

**Universidad del Valle de Guatemala**

**Facultad de Ciencias y Humanidades**



**Análisis Fitogeográfico del Gradiente Altitudinal  
Sur-Occidente Costa-Altiplano en Guatemala**

**Trabajo de graduación presentado por  
Zabdi Moisés López Urizar  
para optar al grado académico de licenciado en Biología  
Guatemala  
2019**



**Universidad del Valle de Guatemala**

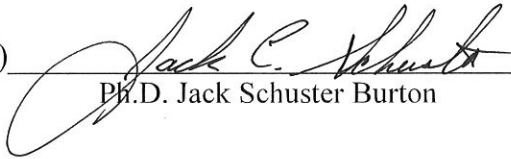
**Facultad de Ciencias y Humanidades**

**Análisis Fitogeográfico del Gradiente  
Sur-Occidente Costa-Altiplano en Guatemala**

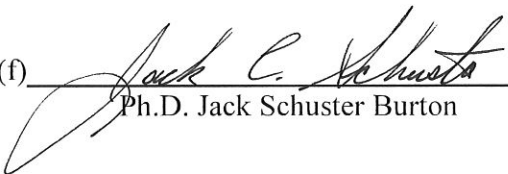
**Trabajo de graduación presentado por  
Zabdi Moisés López Urízar  
para optar al grado académico de licenciado en Biología  
Guatemala  
2019**

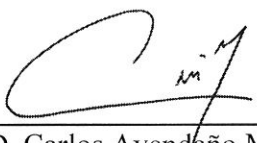


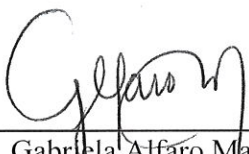
Vo.Bo.:

(f)   
Ph.D. Jack Schuster Burton

Tribunal Examinador:

(f)   
Ph.D. Jack Schuster Burton

(f)   
Ph.D. Carlos Avendaño Mendoza

(f)   
M.Sc. Gabriela Alfaro Marroquín

Fecha de aprobación: Guatemala, 15 de enero 2019



## **AGRADECIMIENTOS**

Agradezco, ante todo, a Dios por todas las cosas que me ha dado. También, agradezco a mis padres ya que sin ellos no podría estar hoy aquí. Gracias mamá por toda tu paciencia y tus consejos, papá gracias porque en todos los proyectos que he emprendido siempre me has apoyado y nunca has dejado de creer en mí. A mi hermano porque siempre me ha ayudado en todo momento.

Agradezco a mis profesores que marcaron mi vida universitaria. Carlos Avendaño por asesorarme en la elaboración de este proyecto, gracias por tenerme paciencia y por estar siempre listo para apoyarme. Doctor Schuster, nunca voy a olvidar mi primera clase de ciencias de la vida y el primer examencito que sufrí con usted. Gracias porque sin su ejemplo yo no hubiera decidido seguir en esta carrera. Diego Incer, gracias por tu ayuda en la elaboración de los mapas. Gaby Alfaro por apoyarme ayudarme a terminar este trabajo de la forma más rápida.

A Ángel porque durante el tiempo que pude conocerte estuviste siempre para hacerme sentir bien. Nunca pasé un momento malo en tu compañía, gracias por ser mi amigo. Anaisa, gracias por todo tu apoyo siempre. A todos mis amigos por siempre hacerme reír y hacer que la universidad fuera un lugar más alegre Erick, Meme, Ajú, Sara, Olga, Priscila, y Dani. Gracias por considerarme su amigo y por estar para mí siempre y ayudarme con todo siempre.





# ÍNDICE

<b>AGRADECIMIENTOS</b> .....	VII
<b>LISTA DE CUADROS</b> .....	XIII
<b>LISTA DE FIGURAS</b> .....	XVII
<b>RESUMEN</b> .....	XXIII
<b>I. INTRODUCCIÓN</b> .....	1
<b>II. ANTECEDENTES</b> .....	3
A. ¿POR QUÉ ESTUDIAR CINTURONES DE VEGETACIÓN? .....	3
B. TRASFONDO GEOLÓGICO .....	4
C. ZONAS DE ENDEMISMO .....	6
D. CINTURONES ALTITUDINALES DE VEGETACIÓN .....	8
E. ORÍGENES BIOGEOGRÁFICOS (AMAZÓNICO, LAURÁSICO Y ANDINO).....	10
F. CONTRIBUCIONES TEÓRICO-APLICADAS DE ESTUDIOS .....	14
<b>III. JUSTIFICACIÓN</b> .....	17
<b>IV. HIPÓTESIS</b> .....	19
<b>V. OBJETIVOS</b> .....	21
A. GENERAL .....	21
B. ESPECÍFICOS.....	21
<b>VI. METODOLOGÍA</b> .....	23
A. ÁREA DE ESTUDIO .....	23
B. PROCEDIMIENTO .....	24
1. PROCESAMIENTO DE DATOS.....	24
2. ANÁLISIS DE DATOS .....	28
3. ANÁLISIS DE ESPECIES ENDÉMICAS.....	29
4. LIMITACIONES DEL ESTUDIO.....	29
<b>VII. RESULTADOS</b> .....	31
A. ORDENACIÓN Y AGRUPACIÓN DE SITIOS Y TAXA DE PLANTAS .....	31
B. DEFINICIÓN DE PISOS ALTITUDINALES .....	32
C. ANÁLISIS FITOGEOGRÁFICO DE PISOS ALTITUDINALES .....	42
D. PLANTAS ENDÉMICAS.....	44
<b>VIII. DISCUSIÓN</b> .....	55



	A. PISOS ALTITUDINALES Y PATRONES ENCONTRADOS.....	56
	B. ANÁLISIS DE ESPECIES ENDÉMICAS .....	64
	C. APLICACIONES.....	66
<b>IX.</b>	<b>CONCLUSIONES .....</b>	<b>69</b>
<b>X.</b>	<b>RECOMENDACIONES.....</b>	<b>71</b>
<b>XI.</b>	<b>LITERATURA CITADA .....</b>	<b>75</b>
	ANEXO I. BASE DE DATOS DE ESPECIES UTILIZADAS .....	85
<b>XII.</b>	<b>ANEXOS .....</b>	<b>85</b>
<b>XIII.</b>	<b>GLOSARIO .....</b>	<b>107</b>



## LISTA DE CUADROS

<b>Cuadro 1.</b> Familias de Gondwana con centro Amazónico. Números indican géneros Neotropicales con especies conocidas/especies Neotropicales en dichos géneros (+ Géneros Neotropicales para los cuales los estimados no están disponibles/total de especies en dicho género).....	11
<b>Cuadro 2.</b> Grupos de Gondwana con centro Andino. Números indican géneros Neotropicales con número de especies conocidas/Especies Neotropicales en dichos géneros (+ Géneros Neotropicales para los cuales el estimado de especies no está disponible/total de especies en dicho género).....	12
<b>Cuadro 3.</b> Elementos de origen Laurásico de la flora Neotropical. El número indica géneros Neotropicales con especies conocidas número/especies en dichos géneros (+ Género Neotropical para los cuales los estimados no están disponibles/total de especies en dicho género).....	13
<b>Cuadro 4.</b> Taxa Miscelánea. Números indican géneros Neotropicales con número de especies conocidas/Especies Neotropicales en dichos géneros (+ Géneros Neotropicales para los cuales el estimado de especies es desconocido/total de especies en dicho género).....	14
<b>Cuadro 5.</b> Resumen de estudios utilizados para realizar el análisis fitogeográfico del Gradiente Altitudinal Sur-Occidente Costa-Altiplano de Guatemala. ....	25
<b>Cuadro 6.</b> Correspondencia de los eigen valores del eje 1 del análisis de correspondencia sin tendencia (DCA) y su correspondencia con los rangos de altura. Eigen valores contrastados con índices de similitud en el análisis de conglomerados y el piso correspondiente en el Gradiente Altitudinal Sur occidente Costa Altiplano de Guatemala. ....	35
<b>Cuadro 7.</b> Número de especies localizadas dentro de cada piso altitudinal en el Gradiente Altitudinal Sur-Occidental Costa-Altiplano de Guatemala. ....	41



<b>Cuadro 8.</b> Correspondencia de los eigen valores del eje 1 del análisis de correspondencia sin tendencia (DCA) para las plantas endémicas y su correspondencia con los rangos de altura. Eigen valores contrastados con las diferentes índices de similitud en el análisis de conglomerados y el piso correspondiente en el Gradiente Altitudinal Sur occidente Costa Altiplano de Guatemala.....	48
<b>Cuadro 9.</b> Base de datos de especies de plantas utilizadas en el Gradiente Altitudinal Sur-Occidental Costa Sur Altiplano de Guatemala. Presencia y ausencia (0) de especies en rangos de 100 metros desde 0 msnm hasta 1000 msnm. ....	85
<b>Cuadro 10.</b> Continuación de base de datos de especies de plantas utilizadas en el Gradiente Altitudinal Sur-Occidental Costa Sur Altiplano de Guatemala. Presencia y ausencia (0) de especies en rangos de 100 metros desde 1100 msnm hasta 2000 msnm .....	90
<b>Cuadro 11.</b> Continuación de base de datos de especies de plantas utilizadas en el Gradiente Altitudinal Sur-Occidental Costa Sur Altiplano de Guatemala. Presencia y ausencia (0) de especies en rangos de 100 metros desde 2100 msnm hasta 3000 msnm .....	95
<b>Cuadro 12.</b> Continuación de base de datos de especies de plantas utilizadas en el Gradiente Altitudinal Sur-Occidental Costa Sur Altiplano de Guatemala. Presencia y ausencia (0) de especies en rangos de 100 metros desde 3100 msnm hasta 4000 msnm .....	101





## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Mapas Paleogeográfico desde el Mesozoico hasta el Cenozoico de la Región del Caribe, con énfasis en la evolución y formación de Guatemala. .... 5
- Figura 2.** Mapa de la Cordillera Oeste y el Caribe en el presente. CLIP: Gran Provincia Ígnea del Caribe; G: Terreno Guerrero..... 6
- Figura 3.** Mapa de Mesoamérica Nuclear representando áreas y subáreas de endemismo. Zonas en blanco mayores a 1000 m de altitud. 1=Meseta Central de Chiapas; 2= Sierra Madre de Chiapas; 3=Occidente de la Sierra de los Cuchumatanes-Montaña de Cuilco; 4a= Porción occidental de la Cadena Volcánica; 4b= Porción Central de la Cadena Volcánica; 5a= Sierra de las Minas 5b= Sierra de Santa Cruz y Chamá; 5c= Porción Oriental de la Sierra de los Cuchumatanes; 6= Trifinio (Montecristo); 7a= El portillo, Honduras; 7b= La Unión Zacapa; 7c= Volcán Tecuamburro y montañas del suroriente de Guatemala; 8= Sierra Merendón.....7
- Figura 4.** Mapa de Zonas de Vida Según Holdrige para Guatemala..... 9
- Figura 5.** Mapa de cobertura Vegetal en el Gradiente Altitudinal Sur-occidente Costa-Altiplano de Guatemala (GASOCAG)..... 24
- Figura 6.** Relación entre los eigen valores obtenidos del eje 1 del DCA contrastados con los valores de elevación en el Gradiente Altitudinal Sur-occidente Costa-Altiplano de Guatemala (GASOCAG)..... 31
- Figura 7.** Análisis de conglomerado para la relación de plantas según su origen y el Gradiente Altitudinal Sur-occidente Costa-Altiplano de Guatemala (GASOCAG) utilizando el índice de similitud de Jaccard..... 33
- Figura 8.** Análisis de conglomerado para la relación de plantas según su origen y el Gradiente Altitudinal Sur-occidente Costa-Altiplano de Guatemala (GASOCAG) utilizando el índice de similitud de Manhattan..... 34



<b>Figura 9.</b> Análisis de conglomerado para la relación de plantas según su origen y el Gradiente Altitudinal Sur-occidente Costa-Altiplano de Guatemala (GASOCAG) utilizando el índice de similitud Cuerda.....	34
<b>Figura 10.</b> Análisis de seriación utilizando la presencia y ausencia de las 109 especies en el Gradiente Altitudinal Sur-occidente Costa-Altiplano de Guatemala (GASOCAG).....	37
<b>Figura 11.</b> Relación entre los eigen valores obtenidos del eje 1 del DCA contrastados con los valores de elevación en el Gradiente Altitudinal Sur-occidente Costa-Altiplano de Guatemala (GASOCAG). Cada piso altitudinal marcado con un cuadro de diferente color.....	39
<b>Figura 12.</b> Mapa de Elevación del Gradiente Altitudinal Sur-occidente Costa-Altiplano de Guatemala (GASOCAG) representando cada piso altitudinal .....	40
<b>Figura 13.</b> Porcentaje de frecuencia de familias por origen fitogeográfico presentes dentro de cada piso altitudinal en el Gradiente Altitudinal Sur Occidental Costa Altiplano de Guatemala. ....	44
<b>Figura 14.</b> Relación entre los eigen valores obtenidos del eje 1 del DCA contrastados con los valores de elevación para plantas endémicas reportadas por Veliz (2010) dentro del Gradiente Altitudinal Sur-occidente Costa-Altiplano de Guatemala (GASOCAG).....	45
<b>Figura 15.</b> Análisis de conglomerado para la relación de plantas endémicas según su origen y el Gradiente Altitudinal Sur-occidente Costa-Altiplano de Guatemala (GASOCAG) utilizando el índice de similitud de Jaccard. ....	46
<b>Figura 16.</b> Análisis de conglomerado para la relación de plantas endémicas según su origen y el Gradiente Altitudinal Sur-occidente Costa-Altiplano de Guatemala (GASOCAG) utilizando el índice de similitud de Manhattan. ....	47
<b>Figura 17.</b> Análisis de conglomerado para la relación de plantas endémicas según su origen y el Gradiente Altitudinal Sur-occidente Costa-Altiplano de Guatemala (GASOCAG) utilizando el índice de similitud de cuerda.....	47



<b>Figura 18.</b> Análisis de seriación utilizando la presencia y ausencia de las plantas endémicas presentes en el Gradiente Altitudinal Sur-occidente Costa-Atiplano de Guatemala (GASOCAG) .....	50
<b>Figura 19.</b> Relación entre los eigen valores obtenidos del eje 1 del DCA contrastados con los valores de elevación de plantas endémicas en el Gradiente Altitudinal Sur-occidente Costa-Atiplano de Guatemala (GASOCAG). Cada piso altitudinal marcado con un cuadro de diferente color.....	51
<b>Figura 20.</b> Porcentaje de frecuencia de familias por origen fitogeográfico presentes dentro de cada piso altitudinal en el Gradiente Altitudinal Sur Occidental Costa Atiplano de Guatemala. ....	52
<b>Figura 21.</b> Mapa de Elevación representando los pisos altitudinales por color con las zonas de endemismo propuestas por Schuster et al. 2000. 3=Occidente de la Sierra de los Cuchumatanes-Montaña de Cuilco; 4a= Porción occidental de la Cadena Volcánica; 4b= Porción Central de la Cadena Volcánica y 5c= Porción Oriental de la Sierra de los Cuchumatanes .....	60
<b>Figura 22.</b> Mapa de las zonas de Vida de Holdrige con isolíneas sobrepuestas representando los pisos altitudinales. ....	62
<b>Figura 23.</b> Mapas de Norteamérica con la distribución de <i>Pinus strobus</i> , <i>Picea spp</i> , <i>Quercus spp</i> y <i>Fagus grandifolia</i> de plantas durante y después de las glaciaciones durante el pleistoceno. ....	65



## RESUMEN

La compleja topografía de Guatemala ha generado, durante millones de años, una mezcla de zonas bioclimáticas a lo largo de gradientes altitudinales y continentales. Esto representa una oportunidad crítica para explorar hipótesis biogeográficas. Los inventarios de vegetación presentan una herramienta crítica para evaluar la respuesta biótica relacionada con la variabilidad climática histórica, contemporánea y futura. Basado en el estudio de orígenes fitogeográficos de Gentry (1982) y Avendaño (2012) analicé la distribución de plantas en el Gradiente Altitudinal Sur-Occidental Costa-Altiplano de Guatemala. Definí siete pisos altitudinales utilizando Análisis de Correspondencia sin Tendencia, Análisis de Conglomerados y un Análisis de Seriación. Los pisos inferiores están dominados por plantas de origen Amazónico, mientras que en los pisos más altos dominan plantas de origen Laurásico. Las plantas de origen Andino se encuentran dispersas a lo largo de todos los pisos altitudinales. Repetí el mismo proceso utilizando plantas endémicas y encontré siete pisos altitudinales, pero una dominancia en todos los pisos altitudinales de plantas de origen Laurásico. Existe una correspondencia entre los pisos altitudinales y las zonas de vida de Guatemala (temperatura, humedad y precipitación). Este estudio aporta un componente cuantitativo a la explicación de la distribución vegetal en Guatemala.





# I. INTRODUCCIÓN

La compleja topografía de Guatemala ha generado una mezcla de zonas bioclimáticas a lo largo de gradientes altitudinales y continentales (Iturralde-Vinent 2006). Cambios climáticos y de cobertura causados por impacto humano están generando una alteración progresiva de los ecosistemas

El objetivo de los modelos de vegetación es la comprensión de las interacciones con el clima y la predicción de cómo la vegetación responde a cambios climáticos futuros. La robustez de dichas predicciones puede ser evaluada mediante la comparación de información de la respuesta de vegetación moderna conocida, además de la de la vegetación pasada (Ortuño *et al.* 2011). Modelos demuestran que la respuesta biótica a las modificaciones de los parámetros del clima del Holoceno, producen grandes cambios verticales de vegetación a lo largo de la elevación. Sin embargo, datos paleoecológicos recientes de Latinoamérica han demostrado que dichas respuestas no son lineales y geográficamente dependientes, cómo se ha observado en reconstrucciones paleobotánicas a lo largo de los ciclos Glaciar-Interglaciar durante el Pleistoceno. De esta forma, los inventarios de vegetación se vuelven una herramienta crítica para evaluar la respuesta biótica relacionada con el aumento de la variabilidad climática.

En Guatemala se ha estudiado la distribución y composición vegetal a lo largo de gradientes ambientales. Se ha estudiado la respuesta como una función de una o más combinaciones de las siguientes variables: variabilidad climática, elevación, topografía y origen fitogeográfico. Avendaño (2012) analizó en la región de Las Verapaces, donde se sugiere que la distribución de especies de plantas no generalistas, que definen los cinturones de vegetación, es explicada en su mayoría por sus orígenes fitogeográficos, que están a su vez asociados con la heterogeneidad geofísica (elevación, clima y topografía). Por ejemplo, existe una relación positiva entre la elevación y las especies de plantas Laurásicas, posiblemente a que las condiciones ambientales de mayor elevación son análogas a las encontradas en ambientes Neárticos.

Estudí el gradiente ambiental de la costa sur occidental hasta la Sierra de los Cuchumatanes. Quise establecer una línea base para comparar o predecir futuras distribuciones de especies en el gradiente altitudinal, ya que además de llenar un vacío de información fitogeográfica, este estudio puede ser importante en esfuerzos de restauración de ecosistemas. Esperé encontrar una relación entre la elevación altitudinal y el origen fitogeográfico de las especies de plantas encontradas desde el occidente de la Costa Sur de Guatemala hasta la sierra de los Cuchumatanes. Este es el primer estudio de este tipo realizado en el altiplano, y podría formar la base de otros estudios de ciencias de la tierra, polinización, ciencias alergénicas, biogeografía, y reconstrucciones de vegetación previa, entre otros.

## II. ANTECEDENTES

### A. ¿POR QUÉ ESTUDIAR CINTURONES DE VEGETACIÓN?

El cambio climático está siendo acelerado por diversos procesos humanos, por lo que es importante entender los efectos que este cambio tiene en la diversidad biológica (Hulme *et al.* 1999) (Rockström *et al.* 2009). También, el cambio de uso de suelo, pérdida de la biodiversidad y otros factores, están afectando los ecosistemas (Steffen *et al.* 2015). Por eso es importante estudiar los cinturones de vegetación, ya que estos ayudan a comprender la estructura de los diferentes ecosistemas a lo largo de un gradiente altitudinal. Dichos pisos funcionan como una base sobre la cual partir para estudiar los cambios en la estructura del bosque a través del tiempo, tanto hacia el pasado estudiando el récord fósil como hacia el futuro extrapolando datos. Es necesario tener un registro de la biota, sobre todo de la vegetación, ya que ésta determina los hábitats y la ecología local (Cox *et al.* 2016). La respuesta de los cinturones de vegetación, a los cambios en el clima debe ser estudiada ya que, al comprenderla, se puede llegar a priorizar zonas de conservación.

Las actividades humanas generan un incremento en los gases de efecto invernadero, y según modelos generados, se considera que la temperatura diaria promedio podría aumentar de 1 a 4 °C para el año 2030 (Kinney 2018). Nolan *et al.* (2018) analizaron 594 registros paleoecológicos para comprender los cambios estructurales en la vegetación terrestre desde el último período glacial y encontraron que los ecosistemas terrestres son altamente sensibles a cambios de temperatura. Si no se disminuye la emisión de gases de efecto invernadero los ecosistemas terrestres están en riesgo de degradación que llevaría a una ruptura de los servicios ecosistémicos e impacto en la biodiversidad (Nolan 2018). Ya que el clima es un factor crucial en casi todos los aspectos de un organismo, su ecología, fisiología, y comportamiento, el realizar predicciones sobre las consecuencias del cambio climático es complicado (Cox *et al.* 2016). Debido a que la vegetación responde continuamente a los cambios climáticos buscando un equilibrio dinámico (Pielou 1991) es importante comprender la respuesta que tienen las especies a estos.

## B. TRASFONDO GEOLÓGICO

La formación de Guatemala va de aproximadamente 140 millones de años atrás en el Jurásico con la separación de los bloques Maya y Chortí del supercontinente Pangea (ver Figura 1) hasta hace unos 35 millones (Iturralde-Vinent 2006). Luego de la fracturación del súper-continente Pangea durante el Jurásico y el Cretácico Inferior, los bloques Chortis y Maya se independizan. El bloque maya se desplazó desde su posición original en lo que hoy es el golfo de México hasta llegar a su ubicación actual. Casi a finales del Cretácico las placas de Norteamérica y Caribe chocaron ocasionando que los bloques Maya y Chortis se empezaran a unir formando el cinturón plegado de Petén (Mann 2007). El territorio de Guatemala que se encontraba en la superficie durante ese momento probablemente tuvo una gran influencia del impacto del cuerpo extraterrestre que colisionó hace aproximadamente 65 millones de años en la región del Chicxulub (Álvarez *et al.* 1980). Durante el Terciario, la placa del Caribe continúa su movimiento hacia el este, en referencia a la placa de Norteamérica. El bloque Chortis fue desplazándose hacia el sur y hacia el este (Pindel 1994). Durante esta última etapa el desplazamiento del bloque Chortis, a lo largo del límite de la placa del Caribe produce la conformación del territorio actual de Guatemala (Pindell y Kennan 2001). El cierre del Istmo de Panamá ocurrió hace aproximadamente 3.5 millones de años (Iturralde-Vinent 2006), aunque existe evidencia reciente que sugiere que se cerró hace aproximadamente 6 millones de años o más (Bacon *et al.* 2015). Este proceso permitió una migración de organismos tanto del norte de América hacia el sur, como del sur hacia el norte, utilizando este nuevo puente geológico (Pelegrin *et al.* 2018). Este puente permitió que sucediera un gran intercambio biótico entre las Américas conocido como GABI por sus siglas en inglés (Great American Biotic Interchange).

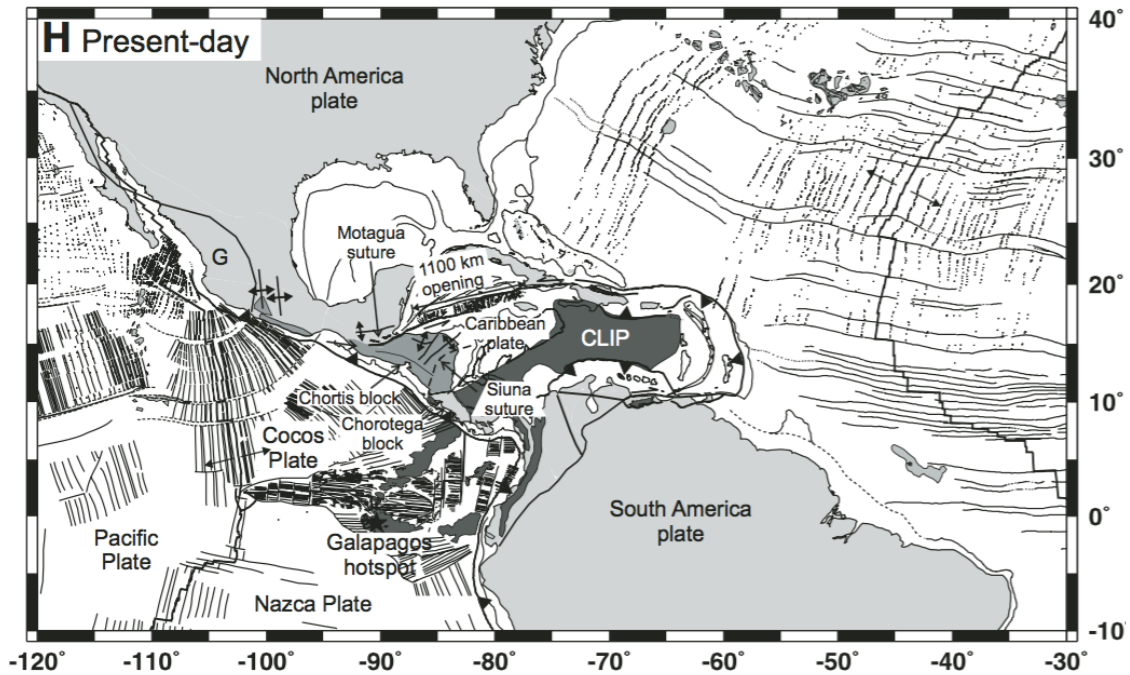
**Figura 1.** Mapas paleogeográficos desde el Mesozoico hasta el Cenozoico de la Región del Caribe, con énfasis en la evolución y formación de Guatemala.



