	Abundancia
Aspleniaceae	<i>Asplenium abscissum</i>	Epífita	Herbáceo	3
	<i>Asplenium harpeodes</i>	Epífita	Herbáceo	1
Athyriaceae	<i>Diplazium palmense</i>	Terrestre	Herbáceo	13
	<i>Diplazium prominulum</i>	Terrestre	Herbáceo	1
	<i>Diplazium striatastrum</i>	Terrestre	Herbáceo	1
Blechnaceae	<i>Blechnum divergens</i>	Terrestre	Herbáceo	5
	<i>Blechnum fragile</i>	Epífita	Herbáceo	4

Continuación del cuadro 3.....

Cyatheaceae	<i>Cyathea costaricensis</i>	Terrestre	Arborescente	1
	<i>Cyathea delgadii</i>	Terrestre	Arborescente	1
	<i>Sphaeropteris brunei</i>	Terrestre	Arborescente	1
Dicksoniaceae	<i>Dicksonia sellowiana</i>	Terrestre	Subarborescente	1
Dryopteridaceae	<i>Ctenitis excelsa</i>	Terrestre	Herbáceo	1
	<i>Elaphoglossum caricifolium</i>	Epífito	Herbáceo	3
	<i>Elaphoglossum erinaceum</i>	Epífito	Herbáceo	1
	<i>Elaphoglossum gloeorrhizum</i>	Epífito	Herbáceo	1
	<i>Elaphoglossum lonchophyllum</i>	Epífito	Herbáceo	2
	<i>Polybotrya gomezii</i>	Terrestre, epífito	Herbáceo	7
Hymenophyllaceae	<i>Hymenophyllum consanguineum</i>	Epífito	Herbáceo	2
	<i>Trichomanes hymenophylloides</i>	Epífito	Herbáceo	2
Marattiaceae	<i>Danaea cuspidata</i>	Terrestre	Herbáceo	2
Polypodiaceae	<i>Campyloneurum sphenodes</i>	Epífito	Herbáceo	7
	<i>Pleopeltis fructuosa</i>	Epífito	Herbáceo	1
	<i>Polypodium fraxinifolium</i>	Epífito	Herbáceo	1
	<i>Polypodium rhodopleuron</i>	Epífito	Herbáceo	2
Pteridaceae	<i>Pteris altissima</i>	Terrestre	Herbáceo	3
Thelypteridaceae	<i>Thelypteris dentata</i>	Terrestre	Herbáceo	1
	<i>Thelypteris leprieurii</i> var. <i>subcostalis</i>	Terrestre	Herbáceo	1
			Total	69

En la parcela 4 del Sendero Culebra se contabilizó un total de 48 individuos, pertenecientes a ocho familias, 11 géneros y 15 especies (Cuadro 4). La familia Polypodiaceae registró cuatro especies y la familia Dryopteridaceae tres especies, mientras que cada una de las familias restantes (Athuriaceae, Blechnaceae, Marattiaceae y Pteridaceae) presentaron una única especie (Cuadro 4). *Polybotrya gomezii* y *Diplazium lindbergii* fueron las más abundantes con 13 y nueve individuos, respectivamente; mientras que *Asplenium abscissum*, *Elaphoglossum lonchophyllum*, *E. tenuiculum*, *Marattia interposita* y *Pleopeltis panamensis* fueron las menos abundantes, todas con un sólo individuo (Cuadro 4).

En la parcela 4, se encontró que la mayoría de las especies de helechos (14 de 15 ó 93.33 %) presentaron un sólo tipo de hábito (epífito o terrestre) y una especie (1 de 15 ó 6.67 %) registró más de un hábito (epífito, terrestre, hemiepífito). Predominaron las especies con

hábito epífita (60.00 % ó 9 de 15 especies). De acuerdo a la forma de crecimiento, se encontró que la mayor cantidad de especies de helechos son herbáceas (12 de 15 ó 80.00 %), y en menor cantidad están las especies de helechos subarborescentes (3 de 15 ó 20.00 %) [Cuadro 4].

Cuadro 4. Especies de helechos encontrados en la parcela 4 del Sendero Culebra, Boquete, noviembre de 2015 a octubre de 2016.

Familia	Especie	Hábito	Forma de crecimiento	Abundancia
Aspleniaceae	<i>Asplenium abscissum</i>	Epífita	Herbáceo	1
	<i>Asplenium cirrhatum</i>	Epífita	Herbáceo	2
Athyriaceae	<i>Diplazium lindbergii</i>	Terrestre	Herbáceo	9
Blechnaceae	<i>Blechnum fragile</i>	Epífita	Herbáceo	2
Dryopteridaceae	<i>Elaphoglossum lonchophyllum</i>	Epífita	Herbáceo	1
	<i>Elaphoglossum tenuiculum</i>	Epífita	Herbáceo	1
	<i>Polybotrya gomezii</i>	Epífita, terrestre, hemiepífita	Herbáceo	13
Marattiaceae	<i>Marattia interposita</i>	Terrestre	Subarborescente	1
Polypodiaceae	<i>Campyloneurum sphenodes</i>	Epífita	Herbáceo	5
	<i>Pleopeltis panamensis</i>	Epífita	Herbáceo	1
	<i>Pleopeltis macrocarpa</i> var. <i>macrocarpa</i>	Epífita	Herbáceo	2
	<i>Polypodium rhodopleuron</i>	Epífita	Herbáceo	2
Pteridaceae	<i>Pteris altissima</i>	Terrestre	Subarborescente	2
Thelypteridaceae	<i>Thelypteris dentata</i>	Terrestre	Herbáceo	4
	<i>Thelypteris leprieurii</i> var. <i>subcostalis</i>	Terrestre	Subarborescente	2
			Total	48

En la parcela 5 del Sendero Culebra se encontraron 46 individuos, registrados en nueve familias, 13 géneros y 21 especies (Cuadro 5). Aspleniaceae, Dryopteridaceae y Hymenophyllaceae registraron cuatro especies cada una; mientras que Marattiaceae, Pteridaceae y Thelypteridaceae reportaron una sola especie (Cuadro 5).

Asplenium abscissum y *Polybotrya gomezii* registraron siete individuos cada una, y *Diplazium prominulum* con cinco individuos, fueron las especies con mayor abundancia. Por el contrario, *Asplenium cirrhatum*, *Diplazium obscurum*, *Ctenitis hemsleyana*,

Hymenophyllum consanguineum, *H. hemipteron*, *Trichomanes hymenophylloides*, *T. radicans*, *Elaphoglossum latifolium*, *E. lonchophyllum*, *Danaea cuspidata* y *Thelypteris dentata*, registraron cada una un sólo individuo (Cuadro 5).

En la parcela 5, la mayoría de las especies identificadas 85.71 % (18 de 21 especies) presentaron un sólo tipo de hábito (terrestre o epífito) y el 14.28 % (3 de 21 especies) registraron más de un hábito (terrestre, epífito o terrestre, epífito, hemiepífito). El hábito epífito (52.38 % ó 11 de 21 especies) fue dominante dentro de la parcela. En relación a la forma de crecimiento, se encontró que el 90.48 % (19 de 21 especies) son herbáceas y el 9.52 % (2 de 21 especies) restantes son subarborescentes (Cuadro 5).

Cuadro 5. Especies de helechos encontrados en la parcela 5 del Sendero Culebra, Boquete, noviembre de 2015 a octubre de 2016.

Familia	Especie	Hábito	Forma de crecimiento	Abundancia
Aspleniaceae	<i>Asplenium abscissum</i>	Terrestre, epífito	Herbáceo	7
	<i>Asplenium auriculatum</i>	Terrestre, epífito	Herbáceo	2
	<i>Asplenium cirrhatum</i>	Epífito	Herbáceo	1
	<i>Asplenium cuspidatum</i>	Epífito	Herbáceo	2
Athyriaceae	<i>Diplazium obscurum</i>	Terrestre	Subarborescente	1
	<i>Diplazium prominulum</i>	Terrestre	Herbáceo	5
Blechnaceae	<i>Blechnum divergens</i>	Terrestre	Herbáceo	2
	<i>Blechnum fragile</i>	Epífito	Herbáceo	2
Dryopteridaceae	<i>Ctenitis hemsleyana</i>	Epífito	Herbáceo	1
	<i>Elaphoglossum latifolium</i>	Epífito	Herbáceo	1
	<i>Elaphoglossum lonchophyllum</i>	Terrestre	Herbáceo	1
	<i>Polybotrya gomezii</i>	Terrestre, epífito, hemiepífito	Herbáceo	7
Hymenophyllaceae	<i>Hymenophyllum consanguineum</i>	Epífito	Herbáceo	1
	<i>Hymenophyllum hemipteron</i>	Epífito	Herbáceo	1
	<i>Trichomanes hymenophylloides</i>	Epífito	Herbáceo	1
	<i>Trichomanes radicans</i>	Epífito	Herbáceo	1
Marattiaceae	<i>Danaea cuspidata</i>	Epífito	Herbáceo	1
Polypodiaceae	<i>Campyloneurum sphenodes</i>	Epífito	Herbáceo	2
	<i>Polypodium rhodopleuron</i>	Terrestre	Herbáceo	4
Pteridaceae	<i>Pteris altissima</i>	Terrestre	Subarborescente	2
Thelypteridaceae	<i>Thelypteris dentata</i>	Terrestre	Herbáceo	1
			Total	46

Al recopilar los datos de las cinco parcelas muestreadas en el Sendero Culebra se encontró un total de 274 individuos, representados en 11 familias, 23 géneros y 61 especies (Cuadro 6). Las familias Dryopteridaceae y Polypodiaceae registraron un mayor número de especies, con 16 y 12 especies, respectivamente. Hymenophyllaceae y Athyriaceae registraron seis especies cada una, Aspleniaceae con cinco especies, y la familia Pteridaceae registró cuatro especies. Por otro lado, Cyatheaceae, Marattiaceae y Thelypteridaceae reportaron tres especies, la familia Blechnaceae presentó dos especies y Dicksoniaceae registró una sola especie (Cuadro 6).

Polybotrya gomezii es la especie más abundante con 48 individuos. Otras especies con una abundancia media a baja fueron *Campyloneurum sphenodes* (14 individuos), *Polypodium rhodopleuron* (14 individuos), *Asplenium abscissum* y *Diplazium palmense* con 13 individuos cada uno. El 40.98 % de las especies (25 de 61 especies) registraron un sólo individuo (Cuadro 6).

Integrando los resultados de las cinco parcelas, el 80.33 % de las especies (49 de 61 especies) identificadas presentaron un sólo tipo de hábito (epífito o terrestre); el restante 19.67 % (12 de 61 especies) presentaron más de dos tipos de hábito (terrestre, epífito o terrestre, epífito, hemiepífito). Con respecto a la forma de forma de crecimiento, se encontró que la mayoría de las especies son herbáceas (53 de 61 ó 86.88 %), seguido por especies subarborescentes (4 de 61 ó 6.56 %), especies arborescentes (3 de 61 ó 4.92 %) y finalmente una especie presentó una forma de crecimiento arborescente y subarborescente (1 de 61 ó 1.64 %) [Cuadro 6].

Cuadro 6. Especies de helechos encontrados en las cinco parcelas del Sendero Culebra, Boquete, noviembre de 2015 a octubre de 2016

Familia	Especie	Hábito	Forma de crecimiento	Abundancia
Aspleniaceae	<i>Asplenium abscissum</i>	Terrestre, epífito	Herbáceo	13
	<i>Asplenium auriculatum</i>	Terrestre, epífito	Herbáceo	5
	<i>Asplenium cirrhatum</i>	Epífito	Herbáceo	3
	<i>Asplenium cuspidatum</i>	Epífito	Herbáceo	2
	<i>Asplenium harpeodes</i>	Epífito	Herbáceo	1
Athyriaceae	<i>Diplazium lindbergii</i>	Terrestre	Herbáceo	9
	<i>Diplazium lonchophyllum</i>	Terrestre	Herbáceo	3
	<i>Diplazium obscurum</i>	Terrestre	Subarborescente	7
	<i>Diplazium palmense</i>	Terrestre	Herbáceo	13
	<i>Diplazium prominulum</i>	Terrestre	Herbáceo	6
	<i>Diplazium striatastrum</i>	Terrestre	Subarborescente	7
Blechnaceae	<i>Blechnum divergens</i>	Terrestre	Herbáceo	8
	<i>Blechnum fragile</i>	Epífito	Herbáceo	9
Cyatheaceae	<i>Cyathea costaricensis</i>	Terrestre	Arborescente	2
	<i>Cyathea delgadii</i>	Terrestre	Arborescente	1
	<i>Sphaeropteris brunei</i>	Terrestre	Arborescente	1
Dicksoniaceae	<i>Dicksonia sellowiana</i>	Terrestre	Arborescente, subarborescente	6
Dryopteridaceae	<i>Ctenitis chiriquiana</i>	Terrestre	Herbáceo	1
	<i>Ctenitis excelsa</i>	Terrestre	Herbáceo	1
	<i>Ctenitis hemsleyana</i>	Terrestre, epífito	Herbáceo	1
	<i>Ctenitis nigrovenia</i>	Terrestre	Herbáceo	1
	<i>Elaphoglossum caricifolium</i>	Terrestre, epífito	Herbáceo	8
	<i>Elaphoglossum cuspidatum</i>	Epífito	Herbáceo	3
	<i>Elaphoglossum erinaceum</i>	Epífito	Herbáceo	2
	<i>Elaphoglossum eximium</i>	Epífito	Herbáceo	1
	<i>Elaphoglossum gloeorrhizum</i>	Epífito	Herbáceo	1
	<i>Elaphoglossum latifolium</i>	Epífito	Herbáceo	1
	<i>Elaphoglossum lonchophyllum</i>	Terrestre, epífito	Herbáceo	7
	<i>Elaphoglossum minutum</i>	Epífito	Herbáceo	1
	<i>Elaphoglossum russelliae</i>	Epífito	Herbáceo	1
	<i>Elaphoglossum tenuiculium</i>	Epífito	Herbáceo	2
	<i>Peltapteris peltata</i> fo. <i>peltata</i>	Epífito	Herbáceo	1
Hymenophyllaceae	<i>Polybotrya gomezii</i>	Terrestre, epífito, hemiepífito	Herbáceo	48
	<i>Hymenophyllum consanguineum</i>	Epífito	Herbáceo	3
	<i>Hymenophyllum hemipteron</i>	Epífito	Herbáceo	1
	<i>Hymenophyllum siliquosum</i>	Epífito	Herbáceo	1
	<i>Trichomanes hymenophylloides</i>	Epífito	Herbáceo	5
	<i>Trichomanes</i> sp.	Epífito	Herbáceo	1
Marattiaceae	<i>Trichomanes radicans</i>	Epífito	Herbáceo	1
	<i>Danaea cuspidata</i>	Terrestre, epífito	Herbáceo	3
	<i>Marattia excavata</i>	Terrestre	Herbáceo	1
	<i>Marattia interposita</i>	Terrestre	Herbáceo	4

Continuación del cuadro 6... ..

Polypodiaceae	<i>Campyloneurum angustifolium</i>	Epífito	Herbáceo	1
	<i>Campyloneurum sphenodes</i>	Epífito	Herbáceo	14
	<i>Phlebodium pseudoaureum</i>	Epífito	Herbáceo	2
	<i>Pleopeltis</i> sp. 1	Epífito	Herbáceo	2
	<i>Pleopeltis fructuosa</i>	Epífito	Herbáceo	1
	<i>Pleopeltis macrocarpa</i> var. <i>macrocarpa</i>	Epífito	Herbáceo	3
	<i>Pleopeltis panamensis</i>	Epífito	Herbáceo	1
	<i>Polypodium fraxinifolium</i>	Terrestre, epífito	Herbáceo	11
	<i>Polypodium myriolepis</i>	Terrestre, epífito	Herbáceo	3
	<i>Polypodium rhodopleuron</i>	Terrestre, epífito	Herbáceo	14
	<i>Terpsichore atroviridis</i>	Epífito	Herbáceo	1
<i>Terpsichore zeledoniana</i>	Epífito	Herbáceo	1	
Pteridaceae	<i>Antrophyum lineatum</i>	Epífito	Herbáceo	2
	<i>Pteris altissima</i>	Terrestre	Subarborescente	7
	<i>Vittaria graminifolia</i>	Epífito	Herbáceo	1
	<i>Vittaria lineata</i>	Epífito	Herbáceo	1
Thelypteridaceae	<i>Thelypteris dentata</i>	Terrestre, epífito	Herbáceo	6
	<i>Thelypteris barvae</i>	Terrestre, epífito	Herbáceo	4
	<i>Thelypteris leprieurii</i> var. <i>subcostalis</i>	Terrestre	Subarborescente	3
			Total	274

Las parcelas 2 y 3 presentaron una mayor riqueza de especies, 28 y 27 especies, respectivamente; mientras que las parcelas 5, 1 y 4 presentaron una menor riqueza de especies, 21, 17 y 15 especies, respectivamente (Figura 5). No obstante, una prueba Chi² de Bondad de Ajuste determinó que no existen diferencias significativas en la cantidad de especies de helechos entre las parcelas muestreadas ($X^2= 6.26$, $gl= 4$, $P= 0.18$).

Observaciones cualitativas de las condiciones ambientales de cada parcela, sugieren que no hay diferencias claras en las condiciones ambientales (específicamente, incidencia solar, humedad, tipo de dosel, tipo de sustrato, tipo de sotobosque, tipo de vegetación y el nivel de intervención humana), entre las parcelas que presentaron mayor riqueza de especies (parcelas dos y tres) y el resto de las parcelas. En términos generales, las cinco parcelas muestreadas presentaron una incidencia solar de poca a moderada; por lo tanto, predominaba

un ambiente sombrío en la parcela. La humedad fue de intermedia a elevada, el dosel usualmente cerrado a semi abierto, y un sotobosque generalmente poco denso. El tipo de vegetación observada en la parcela, estuvo usualmente compuesto por árboles, arbustos, plantas epífitas, lianas y palmas; y el sustrato estuvo conformado por hojarascas, troncos en descomposición, suelo negro y usualmente lodoso. El nivel de intervención humana en las parcelas fue de poco a moderado. Las parcelas estuvieron ubicadas en zonas semi inclinadas a inclinadas. Las condiciones ambientales de las parcelas, aparentemente favorecen el que éstas sean colonizadas por los helechos. García-Lahera & Sánchez-Villanueva (2006), sugieren que la riqueza de especies está ligada principalmente a factores ecológicos como la pluviosidad, temperatura y humedad relativa, y a factores edáficos y topográficos que pueden afectar su establecimiento en una zona determinada. Kessler (2001), también atribuye la variación en la riqueza de helechos, briofitos y licófitos a factores; tales como, la precipitación, la humedad y la temperatura. Por su parte, Carvajal-Hernández *et al.* (2014), sugieren que la intervención humana influye tanto en la riqueza como en la composición (por ejemplo, familias, géneros, etc.) de helechos.

