

UNIVERSIDAD DEL VALLE DE GUATEMALA

Facultad de Ciencias y Humanidades



Excelencia que trasciende

DEL VALLE
GRUPO EDUCATIVO

Influencia de la paleogeografía de Mesoamérica en áreas de endemismo para
Plethodontidae (Caudata) en Guatemala

Trabajo de graduación presentado por Chloe María Mazariegos Mendizabal para optar
al grado académico de Licenciada en Biología

Guatemala,

2023

UNIVERSIDAD DEL VALLE DE GUATEMALA

Facultad de Ciencias y Humanidades



Excelencia que trasciende

DEL VALLE
GRUPO EDUCATIVO

Influencia de la paleogeografía de Mesoamérica en áreas de endemismo para
Plethodontidae (Caudata) en Guatemala

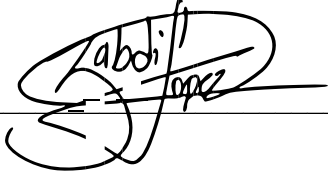
Trabajo de investigación presentado por Chloe María Mazariegos Mendizabal para
optar al grado de Licenciada en Biología

Guatemala,

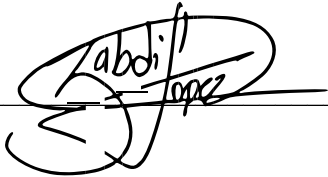
2023

V o.Bo.

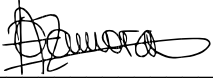
(firma) _____
M.Sc. Zabdi López



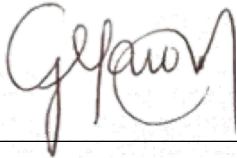
Tribunal examinador
(firma) _____
M.Sc. Zabdi López



(firma) _____
Ph. D. Alejandra Zamora



(firma) _____
M.Sc. Gabriela Alfaro Marroquín



Fecha de aprobación: Guatemala, 22 de junio de 2023

Índice

Lista de Figuras	iii
Sinopsis	vi
Abstract	vii
I. Introducción.....	1
II. Antecedentes	2
III. Justificación	5
IV. Objetivos	6
C. Hipótesis del trabajo.....	6
V. Marco teórico.....	7
A. Paleogeografía y su impacto en la biogeografía de las especies.....	7
B. Historia paleogeográfica de Guatemala.....	8
C. Importancia de áreas de endemismo	11
D. Método de árboles reconciliados	12
E. Presencia e importancia de clados Passalidae y Plethodontidae en Guatemala	14
VI. Metodología	16
A. Materiales.....	16
B. Métodos.....	16
VII. Resultados.....	20
VIII. Discusión	29
IX. Conclusiones	35
X. Recomendaciones.....	36
XI. Bibliografía	37

Lista de Figuras

Figura 1. Tectónica de placas de Centroamérica, demostrando la separación de los bloques Maya y Chortís dentro del contexto de las placas de Norteamérica, del Caribe y Cocos (Stanford University, 2005).	9
Figura 2. Áreas de endemismo determinadas por Schuster et al. 2000 para la región de Guatemala.	13
Figura 3. Mapa representativo de distribución potencial de salamandras de la familia Plethodontidae en la región de Guatemala.	21
Figura 4. Valor de las contribuciones por variable evaluada para la generación de modelo de potencial distribución para Plethodontidae en Guatemala.	22
Figura 5. Valor de importancia de permutaciones por variable evaluada para la generación de modelo de potencial distribución para Plethodontidae en Guatemala.	22
Figura 6. Árbol filogenético construido para especies de pasálidos.	24
Figura 7. Árbol filogenético construido para especies de Plethodontidae.	25
Figura 8. Árboles de relaciones de endemismo con respecto a especies de Passalidae utilizando distintos índices de similitud. a) Euclidiano. b) Manhattan. c) Jaccard. Leyenda: Sierra de las Minas (SMIN), Sierra de Santa Cruz (SSAN), La Unión (LUN), Occidente de	26
Figura 9. Árboles de relaciones de endemismo con respecto a especies de Plethodontidae utilizando distintos índices de similitud. a) Euclidiano. b) Manhattan. c) Jaccard. Leyenda: Sierra de las Minas (SMIN), Sierra de Santa Cruz (SSAN), La Unión (LUN), Occidente de Sierra de los Cuchumatanes (WCU), Cadena Volcánica (CVOL).	26
Figura 10. Árboles de relaciones de endemismo con respecto a especies de Passalidae y Plethodontidae utilizando distintos índices de similitud. a) Euclidiano. b) Manhattan. c) Jaccard. Leyenda: Sierra de las Minas (SMIN), Sierra de Santa Cruz (SSAN), La Unión (L LUN), Occidente de Sierra de los Cuchumatanes (WCU), Cadena Volcánica (CVOL).	27
Figura 11. Análisis de componentes principales obtenido a partir de matriz de distribución de salamandras Plethodontidae.	27
Figura 12. Mapa representativo de los tres principales bloques de endemismo analizados en este	

estudio. 28

Figura 13. Mapa representativo con la potencial ruta de dispersión proyectada del clado Plethodontidae hacia los tres bloques de endemismo principales identificados en el presente estudio. 29

Lista de cuadros

Cuadro 1. Leyenda de acrónimos utilizados para la generación de las matrices de Excel y las regiones a las que corresponden.	17
Cuadro 2. Significado de cada variable bioclimática analizada para la generación del modelo potencial de distribución para Plethodontidae.	18
Cuadro 3. Matriz con especies de escarabajos empleada para determinar presencia u ausencia de cada especie con respecto a registros de GBIF y utilizando un código binario.	55
Cuadro 4. Matriz con especies de salamandras empleada para determinar presencia u ausencia de cada especie con respecto a registros de GBIF y utilizando un código binario.	56

Sinopsis

Las salamandras cumplen una función importante en la conservación. Sus características morfológicas y fisiológicas son importantes factores que limitan su distribución a ecosistemas de bosque nuboso en Guatemala. Estos ecosistemas se han desplazado con el paso del tiempo, al igual que la distribución de este grupo taxonómico en Guatemala. En esta tesis, se propuso analizar la influencia de la paleogeografía de Mesoamérica sobre la especiación y distribución actual de la familia Plethodontidae en Guatemala. Esto se realizó por medio de una revisión bibliográfica del historial paleogeográfico de la región, en conjunto con la generación de árboles filogenéticos, un modelo de distribución potencial para la familia de salamandras y árboles reconciliados usando a Passalidae y sus áreas de endemismo preestablecidas como punto de comparación. Se encontró que la ruta de dispersión de las salamandras pletodóntidas conlleva un desplazamiento originado en el continente Norteamericano que ingresó a Guatemala en el valle formado en medio de las regiones montañosas de los Cuchumatanes, Sierra de las Minas y Sierra de Santa Cruz, y la región de Cadena Volcánica del Sur. Con el retroceso de la cobertura glacial de las tierras altas y el aumento de la temperatura a lo largo del tiempo, los ecosistemas de bosque nuboso se limitaron a las regiones más altas del país, por lo que se crean las regiones de endemismo y patrones de distribución del clado que se pueden apreciar en la actualidad.

Abstract

Salamanders have an important role in conservation. Their morphological and physiological characteristics are important factors that limit their distribution to the cloud forest ecosystems of Guatemala. These ecosystems have changed locations over time, as has the distribution of this taxonomic group in Guatemala. In this thesis, it was proposed to analyze the influence of Mesoamerican paleogeography on the current speciation and distribution of the Plethodontidae family in Guatemala. This was done through a bibliographic review of the palaeogeographical history of the region, in conjunction with the generation of phylogenetic trees, a potential distribution model for the salamander family and reconciled trees using Passalidae and their established endemism areas as a point of reference. It was found that the route of dispersal for the plethodontid salamanders required a move originating from the North American continent that entered Guatemala through the valley formed in between the mountainous regions in los Cuchumatanes, Sierra de las Minas and Sierra de Santa Cruz and the Southern Volcanic Chain. With the retreat of the glacial covering of the higher altitudes and the increase in temperature over time, the cloud forest ecosystems were limited to the highest regions in the country, creating regions of endemism and patterns of distribution for the clade that can be appreciated today.

I. Introducción

Las salamandras de la familia Plethodontidae son un grupo muy diverso de anfibios. Varios estudios científicos han desafiado las clasificaciones creando nuevos grupos y el entendimiento que se cree tener sobre la historia evolutiva del grupo (Wake & Campbell, 2000; Chinchilla & Céspedes, 2018; Lombard & Wake, 1977). La correlación entre la paleogeografía de un sitio y las áreas de endemismo en el lugar puede ayudar a comprender la diversidad geográfica de la herpetofauna y llegar a complementar estudios de patrones de fauna similar presente en ciertas regiones endémicas (Heatwole & MacKenzie, 1967). Además, estudios biogeográficos históricos sobre clados endémicos contribuyen al entendimiento del paisaje prehistórico de la región, como en el caso de las últimas glaciaciones de Guatemala y el cambio de localización de los bosques nubosos del país (MacVean & Schuster 1981, Beza-Beza *et al.* 2023). En esta tesis, se propone realizar un análisis que utilizará datos de filogenia, distribución y estudios paleogeológicos para poder comprender los puntos de endemismo de este clado.

II. Antecedentes

Debido a la dificultad tanto práctica como financiera que presentan los esfuerzos es necesario que los conservacionistas alrededor del mundo delimiten los sitios de endemismo más importantes de una región. En Mesoamérica estos sitios comprenden el 0.5% de cada 100 km² albergando varios taxa de alto interés académico para los expertos (Myers *et al.* 2000). Las familias Passalidae y Plethodontidae han tenido una cantidad cada vez mayor de investigación dirigida a ellas en Guatemala, particularmente por los descubrimientos de nuevas especies pertenecientes a estos grupos que habitan el país o por novedades descubiertas con respecto a la distribución de especies ya existentes (Dahinten-Bailey *et al.* 2021; Beza-Beza *et al.* 2023).

Passalidae particularmente ha sido un grupo con un fuerte respaldo de estudios en los últimos años, sirviendo como organismos indicadores que han proveído información crucial para el establecimiento de áreas protegidas en el país, como por ejemplo la Reserva de la Biósfera de Sierra de Las Minas. Schuster *et al.* (2000) realizaron un estudio con base a este grupo de coleópteros, y delimitaron patrones de endemismo en el país. Estos estudios han contribuido a priorizar áreas para la protección del ecosistema y los organismos que lo habitan.

Para los pasálidos habitantes de la cadena volcánica de Guatemala, MacVean & Schuster (1981) consideran que su distribución actual es un resultado derivado de corredores biológicos que existían antiguamente entre los volcanes, y que por intervención humana, se encuentran ausentes hoy en día. Argumentan que, durante el Plioceno, la región estaba cubierta por material plutónico emergido por la creación de la meseta guatemalteca central. Al final del Plioceno, sin embargo, ya se encontraba en el nivel en el que se puede observar actualmente, a 2000 msnm. Al llegar al período glacial del Pleistoceno, se ha encontrado evidencia de una glaciación a altitudes tan bajas como 3600 msnm en la Sierra de los Cuchumatanes. Las condiciones para los bosques nubosos que en la actualidad son el hábitat de estos escarabajos ya estaban presentes desde el Plioceno, sin embargo, se encontraban comprimidos por las glaciaciones del Pleistoceno y limitado a elevaciones más bajas. Estos eventos de glaciaciones son cruciales para explicar la distribución

actual de los pasálidos, debido a los cambios de temperatura y por ende al cambio altitudinal de distribución de los pasálidos.

Savage (1982) concuerda con este estudio en cuanto al impacto de las condiciones a partir del Eoceno-Oligoceno y en la dispersión y distribución actual de la herpetofauna presente en el istmo centroamericano, y en que la distribución de dicha herpetofauna es un reflejo de los procesos de migración a través del puente intercontinental recientemente emergido, conectando Norteamérica con el continente sudamericano.

En el país también se pueden encontrar varias especies de salamandras endémicas. Esto gracias a la diversa topografía de Guatemala y la distribución fragmentada de sus bosques. En general la región Mesoamericana tiende a una biogeografía similar a las de los archipiélagos e islas oceánicas. Esta favorece la especiación alopátrica de las salamandras a lo largo de distintos fragmentos de bosque en una misma región (Kier *et al.* 2009; Steinbauer *et al.* 2016).

Rovito *et al.* (2015) utilizó una combinación de metodologías filogenéticas y análisis biogeográficos para estudiar la diversidad y evolución del género de salamandras pletodóntidas *Cryptotriton*. Encontró que una significativa parte de las salamandras pueden trazar su origen desde el Valle de Motagua, entre los bloques Maya y Chortís. También recalcan la dificultad del muestreo cuando se trabaja con estos organismos, los cuales se describen como “secretivos” y difíciles de encontrar en la naturaleza. Por otro lado, encontraron que *Dendrotriton* puede trazar su origen del lado de la Sierra de los Cuchumatanes y que posteriormente se dispersó en dirección a las tierras altas del bloque Chortís. Aunque se aclara que la presencia y descubrimiento a futuro de nuevas especies de salamandras en Guatemala no sería de sorprenderse, y que dichos descubrimientos podrían ayudar a comprender la dispersión y evolución de este grupo en Guatemala.