(Fuente: Iturralde-Vinent 2006)

La Figura 2 muestra la complejidad del terreno en la configuración actual de la región del norte de Centroamérica. Se puede observar el límite de la placa conocido como las fallas del Motagua y el Polochic que se ha mantenido activo desde ese entonces (Donnelly *et al.* 1990). Los movimientos tectónicos dieron lugar a los sistemas montañosos y de valles actuales (Pindell 1994). La actividad magmática, activa desde el Oligoceno, ha jugado un papel importante en la formación y transformación del relieve y tuvieron impacto sobre el desarrollo de las biotas terrestres (Iturralde-Vinent 2006). La distribución actual de vegetación en Guatemala está muy influida por los eventos climáticos extremos de los últimos dos millones de años (Mann 2007). Al estudiar la biota de un lugar es necesario tomar en cuenta que son el resultado de la interacción entre procesos complejos geológicos y biológicos en un tiempo prolongado (Cox *et al.* 2005). Estas interacciones determinan el régimen climático y el desarrollo de ecosistemas y sus componentes bióticos (Iturralde-Vinent 2006).

**Figura 2.** Mapa de la Cordillera Oeste y el Caribe en el presente. CLIP: Gran Provincia Ígnea del Caribe; G: Terreno Guerrero.



(Fuente: Mann 2007)

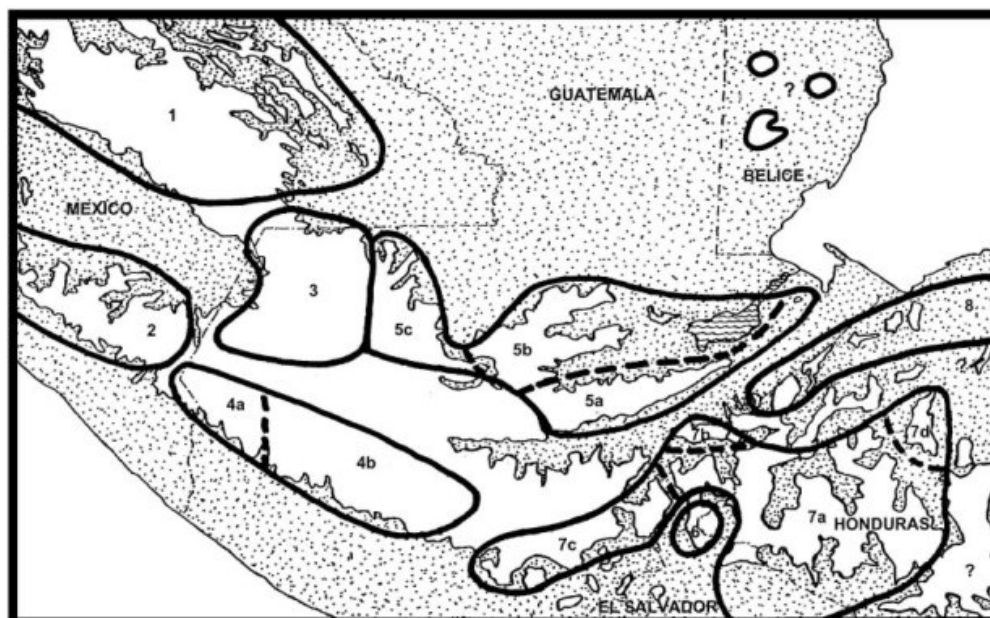
El contexto geológico del país deja como resultado once zonas fisiográficas actualmente en el país las cuales están basadas en el tipo de suelo y relieve como valles y montañas (CONAP 2008). Estas zonas son La Llanura Costera del Pacífico, La Pendiente Volcánica Reciente, Las Tierras Altas Volcánicas, Las Tierras Altas Cristalinas, La Depresión del Motagua, Las Tierras Altas Sedimentarias, La Depresión de Izabal, Las Tierras Bajas Interiores de Petén, El Cinturón Plegado del Lacandón, Las Montañas Mayas y La Plataforma Sedimentaria de Yucatán (CONAP 2008). En este proyecto trabajé con las zonas fisiográficas de la Llanura costera del Pacífico, Pendiente Volcánica Reciente, Tierras Altas Volcánicas, Tierras Altas Cristalinas y Tierras Altas Sedimentarias.

### C. ZONAS DE ENDEMISMO

La alta biodiversidad de Guatemala es una respuesta a su complejidad geológica que responde a los cambios que han sucedido en los últimos 70 millones de años (Schuster y

Cano 2001). Tanto el choque de las placas del Caribe y América del Norte, la constante actividad volcánica, así como los avances y retrocesos de los glaciares durante el Pleistoceno, propició la formación de zonas de endemismo en el área (Schuster y Cano 2006). Estas zonas han sido utilizadas para priorizar áreas de conservación. Schuster *et al.* (2000) establecieron en Mesoamérica Nuclear ocho zonas de endemismo basadas en la distribución de Coleóptera: Passalidae (ver figura 3). También Pérez *et al.* (2012) encontró evidencia para el fortalecimiento de dichas zonas de endemismo estudiando las relaciones filogeográfica de los ratones de montaña del grupo *Peromyscus mexicanus* en el norte de Centroamérica. Otros estudios también han utilizado anfibios para comprender dichas zonas (Campbell y Vannini 1989).

**Figura 3.** Mapa de Mesoamérica Nuclear representando áreas y subáreas de endemismo de Pasálidos. Zonas en blanco mayores a 1000 m de altitud. 1= Meseta Central de Chiapas; 2= Sierra Madre de Chiapas; 3= Occidente de la Sierra de los Cuchumatanes-Montaña de Cuilco; 4a= Porción occidental de la Cadena Volcánica; 4b= Porción Central de la Cadena Volcánica; 5a= Sierra de las Minas 5b= Sierra de Santa Cruz y Chamá; 5c= Porción Oriental de la Sierra de los Cuchumatanes; 6= Trifinio (Montecristo); 7a= El portillo, Honduras; 7b= La Unión Zacapa; 7c= Volcán Tecuamburro y montañas del suroriente de Guatemala; 8= Sierra Merendón.



(Fuente: Schuster *et al.* 2000)

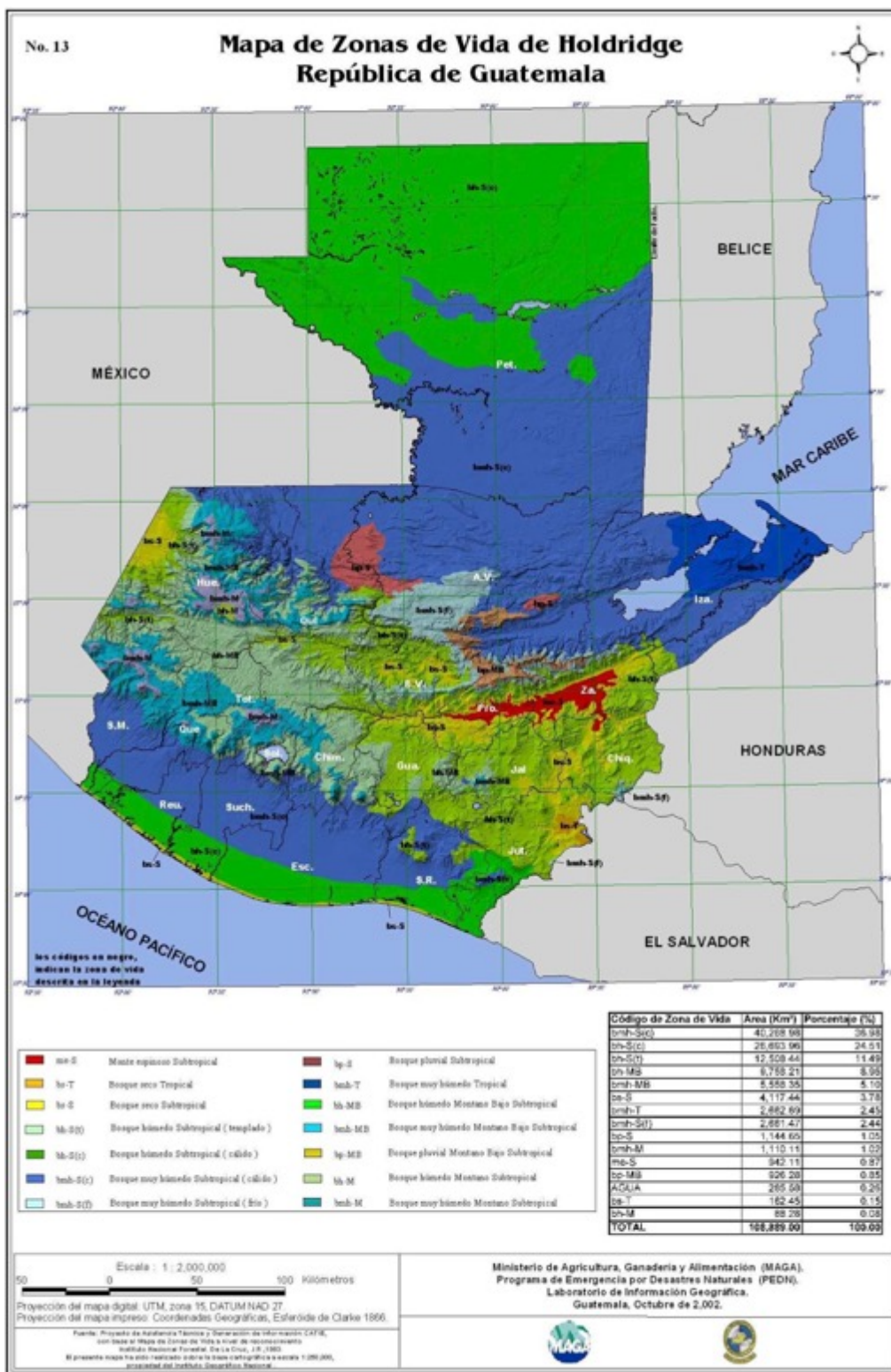
En este proyecto cubrí tres zonas de endemismo: Occidente de la Sierra de los Cuchumatanes (3), Porción Occidental de la Cadena Volcánica (4a) y Porción Central de la Cadena Volcánica (4b). El área del GASOCAG es una zona de gran importancia ya que se han encontrado restos fósiles de las grandes migraciones de megafauna durante el Pleistoceno (McDonald y Dávila 2017). Además, se ha encontrado evidencia de un glaciar en la Sierra de los Cuchumatanes a una altura aproximada de 3500 msnm y con un área de cobertura aproximada de 40 km<sup>2</sup> durante la Glaciación de Wisconsin (Lachniet y Roy 2011). Es de gran importancia ampliar el conocimiento de esta región, ya que puede ayudar a fortalecer los criterios de postulación de zonas de endemismo, y apoyar en la priorización de áreas de conservación tomando en cuenta futuros cambios climáticos.

## **D. CINTURONES ALTITUDINALES DE VEGETACIÓN**

Holdrige (1967) definió las Zonas de Vida utilizando varios aspectos, principalmente la temperatura y la cantidad de lluvia. Una Zona de Vida es la unidad climática natural que agrupa diferentes asociaciones que corresponden a determinados ámbitos de temperatura, precipitación y humedad (CONAP 2008). La Figura 4 muestra un mapa con las 14 Zonas de Vida según Holdrige (1967) para Guatemala. Los resultados de este trabajo son un aporte a la clasificación de Zonas de Vida ya que presento un análisis cuantitativo. Según el Instituto Nacional de Bosques (INAB 2001) existe alrededor de 66 tipos de ecosistemas en Guatemala asociados en 20 grupos. Esta división toma en cuenta la cobertura y situación general de los ecosistemas, pero no constituye en sí un sistema de clasificación (CONAP 2008). El trabajo realizado por INAB (2001) así como el realizado por MAGA (2002) son estudios cualitativos. Con este estudio se agrega un componente cuantitativo al igual que el estudio realizado en el área de las Verapaces por Avendaño (2012). Es importante tomar en cuenta las Zonas de Vida para este tipo de análisis ya que las plantas responden a las diferentes condiciones tanto climáticas como de precipitación y humedad (Sisneros 2011).



Figura 4. Mapa de Zonas de Vida Según Holdrige adaptado para Guatemala.



(Fuente: MAGA 2005)

## **E. ORÍGENES BIOGEOGRÁFICOS (AMAZÓNICO, LAURÁSICO Y ANDINO)**

El clima de la tierra siempre ha variado, pero la tasa de cambio climático que está ocurriendo ahora es altamente acelerada como nunca se haya observado en los últimos millones de años (Diffenbaugh y Field 2013). El intercambio de especies entre Norte y Suramérica ha sido un factor determinante en los patrones fitogeográficos Neotropicales observados hoy en día (Gentry 1982). La expresión del Gran Intercambio Biótico Americano (GABI) fue propuesta por primera vez por Webb (1985) y hace referencia al proceso de migración de especies luego de que el puente de Centroamérica apareciera y permitiera el paso entre ambas partes. Desde ese momento se han desarrollado muchas investigaciones que han explicado dicho proceso (Cione *et al.* 2015). A pesar de esto, no podemos atribuir los patrones fitogeográficos únicamente a los eventos climáticos que han sucedido en los últimos 100,000 años, ya que también es importante tomar en cuenta los cambios ocurridos por la deriva continental de escala de millones de años y otros eventos geológicos (Gentry 1982) (Cox *et al.* 2005).

Gentry (1982) define dos orígenes biogeográficos para la diversidad florística de la región neotropical: Laurásico y Gondwaniano. A su vez, las plantas que tienen un origen Gondwaniano se encuentran en diferentes centros: Amazónico, Andino y Misceláneo (una mezcla no definida de las regiones de Chocó, Costa de Brasil y Guyana). Estos centros se encuentran basados en la historia evolutiva de los grupos de plantas, así como la historia geológica del continente americano. El cierre del Istmo de Panamá permitió que los taxa de Suramérica se movieran al norte y dominara completamente las tierras bajas de Centroamérica (Gentry 1982). Como un producto fitogeográfico, en términos relativos, los bosques tropicales bajos de la región del norte de Centroamérica son menos diversos que sus equivalentes en la parte sur (Sarukhan 1968). Podría ser que muchas de las especies que migraron hacia el norte fueron probablemente eliminadas de Centroamérica ya que esta zona se vio más afectada por los cambios en temperatura debido a las glaciaciones. También, podría deberse a que, al ser menos vágiles, aún no han logrado llegar al norte y dispersarse en dichos bosques. En el Cuadro 1 se encuentran las familias de plantas con origen fitogeográfico Amazónico definidos por Gentry (1982).

**Cuadro 1.** Familias de Gondwana con centro Amazónico. Números indican géneros Neotropicales con especies conocidas/especies Neotropicales en dichos géneros (+ Géneros Neotropicales para los cuales los estimados no están disponibles/total de especies en dicho género)

Anacardiaceae (?)	15/133	(+2/257)	(Lacistemaceae)	2/14	
Annonaceae	28/555	(+3/250)	Lauraceae	11/700	(+4/870)
Apocynaceae	64/687	(+2/125)	Lecythidaceae	11/275	
Bignoniaceae	72/631		Leguminosae	216/2,980	(+48/8,189)
Bixaceae	1/5		Loganiaceae	12/136	(+2/106)
Bombacaceae	20/187		Malpighiaceae	44/801	
Burseraceae (?)	5/102	(+2/120)	Meliaceae	8/125	
Caryocaraceae	2/24		Menispermaceae	17/142	(+1/30)
Chrysobalanaceae	8/334		Moraceae	23/408	
Cochlospermaceae	2/8		Myristicaceae	5/81	
Combretaceae	7/97		Ochnaceae	9/67	(+1/300)
Connaraceae	4/57	(+1/100)	Olacaceae	13/87	
Convolvulaceae	21/1,000		Palmae	52/1,110	(+3/42)
(Dialypetalanthaceae)	1/1		Polygalaceae	6/183	(+3/630)
Dichapetalaceae	3/43		Quinaceae	4/53	
Dilleniaceae	5/60		Rhizophoraceae	5/24	
(Duckeodendraceae)	1/1		Sapindaceae	27/438	(+5/490)
Ebenaceae	2/82		Sapotaceae	9/208	(+3/234)
Elaeocarpaceae	4/7	(+2/125)	Simaroubaceae	11/106	
Euphorbiaceae	92/2,607		Sterculiaceae (?)	14/293	(+2/360)
Flacourtiaceae	28/267		Tiliaceae	20/139	
Gnetaceae	1/6		Trigoniaceae	1/24	
Hernandiaceae	3/22		Turneraceae (?)	1/60	(+2/26)
Hippocrateaceae	12/114		Violaceae	11/98	(+2/650)
Humiriaceae	8/46		Vochysiaceae	7/182	
Icacinaceae	13/56		Total	961/15,866	(+88/12,904)

(Fuente: Gentry 1982)

Existe otro grupo que también tiene su origen en Gondwana, pero tiene un centro Andino (ver Cuadro 2). Estas presentan una distribución inversa a las familias Amazónicas tanto así que, en los lugares donde las plantas de origen Amazónico están bien representadas, las de origen Andino están pobremente representadas y viceversa. Estas plantas son predominantemente epífitas, arbustos de sotobosque y monocotiledóneas tipo palmito grueso (Gentry 1982). A pesar de que la mayor diversidad de estos taxa se encuentra en las regiones fitogeográficas montañosas, la mayor diversidad no ocurre en altitudes elevadas si no en tierras bajas húmedas y bosque nuboso premontano a lo largo de la base y las pendientes bajas de la montaña.

**Cuadro 2.** Grupos de Gondwana con centro Andino. Números indican géneros Neotropicales con número de especies conocidas/Especies Neotropicales en dichos géneros (+ Géneros Neotropicales para los cuales el estimado de especies no está disponible/total de especies en dicho género)

<i>5a. Northern Andes</i>				
Acanthaceae	61/1,493		Loranthaceae	16/592 (+1/15)
Araceae	38/1,386		Marantaceae	10/270 (+1/11)
Araliaceae	5/197	(3/356)	Marcgraviaceae	4/125
Balanophoraceae	7/15		Melastomataceae	85/3,153
Begoniaceae	1/600		Monimiaceae	8/246
Bromeliaceae	46/2,108		Musaceae	2/82
Brunelliaceae	1/51		Myrsinaceae	12/311 (+2/600)
Campanulaceae	9/568	(+7/712)	Nyctaginaceae ?	27/277 (+3/160)
Cannaceae	1/55		Orchidaceae	306/8,266
Caricaceae	3/29		Oxalidaceae	1/8 (+2/870)
Columelliaceae	1/4		Passifloraceae	4/362
Compositae	502/3,864	(+87/7,202)	Piperaceae	4/25 (+2/3,000)
Cyclanthaceae	11/178		Rubiaceae	147/2,906 (+21/2,545)
*Ericaceae	37/731		Tovariaceae	1/2
Gesneriaceae	40/917		Tropaeolaceae	2/92
Guttiferae	21/232	(+3/590)	Urticaceae ?	7/88 (+6/653)
Haloragidaceae	1/1	(+3/58)	Zingiberaceae	4/111
			<b>Total</b>	<b>1,425/29,345 (+141/16,772)</b>
<i>5b. Southern Andes/South Temperate</i>				
†Aetoxicaceae	1/1		Loasaceae	12/266
†Auracariaceae	1/2		†Malesherbiaceae	1/27
Calyceraceae	4/46		Myrtaceae	24/1,254 (+2/1,100)
Coriariaceae	1/1		†Myzodendraceae	1/11
Cunoniaceae	3/12	(+1/170)	†Nolanaceae	1/18
Cupressaceae	3/5		*Onagraceae	14/275
†Epacridaceae	1/1		Podocarpaceae	1/37
†Eucryphaceae	1/1		Portulacaceae	5/8 (+5/422)
†Frankeniaceae	3/8		Proteaceae	3/92
†Gomortegaceae	1/1		†Restionaceae	1/1
Hydnoraceae	1/6		Santalaceae	7/43
Iridaceae	34/188	(+1/100)	Solanaceae	66/1,861 (+1/8)
Juncaceae	6/49		Winteraceae	1/1
†Lardizabalaceae	2/3			
			<b>Total</b>	<b>199/4,218 (+10/1,800)</b>

† = does not reach Central America.

\* = listed as moving from North America to South America by Raven and Axelrod (1974).

(Fuente: Gentry 1982)

Las plantas de origen Laurásico (ver Cuadro 3) que han logrado ser más abundantes en Suramérica no representan una gran importancia, pero, en las zonas de Centroamérica, son de alta importancia sobre todo en los bosques montanos (Gentry 1982). Estas plantas poseen un síndrome de dispersión tanto de polen anemófilo como de semillas (i.e. por el viento). Este síndrome facilita su dispersión por lo que la presencia en el registro fósil es muy evidente, lo cual ayuda a entender su reciente llegada a Suramérica. Incluso en los

bosques de Suramérica las plantas de origen Laurásico tienden a prevalecer en los bosques montanos.

**Cuadro 3.** Elementos de origen Laurásico de la flora Neotropical. El número indica géneros Neotropicales con especies conocidas número/especies en dichos géneros (+ Género Neotropical para los cuales los estimados no están disponibles/total de especies en dicho género)

†Aceraceae	1/5		(Krameriaceae)	1/15	
Actinidiaceae	1/80		Labiatae (?)	14/489	(+13/1,594)
*Aquifoliaceae	1/150		†Lennoaceae	4/8	
Aristolochiaceae	3/182		Liliaceae	23/167	(+15/1,217)
†Balsaminaceae	1/2		*Lythraceae (?)	16/361	
*Basellaceae	3/7		Magnoliaceae		(+2/130)
Bataceae	1/1		Myricaceae		(+1/35)
Berberidaceae	1/24	(+1/450)	†(Nyssaceae)	1/1	
Betulaceae	3/5		Oleaceae	8/52	
Boraginaceae (?)	11/96	(+14/1,020)	Orobanchaceae	1/2	(+1/140)
Buxaceae	3/42		Papaveraceae	1/1	(+3/120)
Callitrichaceae (?)		(+1/25)	†Pinaceae	4/40	
Caprifoliaceae	1/2	(+4/458)	Plantaginaceae	1/1	(+1/265)
Caryophyllaceae	6/77	(+15/1,389)	†Platanaceae	1/7	
*Celastraceae	16/102	(+4/361)	Plumbaginaceae	2/7	
*Chloranthaceae	1/40		Polemoniaceae	4/33	(+5/276)
Cistaceae		(+3/120)	Primulaceae	2/4	(+2/210)
			Pyrolaceae	1/1	(+3/33)
Clethraceae	1/38		Rafflesiaceae	4/29	
Cornaceae	2/8	(+1/6)	Ranunculaceae	3/14	(+7/1,097)
Crassulaceae	3/25	(+4/515)	*Rhamnaceae	23/168	
†Crossosomataceae	1/4		Rosaceae	16/95	(+15/2,279)
Cruciferae	19/93	(+16/1,304)	*Sabiaceae (?)	2/47	
Cyrillaceae	2/13		Salicaceae	2/30	
Droseraceae	1/20		Saxifragaceae	12/85	(+5/730)
Empetraceae	1/1		Scrophulariaceae	70/853	(+4/185)
Ephedraceae (?)		(+1/40)	Staphyleaceae	2/5	(+1/30)
Fagaceae	4/164		Styracaceae	1/3	(+1/130)
†Fouquieriaceae	2/8		Symplocaceae	1/160	
†(Garryaceae)	1/18		*Theaceae	7/84	(+2/130)
Gentianaceae	19/494		Theophrastaceae	3/107	
Geraniaceae	4/42	(+2/490)	Typhaceae		(+1/10)
†Hamamelidaceae	3/5		*Ulmaceae	6/17	(+2/110)
Hippocastanaceae	2/3		Umbelliferae	48/480	
Hydrophyllaceae	2/46	(+3/230)	Valerianaceae	5/44	(+1/200)
†Illiciaceae	1/1		*Vitaceae	2/3	(+3/505)
Juglandaceae	4/18				
			Total	416/5,229	(+157/15,834)

† = does not reach South America.

\* = listed as moving from South America to North America by Raven and Axelrod (1974).

(Fuente: Gentry 1982)

Existen también regiones que han dado origen a una alta diversidad de plantas, cómo lo es la costa de Brasil con plantas que pueden provenir desde la separación entre Suramérica y África en el Cretácico (Kubitzki 1975). Otra es la zona del Chocó en la región de la costa pacífica de Colombia y adyacente con Ecuador. La región de la Guyana también

debe ser resaltada ya que es una zona muy antigua y por lo tanto ha estado bajo largos períodos de evolución por aislamiento. Plantas relacionadas a estas regiones, se han denominado de origen fitogeográfico Misceláneo (ver Cuadro 4).

**Cuadro 4.** Taxa Miscelánea. Números indican géneros Neotropicales con número de especies conocidas/Especies Neotropicales en dichos géneros (+ Géneros Neotropicales para los cuales el estimado de especies es desconocido/total de especies en dicho género).