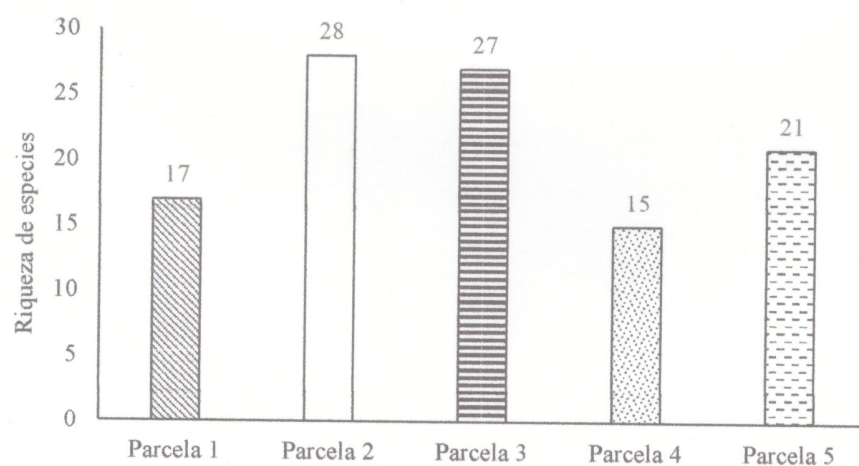


Figura 5. Riqueza de especies de helechos por parcelas muestreadas en el Sendero Culebra, Boquete.

La curva de acumulación de especies en Sendero Culebra no alcanzó una asíntota definida e indicó un esfuerzo de muestreo según el estimador Chao 1 de un 62.02 %, lo cual indica, que se requiere muestrear más parcelas para obtener una muestra representativa de la riqueza de especies de helechos presentes en esta área (Figura 6).

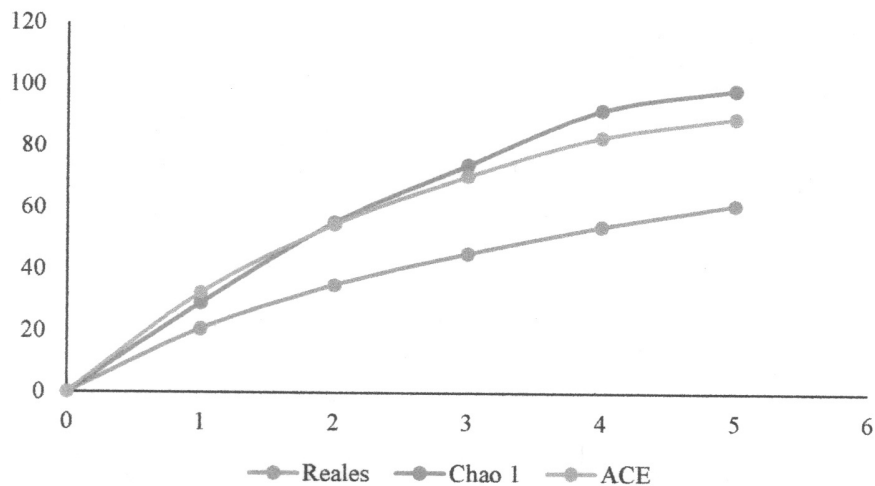


Figura 6. Curva de acumulación de especies de helechos encontrados en el Sendero Culebra, Boquete.

De acuerdo al índice de diversidad de Shannon-Weaver, las parcelas 1 ($H' = 2.42$) y 4 ($H' = 2.31$) del Sendero Culebra registraron una diversidad media; mientras que las parcelas 2 ($H' = 3.09$), 3 ($H' = 2.92$) y 5 ($H' = 2.76$) mostraron una diversidad alta (Cuadro 7). Al compilar los datos de las cinco parcelas, se encontró que la diversidad de especies de helechos en Sendero Culebra es alta ($H' = 3.51$) [Cuadro 7]. El Sendero Culebra presenta condiciones ambientales favorables para la colonización y desarrollo de los helechos; lo cual podría explicar en partes la diversidad media y alta encontrada en dicho sendero. En términos generales, en los sitios evaluados se presenta un nivel de perturbación leve (presencia de senderos secundarios dentro o cerca de las parcelas); el cual, fue más notable en las parcelas 1 y 4. Lo anterior pudiera explicar las diferencias de diversidad entre las parcelas 1 y 4, y el

resto de las parcelas muestreadas. Además, en las parcelas 1 y 4 se observó una mayor presencia de vegetación arbórea, arbustiva, lianas y epífitas que pueden competir con los helechos por algunos recursos; tales como nutrientes, agua, espacio y luz solar. Según Kessler (2001), los briófitos tienen la capacidad de establecerse fácilmente en sitios donde la humedad es alta; ocupando los nichos ecológicos disponibles y excluyendo así a otras plantas; tales como, helechos y licófitos. Ambientes montañosos, tropicales a templados y húmedos presentan factores como temperatura, luz y nutrientes que son necesarios para que los helechos completen su ciclo de vida; logrando así su desarrollo (Arana *et al.* 2011).

La disponibilidad de los hábitats de los helechos y licófitos se ve reducida, por la influencia en el cambio del uso del suelo donde se desarrollan estas plantas (Mehltreter 2008). Otros autores como Walker & Sharpe (2010), mencionan que las diferentes actividades humanas (fragmentación y cambio en el uso del suelo), causan la pérdida de hábitat, provocando que la diversidad de helechos y licófitos se vea afectada. Muchas veces la diversidad se ve influenciada por las características del sitio y de la heterogeneidad ambiental; por ejemplo, topografía, clima y suelo (Moran 2008). Por otro lado, las condiciones microambientales que hay dentro del bosque (aumento de la intensidad de la luz, la velocidad del viento, la temperatura del aire, y la disminución de la humedad del aire desde el nivel del suelo hacia el dosel) pueden variar desde el nivel del suelo (sotobosque) hacia el dosel; teniendo una influencia en la diversidad de especies (Parker 1995, Walsh 1996, Freiberg 1997).

A través del índice de Equitatividad (J) se encontró que hay una mayor semejanza en la abundancia entre especies en las parcelas 2, 5 y 3, y una menor semejanza en la abundancia entre especies en las parcelas 1 y 4 (Cuadro 7). En términos generales, el valor de

equitatividad de 0.85, indica un buen nivel de equidad en la abundancia entre las especies de las parcelas muestreadas en Sendero Culebra. En un estudio realizado en helechos y licófitas en el Humedal Lagunas de Volcán, se registraron valores intermedios de índice de equidad (0.6 y 0.7); lo cual indica que no todas las especies son igualmente abundantes (Morales *et al.* por publicar). García-Lahera & Sánchez-Villaverde (2006), señalan que algunas especies de helechos y licófitas presentan preferencia y especificidad de hábitat, lo que puede explicar que dentro del sendero la equidad entre la abundancia de especies no es similar.

Cuadro 7. Diversidad y equitatividad de helechos en las parcelas muestreadas en Sendero Culebra, Boquete.

Parcela	Shannon-Weaver (H')	Equitatividad (J)
1	2.42	0.85
2	3.09	0.93
3	2.92	0.88
4	2.31	0.85
5	2.76	0.91
Todas las parcelas	3.51	0.85

Integrando todos los resultados del Sendero Culebra, el 80.33 % de las especies (49 de 61 especies) presentaron un sólo tipo de hábito (terrestre o epífita); mientras que el 19.67 % (12 de 61 especies) presentan más de un hábito (terrestre, epífita o terrestre, epífita, hemiepífita). De las 61 especies registradas en Sendero Culebra, la mayoría (31 de 61 especies ó 50.82 %) presentaron sólo un hábito epífita, seguido por las que mostraron sólo un hábito terrestre (18 de 61 especies ó 29.51 %). En menor cantidad (11 de 61 especies ó 18.03 %) se presentaron las especies con combinación de hábito terrestres, epífita y sólo una especie (1 de 61 especies ó 1.64 %) presentó tres tipos de hábito (terrestre, epífita o hemiepífita).

Tomando en cuenta el hábito y forma de crecimiento (Figura 7), el hábito epífito con forma de crecimiento herbáceo presentó mayor cantidad de especies (31 de 61 ó 50.82 %), seguido el hábito terrestre o epífito con forma de crecimiento herbáceo (11 de 61 ó 18.03 %) y el hábito terrestre con forma de crecimiento herbáceo (10 de 61 ó 16.39 %). Además, se encontró que el hábito terrestre con forma de crecimiento subarborescente (4 de 61 ó 6.56 %) y el hábito terrestre con forma de crecimiento arborescente (3 de 61 ó 4.92 %), presentaron menor cantidad de especies. También, se encontró una especie con hábito terrestre con forma de crecimiento arborescente o subarborescente (1 de 61 especies ó 1.64 %) y una especie con hábito terrestre, epífito o hemiepífito con forma de crecimiento herbáceo (1 de 61 especies ó 1.64 %).

La Prueba de Bondad de Ajuste ($X^2= 77.78$, $gl= 6$, $P= 0.0001$), muestra que existen diferencias altamente significativas entre los tipos de hábitos y formas de crecimientos de los helechos encontrados en Sendero Culebra. Diversos estudios han evidenciado el uso de diferentes hábitos por los helechos; por ejemplo, hábito epífito, terrestre (Kessler 2001), herbáceo, hemiepífito y arborescente (Kessler *et al.* 2001). En esta investigación se registraron los tipos de hábitos anteriormente citados.

El predominio de helechos con hábito epífito con forma de crecimiento herbáceo (50.82 %) en Sendero Culebra, posiblemente está relacionado con ciertos factores ambientales; tales como, incidencia de luz solar, temperatura, humedad y la disponibilidad de otro tipo de vegetación que sirva de sustrato (por ejemplo, árboles, arbustos y troncos en descomposición) a los cuales anclarse o fijarse. Con respecto a la incidencia de luz solar, se observó una reducción de este parámetro ambiental en aquellas parcelas con un dosel más cerrado, aunque la disponibilidad fue suficiente para permitir el desarrollo de los helechos

con diferentes hábitos. Observaciones cualitativas permiten suponer que al igual que la incidencia de luz solar, la precipitación y por ende, la humedad fueron suficientemente apropiadas para permitir un adecuado desarrollo de los helechos. Kessler (2010), argumenta que la combinación de niveles óptimos de humedad y temperatura favorece que el hábito epífita domine en gran parte de los bosques tropicales. Según Pérez-García *et al.* (1995), las formas de crecimiento más comunes en helechos y licopodios en diversos tipos de vegetación en México son las terrestres y epífitas; donde estas últimas, se ven favorecidas por condiciones de alta humedad durante todo el año y temperatura promedio moderada (entre 15-20 °C). Al igual que en este estudio, Pérez-García *et al.* (1995), también encontró especies de helechos que crecían en más de un sustrato. Por su parte, otro estudio realizado en México por Acebey-Dávalos (2015), reportó que la mayoría (62.2%) de las especies de helechos registradas son terrestres, seguida por los epífitos (37.4%), y en menor porcentaje aquellos que son rupícolas, hemiepífitos e hidrófitos flotantes.

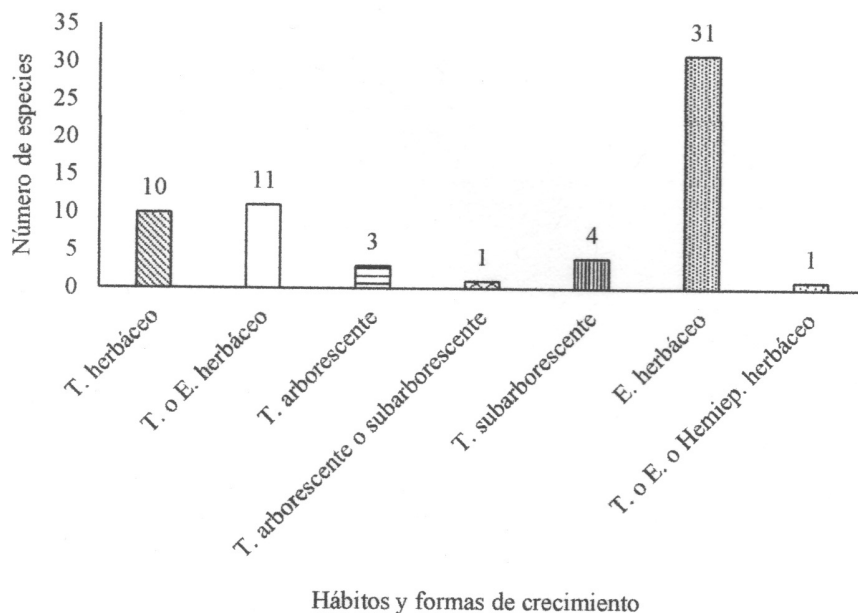


Figura 7. Tipos de hábitos y formas de crecimiento de helechos colectados en Sendero Culebra, Boquete.

En el Sendero Culebra las parcelas 3 y 2 registraron mayor abundancia de individuos, con 69 de 274 (25.18 %) y 57 de 274 individuos (20.80 %), respectivamente. Las parcelas 1, 4 y 5 registraron una menor abundancia de individuos, con 54 de 274 individuos (19.71 %), 48 de 274 individuos (17.52 %) y 46 de 274 individuos (16.79 %) individuos, respectivamente (Figura 8). Sin embargo, una prueba de Bondad de Ajuste demostró que no existen diferencias significativas en la frecuencia (abundancia) de helechos registradas entre las cinco parcelas muestreadas ($X^2= 6.04$, $gl= 4$, $P= 0.196$).

La abundancia de helechos registrada en Sendero Culebra podría ser explicada por una serie de factores; tales como, las condiciones climáticas del lugar (por ejemplo, precipitación pluvial, humedad, temperatura), las diferencias micro climáticas entre las parcelas muestreadas, el nivel de intervención humana en el sitio, y el método de muestreo utilizado para estimar la abundancia, la riqueza y por ende, la diversidad de especies. Bell & Lechowicz (1991), Lwanga *et al.* (1998), Richard *et al.* (2000), Mickel & Smith (2004) citados por Carreño Rocabado (2006) señalan que en zonas con alta humedad, la diversidad y abundancia de los organismos es más alta; al igual que muchas especies pueden ser excluidas producto de la competencia con plantas herbáceas.

La abundancia encontrada en el Sendero Culebra puede estar influenciada por el nivel de intervención humana, Sendero Culebra aparentemente es un sitio con poca a moderada intervención humana, a pesar de ser un sitio de interés turístico; lo cual, favorece el desarrollo de los helechos. Posiblemente, el establecer algunas parcelas dentro o cerca de senderos, tuvo algún efecto en la abundancia de helechos registrados en esos sitios de muestreo

Es probable que el método de muestreo utilizado para medir la riqueza y la abundancia de los helechos (es decir, la elección de 15 cuadrantes al azar en cada parcela), también tuvo en efecto en la medición de este parámetro ecológico en todas las parcelas. Este método de muestreo mide de manera más conservadora la abundancia de helechos; debido a que reduce la posibilidad de sobreestimar la abundancia de individuos. Lo anterior, es especialmente importante en el caso de los helechos terrestres, donde un mismo individuo puede emerger del suelo en más de un sitio y por ende, ser contabilizado como individuos diferentes, provocando así, una sobreestimación de la abundancia. Relacionado también con el método de muestreo empleado, la abundancia, la riqueza y por ende la diversidad de especies pudo verse afectada por la temporalidad del muestreo en cada parcela. Lo anterior, debido a que en el momento de realizar el muestreo algunos helechos presentes en los cuadrantes elegidos no tenían las características taxonómicas necesarias para ser identificados (tales como, presencia y tamaño de las escamas, formas de los soros, forma de la lámina, tipo de rizoma, entre otros) lo cual, provocó que aquellos helechos que no tuviesen la mayoría de las características taxonómicas necesarias para ser identificadas, no fueron colectados.

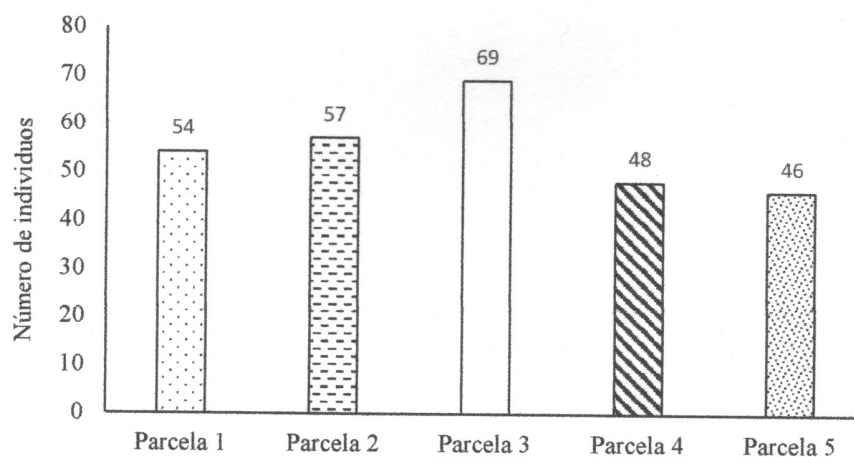


Figura 8. Abundancia de helechos por parcelas muestreadas en Sendero Culebra, Boquete.

B. Descripción de los resultados de abundancia, riqueza de especies y diversidad de especies de helechos encontrados en Chorro Blanco, distrito de Boquerón.

En la parcela 1 de Chorro Blanco, se encontró un total de 33 individuos, pertenecientes a seis familias, ocho géneros y 10 especies (Cuadro 8). Se registró que la familia con más especies fue Dryopteridaceae (tres especies). Entre las familias con menor cantidad de especies registradas se encuentran Blechnaceae, Cyatheaceae y Dennstaedtiaceae, todas con una sola especie (Cuadro 8). Con respecto a la abundancia *Blechnum occidentale* y *Thelypteris pilosula* son las más abundantes, con 15 y cuatro individuos, respectivamente. *Cyathea multiflora*, *Elaphoglossum rubescens*, *Peltapteris peltata* fo. *peltata* y *Polypodium fraxinifolium* son las menos abundantes (Cuadro 8).

En la parcela 1, el 100.00 % (10 de 10) de las especies encontradas presentaron un sólo tipo de hábito (terrestre o epífita), donde predominan las especies con hábito terrestre (6 de 10 especies ó 60.00 %) [Cuadro 8]. Considerando la forma de crecimiento, la mayor cantidad de especies son herbáceas (8 de 10 ó 80.00 %) y con menor cantidad de especies, las formas de crecimiento subarborescente (1 de 10 ó 10.00 %) y arborescente (1 de 10 ó 10.00 %) [Cuadro 8].

Cuadro 8. Especies de helechos encontrados en la parcela 1 de Chorro Blanco, Boquerón, febrero a abril de 2017.