De las más de 200 especies de salamandras de la familia Plethodontidae, solamente dos especies no son exclusivamente americanas, y los orígenes de los especímenes que se encuentran tanto en el continente americano como en el europeo presentan aún un desafío para poder explicar

su distribución (Darlington, 1957; Gorman, 1964). Lanza & Vanni (1981) proponen dos hipótesis para la aparente presencia de un mismo género de plelodóntidos que se puede encontrar en California, Estados Unidos y en Europa occidental. De estas hipótesis sugeridas, la primera se centra en el posible rol que pudo haber tenido el puente de Beringia durante el Eoceno, por donde pudieron potencialmente cruzarse desde Norteamérica en dirección a Eurasia. Sin embargo, también proponen una explicación un poco menos compleja: que los rasgos de estas salamandras, que a simple vista parecen sugerir una estrecha relación filogenética, pueda deberse más bien a la convergencia evolutiva de estas especies a lo largo del tiempo. Posadas & Morrone (2003) utilizan una combinación de la metodología de árboles reconciliados con la parsimonia de Brooks entre otros métodos estadísticos para analizar las relaciones históricas entre dos regiones sudamericanas. En este estudio también se utilizó como indicador un taxón de Coleoptera, siendo estos miembros de la familia Curculionidae. Se encuentra en este estudio que la compleja relación entre las regiones Subantártica y Chilena Central se puede ver reflejada en su biogeografía y la capacidad de dispersión de la biota que las habitan. Este estudio es de importancia para describir y comprender la biogeografía histórica de la fauna en el continente sudamericano, particularmente para Chile, y ejemplifica la eficacia de esta metodología para su aplicación en otras regiones como Centroamérica.

Los modelos de distribución de especies son de gran utilidad para estudios que buscan definir el rango geográfico de las especies, buscando qué factores ambientales son los más importantes para que exista la presencia de una especie en una región. A pesar de no ser modelos exactos que garanticen la presencia de una especie en un punto dado, pueden ayudar a delimitar las áreas de estudio para desarrollar investigaciones presencialmente con mayor facilidad en campo (Harisena *et al.* 2021). Junto con esta información y el conocimiento del historial paleogeográfico de una región, es posible construir una historia y una proyección a futuro de la distribución de un taxón.

III. Justificación

Los anfibios tales como las salamandras, ranas y otras especies son comúnmente utilizados como organismos indicadores de calidad de ecosistema (Pearce & Venier, 2009). Las salamandras tienen una gran importancia en las cadenas tróficas de los ecosistemas a los que pertenecen, y son ectotérmicas, poseyendo las tasas metabólicas más bajas de cualquier vertebrado terrestre (Davic & Welsh, 2004). Estas características las vuelven altamente susceptibles a los cambios de microclimas y microhábitats, y por ende son buenos indicadores de la calidad de un ecosistema y su abundancia, presencia u ausencia dentro de un hábitat puede ayudar a entender el estado actual de un ecosistema forestal (Pough *et al.* 1987). Por otro lado, el conocer el historial paleogeográfico de una región es útil para poder entender las más importantes áreas de endemismo (Heatwole & MacKenzie, 1967; Hedges, 2001). Al comprender el impacto de fenómenos globales como las glaciaciones del período Pleistoceno, es posible explicar cómo la fragmentación de hábitats se convirtió en los parches de bosque que se observan hoy en día en muchas regiones de América (Colinvaux, 1998). Estas condiciones prehistóricas distintas a las actuales pudieron haber conducido a efectos de vicarianza y por ende, a una especiación posterior de los clados en cuanto las glaciaciones fueron desapareciendo. La información obtenida a partir de la paleogeografía de un área permite comprender la distribución de los organismos en la actualidad y pueden contribuir a proyecciones a futuro que ayuden a delimitar áreas de endemismo importantes para conservación (Fattorini, 2010). Las barreras biogeográficas pueden tener también un importante impacto en la especiación y distribución de especies, y en cuánto más antigua sea la barrera geográfica, mayor será su influencia en la diversificación de clados (Hodge & Bellwood, 2016). Al ir cambiando las condiciones climáticas globales, el ciclo hidrológico sin duda cambiará con ellas. Estos cambios podrán llevar a una menor cantidad de humedad nubosa en los bosques nubosos de altura tropicales, lo que llevará a la extinción de especies que dependían de las condiciones húmedas encontradas previamente en estos lugares (Foster, 2001).

IV. Objetivos

A. General

- Analizar la posible influencia de la paleogeografía de Mesoamérica sobre la especiación y distribución actual de la familia Plethodontidae en Guatemala.

B. Específicos

- Utilizar la información existente de la paleogeografía de Mesoamérica para evaluar las posibles rutas de dispersión para los géneros de salamandras en comparación con los pasálidos.
- Crear un Modelo de Potencial Distribución para la familia Plethodontidae en Guatemala
- Comparar las filogenias propuestas para los géneros de Plethodontidae con la ruta de dispersión propuesta.
- Determinar barreras geográficas más relevantes que ayuden a explicar la dispersión actual de los géneros de Plethodontidae en Guatemala.

C. Hipótesis del trabajo

Los géneros de salamandras filogenéticamente más relacionados corresponderán a los géneros que se encuentren en áreas de endemismo más cercanas o con una cantidad limitada de barreras geográficas que les separen, coincidiendo también con la historia paleogeográfica de la región.

V. Marco teórico

A. Paleogeografía y su impacto en la biogeografía de las especies

La historia geológica de una región se ve definida en su paleogeografía, la cual determina la composición geográfica y posicionamiento de océanos y continentes a lo largo del tiempo (Scotese, 2013). Debido a esto, puede utilizarse para la determinación de una posible ruta de dispersión que explique la distribución de los taxa presentes en la actualidad. Conocer sobre la paleogeografía permite entender la potencial existencia de puentes de conexión entre cuerpos continentales, barreras geográficas y el efecto cambiante que el movimiento de placas tectónicas tiene en los procesos naturales del planeta; fenómenos que influyen en la distribución y la evolución de los organismos (Iturralde-Vinent, 2006; Wallace, 2020).

El historial paleogeográfico de una región se obtiene a través de una combinación multidisciplinaria de métodos biológicos, geológicos y paleontológicos para la recaudación e interpretación de evidencia estratigráfica, fósil y de biodiversidad actual. Iturralde-Vinent (2005) enfatiza que este tipo de estudios frecuentemente entra en conflicto con distintas ramas de científicos que se contradicen en la forma de dispersión de los taxa, por ejemplo, cuando algunos sugieren una mayor probabilidad de una distribución resultante de un proceso de vicarianza mientras que otros sugieren que dicha distribución pueda ser más bien el resultado de una dispersión en “balsas” de vegetación. Sin embargo, establece también que es de importancia el utilizar una combinación de todas estas perspectivas para poder comprender el contexto geográfico que ha influenciado la distribución de especies en la región determinada por la placa del Caribe. Utilizando esta cooperación de métodos y especialistas, se ha podido reconstruir en gran parte la historia geológica de Centroamérica y el Caribe.

Las áreas de endemismo son importantes para el establecimiento de estrategias de conservación, y estas a su vez, son parcialmente generadas por procesos de vicarianza que surgen a partir del historial geológico de una región. Estudios realizados en la región de los Alpes orientales sugieren que el endemismo se ve relacionado a eventos de vicarianza resultantes de las

glaciaciones presentes durante el Pleistoceno, y no se presenta una importancia relevante del impacto de factores ambientales con la cantidad de especies endémicas (Tribsch, 2004). Debido al impacto significativo de los procesos de vicarianza en el endemismo de un área, se presenta una dificultad adicional para el diseño de estrategias de conservación de la biodiversidad en estos lugares, puesto a que su creación se remonta a procesos que suelen llevarse a cabo a lo largo de miles de años y por ende no es replicable en nuestra esperanza de vida. Estas dificultades pueden aumentar en casos en donde no se tenga un buen registro del historial paleogeográfico a lo largo del tiempo, como es el caso de la región de Guatemala.

B. Historia paleogeográfica de Guatemala

Guatemala, al igual que el resto de Centroamérica, pasó por un extenso proceso de millones de años de duración para poder emerger de lo que, hasta ese punto, era aún parte del océano Atlántico (Lessios, 2008) y convertirse en el evento catalizador que daría origen a una serie de glaciaciones en el hemisferio Norte, un reforzamiento de la corriente del Golfo y el Gran Intercambio Americano (Montes *et al.* 2012). Ubicada en la intersección de las placas del Caribe, de Norteamérica y Cocos, Guatemala es una región con una amplia variedad de accidentes geográficos que le proveen una variedad no solamente de terrenos sino de zonas de vida (Jiménez, 2021). El intercambio e interacción biológica que se dió debido al surgimiento de este istmo terrestre se denomina el “Gran Intercambio Americano”, y para la fauna que habitaba las regiones al Norte y al Sur en la región previamente, este fue uno de los más relevantes procesos de dispersión jamás documentados que hasta en la actualidad tiene un significativo impacto en el entendimiento de los linajes que han habitado el continente a lo largo del tiempo (Marshall *et al.* 1982).

La región norte de Centroamérica, que está constituida principalmente por Guatemala, se conforma por dos bloques principales: el bloque Maya y el bloque Chortí (Figura 1) (Donnelly *et al.* 1990). La cadena volcánica de Guatemala se sitúa en el bloque Chortí. La primera fase se dio con la subducción de la placa de Cocos con la placa del Caribe, la cual, por su alta flotabilidad,

inicialmente tenía un ángulo de buzamiento relativamente moderado (Fosdick, 2005). Esta fase fue seguida por una rotura en la lámina de subducción cerca de lo que ahora es Honduras, la cual ocasionó un desplazamiento de la cadena volcánica de la región y creó el Arco Volcánico centroamericano como lo conocemos en la actualidad. Otro aspecto importante de la tectónica de Guatemala que surge a partir de esta región es la Falla de Motagua, la cual se encuentra sobre el curso del río Motagua y cruza los territorios de Guatemala y Belice. Se trata de una falla transformante que define una separación del bloque de Chortí (Álvarez, 2019).

Por otro lado, la región al Norte de la Falla de Motagua, denominada comúnmente como el “Bloque Maya”, constituye la parte más al sur de la placa norteamericana (Donnelly *et al.* 1990). El origen de su composición geológica y de su topografía se puede ver relacionado con largos períodos alternativos terrestres y submarinos, compartidos con el resto de la Península de Yucatán. Esto resultó en un relieve de composición principalmente kárstica. El relieve también demuestra la influencia de la falla de Chixoy-Polochic, que, debido a una orogenia de colisión entre el encuentro de las placas de Norteamérica y el Caribe, crea el paisaje montañoso que podemos observar alrededor de la región central del país (Stanford University, 2005).

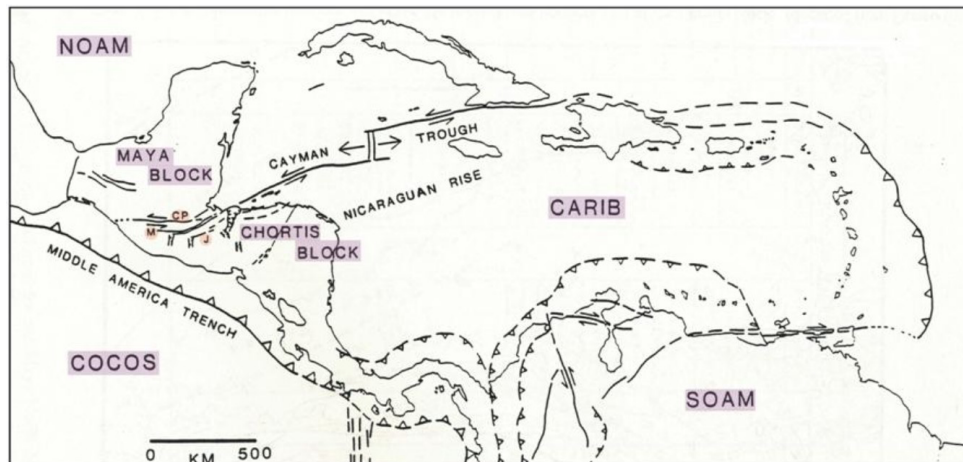


Figura 1. Tectónica de placas de Centroamérica, demostrando la separación de los bloques Maya y Chortís dentro del contexto de las placas de Norteamérica, del Caribe y Cocos (Stanford University, 2005)

Aunque la mayoría de los autores concuerdan que hace aproximadamente 2.5 millones de años comenzó el evento biogeográfico denominado “Gran Intercambio Americano” (Webb, 1985),

existe evidencia que sugiere que el apareamiento del istmo centroamericano y el intercambio faunístico resultante empezó tan temprano como hace 40 millones de años. A pesar de la discrepancia existente en la fecha de inicio de este evento, se sabe que para finales del período Pleistoceno la región ya había emergido de la Vía Marítima Centroamericana (Jaramillo *et al.* 2015). Este evento consistió en múltiples taxa faunísticos que hicieron uso de la función de “puente” del recién emergido istmo Centroamericano para realizar migraciones tanto al norte como al sur y colonizar dichos nuevos hábitats (Hoffmeister & Pino, 2016).