<i>Guayana-centered groups</i>			Ceratophyllaceae	1/2	
Burmanniaceae	13/51		Chenopodiaceae	10/34	(2/14)
Dipterocarpaceae	1/1		Commelinaceae	17/163	
Mayacaceae ?	1/9		Cucurbitaceae	55/311	
Podostemataceae	19/151		Cyperaceae	8/88	(+ 18/3,738)
Rapateaceae ?	15/79		Dioscoreaceae	1/15	(+ 1/600)
Saccifoliaceae	1/1		Elatinaceae		(+ 2/45)
Sarraceniaceae ?	1/6		Eriocaulaceae	12/868	
Tepuianthaceae	1/1		Goodeniaceae	1/1	
Triuridaceae	4/12		Gramineae	127/838	(+ 80/4,692)
Total	56/311		Haemodoraceae	1/2	
<i>Dry-area Gondwanan groups</i>			Hydrocharitaceae	8/20	
Cactaceae	60/2,000		Juncaginaceae	2/5	
Capparidaceae	10/40	(+ 4/416)	Lemnaceae	4/12	
Erythroxylaceae	1/180		Lentibulariaceae	3/116	
Koeberliniaceae	1/1		Linaceae ?	3/20	(+ 1/230)
Martyniaceae	3/13		Malvaceae	50/860	
Velloziaceae	4/229		Myoporaceae	1/1	
Zygophyllaceae	12/62		Najadaceae	1/8	
Total	91/2,525	(+ 4/416)	Nymphaeaceae	5/27	
<i>Unassigned</i>			Phytolaccaceae	13/78	(+ 2/38)
Aizoaceae	2/4	(+ 4/90)	Polygonaceae	10/203	(+ 5/724)
Alismataceae	2/61		Pontederiaceae	4/21	
Amaranthaceae	7/188	(+ 7/535)	Potamogetonaceae	5/42	
Amaryllidaceae	26/799	(+ 3/210)	Rutaceae	36/233	(+ 4/313)
Asclepiadaceae	46/932	(+ 3/280)	Taccaceae		(+ 1/30)
Butomaceae	2/7		Thymelaeaceae	7/71	(+ 1/10)
Canellaceae	3/11		Verbenaceae	40/1,143	
			Xyridaceae	2/21	(+ 1/250)
			Total	516/7,206	(+ 135/11,799)

(Fuente: Gentry 1982)

## F. CONTRIBUCIONES TEÓRICO-APLICADAS DE ESTUDIOS

Los estudios de análisis de gradientes altitudinales son de gran importancia para la comprensión de la biota actual y como podría cambiar en el futuro (Lomolino 2001). Avendaño (2012) realizó un estudio en el gradiente de las Verapaces con un total de 794 taxa de Angiospermas, con el objetivo de identificar los cambios en las comunidades vegetales y evaluar los factores responsables de la distribución y cambio en la vegetación.

Al relacionar la frecuencia de diferentes orígenes biogeográficos (Amazónicos, Andinos y Laurásicos) y grado de especialización de taxa de plantas (generalistas y especialistas), se pueden comprender con mayor profundidad las características ecológicas de los cinturones de vegetación.

Este tipo de estudios y su relación con la paleoecología pueden ayudar a comprender la interacción entre vegetación, clima regional y suelo. A su vez, pueden generar una guía para el manejo del suelo dentro y fuera de áreas protegidas, así como en la mitigación y adaptación a los efectos del cambio climático (Lindsey 2016). Existen ejemplos de estudios que, a través del uso de herramientas paleoecológicas, han tratado los cambios en el ambiente y generado modelaciones que ayudan a un manejo eficiente de los recursos frente al cambio climático. Un ejemplo es el realizado por Bush *et al.* (2010) en el lago Titicaca sobre los cambios en la vegetación en los últimos 370,000 años. Se encontró que la región se volvió apta para el cultivo de plantas unos 3,500 años atrás y, ahora, provee de sustento para dos millones de personas. A pesar de esto, la cosecha está ligada a una corta época lluviosa. Gracias a estudios de vegetación actual y pasada, se ha encontrado que, en esta región, la vegetación se reorganiza a una comunidad adaptada a condiciones áridas. En América se han realizados estudios que permiten entender las relaciones ecológicas de los bosques utilizando herramientas biogeográficas y paleoecológicas. Por ejemplo, considere el trabajo realizado por Marchant *et al.* (2001) dónde utiliza datos de polen para la reconstrucción de ecosistemas en un gradiente altitudinal en Colombia.

Este proyecto contribuye a los esfuerzos realizados para entender la distribución altitudinal de los bosques en Guatemala, y además se une a esfuerzos realizados como el de Islebe *et al.* (1995) que estudió la distribución de la vegetación y cómo se deposita el polen a lo largo de un gradiente altitudinal del país. En este sentido, mi intención futura es realizar trabajos de reconstrucciones del cambio ecosistémico y paisajístico durante el Holoceno y Cuaternario en la región occidental de Guatemala. Además, con los resultados obtenidos pretendo que este proyecto funcione como una línea base para estudios de la variación de vegetación en respuesta a cambios climáticos futuros.





### III. JUSTIFICACIÓN

Guatemala se localiza en el norte de Centroamérica Nuclear en el “*hotspot*” de diversidad biológica del Bosque Tropical Mesoamericano (Harvey *et al.* 2008). A pesar de ello, no se cuenta con un protocolo formal nacional para la descripción de la variación espacial de la diversidad biológica, incluyendo tipos de vegetación basado en criterios cuantitativos ambientales y florísticos (Avendaño 2012). En este sentido, se necesitan estudios formales para la identificación de la variabilidad regional de la vegetación, ya que los patrones actuales de la vegetación resultan de procesos de larga duración (miles hasta millones de años). Sin embargo, en respuesta a procesos antropogénicos de corto plazo como el cambio climático actual, dichos patrones milenarios pueden llegar a variar. Por esto busco aportar una línea base para documentar los ajustes altitudinales de la vegetación forzados por el cambio climático promovido por actividades humanas. Por otro lado, quisiera llenar vacíos de información en estudios de desplazamiento altitudinales y su relación con orígenes fitogeográficos.

Este proyecto se une a los esfuerzos de realizar estudios de calibración y paleoecología en Guatemala, como los estudios realizados por Avendaño (2012), Islebe (1995) y Correa *et al.* (2011) entre otros. Se necesita realizar estudios de este tipo para mejorar las investigaciones de palinología, paleopalinología, paleoecología, biología de la polinización, ciencias alergénicas, biogeografía, taxonomía, entre otros. En Guatemala existen muchos vacíos de información en cuanto a este tipo de investigaciones, en particular sobre la composición vegetal en los gradientes biogeofísicos del país. Por esta razón, es de suma importancia generar información que llene estos vacíos de conocimiento.

En la zona de la Sierra de los Cuchumatanes, se ha encontrado evidencia de glaciares (Lachniet y Roy 2011), y por ende se cree que la vegetación en esta zona ha sido afectada por el avance y retroceso de estos glaciares (Dorsey *et al.* 2018). Es necesario comprender la dinámica de los bosques en esta localidad ya que puede dar un indicio de cómo podrían responder a cambios en el clima. Además de esto, en la base de la Sierra de los Cuchumatanes se han encontrado indicios de megafauna (Mead *et al.* 2012) (McDonald y Dávila 2017) lo cual ha generado un interés en realizar reconstrucciones de los ecosistemas

de la zona. Por lo tanto, es necesario realizar calibraciones que permitan comprender las relaciones vegetales actuales para poder analizar las relaciones pasadas.

El área de estudio del GASOCAG está siendo afectada por una alta tasa de cambio en el uso del suelo y deforestación (CONAP 2008). Si se quieren realizar procesos de restauración ecológica, es necesario tener una línea base que explique la interacción de los bosques con el clima. Al incluir estudios de paleoecología y paleoclimatología, se aporta con una línea base para la comprensión de los cambios en la vegetación en respuesta al cambio climático. Al comprender esta respuesta, se puede comprender la migración de especies en el área ayudando a priorizar zonas de conservación.

## **IV. HIPÓTESIS**

En respuesta a su origen biogeográfico, la elevación, la climatología y la historia geológica, la vegetación registrada en la zona de la Costa Suroccidental de Guatemala, tendrá una dominancia de origen fitogeográfico Amazónico; la registrada en las zonas del Altiplano, una dominancia de origen fitogeográfico Laurásico; y la de elevaciones intermedias, tendrá una dominancia de origen fitogeográfico Andino.



## **V. OBJETIVOS**

### **A. GENERAL**

Análisis de los cambios en vegetación y su origen fitogeográfico en el gradiente de elevación altitudinal de la Costa Suroccidental al Altiplano de Guatemala.

### **B. ESPECÍFICOS**

- Identificación y documentación de los estudios de vegetación que se asocien al gradiente de elevación Costa Suroccidental al Altiplano de Guatemala.
- Análisis de la variación existente en la vegetación dentro el gradiente altitudinal de la Costa Suroccidental al Altiplano de Guatemala.
- Identificación del espectro fitogeográfico de la vegetación en el gradiente altitudinal de la Costa Suroccidental al Altiplano de Guatemala.
- Explicación de la relación entre el origen fitogeográfico de la vegetación local y la elevación altitudinal de la Costa Suroccidental al Altiplano de Guatemala.

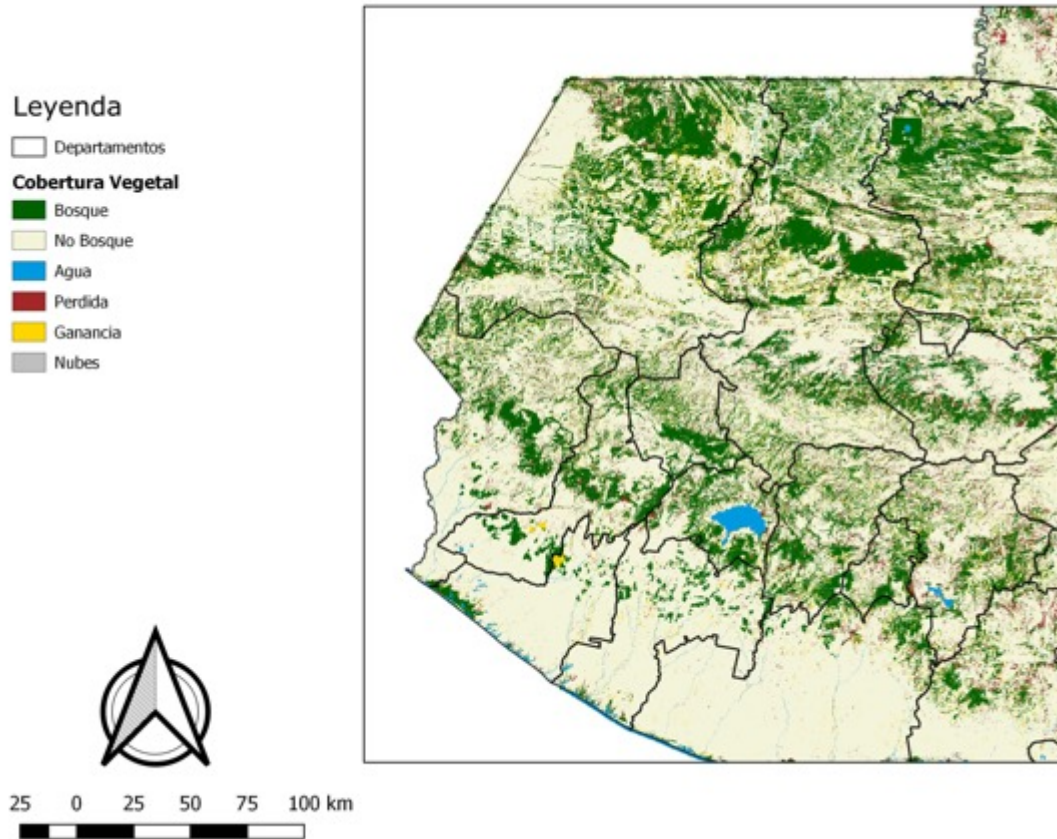


## **VI. METODOLOGÍA**

### **A. ÁREA DE ESTUDIO**

Realicé una identificación y documentación de estudios realizados en Guatemala que asocian la vegetación a la elevación dentro de la zona del Gradiente Altitudinal Costa Suroccidental hasta el la Sierra de los Cuchumatanes de Guatemala (GASOCAG). Únicamente trabajé con los departamentos de Huehuetenango (desde la Sierra de los Cuchumatanes hasta el sur del departamento), San Marcos, Quetzaltenango, Totonicapán, Sololá, Retalhuleu y Suchitepéquez, cubriendo un área aproximada 15,513.87 km<sup>2</sup>. Esta zona forma un gradiente altitudinal que va desde los 0 metros sobre el nivel del mar (msnm) en la Costa Sur hasta los 3,837 msnm en la parte alta de la Sierra de los Cuchumatanes. En este gradiente, se puede encontrar bosques de manglar, bosque seco, bosques de pino encino, bosque montano alto y bajo y bosque nuboso. Utilicé estos departamentos ya que las zonas dentro de este gradiente han sido estudiadas y se puede encontrar información para realizar este tipo de análisis. Además, se plantea la posibilidad de realizar estudios de paleoecología y cambio climático en esta zona por lo que entender la composición actual de este gradiente es de alta importancia. Al crear un mapa de las relaciones fitogeográficas, se pueden realizar estudios de vegetación pasada y ver cambios producidos en el transcurso del tiempo. Utilizando dichos datos se puede extrapolar hacia el futuro y comprender cómo podría cambiar los bosques en respuesta a cambio climático. En la Figura 5 se muestra la cobertura vegetal para la zona de Guatemala que tomé en cuenta para dicho análisis.

**Figura 5.** Mapa de cobertura Vegetal en el Gradiente Altitudinal Sur-occidente Costa-Altiplano de Guatemala (GASOCAG).



## B. PROCEDIMIENTO

### 1. Procesamiento de datos

Una vez realizada la revisión de los estudios que contenían especies vegetales dentro del GASOCAG, depuré las bases de datos. El primer criterio que usé fue que los estudios se encontraran dentro del área del GASOCAG. Por ejemplo, los estudios realizados al norte de Huehuetenango no los utilicé ya que estos pertenecen a otro gradiente altitudinal. El segundo criterio fue la relación entre presencia de especies vegetales y coordenadas específicas. Esto eliminó la mayoría de los trabajos ya que muchos no especificaban coordenadas exactas para sus sitios de muestreo. Por eso tuve que realizar una modificación al criterio y ampliarlo para poder trabajar con los estudios que tomaran en cuenta elevación



altitudinal o un sistema de coordenadas geográficas para sus datos. En el caso de estudios que únicamente presentaban elevación, tomé en cuenta el rango presentado por el estudio para integrarlo a la base de datos. En el caso de los estudios que únicamente presentaban coordenadas geográficas, utilicé el programa Google Earth para localizar el punto y obtener la elevación del sitio. Únicamente utilicé la presencia y ausencia de plantas dentro del gradiente altitudinal. El último criterio fue el nivel de clasificación taxonómica, ya que muchos estudios únicamente presentaban datos hasta el nivel de género y no presentaban el epíteto específico. El análisis de Gentry (1982) de origen fitogeográfico esta a nivel de familia, por lo que datos con información de al menos género resultaron válidos. Después de filtrar la información, pasé de un total de 36 estudios a un total de 11 estudios que pude utilizar (ver Cuadro 5).

**Cuadro 5.** Resumen de estudios utilizados para realizar el análisis fitogeográfico del Gradiente Altitudinal Sur-Occidente Costa-Altiplano de Guatemala.

<b>Fuente</b>	<b>Tipo de estudio</b>	<b>Lugar</b>	<b>Elevación (msnm)</b>
<b>Martínez, 1978</b>	Tesis	Suchitepéquez, Retalhuleu, San Marcos	0 a 1600
<b>Cumes, 1995</b>	Tesis	San Juan Ixcoy y Chiantla, Huehuetenango	3100 a 3800
<b>Cano, 2005</b>	Tesis	San Miguel Ixtahuacan, San Marcos	1700 a 2400

Continuación Cuadro 5

<b>Fuente</b>	<b>Tipo de estudio</b>	<b>Lugar</b>	<b>Elevación (msnm)</b>
<b>Morales, 2014</b>	Tesis	Coatepeque y El palmar, Quetzaltenango; Nuevo San Carlos, El Asintal y San Felipe, Retalhuleu; El Quetzal y Malacatán, San Marcos;	0 a 1200
<b>Arreaga, 2002</b>	Tesis	Quetzaltenango	2100 a 2600
<b>Martínez, 2013</b>	Artículo	Ixchiguan y Tacaná, San Marcos	2950 a 3360
<b>Dix y Fernández, 2001</b>	Inventario Nacional	Ocos, San Marcos; San Martín Sacatepéquez, Quetzaltenango; Nentón, Huehuetenango	0 a 2712
<b>Palacios, 2004</b>	Tesis	Samalá Quetzaltenango	2350 a 3600

## Continuación Cuadro 5

<b>Fuente</b>	<b>Tipo de estudio</b>	<b>Lugar</b>	<b>Elevación (msnm)</b>
<b>Martínez, 2013b</b>	Tesis	San Marcos	800 a 3400
<b>López, 1994</b>	Tesis	Todos Santos, Huehuetenango	3600 a 3837

Debido a las actualizaciones recientes en la taxonomía de plantas, revisé la nomenclatura más reciente para poder utilizar la clasificación fitogeográfica de Gentry (1982). Para esto utilicé las bases de datos “*Tropicos*” (Missouri Botanical Garden 2018) y “*Angiosperm Phylogeny Website*” (Stevens 2007), principalmente. Una vez realizada la revisión de taxonomía realicé una base de datos dónde incluí un código único para cada especie encontrada, origen fitogeográfico, hábito, familia, nombre taxonómico actual y la elevación a la que fue registrada en rangos de 100 m. El código para cada especie fue la primera letra del género y las primeras tres letras del epíteto específico. En el caso de los datos que únicamente presentaban género, utilicé las primeras cuatro letras del género. El origen fitogeográfico lo dividí en cinco categorías según la clasificación de Gentry (1982): Laurásico (1), Amazónico (2), Andino Norte (3), Andino Sur (4) y Misceláneo (5). Para el hábito de la especie utilicé cinco categorías: Árbol (1), Arbusto (2), Arbusto a Árbol (3), Hierba (4) y Acuática (5). No realicé ningún análisis por hábito de especies, pero en futuros estudios puede ser de utilidad, por lo que decidí agregarlo a la base de datos. Para la presencia o ausencia de las especies en el rango altitudinal, dividí en rangos de 100 metros desde 0 msnm hasta 4000 msnm. Si la especie se encontraba en dicho rango, colocaba un uno (1), si la especie no se encontraba en dicho rango colocaba un cero (0). Esta división se utilizó en el estudio realizado por Avendaño (2012) como una ventana de búsqueda de patrones que se ajusta a la naturaleza de los datos.

## 2. Análisis de datos

Con la base de datos completa, observé si dentro del gradiente altitudinal existían asociaciones vegetales que se agruparan en diferentes conjuntos denominados pisos altitudinales. Para todos los análisis estadísticos utilicé el programa Past 3.x (Hammer *et al.* 2001). Definí los pisos altitudinales utilizando presencia o ausencia de cada especie en rangos de 100 metros sobre el nivel del mar, ya que no todos los estudios contaron con valores de frecuencia. Realicé un Análisis de Correspondencia sin Tendencia (DCA por sus siglas en inglés); para estudiar las relaciones existentes entre la presencia o ausencia de las especies vegetales y el rango altitudinal. Dicho análisis es utilizado para describir relaciones en gradientes heterogéneos, a través de la normalización de los datos generalmente en dos ejes (Holland 2008). El análisis lleva dos pasos algorítmicos de álgebra de matrices, el primero, estira los datos en un eje; y el segundo, los dispersa para observar agrupamientos (Hammer *et al.* 2018). El DCA produce valores tanto para las especies como para las muestras, por eso se llama de correspondencia (Hill y Gauch 1980). Los valores de las especies indican la posición relativa del taxón en un espacio reducido con respecto a su variación en el gradiente (Correa *et al.* 2014). El significado de los ejes del DCA es inferido al evaluar la posición relativa de las especies en términos de lo que se conoce de la distribución de las especies (Holland 2008). Este análisis auxilia al investigador a definir el significado ambiental de los ejes y a su vez, definir los espacios ecológicos delineados por los ejes ordinales (Legendre y Legendre 1988). Estos valores asignados por el DCA son conocidos como “eigen” (i.e. valores característicos), los que muestran el total de la variación explicada por un eje del componente (Holland 2008) (Hammer *et al.* 2018). Una vez realizado dicho análisis, tomé los eigen valores del eje 1 y los asocié con la información de elevación de los sitios a través de un análisis de regresión lineal, y así observar la relación con los datos obtenidos en el gradiente altitudinal. Simultáneamente realicé un análisis de conglomerado para establecer relaciones entre sitios y la distribución de especies a lo largo del gradiente altitudinal. Para esto usé tres índices de similitud y el algoritmo de agrupación de promedios aritméticos (UPGMA). En relación a los índices, utilicé el de Jaccard, que cuantifica similitud según especies compartidas entre sitios. También utilicé el índice de similitud de Manhattan, el cual analiza la suma de las diferencias entre cada variable. En este caso, las variables son la

presencia y ausencia de las especies presentes en cada rango altitudinal. Por último, el índice de similitud de cuerda analiza la distribución de datos en función de un área circular (Hammer *et al.* 2018). Complementé el análisis de datos con un análisis de seriación, el cual ordena visualmente las bases de datos con el objetivo de alinear los datos en un gradiente al minimizar el traslape (Hammer *et al.* 2018). Con la combinación del Análisis de Correspondencia sin Tendencia (DCA), el análisis de conglomerados y el análisis de seriación, logré definir los pisos presentes en el gradiente altitudinal.

Una vez establecidos los pisos altitudinales, con el programa Excel ©, realicé una figura del porcentaje de frecuencia de especies según su origen fitogeográfico encontradas en cada piso altitudinal (ver Figura 9). Finalmente, con el programa de edición de mapas Qgis© realicé una edición de mapas de elevación de Guatemala coloreando cada piso altitudinal en la zona del GASOCAG; un mapa de los pisos altitudinales y su relación con las Zonas de Vida; y un mapa de los pisos altitudinales y su relación con las áreas de endemismo de Guatemala.

### **3. Análisis de especies endémicas**

Dentro de los estudios utilizados para este proyecto, el realizado por Veliz (2010) presenta una caracterización de plantas endémicas de Guatemala. Utilicé las plantas presentadas en este estudio y repetí el mismo proceso para poder realizar un análisis en el gradiente altitudinal, pero utilizando únicamente las especies endémicas mencionadas en este documento. Hice esto para comparar los análisis de especies generalistas con los de especies de distribución más restringida.

### **4. Limitaciones del estudio**

Se conocen muy pocos estudios de esta zona, por lo que uno de los principales problemas que encontré fue la disponibilidad de datos y vacíos de información para el área. Unido a esto, la falta de estandarización en la toma y presentación de datos dentro de los estudios encontrados hizo que no todos pudieran ser utilizados. Para poder hacer uso de la

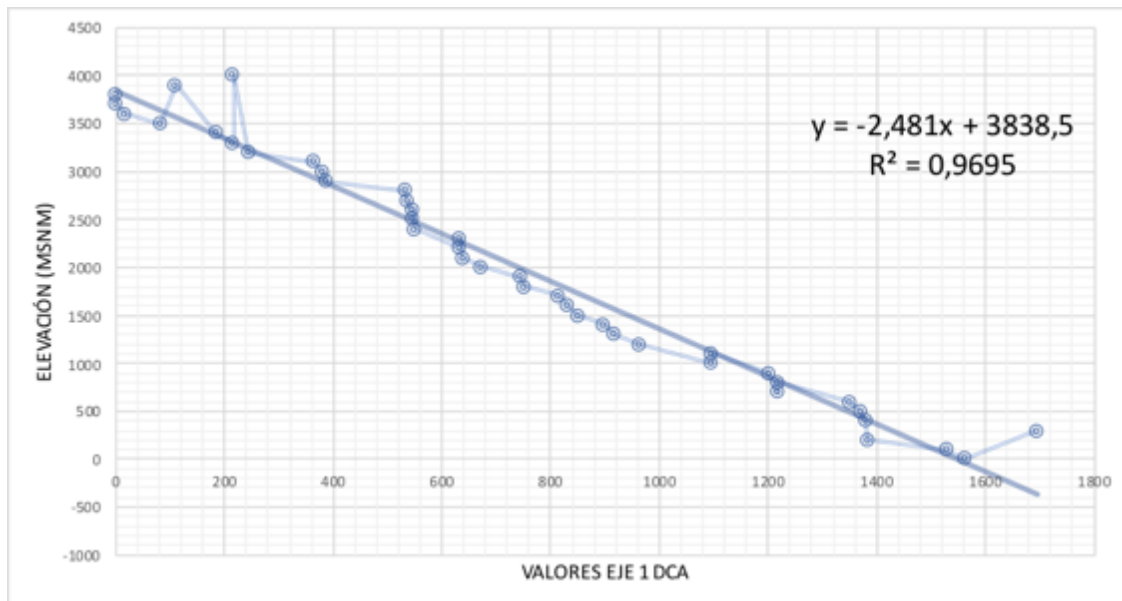
mayoría de los estudios revisados opté por utilizar simplemente presencia y ausencia de las familias dentro del área de estudio. Además de esto, tuve que realizar una revisión para establecer sinonímias y evitar la duplicación de datos. También, tuve que descartar muchos estudios ya que contenían información general de la flora y no tenían datos específicos de localidades o altitudes.