Familia	Especie	Hábito	Forma de crecimiento	Abundancia
Blechnaceae	<i>Blechnum occidentale</i>	Terrestre	Herbáceo	15
Cyatheaceae	<i>Cyathea multiflora</i>	Terrestre	Arborescente	1
Dennstaedtiaceae	<i>Pteridium arachnoideum</i>	Terrestre	Herbáceo	3
	<i>Elaphoglossum paleaceum</i>	Epífita	Herbáceo	2
Dryopteridaceae	<i>Elaphoglossum rubescens</i>	Epífita	Herbáceo	1
	<i>Peltapteris peltata</i> fo. <i>peltata</i>	Epífita	Herbáceo	1
Polypodiaceae	<i>Polypodium fraxinifolium</i>	Terrestre	Herbáceo	1
	<i>Terpsichore zeledoniana</i>	Epífita	Herbáceo	2
Thelypteridaceae	<i>Thelypteris lepidula</i>	Terrestre	Herbáceo	3
	<i>Thelypteris pilosula</i>	Terrestre	Subarborescente	4
			Total	33

En la parcela 2 de Chorro Blanco, se registró un total de 29 individuos, pertenecientes a tres familias, cuatro géneros y cinco especies (Cuadro 9). Las familias con mayor número de especies fueron Dryopteridaceae e Hymenophyllaceae, con dos especies cada una. La familia Cyatheaceae presentó sólo una especie (Cuadro 9).

Polybotrya gomezii y *Cyathea multiflora* fueron las más abundantes con nueve y siete individuos, respectivamente. *Ctenitis nigrovenia* y *Trichomanes diaphanum* fueron las menos abundantes, con cuatro y tres individuos, respectivamente (Cuadro 9).

En la parcela 2, el 100.00 % de las especies encontradas (5 de 5 especies), presentaron un sólo tipo de hábito (terrestre o epífito); donde predominaron las especies con hábito terrestre (3 de 5 especies ó 60.00 %). Con respecto a la forma de crecimiento, se encontró que el 80.00 % (4 de 5 especies) son herbáceas y un 20.00 % (1 de 5 especies) son arborescente y subarborescente (Cuadro 9).

Cuadro 9. Especies de helechos encontrados en la parcela 2 de Chorro Blanco, Boquerón, febrero a abril de 2017.

Familia	Especie	Hábito	Forma de crecimiento	Abundancia
Cyatheaceae	<i>Cyathea multiflora</i>	Terrestre	Arborescente, subarborescente	7
Dryopteridaceae	<i>Ctenitis nigrovenia</i>	Terrestre	Herbáceo	4
	<i>Polybotrya gomezii</i>	Terrestre	Herbáceo	9
Hymenophyllaceae	<i>Trichomanes diaphanum</i>	Epífito	Herbáceo	3
	<i>Trichomanes krausii</i>	Epífito	Herbáceo	6
			Total	29

En la parcela 3 de Chorro Blanco, se observó un total de 42 individuos, los cuales pertenecen a siete familias, nueve géneros y 11 especies (Cuadro 10). Dentro de las familias con más especies registradas se encuentran Dryopteridaceae con tres especies, Cyatheaceae

y Polypodiaceae con dos especies cada una. Con menor número de especies están Aspleniaceae, Blechnaceae, Pteridaceae y Thelypteridaceae (Cuadro 10).

Las especies más abundantes fueron *Cyathea multiflora* (10 individuos) y *Blechnum occidentale* (siete individuos); mientras que *Ctenitis excelsa*, *Vittaria graminifolia* y *Thelypteris lepidula* fueron las menos abundantes, todas con un sólo individuo (Cuadro 10).

En la parcela 3 todas las especies encontradas (11 de 11 ó 100.00 %) presentaron un sólo tipo de hábito (terrestre o epífito); donde predominaron las especies con hábito terrestre (6 de 11 especies ó 54.54 %). Con respecto a la forma de crecimiento, la mayor cantidad de especies de helechos registradas (9 de 11 ó 81.82 %) fueron herbáceas y en menor cantidad (2 de 11 ó 18.18 %) se presentaron las especies con forma de crecimiento arborescente y subarborescente (Cuadro 10).

Cuadro 10. Especies de helechos encontrados en la parcela 3 de Chorro Blanco, Boquerón, febrero a abril de 2017.

Familia	Especie	Hábito	Forma de crecimiento	Abundancia
Aspleniaceae	<i>Asplenium abscissum</i>	Epífito	Herbáceo	5
Blechnaceae	<i>Blechnum occidentale</i>	Terrestre	Herbáceo	7
Cyatheaceae	<i>Cyathea fulva</i>	Terrestre	Arborescente, subarborescente	2
	<i>Cyathea multiflora</i>	Terrestre	Arborescente, subarborescente	10
Dryopteridaceae	<i>Ctenitis excelsa</i>	Terrestre	Herbáceo	1
	<i>Ctenitis nigrovenia</i>	Terrestre	Herbáceo	6
	<i>Peltapteris peltata</i> fo. <i>peltata</i>	Epífito	Herbáceo	2
Polypodiaceae	<i>Pleopeltis panamensis</i>	Epífito	Herbáceo	3
	<i>Polypodium fraxinifloium</i>	Epífito	Herbáceo	4
Pteridaceae	<i>Vittaria graminifolia</i>	Epífito	Herbáceo	1
Thelypteridaceae	<i>Thelypteris lepidula</i>	Terrestre	Herbáceo	1
			Total	42

En la parcela 4 de Chorro Blanco, se encontró un total de 25 individuos, representados en siete familias, 11 géneros y 15 especies (Cuadro 11). Las familias Polypodiaceae y

Dryopteridaceae presentaron cinco y cuatro especies, respectivamente; mientras que, Aspleniaceae, Blechnaceae y Cyatheaceae presentaron una sola especie (Cuadro 11).

Dennstaedtia bipinnata y *Trichomanes diaphanum* fueron las especies con mayor abundancia; seis y tres individuos, respectivamente. Otras especies como *Blechnum fragile*, *Cyathea delgadii*, *Trichomanes krausii*, *Elaphoglossum ambiguum*, *E. ciliatum*, *E. rubescens*, *E. sp.*, *Campyloneurum sphenodes*, *Niphidium crassifolium* y *Pleopeltis sp. 2*, fueron las menos abundantes, todas con una sola especie (Cuadro 11).

En la parcela 4, el 100.00 % de las especies (15 de 15 especies), presentaron un sólo tipo de hábito (terrestre o epífito); donde el hábito epífito (13 de 15 especies ó 86.67 %) fue predominante. Con relación a la forma de crecimiento, el 93.33 % (14 de 15 especies) fueron herbáceas y el 6.67 % restante (1 de 14 especies) registro una forma de crecimiento arborescente (Cuadro 11).

Cuadro 11. Especies de helechos encontrados en la parcela 4 de Chorro Blanco, Boquerón, febrero a abril de 2017.

Familia	Especie	Hábito	Forma de crecimiento	Abundancia
Aspleniaceae	<i>Asplenium abscissum</i>	Epífito	Herbáceo	2
Blechnaceae	<i>Blechnum fragile</i>	Epífito	Herbáceo	1
Cyatheaceae	<i>Cyathea delgadii</i>	Terrestre	Arborescente	1
Dennstaedtiaceae	<i>Dennstaedtia bipinnata</i>	Terrestre	Herbáceo	6
Dryopteridaceae	<i>Elaphoglossum ambiguum</i>	Epífito	Herbáceo	1
	<i>Elaphoglossum ciliatum</i>	Epífito	Herbáceo	1
	<i>Elaphoglossum rubescens</i>	Epífito	Herbáceo	1
	<i>Elaphoglossum sp.</i>	Epífito	Herbáceo	1
Hymenophyllaceae	<i>Trichomanes diaphanum</i>	Epífito	Herbáceo	3
	<i>Trichomanes krausii</i>	Epífito	Herbáceo	1
Polypodiaceae	<i>Campyloneurum sphenodes</i>	Epífito	Herbáceo	1
	<i>Niphidium crassifolium</i>	Epífito	Herbáceo	1
	<i>Pechuma hygrometrica</i>	Epífito	Herbáceo	2
	<i>Serpocaulon fraxinifolium</i>	Epífito	Herbáceo	2
	<i>Pleopeltis sp. 2</i>	Epífito	Herbáceo	1
			Total	25

En la parcela 5 de Chorro Blanco, se obtuvo un total de 19 individuos, registrados en seis familias, seis géneros y siete especies (Cuadro 12). La familia Aspleniaceae presentó dos especies; mientras que las familias restantes (Athyriaceae, Cyatheaceae, Dryopteridaceae, Hypodematiaceae y Polypodiaceae) presentaron una única especie (Cuadro 12).

Diplazium prominulum y *Didymochlaena truncatula* fueron las especies más abundantes con siete y cuatro individuos, respectivamente. Mientras que las menos abundantes fueron *Asplenium abscissum*, *Elaphoglossum graymii* y *Campyloneurum sphenodes*, todas con una sola especie (Cuadro 12).

En la parcela 5, el 100.00 % de las especies de helechos (7 de 7 especies) presentaron un sólo tipo de hábito (terrestre o epífito); donde se registró una mayor cantidad de especies con hábito epífito (4 de 7 especies ó 57.14 %). Se encontró que las especies con forma de crecimiento herbácea fueron las más dominantes (5 de 7 especies ó 71.43 %), y en menor cantidad las especies con formas de crecimiento subarborescente (1 de 7 especies ó 14.29 %) y aquella con combinación de formas de crecimiento arborescente y subarborescente (1 de 7 ó 14.29 %) [Cuadro 12].

Cuadro 12. Especies de helechos encontrados en la parcela 5 de Chorro Blanco, Boquerón, febrero a abril de 2017.

Familia	Especie	Hábito	Forma de crecimiento	Abundancia
Aspleniaceae	<i>Asplenium abscissum</i>	Epífito	Herbáceo	1
	<i>Asplenium miradoreense</i>	Epífito	Herbáceo	2
Athyridaceae	<i>Diplazium prominulum</i>	Terrestre	Herbáceo	7
Cyatheacea	<i>Cyathea multiflora</i>	Terrestre	Arborescente, subarborescente	3
Dryopteridaceae	<i>Elaphoglossum graymii</i>	Epífito	Herbáceo	1
Hypodematiaceae	<i>Didymochlaena truncatula</i>	Terrestre	Subarborescente	4
Polypodiaceae	<i>Campyloneurum sphenodes</i>	Epífito	Herbáceo	1
			Total	19

Al compilar los datos obtenidos de las cinco parcelas muestreadas en Chorro Blanco, se encontró un total de 148 individuos, representados en 11 familias, 21 géneros y 34 especies (Cuadro 13). Las familias que registraron un mayor número de especies fueron Dryopteridaceae y Polypodiaceae con 10 y ocho especies, respectivamente. Cyatheaceae registró tres especies; mientras que, Aspleniaceae, Blechnaceae, Dennstaedtiaceae, Hymenophyllaceae y Thelypteridaceae reportaron dos especies cada una. Finalmente, Athyriaceae, Hypodematiaceae y Pteridaceae presentaron una especie cada una (Cuadro 13).

En Chorro Blanco, se registró una abundancia total de 148 individuos. Dos especies (*Blechnum occidentale* con 22 individuos y *Cyathea multiflora* con 21 individuos) fueron las más abundantes; mientras que, el 29.41 % (10 de 34) de las especies registraron un sólo individuo (Cuadro 13).

Integrando toda la información de las cinco parcelas, el 97.06 % (33 de 34 especies) de las especies identificadas presentaron un sólo tipo de hábito (terrestre o epífita). Sólo *Polypodium fraxinifolium* presentó dos tipos de hábito (terrestre en la parcela 1 y epífita en la parcela 3). De acuerdo a la forma de crecimiento, se registró que la mayoría de las especies son herbáceas 85.30 % (29 de 34 especies), y en menor cantidad las especies con formas de crecimiento arborescente (1 de 34 ó 2.94 %), subarborescente (2 de 34 ó 5.88 %) y las especies con combinación de forma de crecimiento arborescente y subarborescente (2 de 34 ó 5.88 %) [Cuadro 13].

Cuadro 13. Especies de helechos encontrados en las cinco parcelas de Chorro Blanco, Boquerón, Febrero a Abril de 2017.

Familia	Especie	Hábito	Forma de crecimiento	Abundancia
Aspleniaceae	<i>Asplenium abscissum</i>	Epífito	Herbáceo	8
	<i>Asplenium miradoreense</i>	Epífito	Herbáceo	2
Athyriaceae	<i>Diplazium promimulum</i>	Terrestre	Herbáceo	7
Blechnaceae	<i>Blechnum fragile</i>	Epífito	Herbáceo	1
	<i>Blechnum occidentale</i>	Terrestre	Herbáceo	22
Cyatheaceae	<i>Cyathea delgadii</i>	Terrestre	Arborescente	1
	<i>Cyathea fulva</i>	Terrestre	Arborescente, subarborescente	2
	<i>Cyathea multiflora</i>	Terrestre	Arborescente, subarborescente	21
Dennstaedtiaceae	<i>Dennstaedtia bipinnata</i>	Terrestre	Herbáceo	6
	<i>Pteridium arachnoideum</i>	Terrestre	Herbáceo	3
Dryopteridaceae	<i>Ctenitis excelsa</i>	Terrestre	Herbáceo	1
	<i>Ctenitis nigrovenia</i>	Terrestre	Herbáceo	10
	<i>Elaphoglossum ambiguum</i>	Epífito	Herbáceo	1
	<i>Elaphoglossum ciliatum</i>	Epífito	Herbáceo	1
	<i>Elaphoglossum grayumii</i>	Epífito	Herbáceo	1
	<i>Elaphoglossum paleaceum</i>	Epífito	Herbáceo	2
	<i>Elaphoglossum rubescens</i>	Epífito	Herbáceo	2
	<i>Elaphoglossum</i> sp.	Epífito	Herbáceo	1
	<i>Peltapteris peltata</i> fo. <i>peltata</i>	Epífito	Herbáceo	3
	<i>Polybotrya gomezii</i>	Terrestre	Herbáceo	9
Hymenophyllaceae	<i>Trichomanes diaphanum</i>	Epífito	Herbáceo	6
	<i>Trichomanes krausii</i>	Epífito	Herbáceo	7
Hypodematiaceae	<i>Didymochlaena truncatula</i>	Terrestre	Subarborescente	4
Polypodiaceae	<i>Campyloneurum sphenodes</i>	Epífito	Herbáceo	2
	<i>Niphidium crassifolium</i>	Epífito	Herbáceo	1
	<i>Pecluma hygrometrica</i>	Epífito	Herbáceo	2
	<i>Pleopeltis panamensis</i>	Epífito	Herbáceo	3
	<i>Pleopeltis</i> sp. 2	Epífito	Herbáceo	1
	<i>Polypodium fraxinifolium</i>	Terrestre, epífito	Herbáceo	5
	<i>Serpocaulon fraxinifolium</i>	Epífito	Herbáceo	2
	<i>Terpsichore zeledoniana</i>	Epífito	Herbáceo	2
Pteridaceae	<i>Vittaria graminifolia</i>	Epífito	Herbáceo	1
Thelypteridaceae	<i>Thelypteris lepidula</i>	Terrestre	Herbáceo	4
	<i>Thelypteris pilosula</i>	Terrestre	Subarborescente	4
			Total	148

La parcela 4, registró una mayor cantidad de especies (15 especies), seguido por las parcelas 3 (11 especies) y 1 (10 especies); mientras que la parcela 5 y 2 la riqueza de especies

fue menor (7 y 5 especies, respectivamente) [Figura 9]. No obstante, no existen diferencias significativas en la cantidad de especies (riqueza de especies) registradas entre las cinco parcelas muestreadas (Prueba de Bondad de Ajuste: $X^2= 6.17$, $gl= 4$, $P= 0.187$).

Observaciones cualitativas de las condiciones ambientales de las parcelas muestreadas, sugieren que no hay diferencias significativas en cuanto a los factores ambientales (tales como; incidencia solar, humedad, tipo de dosel, tipo de sustrato, tipo de sotobosque, tipo de vegetación, nivel de inclinación, nivel de intervención humana, entre otros) observados entre la parcela que presentó una mayor riqueza de especies (15 especies) y aquellas que registraron una riqueza de especies intermedia (11 y 10 especies) o una menor riqueza de especies (7 y 5 especies). En términos generales, la incidencia solar es moderada; sin embargo, hubo parcelas en donde una parte de la parcela mostraba poca incidencia solar mientras que en otra parte de la parcela la incidencia solar era mayor. La humedad observada fue de baja a intermedia. Un dosel semi-abierto predominó en la mayoría de las parcelas; aunque hubo parcelas donde se presentó además un dosel abierto o cerrado. El sustrato estuvo principalmente compuesto por un suelo negro y suelto, hojarasca y troncos en descomposición. La mayoría de las parcelas presentaron un sotobosque poco denso; con excepción de la parcela tres donde el sotobosque fue denso. El tipo de vegetación estuvo principalmente compuesto por árboles, lianas, epífitas y arbustos; solamente la parcela uno registró presencia de herbáceas. Dos parcelas estuvieron en un área inclinada, dos en un área semi-inclinada y una estuvo localizada en un área plana. En la mayoría de las parcelas (parcelas 2, 4 y 5) se registró poca intervención humana, en la parcela tres la intervención humana fue de poca a moderada; mientras que, en la parcela uno se observó mucha intervención humana. Probablemente, el hecho de que las condiciones ambientales y

antropogénicas fueran similares en las cinco parcelas muestreadas en Chorro Blanco, explican el por qué no existen diferencias significativas en la cantidad de especies registradas entre las parcelas.

De acuerdo a Kessler (2001), la riqueza de especies depende de factores ambientales; tales como, la humedad, precipitación y temperatura. Kessler (2001, 2010), Kessler *et al.* (2001), Watkins *et al.* (2006), Mehlreter (1995), entre otros han sugerido que la riqueza de especies en zonas montañosas del trópico depende de gradientes altitudinales. Estos autores reportan que la riqueza es mayor en zonas de elevaciones medias (1,800-2,400 m) y decrece en elevaciones bajas y altas. Según Kessler (2010), la máxima riqueza de especies en elevaciones medias, a menudo han sido relacionadas con la presencia en estas elevaciones de una humedad máxima o una combinación óptima de humedad y temperatura templada. Las parcelas muestreadas en Chorro Blanco estuvieron ubicadas en altitudes de zona de baja elevación (1,026 y 1,224 m.s.n.m.); lo cual podría explicar el bajo número de especies de helechos encontrados en este sitio de muestreo.

Las perturbaciones antropogénicas reducen la riqueza de especies (Carvajal-Hernández *et al.* 2014) y abundancia de especies de helechos (Carreño-Rocabado 2006, Paciencia & Prado 2005). No obstante, en este estudio no se encontró una relación clara entre el nivel de perturbación humana y la riqueza de especies; debido a que las parcelas dos y cinco (ambas con poca intervención humana) registraron la menor cantidad de especies (5 y 7 especies, respectivamente). Por el contrario, la parcela uno (con mucha intervención humana) registró una riqueza de especies intermedia (10 especies). Las parcelas tres (con poca a moderada intervención humana) y cuatro (con poca intervención humana) presentaron 11 y 15 especies, respectivamente.