Aunque este movimiento faunístico involucró tanto a inmigrantes del norte como del sur, dicho fenómeno no necesariamente mantuvo un equilibrio exacto en el intercambio siendo realizado. Evidencia tanto fósil como la distribución actual de los organismos involucrados en estas migraciones masivas sugieren que hubo una colonización más exitosa por parte de los inmigrantes del Norte hacia el Sur. Esto se ve reflejado en el establecimiento de fauna norteamericana que aún persiste en la región de Sudamérica, como los camélidos, cérvidos y tapires, y en la evidencia fósil de algunos otros taxa que están extintos como los gonfotéridos y los équidos (Webb, 1991), además se ha reportado que la migración en este período se dio casi exclusivamente por medios terrestres, los cuales no siempre estuvieron disponibles y ocasionaban un aislamiento del subcontinente sudamericano (Patterson & Pascual, 1968), el cual cesó al abrirse el paso por vía terrestre y permitiendo el ingreso de clados como Procyonidae al continente sudamericano (Woodburne, 2010). Bacon *et al.* 2016 concuerda diciendo que, aunque la existencia del puente terrestre no haya sido la única razón para que el Gran Intercambio Americano haya acontecido, la existencia de este puente era necesaria para que se diera. El historial de glaciaciones en Centroamérica indica que el área de Sierra de los Cuchumatanes eran un área glaciaria durante el Pleistoceno tardío, y que las temperaturas en las regiones Neotropicales eran en promedio de 5-8 °C más bajas que en la actualidad (Islebe & Leyden, s.f.). Adicionalmente, se ha comprobado que las salamandras neotropicales son altamente sensibles a los cambios de temperatura, ya sea generados por la deforestación de sus hábitats o por otros factores ambientales, por lo que la distribución de los ecosistemas aptos para albergar poblaciones de salamandras es limitada (Rovito *et al.* 2009; Wake & Vredenburg, 2008).

En Norteamérica se tiene un excelente registro fósil de esta época, sin embargo, en Sudamérica este es limitado, y en la región centroamericana este número es todavía menor (Carrillo *et al.* 2020). Estes & Báez (1985) explican que, en el caso de los reptiles, se conoce que cocodrilianos como los *Caiman* al igual que muchas ranas de género como *Bufo* y *Leptodactylus* pueden trazar su origen en Norteamérica, aunque en la actualidad poseen una distribución muy amplia en Sudamérica. Adicionalmente, indican que las iguanas se originaron en la región de América Central. En el caso de los anfibios miembros del claro Bolitoglossinae que conforman la fauna centroamericana, se ha determinado que estos colonizaron el continente en dirección de Norte a Sur

C. Importancia de áreas de endemismo

Las áreas de endemismo son regiones delimitadas por la presencia exclusiva de varios clados cuya presencia es limitada o nula en otras ubicaciones (Anderson, 1994). A pesar de que existe amplia literatura que recomienda la priorización de estas áreas para realizar esfuerzos de conservación, en muchos casos, estas regiones no siempre coinciden con regiones de alta riqueza específica (Prendergast *et al.* 1993). Kerr (1997) sugiere evaluar que las áreas de endemismo coincidan con las áreas de alta riqueza específica, ya que si se encuentra evidencia de esto, es recomendable realizar investigaciones para poder utilizar esta información en el diseño y establecimiento de estrategias de conservación.

El nivel de endemismo puede variar dependiendo del organismo que se desee evaluar. Es un término que se verá contextualizado por el área o región de interés, por lo que en algunos casos es también equivalente al área de distribución. En la ecología y conservación, se evalúan posibles patrones en el endemismo de varios taxa con respecto a una localidad en particular para verificar si se superponen y se evidencia un patrón de endemismo relevante para el área. Estas áreas de endemismo se pueden explicar por medio de procesos aleatorios o por la presencia de barreras geográficas que limitan su extensión (Noguera-Urbano, 2017). Dichas condiciones limitantes de las áreas de endemismo suelen ser únicas, por lo que su preservación es de suma importancia para

la conservación de los taxa endémicos de estas áreas, las cuales se encuentran vulnerables debido a la restricción en su distribución (Ceballos *et al.* 1998; Moritz *et al.* 2001).

D. Método de árboles reconciliados

El método de árboles reconciliados consiste en conectar cladogramas taxonómicos de dos taxa distintos que comparten una codivergencia. Es un método que se basa en evaluar las diferencias cladísticas entre el llamado “huésped” y el “asociado” para poder utilizar estas diferencias en la construcción de una historia evolutiva más definitiva que pueda ser aplicable a ambos taxa (Morrone, 2000). A pesar de ser un método poco utilizado, presenta un gran potencial para estudios de biogeografía regional. El método toma en cuenta cuatro posibles eventos: vicarianza, duplicación, dispersión y extinción. En este caso, se utiliza como prioritario el criterio de vicarianza, por lo que se debe minimizar los eventos de duplicación y extinción. Esto provee no solamente una relación entre los clados empleados para el análisis, sino que también determina una relación entre los sitios utilizados en el estudio (Posadas & Morrone, 2003) y disminuye el riesgo de sesgo en el análisis que se puede dar por errores derivados de la generación de los árboles filogenéticos iniciales utilizadas para el estudio (Hahn, 2007). Esta información se combina con la historia paleogeográfica conocida de la región y se puede construir una ruta de dispersión tomando en cuenta el surgimiento de barreras geográficas de relevancia.

Los modelos empleados para el análisis de árboles reconciliados pueden evaluar los datos desde diferentes perspectivas. En términos matemáticos, la distancia Euclidiana es la raíz cuadrada de la diferencia entre las coordenadas de un par de objetos, mientras que la distancia de Manhattan toma en cuenta la distancia absoluta total entre dos objetos (Karki & Ranjiktar, 2016). Es por esto que la distancia Manhattan es preferible cuando se está trabajando con mayores dimensiones en los datos. Similarmente, el Índice de Jaccard es una medida de distancia entre dos puntos, sin embargo, se enfoca más en la similitud que hay entre dos grupos de datos, siendo calificado de 0 a 1, con 1 siendo idénticos (Statologos, 2020). Los tres tipos de modelos de distancia y similitud permiten estudiar los datos obtenidos durante la generación de árboles reconciliados y respaldan

los resultados encontrados, lo cual los vuelve de utilidad al realizar estudios con el método de árboles reconciliados.

Míguez-Gutiérrez et al. (2013) utiliza el método de árboles reconciliados para poder determinar una hipótesis sobre las relaciones entre las áreas de endemismo previamente establecidas para la región de la Zona de Transición Mexicana. Se utilizan 9 áreas de endemismo propuestas para la familia de insectos Carabidae. Por medio de este método, se pudo determinar qué factores paleogeográficos de períodos como el Pleistoceno y el Plioceno tuvieron impacto significativo en el endemismo de la región.

Los coleópteros, específicamente aquellos que pertenecen al clado Scarabaeoidea, ya han sido utilizados previamente para caracterizar e identificar áreas de endemismo para Guatemala. Es de los clados mejor estudiados y de los cuales se tiene un mejor conocimiento sobre su biogeografía y este conocimiento ha sido de suma importancia para poder determinar las áreas endémicas que deben ser conservadas con mayor urgencia. La topografía de Guatemala se caracteriza por tener muchas regiones montañosas que separan las distintas áreas de endemismo que se pueden observar en la **Figura 2** (Cano, 1993; Schuster & Cano, 2006; Ulyshen, 2018).

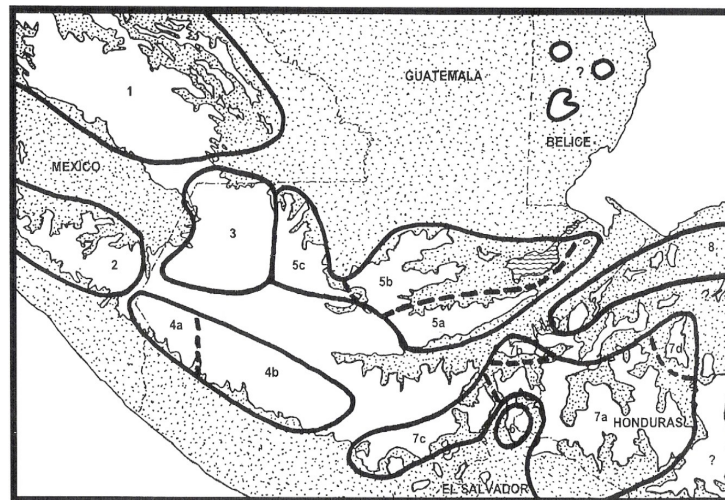


Figura 2. Áreas de endemismo determinadas por Schuster et al. 2000 para la región de Guatemala.

En combinación con árboles filogenéticos y la información disponible acerca de la distribución de los clados que se desea utilizar en un estudio, el método de árboles reconciliados puede ayudar a reconstruir

una historia de dispersión de los clados que se pueda también ver reflejado en las áreas de endemismo actuales, al igual que con las relaciones filogenéticas de las especies estudiadas. Para este trabajo se utilizó el clado Passalidae como uno de los grupos para construir los árboles reconciliados y se utilizó también las áreas de endemismo establecidas por Schuster *et al.* 2000 como base para aplicarlas a las especies representantes clado Plethodontidae en Guatemala.

E. Presencia e importancia de clados Passalidae y Plethodontidae en Guatemala

El clado Passalidae es una familia del orden Coleoptera que habita en los trópicos y se caracteriza por ser escarabajos negros brillantes de 1-8 cm. Los pasálidos han demostrado altos niveles de endemismo, particularmente en las regiones tropicales en donde existe presencia de bosque nuboso (Ulyshen, 2018). Schuster *et al.* 2000 desarrolló una metodología para la priorización de conservación de bosques nubosos de Guatemala con respecto a la presencia u ausencia de 66 distintas especies de pasálidos. Este método es de utilidad debido a que estos insectos comparten tendencias y patrones de endemismo con muchos otros mamíferos, reptiles, aves y anfibios, por lo que son un buen indicador para el establecimiento de las áreas protegidas más importantes.

Por otro lado, las salamandras sin pulmones de la familia Plethodontidae, conforman un 60% de todas las especies de salamandras de la actualidad. A pesar de que la historia evolutiva que conlleva a la pérdida de los pulmones en este clado sigue siendo debatida por los expertos, se sabe que el origen de los pletoodóntidos surge de la región de los montes Apalaches, en donde se puede encontrar a la gran mayoría de especies pertenecientes a esta familia (Ruben & Boucot, 1989). Sin embargo, Ruben *et al.* 1993 sugiere que el origen de este grupo no concuerda con lo sugerido por Ruben & Boucot (1989) tomando en cuenta las condiciones proyectadas para la región durante el Mesozoico, por lo que hacen falta más estudios para poder confirmar con más seguridad el origen del clado. Para Guatemala, se ha registrado un total de 8 géneros de salamandras, todos pertenecientes a esta familia. Los géneros registrados son: *Nyctanolis*, *Oedipina*, *Bolitoglossa*, *Bradytriton*, *Pseudoeurycea*, *Dendrotriton* y *Cryptotriton*, los cuales se encuentran distribuidos en distintas localidades del país. Todos poseen una larga lengua que actúa como un proyectil con la

cual capturan a sus presas en cuestión de milisegundos. Todas las salamandras encontradas en Centroamérica pueden trazar su filogenia la subfamilia Bolitoglossinae (Kohler, 2011). Además, Pough *et al.* 1987 indica que, debido a que las salamandras son un componente importante de la circulación de energía de un ecosistema, tanto como depredadores como presas de otros animales, y son un buen indicador del estado del hábitat en general. En este estudio, se pudo observar que el mejor predictor para la abundancia de la especie de salamandra *Plethodon cinereus* se veía correlacionada con la cantidad de hojarasca del área, la cual puede tardar hasta 65 años en recuperarse después de una perturbación.

VI. Metodología

A. Materiales

Las plataformas *NCBI* (National Center for Biotechnology Information, 2023) y *GBIF* (GBIF.org, 2023) fueron utilizadas para la obtención de datos de secuencias y de registros de distribución. *jModeltest-2* (Guindon & Gascuel, 2003; Darriba *et al.* 2012) fue utilizado para determinar el modelo que se usaría para la generación de los árboles filogenéticos, y dicho modelo fue configurado en el archivo por el programa Mesquite (Maddison & Maddison 2023). El programa MEGA X (Kumar *et al.* 2018; Stetcher *et al.* 2020) se utilizó para el alineamiento de las secuencias y MrBayes (Ronquist *et al.* 2012) para la generación de los árboles filogenéticos. Los árboles fueron visualizados con el programa Figtree (Rambaut, 2018) y los árboles reconciliados se generaron usando el programa Past 4.01 (Hammer *et al.* 2001). La reconstrucción de la ruta de dispersión en mapas se realizó con el programa QGIS (QGIS Development Team, 2023). El mapa de distribución potencial se generó usando RStudio (RStudio Team, 2020) y los registros de presencia de GBIF (ver cita para cada especie en **Anexos**).

B. Métodos

Se utilizaron publicaciones científicas de revistas indexadas, priorizando aquellas con un factor de impacto de 3+ y con una antigüedad idealmente menor a 10 años. Las revistas más antiguas utilizadas como referencia con una antigüedad mayor a 10 años solamente se utilizaron en el caso de que la información sobre el tema en cuestión fuera extremadamente escasa o inexistente en fuentes más recientes. La información sobre la paleogeografía de la región de Mesoamérica, particularmente información pertinente para la región de Centroamérica y directamente sobre Guatemala.

Se utilizó el buscador GBIF para encontrar puntos de registros reportados para los géneros de Plethodontidae que correspondan al territorio guatemalteco y a las áreas de endemismo previamente establecidas (**Figura 2**). Con estos datos se creó una matriz de Excel conteniendo los datos de presencia o ausencia de cada género de salamandras para 8 áreas de endemismo establecidas por

Schuster et al. (2000). Para la creación del mapa de distribución potencial de salamandras en Guatemala, se utilizó los datos de registros para cada especie de salamandra extraídos de la plataforma GBIF. Los registros de la plataforma GBIF fueron sometidos a una limpieza para remover datos que carecían de coordenadas, que estuvieran fuera de Guatemala o que de alguna forma estuviera incompleta la información. A través de este procedimiento, se filtró un total inicial de 26,000 registros. Se usaron los paquetes “dismo” y “maxent” para la generación del modelo de distribución potencial a partir de los datos obtenidos (ver **Script 1** en **Anexos**). El modelo generado fue comparado luego con los datos obtenidos de los árboles reconciliados de las áreas de endemismo generados.