## VII. RESULTADOS

### A. ORDENACIÓN Y AGRUPACIÓN DE SITIOS Y TAXA DE PLANTAS

Mediante el análisis de DCA identifiqué las relaciones que existían entre las especies presentes a lo largo del gradiente altitudinal. El análisis de regresión lineal entre los eigen valores del eje 1 de los sitios y su elevación, muestra una agrupación desde las tierras altas de la Sierra de los Cuchumatanes hasta las tierras bajas de la Costa Sur-Occidental (ver figura 6). ( $r^2 = 0.97$ ,  $p < 0.0001$ ). Este análisis preliminar delimitó los pisos altitudinales en el GASOCAG. Luego de realizar estos análisis fue necesario regresar a ésta misma gráfica para poder colocar los pisos encontrados (ver Figura 11).

**Figura 6.** Relación entre los eigen valores obtenidos del eje 1 del DCA contrastados con los valores de elevación en el Gradiente Altitudinal Sur-occidente Costa-Altiplano de Guatemala (GASOCAG)



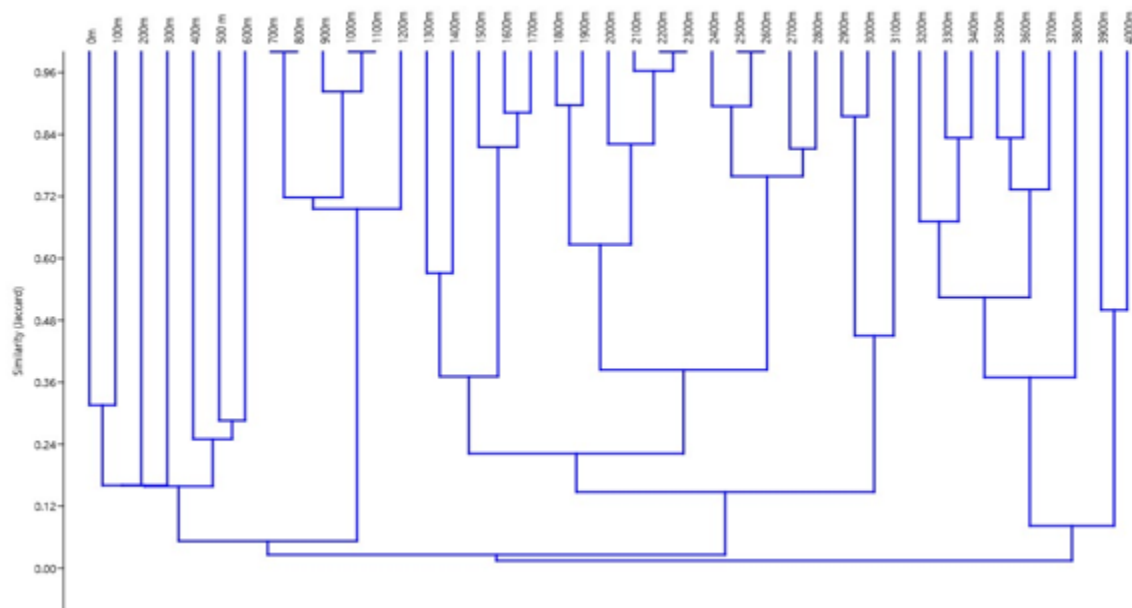
## **B. DEFINICIÓN DE PISOS ALTITUDINALES**

Para establecer los pisos altitudinales dentro del GASOCAG, utilicé los datos del análisis de DCA, Análisis de Conglomerado y análisis de seriación (ver Figura 10). En la figura 7 muestro el resultado del análisis de conglomerado utilizando el índice de similitud de Jaccard. En este se puede observar un patrón de agrupación de los rangos altitudinales. El primer grupo va desde los 0 msnm hasta los 699 msnm; el segundo grupo agrupa desde los 700 msnm hasta los 1299 msnm; el tercero desde los 1300 msnm hasta los 1799 msnm; el cuarto desde los 1800 msnm hasta los 2399 msnm; el quinto desde 2400 msnm hasta los 2899 msnm; el sexto desde 2900 msnm hasta los 3199 msnm; el séptimo desde los 3200 hasta los 3899 msnm; y el octavo desde los 3900 msnm hasta los 4000 msnm. Esto formaría un total de ocho pisos altitudinales.

El DCA complementó la definición de los pisos altitudinales, al evidenciar su ordenamiento secuencial en el espacio, ya que los eigen valores indican la una relación entre estos rangos altitudinales (ver Cuadro 5). Los eigen valores inician en -25 pero se corrigieron para que iniciaran en cero (0), por lo que a todos los valores se les sumó 25 unidades y así trabajar con valores positivos. En este se pueden observar las relaciones entre cada rango altitudinal y muestran una relación numérica. Por ejemplo, el último grupo del gradiente que va desde 3200 msnm hasta 4000 msnm (ver Figura 7) es un solo grupo ya que los datos del eigen valor (ver Cuadro 6) se agrupan de forma ordinal, dónde 4000 msnm corresponde al eigen valor 216 y 3200 msnm corresponde al valor 245; por lo tanto, se encuentran en un solo grupo (relativamente están cercanos, en comparación con el resto de los valores a lo largo del eje1). Utilizando este mismo procedimiento contrasté los grupos formados por el análisis de conglomerados con los datos obtenidos en el DCA (ver Cuadro 6) y obtuve siete pisos altitudinales. El primer piso va desde los 0 msnm hasta los 699 msnm; el segundo piso va desde los 700 msnm hasta los 1299 msnm; el tercer piso va desde los 1300 msnm hasta los 1799 msnm; el cuarto piso va desde los 1800 msnm hasta los 2399 msnm; el quinto piso va desde los 2400 msnm hasta los 2899 msnm; el sexto piso va desde 2900 hasta los 3199 msnm; y el séptimo piso va desde los 3200 msnm hasta los 4000 msnm.

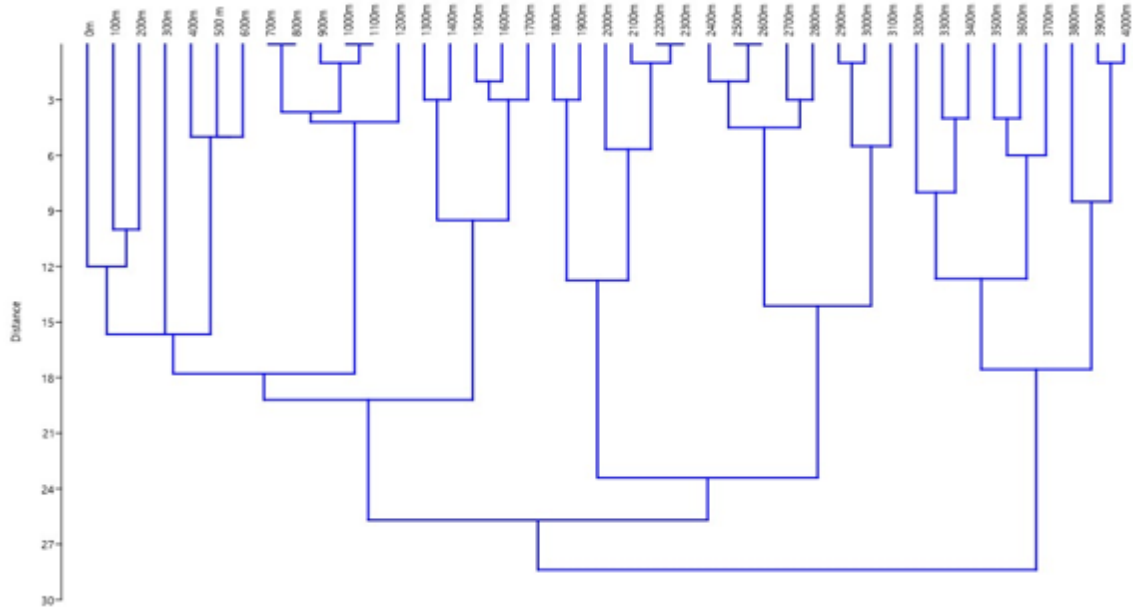


**Figura 7.** Análisis de conglomerado para la relación de plantas según su origen y el Gradiente Altitudinal Sur-occidente Costa-Altiplano de Guatemala (GASOCAG) utilizando el índice de similitud de Jaccard.

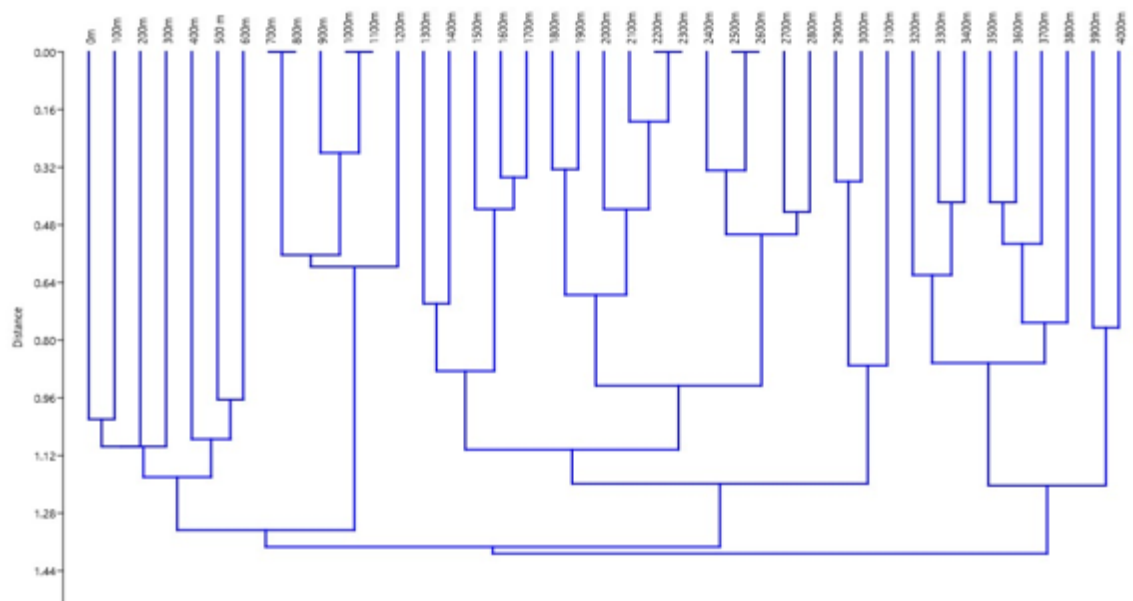


Para confirmar la separación de cada piso altitudinal repetí este mismo análisis de conglomerado, pero utilizando el índice de Manhattan (ver Figura 8) y de Cuerda (ver Figura 9). Contrasté nuevamente los resultados de los análisis de conglomerados con los resultados obtenidos en el DCA y obtuve nuevamente siete pisos altitudinales en los mismos rangos de elevación mencionados anteriormente.

**Figura 8.** Análisis de conglomerado para la relación de plantas según su origen y el Gradiente Altitudinal Sur-occidente Costa-Altiplano de Guatemala (GASOCAG) utilizando el índice de similitud de Manhattan.



**Figura 9.** Análisis de conglomerado para la relación de plantas según su origen y el Gradiente Altitudinal Sur-occidente Costa-Altiplano de Guatemala (GASOCAG) utilizando el índice de similitud Cuerda.



En el Cuadro 6 muestro como se agrupan dichos pisos altitudinales y cómo responden a la elevación. El piso altitudinal VII va desde 3200 msnm hasta 4000 msnm, según el Análisis de Conglomerado podría dividirse en tres o cuatro grupos. Pero, al ver los resultados del DCA (ver Cuadro 6) se observa que la asociación entre los valores de 4000 msnm y 3200 msnm y 3300 msnm hace que toda esta parte del gradiente corresponda a un solo piso. De la misma manera sucede en las elevaciones de 700 msnm a 1200 msnm dónde se observa la formación de tres grupos distintos, pero que, al contrastarlo con los valores del DCA, los eigen valores de la altura los 1000 msnm se encuentran entre 1100 msnm y 1200 msnm, por lo tanto, son un mismo grupo. También, en ese mismo piso altitudinal se puede observar que los 700 msnm se encuentran entre los 900 msnm y los 800 msnm haciéndolo un solo grupo. Esto dividiría en dos el rango entre 700 msnm y 1200 msnm, pero si se observan las figuras de los análisis de conglomerado, las elevaciones de 900 msnm y 1000 msnm se encuentran relacionadas y, por lo tanto, corresponden a un mismo grupo.

**Cuadro 6.** Correspondencia de los eigen valores del eje 1 del análisis de correspondencia sin tendencia (DCA) y su correspondencia con los rangos de altura. Eigen valores contrastados con índices de similitud en el análisis de conglomerados y el piso correspondiente en el Gradiente Altitudinal Sur occidente Costa Atlaplano de Guatemala.

DCA		Pisos altitudinales		
Eje 1	Elevación	Jaccard	Manhattan	Cuerda
0	3800m	VII	VII	VII
1	3700m			
18	3600m			
82	3500m			
111	3900m			
185	3400m			
216	3300m			
216	4000m			
245	3200m			
364	3100m	VI	VI	VI
380	3000m			
389	2900m			
533	2800m	V	V	V
536	2700m			
547	2500m			

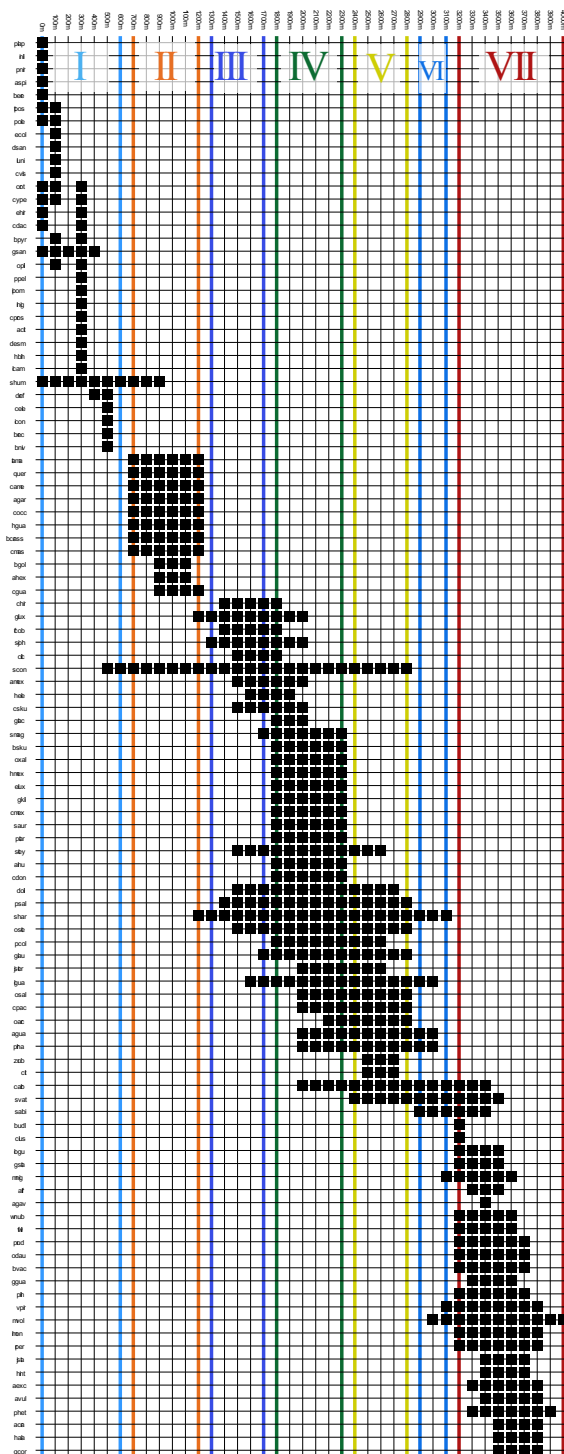
Continuación Cuadro 6

DCA		Pisos altitudinales		
Eje 1	Elevación	Jaccard	Manhattan	Cuerda
547	2600m	V	V	V
551	2400m			
634	2200m	IV	IV	IV
634	2300m			
638	2100m			
673	2000m			
744	1900m			
753	1800m			
815	1700m	III	III	III
833	1600m			
851	1500m			
898	1400m			
919	1300m			
963	1200m	II	II	II
1098	1000m			
1098	1100m			
1201	900m			
1218	700m			
1218	800m			
1350	600m	I	I	I
1371	500 m			
1381	400m			
1384	200m			
1530	100m			
1563	0m			
1695	300m			

Realicé un análisis de seriación (ver Figura 10) el cual permite de forma visual analizar la presencia de las diferentes especies dentro del gradiente altitudinal. Algunas separaciones entre pisos altitudinales se observan de forma muy clara, por ejemplo, entre el piso I que termina en los 699 msnm y el piso II que inicia en los 700 msnm. Otra separación muy clara es entre el piso II y el piso III. La separación entre los pisos IV, V y VI no es tan clara en el análisis de seriación y esto se relaciona a los resultados del Análisis de conglomerados. El corte entre los pisos VI y VII es más visible, lo que también responde

a los análisis de conglomerados. La utilización de múltiples métodos auxilia en encontrar redundancia para definir los diferentes pisos altitudinales.

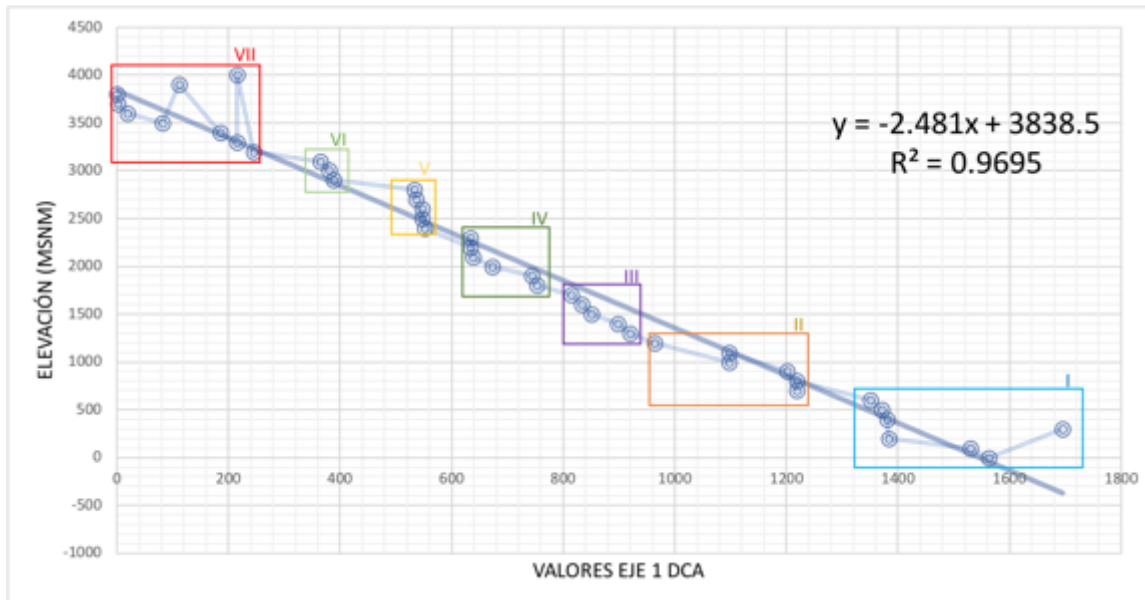
**Figura 10.** Análisis de seriación utilizando la presencia y ausencia de las 109 especies en el Gradiente Altitudinal Sur-occidente Costa-Altiplano de Guatemala (GASOCAG)



Algunas de las especies de plantas analizadas muestran una tendencia más generalista en el gradiente altitudinal y, por lo tanto, se distribuyen a lo largo de más de un piso altitudinal. Esto se observa en el análisis de seriación y causa que, en algunos pisos, donde se observaba una mayor separación, se agrupen en un solo piso. Esto es el caso del piso III, que podría dividirse en dos pisos según el Análisis de Conglomerado, pero debido a estas especies termina siendo un solo piso. Por ejemplo, *Styrax conterminus* (scon) se encuentra de 500 msnm a 2800 apareciendo en los pisos altitudinales I al V. También, *Swietenia humilis* (shum), que aparece desde 0 msnm hasta 900 msnm, estando presente en los pisos I y II. *Styrax steyermarkii* (stey) se distribuye desde 1500 msnm hasta 2600 msnm estando presente en los pisos altitudinales II, IV y V. La especie *Symplocos hartwegii* (shar) se encuentra desde 1200 msnm hasta 3100 msnm estando presente en los pisos altitudinales II, III, IV, V y VI. Por último, la especie *Comarostaphylis arbutoides* (carb) se encuentra distribuida desde 2000 msnm hasta 3400 msnm pasando por los pisos IV, V, VI y VII.

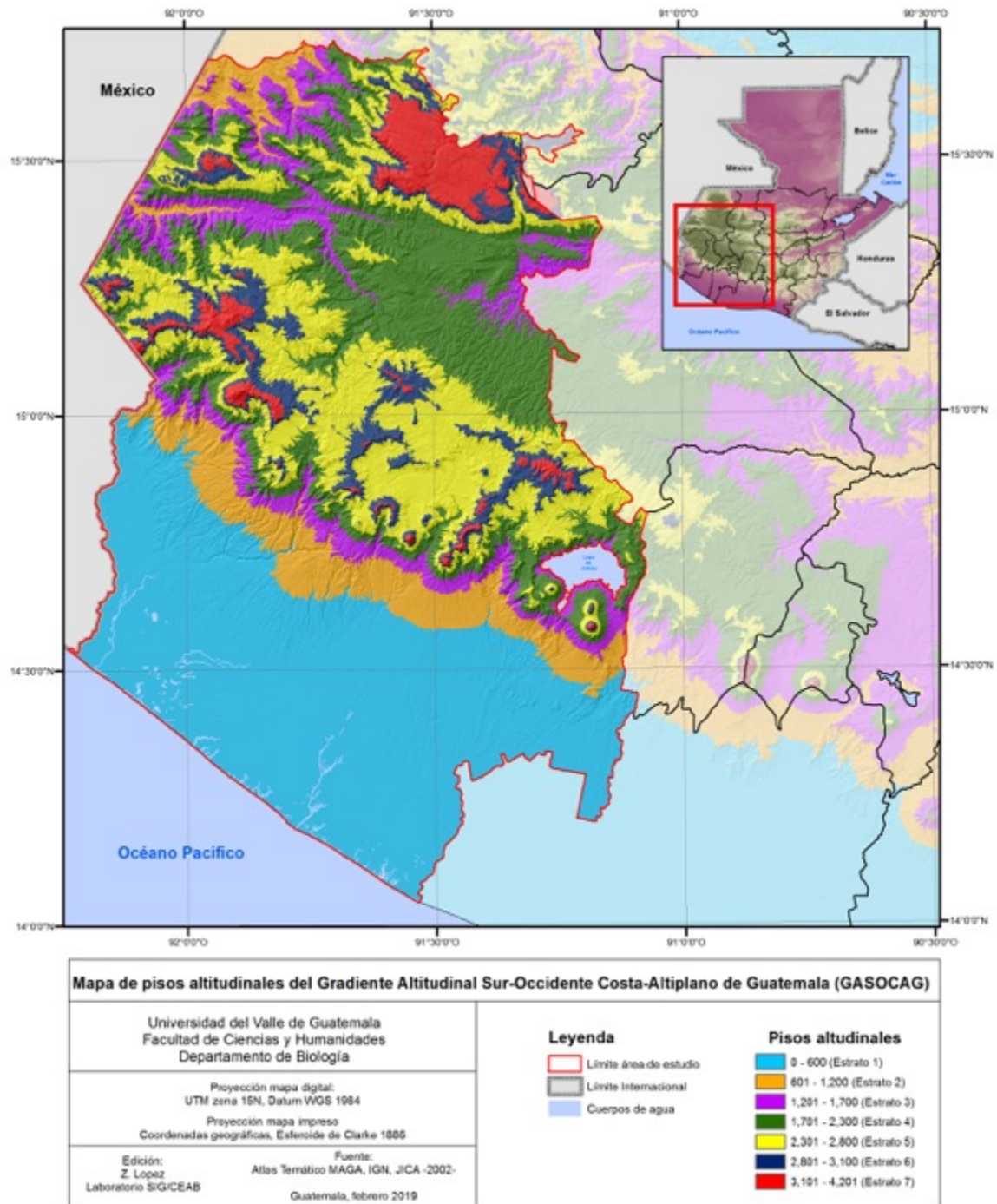
Con estos análisis y con los siete pisos altitudinales establecidos, hice nuevamente el análisis del DCA (ver Figura 11) que refleja las relaciones existentes entre los orígenes fitogeográficos y la elevación en el gradiente altitudinal. Esta vez integré los pisos altitudinales definidos con el Análisis de Conglomerados para visualizar de mejor manera dichas relaciones entre cada piso. Las divisiones entre los pisos II, III y IV son muy cercanas cómo observa en la Figura 11. Esta distribución de los pisos responde a los resultados tanto del análisis de conglomerado como el de seriación. El resto de las relaciones entre cada piso altitudinal son mucho más visibles.

**Figura 11.** Relación entre los eigen valores obtenidos del eje 1 del DCA contrastados con los valores de elevación en el Gradiente Altitudinal Sur-occidente Costa-Altiplano de Guatemala (GASOCAG). Cada piso altitudinal marcado con un cuadro de diferente color.