Por otro lado, se requiere una humedad apropiada para que los helechos puedan completar su ciclo de vida. La escasa humedad, no permite el desarrollo de las estructuras como el prótalo (primera estructura que emerge de la espora); reduciendo así la posibilidad de que los helechos colonicen un área. En este sentido, es posible que el haber colectado únicamente en estación seca, haya limitado el número de especies registradas en Chorro Blanco. Otros estudios han documentado que la riqueza de especie se ve afectada en sitios donde las condiciones son más secas; debido a que algunas especies no están adaptadas a estas condiciones climáticas (Barthlott *et al.* 2001, Krömer & Gradstein 2003, Werner *et al.* 2005 y Larrea & Werner 2010). Carvajal- Hernández *et al.* (2014), documentó que en un bosque con mayor perturbación hay una disminución en el número de especies de alrededor del 70 %, en comparación con un bosque natural. Lo anterior, implica que los cambios en el uso del suelo tienen efectos negativos en la riqueza de especies de regiones tropicales (e. g. Ecuador) y subtropicales (e. g. México).

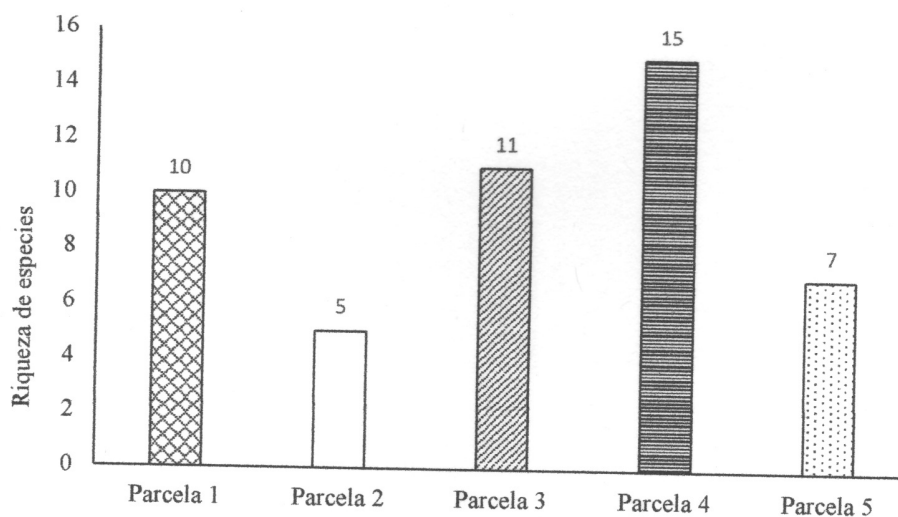


Figura 9. Riqueza de especies de helechos por parcelas muestreadas en Chorro Blanco, Boquerón.

En el caso de Chorro Blanco, aunque la curva de acumulación de especies no alcanzó una asíntota definida, el esfuerzo de muestreo según el estimador Chao 1 fue de un 87.11 %. Lo anterior, indica que cinco parcelas fueron suficientes para coleccionar el 87.11 % de las especies presentes en este sitio (Figura 10). Es posible suponer, de acuerdo al estimador Chao 1, que al aumentar el número de parcelas, no debería haber un aumento importante en la cantidad de especies registradas.

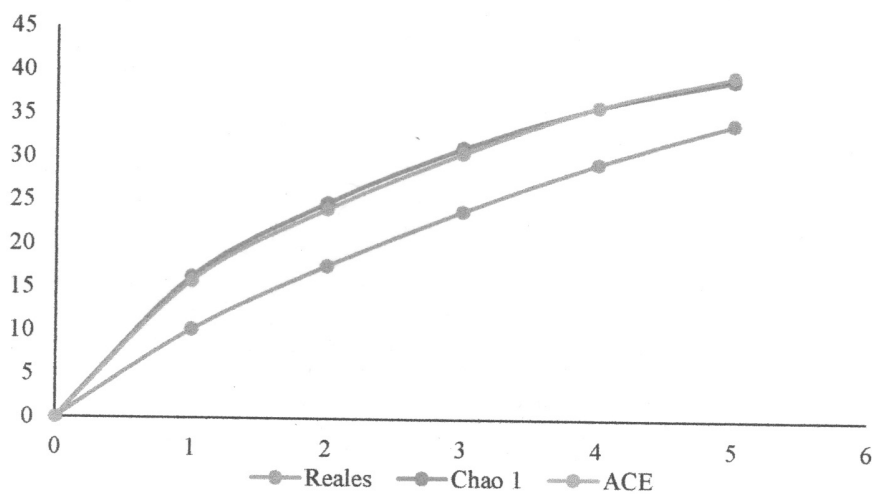


Figura 10. Curva de acumulación de especies de helechos encontrados en Chorro Blanco, Boquerón.

De acuerdo al índice de diversidad de Shannon-Weaver, se observó que todas las parcelas de Chorro Blanco registraron una diversidad media ($H' = 1.54-2.49$) [Cuadro 14]. Al compilar los datos de las cinco parcelas muestreadas, se encontró que la diversidad de especies de helechos en Chorro Blanco es alta ($H' = 3.07$) [Cuadro 14]. Posiblemente, la existencia de condiciones ambientales (climáticas, edáficas, topográficas y antropogénicas) similares en las cinco parcelas muestreadas en Chorro Blanco, explican el por qué todas las parcelas presentan una diversidad media. De manera general, las observaciones cualitativas

indican una incidencia solar moderada (en algunas parcelas con poca y otras con incidencia solar mayor), una humedad baja a intermedia, un predominio de dosel semi-abierto (aunque algunas parcelas presentaban el dosel en partes abierto y en otras partes era cerrado), un sustrato mayormente compuesto por un suelo negro, con hojarasca y troncos en descomposición. Predominio de un sotobosque poco denso, vegetación principalmente compuesta por árboles, lianas, epífitas y arbustos parcelas principalmente localizadas en áreas semi-inclinadas o inclinadas, y parcelas con poca intervención humana (con excepción, de la parcela 1). Algunos autores como García-Lahera & Sánchez-Villaverde (2006), documentan que factores climáticos (pluviosidad, temperatura y humedad), edáficos y topográficos pueden afectar el establecimiento de los helechos y plantas afines en una zona.

De acuerdo a Arcand & Ranker (2008), la alta diversidad de helechos y plantas afines observadas en los bosques lluviosos tropicales y templados; puede verse afectada por la tasa de fragmentación y deforestación que sufren estos ecosistemas. Adicional a lo anterior, los nichos ecológicos que estas plantas requieren hacen que estas plantas sean más vulnerable a la extinción.

De igual manera, se ha documentado una mayor diversidad de helechos en sitios con elevaciones intermedias; debido a que en estas zonas, la humedad y la temperatura son moderadas. Esto provee las condiciones óptimas para el establecimiento de este grupo vegetal. (Hemp 2001, Kessler *et al.* 2001, Bhattarai *et al.* 2004, Krömer *et al.* 2005, 2013b y Salazar *et al.* 2015).

A través del índice de Equitatividad (J) se encontró que en las parcelas 2, 4 y 3 presentan una mayor semejanza en la abundancia entre especies; mientras que en las parcelas 1 y 5 existe una menor semejanza en la abundancia entre especies (Cuadro 14). Posiblemente,

una menor semejanza en la abundancia entre las parcelas 1 y 5 está asociada a ciertas diferencias ambientales que existen entre estas parcelas. Por ejemplo, la parcela 1 presentaba subcuadrantes con poca incidencia solar y otros subcuadrantes con mucha incidencia solar; contrario, a la parcela 5 donde la incidencia solar fue moderada (es decir, el dosel era algo denso pero permitía la entrada de rayos de luz). Por otro lado, se observaba una baja humedad en la parcela 1 e intermedia en la parcela 5. Se observó un suelo seco en la parcela 1; mientras que, el suelo era húmedo en la parcela 5. La parcela 1 estuvo ubicada en un área semi-inclinada; mientras que, la parcela 5 estuvo ubicada en un área plana. Finalmente, en la parcela 1 (ubicada al inicio del sendero) se observó mucha intervención humana; lo cual es contrario a la parcela 5 (ubicada al final del sendero) donde se observó poca intervención humana. Posiblemente, las ligeras diferencias que existen en término de condiciones ambientales (climáticas y antropogénicas) explican una menor semejanza en la equitatividad entre las parcelas 1 y 5.

Cuadro 14. Diversidad y equitatividad de helechos en las parcelas muestreadas en Chorro Blanco, Boquerón.

Parcela	Shannon-Weaver (H')	Equitatividad (J)
1	1.81	0.79
2	1.54	0.96
3	2.14	0.89
4	2.49	0.92
5	1.69	0.87
Todas las parcelas	3.07	0.87

La mayoría de las especies de helechos encontrados (33 de 34 especies ó 97.06 %) presentaron un sólo tipo de hábito (terrestre o epífita), mientras que, una especie presentó más de un hábito (1 de 34 especies ó 2.94 %). Las especies con hábito epífita son más dominantes con 58.82 % (20 de 34 especies), seguido por las terrestres 38.24 % (13 de 34

especies) y el hábito terrestre, epífita presentó menor cantidad de especie 2.94 % (1 de 34) [Figura 11]. Tomando en cuenta el hábito y forma de crecimiento, el hábito epífita con forma de crecimiento herbáceo presentó la mayor cantidad de especies (20 de 34 especies ó 58.82 %), seguido por el hábito terrestre con forma de crecimiento herbáceo (8 de 34 especies ó 23.53 %). Además, se encontró el hábito terrestre con forma de crecimiento subarborescente (2 de 34 especies ó 5.88 %) y el hábito terrestre con forma de crecimiento arborescente o subarborescente (2 de 34 especies ó 5.88 %). De igual forma, se encontró una especie con hábito terrestre y forma de crecimiento arborescente (1 de 34 especies ó 2.94 %) y una especie con hábito terrestre o epífita y con forma de crecimiento herbáceo (1 de 34 especies ó 2.94 %) [Figura 11]. Una prueba de Bondad de Ajuste ($X^2= 49.71$, $gl= 5$, $P= 0.0001$) determinó que existen diferencias altamente significativas entre los diferentes tipos de hábitos y formas de crecimiento de los helechos encontrados en Chorro Blanco.

En concordancia con esta investigación, en un estudio realizado en diversos tipos de vegetación en México, se encontró que los helechos y licófitos terrestres y epífitos son los más comunes; donde los epífitos se ven favorecidos por condiciones de temperatura promedio moderada (15-20 °C) y alta humedad (Pérez-García *et al.* 1995). Similar a este estudio Peláez (2011), encontró que los helechos terrestres y epífitos son dominantes; sin embargo, los helechos terrestres presentaron un 70.45 % y los epífitos 25.00 %, mientras que en este estudio los epífitos dominan los terrestres. Álvarez-Zúñiga *et al.* (2012), en un estudio realizado en el municipio de Tlanchinol (México) encontraron que los helechos y licopodios terrestres fueron los más abundantes, seguido por los epífitos. De acuerdo a Watkins *et al.* (2006), los helechos terrestres y epífitos son los más predominantes a nivel mundial. En un estudio realizado por Muñoz (2013), se registró que el 59 % de las especies presentaron un

hábito epífita. Según este autor el predominio de este tipo de hábito puede estar asociado a ambientes facilitados por los troncos y las ramas de las copas de los árboles; los cuales ofrecen condiciones de vida más favorables en relación con las bajas temperaturas o la humedad elevada caracterizada por la poca oferta de nutrientes en comparación con los ambientes terrestres (Sota 1971 citado por Muñoz 2013); además, los sustratos ocupados por las epífitas son más ricos en nutrientes comparados con los terrestres (Ranal 1995 citado por Muñoz 2013).

La presencia de condiciones ambientales; tales como, incidencia solar moderada, humedad intermedia y la existencia de árboles y troncos en descomposición como parte de la vegetación de las parcelas, permiten que los helechos epífitos logren desarrollarse. En el caso de los árboles y troncos en descomposición, éstos son utilizados por los helechos como hospederos. Cetzal-Ix *et al.* (2013), señalan que las especies epífitas dependen significativamente de los árboles como hospederos.

Posiblemente, factores ambientales tales como, la incidencia solar, humedad, disponibilidad de nutrientes, entre otros limitan la presencia de este tipo de hábito. Según Mehlreter (2008), los helechos epífitos son influenciados por factores ambientales tales como, radiación solar, sequedad en el ambiente, disponibilidad de nutrientes, entre otros. Diariamente se pueden ver afectados por variaciones en la humedad y radiación solar. Estacionalmente se ven más afectadas en la época seca, debido a que no pueden acceder al agua acumulada en el suelo; mientras que, en la época lluviosa la resequeidad experimentada en horas de mediodía puede ser compensada por las lluvias diarias o la aparición de niebla (en las cimas de las montañas) y durante la noche, debido a un aumento en la humedad relativa. Algunos helechos epífitos han desarrollado adaptaciones como por ejemplo hojas

glabras, texturas delgadas, pinnas dobladas en forma de acordeón, en respuestas a las variaciones de humedad. De acuerdo a Kramer *et al.* (1995), en comparación con los helechos terrestres, las epífitas deben crecer en sustratos que tienen una menor disponibilidad de nutrientes y capacidad de retención de agua (Benzing 1990, 1995), y deben hacer frente a grandes cambios estacionales y diarios en la humedad, así como a una enorme variedad de huéspedes potenciales.

Se encontró que algunas especies presentaron dos tipos de hábito; esto se debe a la capacidad que tienen los helechos en colonizar nuevos hábitat. Según Godoy *et al.* (1981), cronológicamente los helechos son un grupo antiguo, con formas de crecimientos que le han permitido la colonización de hábitat que fueron creados por las angiospermas. Lo anterior pudiera explicar por qué algunas especies presentaron más de un tipo de hábito.

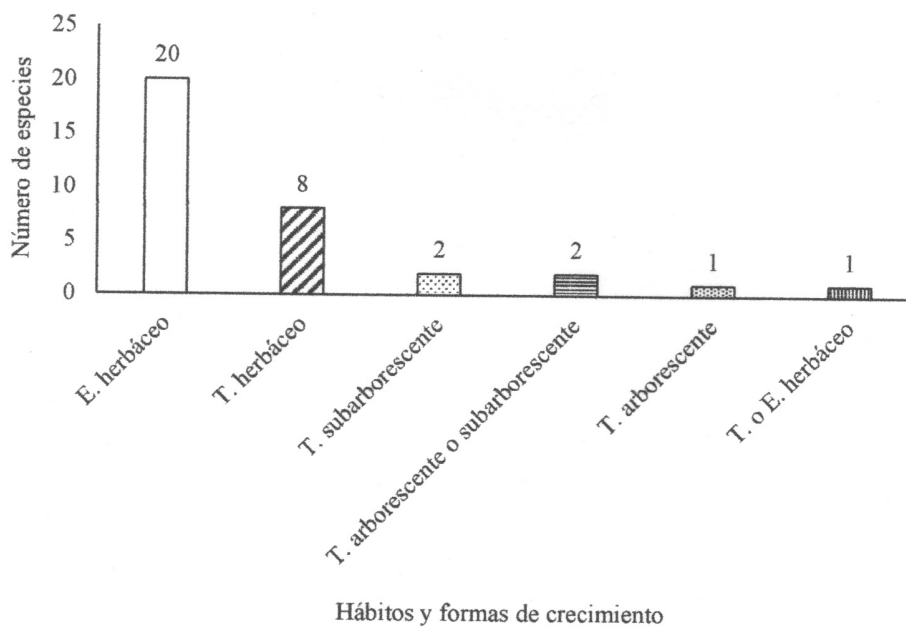


Figura 11. Tipos de hábitos y formas de crecimiento en helechos colectados en Chorro Blanco, Boquerón.

En Chorro Blanco la parcela 3 registró una mayor abundancia de individuos (28.38 % ó 42 de 148 de individuos), las parcelas 1 (22.30 % ó 33 de 148 individuos), 2 (19.59 % ó 29 de 148 de los individuos) y 4 (16.89 % ó 25 de 148 individuos) registraron una abundancia intermedia de individuos. Por su parte, la parcela 5 fue la que registró una menor abundancia de individuos (12.84 % ó 19 de 148 individuos) [Figura 12]. Una Prueba de Bondad de Ajuste confirmó que existen diferencias significativas en la cantidad de individuos (abundancia) registrados entre las parcelas muestreadas ($X^2= 10.10$, $gl= 4$, $P= 0.039$).

A pesar de que una de las parcelas mostró una mayor abundancia de individuos que el resto de las parcelas, las condiciones climáticas, edáficas, topográficas y antropogénicas fueron similares entre las cinco parcelas. En términos generales, la humedad osciló entre baja e intermedia, la incidencia solar fue moderada, un dosel semi-abierto, un sustrato compuesto principalmente por suelo negro, hojarasca y troncos en descomposición. También se observó dominancia de un sotobosque poco denso compuesto por lianas, árboles, plantas epífitas y arbustos. Las parcelas estuvieron ubicadas en áreas inclinadas o semi-inclinadas y con poca intervención humana con excepción de la parcela uno donde se observó mayor intervención antropogénica.

A pesar de que las condiciones ambientales registradas a través de observaciones cualitativas en las diferentes parcelas, no muestran diferencias importantes; autores tales como, Mickel (1977), Page (1979a, 1979b) y Aceñolaza *et.al.* (2004), mencionan que algunas especies de helechos son sensibles a los cambios ambientales, y edafológicos (Page 1979b), y por lo tanto, cualquier alteración en el ambiente pone en riesgo la supervivencia de estas plantas. Por otro lado, Rodríguez Romero *et al.* (2010), en un estudio realizado en áreas alteradas de la Sierra Nevada (México) documenta que en aquellos lugares moderadamente

o muy alterados, se observa una disminución de la cobertura vegetal debido a alteraciones; tales como desmontes, incendios o erosión. Lo anterior provoca una mayor entrada de luz al suelo, afectando las esporas que se encuentran depositadas allí.