En el **Cuadro 1** se observan acrónimos utilizados para la generación de las matrices de Excel y las regiones a las que corresponden. Estos acrónimos fueron utilizados para todos los árboles reconciliados como reemplazo del nombre completo de la región.

Acrónimo	Región
WCU	Cuchumatanes occidentales
CVOL	Cadena volcánica
SMIN	Sierra de las Minas
SSAN	Sierra de Santa Cruz
LUN	La Unión

Cuadro 1. Leyenda de acrónimos utilizados para la generación de las matrices de Excel y las regiones a las que corresponden.

En esta matriz, 1 indica la presencia de una especie dentro de un área de endemismo y 0 la ausencia de dicha especie (ver **Cuadro 3** y **Cuadro 4** en **Anexos**). Las especies tomadas en cuenta para ser agregadas a estas matrices debían cumplir con los siguientes criterios: debían tener una presencia en Guatemala y se debió encontrar una muestra de material genético disponible en la plataforma NCBI. Antes de emplear los criterios mencionados anteriormente, se tenían 153 especies de salamandras candidatas para el estudio, de las cuales solamente se pudo utilizar 37 que

cumplieran con los dos criterios. De los escarabajos, se delimitaron 19 especies de las 45 especies candidatas iniciales.

Código	Variable bioclimática
bio1	Promedio de temperatura anual
bio2	Rango diurno promedio (temperatura máxima mensual-temperatura mínima mensual)
bio3	Isotermalidad (bio2/bio7)(x100)
bio4	Temporalidad de temperatura (desviación estándar x 100)
bio5	Temperatura máxima del mes más cálido
bio6	Temperatura mínima del mes más frío
bio7	Rango anual de temperatura (bio5-bio6)
bio8	Temperatura media del trimestre más húmedo
bio9	Temperatura media del trimestre más seco
bio10	Temperatura media del trimestre más cálido
bio11	Temperatura media del trimestre más frío
bio12	Precipitación anual
bio13	Precipitación del mes más húmedo
bio14	Precipitación del mes más seco
bio15	Temporalidad de precipitación (coeficiente de variación)
bio16	Precipitación del trimestre más húmedo
bio17	Precipitación del trimestre más seco
bio18	Precipitación del trimestre más cálido
bio19	Precipitación del trimestre más frío
elevation	Elevación

Cuadro 2. Significado de cada variable bioclimática analizada para la generación del modelo potencial de distribución para Plethodontidae.
(WorldClim, 2022)

Se crearon árboles filogenéticos para las especies de salamandras de la familia Plethodontidae que hayan sido registradas para Guatemala y cuyo material genético se encontraba disponible en la plataforma NCBI. Los pasálidos enlistados por Schuster et al. 2000 para caracterización de áreas de endemismo también fueron utilizados para poder generar un árbol filogenético para el clado, dependiendo únicamente de su disponibilidad en la plataforma NCBI.

Para las salamandras evaluadas se obtuvieron secuencias de la región 16S de ARN ribosomal y para los coleópteros se obtuvieron secuencias correspondientes a la enzima carbamoil fosfato sintetasa, ambas siendo las únicas regiones disponibles para cada grupo en la plataforma NCBI. Se utilizó el programa MEGA X para poder realizar el alineamiento de las secuencias. Utilizando jModeltest-2, se estableció el

mejor modelo para poder generar el árbol filogenético para cada clado en el programa MrBayes, utilizando los archivos fasta de los alineamientos de secuencias de salamandras y coleópteros. El programa Mesquite fue empleado para crear un archivo nexus compatible con MrBayes con los parámetros proveídos por j-modeltest. Este archivo nexus fue corrido en MrBayes con 1,000,000 de repeticiones MCMC.

Ambas matrices fueron transformadas en el programa PAST para poder evaluar los resultados por el método de árboles reconciliados. Utilizando la función “Clustering”, se crearon nueve árboles: tres para la información de las salamandras, tres para la información sobre coleópteros y tres para ambos. Se eliminaron las ubicaciones de Oriente de Cuchumatanes, Volcán Tecuamburro y Trifinio, ya que estas ubicaciones no contaban con la presencia de alguno de los dos taxa. Ya sea que no se registraba ningún pletodóntido o ningún pasálido, se eliminaron con la finalidad de que los sitios pudieran ser juzgados bajo todos los parámetros y variables establecidos de manera equitativa y con representación para ambos taxa. Cada grupo: salamandras, coleópteros y ambos, fueron evaluados con tres diferentes índices de similitud: Euclidiano, Manhattan y Jaccard. Estos índices fueron utilizados para poder estudiar el nivel de similitud o de distancia entre las localidades basado en las relaciones filogenéticas y geográficas. Los resultados de estos árboles fueron comparados con aquellos obtenidos en los árboles filogenéticos de cada grupo, además de realizar una comparación con el mapa de zonas de endemismo establecido por Schuster *et al.* (2000). La matriz generada para la familia Plethodontidae fue ingresada nuevamente al programa PAST utilizando la función “Ordination”, para generar un Análisis de Componentes Principales a partir de los datos.

Se utilizó la plataforma QGIS para el diseño de los mapas representativos de la ruta de dispersión proyectada para el clado Plethodontidae en la región de Guatemala. Para su generación, se utilizó el mapa base de Google Terrain, y con la herramienta para dibujo de polígonos se recreó a mano alzada los tres bloques principales con mayor relevancia para el estudio: el bloque de Sierra de las Minas/Sierra de Santa Cruz, el bloque de Sierra de los Cuchumatanes occidentales y la Cadena Volcánica (ver **Figura 12**).

VII. Resultados

Se buscaba analizar la influencia de la paleogeografía de Mesoamérica sobre la especiación y distribución actual de la familia Plethodontidae en Guatemala, tomando de referencia las áreas de endemismo y la distribución endémica del grupo Passalidae. Se generó un modelo de distribución potencial para la familia Plethodontidae utilizando los paquetes “dismo” y “maxent”, con el cual se pudo obtener la distribución potencial del clado vista en un mapa de región de Guatemala tomando en cuenta las variables bioclimáticas más relevantes para su distribución.

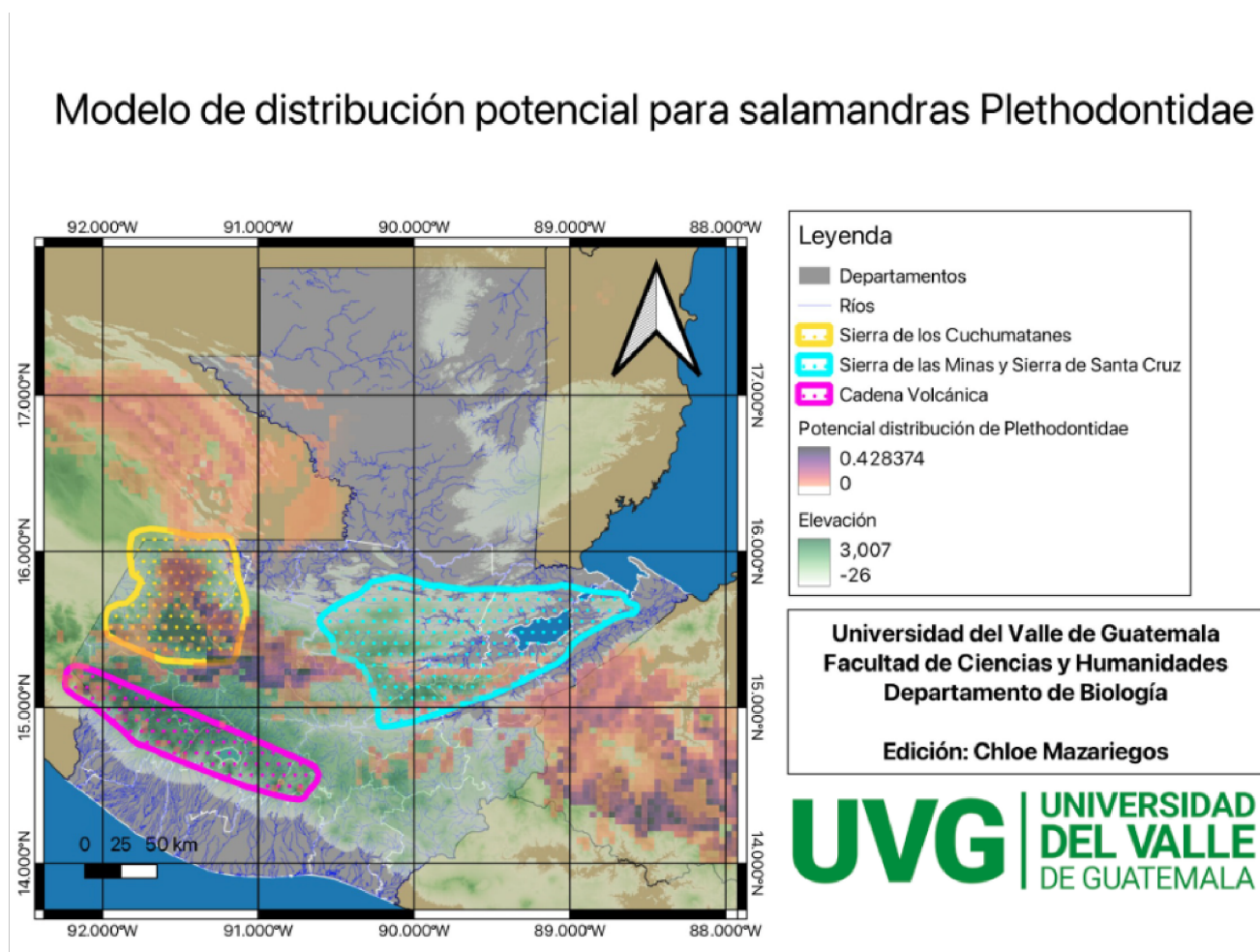


Figura 3. Mapa representativo de distribución potencial de salamandras de la familia Plethodontidae en la región de Guatemala.

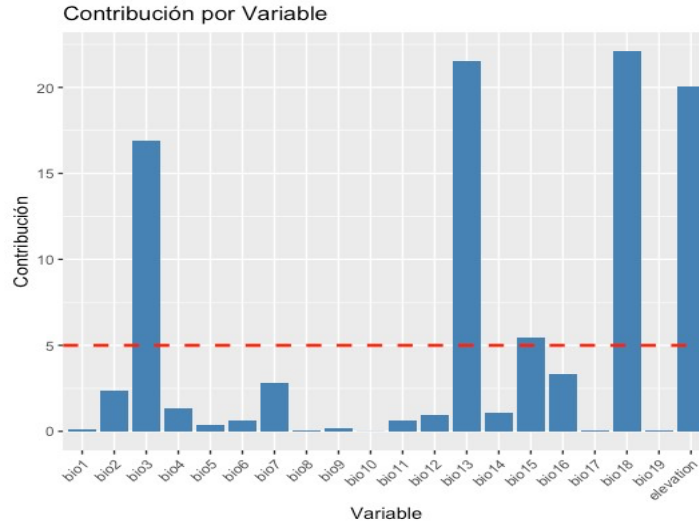


Figura 4. Valor de las contribuciones por variable evaluada para la generación de modelo de potencial distribución para Plethodontidae en Guatemala.

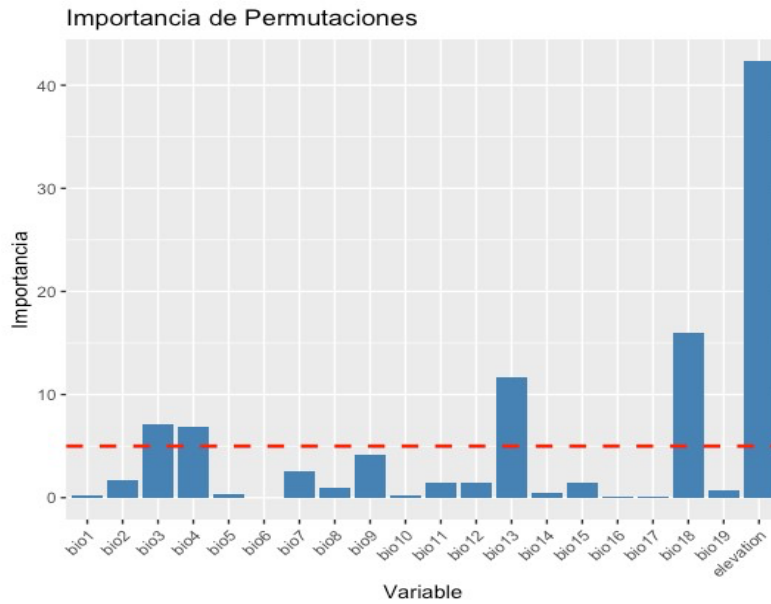


Figura 5. Valor de importancia de permutaciones por variable evaluada para la generación de modelo de potencial distribución para Plethodontidae en Guatemala.

A partir del modelo de distribución potencial generado, se pudo obtener dos gráficas adicionales especificando la influencia de las variables bioclimáticas analizadas sobre el modelo. Las variables bioclimáticas generadas analizadas fueron aquellas enlistadas en el **Cuadro 2**. Se encontró que las tres variables bioclimáticas con mayor de contribución al modelo fueron la variable de isothermalidad (bio3), precipitación del mes más húmedo (bio13) y precipitación del

trimestre más cálido (bio18). Por otro lado, se encontró que estas variables fueron también las de mayor importancia en permutaciones, en combinación con la variable de elevación.