En la Figura 12 muestro un mapa de Guatemala del gradiente altitudinal representando cada piso altitudinal por un color y se observa la relación entre los diferentes pisos altitudinales. El piso altitudinal III es el más restringido en términos geográficos, mientras el piso I tiene una mayor representación. El piso VII tiene una mayor representación en la meseta de la Sierra de los Cuchumatanes. Esta misma información no puede ser extrapolada al resto de Guatemala, debido a que el análisis no se realizó en todo el país. Para poder realizar un mapa de todo el país y entender cómo se comportan los pisos altitudinales, es necesario realizar más estudios y poder así ampliar la información.

**Figura 12.** Mapa de elevación del Gradiente Altitudinal Sur-occidente Costa-Altiplano de Guatemala (GASOCAG) representando cada piso altitudinal



En el Cuadro 7 muestro el total de especies presentes dentro de cada piso altitudinal. Este análisis sirve para conocer el número de datos que se encuentran dentro de cada uno



de los pisos y, en un futuro, aumentar el número de datos en los pisos con menor representatividad. El piso altitudinal IV tienen la mayor cantidad de especies presentes (49) y el piso altitudinal VI el que tiene menos (10).

**Cuadro 7.** Número de especies localizadas dentro de cada piso altitudinal en el Gradiente Altitudinal Sur-Occidental Costa-Altiplano de Guatemala.

<b>Piso altitudinal</b>	<b>Elevación</b>	<b>Número de especies</b>	<b>Fuente</b>
<b>I</b>	0 a 699	33	Martínez, 1978; Morales, 2014; Dix y Fernández, 2001; Veliz, 2013
<b>II</b>	700 a 1299	15	Martínez, 1978; Morales, 2014; Dix y Fernández, 2001; Veliz, 2013; Martínez, 2013b
<b>III</b>	1300 a 1799	16	Martínez, 1978; Cano, 2005; Dix y Fernández, 2001; Veliz, 2013; Martínez, 2013b
<b>IV</b>	1800 a 2399	42	Cano, 2005; Arreaga, 2002; Dix y Fernández, 2001; Veliz, 2013; Martínez, 2013b

Continuación Cuadro 7

<b>Piso altitudinal</b>	<b>Elevación</b>	<b>Número de especies</b>	<b>Fuente</b>
V	2400 a 2899	19	Cano, 2005; Arreaga, 2002; Veliz, 2013; Martínez, 2013b
VI	2900 a 3199	10	Cumes, 1995; Martínez, 2013; Veliz, 2013; Martínez, 2013b
VII	3200 a 4000	29	Cumes, 1995; Martínez, 2013; Palacios, 2004; Veliz, 2013; Martínez, 2013b; López, 1994

### C. ANÁLISIS FITOGEOGRÁFICO DE PISOS ALTITUDINALES

Una vez establecidos los pisos altitudinales, analicé el porcentaje de familias presentes en cada piso dependiendo de su origen fitogeográfico (ver Figura 13). En rasgos generales, se observa que existe una mayor frecuencia de plantas de origen amazónico en bajas elevaciones, pero mientras aumenta ésta, la frecuencia de plantas de origen Laurásico aumenta. Las plantas de origen Andino Norte son de mas amplia distribución ya que se encuentran presentes en todo el gradiente altitudinal. Las plantas de origen Andino Sur presentan una baja frecuencia en general. Las plantas con un origen misceláneo presentan

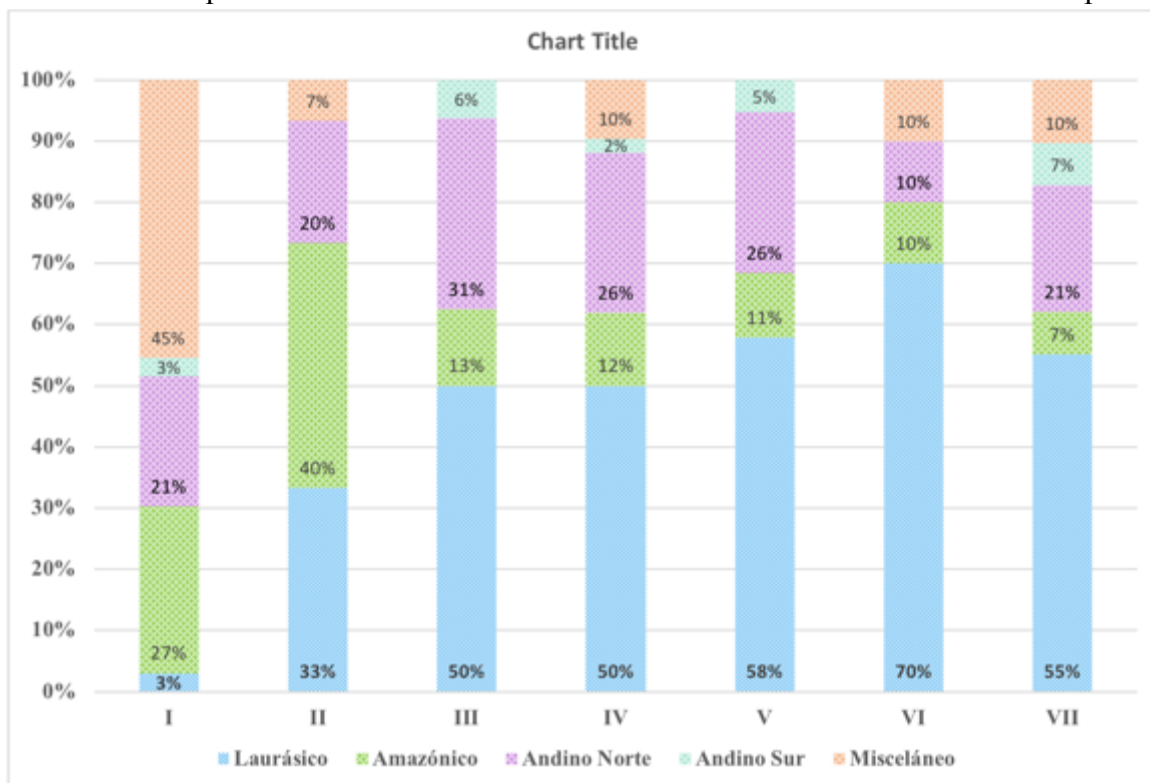
una frecuencia alta en el piso más bajo, en los pisos intermedios desaparecen y aparecen nuevamente en los pisos más altos.

El piso I tiene una dominancia de plantas con origen misceláneo (45%), además, tiene una alta frecuencia de plantas de origen Amazónico (27%), seguido de plantas de origen Andino norte (21%) mientras que las plantas de origen Andino sur (3%) y Laurásico (3%) están pobremente representadas en este piso altitudinal. En el piso altitudinal II la representación de plantas de origen Misceláneo (7%) disminuye drásticamente y las especies de origen Amazónico (40%) dominan en dicho rango altitudinal. Las plantas de origen Laurásico (33%) aumentan en este piso altitudinal y las plantas de origen Andino Norte (20%) disminuyen su presencia. Las plantas de origen Andino sur desaparecen en este piso altitudinal. El piso III presenta una dominancia de plantas de origen Laurásico (50%), una disminución en la frecuencia de plantas de origen Amazónico (13%), y un aumento en plantas de origen Andino norte (31%) y plantas con origen Andino sur (6%). En el piso altitudinal IV, existe una dominancia de plantas de origen Laurásico (50%) y el porcentaje de plantas de origen amazónico disminuye (12%). Existe una disminución de plantas de origen Andino norte (26%) y Andino sur (2%) y las plantas de origen Misceláneo vuelven a aparecer (10%). En el piso altitudinal V, las plantas con origen Laurásico dominan (58%) seguidas de una frecuencia de plantas de origen Andino norte (26%) y Andino sur (5%). Las plantas de origen Amazónico disminuyen su frecuencia (11%) y las plantas de origen Misceláneo desaparecen. En el piso altitudinal VI, dominan las plantas de origen Laurásico (70%). Las plantas de origen Amazónico, Andino norte y Misceláneo poseen un mismo porcentaje de frecuencia dentro de este piso (10%), mientras que las plantas de origen Andino sur desaparecen en este piso. Por último, el piso altitudinal VII dominan las plantas de origen Laurásico (55%) seguido de plantas con origen Andino norte (21%). También existen plantas con origen Misceláneo (10%) y en un menor porcentaje las plantas de origen Amazónico (7%) y de origen Andino sur (7%).

Los pisos III, IV y V muestran una relación muy cercana cómo se evidencia en los análisis de conglomerados (ver figuras 7, 8 y 9) y el análisis de seriación (ver Figura 10). Al realizar el análisis de porcentaje de frecuencia, se evidencia dicha relación, ya que estos pisos muestran porcentajes de frecuencia muy similares entre sí. De igual manera en todos

los análisis de conglomerados el piso altitudinal VII muestra una mayor separación en referencia a todos los demás pisos altitudinales y esto también se observa en el análisis de porcentaje de frecuencia. En este mismo análisis observé que el piso altitudinal I contrasta fitogeográficamente de manera inversa con el piso altitudinal VII, como se observa en la Figura 13.

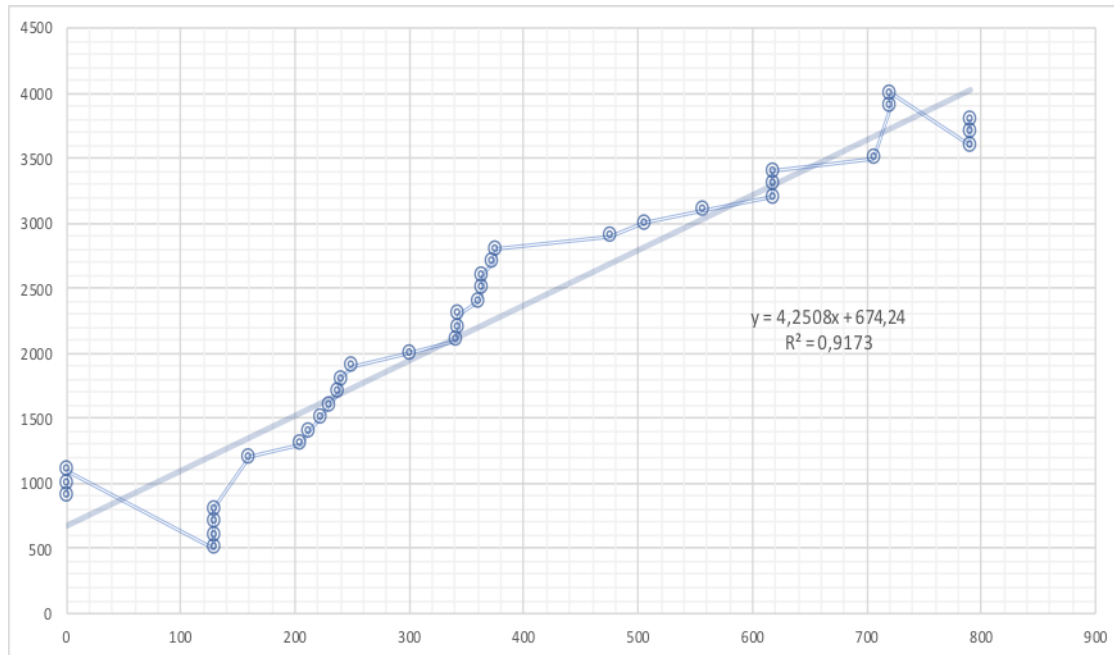
**Figura 13.** Porcentaje de frecuencia de familias por origen fitogeográfico presentes dentro de cada piso altitudinal en el Gradiente Altitudinal Sur Occidental Costa Atlaplano



#### D. PLANTAS ENDÉMICAS

Para el análisis de plantas endémicas de Guatemala, no analicé el rango de 0 msnm a 499 msnm ya que estos no presentaban datos de plantas endémicas. Utilizando el mismo procedimiento obtuve los eigen valores de DCA del eje 1 y al asociarlos con la elevación (ver Figura 14) obtuve un valor de  $r^2=0.92$ .

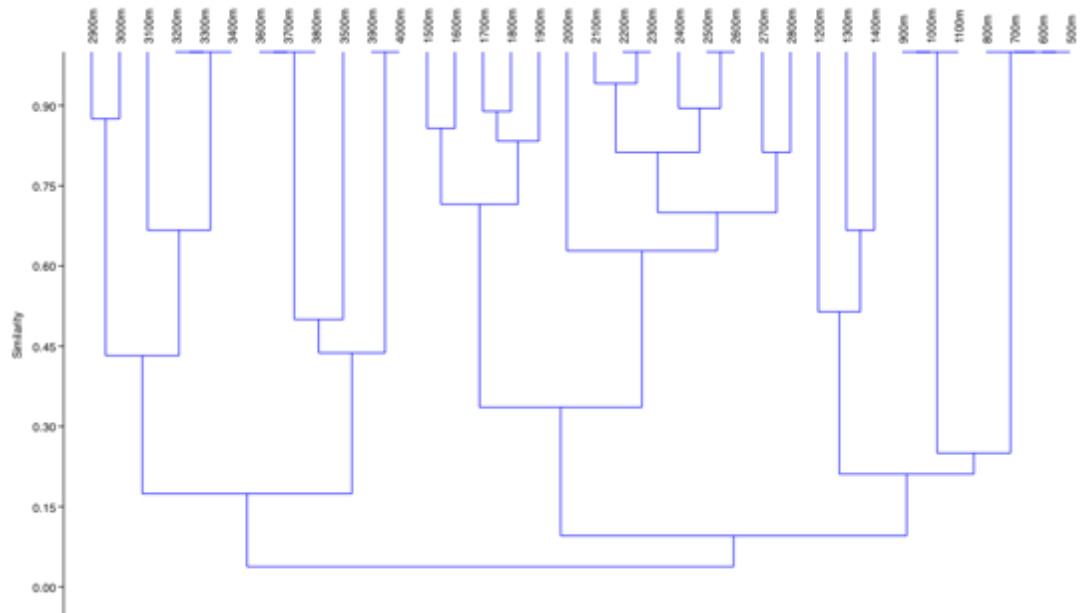
**Figura 14.** Relación entre los eigen valores obtenidos del eje 1 del DCA contrastados con los valores de elevación para plantas endémicas reportadas por Veliz (2010) dentro del Gradiente Altitudinal Sur-occidente Costa-Altiplano de Guatemala (GASOCAG).



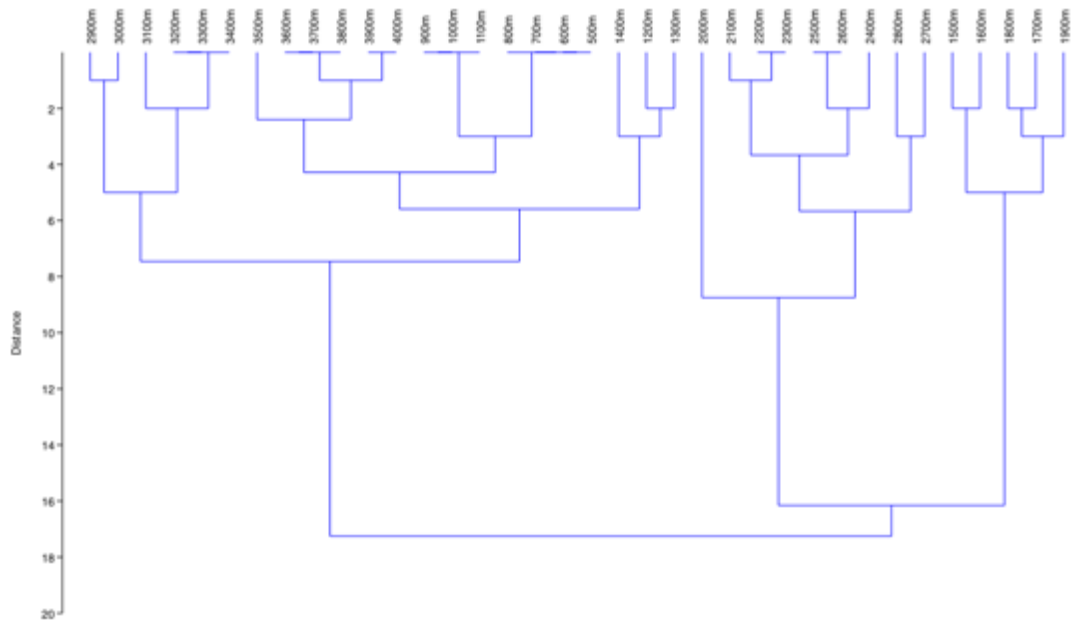
El análisis de conglomerados, con los índices de similitud de Jaccard (ver Figura 15), Manhattan (ver Figura 16) y Cuerda (ver Figura 17), mostraron una variación más amplia que al utilizar la base de datos completa. Los pisos altitudinales para todos los índices mostraron resultados similares en la separación de pisos altitudinales. El piso altitudinal I va de 0 msnm a 499 msnm; el piso altitudinal II de 500 msnm a 1199 msnm; el piso altitudinal III desde 1200 msnm a 1499 msnm; el piso altitudinal IV desde 1500 msnm a 1999 msnm; el piso altitudinal V desde 2000 msnm a 2899 msnm; el piso altitudinal VI de 2900 msnm a 3499 msnm; y el piso altitudinal VII de 3500 msnm a 4000 msnm. En la figura 15 se observa que según el análisis de conglomerado usando el índice de similitud de Jaccard; los pisos IV y V están muy relacionados. Esto se repite en el análisis de conglomerado usando el índice de similitud de Manhattan (ver Figura 16); pero, utilizando el índice de similitud de Cuerda (ver Figura 17), los pisos IV y V están más relacionados al piso altitudinal III. El piso altitudinal III está más relacionado con el piso II según Jaccard y también relacionado con los pisos altitudinales II y VII. Se observa también que existe una relación entre el piso altitudinal VI con el piso altitudinal VII, tanto

por índice de Jaccard como por Cuerda; mientras que usando el índice de Manhattan la relación es distinta, donde el piso altitudinal está relacionado con el piso altitudinal II. Todos los pisos altitudinales son redundantes en todos los Análisis de Conglomerados, pero las relaciones entre los pisos altitudinales no están claras. Esto puede deberse a la poca cantidad de datos utilizados, ya que utilicé solamente un estudio, los algoritmos no pueden definir las distancias de forma adecuada. También puede deberse a las relaciones filogenéticas de las especies endémicas y al aislamiento histórico idiosincrático de las especies endémicas.

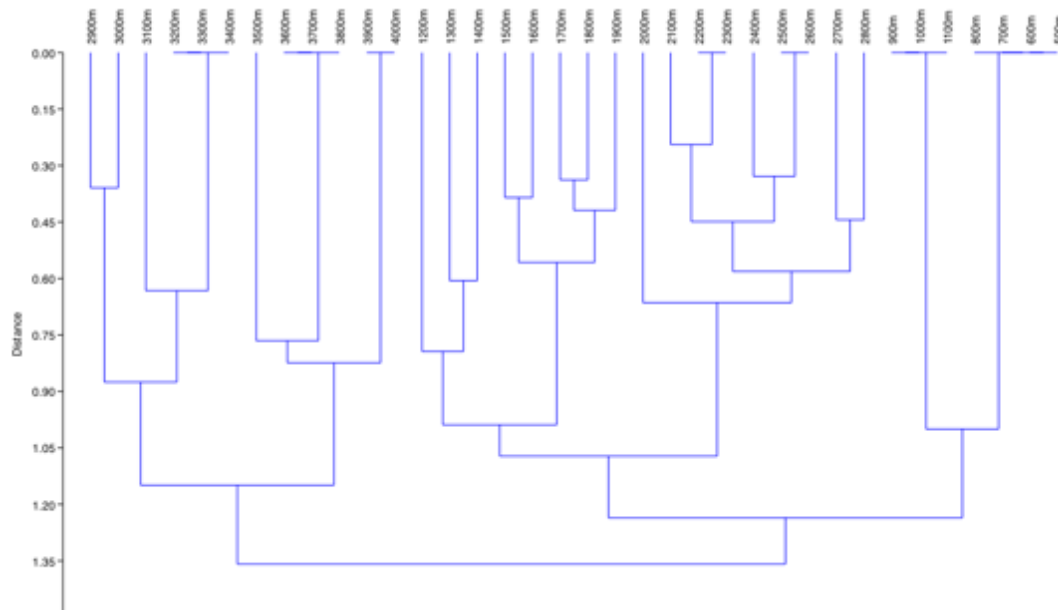
**Figura 15.** Análisis de conglomerado para la relación de plantas endémicas según su origen y el Gradiente Altitudinal Sur-occidente Costa-Altiplano de Guatemala (GASOCAG) utilizando el índice de similitud de Jaccard.



**Figura 16.** Análisis de conglomerado para la relación de plantas endémicas según su origen y el Gradiente Altitudinal Sur-occidente Costa-Altiplano de Guatemala (GASOCAG) utilizando el índice de similitud de Manhattan.



**Figura 17.** Análisis de conglomerado para la relación de plantas endémicas según su origen y el Gradiente Altitudinal Sur-occidente Costa-Altiplano de Guatemala (GASOCAG) utilizando el índice de similitud de cuerda.



El Cuadro 6 muestra los resultados del análisis de DCA para plantas endémicas junto con la indicación de los pisos altitudinales propuestos según los análisis de conglomerados. Todos los resultados usando diferentes tipos de índices de similitud dieron los mismos resultados para las especies endémicas del GASOCAG.

**Cuadro 8.** Correspondencia de los eigen valores del eje 1 del análisis de correspondencia sin tendencia (DCA) para las plantas endémicas y su correspondencia con los rangos de altura. Eigen valores contrastados con los diferentes índices de similitud en el análisis de conglomerados y el piso correspondiente en el Gradiente Altitudinal Sur occidente Costa Altiplano de Guatemala.

<b>DCA</b>		<b>Pisos altitudinales</b>		
<b>Eje 1</b>	<b>Elevación</b>	<b>Jaccard</b>	<b>Manhattan</b>	<b>Cuerda</b>
0	900	II	II	II
0	1000			
0	1100			
129	500			
129	600			
129	700			
129	800			
160	1200	III	III	III
205	1300			
212	1400			
222	1500	IV	IV	IV
230	1600			
238	1700			
240	1800			
250	1900			
301	2000			
341	2100	V	V	V
343	2200			
343	2300			
361	2400			
364	2500			
364	2600			
373	2700			
376	2800			

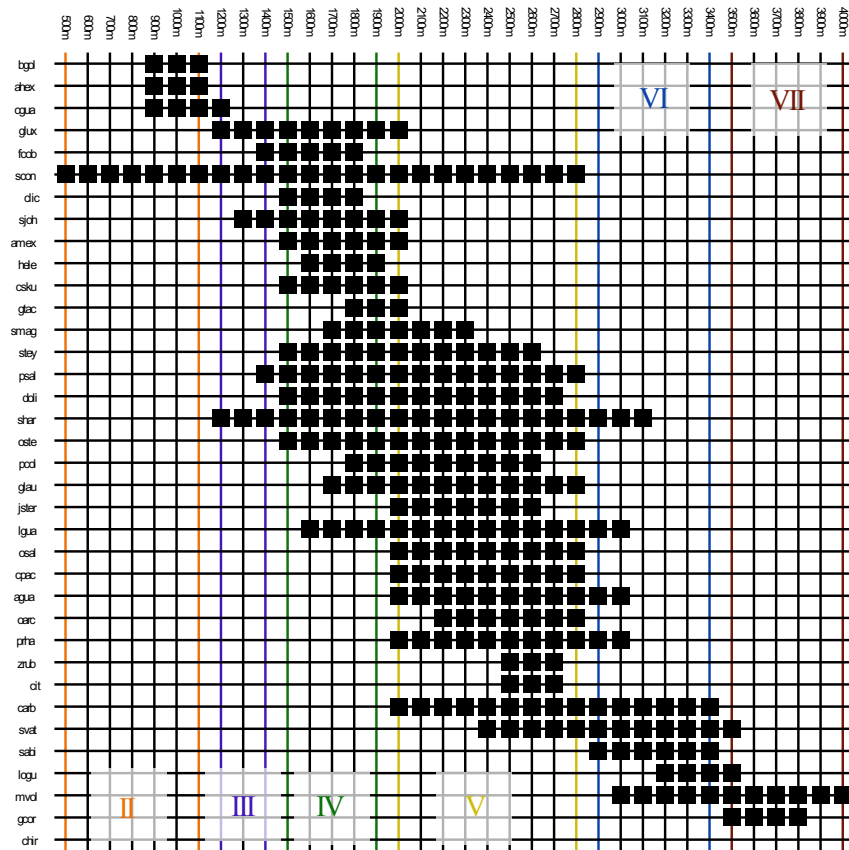


## Continuación cuadro 8

DCA		Pisos altitudinales		
Eje 1	Elevación	Jaccard	Manhattan	Cuerda
475	2900	VI	VI	VI
505	3000			
556	3100			
618	3200			
618	3300			
618	3400			
706	3500	VII	VII	VII
720	3900			
720	4000			
790	3600			
790	3700			
790	3800			

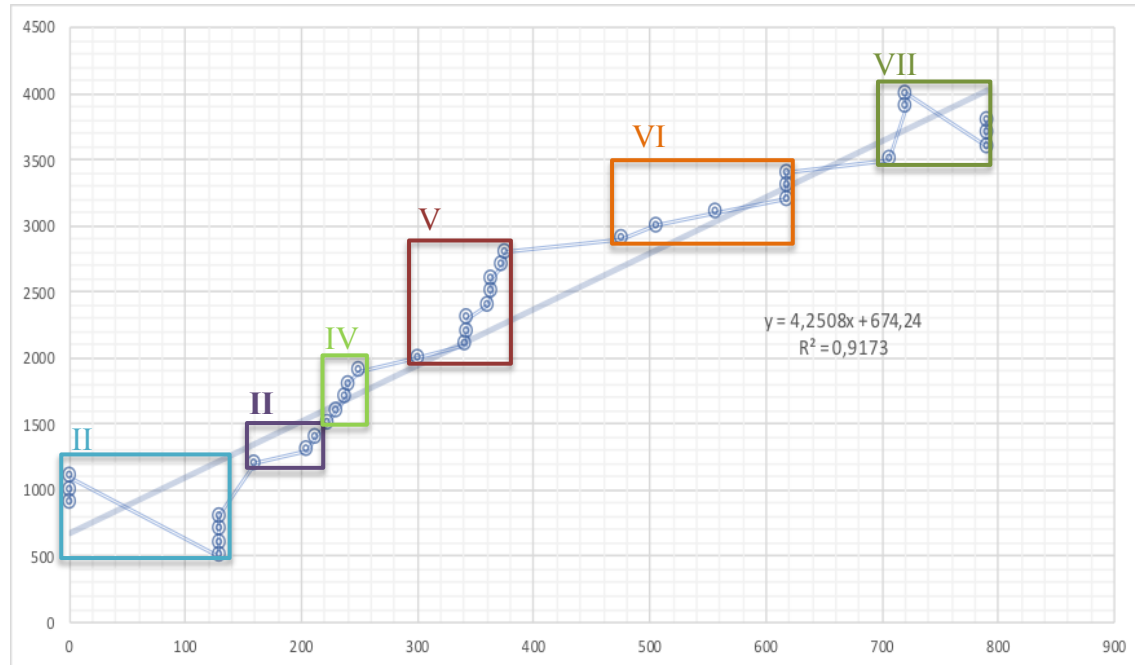
Redundante con el análisis de seriación con toda la base de datos, (ver Figura 18) se observan especies con amplia distribución. Por ejemplo, *Styrax conterminus* (scon) que presenta un rango altitudinal muy amplio (500 msnm a 2800 msnm), similar a *Symplocos hartwegii* (shar) (1200 msnm a 3100 msnm). Tanto en el análisis de conglomerados como en el de seriación, se observa un patrón parecido a los resultados del análisis realizado a la base de datos completos, con la diferencia que el número de pisos aumentó, ya que las especies endémicas en general tienden a presentar una distribución mas específica. Sera necesario aumentar la información sobre plantas endémicas de los pisos más bajos para definir la de plantas endémicas. Mientras más datos se puedan obtener, mejores serán los resultados para definir los pisos de manera más clara y concisa. Además, dará una mejor interpretación de las relaciones entre pisos que están ocurriendo dentro del gradiente altitudinal estudiado.