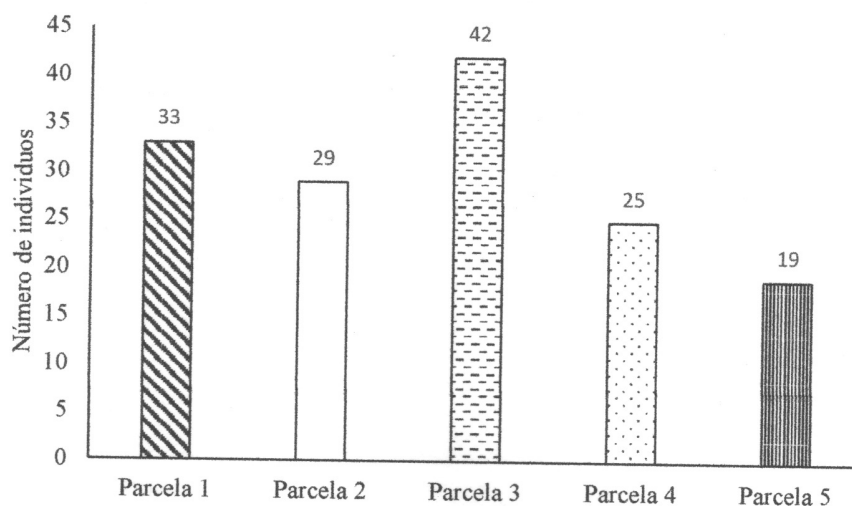


Figura 12. Abundancia de helechos por parcelas muestreadas en Chorro Blanco, Boquerón.

C. Comparación de los resultados de riqueza, abundancia y diversidad de especies de helechos encontrados entre ambos sitios de muestreo.

Al comparar la riqueza de especies entre ambos sitios, se encontró que en todas las parcelas (con excepción de la parcela cuatro), en Sendero Culebra se registró una mayor riqueza de especies que en Chorro Blanco. En Sendero Culebra se registró un total de 61 especies; mientras que en Chorro Blanco se logró identificar 34 especies (Figura 13). Una Prueba de Bondad de Ajuste determinó que entre ambos sitios de muestreo existen diferencias significativas en la cantidad de especies registradas ($X^2= 7.67$, $gl= 1$, $P= 0.005$). Un gran número de estudios de helechos y licófitos en el Neotrópico (Mehltreter 1995, Hemp 2001, Kessler 2001, 2010, Bhattarai *et al.* 2004, Krömer *et al.* 2005, Watkins *et al.* 2006 y Cardelús *et al.* 2006) han reportado patrones de diversidad a lo largo de gradientes

altitudinales; estos estudios evidencian que la distribución de la riqueza de especies es mayor a elevaciones intermedias (entre 1,800-2,400 m). Las parcelas muestreadas en Chorro Blanco estuvieron ubicadas entre los 1,026-1,224 m s.n.m.; lo cual corresponde a altitudes bajas; mientras que cuatro de las cinco parcelas en Sendero Culebra estuvieron ubicadas en altitudes próximas (1,685-1,722 m s.n.m) a elevaciones intermedias (1,800-2,400 m). Solamente la parcela cinco de Sendero Culebra estuvo localizada a una altitud superior (específicamente 2,718 m s.n.m.) a elevaciones intermedias. Lo anterior, podría explicar por qué Sendero Culebra presenta mayor riqueza de especies. Autores como Kessler (2001) y Hemp (2002), relacionan una mayor riqueza de especies a elevaciones medias debido a que en éstas se presentan condiciones máximas de humedad. Otros autores (Bhattarai *et al.* 2004, Kluge *et al.* 2006) atribuyen una mayor riqueza de especies a altitudes intermedias a la combinación óptima de humedad y temperaturas moderadas.

Las condiciones climáticas pueden favorecer la variedad de hábitat y por ende la cantidad de especies. Observaciones cualitativas realizadas en Sendero Culebra y en Chorro Blanco, indican que ambos sitios presentan cierta similitud respecto a las condiciones ambientales; con excepción de la humedad y la topografía donde se presentaron diferencias más evidentes. En el caso de Chorro Blanco la humedad fue de baja a intermedia; mientras que en Sendero Culebra fue de intermedia a elevada. Con respecto a la topografía, en Chorro Blanco dos parcelas estuvieron ubicadas en áreas semi-inclinadas, dos en sitios inclinados y una en un área plana; mientras que en Sendero Culebra cuatro de las cinco parcelas estuvieron localizadas en un área inclinada.

Según Tosi (1971), en el bosque pluvial premontano la biotemperatura fluctúa entre 24 y 18 °C, la precipitación entre 4,000 y 7,000 mm, suelo de arcilla franco-arenosa y con

pH de 4.2, con terrenos generalmente empinados y laderas semi-montañas, y con vegetación compuesta por árboles que alcanzan 30 a 40 m palmas, arbustos, epífitas, helechos y musgos. De acuerdo a Tosi (1971), en el bosque pluvial montano bajo la biotemperatura media anual está entre los 12 y 17 °C, la precipitación promedio anual mayor a los 4,000 mm, suelo franco arenoso, suelos someros y pedregosos con pH de 4.4, con laderas muy abruptas, y con vegetación conformada por flora arbórea, arbustos, helechos, bromelias, musgos y orquídeas. Lo anterior, evidencia que en términos generales las condiciones de ambos tipos de bosques son similares.

De acuerdo a autores como Mickel (1979), Kessler (2001a), Kluge *et al.* (2006) y Watkins *et al.* (2006), los helechos muestran preferencias por zonas de montaña con un clima húmedo-templado, y la mayoría de las especies están en condiciones de alta humedad y sombra. Lo anterior podría explicar por qué la mayor riqueza de helechos se encuentran en zonas montañosas y no en tierras bajas (Moran, 2008).

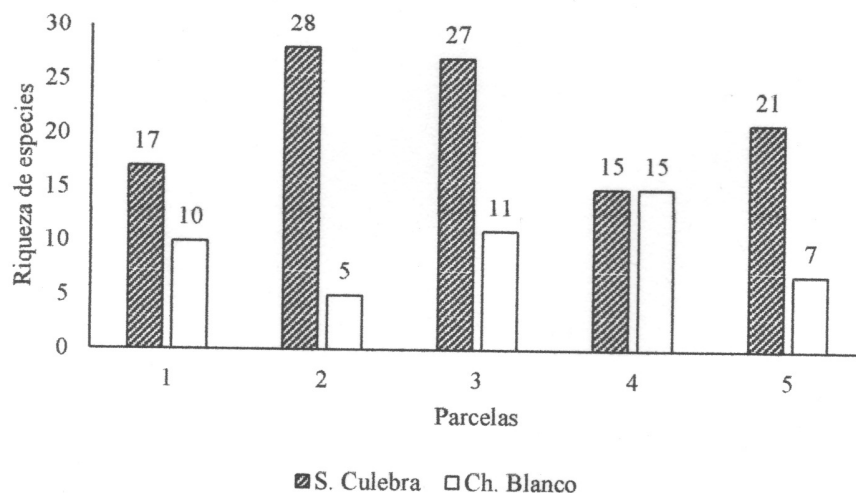


Figura 13. Riqueza de especies de helechos registrados en Sendero Culebra y Chorro Blanco, noviembre de 2015 – abril de 2017.

Al comparar la abundancia de individuos entre ambos sitios, se observó que en todas las parcelas de Sendero Culebra se registró una abundancia mayor que en las parcelas de Chorro Blanco. En Sendero Culebra se encontró un total de 274 individuos; mientras que en Chorro Blanco se registró un total de 148 individuos (Figura 14). Una prueba de Bondad de Ajuste encontró que existen diferencias altamente significativas en relación a la abundancia de individuos entre ambos sitios ($X^2= 37.62$, $gl= 1$, $P= 0.0001$). No obstante, es necesario recalcar que las observaciones cualitativas sobre las condiciones ambientales en ambos sitios, indican que las dos áreas de estudios son similares; con excepción de la humedad y la topografía, donde hay diferencias más notables. Autores como Øllgaard (2002) y Morán (1994), señalan que los helechos y plantas afines crecen generalmente en todos los tipos de hábitat y clima, pero la abundancia y la riqueza de especies es mayor en sitios donde la humedad es constantemente alta. Tosi (1971), señala que el bosque pluvial montano bajo (Sendero Culebra) es bastante húmedo; mientras que en el bosque pluvial premontano (Chorro Blanco) es considerada un área húmeda.

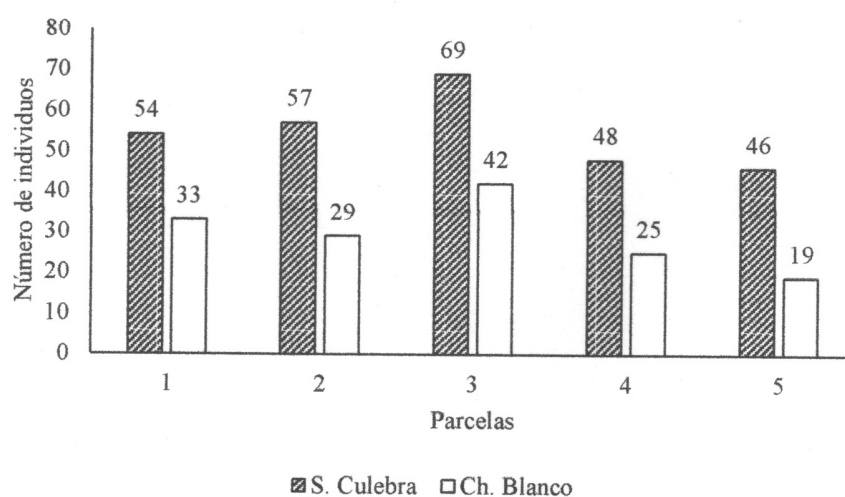


Figura 14. Abundancia de helechos registrados en Sendero Culebra y Chorro Blanco, noviembre de 2015 – abril de 2017

En el caso de Sendero Culebra, todas las parcelas (con excepción de las parcelas uno y cuatro) presentaron una diversidad alta; mientras que en Chorro Blanco, todas las parcelas registraron una diversidad media. Al calcular el índice de diversidad de Shannon-Weaver para cada sitio muestreado, se encontró que ambos sitios tienen una diversidad de especies alta. Sin embargo, la diversidad de especies en Sendero Culebra ($H' = 3.51$) es mayor que en Chorro Blanco ($H' = 3.07$) [Cuadro 15]. De acuerdo a las características en ambos sitios, se encontró que hay diferencia más notables en la humedad y la topografía entre los sitios, sin embargo, en cuanto a las características ambientales presentan cierta similitud entre Sendero Culebra y Chorro Blanco.

A pesar de que en algunas parcelas de Chorro Blanco la diversidad fue media, en términos generales este sitio presentó una alta diversidad ($H' = 3.07$). Por su parte, Sendero Culebra presentó una diversidad alta ($H' = 3.51$). Posiblemente la alta diversidad registrada en ambos sitios está relacionada con las características climáticas, edáficas y topográficas de ambos sitios; las cuales, son favorables para el establecimiento de las especies de helechos encontradas en ambos sitios. La alta diversidad registrada en ambos sitios puede estar asociada a las condiciones de humedad y temperatura que se presentan en diversas altitudes. Las parcelas muestreadas en Chorro Blanco estuvieron ubicadas entre los 1,026-1,224 m s.n.m.; lo cual corresponde a altitudes bajas; mientras que cuatro de las cinco parcelas en Sendero Culebra estuvieron ubicadas en altitudes próximas (1,685-1,722 m.s.n.m) a elevaciones intermedias (1,800-2,400 m). Solamente la parcela cinco de Sendero Culebra estuvo localizada a una altitud superior (específicamente 2,718 m s.n.m.) a elevaciones intermedias. Los diferentes tipos de bosques juegan un papel importante en la diversidad de especies, debido a que muchas veces las especies están más representadas en áreas montañosas que en tierras bajas, donde las condiciones son diferentes.

Los helechos y licófitos crecen en una gran variedad de ambientes, pero la mayor diversidad se concentra en las montañas tropicales y subtropicales (Jermy 1990). Según Körner (2007), la altitud como tal no tiene un efecto directo sobre la diversidad de especies de helechos. La razón por la cual las altitudes intermedias presentan una mayor diversidad de helechos es porque en estas altitudes las condiciones de humedad y temperatura son más propicias para el desarrollo de este tipo de plantas (Kluge *et al.* 2006).

Cuadro 15. Diversidad de helechos registrada en Sendero Culebra y Chorro Blanco, noviembre de 2015 – abril de 2017.

Parcela	Índice de Shannon - Weaver (H')	
	Sendero Culebra	Chorro Blanco
1	2.42	1.81
2	3.18	1.54
3	2.92	2.14
4	2.31	2.49
5	2.76	1.69
Total	3.51	3.07

El índice de equitatividad (J) calculado para cada sitio de estudio ($J= 0.85$ para Sendero Culebra y $J= 0.87$ para Chorro Blanco), indican que existe un buen nivel de equidad en la abundancia entre las especies de ambos sitios muestreados (Cuadro 16). En términos generales, la equitatividad en la abundancia puede estar relacionada a las condiciones ambientales (climáticas, topográficas, antropogénicas, entre otras) que presentaron ambos sitios. Según Krebs (1978), factores climáticos (principalmente la temperatura y la humedad) regulan la abundancia de la vegetación; por lo cual la vegetación presente en un sitio es el producto del clima presente en el mismo.

Cuadro 16. Equitatividad de helechos en Sendero Culebra y Chorro Blanco, noviembre de 2015 – abril de 2017.

Parcela	Equitatividad (J)	
	Sendero Culebra	Chorro Blanco
1	0.85	0.79
2	0.94	0.96
3	0.88	0.89
4	0.85	0.92
5	0.91	0.87
Total	0.85	0.87

Se encontró un total de 82 especies en ambos sitios; de las cuales, 69 (84.15 %) estuvieron presentes en un sólo sitio, y 13 (15.85 %) estuvieron presentes en ambos sitios (Figura 17). De las 69 especies encontradas en un sólo sitio, 48 (69.57 %) fueron colectadas en Sendero Culebra y 21 (30.43 %) fueron registradas en Chorro Blanco (Cuadro 17). Una Prueba de Bondad de Ajuste ($X^2= 38.24$, $gl= 1$, $P= 0.0001$) encontró que existen diferencias altamente significativa entre la cantidad de especies registradas en un solo sitio y la cantidad de especies registradas en ambos sitios. A pesar de que se encontró significativamente más especies en un sólo sitio (o en Sendero Culebra o en Chorro Blanco), las observaciones cualitativas respecto a las condiciones ambientales en ambos sitios, indican que estas dos áreas presentan condiciones ambientales similares. La humedad y la topografía presentaron diferencias más notables.

Cuadro 17. Especies de helechos registrados en Sendero Culebra (Boquete) y Chorro Blanco (Boquerón), noviembre de 2015 – abril de 2017.

Familia	Especie	Sendero Culebra	Chorro Blanco
Aspleniaceae	<i>Asplenium abscissum</i>	X	X
	<i>Asplenium auriculatum</i>	X	
	<i>Asplenium cirrhatum</i>	X	
	<i>Asplenium cuspidatum</i>	X	
	<i>Asplenium harpeodes</i>	X	
	<i>Asplenium miradoreense</i>		X

Continuación del Cuadro 17... ..

Athyriaceae	<i>Diplazium lindbergii</i>	X	
	<i>Diplazium lonchophyllum</i>	X	
	<i>Diplazium obscurum</i>	X	
	<i>Diplazium palmense</i>	X	
	<i>Diplazium prominulum</i>	X	X
	<i>Diplazium striatastrum</i>	X	
Blechnaceae	<i>Blechnum divergens</i>	X	
	<i>Blechnum fragile</i>	X	X
	<i>Blechnum occidentale</i>		X
Cyatheaceae	<i>Cyathea costaricensis</i>	X	
	<i>Cyathea delgadii</i>	X	X
	<i>Cyathea fulva</i>		X
	<i>Cyathea multiflora</i>		X
	<i>Sphaeropteris brunei</i>	X	
Dennstaedtiaceae	<i>Dennstaedtia bipinnata</i>		X
	<i>Pteridium arachnoideum</i>		X
Dicksoniaceae	<i>Dicksonia sellowiana</i>	X	
Dryopteridaceae	<i>Ctenitis chiriquiana</i>	X	
	<i>Ctenitis excelsa</i>	X	X
	<i>Ctenitis hemsleyana</i>	X	
	<i>Ctenitis nigrovenia</i>	X	X
	<i>Elaphoglossum ambiguum</i>		X
	<i>Elaphoglossum caricifolium</i>	X	
	<i>Elaphoglossum ciliatum</i>		X
	<i>Elaphoglossum cuspidatum</i>	X	
	<i>Elaphoglossum erinaceum</i>	X	
	<i>Elaphoglossum eximium</i>	X	
	<i>Elaphoglossum gloeorrhizum</i>	X	
	<i>Elaphoglossum grayumii</i>		X
	<i>Elaphoglossum latifolium</i>	X	
	<i>Elaphoglossum lonchophyllum</i>	X	
	<i>Elaphoglossum minutum</i>	X	
	<i>Elaphoglossum paleaceum</i>		X
	<i>Elaphoglossum rubescens</i>		X
	<i>Elaphoglossum russelliae</i>	X	
	<i>Elaphoglossum tenuiculum</i>	X	
	<i>Elaphoglossum sp.</i>		X
<i>Peltapteris peltata</i> fo. <i>peltata</i>	X	X	
<i>Polybotrya gomezii</i>	X	X	

Continuación del Cuadro 17...

Hymenophyllaceae	<i>Hymenophyllum consanguineum</i>	X	
	<i>Hymenophyllum hemipteron</i>	X	
	<i>Hymenophyllum siliquosum</i>	X	
	<i>Trichomanes diaphanum</i>		X
	<i>Trichomanes hymenophylloides</i>	X	
	<i>Trichomanes krausii</i>		X
	<i>Trichomanes radicans</i>	X	
Hypodematiaceae	<i>Trichomanes sp.</i>	X	
	<i>Didymochlaena truncatula</i>		X
Marattiaceae	<i>Danaea cuspidata</i>	X	
	<i>Marattia excavata</i>	X	
	<i>Marattia interposita</i>	X	
Polypodiaceae	<i>Campyloneurum angustifolium</i>	X	
	<i>Campyloneurum sphenodes</i>	X	X
	<i>Niphidium crassifolium</i>		X
	<i>Pechuma hygrometrica</i>		X
	<i>Phlebodium pseudoaureum</i>	X	
	<i>Pleopeltis fructuosa</i>	X	
	<i>Pleopeltis macrocarpa</i> var. <i>macrocarpa</i>	X	
	<i>Pleopeltis panamensis</i>	X	X
	<i>Pleopeltis sp. 1</i>	X	
	<i>Pleopeltis sp. 2</i>		X
	<i>Polypodium fraxinifolium</i>	X	X
	<i>Polypodium myriolepis</i>	X	
	<i>Polypodium rhodopleuron</i>	X	
	<i>Serpocaulon fraxinifolium</i>		X
	Pteridaceae	<i>Terpsichore atroviridis</i>	X
<i>Terpsichore zeledoniana</i>		X	X
<i>Antrophyum lineatum</i>		X	
<i>Pteris altissima</i>		X	
<i>Vittaria graminifolia</i>		X	X
Thelypteridaceae	<i>Vittaria lineata</i>	X	
	<i>Thelypteris barvae</i>	X	
	<i>Thelypteris dentata</i>	X	
	<i>Thelypteris lepidula</i>		X
	<i>Thelypteris leprieurii</i> var. <i>subcostalis</i>	X	
	<i>Thelypteris pilosula</i>		X

Se colectaron 13 familias de helechos en ambos sitios. En todas las familias, con excepción de Blechnaceae y Cyatheaceae, Sendero Culebra registró una mayor cantidad de especies. Las familias Dennstaedtiaceae y Hypodematiaceae sólo fueron registradas en

Chorro Blanco; mientras que las familias Dicksoniaceae y Marattiaceae sólo fueron colectadas en Sendero Culebra (Figura 15). En ambos sitios, las familias Dryopteridaceae (16 en Sendero Culebra y 10 especies en Chorro Blanco) y Polypodiaceae (12 especies en Sendero Culebra y ocho especies en Chorro Blanco) registraron la mayor cantidad de especies. Un estudio realizado por Carvajal-Hernández *et al.* (2014), en el centro de Veracruz, México, encontró que las familias Dryopteridaceae (15), Polypodiaceae (14) y Aspleniaceae (8) presentaron la mayor riqueza de especies.