Se analizaron en total 19 especies de coleópteros y 37 especies de salamandras, luego de haber realizado el filtro por los criterios establecidos (especies habitantes en Guatemala y cuya secuencia genética se encontraba disponible en NCBI). Para coleópteros se utilizó a *Harmonia axyridis* como outgroup, y para salamandras *Amphiuma means*. Con las secuencias descargadas de la plataforma bioinformática NCBI, se obtuvieron dos árboles filogenéticos (**Figura 6** y **Figura 7**).

Cabe destacar que en el árbol para las salamandras analizadas, *Cryptotriton veraepacis*, *Dendrotriton cuchumatanus* y *Nyctanolis pernix* se pueden observar separadamente de los demás miembros de sus respectivos géneros. Además, se observa una separación de algunas de las *Bolitoglossa*, entre las cuales se encuentran *B. dofleini*, *B. engelhardti*, *B. rostrata*, *B. cuchumatana* y *B. helmrichi*. Estas tres especies se encuentran más cercanas a las del género *Bolitoglossa* que a los géneros *Cryptotriton*, *Dendrotriton* y *Nyctanolis*. Las tres especies en cuestión están caracterizadas porque divergen en hábito y morfología de las otras especies que conforman sus géneros. En el caso de *Cryptotriton veraepacis*, esta especie difiere morfológicamente de otras *Cryptotriton* y también en su distribución (Rovito *et al.* 2015). *Dendrotriton cuchumatanus* y *Nyctanolis pernix* difieren del resto de su género en una distribución y una morfología única, este último siendo tan distinguido que amerita tener su propio género y especie (Rovito *et al.* 2012; Elias & Wake, 1983). Las salamandras del género *Bolitoglossa* se caracterizan por su alta radiación adaptativa en el nuevo mundo (Alberch, 1983) por lo que las relaciones de cada especie dentro de la filogenia de la familia Plethodontidae sigue siendo objeto de debate en la literatura hasta la actualidad. La filogenia para las *Bolitoglossa* encontrada en este estudio coincide con lo determinado por Parra-Olea *et al.* (2004), puesto a que las especies se encuentran agrupadas correspondiendo a los subgéneros encontrados por ellos.

Al observar tanto el árbol reconciliado presentado en la **Figura 10** como el árbol filogenético para la familia Plethodontidae presentado en la **Figura 7**, se puede observar que los géneros *Cryptotriton*,

Dendrotriton, *Nototriton*, *Oedipina*, *Pseudoeurycea*, *Nyctanolis* y *Bradytriton* se encuentran distribuidos de manera restringida a uno de los bloques de endemismo delimitados. *Cryptotriton*, por ejemplo, un género bastante basal según su filogenia, se encuentra restringido al bloque de Sierra de las Minas y Sierra de Santa Cruz, mientras que las especies del género *Bolitoglossa*, el cual se observa que es más derivado en su filogenia, se distribuyen en todos los bloques de endemismo estudiados. Su amplia distribución y aislamiento interespecífico potencialmente generan las diferencias ambientales y competencia por recursos necesaria para una radiación adaptativa que, a su vez, conlleva a la rápida diversificación del linaje (Jaime-Bueno, 2013).

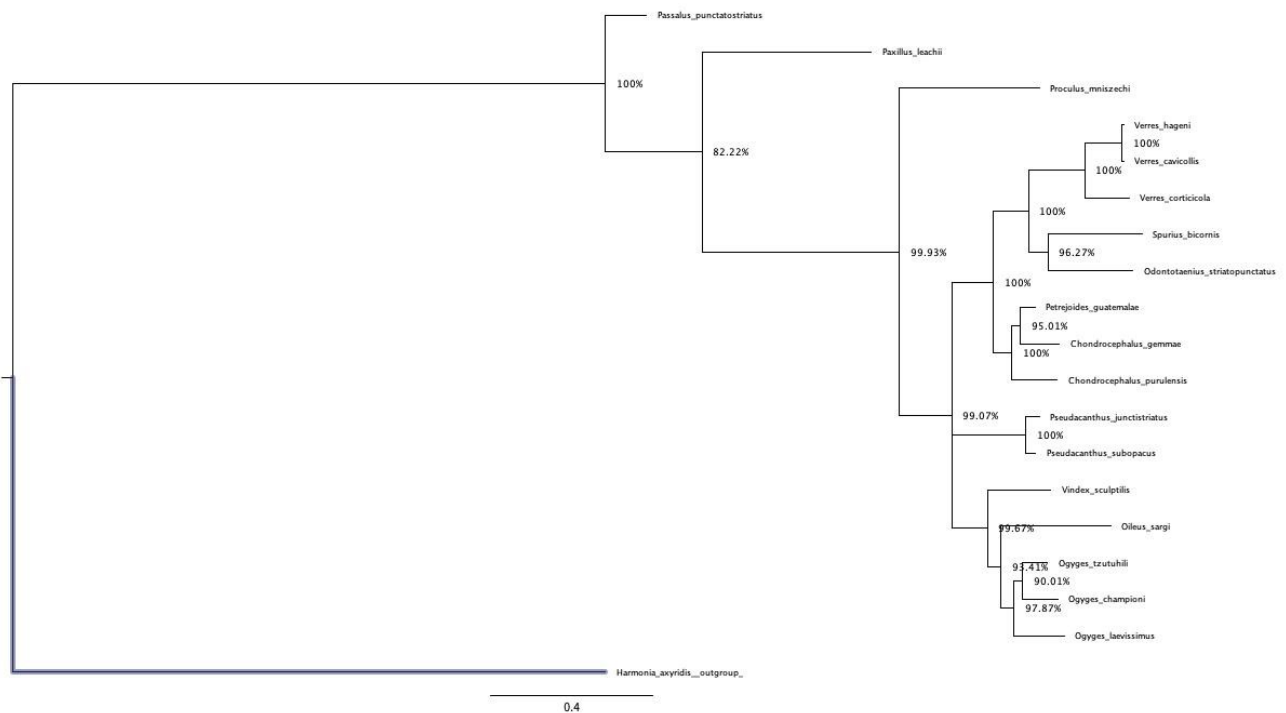


Figura 6. Árbol filogenético construido para especies de pasálidos.

Las dos matrices de presencia creadas en Excel fueron utilizadas para la creación de los árboles reconciliados. Para ello, se creó una tercera matriz modificada que incluía los datos de presencia tanto de salamandras como de coleópteros. Las matrices generadas inicialmente contenían a los sitios Sierra de las Minas (SMIN), Sierra de Santa Cruz (SSAN), Oriente de los Cuchumatanes (ECU), Occidente de los Cuchumatanes (WCU), Cadena Volcánica (CVOL),

Trifinio (TRIF), La Unión (LUN) y Volcán Tecuamburro (VTEC). Sin embargo, luego de crearlos árboles reconciliados, se eliminaron los sitios TRIF, VTEC y ECU, debido a que estos sitios no incluían ninguna especie de pasálidos (en el caso de ECU y VTEC) o ninguna de salamandras (en el caso de TRIF). Esta eliminación fue realizada con el fin de poder realizar una comparación verdadera que tomase de referencia la presencia de ambos grupos en un área de endemismo para determinar la relación de ésta con otras áreas con la presencia de ambos grupos.

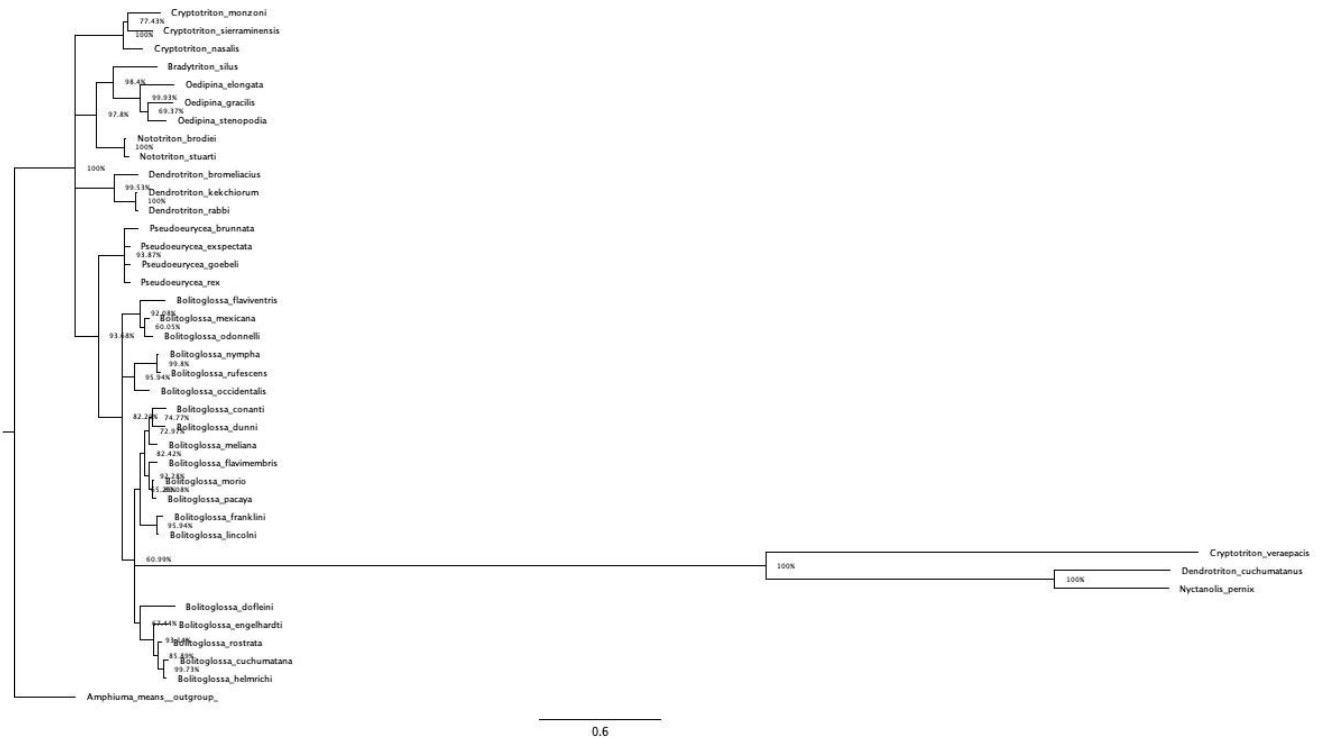


Figura 7. Árbol filogenético construido para especies de Plethodontidae.

Los árboles reconciliados generados tanto para salamandras como para coleópteros coinciden en la separación de dos bloques principales: uno conteniendo los sitios de SMIN, SSAN y LUN, y otro bloque conteniendo a CVOL y WCU. Estos bloques se repiten bajo los tres índices evaluados y también para los árboles generados utilizando ambos grupos. En general, el índice de Jaccard evaluado para las tres variables—siendo estas pasálidos, salamandras o pasálidos+salamandras—señalan una mayor similitud entre los sitios de SMIN y SSAN.

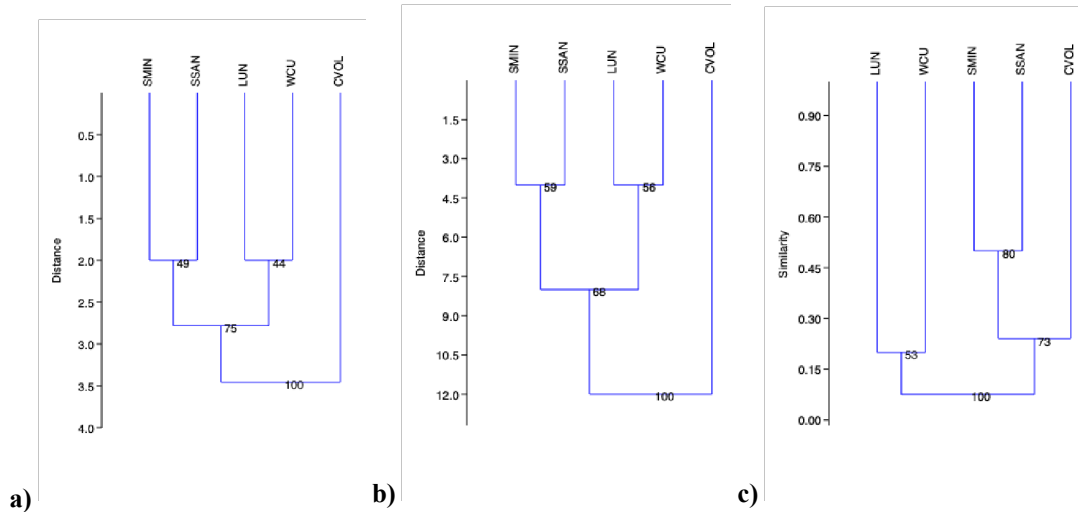


Figura 8. Árboles de relaciones de endemismo con respecto a especies de Passalidae utilizando distintos índices de similitud. a) Euclidiano. b) Manhattan. c) Jaccard. Leyenda: Sierra de las Minas (SMIN), Sierra de Santa Cruz (SSAN), La Unión (LUN), Occidente de Sierra de los Cuchumatanes (WCU), Cadena Volcánica (CVOL).