**Figura 18.** Análisis de seriación utilizando la presencia y ausencia de las plantas endémicas presentes en el Gradiente Altitudinal Sur-occidente Costa-Atiplano de Guatemala (GASOCAG)



Luego de realizar la definición de los pisos, presento en la Figura 20 nuevamente la tendencia de los datos, pero con los pisos ya establecidos. En el análisis de seriación, los cortes entre los pisos no son fáciles de observar. En el caso de los pisos IV y V es más difícil de observar y esto se refleja tanto en los resultados de los Análisis de Conglomerado, como en el DCA. La posición de los pisos II y III no se encuentran de forma ordinal si no que uno se encuentra al revés del orden esperado. Esto también puede deberse a la falta de datos en los pisos altitudinales de 0 msnm a 400 msnm.

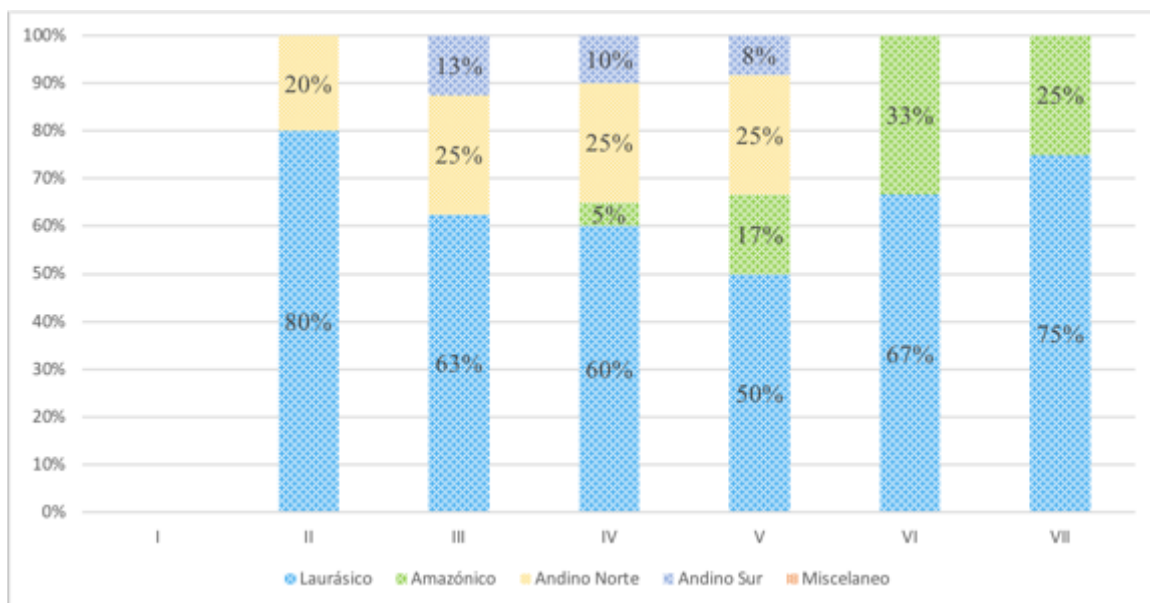
**Figura 19.** Relación entre los eigen valores obtenidos del eje 1 del DCA contrastados con los valores de elevación de plantas endémicas en el Gradiente Altitudinal Sur-occidente Costa-Altiplano de Guatemala (GASOCAG). Cada piso altitudinal marcado con un cuadro de diferente color.



Una vez establecidos los pisos altitudinales, realicé el análisis del porcentaje de familias presentes en cada piso altitudinal dependiendo de su origen fitogeográfico (ver figura 20). Este análisis presenta un patrón muy diferente al mostrado por la base de datos completa. El piso altitudinal II presenta una frecuencia mayor de plantas de origen Laurásico (80%) y un porcentaje menor de plantas de origen Andino Norte (20%). El piso III tiene una dominancia de plantas con origen Laurásico (63%), aumentan las plantas con origen Andino Norte (25%) y aparece un porcentaje de plantas de origen Andino Sur (13%). En el piso altitudinal IV se mantienen los porcentajes muy similares al del piso III. Las plantas de origen Laurásico tienen una dominancia (60%) seguido de una frecuencia de Andino norte (10%), Andino Sur (10%) y aparece un pequeño porcentaje de plantas con origen Amazónico (5%). En el piso altitudinal V el porcentaje de plantas con origen Laurásico disminuye, pero siguen siendo dominantes (50%), las plantas de origen Amazónico aumentan también su porcentaje (17%) y las plantas de origen Andino tanto Norte (25%) cómo Sur (8%), mantienen un porcentaje de frecuencia similar que en el piso

IV. El piso altitudinal VI muestra una dominancia de plantas de origen Laurásico (67%) y el resto representa plantas de origen Amazónico (33%). El piso VII muestra una dominancia de plantas de origen Laurásico (75%) y el resto muestra una frecuencia de plantas de origen Amazónico (25%). En los últimos dos pisos altitudinales no hay presencia de plantas de origen Andino, tanto Norte como Sur. En ninguno de los siete pisos se muestra la presencia de plantas de origen Misceláneo. En todos los pisos definidos se ve una clara dominancia de plantas de origen Laurásico. En todos los pisos esta frecuencia de plantas de origen Laurásico es igual o mayor al 50% (ver Figura 20).

**Figura 20.** Porcentaje de frecuencia de familias por origen fitogeográfico presentes dentro de cada piso altitudinal en el Gradiente Altitudinal Sur Occidental Costa Altiplano de Guatemala.



Dentro de las plantas endémicas también encontré plantas con una distribución muy amplia. Por ejemplo, *Styrax conterminus* (scon) se repite y se encuentra desde los 500 msnm a 2800 msnm apareciendo en los pisos altitudinales II hasta el V. *Styrax steyermarkii* (stey) se distribuye desde 1500 msnm a 2600 msnm estando presente en los pisos altitudinales IV y V. *Symplocos hartwegii* (shar) se encuentra desde 1200 msnm a 3100

msnm estando presente en los pisos altitudinales III, IV, V y VI. Por último, *Comarostaphylis arbutoides* (carb) se encuentra distribuida desde 2000 msnm a 3400 msnm pasando por los pisos V, VI y VII.



## VIII. DISCUSIÓN

Guatemala es un país localizado en el norte de Mesoamérica nuclear y es uno de los países con más alta diversidad biológica en el mundo (Schuster 2006). Mucha de su diversidad se debe a la compleja topografía del país ya, que esta es resultante de la interacción de tres placas continentales: Norteamérica, Cocos y Caribe (Mann 2007). Como parte de esto, la interacción entre los bloques Maya y Chortis ha hecho que el terreno del país se preste para albergar una gran diversidad biológica (Iturralde-Vinent 2006). Para poder entender los cambios que suceden en los ecosistemas es necesario conocer tanto la historia geológica del lugar, así como eventos que pudieron dar origen a un ecosistema en una región establecida (Islebe y Kappelle 1994). Si se desean conocer los cambios futuros que ocurrirán en un ecosistema, es necesario conocer la composición actual del ecosistema y cómo esta ha cambiado a lo largo del tiempo. Por eso, es importante realizar estudios tanto cualitativos como cuantitativos que aporten conocimientos sobre los ecosistemas.

El objetivo de este proyecto era el análisis de los cambios de vegetación y su origen fitogeográfico en el gradiente de elevación altitudinal Suroccidente Costa Altiplano de Guatemala (GASOCAG). Escogí esta zona porque, a pesar de que se han realizado estudios de diversidad de especies vegetales, ninguno ha analizado el patrón fitogeográfico para el gradiente altitudinal en la zona. Además de esto, la zona del altiplano ha presentado evidencia de megafauna durante el pleistoceno (Cano y Schuster 1995; Lucas 2014; Colón 2015) lo cuál ha generado un interés por estudiar la zona para poder comprender la ecología durante el Gran Intercambio Biótico Americano. Además, existe evidencia de la existencia de un glaciar en la zona alta de los Cuchumatanes de alrededor de 60 km<sup>2</sup> en una elevación mayor a los 3600 msnm durante el Cuaternario tardío (Lachniet y Vazquez-Selem 2005).

El Gran Intercambio Biótico Americano ha sido uno de los eventos que más ha influenciado el origen de la biota de Centroamérica y sobre todo de Guatemala. Se sabe que el istmo de Centroamérica no se cerró hasta hace aproximadamente 3.5 millones de años atrás (Iturralde-Vinent 2006), aunque existe evidencia reciente que sugiere que el istmo de Panamá se cerró hace aproximadamente 6 millones de años atrás o más (Bacon *et al.* 2015). El norte de Guatemala estuvo conectado a Norteamérica desde hace

aproximadamente 70 a 75 millones de años (Iturralde-Vinent 2006). Esta conexión pudo dar una oportunidad a plantas Laurásicas para distribuirse con una mayor cobertura relativa en el país, aunque eventos como la colisión de un meteorito en la región del Chicxulub en la península de Yucatán y cambios en el clima, afectaron la distribución de plantas, tanto de Laurasia como de Gondwana (Hildebrand 1991), al menos durante la transición Cretácico-Terciario. La conexión mas continua de Guatemala con Norteamérica persistió durante el resto del Terciario, hasta que eventualmente se diera la mencionada conexión con Suramérica.

Ahora en décadas recientes, la zona se ha visto afectada por el cambio de uso de suelo, erosión y otros factores que han hecho a los ecosistemas más vulnerables al creciente cambio climático, por lo que es importante conocer cómo la vegetación cambiará en un futuro en respuesta a dichos cambios. Para poder entender los cambios que el ecosistema puede llegar a tener, es necesario entender cómo se encuentran actualmente distribuidas las especies a lo largo de dicho gradiente ambiental, como es el GASOCAG. Este estudio es un primer paso en comprender la dinámica de cambio que existe en los patrones de migración de especies ya que no todas las especies migran a las mismas velocidades (Gillson 2015). No se puede decir que una especie migró si no se tienen registros que definan la posición previa de los organismos.

Los resultados obtenidos son similares a los encontrados tanto por Avendaño (2012) en las verapaces cómo a los resultados de Islebe y Kappelle (1994) que compararon la vegetación de Guatemala y Costa Rica.

## **A. PISOS ALTITUDINALES Y PATRONES ENCONTRADOS.**

Los pisos altitudinales son definidos por las relaciones existentes entre las especies vegetales presentes, lo cual fue evidenciado con el análisis estadístico de la base de datos del GASOCAG (DCA, análisis de conglomerados y seriación). Por tal motivo, se debe entender dicha relación por la presencia de especies tanto especialistas cómo generalistas. Esto se puede observar en el análisis de seriación (ver Figura 10), dónde las especies que se encuentran en rangos altitudinales más amplios muestran líneas a lo largo de todo el gradiente altitudinal como, por ejemplo, *Styrax conterminus* (scon) *Comarostaphylis*



*arbutoides* (carb) entre otras. El piso altitudinal I va desde 0 msnm hasta 699 msnm. Tanto en los análisis del DCA (ver Figura 11) cómo en los análisis de conglomerado (ver Figura 8, Figura 9 y Figura 10) se puede ver de forma clara la asociación entre los datos de este rango altitudinal. Tiene una dominancia de plantas de origen Gondwaniano, con una alta frecuencia de especies con centro Misceláneo (45%). También, cuenta con especies con centro Amazónico (27%) y Andino norte (21%) y en menor porcentaje, especies de centro Andino Sur (3%). Las especies de origen Laurásico presentan un porcentaje de frecuencia muy bajo (3%). Esto responde a mi hipótesis de investigación basada en lo sugerido por Gentry (1982), que afirma que las plantas de origen amazónico tendrán dominancia en los pisos bajos sobre las especies de origen Laurásico. El piso altitudinal II va desde 700 msnm hasta 1299 msnm, se encuentra dominado por plantas de origen Gondwaniano, con una frecuencia de plantas con centro Amazónico (40%), la frecuencia de plantas con centro misceláneo disminuye de forma significativa (7%) y las plantas con un origen Laurásico aumentan su porcentaje de frecuencia (33%), las especies de origen Andino Sur no aparecen en este piso. Tanto en el piso I cómo en el II, las plantas con un origen Andino Norte se encuentran presentes con un porcentaje de frecuencia muy bajo. Este patrón también responde a la hipótesis establecida ya que los pisos más bajos se encuentran dominados por especies con origen Amazónico y, al ir incrementando la elevación, aumenta la frecuencia de especies con un origen Laurásico hasta dominar en los pisos más altos.

El piso altitudinal III va desde 1300 msnm hasta 1799 msnm y responde a la hipótesis de investigación ya que muestra una dominancia de plantas de origen Laurásico (50%). A su vez, las especies de origen Amazónico reducen su frecuencia en este piso altitudinal (13%). En este piso también aparecen especies de origen Andino con un mayor porcentaje de Andino norte (31%) y poca frecuencia de Andino sur (6%). Este patrón responde a lo propuesto por Gentry (1982) que indica que las plantas con origen Laurásico dominan los bosques montanos y la vegetación de elevaciones superiores. El piso altitudinal IV va desde 1800 msnm los 2399 msnm y está dominado por especies de origen Laurásico (50%), la frecuencia de plantas de origen Amazónico se mantiene muy similar al piso III (12%). En este piso aparecen nuevamente plantas de origen misceláneo (10%) y se reduce el porcentaje de frecuencia de plantas de origen Andino Norte (26%) y Andino

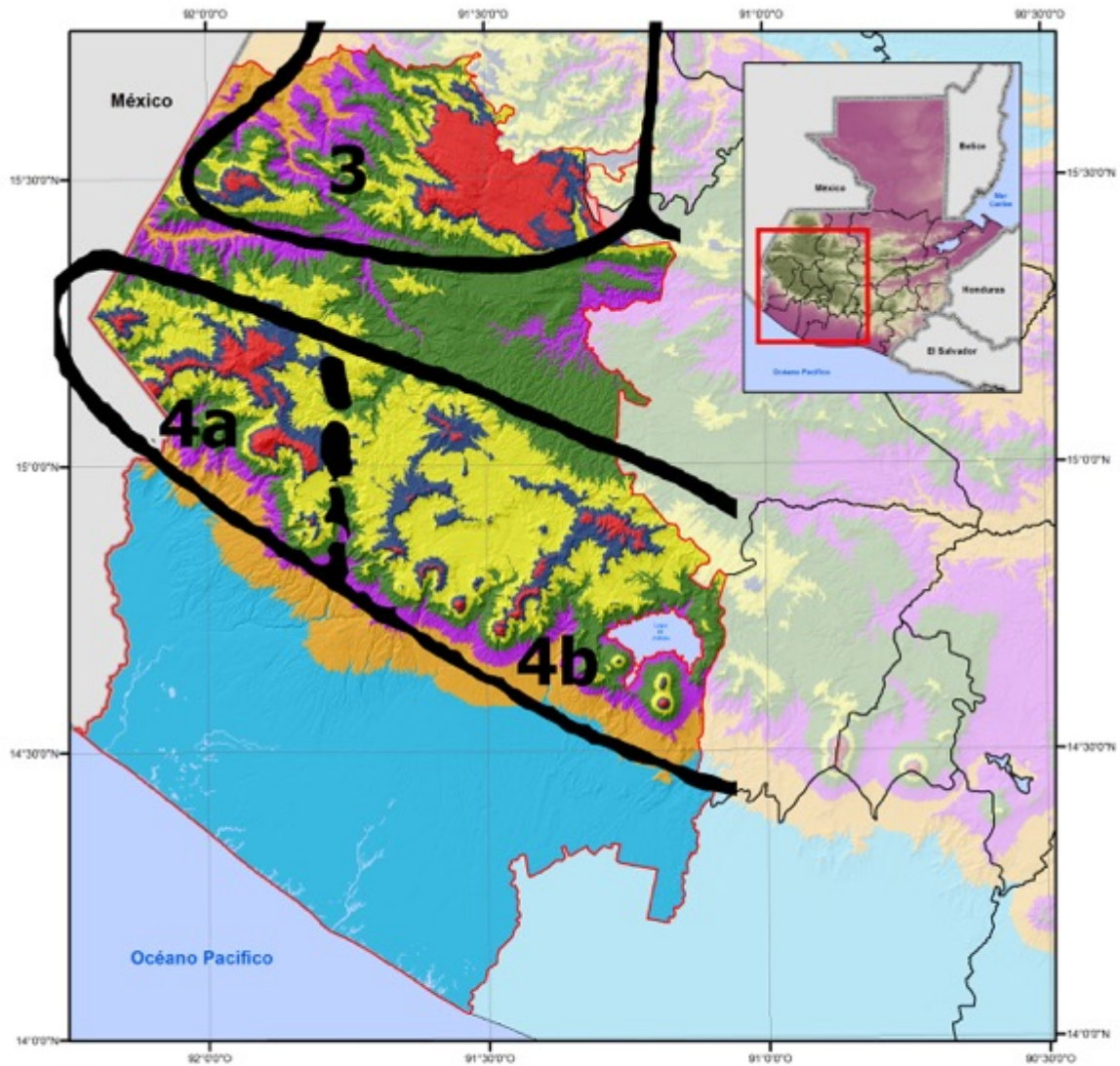
Sur (2%). Esto responde de igual ya que las especies con origen Andino serán más frecuentes en elevaciones medias que en elevaciones altas o bajas. El piso altitudinal V va desde 2300 msnm hasta 2899 msnm. Este piso es muy similar al III con una dominancia de plantas de origen Laurásico (58%) seguido por una frecuencia de plantas con origen Andino Norte (26%) y Andino sur (5%) en menor porcentaje.

El piso altitudinal VI se encuentra desde 2900 msnm hasta 3199 msnm y presenta una dominancia de plantas con origen Laurásico (70%). Las plantas de origen Amazónico (10%), Andino Norte (10%) y Misceláneo (10%) tienen la misma frecuencia. De igual manera en este piso altitudinal sustenta la hipótesis de trabajo ya que las plantas de origen Andino son más abundantes en elevaciones medias, las amazónicas en tierras bajas y las Laurásicas en tierras altas. El piso altitudinal VII va desde 3200 msnm hasta 4000 msnm y presenta dominancia de plantas de origen Laurásico (55%). En este piso aparecen nuevamente plantas con un origen Andino Sur (7%) y las plantas con un origen Andino Norte (21%) aumentan su frecuencia en este piso altitudinal.

Los pisos altitudinales propuestos, los definí luego de una serie de análisis sistemáticos a una base de datos. Una vez establecidos dichos pisos altitudinales, analicé los patrones que pueden ser observados tanto dentro de cada uno como con los otros pisos del gradiente altitudinal. Hasta este punto, el análisis es meramente estadístico, y así los patrones emergentes deben explicarse en función de procesos biogeográficos. El primer patrón que analicé es el del grupo de plantas del piso altitudinal VII (3200 msnm hasta 4000 msnm), ya que, según el análisis de conglomerados (con los tres índices de similitud), se encuentra aislado del resto de pisos altitudinales (el análisis de seriación lo muestra de forma no tan evidente). Con el objetivo de explicar dicho patrón, superpuse en un mapa de elevación con los pisos altitudinales (ver Figura 12) las zonas endémicas propuestas por Schuster *et al.* (2000). En la Figura 21 se observa que el piso altitudinal VII se representa con el color rojo y se encuentran dentro de zonas de endemismo, siendo estas: el Occidente de la Sierra de los Cuchumatanes y montaña de Cuilco, la porción occidental de la Cadena Volcánica y la porción central de la Cadena Volcánica. Estas áreas de endemismo, basadas en distribución de Pasálidos, han sido ampliamente estudiadas desde su propuesta y se han extrapolado a patrones geográficos de diferentes organismos para comprender las

implicaciones biogeográficas y de conservación. Se han realizado estudios con escarabajos (Passalidae) (Schuster *et al.* 2000; Schuster y Cano 2001; Beza *et al.* 2011), abronias (*Abronia*) (Ariano 2010) y ratones (Pérez *et al.* 2012) entre otros. Con este estudio agregó evidencia fitogeográfica que puede sustentar dichas zonas de endemismo ya que el piso altitudinal VII muestra una separación marcada del resto de pisos y corresponde a elevaciones superiores a 3200 msnm.

**Figura 21.** Mapa de elevación representando los pisos altitudinales por color y la superposición de zonas de endemismo propuestas por Schuster *et al.* (2000). 3=Occidente de la Sierra de los Cuchumatanes-Montaña de Cuilco; 4a= Porción occidental de la Cadena Volcánica y 4b= Porción Central de la Cadena Volcánica.