Dryopteridaceae es una familia con distribución amplia y cosmopolita; presente en regiones cálidas y templadas; contiene más de 50 géneros de los cuales 30 se encuentran en América (Tryon & Tryon 1982 y Moran 1995). Kessler (2010), menciona que Polypodiaceae es una familia filogenéticamente derivada, que puede resistir condiciones extremas lo que favorece su establecimiento en diversos hábitats. Por su parte, Hernández Cibrián *et al.* (2005), señalan que la familia Polypodiaceae es grande y diversa, con una distribución cosmopolita y se les puede encontrar crecimiento en forma epífita, terrestre y epipétrica.

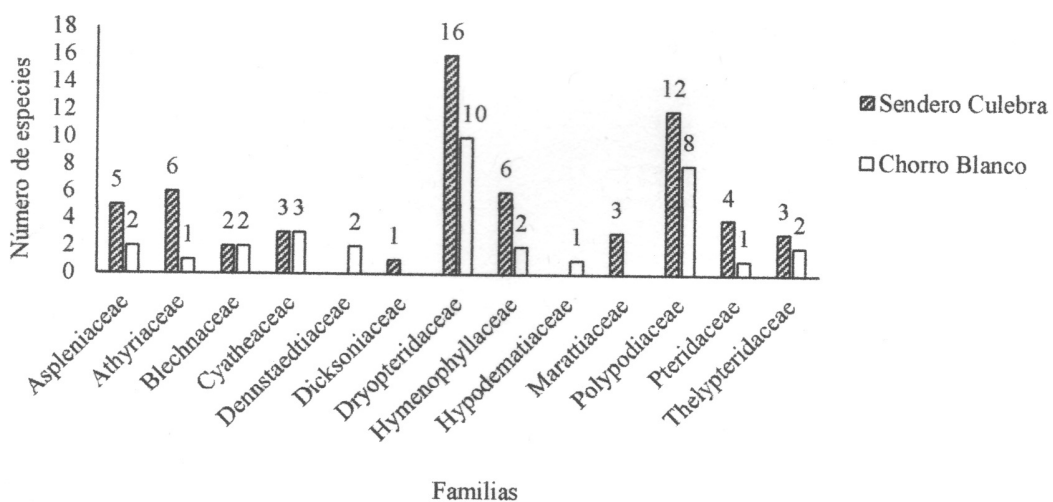


Figura 15. Familias de helechos encontradas en Sendero Culebra y Chorro Blanco, noviembre de 2015 – abril de 2017

Al comparar los hábitos y formas de crecimiento entre ambos sitios, el hábito epífito con forma de crecimiento herbáceo fue registrado en 31 especies en Sendero Culebra y 20 especies en Chorro Blanco, seguido por el hábito terrestre con forma de crecimiento herbáceo el cual fue observado en 10 especies en Sendero Culebra y ocho especies en Chorro Blanco, y el hábito terrestre o epífito con forma de crecimiento herbáceo fue registrado en 11 especies de Sendero Culebra y una especie de Chorro Blanco (Figura 16). En menor cantidad de especies, se encontró el hábito terrestre con forma de crecimiento subarborescente (cuatro especies en Sendero Culebra y dos especies en Chorro Blanco), y el hábito terrestre con forma de crecimiento arborescente (tres especies en Sendero Culebra y una especie en Chorro Blanco).

Los resultados anteriores muestran que, todos los tipos de hábito y forma de crecimiento fueron más frecuentes en Sendero Culebra; con excepción, del hábito terrestre con forma de crecimiento arborescente o subarborescente. Sola una especie colectada en Sendero Culebra (*Polybotrya gomezii*) presentó especímenes con hábito terrestre, epífito o hemiepífito (Figura 17 B), y con forma de crecimiento herbáceo (Figura 16). Tanto la prueba de Bondad de Ajuste ($X^2= 77.78$, $gl= 6$, $P= 0.0001$) calculada para Sendero Culebra, como la prueba de Bondad de Ajuste ($X^2= 49.71$, $gl= 5$, $P= 0.0001$) calculada para Chorro Blanco, determinaron que existen diferencias altamente significativas entre los tipos de hábitos y formas de crecimiento de los helechos encontrados en las áreas de estudio.

Basado en las observaciones cualitativas realizadas en ambos sitios, las condiciones ambientales tales como, incidencia solar, humedad, temperatura, tipo de vegetación que pudiese ser usado por los helechos como sustrato permitiendo así anclarse o fijarse, posiblemente faciliten que muchas especies de helechos epífitos logren desarrollarse. De

igual forma, estas condiciones ambientales entre ambos sitios pueden favorecer también a los helechos terrestres. Lo anterior puede explicarse que a nivel mundial los helechos terrestres y epífitos son los más predominantes (Watkins *et al.* 2006). La cantidad de luz que entra a un bosque influye en la cantidad de especies epífitas y terrestres que se pueden desarrollar en ese sitio. Con respecto a esto, algunos autores como Godoy *et al.* (1981), han señalado que una disminución en la intensidad lumínica que llega al interior del bosque favorece el aumento de las especies epífitas, por el contrario, cuando hay una mayor penetración de luz al sotobosque habrá mayor cantidad de hemicriptófitos terrestres. Por otro lado, según Kessler (2000, 2001a), dependiendo de la altitud, existen diferencias entre la cantidad de helechos epífitos y terrestres; donde los epífitos requieren mayor humedad que los terrestres. Lo anterior, podría sugerir que la humedad también tiene un efecto en la cantidad de especies epífitas y terrestres encontradas en este estudio.

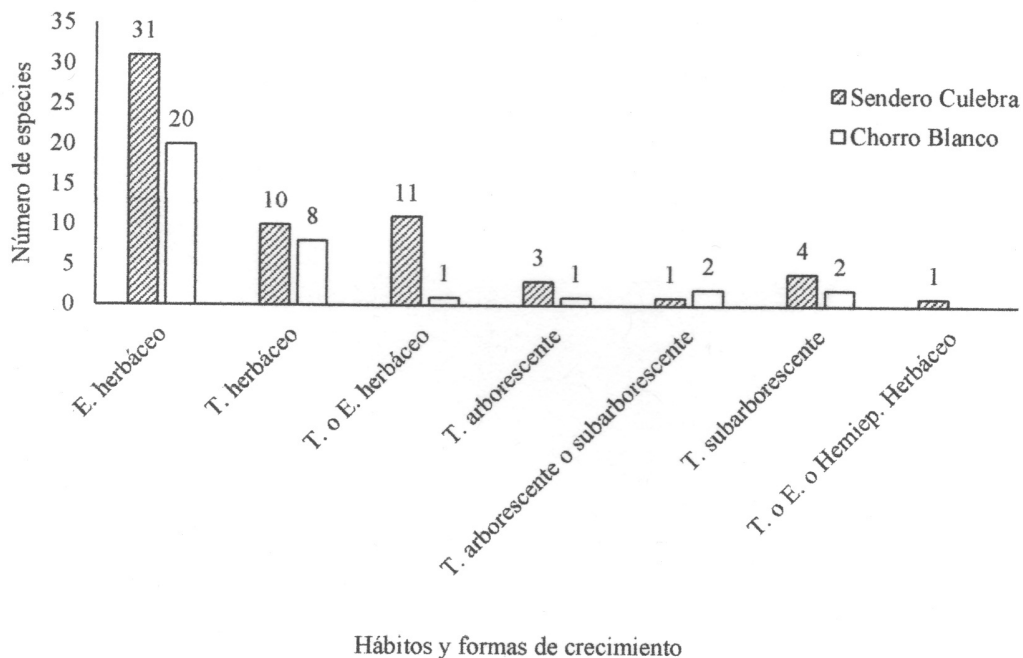


Figura 16. Hábitos y forma de crecimiento de los helechos encontrados en Sendero Culebra y Chorro Blanco, noviembre de 2015 – abril de 2017

CONCLUSIONES

Con base a los resultados obtenidos durante esta investigación, se llegó a las siguientes conclusiones:

- Se encontró un total de 82 especies, pertenecientes a 29 géneros y 13 familias.
- En todas las familias, con excepción de las familias Blechnaceae y Cyatheaceae, Sendero Culebra presentó la mayor cantidad de especies por cada familia.
- Sendero Culebra presentó una mayor riqueza de especies (61 especies) que Chorro Blanco (34 especies).
- Al comparar la riqueza de especies por parcela entre ambos sitios, se encontró que en todas las parcelas (con excepción de la parcela cuatro), en Sendero Culebra se registró una mayor riqueza de especies que en Chorro Blanco.
- El índice de diversidad de Shannon-Weaver, determinó que ambos sitios presentan una alta diversidad de especies, siendo Sendero Culebra más diverso ($H' = 3.51$) que Chorro Blanco ($H' = 3.07$).
- El índice de equitatividad determinó que existe un buen nivel de equidad en la abundancia entre las especies encontradas en Sendero Culebra ($J = 0.85$) y la abundancia entre las especies encontradas en Chorro Blanco ($J = 0.87$).
- Se identificó un total de 82 especies de helechos; de las cuales, la mayoría (84.15 % ó 69 especies) fueron colectadas en un sólo sitio (Sendero Culebra o Chorro Blanco) y el 15.85 % restante (13 especies) fueron colectadas en ambos sitios.
- De las 69 especies de helechos encontradas en un sólo sitio, el 69.57 % (48 especies) fueron reportadas en Sendero Culebra y el restante, 30.43 % (21 especies) fueron registradas en Chorro Blanco.

- De las 13 familias de helechos registradas, nueve fueron colectadas en ambos sitios y cuatro familias fueron colectadas en un sólo sitio (Dicksoniaceae y Marattiaceae en Sendero Culebra, y Dennstaedtiaceae e Hypodematiaceae en Chorro Blanco).
- Las familias Dryopteridaceae y Polypodiaceae fueron las que presentaron mayor cantidad de especies en ambos sitios, y las familias con menor cantidad de especies en ambos sitios fueron Cyatheaceae, Thelypteridaceae y Blechnaceae.
- El 85.36 % (70 de 82 especies) de las especies de helechos presentaron un sólo tipo de hábito (terrestre o epífita); mientras que, especies con dos o más tipos de hábito fueron menos frecuentes (12 de 82 especies ó 14.63 %).
- El hábito epífita con forma de crecimiento herbáceo presentó la mayor cantidad de especies en ambos sitios (31 especies en Sendero Culebra y 20 especies en Chorro Blanco).
- Se registró una abundancia total de 422 individuos; de los cuales, 274 fueron colectados en Sendero Culebra y 148 en Chorro Blanco.
- De las 82 especies de helechos identificados, cuatro son nuevos reportes para Panamá y ocho para la provincia de Chiriquí.
- *Cyathea costaricensis*, *C. delgadii*, *C. fulva*, *C. multiflora* y *Dicksonia sellowiana* están dentro de apéndice II de la CITES; mientras que la especie *Pleopeltis panamensis* es endémica.
- Este estudio es un aporte al conocimiento de la ecología y biodiversidad de los helechos en nuestro país.

RECOMENDACIONES

1. Aumentar la cantidad y tamaño de las parcelas en Sendero Culebra y en Chorro Blanco.
2. Realizar los muestreos de manera simultánea en ambos sitios; procurando que los mismos se realicen simultáneamente en ambas estaciones (estación seca y estación lluviosa), con la finalidad de recolectar los especímenes con las características morfológicas necesarias para su identificación (tamaño, presencia de escamas, soros, entre otras).
3. Realizar mediciones cuantitativas de las condiciones ambientales; tales como, intensidad lumínica, precipitación, humedad, temperatura y características del suelo.
4. Para un estudio donde el enfoque sea evaluar el efecto de intervención humana en la composición de la comunidad de helechos, se recomienda establecer las parcelas en sitios con diferentes niveles de intervención humana (por ejemplo, sitios poco, moderadamente y muy intervenidos) definidos por una categorización o clasificación estandarizada.
5. Utilizar claves taxonómicas más actualizadas para la identificación de los especímenes, permitiendo así tener los nombres científicos actualizados de las especies de helechos.

BIBLIOGRAFÍA

- Acebey Davalos, A. 2015. *Riqueza y patrones de distribución de los pteridobiontes de la región de los Tuxtlas, Veracruz, México* (tesis doctoral). Universidad de Xalapa, Veracruz, México.
- Aceñolaza, P., Povedano, E., Manzano, A., Muñoz, J., Areta, J & Ronchi Virgolini, A. 2004. Biodiversidad del Parque Nacional Pre-Delta Argentina. *INSUGEO Miscelánea*, 12, 169-184.
- Álvarez-Zúñiga, E., Sánchez-González, A., López-Mata, L & Tejero-Díez, J. D. 2012. Composición y abundancia de las Pteridofitas en el bosque mesófilo de montaña del municipio de Tlanchinol, Hidalgo, México. *Botanical Sciences*, 90(2), 163–177.
- Ambrose, A. R. 2004. *Water-holding capacity of canopy soil mats and effects on microclimates in an old-growth redwood forest: A report to Save-the-Redwoods League* (tesis de maestría). Humboldt State University, Arcata.
- Arana, M & Bianco, C. 2011. *Helechos y Licófitos del centro de Argentina*. Río Cuarto, Argentina: Editorial UNRC. 84 pp
- Arana, M. D., Morrone, J. J., Ponce, M & Oggero, A. J. 2011. Licófitos (Equisetopsida: Lycopodiidae) de las sierras centrales de Argentina: un enfoque Panbiogeográfico. *Guayana Botánica* 68(1), 14-21.
- Arcand, N. N & Ranker, T. A. 2008. Conservation biology. In T. A. Ranker & C. H. Haufler (eds.), *The biology and evolution of ferns and lycophytes* (pp. 257-283). New York, Estados Unidos: Cambridge Univ. Press.
- Autoridad Nacional del Ambiente. 2008. *Resolución No. AG – 0051-2008*. Gaceta Oficial de la República de Panamá.
- Autoridad Nacional del Ambiente. 2010. *Atlas Ambiental de la República de Panamá*. Autoridad Nacional del Ambiente. República de Panamá.
- Banaticla M & Buot J. 2005. Altitudinal zonation of Pteridophytes on Mt Banahaw the Lucban, Luzon Island, Philippines. *Plant Ecology*, 180, 135 – 151.
- Barrington, D. S. 1993. Ecological and historical factors in fern Biogeography. *Journal of Biogeography* 20, 275–280.
- Barthlott, W., Schmit-Neuerburg, V., Nieder, J & Engwald, S. 2001. Diversity and abundance of vascular epiphytes: a comparison of secondary vegetation and primary montane rain forest in the Venezuelan Andes. *Plant Ecology*, 152, 145-156.

- Benzing, D. H. 1990. *Vascular epiphytes: general biology and related biota*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Benzing, D. H. 1995. Vascular epiphytes. In M. D. Lowman & N. M. Nadkarni (eds.), *Forest Canopies* (pp. 225–254). San Diego, CA: Academic Press.
- Bhattarai, K. R., Vetaas, O. R & Grytnes, J. A. 2004. Fern species richness along a central Himalayan elevational gradient, Nepal. *Journal of Biogeography*, 31, 389-400.
- Bridson, D & Forman, L. (Eds). 1992. *The herbarium handbook*. Royal Botanic Gardens kew, Tercera edición, (pp. 232-234).
- Brodribb, T., McAdam, S., Jordan, G & Feild, T. 2009. Evolution of stomatal responsiveness to CO₂ and optimization of water-use efficiency among land plants. *New Phytologist*, 183, 839–847.
- Cardelús, C. L., Colwell, R. K & Watkins, J. E. 2006. Vascular epiphyte distribution patterns: explaining the mid-elevation richness peak. *Journal of Ecology*, 94, 144-156.
- Carreño Rocabado, I. G. 2006. *Evaluación de los cafetales bajo sombra y fragmentos de bosque adyacentes como hábitats para conservar la diversidad de los helechos en el Estado de Veracruz, México* (tesis de maestría). Instituto de Ecología, Xalapa.
- Carvajal-Hernández, C. I., Krömer, T & Vázquez-Torres, M. 2014. Riqueza y composición florística de pteridobiontes en bosque mesófilo de montaña y ambientes asociados en el centro de Veracruz, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85, 491-501.
- Castillo, S. Y & Acosta, L. 2013. Helechos arborescentes del Sendero Culebra, Boquete, Chiriquí, Panamá. *Puente Biológico*, 5, 1-9.
- Cerón-Carpio, A. B., Contreras-Jiménez, J. L & De Gante-Cabrera, V. H. 2012. Inventario pteridoflorístico del área de protección de recursos naturales “cuenca hidrográfica del río Necaxa”, porción Puebla, México. *Polibotánica*, (33), 41-55.
- Cetzal-Ix, W., Noguera-Savelli, E., Martínez-Icó, M & Ramírez-Marcial, N. 2013. Diversidad de helechos y licófitos en fragmentos de selva mediana subperennifolia del sur de Tabasco, México. *Botanical Sciences*, 91(3), 261-271.
- Chase, M. W & Reveal, J. L. 2009. A phylogenetic classification of the land plants to accompany APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 161, 122–127.
- Christenhusz, M. J. M., Zhang, X & Schneider, H. 2011. A linear sequence of extant families and genera of lycophytes and ferns. *Phytotaxa*, 19, 7-54.