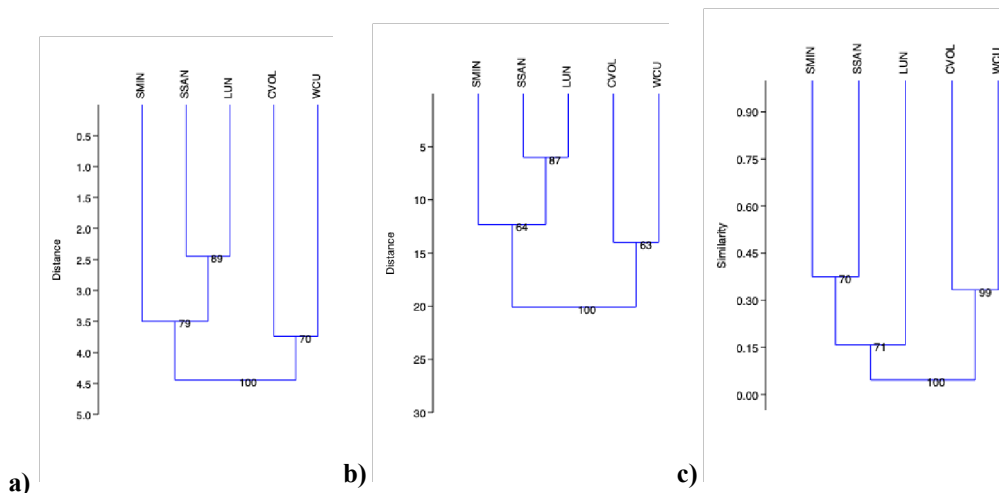


Figura 9. Árboles de relaciones de endemismo con respecto a especies de Plethodontidae utilizando distintos índices de similitud. a) Euclidiano. b) Manhattan. c) Jaccard. Leyenda: Sierra de las Minas (SMIN), Sierra de Santa Cruz (SSAN), La Unión (LUN), Occidente de Sierra de los Cuchumatanes (WCU), Cadena Volcánica (CVOL).

Destaca también que para Plethodontidae, los sitios SSAN y LUN se encuentran más cercanos comparados con SMIN (**Figura 9**). Esto no se ve reflejado en los pasálidos, y tampoco se observa en los árboles reconciliados de ambos grupos. En los árboles generados para ambos

grupos, SSAN y SMIN se encuentran más relacionados entre sí, seguido por LUN y posteriormente se puede observar el bloque CVOL+WCU.

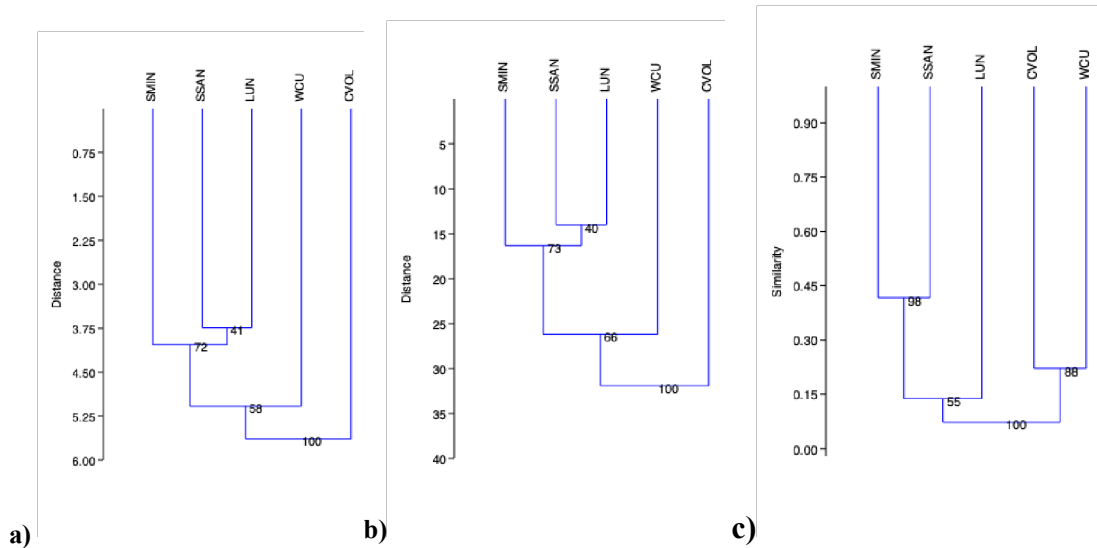


Figura 10. Árboles de relaciones de endemismo con respecto a especies de Passalidae y Plethodontidae utilizando distintos índices de similitud. a) Euclidiano. b) Manhattan. c) Jaccard. Leyenda: Sierra de las Minas (SMIN), Sierra de Santa Cruz (SSAN), La Unión (LUN), Occidente de Sierra de los Cuchumatanes (WCU), Cadena Volcánica (CVOL).

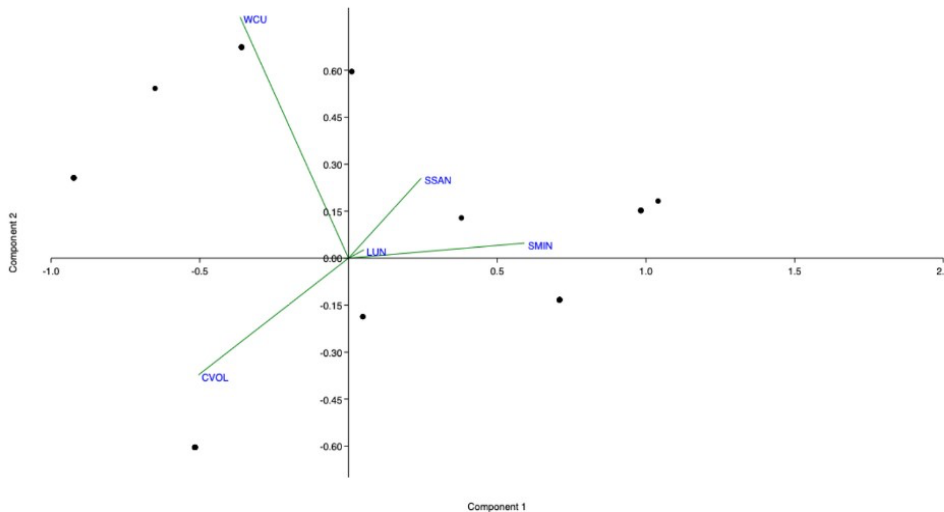


Figura 11. Análisis de componentes principales obtenido a partir de matriz de distribución de salamandras Plethodontidae.

Con la información proveída tanto de los árboles reconciliados generados, como de los árboles filogenéticos y la literatura, se pudo armar una posible ruta de dispersión para el clado Plethodontidae, correspondiente a la paleobiogeografía de la región y la distribución actual de las especies de salamandras analizadas.

Bolitoglossa es el género que se ve más ampliamente distribuido en las áreas de endemismo del país (ver **Cuadro 4** en **Anexos**). Este género también incluye a la mayor cantidad de las especies analizadas y son el único género de salamandras que se puede observar en todas las áreas de endemismo. Las salamandras del género *Oedipina* se encuentran en dos localidades distintas, una correspondiente a cada una de las dos únicas especies evaluadas. Esta distribución se comparte también con las salamandras del género *Pseudoeurycea*. Las *Dendrotriton* se encuentran distribuidas casi exclusivamente en el área de los Cuchumatanes, con la única excepción de *Dendrotriton bromeliacius*, la cual se encuentra distribuida en la Cadena Volcánica. Las salamandras *Nototriton* se distribuyen únicamente en Sierra de las Minas, al igual que las salamandras *Cryptotriton*.

Tres bloques de endemismo principales

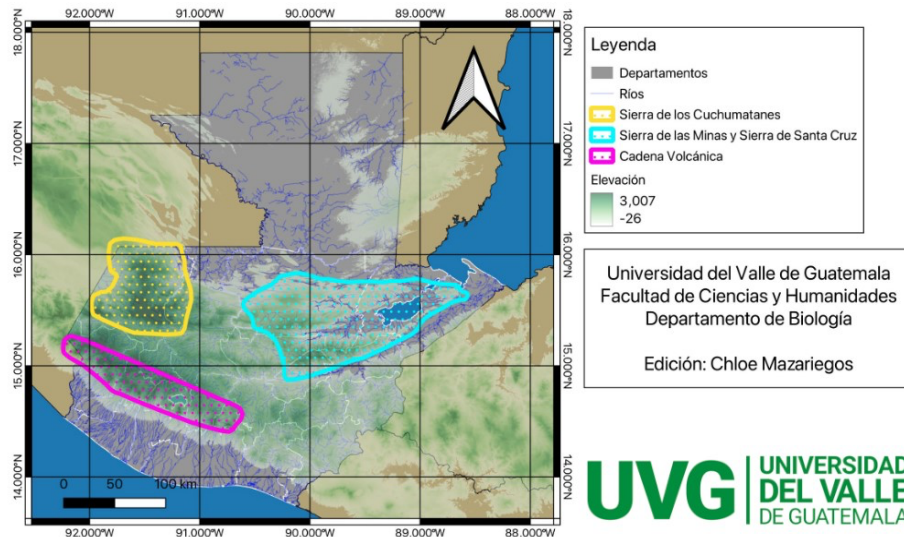


Figura 12. Mapa representativo de los tres principales bloques de endemismo analizados en este estudio.

Potencial ruta de dispersión proyectada para Plethodontidae

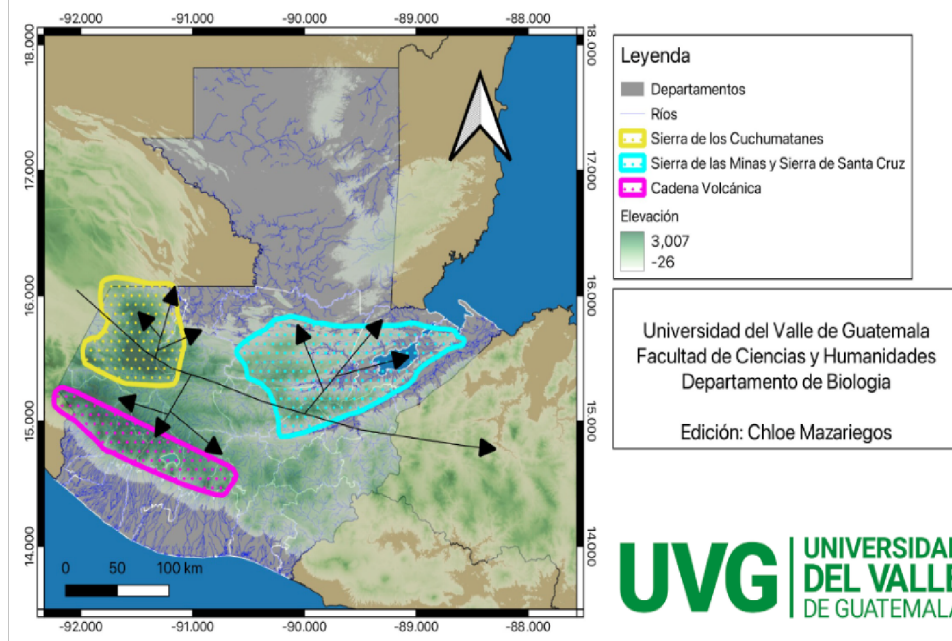


Figura 13. Mapa representativo con la potencial ruta de dispersión proyectada del clado Plethodontidae hacia los tres bloques de endemismo principales identificados en el presente estudio.

La Unión (LUN) es el área de endemismo con una menor incidencia de especies, teniendo solamente dos especies de coleópteros y dos especies de salamandras. Ninguna de las especies reportadas para La Unión corresponde al mismo género. El área de endemismo con mayor cantidad de especies reportadas fue la Cadena Volcánica, seguida por el bloque Sierra de las Minas-Sierra de Santa Cruz, y luego por la Sierra de los Cuchumatanes. Casi todas las especies que se pueden encontrar en la Cadena Volcánica se pueden observar en los Cuchumatanes, y solamente *Bolitoglossa rufescens* se puede encontrar en los Cuchumatanes, Sierra de las Minas/Sierra de Santa Cruz y en la Cadena Volcánica, siendo la especie más ampliamente distribuida.

VIII. Discusión

Las regiones analizadas en este estudio se pueden ver subdivididas en tres bloques principales: la región de Sierra de las Minas/Sierra de Santa Cruz, la Cadena Volcánica y la región del Occidente de los Cuchumatanes. La Unión se encontró relacionada con Sierra de las Minas y Sierra de Santa Cruz, aunque su relación y similitud con ellas varió dependiendo del índice que se utilizó para evaluarlas. Geográficamente, las Sierras de Las Minas y de Santa Cruz se encuentran adyacentes del lado norte de la falla del Polochic. Cabe destacar que la región de La Unión, Zacapa, se encuentra relacionada más cercanamente con este bloque que con los otros dos bloques principales. Es posible que esto sea por su relativa cercanía a las Sierras de las Minas y Santa Cruz, que coinciden estando en el oriente del país.