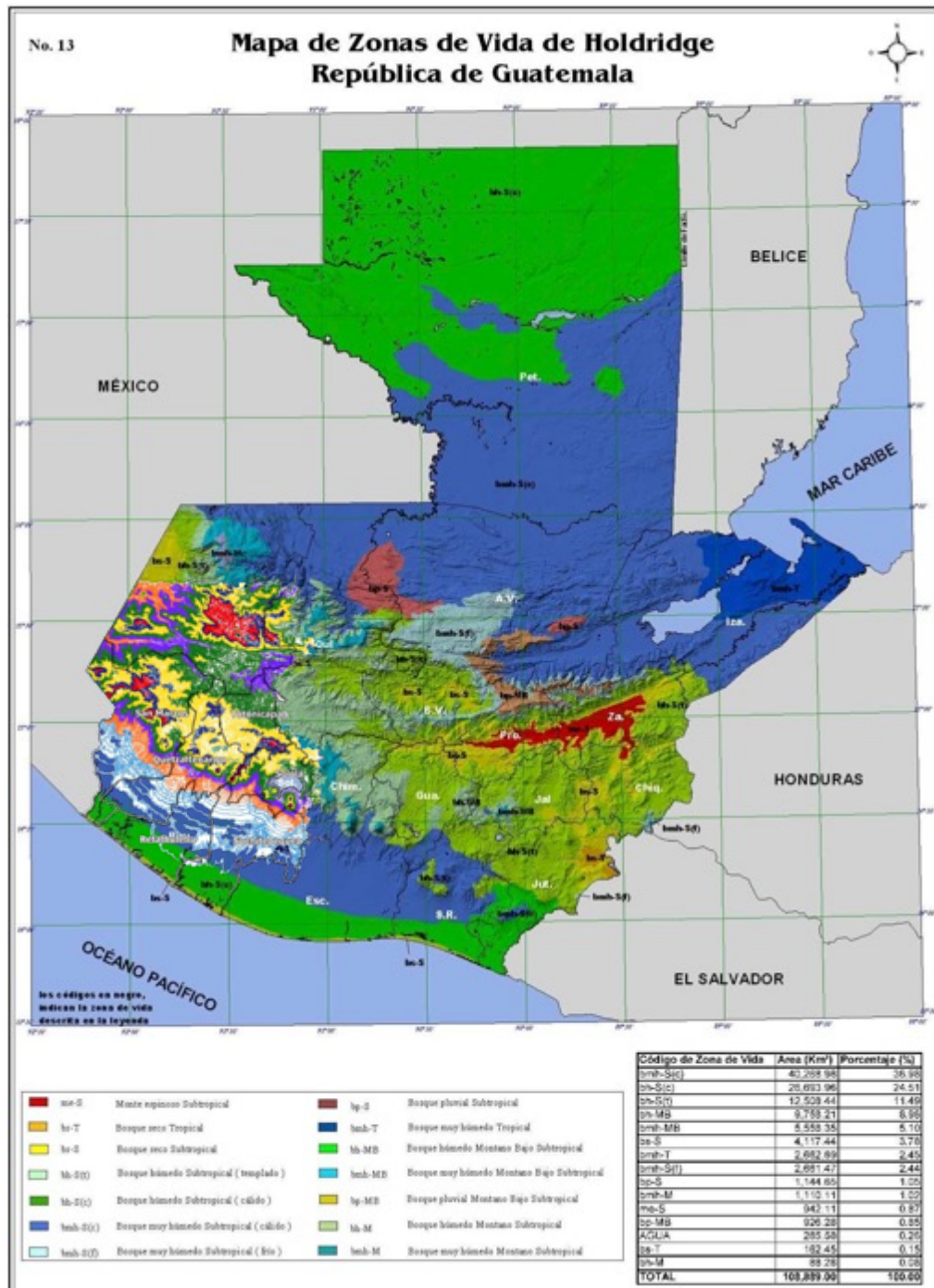
**Mapa de pisos altitudinales del Gradiente Altitudinal Sur-Occidente Costa-Altiplano de Guatemala (GASOCAG)**

Universidad del Valle de Guatemala Facultad de Ciencias y Humanidades Departamento de Biología		<b>Leyenda</b> Límite área de estudio Límite Internacional Cuerpos de agua	<b>Pisos altitudinales</b> 0 - 600 (Estrato 1) 601 - 1,200 (Estrato 2) 1,201 - 1,700 (Estrato 3) 1,701 - 2,300 (Estrato 4) 2,301 - 2,800 (Estrato 5) 2,801 - 3,100 (Estrato 6) 3,101 - 4,201 (Estrato 7)
Proyección mapa digital: UTM zona 15N, Datum WGS 1984 Proyección mapa impreso: Coordenadas geográficas, Esferoide de Clarke 1886			
Edición: Z. Lopez Laboratorio SIG/CEAB	Fuente: Atlas Temático MAGA, IGN, JICA -2002- Guatemala, febrero 2019		

Otro patrón que se observa es el de los pisos altitudinales III, IV y V, ya que, según los análisis de conglomerados (utilizando Jaccard y Cuerda) y de seriación (Figura 10), están muy relacionados y pertenecen a un grupo (ver Figura 7 y 9). Decidí separar este grupo de pisos en tres y no conservarlos como un solo piso ya que los análisis de conglomerados usando el índice de similitud de Jaccard y Cuerda toman en cuenta la presencia y ausencia de datos para realizar las agrupaciones. Por esta razón los resultados de estos análisis muestran relaciones similares. De forma contrastante, el análisis de conglomerado con el índice de Manhattan fue muy diferente. Los tres pisos se separan en diferentes grupos, y se observa que el piso III está más relacionado con el piso I y II, mientras que el piso IV y V forman un grupo mayor con el piso VI. Se observa además que el piso V y VI están más relacionados entre sí que con el piso IV. Esta separación es difícil de observar únicamente a través de la seriación ya que las divisiones entre cada uno de estos pisos no se encuentran claramente definidas. Este patrón puede estar relacionado a que existe una clara separación entre los pisos inferiores y los superiores de los pisos medios del gradiente altitudinal. El grupo de pisos inferiores incluye el piso I y II con una alta frecuencia de especies de origen Gondwaniano (Amazónico, Andino y Misceláneo). La diferenciación entre estos pisos y el resto de los pisos en el gradiente altitudinal es muy clara en el análisis de seriación (ver Figura 10).

La distribución fitogeográfica y el establecimiento de ensamblajes a lo largo de pisos altitudinales no responden a una sola variable, más bien, son un conjunto complejo de distintas variables que interactúan con la biota del lugar (Antonelli y Sanmartín 2011). Para poder analizar otra variable sobrepuse isolíneas del mapa de elevación de la Figura 12 en un mapa de zonas de vida (ver Figura 22). Este mapa muestra como los pisos altitudinales se distribuyen dentro de las diferentes Zonas de Vida establecidas para Guatemala. Esto ayuda a explicar tanto las distribuciones de las plantas en el gradiente altitudinal como las relaciones existentes entre los pisos altitudinales desde una perspectiva climatológica, ya que las Zonas de Vida no están basadas en información fitogeográfica

**Figura 22.** Mapa de las zonas de Vida de Holdridge con isolíneas sobrepuestas representando los pisos altitudinales.



Fuente: MAGA 2005

Al incluir el análisis del mapa de zonas de vida, se observa una relación más estrecha entre los pisos I y II que con el resto de los pisos en el gradiente, ya que estos pisos comparten Zonas de Vida. El piso I se encuentra dentro de la Zona de Vida de Bosque húmedo Subtropical (cálido) y Bosque muy húmedo Subtropical (cálido). El piso altitudinal II comparte Bosque muy húmedo Subtropical (cálido) con el piso altitudinal I. Esto podría explicar la relación más estrecha que existe entre estos dos pisos, según el patrón emergente del análisis de conglomerado usando el índice de Manhattan. Los pisos altitudinales III, IV y V se distribuyen dentro de Bosque muy húmedo Montano Bajo y Bosque húmedo Montano Bajo. Esto podría explicar la estrecha relación entre los tres pisos altitudinales tanto en el análisis de conglomerados como en el análisis de seriación. El piso altitudinal III se encuentra en el borde entre Bosque muy húmedo Subtropical y Bosque Muy húmedo Montano Bajo. Por esta razón, el piso altitudinal se encuentra relacionado a los pisos I y II según el análisis de conglomerado utilizando el índice de Manhattan (ver Figura 8). El piso altitudinal VI se encuentra en el borde entre la zona de vida de Bosque muy húmedo Montano Bajo y Bosque muy húmedo Montano Subtropical. Esto podría explicar porque en los análisis de conglomerado este piso se encuentra más relacionado a los pisos III, IV y V. Finalmente, el piso VII se encuentra restringido a la zona de vida de Bosque muy húmedo Montano Subtropical.

Al utilizar el método de seriación es posible observar las plantas que son de amplio espectro y que se encuentran representados en varios pisos altitudinales. Un ejemplo es *Styrax conterminus* (scon) que se encuentra desde 500 msnm hasta 2800 msnm, un rango de 2300 metros. Otro es la *Comarostaphylis arbutoides* (carb), que se encuentra desde 2000 msnm hasta 3400 msnm, un rango altitudinal de 1400 metros. Por otro lado, están las especies de distribución mucho más restringida, estando entre estas *Priva lappulaca*, *Ipomea nil*, *Echinochola colonum*, *Ipomea congesta* y *Bohemeria nivea*, entre otras.

Entre los factores que pudieron afectar estos patrones de distribución se encuentra la historia geológica del lugar. Guatemala se encontró conectada con Norteamérica por más tiempo que con Suramérica (Donnelly *et al.* 1990). Es posible que esta sea una razón por la cual las plantas de origen Laurásico tengan presencia en todos los pisos altitudinales. Otro factor que pudo afectar estos patrones fueron las glaciaciones del Pleistoceno

(Lachniet y Vazquez-Selem 2005). Los incrementos y disminuciones de temperatura posiblemente forzaron a que la vegetación migrara en el gradiente altitudinal causando que los pisos intermedios tuvieran un ensamble muy similar entre ellos y los pisos de los extremos se diferenciaron más drásticamente (ver Figura 13).

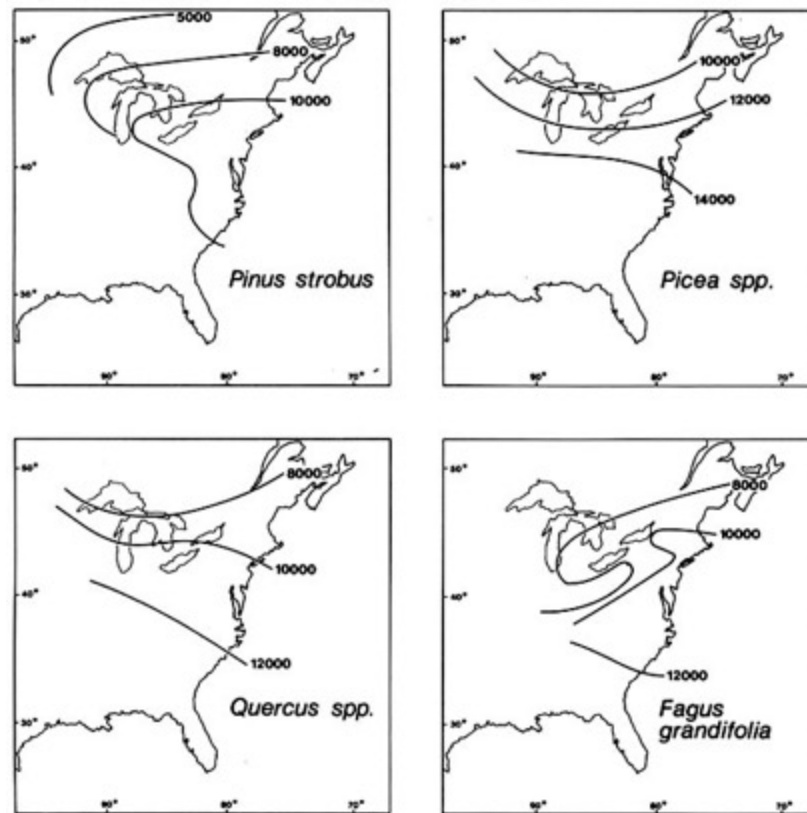
## **B. ANÁLISIS DE ESPECIES ENDÉMICAS**

El análisis de seriación (ver Figura 19) refleja las estrechas relaciones entre los 7 pisos altitudinales definidos para las especies endémicas. Todos los pisos altitudinales de plantas endémicas tienen una dominancia de especies de origen Laurásico, lo cual puede ser resultante de una conexión temporal más prolongada de Guatemala con Norteamérica, en comparación con Suramérica (Iturralde-Vinent 2006). Esto probablemente permitió que las especies Laurásicas que llegaron tuvieran más tiempo dispersarse por el territorio guatemalteco y luego aislarse (Cox 2016). Aunque, eventos de grandes magnitudes como la colisión del meteorito en Chicxulub (Hildebrand 1991) y la explosión de los chocoyos (Lohse *et al.* 2018), pudieron afectar drásticamente la biota del lugar. Además, el origen Laurásico implica adaptaciones a áreas con condiciones ambientales más drásticas y variables en comparación con los trópicos, al menos en cuanto a la variabilidad latitudinal (Janzen 1967). Estas adaptaciones probablemente permitieron que las especies Laurásicas pudieran dispersarse con mayor facilidad en regiones con climatología de bajas temperaturas cercanas a cero grados centígrados (zona de influencia glacial durante el Pleistoceno) (Sauer 1988). Las plantas endémicas de origen Laurásico, durante los cambios de formación y desaparición de glaciación, lograron atravesar barreras de montañas y dominar los valles, mientras que las especies de origen Gondwaniano no lograron dispersarse de igual manera (Islebe y Hooghiemstra 1995). En la Figura 23 se observan patrones de migración de algunas especies de plantas durante la influencia de las glaciaciones y el deshielo en Estados Unidos. No todas las especies migran al mismo ritmo a pesar de estar distribuidas en la misma zona geográfica y bajo la misma influencia climática (ver figura 23). Al iniciar el deshielo hace unos 15,000 a 10,000 años atrás (Sauer 1988) las especies pioneras como *Picea* spp. invaden las áreas donde antes hubo hielo en el este de Norteamérica. Luego, especies como *Quercus* spp. y *Pinus strobus* llegaron a dichas zonas.



La migración de especies es independiente y no precisamente una migración de la comunidad vegetal (Sauer 1988). Al igual que en estos diagramas, las especies Laurásicas en Guatemala, pudieron diferencialmente haber migrado a estas zonas y distribuirse en los valles originalmente, y por ello puede ser que las plantas de origen Laurásico sean más frecuentes en todos los pisos altitudinales.

**Figura 23.** Mapas de Norteamérica con la distribución de *Pinus strobus*, *Picea spp.*, *Quercus spp.* y *Fagus grandifolia* de plantas durante y después de las glaciaciones durante el pleistoceno.



(Fuente: Sauer 1988)

Al iniciar el deshielo y desaparecer el glaciar en la meseta de los Cuchumatanes por un aumento de la temperatura (Lachniet y Vazquez-Selem 2005), las distintas especies lograron migrar hacia altitudes superiores. Esta migración marco el inicio de un aislamiento y por lo tanto de un proceso de endemismo, previo a una distribución en un espacio geográfico común (Cox *et al.* 2005). El patrón fitogeográfico resultante de esta alternancia de expansión y contracción de distribuciones, puede ser posiblemente la explicación al patrón encontrado en los análisis de conglomerados. En cierto grado, no puede descartarse

el efecto de la naturaleza de la base de datos de especies endémicas la cual esta aun en un punto incipiente.

### **C. APLICACIONES**

El análisis de este tipo de base de datos tiene un amplio espectro de aplicaciones que van desde un simple análisis de la vegetación, hasta el diseño de procesos de restauración ecológica. La principal contribución de este trabajo es que presenta una vista preliminar a las asociaciones vegetales en el gradiente altitudinal. Esto puede utilizarse en procesos de restauración ecológica donde en muchas ocasiones se buscan plantas de rápido crecimiento para poder hacer el proceso de reforestación más rápido. Muchas veces no se toman en cuenta los análisis de las relaciones ecológicas que tienen las comunidades vegetales en diferentes zonas. Por ejemplo, las plantas de origen amazónico dominan el dosel en los bosques de tierras bajas mientras que este mismo nicho está ocupado por plantas con un origen Laurásico en bosque de tierras altas y existe una mezcla en los bosques de tierras medias. Esto tampoco significa que se deban introducir únicamente plantas del grupo dominante en un piso altitudinal. También es importante tomar en cuenta el tipo de bosque donde se está buscando realizar una restauración ecológica, ya que el tipo de bosque también responde a la orientación geográfica en la que se encuentra en la montaña, barlovento o sotavento. Si se desea hacer una restauración ecológica es necesario entender las relaciones tanto ecológicas como fitogeográficas, ya que estas responden a los procesos climáticos y geológicos que han afectado el área a restaurar durante millones de años.

Otra aplicación es hacia la temática de cambio climático, ya que este estudio sirve de un punto de partida para poder comprender cómo los bosques pueden modificarse en el futuro y cómo estos pueden migrar o cambiar su composición y crear nuevas relaciones con otros pisos. Esta aplicación se relaciona con estudios de paleoecología, como los realizados por Avendaño (2012) en el área de las Verapaces en Guatemala; Bush, M. y R. Rivera (1998), en estudios de dispersión de polen en los bosques lluviosos Neotropicales, y Dietre *et al.* (2012) analizando lluvia de polen moderno. En estos estudios se ha analizado la ecología de bosques antiguos a través del estudio de polen fósil y de bosques modernos. En estos estudios el análisis de la vegetación a lo largo de diferentes gradientes de altitud

es importante ya que el polen puede ser dispersado por viento y viajar muchos kilómetros, por lo que es importante conocer cómo se encuentra distribuida la vegetación en los gradientes altitudinales que rodean el área estudiada y así poder interpretar de mejor manera los resultados. La contribución de este estudio para comprender mejor el proceso de cambio climático es que al analizar evidencia paleoecológica de registros sedimentarios del pasado, se puede estudiar cómo ha cambiado la vegetación a lo largo del tiempo. Ultimadamente se puede extrapolar con modelaje de ambientes futuros cómo podría cambiar el bosque si llegaran a ocurrir cambios en el clima.



## IX. CONCLUSIONES

1. Encontré siete pisos altitudinales a lo largo del GASOCAG: I= 0 a 699 msnm; II= 700 a 1299 msnm; III= 1300 a 1799 msnm; IV= 1800 a 2399 msnm; V=2400 a 2899 msnm; VI= 2900 a 3199 msnm; VII= 3200 a 4000 msnm.
2. Los pisos altitudinales I y II del GASOCAG se encuentran dominados por plantas de origen Gondwaniano.
3. Los pisos III, IV, V, VI y VII se encuentran dominados por plantas de origen Laurásico.
4. Las plantas con origen Andino Norte se encuentran relativamente con frecuencias medias en todos los pisos altitudinales.
5. Las plantas con origen Andino Sur se encuentran en todos los pisos altitudinales con una frecuencia media.
6. La mayoría de las plantas Gondwanianas son en su mayoría árboles de tierras bajas dominantes de dosel y lianas; mientras que las Laurásicas dominan el dosel de bosques montanos, siendo coherentes con lo discutido por Gentry (1982) y con los resultados encontrados en el gradiente de las Verapaces, Guatemala (Avendaño 2012).
7. A diferencia del análisis con la base de datos completa, el análisis de las plantas endémicas muestra una distribución dominada por plantas de origen Laurásico.



## **X. RECOMENDACIONES**

Los inventarios de vegetación son simples, pero a su vez, son herramientas críticas para evaluar la respuesta biótica relacionada con la variabilidad ambiental que actualmente está en incremento. Por tal razón, realizar este tipo de análisis será importante para evaluar los futuros ajustes de la vegetación relacionado a con cambio climáticos. Aquí recae la importancia de darle continuidad a este estudio, incluyendo otro tipo de variables para poder analizar si estos patrones de distribución fitogeográfica responden también a otras variables cómo clima, tipo de suelo, humedad, precipitación y otro tipo de variables.

Realicé una documentación de trabajos realizados en la zona del GASOCAG, obteniendo 32 trabajos de los cuales tuve que depurar la información, basado en los criterios de selección mencionados en la metodología. En este punto me tope con varios vacíos de información ya que la zona del GASOCAG posee áreas con mucha información y áreas dónde no se ha realizado investigación. Además de esto, muchos de los documentos que encontré no presentaban la información de manera sistemática, lo cual hace que los criterios de selección tengan que ser más amplios. Muchos de los trabajos encontrados no los pude utilizar ya que carecían de la información necesaria para este tipo de análisis. Esto no implica que los estudios encontrados no tengan valor, pero, para el análisis que requería este trabajo no podían ser utilizados. De los trabajos que encontré tuve que depurar la información y modificar los criterios de selección de datos ya que no todos contaban con la misma calidad de datos. Por ejemplo, el estudio realizado por Cumes (1995) dónde trabaja la vegetación de la meseta alta de la Sierra de los Cuchumatanes, presenta listados de especies de plantas con un posicionamiento geográfico (UTM). Este trabajo no poseía datos de altura, pero con las coordenadas utilicé el programa Google Earth y logré obtener la altitud de los sitios. Otro ejemplo fue el trabajo realizado por Cano (2005) en San Marcos, dónde el trabajo no contenía referencias geográficas, pero si tenía rango altitudinal para las especies encontradas. Por esta razón fue que utilicé únicamente presencia o ausencia de las especies a lo largo del gradiente altitudinal. Es recomendable en una siguiente fase, realizar un análisis más exhaustivo que incluya trabajo de campo en el cuál se pueda obtener datos de vegetación y variables climáticas. Es importante recalcar la

contribución crítica que implica la toma de datos de referenciación geográfica, ya que permite un análisis más exhaustivo de las especies dentro del gradiente altitudinal.

En la zona del GASOCAG se ha detectado evidencia empírica de la posible presencia de un “paleolago” en el territorio del Valle de Quetzaltenango (com. personal Dardon, J.). En este sentido es importante realizar estudios de calibración paleoecológica para poder hacer un estudio de reconstrucción de los ecosistemas durante el gran intercambio biótico de América. Se recomienda realizar un análisis histórico del gradiente altitudinal y ver si existen especies que han presentado migración a lo largo del tiempo. Esto implica que también es importante definir una guía para la elaboración de este tipo de análisis, con el objetivo de que la obtención de datos tanto en campo como en bases de datos sea sistematizada y pueda ser replicable.

Se debe ampliar el análisis a otros gradientes altitudinales en el país para poder entender la distribución de plantas. Por ejemplo, estudiar los gradientes de la meseta de los Cuchumatanes hacia el norte, el gradiente de Sierra de las Minas hacia la Costa Sur, el gradiente de Sierra de las Minas hacia Bocas del Polochic, entre otros. Esta información podría proveer una base de datos que permita generar un análisis más extenso de la distribución de la vegetación y poder interpretar cómo puede cambiar con futuros cambios climáticos. Sería interesante en futuros estudios, realizar un análisis más extenso de la vegetación de origen Laurásico, ya que se conoce que ciertas especies provienen del este o del oeste de Laurasia. Igualmente, sería interesante analizar en específico el origen geográfico de plantas de Gondwana.

El análisis fitogeográfico se puede extender a bases de datos de plantas de herbarios, ya que estos poseen una gran cantidad de información que puede ser relevante para este tipo de estudios. Un análisis como el de este trabajo aplicado a una base de datos de herbario podría ser de gran utilidad para comprender de forma más detallada las relaciones que existen en los distintos gradientes altitudinales de Guatemala. Por ejemplo, la digitalización de datos del herbario sería un punto de partida que permitiría en gran manera a los herbarios que su información esté disponible para otro tipo de estudios. La utilización de bases de datos de herbarios podría ayudar a detectar con mayor facilidad los vacíos de información y así direccionar en donde realizar estudios de campo. Por tal razón,



es de gran importancia localizar los vacíos de información que hay en Guatemala, ya que esto puede ayudar a priorizar áreas de investigación y evitar duplicar datos de sitios que ya han sido estudiados y que presentan una mayor cantidad de trabajos.



## XI. LITERATURA CITADA

Alcántara, O.; I. Luna; e I. Velázquez. 2002. *Altitudinal distribution patterns of Mexican cloud forests based upon preferential characteristic genera*. Plant Ecology 161: 167–174.

Álvarez, L; W. Álvarez; F. Ásaro y H. Michel. 1980. *Extraterrestrial cause for the Cretaceous-Tertiary Extinction*. Science 208: 1095-1108.

Antonelli A. e I. Sanmartín. 2011. *Why are there so many plant species in the Neotropics?* Taxon 60(2): 403–414

Ariano, D. 2010. *Identificación de vacíos de conservación y priorización de un portafolio de áreas protegidas potenciales en bosques de montaña de Guatemala utilizando a las lagartijas arborícolas del género Abronia (Sauria: Anguinae) como modelo*. Tesis de Maestría en Ciencias en Espacios Protegidos. Universidad Autónoma de Madrid.

Arreaga, L. 2002. *Rescate y rehabilitación del complejo cerro “El Baúl” parque regional municipal Quetzaltenango*. Tesis de Licenciatura en Arquitectura, Facultad de Arquitectura, Universidad de San Carlos de Guatemala.

Avendaño, C. 2012. *Natural and cultural landscape evolution during the Late Holocene in North Central Guatemalan Lowlands and Highlands*. Tesis de doctorado en Filosofía, Departamento de Geografía, Universidad de Toronto.

Bacon C.; D. Silvestro; C. Jaramillo; B. Smith; P. Chakrabarty y A. Antonelli. 2015. *Biological evidence supports an early and complex emergence of the Isthmus of Panama*. Proceedings of the National Academy of Sciences 112(19): 6110-6115.

Beza, C.; E. Cano; J. Schuster; D. Archila y M. Palmieri. 2011. *Biogeografía molecular de escarabajos (Coleoptera: Passalidae) del género Ogyges grupo “laevissimus” y sus implicaciones en la conservación de los bosques nubosos de Guatemala*. Revista de la Universidad del Valle de Guatemala 23: 18-22.

Bush, M. y R. Rivera. 1998. *Pollen dispersal and representation in a neotropical rainforest*. Global Ecology and Biogeography Letters 7: 379–392

Brueckner, H; G. Lallemand; V. Sisson; G. Harlow; S. Hemming; U. Martens; T. Tsujimori y S. Sorensen. 2009. *Metamorphic reworking of a high pressure–low temperature mélange along the Motagua fault, Guatemala: A record of Neocomian and Maastrichtian*. Earth and Planetary Science Letters 284(1-2):228-235.

Campbell, J. y J. Vannini. 1989. *Distribution of amphibians and reptiles in Guatemala and Belize*. Proceedings of the Western Foundation of Vertebrate Zoology 4(1):1-21.

Cano, O. 2005. *Estudio de la comunidad vegetal presente en San José Nueva Esperanza, San Miguel Ixtahuacan, San Marcos*. Tesis de Licenciatura en Ingeniería Agrónoma en Producción Agrícola, Facultad de Agronomía, Universidad de San Carlos de Guatemala.

----- y J. Schuster. 1995. *Fósiles pleistocénicos de Chivacabé, Huehuetenango, Guatemala: Expedición UVG-1993*. Revista de la Universidad del Valle de Guatemala 5:11-14.

Cione, A.; G. Gasparini; E. Soibelzon; L. Soibelzon y E. Tonni. 2015. *The great American biotic interchange: A South American perspective*. Springer Briefs in Earth System Sciences Series. Springer Netherlands, Dordrecht, Países Bajos.

Correa, A; M. Bush; L. Pérez; A. Schwalb y K. Cabrera. 2011. *Pollen distribution along climatic and biogeographic gradients in northern Central America*. The Holocene 21(4):681-692.

-----; Y. Dechnik; S. Lozano-García; M. Caballero. 2014. *Detrended correspondence analysis: A useful tool to quantify ecological changes from fossil data sets*. Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana 66(1): 135-143.

CONAP (Consejo Nacional de Áreas Protegidas). 2008. *Guatemala y su Biodiversidad: Un Enfoque Histórico, Cultural, Biológico y Económico*. Documento técnico 67 (06-2008). Guatemala, Guatemala. 646 pp.