- Ciclo de vida, 2017. Recuperado de <http://ciclodevida.net/>, consultado el 20-01-17
- Cole, T & Hartmut, H. 2013. *Trachaeophyte phylogeny*. Plantas vasculares – Sistemática y características. Institute of Biology – Botany Freie Universität Berlin Altensteinst, Berlin, Germany.
- Correa, M. D., Galdames, C & Stapf, M. S. 2004. *Catálogo de las plantas vasculares de Panamá*. Bogotá, Colombia: Novo Art, SA.
- Currie, D. J., Mittelbach, G. G., Cornell, H. V., Field, R., Guégan, J. F., Hawkins, B. A., Kaufman, D. M., Kerr, J. T., Oberdorff, T., O'Brien, E & Turner, J. R. G. 2004. Predictions and tests of climate-based hypotheses of broad-scale variation in taxonomic richness. *Ecology Letters*, 7, 1121-1134.
- D' Arcy, W. G. 1943. The Flora of Panama: Historical outline and selected. *Annals of The Missouri Botanical Garden*, 67(4).
- Davidse G., Sousa, S. M & Knapp, S. 1995. *Flora Mesoamericana*. Volumen 1: Psilotaceae a Salvinaceae. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. Instituto de Biología, Missouri Botanical Garden, The Natural History Museum.
- Delgado Vásquez, A. J & Plaza Arregui, L. 2006. *Helechos amenazados de Andalucía*. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía.
- Freiberg, M. 1997. Spatial and temporal pattern of temperature and humidity of a tropical premontane rain forest tree in Costa Rica. *Selbyana*, 18, 77-84.
- García-Lahera, J & Sánchez-Villaverde, C. 2006. Estudio de comunidades de helechos y plantas afines asociadas a formaciones vegetales pluviales cubanas: su estructura y composición taxonómica. *Rev. Biol. Neotropical*, 3(2), 139-156.
- Google Earth, 2017. Mapa de Chorro Blanco, Boquerón, Chiriquí, Panamá. CNES/Astrium, Digital Globe, Landsat U.S. Geological Survey. Recuperado de <http://www.googleearth.com>. Consultado 28-07-17.
- Google Earth, 2017. Mapa del Sendero Culebra, Boquete, Chiriquí, Panamá. CNES/Astrium, Digital Globe, Landsat U.S. Geological Survey. Recuperado de <http://www.googleearth.com>. Consultado 28-07-17.
- Guerra, F & Guinard, J. 2000. *Inventario florístico de los helechos de la Trocha Cerro Punta-Boquete, Parque Nacional Volcán Barú, Chiriquí, Panamá* (tesis de pregrado). Universidad Autónoma de Chiriquí, Panamá.

- Guerra, E. 2011. Chorro Blanco fuente natural, para beneficio social. *El informe de David*. Recuperado de <https://www.elinformedavid.com/chorro-blanco-fuente-natural-para-beneficio-social/>, consultado 27-04-15.
- Gentry, A. 1995. Patterns of diversity and floristic composition in Neotropical Montane Forests. En S. P. Churchill, H. Balslev, E. Forero & J. Luteyn (eds.), *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests* (pp. 103-126). Nueva York, Estados Unidos: The New York Botanical Garden.
- Godoy, R., Ramírez, C., Figueroa, H & Hauenstein, E. 1981. Estudios Ecosociológicos en Pteridófitos de Comunidades Boscosas Valdivianas, Chile. *Bosque*, 4(1), 12-24.
- Hassler, M & Swale, B. 2001. *Checklist of World Ferns*. Published by the authors online: recuperado de <http://homepages.caverock.net.nz/~bj/fern/list.htm>.
- Hemp, A. 2001. Ecology of the Pteridophytes on the Southern Slopes of Mt. Kilimanjaro. II: Habitat Selection. *Plant Biology*, 3(5), 493-523.
- Hemp, A. 2002. Ecology of the Pteridophytes on the Southern Slopes of Mt. Kilimanjaro. I. Altitudinal Distribution. *Plant Ecology*, 159(2), 211-239.
- Hernández Cibrián, R., Nelson, C., Mejía, T & Borjas, G. 2005. Diversidad de Helechos en el Sendero La Esperanza del Parque Nacional La Tigra, Honduras. *Ceiba*, 46(1-2), 29-41.
- Hernández Cibrián, R & Nelson Sutherland, C. 2007. Etnobotánica de los Helechos de Honduras. *Ceiba*, 48(1-2), 1-10.
- Jerny, A. C. 1990. Conservation of Pteridophytes. En K. U. Kramer & P. S. Green (eds.), *Pteridophytes and Gymnosperms. The Families and Genera of Vascular Plants*, vol 1: Springer, Berlin, Heidelberg.
- Jiménez Barrios, J. B. 2010. *Los helechos del corredor del Bosque Nuboso de Baja Verapaz, Guatemala*. 1ª ed. Santo Domingo de Heredia, Costa Rica: INBio, Costa Rica. 192 págs.
- Jorgensen, P & León, S. 1999. Catálogo de las plantas vasculares del Ecuador. Missouri Botanical Garden. 1182 pp.
- Kenrick, P. & Crane, P. R. 1997. *The Origin and Early Diversification of Land Plants*. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press.
- Kessler, M. 2001. Pteridophyte species richness in Andean forests in Bolivia. *Biodiversity and Conservation*, 10, 1473-1495.

- Kessler, M. 2001a. Patterns of diversity and range size of selected plant groups along an elevational transect in the Bolivian Andes. *Biodiversity and Conservation*, 10, 1897-1921.
- Kessler, M. 2001b. Pteridophyte species richness in Andean forest in Bolivia. *Biodiversity and Conservation*, 10, 1473-1495.
- Kessler, M., Parris, B. S & Kessler, E. 2001. A comparison of the tropical montane pteridophyte floras of mount Kinabalu, Borneo, and Parque Nacional Carrasco, Bolivia. *Journal of Biogeography*, 28, 611-622.
- Kessler, M. 2010. Biogeography of ferns. En K. Mehlreter, L. R. Walker & J. M. Sharpe (eds.), *Fern Ecology* (pp. 22-60). Nueva York, Estados Unidos: Cambridge University Press, Cambridge.
- Kessler, M., Kluge, J., Hemp, A & Ohlemüller, R. 2011. A global comparative analysis of elevational species richness patterns of ferns. *Global Ecology and Biogeography*, 20, 868-880.
- Kluge, J., Kessler, M & Dunn, R. 2006. What drives elevational patterns of diversity? A test of geometric constraints, climate and species pool effects for pteridophytes on an elevational gradient in Costa Rica. *Global Ecology and Biogeography*, 15, 358-371.
- Kornas, J. 1993. The significance of historical factors and ecological preference to the distribution of African pteridophytes. *J. Biogeography*, 19.
- Körner, C. 2007. The use of 'altitude' in ecological research. *Trends in Ecology and Evolution*, 22, 569-574. doi: 10.1016/j.tree.2007.09.006.
- Kramer, K. U., Schneller, J. J & Wollenweber, E. 1995. Pteridophytes and Gymnosperms. En K. Kubitzki (ed.), *The families and genera of vascular plants*, (pp. 1-272), vol. 1. Berlin, Germany: Springer-verlag.
- Krebs, C. 1978. *Ecología*. México: Harla.
- Krömer, T & Gradstein, S. R. 2003. Species richness of vascular epiphytes in two primary forests and fallows in the Bolivian Andes. *Selbyana*, 24, 190-195.
- Krömer, T., Kessler, M., Gradstein, S. R & Acebey, A. 2005. Diversity patterns of vascular epiphytes along an elevational gradient in the Andes. *Journal of Biogeography*, 32(10), 1799-1809.

- Krömer, T., Acebey, A. R. & Smith, A. R. 2013b. Taxonomic update, distribution and conservation status of grammitid ferns (Polypodiaceae, Polypodiales) in Veracruz State, Mexico. *Phytotaxa*, 82, 29-44.
- Larrea, M. L. & Werner, F. 2010. Response of vascular epiphyte diversity to different land-use intensities in a neotropical montane wet forest. *Forest Ecology and Management*, 260, 1950-1955.
- Lellinger, D. B. 1985. The distribution of Panama's pteridophytes. *Monographs of Systematic Botany of the Missouri Botanical Garden*, 10, 43-47.
- Lellinger, D. B. 1989. *The ferns and fern-allies of Costa Rica, Panamá and the Chocó. Part I: Psilotaceae through Dicksoniaceae*. *Pteridologia* 2A: 1-364.
- Macía, M. J. 2004. A comparison of useful pteridophytes between two Amerindian groups from Amazonian Bolivia and Ecuador. *Amer. Fern J.*, 94(1), 39-46.
- Mehlreter, K. 1995. Species richness and geographical distribution of montane pteridophytes of Costa Rica, Central America. *Feddes Repertorium*, 106, 563-584.
- Mehlreter, K. 2008. Helechos. En R. Manson, V. Hernández-Ortiz, S. Gallina & K. Mehlreter (eds.), *Agroecosistemas cafetaleros de Veracruz: biodiversidad, manejo y conservación* (348 p). México. Instituto de Ecología A. C., Instituto Nacional de Ecología.
- Méndez-A, C. M. & Murillo-A, J. 2014. *Helechos y Licófitos de Santa María (Boyacá, Colombia)*. Serie de Guías de Campo del Instituto de Ciencias Naturales No. 14. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D.C., Colombia, 152p.
- Mendoza-Ruiz, A. & Pérez-García, B. 2009. *Helechos y licopodios de México*. Vol. 1. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad y Universidad Autónoma Metropolitana. Iztapalapa. México DF. 287 pp.
- Mertens, R. T. & Stevenson, F. 1978. *Ciclo de vida de las plantas*. México: Limusa.
- Mickel, J. 1977. Rare and Endangered Pteridophytes in the New World and Their Prospect for the Future. In G. T. Prance & T. S. Elias (eds.), *Extinction is Forever* (327 pp). New York, Estados Unidos: The New York Botanical Garden.
- Mickel, J. 1979. *Ferns*. New York: The Ridge Press. 256 p.
- Mickel, J. T. & Smith, A. R. 2004. The Pteridophytes of Mexico. *Memoirs of the New York Botanical Garden*, 88, 1-1054.

- Ministerio de ambiente de Panamá. 2017. Mapa interactivo de la República de Panamá. Recuperado de <http://www.miambiente.gob.pa>.
- Monterrosa, J., Peña-Chocarro, M., Knapp, S & Escobar, R. 2009. *Guía de Identificación de Helechos de El Salvador*. El Salvador: All Color S.A.
- Morales, D., Ríos, R & Henríquez, B. Por publicar. Diversidad de helechos y licófitas según la inclinación del terreno en el Humedal Lagunas de Volcán.
- Morán, R. 1994. *Los géneros de helechos neotropicales. Guía para estudiantes*. Depto. de Botánica Sistemática, Univ. De Aarhus, Dinamarca. La Paz, Bolivia.
- Moran, R. C. 1995. The importance of mountains to pteridophytes, with emphasis on neotropical montane forests. En S. P. Churchill, H. Balsev, E. Forero & J. L. Luteyn (eds.), *Biodiversity and conservation of Neotropical Montane Forests* (pp. 359-363). Brooklyn, New York, Estados Unidos: The New York Botanical Garden, Press.
- Moran, R & Riba, R. (eds.). 1995. Psilotaceae a Salviniaceae. En G. Davidse, M. S. Sousa & S. Knapp (eds gen.), *Flora Mesoamericana*. Vol. 1. Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria.
- Moran, R. C. 2004. *The Genera of Neotropical Ferns and Lycophytes* (A guide for students). The New York Botanical Garden. 275 pp.
- Moran, R. C. 2004. *A Natural history of ferns*. Oregon, Estados Unidos: Timber Press. Portland & Cambridge. 301 pp.
- Moran, R. C. 2008. Diversity, biogeography and floristics. En T. A. Ranker & C. H. Haufler (eds.), *The biology and evolution of ferns and Lycophytes* (pp. 367-394). New York, Estados Unidos: Cambridge University Press, Cambridge.
- Moran, R. C., Klimas, S & Carlsen, M. 2003. Low-trunk epiphytic ferns on tree ferns versus angiosperms in Costa Rica. *Biotropica*; 35, 48 – 56.
- Muñis, M., Mendoza-Ruiz, A & Pérez-García, B. 2005. Usos de los helechos y plantas afines. *Etnobiología*, 5, 117-125.
- Muñoz, E. 2013. Catálogo de Monilofitas y licófitos (helechos y licófitos) silvestres del jardín botánico las delicias, Inzá, cauca (Colombia). *Colombia Forestal*, 16(2), 216 – 227.
- Murillo, M. T. 1983. *Uso de los helechos en Suramérica con especial referencia a Colombia*. Bogotá, Colombia: Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia. 156 p.

- Murillo-Pulido M. T & Harker-U, M A. 1990. "Helechos y plantas afines de Colombia". Academia Colombiana de Ciencias. Exactas Físicas y Naturales. Colección Jorge Álvarez Lleras, No. 2. Bogotá, Colombia: Guadalupe 323 p.
- Murillo-Pulido, M. T & Murillo-A, J. 2001. *Guía de los pteridófitos (helechos y plantas afines) de Bogotá y sus alrededores*. Bogotá, Colombia: Impresol Ediciones Ltda.
- Murillo-Pulido, M. T., Murillo-A, J & León-P, A. 2008. *Los Pteridofitos de Colombia*. 18. Bogotá, Colombia: Instituto de Ciencias Naturales-Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia. Biblioteca José Jerónimo Triana No. 533 p.
- Navarrete, H. 2001. *Helechos comunes de la Amazonía baja ecuatoriana*. Quito, Ecuador: Editorial Simbioe 1^{er} edición.
- Navarrete, H., León, B., Gonzales, J., Avilés, D., Salazar, J., Mellado, F., Alban, J & Øllgaard, B. 2006. Helechos. En M. Morales R., B. Øllgaard, L. P. Kvist, F. Borchsenius & H. Balslev (eds.), *Botánica Económica de los Andes Centrales* (pp. 385-411). Universidad Mayor de San Andrés. La Paz, Bolivia.
- Navarro, D & Rodríguez, L. 2008. *Comparación de la diversidad de helechos existentes en las parcelas Quebrada Honda y Quebrada Samudio a (1100 m.s.n.m.) con gradientes de humedad distintas, en la Reserva Forestal Fortuna, Chiriquí, Panamá* (tesis de pregrado). Universidad Autónoma de Chiriquí, Panamá.
- Øllgaard, B. 2002. Los helechos del sur de Ecuador. En *Botánica Austroecuatoriana*. Quito. Ecuador: Edic. ABYA YALA.
- Paciencia, M. L. B & Prado, J. 2005. Effects of Forest fragmentation on pteridophyte diversity in a tropical rain forest in Brazil. *Plant Ecology*, 180, 87-104.
- Page, C. N. 1979a. The diversity of ferns: An ecological perspective. En A. F. Dyer (ed.), *The experimental biology of ferns* (pp. 10-56). Londres: Academic Press.
- Page, C. N. 1979b. Experimental aspects of fern ecology. En A. F. Dyer (ed.), *The experimental biology of ferns* (pp. 552-589). Londres: Academic Press.
- Page, C. N. 1985. Pteridophyte Biology: the biology of amphibians of the plant world. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh. Section B. Biological Sciences*, 86(B), 439-442.
- Parker, G. G. 1995. Structure and microclimate of forest canopies. En M. D. Lowman & N. M. Nadkarni (eds.), *Forest canopies* (pp. 73-106). San Diego, California, EEUU: Academic.

- Peláez, F. 2011. *Diversidad de los helechos y plantas afines en el bosque pablo yacu (Moyobamba-San Martín)* (tesis de doctorado). Trujillo, Perú.
- Pérez, B & Reyes, I. 1993. Helechos: Propagación y conservación. *Ciencias*, 30, 11-17.
- Pérez-García, B., Riba, R & Reyes, J. I. 1995. Helechos mexicanos: formas de crecimiento, hábitat y variantes edáficas. *Contactos*, 11, 22-27.
- Pérez-Paredes, M. G., Sánchez-González, A & Tejero-Díez, J. D. 2012. Listado de licofitas y helechos del municipio de Zacualtipán de Ángeles, Hidalgo, México. *Polibotánica*, 33, 57-73.
- Poulsen, A. D & Nielsen, I. H. 1995. How many ferns are there in one hectare of tropical rain forest? *American Fern Journal*, 85(1), 29-35.
- Pryer, K. M., Schneider, H., Smith, A. R., Cranfill, R., Wolf, P. G., HUNT, J. S & Sipes, S. D. 2001a. "Horsetails and ferns are a monophyletic group and the closest living relatives to seed plants". *Nature*, 409, 618-622.
- Pryer, K. M., Schneider, H & Magallón, S. 2004. The radiation of vascular plants In: J. Cracraft & M. J. Donoghue (eds.), *Assembling the Tree of Life* (pp. 138-153). London: Oxford University Press.
- Rai, H & Sean, G. 2010. Utility of a large, multigene, plastid, data set in inferring higher-order relationships in ferns and relatives (Monilophytes). *American Journal of Botany*, 97(9), 1444-1456.
- Riba, R. 1998. Pteridofitas mexicanas: distribución y endemismo. In T. P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot & Fa J. (eds.), *Diversidad biológica de México. Orígenes y distribución* (pp. 792). México, D.F.: Instituto de Biología, UNAM.
- Ríos, R., Rincón, R & Santos, M. 2016. *Guía de helechos y plantas afines del Parque Nacional Volcán Barú*. 1ª ed. Panamá. 177 p.
- Rodríguez, W. 2001. *CORANTIOQUIA*. Estudios de las plantas vasculares sin semillas del Parque Regional Arví. Medellín, Colombia. Recuperado de <http://ciclodevida.net/>, Consultado el 20-01-17.
- Rodríguez Romero, Ma. L., Zavala, J. A & Pacheco, L. 2010. Presencia, abundancia y estrategias reproductivas de helechos en áreas alteradas de la Sierra Nevada, México. *Rev. Biol. Trop.*, 59(1), 417-433.