La distribución potencial encontrada para las especies de la familia Plethodontidae en el territorio guatemalteco coincide con los bloques principales de endemismo identificados. El bloque de Occidente de los Cuchumatanes y el bloque de Sierra de las Minas tienen el mayor potencial de distribución para las salamandras (ver **Figura 3**). Esta distribución coincide con el tipo de ecosistema presente en estas regiones, las cuales, junto con la Cadena Volcánica, son de las pocas existentes con un ecosistema de bosque de altura (Núñez, 1996), ecosistemas en donde habitan las salamandras apulmonadas haciendo uso de la humedad y presencia de vegetación como las bromelias epífitas (McEntire, 2016). Por otro lado, La Unión presenta uno de los últimos ejemplos de bosques latifoliados al este del Río Motagua. El parche de bosque nuboso se encuentra en la cumbre de la cadena montañosa “El Espíritu Santo”, separada del resto del paisaje por regiones áridas y secas que causan su aislamiento (Lira & Khristhel, 1998). Su aislamiento extremo a comparación de los parches encontrados en cadenas montañosas y volcánicas como las estudiadas en los otros bloques de endemismo se ven reflejadas en la limitada distribución de salamandras de esa región, en donde solamente se pueden encontrar ejemplares de los géneros *Bolitoglossa* (que se encuentran ampliamente distribuidas) y solamente una especie del género *Oedipina*. Además, su ubicación en la parte oriental del país favorece una mayor cercanía con el bloque de Sierra de las Minas y Sierra de Santa Cruz, lo cual se puede ver reflejado en el árbol reconciliado observado en la **Figura 10**.

El análisis más profundo de las variables utilizadas para la generación del modelo de distribución potencial (ver **Figura 3**) ejemplificado en la **Figura 4** y **Figura 5** es también indicativo de la calidad que los ecosistemas requieren en cuanto a factores bioclimáticos para sostener al grupo Plethodontidae. Según las contribuciones encontradas (ver **Figura 4**), se observa que las tres variables que tienen un mayor impacto sobre el resultado del modelo de distribución potencial creado son las variables de isothermalidad, precipitación durante el mes más húmedo y precipitación durante el período más cálido (WordClim.org, 2022). Las variables bioclimáticas son las más utilizadas para los modelos de potencial distribución, ya que reflejan el estado de un ecosistema durante un período de tiempo en específico, dependiendo de patrones de cambios presentes (Bede-Fazekas & Somodi, 2020). En el modelo climático generado, las variables climáticas con mayor relevancia coinciden con las características conocidas de las salamandras, las cuales son sensibles a cambios de temperatura y dependen de condiciones de humedad para el intercambio gaseoso por su carencia de pulmones (Rovito *et al.* 2009; Wake & Vredenburg, 2008; Kohler, 2011). Por otro lado, la variable con mayor importancia de permutaciones fue la de elevación, lo cual tiene un impacto importante en todas las demás variables, determinando en muchos casos el tipo de ecosistema que se encontrará. Los bosques nubosos de Guatemala, que cumplen con los requisitos bioclimáticos para la presencia de salamandras, se caracterizan por restringirse a ciertas elevaciones particularmente (Núñez, 1996). Estos factores pueden encontrarse en otras localidades, lo que genera la distribución reportada para los pletodóntidos en el resto del continente de igual manera.

Las salamandras de la familia Plethodontidae, específicamente aquellas en los géneros *Bolitoglossa* y *Oedipina*, han sido registradas tanto en Centroamérica como en islas remotas de Sudamérica, así como en Norteamérica, en donde se cree que se encontraban los protopletodóntidos que dieron origen a la familia (Vanzolini & Heyer, 1985; Savage, 1966). Vanzolini & Heyer proponen que estos registros amplios y dispersos de distribución sugieren que las salamandras de esta familia son capaces de migrar de una masa terrestre a otra, pudiendo ser continentales o de islas. Agregan, además, la presencia y conectividad de los géneros de herpetofauna que se encuentran en Centroamérica y Sudamérica, y en Centroamérica y

Norteamérica sugieren que el intercambio faunístico que se dio con el surgimiento del puente terrestre de Centroamérica resultó por medio de una radiación adaptativa de las especies, y no por una colonización directa de las especies y géneros de salamandras de un lado del continente a otro. Este tipo de distribución dispersa también se ve reflejada en las áreas de endemismo de Guatemala, tomando en cuenta que especies de ambos géneros se han reportado en zonas que se encuentran a cientos de kilómetros de distancia unas de otras. Además, también se reportan distintas ubicaciones para especies del género *Pseudoeurycea*, que se puede encontrar tanto en la región de los Cuchumatanes como en la Cadena Volcánica.

Procesos de especiación dentro de un mismo género y la variabilidad genética de las poblaciones actuales sugieren que los pletodóntidos se encuentran en una relación de adaptación constante a sus entornos (Tilley & Bernardo, 1993; Tilley, 1980). Esta plasticidad fenotípica ha permitido que miembros de una misma rama filogenética puedan sobrevivir a condiciones distintas en distintas localidades, desde las altitudes de los Montes Apalaches hasta los bosques nubosos que podemos encontrar en Guatemala (Ruben & Boucot, 1989; Kohler, 2011). Debido a la falta de una correlación clara entre la filogenia determinada en este estudio y la presencia o ausencia de un género en un área de endemismo, se puede inferir que la distribución actual de las salamandras se debe a un evento relativamente reciente, en lugar de un desplazamiento temprano desde una masa continental a otro, como en el caso de los pasálidos (Schuster & Cano, 2006). Tomando en cuenta el historial de glaciaciones de la región (MacVean & Schuster, 1981) y los consecuentes cambios en la temperatura durante la última era del hielo (Islebe & Leyden, s.f.), se determina que los proto-pletodóntidos que precedieron a las especies modernas posiblemente se concentraron en el valle formado entre la Sierra de los Cuchumatanes y la Cadena Volcánica, llegando hasta la región de La Unión en dirección Noroeste-Sureste (ver **Figura 2**). Posteriormente, se hipotetiza que estos proto-pletodóntidos migraron en diversas direcciones para colonizar las tierras altas del país al culminar el período glacial, y así aprovechar la formación de bosques nubosos en las alturas de las estructuras montañosas y volcánicas.

Las salamandras son organismos ectotérmicos (Rohr & Palmer, 2013). A pesar de que algunas especies poseen la capacidad de adaptar sus comportamientos y rutinas para el mantenimiento de una

temperatura corporal constante y óptima para sus procesos vitales, se ha observado que la mayoría de la termorregulación vista en salamandras sin pulmones se da limitando y controlando los procesos internos que requieren de un gasto energético para llevarse a cabo, como la digestión de alimentos (Feder, 1982; Brattstrom, 1979). El hábito arbóreo de las salamandras pletodóntidas tropicales es también notable, ya que estas son conocidas por sacar provecho del ecosistema del dosel de los bosques tropicales, que se caracteriza por la amplia presencia de plantas epífitas (como las bromelias) y musgos que retienen la humedad del ambiente y proveen un refugio para potenciales presas (McEntire, 2016; Wake, 1987).

Las características fisiológicas y etológicas de las salamandras pletodóntidas limitan su distribución a localidades que cuentan con las condiciones que se den en sus microhábitats para mantener sus funciones vitales, ya que son prácticamente dependientes de estas para sobrevivir. Los hábitats de bosque nuboso de altura les proveen de la humedad y condiciones necesarias para su sobrevivencia, siendo ricos en diversidad de epífitas como *Tillandsia* sp., que es un refugio comúnmente utilizado por pletodóntidos. Dichos hábitats fríos de altura se pueden encontrar solamente en regiones entre los 1500-1800 msnm, y presentan nubosidad a lo largo de todo el año (Núñez, 1996) y se destacan de bosques con nubosidad tropicales debido a que estos últimos no comparten las características de bosques de altura como los bosques nubosos de Guatemala. Siendo dependientes de que su entorno cumpla con características bastante específicas para sobrevivir, y tomando en cuenta también que esta es una característica compartida por todas las salamandras de la familia Plethodontidae que se encuentran en los trópicos, se puede inferir que esto ha sido un reto para la distribución de salamandras en Guatemala tanto en el pasado como en la actualidad, y que dicha distribución ha dependido casi completamente de la presencia de bosques nubosos. En la actualidad, los bosques nubosos ocupan solamente el 5% de la superficie nacional, y se pueden encontrar distribuidos en Sierra de las Minas y sus alrededores, la Cadena Volcánica y el altiplano occidental (CONAP, 2021), los cuales coinciden con las regiones en las que se ha reportado la presencia de estas salamandras y con las regiones de endemismo presentes en este estudio.

La glaciación de Centroamérica se vio limitada a las regiones de Guatemala y Costa Rica, a altitudes excediendo los 3500 msnm. La Sierra de los Cuchumatanes, siendo el punto más alto no volcánico de Guatemala, posee evidencia en forma de morrenas glaciales que sugieren el

desplazamiento y creación de glaciares sobre estas tierras altas durante el Cuaternario tardío (Roy & Lachniet, 2010; Lachniet & Vasquez-Selem, 2005). Los registros de cambios paleoecológicos para Centroamérica son escasos, pero las principales fuentes de información son las morrenas glaciales y núcleos de sedimento de lagos que contienen datos químicos en forma de isótopos y biológicos como el polen. El sedimento del lago Petén Itzá sugiere que, durante el último máximo glacial, la temperatura promedio bajó de 4.7-6.5°C de lo que está en la actualidad en elevaciones más bajas, y esto bien podría verse reflejado en otras ubicaciones de tierras bajas (Bush *et al.* 2009). La conformación paleogeográfica de glaciares y temperaturas proyectadas para este período corroboran que los bosques nubosos fríos que encontramos en las alturas montañosas en la actualidad se encontraban a altitudes mucho más bajas, por lo que también se encontrarían aquí los proto-pletodóntidos que darían origen a las salamandras sin pulmones habitantes de estas cadenas montañosas y volcánicas en el futuro.

En la modernidad, la fuerza conductora que ha ido determinado la distribución, presencia o ausencia de estas salamandras en el territorio guatemalteco ha sido, principalmente, la actividad antropogénica. Debido a presiones sociopolíticas, culturales y económicas, la deforestación de bosques primarios en Guatemala se ha ido convirtiendo en una problemática con un impacto significativo en el hábitat de estos anfibios. De los millones de hectáreas de territorio cubiertos por bosques en Guatemala, solamente una fracción limitada consiste en bosques nubosos, los cuales son los hábitats endémicos para las salamandras de la familia Plethodontidae. Estos bosques solamente existen en altitudes mayores a la base nubosa y requieren de mucha precipitación obtenida por filtración y condensación para funcionar y poder proveer de los servicios ecosistémicos únicos que los caracterizan tanto a la flora y fauna, además de comunidades indígenas que dependen de ellos. Estos servicios incluyen refugio, agua potable, regulación climática, fertilidad de los suelos, prevención de erosión de los suelos y retención de agua (Pope *et al.* 2015; Bruijnzeel, 2004).

Con la tasa promedio de deforestación aumentando con la población y los parches de bosque nuboso viéndose cada vez más separados, se ve cada vez más urgente implementar medidas de conservación eficaces para mantener la interconectividad de estos ecosistemas. Estos cambios

afectan en particular a las especies endémicas y su distribución, limitando las interacciones entre las salamandras, lo cual, a su vez, genera una menor diversidad genética en algunas especies o directamente puede conllevar a la extinción de otras. Renner *et al.* (2006) determinó que del bosque nuboso original de Sierra Yalijux, en el departamento de Alta Verapaz, solamente quedan 5500 ha. Aunque se ha visto una respuesta positiva a la implementación programas de desarrollo sostenible en los que se incentiva a las comunidades a conservar los bosques primarios que pueden utilizar para obtener sus propios recursos, estos deben de implementarse con urgencia a los distintos “hotspots” de deforestación que podemos observar no solamente en las tierras bajas del Norte del país, sino también en los bosques de altura como lo que se ha conseguido con la declaración de la Reserva Biósfera Sierra de las Minas.

IX. Conclusiones

Los géneros de salamandra más derivados son aquellos con una distribución más variada, lo que aumenta su aislamiento interespecífico debido a la presencia de barreras geográficas que impiden o limitan su interacción. Con base en la información proveída por los árboles reconciliados de pasálidos y pletodóntidos encontrados en las principales áreas de endemismo de Guatemala, se pudo determinar una posible ruta de dispersión para las salamandras que explique su distribución en la actualidad. Se propone una ruta de dispersión en la cual los anfibios migran hacia el territorio guatemalteco desde Norteamérica, ingresando por el valle creado entre las formaciones montañosas del Bloque Maya y la Cadena Volcánica del Pacífico de Guatemala. Se pudo generar un modelo de distribución potencial que demuestra que las variables bioclimáticas con mayor importancia en la distribución de las salamandras pletodóntidas son isothermalidad, precipitación durante el mes más húmedo y precipitación durante el período más cálido. La variable con mayor importancia de permutaciones fue la de elevación, lo cual tiene un impacto importante en todas las demás variables, determinando en muchos casos el tipo de ecosistema que se encontrará.

X. Recomendaciones

El uso de árboles reconciliados permitió determinar una historia paleogeográfica para la dispersión de las salamandras de la familia Plethodontidae que explica su distribución en la actualidad, sin embargo, esta metodología depende de la obtención de datos de la mayor cantidad de organismos posibles. La limitante en este estudio fue que, para utilizar una especie de salamandra, esta debía tener información del material genético disponible en la plataforma bioinformática NCBI; lo cual dificultó bastante el proceso de selección de especies que serían utilizadas y redujo la cantidad de individuos incluidos en los árboles reconciliados. Además, la información bioinformática encontrada también puede ser un factor de error, ya que se tuvo que recurrir a utilizar dos regiones distintas de genoma para ambos clados, siendo la región 16S para las salamandras y la región para la expresión de la enzima carbamoil fosfato sintetasa para los escarabajos. Idealmente, sería recomendable que esta metodología fuera realizada nuevamente utilizando las mismas regiones para los árboles filogenéticos en ambos clados.