Cox, B. y P. Moore. 2005. *Biogeography: An ecological and evolutionary approach*. 7a. Ed. Blackwell Publishing, Reino Unido. 429 pp.

-----, P. Moore y Ladle R. 2016. *Biogeography: An ecological and evolutionary approach*. 9a Ed. Blackwell, Reino Unido. 482 pp.

Cumes, M. 1995. *Estudio preliminar de los suelos y vegetación de la meseta alta de la Sierra de los Cuchumatanes*. Tesis de Licenciatura en Ingeniería Agrónoma en Recursos Naturales, Facultad de Agronomía, Universidad de San Carlos de Guatemala.

Dietre, B.; E. Gauthier y F. Gillet. 2012. *Modern pollen rain and fungal spore assemblages from pasture woodlands around Lake Saint-Point (France)*. *Review of Paleobotany and Palynology* 186:69-89

Diffenbaugh, N.; y C. Field. 2013. *Changes in ecologically critical terrestrial climate conditions*. *Science* 341:486-492.

Dix, M.; J. Fernández. 2001. *Inventario Nacional de los Humedales de Guatemala*. UICN-Mesoamérica: CONAP: USAC. San José Costa Rica. 176 pp

Donnelly, T; G. Horne; R. Finch y E. López-Ramos. 1990. *Northern Central America; America; The Maya and Chortis Blocks*. *The geology of North America* H:37-76.

Dorsey B.; T. Gregory; C. Sass y C. Specht. 2018. *Pleistocene diversification in an ancient lineage: a role for glacial cycles in the evolutionary history of *Dioon Lindl.* (Zamiaceae)*. *American Journal of Botany* 105(9): 1512–1530.

Gillson, L. 2016. *Biodiversity Conservation and Environmental Change: Using Paleocology to Manage Dynamic Landscapes in the Anthropocene*. Oxford University Press, Oxford. 215 pp.

Gentry, A. 1982. *Neotropical Floristic Diversity: Phytogeographical connections between central and South America, Pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the Andean Orogeny?* *Annals of the Missouri Botanical Garden* 69(3): 557-593.

Hammer, Ø.; D. Harper; P. Ryan. 2001. *PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis*. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9 pp.

Hammer, Ø. 2018. *PAST: Paleontological statistics Reference Manual*. Natural History Museum. University of Oslo. Norway. 265 pp.

Harvey, C.; O. Komar; R. Chazdon; B. Ferguson; B. Finegan; D. Griffith; M. Martínez-Ramos; H. Morales; R. Nigh; L. Soto-Pinto; M. van Breugel y M. Wishnie. 2008. *Integrating agricultural landscapes with biodiversity conservation in the Mesoamerican hotspot*. *Conservation Biology* 22:8-15.

Hesse, M; H. Halbritter; R. Zetter; M. Weber; R. Buchner; A. Frosch-Radivo y S. Ulrich. 2009. *Pollen terminology: an illustrated handbook*. Springer, New York. 273 pp.

Hildebrand, A.; G. Penfield; D. Kring; M. Pilkington; A. Camargo; S. Jacobsen; y W. Boynton. 1991. *Chicxulub Crater: A possible Cretaceous/Tertiary boundary impact crater on the Yucatan Peninsula, Mexico*. *Geology* 19:867-871.

Hill, M. y H. Gauch. 1980. *Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique*. *Vegetatio* 42: 47-58.

Holdridge, L. 1967. *Life Zone Ecology*. Tropical Science Center. San José, Costa Rica. 149 pp.

Holland, S. 2008. *Detrended Correspondence Analysis (DCA)*. Department of Geology, University of Georgia, Athens, GA. 9 pp.

Hulme, M.; E. Barrow; N. Arnell; P. Harrison, T. Johns, y T. Downing. 1999. *Relative impacts of human-induced climate change and natural climate variability*. *Nature* 397:688-691.

INAB (Instituto Nacional de Bosques). 2001. *Mapa de ecosistemas vegetales de Guatemala*. Instituto Nacional de Bosques, Departamento de Sistemas de Información. Guatemala, 1 CD.

Islebe, G. y H. Hooghiemstra. 1995. *Recent Pollen Spectra of Highland Guatemala*. *Journal of Biogeography* 22(6):1091-1099.

----- y Kappelle, M. 1994. *A phytogeographical comparison between subalpine forests of Guatemala and Costa Rica*. Feddes Report 105: 73-87.

Iturralde-Vinent, M. 2006. *El origen paleogeográfico de la biota de Guatemala*. En: Cano, E. (ed.) Biodiversidad de Guatemala 1. Universidad del Valle de Guatemala, Guatemala, pp 1-6.

Janzen, D. 1967. *Why mountains passes are higher in the tropics*. The American Naturalist 101(919): 233-249.

Kinney, P. 2018. *Interactions of climate change, air pollution, and human health*. Current Environmental Health Report 5(1): 179-186.

Kubitzki, K. 1975. *Relationships between distribution and evolution in some heterobathmic tropical groups*. Botanische Jahrbücher für Systematik 96:212-230.

Lachniet, M. y A. Roy. 2011. *Costa Rica and Guatemala*. En: Ehlers, J.; P. Gibbard y P. Hughes. Quaternary Glaciations - Extent and Chronology. A closer look. Elsevier, Amsterdam, pp. 843-858.

----- y L. Vazquez-Selem. 2005. *Last Glacial Maximum equilibrium line altitudes in the circum-Caribbean (Mexico, Guatemala, Costa Rica, Colombia, and Venezuela)*. Quaternary International 138:129-144.

Legendre, P. y L. Legendre. 1998. *Numerical Ecology*. Elsevier Scientific, Oxford, Reino Unido. 853 pp.

Lohse, J.; W. Hamilton; M. Brenner; J. Curtis; T. Inomata; M. Morgan; K. Cardona; K. Aoyama y H. Yonenobu. 2018. *Late Holocene volcanic activity and environmental change in Highland Guatemala*. Quaternary Science Reviews 191: 378-392

Lomolino, M. 2001. *Elevation gradients of Species-Density: Historical and prospective views*. Global Ecology & Biogeography 10(1):3-13.

López, M. 1994. *Estudio de las interacciones entre población, suelo y vegetación, de la aldea Tzichim, Todos Santos Huehuetenango*. Tesis de Licenciatura en Ingeniería

Agrónoma en Recursos Naturales, Facultad de Agronomía, Universidad de San Carlos de Guatemala.

Lucas, S. 2014. *Vertebrate paleontology in Central America: 30 years of progress*. Revista Geológica de América Central Número Especial 2014 (30 Aniversario): 139-155.

MacVean, A. y J. Monzón. 2009. *Estudio preliminar de la flora de la Estación científica "Refugio del Quetzal", Volcán Atitlán, Guatemala*. Revista de la Universidad del Valle de Guatemala 19:84-92.

MAGA (Ministerio de Agricultura, Ganadería y Alimentación). 2005. *Atlas temático de la República de Guatemala*. Guatemala, 127 pp.

Madhulatha, S. 2012. *An overview on clustering methods*. IOSR Journal of Engineering 2(4): 719-725

Mann, P. 2007. *Overview of the tectonic history of northern Central America*. Geological Society of America Special Paper 428:1-19.

Marchant, R.; J. Berrio; A. Cleef; J. Duivenvoorden; K. Helmens; H. Hooghiemstra; P. Kuhry; B. Meliefa; E. Schreve-Brinkmana; B. Van Geela; G. Van Reenena y T. Van der Hammen. 2001. *A reconstruction of Colombian biomes derived from modern pollen data along an altitude gradient*. Review of Palaeobotany and Palynology 117(1-3): 79-92.

Martínez, J. 2013. *Plantas asociadas a los bosques de Abies guatemalensis (Pinaceae) del occidente de Guatemala*. Revista Biología Tropical 61(1):321-333

----- 2013b. *Sucesión ecológica secundaria alrededor de parches de bosque con pinabete (Abies guatemalensis Rehder) en San Marcos, Guatemala*. Tesis de doctorado en Ciencias Naturales para el Desarrollo, Universidad Nacional de Costa Rica.

Martinez, M. 1978. *Estudio Taxonómico y ecológico de las malezas de la costa sur de Guatemala*. Tesis de Licenciatura en Ingeniería Agrónoma, Facultad de Agronomía, Universidad de San Carlos de Guatemala.



Mead, J.; A. Baez; S. Swift; J. Lohse; y L. Paiz. 2012. *Late Pleistocene mammals from Chivacabé, Huehuetenango, Guatemala*. Revista Mexicana de Ciencias Geológicas 29(2): 319–29.

Missouri Botanical Garden. 2018. “Tropicos”. 2018. <http://www.tropicos.org/>.

Miklós, I.; I. Somodi; y J. Podani. 2005. *Rearrangement of ecological data matrices via Markov Chain Monte Carlo simulation*. Ecology, 86: 3398-3410.

Morales, M. 2015. *Estudio botánico y fenológico de las especies Swietenia humilis Zucc., Guaiacum sanctum L., y especies arbóreas del género Dalbergia en la Costa Sur y Oriente de Guatemala en los meses de abril a noviembre de 2014, Guatemala, C.A.* Tesis de Licenciatura en Ingeniería Agrónoma en Recursos Naturales Renovables, Facultad de Agronomía, Universidad de San Carlos de Guatemala.

Nolan, C.; J. Overpeck; J. Allen; P. Anderson; J. Betancourt; H. Binney; S. Brewer; M. Bush; B. Chase; R. Cheddadi; M. Djamali; J. Dodson; M. Edwards; W. Gosling; S. Haberle; S. Hotchkiss; B. Huntley; S. Ivory; A. Kershaw; S. Kim; C. Latorre; M. Leydet; A. Lézine; K. Liu; Y. Liu; A. Lozhkin; M. McGlone; R. Marchant; A. Momohara; P. Moreno; S. Müller; B. Otto-Bliesner; C. Shen; J. Stevenson; H. Takahara; P. Tarasov; J. Tipton; A. Vincens; C. Weng; Q. Xu; Z. Zheng; S. Jackson. 2018. *Past and future global transformation of terrestrial ecosystems under climate change*. Science 361: 920-923.

Ortuño, T.; M. Ledru; R. Cheddadi; A. Kuentz; C. Favier y S. Beck. 2011. *Modern pollen rain, vegetation and climate in Bolivian ecoregions*. Review of Palaeobotany and Palynology 165:61–74.

Palacios, M. 2004. *Diagnóstico de la subcuenca del río Xequijel, Cuenca del Samalá, del Departamento de Quetzaltenango*. Reporte de Ejercicio Profesional Supervisado, Departamento de Ingeniería Forestal, Universidad de San Carlos de Guatemala.

Pelegrin, J.; S. Gamboa; I. Menéndez y M. Hernández. 2018. *El Gran Intercambio Biótico Americano: Una revisión paleoambiental de evidencias aportadas por mamíferos y aves neotropicales*. Revista Ecosistemas 27(1):5-17.

Pérez, S.; L. Ixcot y H. Enríquez. 2012. *Fileogeografía de ratones de montaña del grupo Peromyscus mexicana en el norte de Centroamérica*. Proyecto DIGI 2-22. Dirección General de Investigación. Universidad de San Carlos de Guatemala.

Pielou, E. 1991. *After the Ice Age: the return of life to glaciated North America*. The University of Chicago Press, Chicago EUA. 366 pp.

Pindell, J. 1994. *Evolution of the Gulf of Mexico and the Caribbean*. En: S. Donovan y T. Jackson. Caribbean Geology, An Introduction. The University of West Indies Publishers Association, Kingston, pp. 13-40.

----- y L. Kennan. 2001. *Kinematic evolution of the Gulf of Mexico and Caribbean*. GCSSEPM Foundation 21st Annual Research Conference. 193-220.

Puolamäki, K.; M. Fortelius; y H. Mannila. 2006. *Seriation in paleontological data using markov chain Monte Carlo methods*. PLoS computational biology, 2(2): 62-70.

Rockström, J.; W. Steffen; K. Noone; Å. Persson; F. Chapin; E. Lambin; T. Lenton; M. Scheffer; C. Folke; H. Schellnhuber; B. Nykvist; C. De Wit; T. Hughes; S. van der Leeuw; H. Rodhe; S. Sörlin; P. K. Snyder; R. Costanza; U. Svedin; M. Falkenmark; L. Karlberg; R. Corell; V. Fabry; J. Hansen; B. Walker; D. Liverman; K. Richardson; P. Crutzen; y J. Foley. 2009. *Planetary boundaries: exploring the safe operating space for humanity*. Ecology and Society 14(2): 32.

Sarukhan, J. 1968. *Análisis sinecológico de las selvas de Terminalia amazonia en la Planicie Costera del Golfo de México*. Tesis, Escuela Nacional. Agricultura Chapingo, Mexico. 300 pp.

Sauer, D. 1988. *Plant migration: The dynamics of geographic patterning in seed plant species*. University of California Press, Berkeley. 298 pp.

Schuster, J.C., E.B. Cano, y C. Cardona. 2000. *Un método sencillo para priorizar la conservación de los bosques nubosos de Guatemala, usando Passalidae (Coleoptera) como organismos indicadores*. Acta Zool. Mex. (n.s.), 80: 197-209.

----- y E.B. Cano. 2001. *La distribución Mesoamericana de Montaña: Síntesis de Passalidae (Col. Scarabaeoidea) para Mesoamérica Nuclear*. En: J. Llorente & J.J. Morrone (eds.), *Regionalización biogeográfica en Iberoamérica y tópicos afines*. Primeras jornadas biogeográficas de la Red Iberoamericana de Biogeografía y Entomología Sistemática (RIBES XII.I-CYTED). Facultad de Ciencias, UNAM, México. Pp. 257-268.

----- 2006. *What can scarabaeoidea contribute to the knowledge of the biogeography of Guatemala?* Coleopterists Society Monograph 5: 57-70.

Sisnerosa, R.; J. Huang; G. Ostrouchova; F. Hoffmana. 2011. *Visualizing Life Zone Boundary Sensitivities Across Climate Models and Temporal Spans*. *Procedia Computer Science* 4:1582-1591

Thomas, D. 1993. *Scarabaeidae of the Chiapanecan forests: a faunal survey and choreographic analysis*. *Coleopts. Bull.* 47(4): 363-408

Veliz, M. 2010. *Determinación, caracterización y evaluación del estado actual y uso de las especies endémicas de Guatemala*. Proyecto FODECYT 02-2010. Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología. Guatemala.

Webb S. 1985. *Faunal interchange between North and South America*. *Acta Zoologica Fennica* 170:177–178



## Anexo I. Base de datos de especies utilizadas

**Cuadro 9.** Base de datos de especies de plantas utilizadas en el Gradiente Altitudinal Sur-Occidental Costa Sur Altiplano de Guatemala. Presencia y ausencia (0) de especies en rangos de 100 metros desde 0 msnm hasta 1000 msnm

Origen fitogeográfico	Familia	Especie	Código	0m	100m	200m	300m	400m	500 m	600m	700m	800m	900m	1000m
1	Actinidiaceae	Saurauia sp	saur	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	Agavaceae (liliaceae)	Beaucarnea goldmanii	bgol	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
1	Agavaceae (liliaceae)	agave sp	agav	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	Apiaceae (Umbelliferae)	Oreomyrrhis daucifolia	odau	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	Apiaceae (Umbelliferae)	Foeniculum vulgare	fvul	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	Berberidaceae	Mahonia volcania	mvol	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	Betulaceae	Alnus firmifolia	afir	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	Betulaceae	Alnus sp	alnu	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	Boraginaceae	Ehretia luxiana	elux	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	Caprifoliaceae	Lonicera guatemalensis	logu	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	Celastraceae	Zinowiewia rubra	zrub	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	Chloranthaceae	Hedyosmum mexicanum	hmex	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	Clethraceae	Clethra licanioides	clic	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	Clethraceae	Clethra pachecoana	cpac	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	Clethraceae	Clethra skutchii	esku	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	Clethraceae	Clethra occidentalis	cocc	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1





Continuación Cuadro 9

Origen	Familia	Especie	Códig	0	100	200	300	400	500	600	700	800	900	1000
3	Acanthaceae	Blenchum pyramidatum	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
3	Araliaceae	Dendropanax oliganthus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	Araliaceae	Oreopanax arcannus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	Araliaceae	Oreopanax steyermarkii	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	Araliaceae	Oreopanax xalapensis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	Asteraceae (Compositae)	Baccharis vaccinioides	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	Asteraceae (Compositae)	Gnaphalium standeiyiigsta	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	Asteraceae (Compositae)	Helenum integrifolium	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	Asteraceae (Compositae)	Werneria nubigena	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	Cusciaceae (Guttiferae)	Clusia massoniana	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
3	Compositae	Balimora recta	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
3	Ericaceae	Agarista mexicana	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	Ericaceae	Comarostaphylis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	Ericaceae	arbutoides	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	Ericaceae	Arctostaphylos cratericola	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	Ericaceae	Agarista sp	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1
3	Gunneraceae (Haloragidaceae)	Gunnera mexicana	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	Melastomataceae	Conostegia hirtella	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	Meliaceae	Swietenia humilis	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0
3	Musaceae	Heliconia bihai	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
3	Myrsinaceae	Gentlea tacanensis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	Myrsinaceae	Parathesis colummaris	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	Nyctaginaceae	Boerhaavia erecta	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	Piperaceae	Peperonia pellucida	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0



## Continuación Cuadro 9

Origen fitogeográfico	Familia	Especie	Código	0m	100m	200m	300m	400m	500 m	600m	700m	800m	900m	1000m
3	Rubiaceae	Faramea cobana	fcob	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	Urticaceae	Bohemeria nivea	bniv	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
4	Cupressaceae	Juniperus standleyii	jsta	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
4	Cupressaceae	Cupressus lusitanica	clus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
4	Myrtaceae	Eugenia citroides	cit	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
4	Onagraceae	Hauya elegans subsp cornuta	hele	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
4	Portulacaceae	Portulaca oleracea	pole	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
5	Aizoaceae	Trianthema postulacastrum	tpos	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
5	Amaranthaceae	Amaranthus spinosus	aspi	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
5	Amaranthaceae	Dysphania ambrosioides	damb	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
5	Amaryllidaceae	Nothoscordum gracile	ngra	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
5	Capparidaceae	Cleome viscosa	cvis	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
5	Commelinaceae	Commelina elegans	cele	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
5	Cyperaceae	Cyperus sp	cype	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
5	Cyperaceae	Cyperus rotundus	crot	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
5	Gramineae	Echinochola colonum	ecol	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
5	Gramineae	Leptochoa uninervia	luni	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
5	Gramineae	Digitaria sanguinalis	dsan	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
5	Gramineae	Oplismenus sp	opli	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
5	Gramineae	Cynodon dactylon	cdac	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
5	Gramineae	Andropogon citratus	acit	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
5	Malvaceae	Malva sp.	Malv	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
5	Malvaceae	helicteres guazumifolia	hgua	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1







## Continuación Cuadro 10

Origen fitogeográfico	Familia	Especie	Código	1100 m	1200 m	1300 m	1400 m	1500 m	1600 m	1700 m	1800 m	1900 m	2000 m
2	Leguminosae	Lathyrus nigrivalvis	lnig	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2	Leguminosae	Desmodium sp	desm	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2	Loganiaceae	Buddleia sp	budl	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2	Loganiaceae	Buddleia skutchii	bsku	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1
2	Malpighiaceae	Byrsonima crassifolia	berass	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
2	Meliaceae	Guarea luxii	glux	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1
3	Acanthaceae	Blenchum pyramiatum	bpyr	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	Araliaceae	Dendropanax oliganthus	doli	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1
3	Araliaceae	Oreopanax arcanus	oarc	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	Araliaceae	Oreopanax steyermarkii	oste	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1
3	Araliaceae	Oreopanax xalapensis	oxal	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1
3	Asteraceae (Compositae)	Baccharis vaccinioides	bvac	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	Asteraceae (Compositae)	Gnaphalium standeyiiigsta	gsta	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	Asteraceae (Compositae)	Helenium integrifolium	hint	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	Asteraceae (Compositae)	Werneria nubigena	wnub	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	Clusiaceae (Guttiferae)	Clusia massoniana	emas	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
3	Compositae	Baltimora recta	brec	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	Ericaceae	Agarista mexicana	amex	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1
3	Ericaceae	Comarostaphylis arbutoides	carb	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
3	Ericaceae	Arctostaphylos cratericola	acra	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	Ericaceae	Agarista sp	agar	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
3	Gunneraceae (Haloragidaceae)	Gunnera mexicana	gkil	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1
3	Melastomataceae	Conostegia hirtella	chir	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0





Continuación Cuadro 11

Origen fitogeográfico	Familia	Especie	Código	2100m	2200m	2300m	2400m	2500m	2600m	2700m	2800m	2900m	3000m
1	Apiaceae (Umbelliferae)	Foeniculum vulgare	Fvul	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
1	Berberidaceae	Mahonia volcania	mvol	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
1	Betulaceae	Alnus firmifolia	afir	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	Betulaceae	Alnus sp	alnu	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
1	Boraginaceae	Ehretia luxiana	elux	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
1	Caprifoliaceae	Lonicera guatemalensis	logu	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	Celastraceae	Zinowiewia rubra	zrub	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0
1	Chloranthaceae	Hedysosmum mexicanum	hmex	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
1	Clethraceae	Clethra licanoides	clic	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	Clethraceae	Clethra pachecoana	cpac	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0
1	Clethraceae	Clethra skutchii	csku	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	Clethraceae	Clethra occidentalis	coec	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	Fagaceae	Quercus sp	quer	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	Garryaceae	Garrya corvorum	gcor	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	Garryaceae	Garrya laurifolia	glau	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0
1	Gentianaceae	Gentiana guatemalensis	ggen	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	Gentianaceae	Halenia alata	hala	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	Juglandaceae	Juglans steyermarkii	jster	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0
1	Lamiaceae (Labiatae)	Thymus vulgaris	tvul	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
1	Pinaceae	Abies guatemalensis	agua	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
1	Pinaceae	Pinus rudis	prud	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	Plantaginaceae	Plantago linearis	plin	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	Primulaceae	Parathesis tartarea	ptar	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0







**Continuación Cuadro 11**

Origen fitogeográfico	Familia	Especie	Código	2100 m	2200 m	2300 m	2400 m	2500 m	2600 m	2700 m	2800 m	2900 m	3000 m
3	Ericaceae	Agarista mexicana	amex	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	Ericaceae	Comarostaphylis arbutoides	carb	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
3	Ericaceae	Arctostaphylos cratericola	acra	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	Ericaceae	Agarista sp	agar	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	Gunneraceae (Haloragidaceae)	Gunnera mexicana	gkil	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
3	Melastomataceae	Conostegia hirtella	chir	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	Meliaceae	Swietenia humilis	shum	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	Musaceae	Heliconia bihai	hbih	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	Myrsinaceae	Gentlea tacanensis	gtac	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	Myrsinaceae	Parathesis columnaris	pcol	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0
3	Nyctaginaceae	Boerhaavia erecta	bere	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	Piperaceae	Peperonia pellucida	ppel	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	Rubiaceae	Faramea cobana	fcob	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	Urticaceae	Bohemeria nivea	bniv	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
4	Cupressaceae	Juniperus standleyii	jsta	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
4	Cupressaceae	Cupressus lusitanica	clus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
4	Myrtaceae	Eugenia citroides Hauya elegans subsp cornuta	cit	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0
4	Onagraceae	Portulaca oleracea	pole	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
4	Portulacaceae	Portulaca oleracea	pole	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
5	Aizoaceae	Trianthema postulacastrum	tpos	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
5	Amaranthaceae	Amaranthus spinosus	aspi	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
5	Amaranthaceae	Dysphania ambrosioides	damb	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
5	Amaryllidaceae	Nothoscordum gracile	ngra	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0

















### XIII. GLOSARIO

1. **Andino:** Grupo fitogeográfico cuyo origen biogeográfico se encuentra en Gondwana y que está centrado en los Andes (Gentry, 1982).
2. **Amazónico:** Grupo fitogeográfico cuyo origen biogeográfico se encuentra en Gondwana y que está centrado en la zona del Amazonas (Gentry, 1982).
3. **Chicxulub:** Zona donde se dio la colisión de un meteorito sobre la superficie de La Tierra en la península de Yucatán hace aproximadamente 65 millones de años, dejando un cráter de aproximadamente 180 km de diámetro. Los impactos de este evento afectaron el clima favoreciendo la extinción de finales del Cretácico (Hildebrand *et al.* 1991).
4. **Especie endémica:** Especie que puede ser encontrada únicamente en una región del mundo y que su distribución responde a barreras biogeográficas que impiden el paso a otras zonas (Cox y Moore 2006).
5. **Fitogeografía:** Estudio de la distribución de plantas y cómo estas llegaron a las regiones donde actualmente pueden ser encontradas (Cox y Moore 2006).
6. **Laurásico:** Grupo fitogeográfico cuyo origen biogeográfico está centrado en la zona del continente norteamericano (Gentry, 1982).
7. **Misceláneo:** Grupo fitogeográfico cuyo origen biogeográfico se encuentra en Gondwana y que su centro no está bien definido pero que incluye la costa de Brasil que estuvo conectada con África, la región de la Guyana y la región del Chocó al norte de Colombia (Gentry, 1982).
8. **Paleopalinología:** Estudio de los registros fósiles de palinomorfos con el fin de realizar interpretaciones de los ecosistemas del pasado (Hesse *et al.* 2009).
9. **Palinología:** Ciencia del estudio de palinomorfos, es decir todas las entidades encontradas en una muestra palinológica (Hesse *et al.* 2009).