- Salazar, L., Homeier J., Kessler, M., Abrahamczyk, S., Lehnert, M., Krömer, T & Kluge, J. 2015. Diversity patterns of ferns along elevation in Andean tropical forests. *Plant Ecology and Diversity*, 8, 13-24.
- Sanín, D., Álvarez Mejía, L. M., Mancera Santa, J. C., Castaño Rubiano, N & González Ocampo, G. 2008. Monilófitos y licófitos de la cuenca del río Chinchiná (Caldas, Colombia). Clave para géneros y catálogo de las especies. *Rev. Acad. Colomb. Cienc*, 32(124), 331-352.
- Sharpe, J. M., Mehlreter, K & Walker, L. R. 2010. Ecological importance of ferns. En K. Mehlreter, L. R. Walker & J. M. Sharpe (eds.), *Fern Ecology* (pp. 1-21). New York, Estados Unidos: Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Simpson, M. G. 2010. *Plant systematics*. 2nd ed. Canadá: Elsevier Academia, Press.
- Slocum, M. G., Aide, T. M., Zimmermann, J. K & Navarro, L. 2004. Natural regeneration of subtropical montane forest after clearing fern thickets in the Dominican Republic. *Journal of Tropical Ecology*, 20,483-486.
- Smith, A. R., León, B., Tuomisto, H., Van der Werff, H., Moran, R. C., Lehnert, M. & Kessler, M. 2005. New records of pteridophytes for the flora of Peru. *Sida*, 21(4), 2321-2342.
- The Plant List, 2013. Version 1.1. Recuperado de <http://www.theplantlist.org/>. Consultado en enero 2016.
- Tosi, J. 1971. *Inventariación y demostraciones forestales de Panamá, Zonas de Vida*. Una Base Ecológica para Investigaciones Silvícolas e Inventariación Forestal en la República de Panamá. Organización de la Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. Roma.
- Triana-M, L. A., Murillo-A, J. 2005. *Helechos y plantas afines de Albán, (Cundinamarca): El bosque subandino y su diversidad*. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia – Instituto Alexander von Humboldt, Bogotá D.C.162pp.
- Tropicos.org. Missouri Botanical Garden. Recuperado de <http://www.tropicos.org>. Consultado en enero 2016.
- Tryon, R. M. 1986. The biogeography of species, with special reference to ferns. *Botanical Review*, 52(2), 117-155.
- Tryon, R. M. 1972. Endemic areas and geographic speciation in tropical american ferns. *Biotropica*, 4, 121-131.
- Tryon, R. M & Tryon, A. F. 1982. *Ferns and allied plants, with special reference to tropical America*. New York, Estados Unidos: Springer-Verlag, Heidelberg, Berlin. 857pp.

- Tuomisto, H & Poulsen, A. 1996. Influence of edaphic specialization on pteridophyte distribution in neotropical rain forest. *Journal of Biogeography*, 23, 283 – 293.
- Universidad Central de Venezuela (UCV), 2011. *Pteridofitas, Helechos y Relacionados*. <http://www.ciens.ucv.ve:8080/generador/sites/labbiolvegetal/archivos/Completa%20Helechos%20I.pdf>. Consultado el 31-01-11.
- Véliz, M & Vargas, J. 2006. *Helechos arborescentes de Guatemala (distribución, diversidad, usos y manejo)*. 1ª ed, Guatemala.
- Villee, C., Solomon, E., Martin, C., Berg, L & Davis, P. 1992. *Biología*. México: Edit. Interamericana.
- Walker, L. R. 1994. Effects of fern thickets on woodland development on landslides in Puerto Rico. *Journal of Vegetation Science*, 5, 525-532.
- Walker, L. R & Sharpe, J. M. 2010. Ferns, disturbance and sucession. En K. Mehlreter, L. R. Walker & J. M. Sharpe (eds.), *Fern Ecology* (pp. 177-219). New York, Estados Unidos: Cambridge University Press, UK.
- Walsh, R. P. D. 1996. Microclimate and hydrology. En P. W. Richards (ed.), *The tropical rainforest* (pp. 206-236). New York, Estados Unidos: Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Watkins, J. E., Cardelús, C., Colwell, R & Moran, R. 2006. Species richness and distribution of ferns along an elevational gradient in Costa Rica. *American Journal of Botany*, 93, 73-83.
- Werner, F., Homeier, J & Gradstein, S. 2005. Diversity of vascular epiphytes on isolated remnant trees in the montane forest belt of southern Ecuador. *Ecotropica*, 11, 21-40.
- Whitmore, T. C., Peralta, R & Brown, K. 1985. Total species count in a Costa Rican tropical rain forest. *Journal Tropical Ecology*, 1, 375-378.
- Wiens, J & Donoghue, M. J. 2004. Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology & Evolution*, 19, 639-644.
- Williams, J. 2013. *Inventario florístico de la división Monilophyta a los lados del sendero de Boquete Tree Trek (Aventuras del Istmo S.A), entre los 1,650-1,850 m.s.n.m., Palo Alto, Boquete, Provincia de Chiriquí* (tesis de pregrado). Universidad Autónoma de Chiriquí, David, Panamá.

ANEXOS

Anexo 1. Cuadro comparativo de las zonas de vidas presentes en cada sitio.

Características	Bosque Pluvial Premontano (Chorro Blanco)	Bosque Pluvial Montano Bajo (Sendero Culebra)
Condiciones climáticas	<ul style="list-style-type: none"> *Biotemperatura entre 24 y 18 °C. *La precipitación entre 4,000 mm a mayores elevaciones y 5,500 mm a 24 °C de Biotemperatura (400mts) hasta 7,000 mm (para lugares más húmedos). *Es un área húmeda. 	<ul style="list-style-type: none"> >Biotemperatura entre 12 °C y 17 °C. >La asociación climática presenta una apariencia semejante a la del Bosque Pluvial Premontano en sitios similares. >Precipitación mayor a 4,000 mm. >Es un área bastante húmeda.
Condiciones edáficas	<ul style="list-style-type: none"> *Suelo de arcilla franco-arenosa, pH 4.2, fósforo, calcio, potasio y magnesio. *No son aptas para la agricultura o cría de ganado. * Tienen función hidrológica. 	<ul style="list-style-type: none"> >Presencia de materia orgánica. >Suelo franco arenoso, pH 4.4, suelos someros y pedregosos. >Es impropio para la agricultura o el pastoreo. >Tiene función de régimen hidrológico.
Condiciones topográficas	<ul style="list-style-type: none"> *Pendientes, terrenos empinados, laderas semi-montañosas. *Altitud de 400 y 1,400 m *Ocupa alrededor de 9,975 km², o sea el 12.6 % del territorio nacional. *El bosque natural y probablemente virgen persiste en casi toda esta área 	<ul style="list-style-type: none"> >Picos montañosos por encima de los 1,300 mts. >Ocupa unas 2,370 km², o sea 3.2 % del territorio nacional. >Tiene laderas muy abruptas, las rocas expuestas o cercanas a la superficie. >Ocupa las laderas superiores de los picos más altos de la provincia de Chiriquí (2,400 a 2,700 m.s.n.m)
Vegetación	<ul style="list-style-type: none"> *Tiene bosque de altura intermedia. *Árboles del dosel que alcanzan 30 a 40 mts, troncos generalmente rectos, relativamente delgados. *El sub-dosel es densos. *Presencia de palmas, arbustos, epífitas, helechos, musgos. *Sotobosque con árboles pequeños y arbustos. *La vegetación incluye algunas especies propias de tierras de mayor altitud. *Las copas de los árboles son redondeadas y compactas. *Los bosques en esta zona de vida son siempreverdes, con abundantes epífitas, con alta diversidad. 	<ul style="list-style-type: none"> >Reemplaza la flora del bosque pluvial premontano. >El bosque decrece un poco en altura total y densidad de sotobosque. >Dosel con troncos gruesos, predomina la flora arbórea. >Es prácticamente bosque virgen. >La copa de los árboles son bastantes grandes. >Un piso de arbustos y una cubierta de suelo, compuesta por helechos arbóreos y troncos leñosos delgados con helechos. >Los troncos y ramas de los árboles en todas las capas cubiertos de epífitas musgosas, bromeliáceas, orquídeas y numerosos helechos. >La vegetación bañada por densas nieblas o fajas de nubes.

Anexo 2. Cuadro comparativo de las parcelas de Chorro Blanco, distrito de Boquerón.

Características	P.1	P.2	P.3	P.4	P.5
Incidencia solar (poca, moderada, mucha)	Poca Mucha	Moderada	Moderada	Mucha Poca	Moderada
Humedad (baja, intermedia, elevada)	Baja	Intermedia	Baja	Intermedia	Intermedia
Tipo de dosel (cerrado, semi-abierto, abierto)	Cerrado Abierto	Cerrado Semi-abierto	Abierto Semi-abierto	Semi-abierto Abierto	Semi-Abierto
Tipo de sustrato (hojarasca, tronco en descomp., suelo lodoso, negro, suelo suelto)	Suelo seco Poca hojarasca Suelo negro, un poco chocolate Suelo compacto	Hojarasca Tronco en descomp. Suelo negro Suelo suelto	Hojarasca poca Tronco en descomp. Suelo compacto, seco Suelo suelto Suelo negro, algo chocolate	Hojarasca Tronco en descomp. Suelo compacto Suelo negro, seco Suelo algo suelto	Hojarasca Tronco en descomp. Suelo compacto Suelo negro, húmedo
Tipo de sotobosque (poco denso, denso, muy denso)	Poco denso	Poco denso	Denso	Denso Poco denso	Denso Poco denso
Tipo de vegetación (árboles, arbustos, lianas, palmas, plantas epífitas)	Árboles Lianas Hierba Plantas epífitas Arbustos	Árboles Lianas Arbustos	Árboles Arbustos Plantas epífitas Lianas	Árboles Lianas Plantas epífitas	Árboles Arbustos Lianas
Nivel de inclinación (semi-inclinada, inclinada)	Semi-inclinada	Inclinada	Semi-inclinada	Inclinada	Sin inclinación
Nivel de intervención humana (poco, moderada, mucha)	Mucha	Poca	Poca Moderada	Poca	Poca

Anexo 3. Cuadro comparativo de las parcelas de Sendero Culebra, distrito de Boquete.

Características	P.1	P.2	P.3	P.4	P.5
Incidencia solar (poca, moderada, mucha)	Moderada	Poca	Moderada	Poca Moderada	Moderada
Humedad (baja, intermedia, elevada)	Intermedia	Elevada	Elevada	Intermedia	Intermedia
Tipo de dosel (cerrado, semi-abierto, abierto)	Semi abierto Abierto	Cerrado	Semi abierto	Cerrado Semi abierto	Cerrado Semi abierto
Tipo de sustrato (hojarascas, tronco en descomp., suelo lodoso, negro, suelo suelto)	Hojarascas Tronco en descomp. Suelo lodoso, negro	Hojarascas Suelo un poco lodoso Tronco en descomp. Suelo negro	Suelo lodoso Hojarascas Lianas Tronco en descomp.	Tronco en descomp. Suelo lodoso Suelo negro Hojarascas	Tronco en descomp. Suelo suelto Hojarascas Suelo negro
Tipo de sotobosque (poco denso, denso, muy denso)	Poco denso	Poco denso	Denso	Poco denso	Poco denso
Tipo de vegetación (árboles, arbustos, lianas, palmas, plantas epífitas)	Árboles Lianas Palmas	Árboles Lianas Arbustos Tronco en descomp.	Árboles Lianas Arbustos Tronco en dscomp.	Árboles Arbustos Lianas Plantas epífitas	Árboles Arbustos Lianas Plantas epífitas
Nivel de inclinación (semi-inclinada, inclinada)	Inclinada	Inclinada	Semi-inclinada	Inclinada	Inclinada
Nivel de intervención humana (poco, moderada, mucha)	Poco Moderada	Poco	Moderada	Moderada	Moderada

Anexo 4. Especies de helechos compartidos entre Sendero Culebra (Boquete) y Chorro Blanco (Boquerón).

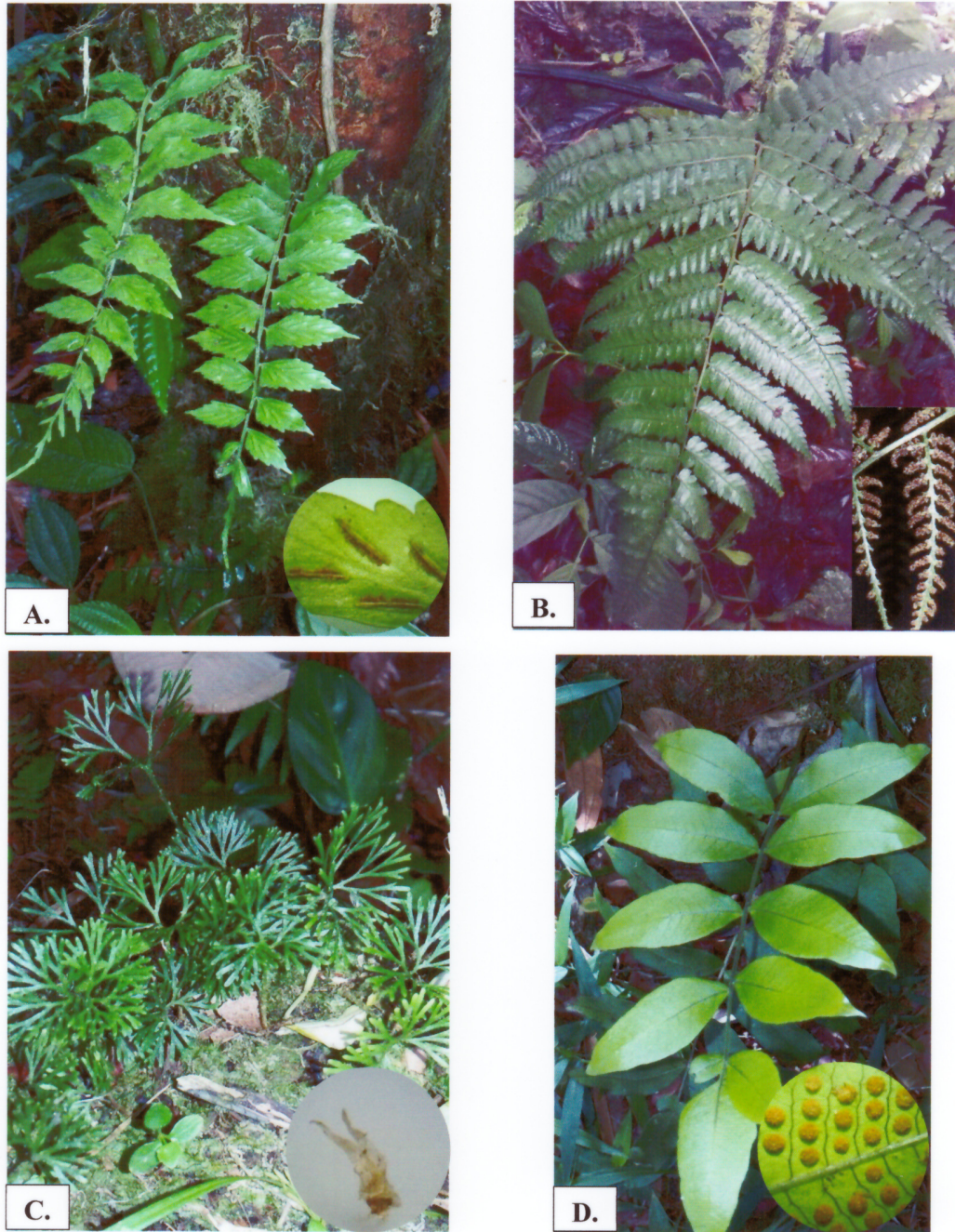


Figura 17. A. *Asplenium abscissum*, B. *Polybotrya gomezii*, C. *Peltapteris peltata* fo. *peltata*, D. *Polypodium fraxinifolium*.

Anexo 5. Especies de helechos encontrados en Sendero Culebra, Boquete.



Figura 18. A. *Asplenium cirrhatum*, B. *Phlebodium pseudoaureum*, C. *Pleopeltis macrocarpa* var. *macrocarpa*, D. *Pleopeltis panamensis*.

Anexo 6. Especies de helechos encontrados en Chorro Blanco, Boquerón.

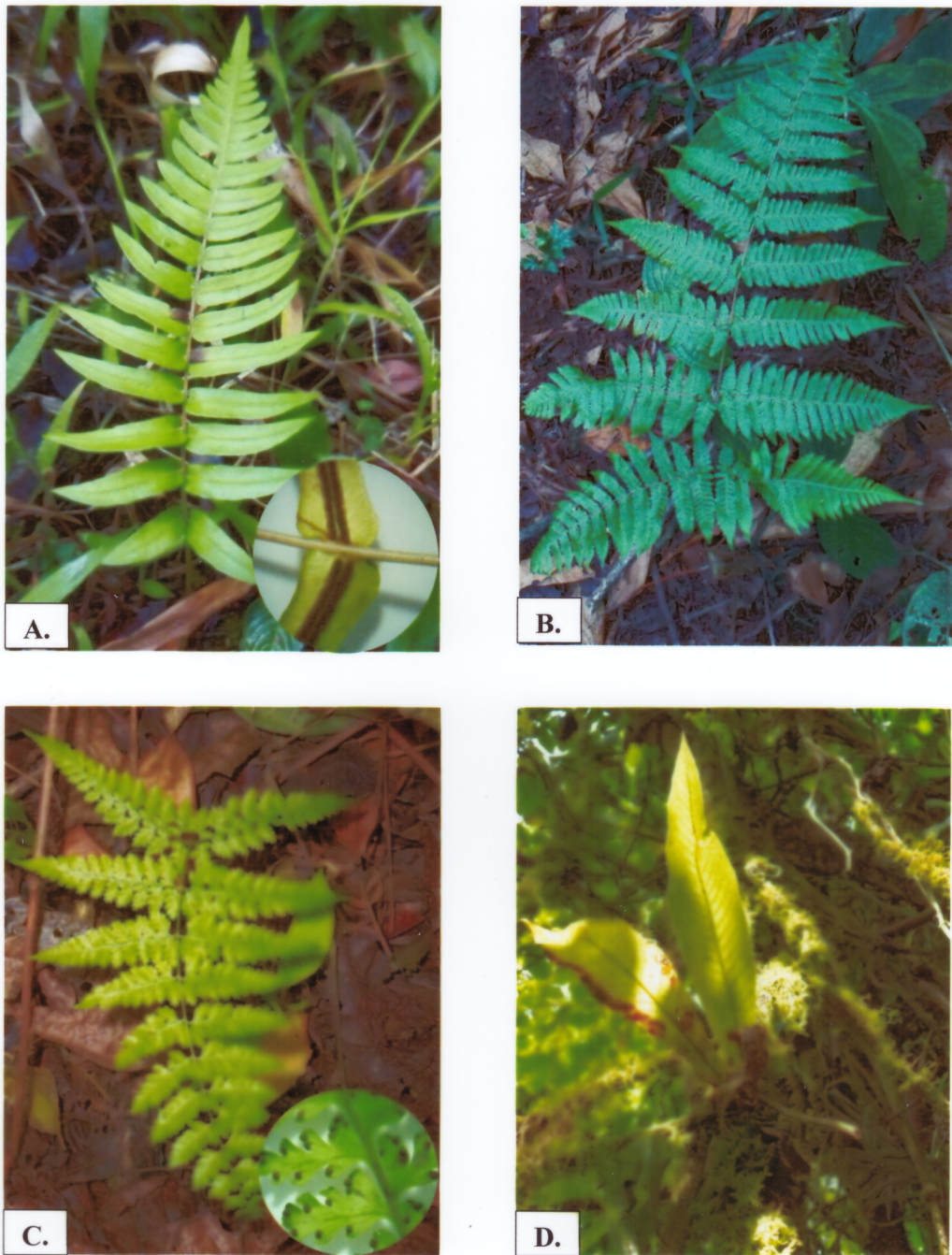


Figura 19. A. *Blechnum occidentale*, B. *Ctenitis nigrovenia*, C. *Dennstaedtia bipinnata*, D. *Niphidium crassifolium*.