Para mejorar la exactitud de la información, sería recomendable incorporar a otros organismos indicadores en investigaciones futuras para poder corroborar si otros organismos habitantes de bosques nubosos pasaron por los mismos patrones de migración desde las glaciaciones del Pleistoceno, hasta las deforestaciones de la actualidad. También cabe mencionar que la información geológica y paleoclimática sobre Guatemala es, lastimosamente, muy limitada, por lo que incentivar esta es recomendable para hacer una reconstrucción más verídica del paisaje prehistórico de nuestro país y así poder entender mejor el efecto de las actividades humanas a lo largo del tiempo. Finalmente, se sugiere también realizar esta misma investigación tomando la región Norte centroamericana completa e incluir especies de pasálidos y salamandras de otros países como México, El Salvador, Honduras y Belice en la generación de los árboles filogenéticos y árboles reconciliados para poder obtener resultados a nivel regional.

XI. Bibliografía

Alberch, P. (1983). *Morphological Variation in the Neotropical Salamander Genus Bolitoglossa*. *Evolution*. 37(5): 906.

Álvarez Gómez, J. A., Henar, J. A., & Martínez Díaz, J. J. (2019). *Evolución Tectónica de Centroamérica*. *Enseñanza de las Ciencias de la Tierra*. 27(3)

Anderson, S. (1994). *Area and Endemism*. *The Quarterly Review of Biology*. 69: 451-471.

Bacon, C. D., Molnar, P., Antonelli, A., Crawford, A. J., Montes, C. & VallejoPareja, M. C. (2016). *Quaternary glaciation and the Great American Biotic Interchange*. *Geology*. 44(5): 375-378.

Bacon, C. D., Silvestro, D., Jaramillo, C., Smith, B. T., Chakrabarty, P. & Antonelli, A. (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-Beza, C. F., Rivera, C., Pons, D., McKenna, D. & Schuster, J. C. (2023). *Replicate Studies Separated by 40 Years Reveal Changes in the Altitudinal Stratification of Montane Passalid Beetle Species (Passalidae) in Mesoamerica*. *Diversity*. 15(3): 315.

Bede-Fazekas, Á. & Somodi, I. (2020). *The way bioclimatic variables are calculated has an impact on potential distribution models*. *Methods in Ecology and Evolution*. 11(12): 1559–1570.

Blankers, T., Adams, D. C. & Wiens, J. J. (2012). *Ecological radiation with limited morphological diversification in salamanders*. *Journal of Evolutionary Biology*. 25(4): 634–646.

Brattstrom, B. H. (1979). *Amphibian Temperature Regulation Studies in the Field and Laboratory*. American Zoologist. 19(1): 345–356.

Bruijnzeel, L. A. (2004). *Hydrological functions of tropical forests: not seeing the soil for the trees?*. Agriculture, Ecosystems & Environment. 104(1): 185–228.

Bush, M. B., Correa-metrio, A. Y., Hodell, D. A., Brenner, M., Anselmetti, F. S., Ariztegui, D., Mueller, A. D., Curtis, J. H., Grzesik, D. A., Burton, C. & Gilli, A. (2009). *Re-evaluation of Climate Change in Lowland Central America During the Last Glacial Maximum Using New Sediment Cores from Lake Petén Itzá, Guatemala*. Developments in Paleoenvironmental Research. 113-128.

Carrillo, J. D., Faurby, S., Silvestro, D., Zizka, A., Jaramillo, C., Bacon, C. D. & Antonelli, A. (2020). *Disproportionate extinction of South American mammals drove the asymmetry of the Great American Biotic Interchange*. Proceedings of the National Academy of Sciences. 117(42): 26281–26287.

Cano, E.B. (1993). *Pasálidos*. In: Evaluación ecológica rápida de la Reserva de la Biósfera "Sierra de las Minas". CDC-CECON, USAC, Guatemala. pp. 36-39.

Ceballos, G., Rodríguez, P. & Medellín, R. A. (1998). *Assessing conservation priorities in megadiverse Mexico: Mammalian diversity, endemism, and endangerment*. Ecological Applications. 8(1): 8–17.

Chinchilla, A. V., & Céspedes, V. C. (2018). *Bolitoglossa subpalmata (Plethodontidae) Filogenia y modelamiento de nicho ecológico presente-futuro*. Gaudemus. (1): 1-10.

Colinvaux, P. A. (1998). A new vicariance model for Amazonian endemics. *Global Ecology and Biogeography Letters*. 7: 95-96

CONAP. (2021). Bosque Nuboso en Guatemala y las Acciones para su Conservación. Extraído de: <https://conap.gob.gt/bosque-nuboso-en-guatemala-y-lasacciones-para-suconservacion/#:~:text=En%20Guatemala%2C%20el%20bosque%20nuboso,de%20la%20cadena%20volc%C3%A1nica%20y>

Dahinten-Bailey, H., Serrano, M. J., Alonso-Ascencio, M., Cruz-Font, J. J., RositoPrado, I., Ruiz-Villanueva, K. J. A., Vásquez-Almazan, C. & Ariano-Sánchez, D. (2021). *A new species of Bolitoglossa (Caudata: Plethodontidae) of the Bolitoglossa franklini group from an isolated cloud forest in northern Guatemala*. *Zootaxa*. 4966(2): 202-214.

Davic, R. D. & Welsh, H. H. (2004). *On the Ecological Roles of Salamanders*. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 35(1): 405–434.

Darlington, P. J. (1957). *Zoogeography: the geographical distribution of animals*. Cambridge, MA. Harvard University. XI. pp 675.

Darriba D, Taboada GL, Doallo R, Posada D. (2012). *jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing*. *Nature Methods*. 9(8): 772.

Donnelly, T. W., Horne, G. S., Finch, R. C., & López-Ramos, E. (1990). *Northern Central America; the Maya and chortis blocks*. *The Geology of North America*. 11: 37-76.

Elias, P. & Wake, D. B. (1983). *Nyctanolis pernix, A New Genus and Species of Plethodontid Salamander from Northwestern Guatemala and Chiapas, Mexico*. *Advances*

in *Herpetology and Evolutionary Biology: Essays in Honor of Ernest E. Williams*. Museum of Comparative Zoology, Cambridge, MA.

Estes, R., & Báez, A. (1985). *Herpetofaunas of North and South America during the Late Cretaceous and Cenozoic: Evidence for Interchange? The Great American Biotic Interchange*. Springer, NY. pp 139–197.

Fattorini, S. (2010). *Influence of Recent Geography and Paleogeography on the Structure of Reptile Communities in a Land-Bridge Archipelago*. *Journal of Herpetology*. 44(2): 242–252.

Feder, M. E. (1982). *Thermal Ecology of Neotropical Lungless Salamanders (Amphibia: Plethodontidae): Environmental Temperatures and Behavioral Responses*. *Ecology*. 63(6): 1665.

Fosdick, J. (2005). *Field Guide to Guatemalan Geology. Stanford Alpine Project*. Department of Geological and Environmental Sciences, Standford University.

Foster, P. (2001). *The potential negative impacts of global climate change on tropical montane cloud forests*. *Earth-Science Reviews*. 55(1-2): 73–106.

GBIF.org. (2023). GBIF Home Page. disponible en: <https://www.gbif.org>

GBIF.org (07 June 2023) GBIF Occurrence Download
<https://doi.org/10.15468/dl.9g5wsn>

GBIF.org (07 June 2023) GBIF Occurrence Download
<https://doi.org/10.15468/dl.zwg5s>

GBIF.org	(07	June	2023)	GBIF	Occurrence	Download
https://doi.org/10.15468/dl.q97bpc			2023)	GBIF	Occurrence	Download
GBIF.org	(07	June				
https://doi.org/10.15468/dl.9e7h22						
GBIF.org	(07	June	2023)	GBIF	Occurrence	Download
https://doi.org/10.15468/dl.hzm4q8						
GBIF.org	(07	June	2023)	GBIF	Occurrence	Download
https://doi.org/10.15468/dl.eqf996						
GBIF.org	(07	June	2023)	GBIF	Occurrence	Download
https://doi.org/10.15468/dl.9zbaax						
GBIF.org	(07	June	2023)	GBIF	Occurrence	Download
https://doi.org/10.15468/dl.2zxusp						
GBIF.org	(07	June	2023)	GBIF	Occurrence	Download
https://doi.org/10.15468/dl.3w4exk						
GBIF.org	(07	June	2023)	GBIF	Occurrence	Download
https://doi.org/10.15468/dl.d4uv3j						
GBIF.org	(07	June	2023)	GBIF	Occurrence	Download
https://doi.org/10.15468/dl.bbqy7f						
GBIF.org	(07	June	2023)	GBIF	Occurrence	Download

GBIF.org	(07	June	2023)	GBIF	Occurrence	Download
https://doi.org/10.15468/dl.dst3rz			2023)	GBIF	Occurrence	Download
https://doi.org/10.15468/dl.vdhr8h						
GBIF.org	(07	June				
https://doi.org/10.15468/dl.zvxn5p						
GBIF.org	(07	June	2023)	GBIF	Occurrence	Download
https://doi.org/10.15468/dl.ta99st						
GBIF.org	(07	June	2023)	GBIF	Occurrence	Download
https://doi.org/10.15468/dl.a5cqka						
GBIF.org	(07	June	2023)	GBIF	Occurrence	Download
https://doi.org/10.15468/dl.wf8s4p						
GBIF.org	(07	June	2023)	GBIF	Occurrence	Download
https://doi.org/10.15468/dl.tj6xmd						
GBIF.org	(07	June	2023)	GBIF	Occurrence	Download
https://doi.org/10.15468/dl.k86mrr						
GBIF.org	(07	June	2023)	GBIF	Occurrence	Download
https://doi.org/10.15468/dl.8eckv7						

GBIF.org	(07	June	2023)	GBIF	Occurrence	Download
GBIF.org	(07	June	2023)	GBIF	Occurrence	Download
https://doi.org/10.15468/dl.8n9d5j						
GBIF.org	(07	June	2023)	GBIF	Occurrence	Download
https://doi.org/10.15468/dl.9ynm9j						
https://doi.org/10.15468/dl.8kvtac						
GBIF.org	(07	June				
https://doi.org/10.15468/dl.6q2bhy						
GBIF.org	(07	June	2023)	GBIF	Occurrence	Download
https://doi.org/10.15468/dl.tfjh9g						
GBIF.org	(07	June	2023)	GBIF	Occurrence	Download
https://doi.org/10.15468/dl.9wj66e						
GBIF.org	(07	June	2023)	GBIF	Occurrence	Download
https://doi.org/10.15468/dl.7bka73						
GBIF.org	(07	June	2023)	GBIF	Occurrence	Download
https://doi.org/10.15468/dl.kw8u24						
GBIF.org	(07	June	2023)	GBIF	Occurrence	Download
https://doi.org/10.15468/dl.73c42n						

GBIF.org	(07	June	2023)	GBIF	Occurrence	Download
GBIF.org	(07	June	2023)	GBIF	Occurrence	Download
				GBIF	Occurrence	Download
https://doi.org/10.15468/dl.y2btds						
GBIF.org	(07	June	2023)	GBIF	Occurrence	Download
https://doi.org/10.15468/dl.y7uyn8						
GBIF.org	(07	June	2023)	GBIF	Occurrence	Download
https://doi.org/10.15468/dl.n7rmsh						
https://doi.org/10.15468/dl.tmb4pb						
GBIF.org	(07	June				
https://doi.org/10.15468/dl.2ypzaa						
GBIF.org	(07	June	2023)	GBIF	Occurrence	Download
https://doi.org/10.15468/dl.jae848						

Gorman, J. (1964). *Hydromantes Gistel, Catalogue of American amphibians and reptiles*. Kensington, Maryland. American Society of Ichthyology and Herpetology. pp. 10.1-10.2

Guindon, S. & Gascuel, O. (2003). *A simple, fast and accurate method to estimate large phylogenies by maximum-likelihood*. *Systematic Biology*. 52: 696-704.

Guisan, A., Thuiller, W. & Zimmermann, N. E. (2018). *Habitat suitability and distribution models*. Cambridge University Press

GBIF.org (07 June 2023) GBIF Occurrence Download

2023) GBIF Occurrence Download

Hahn, M. W. (2007). *Bias in phylogenetic tree reconciliation methods: implications for vertebrate genome evolution*. *Genome Biology*. 8(7): R141.

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

Harisena, N. V., Groen, T. A., Toxopeus, A. G. & Naimi, B. (2021). *When is variable importance estimation in species distribution modelling affected by spatial correlation?*. *Ecography*. 44(5): 778–788.

Heatwole, H., & MacKenzie, F. (1967). *Herpetogeography of Puerto Rico. IV. Paleogeography, Faunal Similarity and Endemism*. *Evolution*. 21(3): 429.

Hedges, S. B. (2001). *Biogeography of the West Indies: an overview*. *Biogeography of the West Indies*. 15-34.

Hodge, J. R., & Bellwood, D. R. (2016). The geography of speciation in coral reef fishes: the relative importance of biogeographical barriers in separating sister-species. *Journal of Biogeography*. 43(7): 1324-1335

Hoffmeister, M. F. C., & Pino, M. (2016). *El origen de la fauna Sudamericana moderna: de Gondwana al Gran Intercambio Americano*. El Sitio Pilauco Osorno. Patagonia Noroccidental de Chile. 47-74.

Islebe, G. A. & Leyden, B. (s.f.). *La vegetación de Guatemala durante el Pleistoceno terminal y Holoceno*. El Colegio de la Frontera Sur, Herbario, AP 424, CP 77000, Chetumal, Quintana Roo, México.

Iturralde-Vinent, M.A. (2006). *Meso-Cenozoic Caribbean Paleogeography: Implications for the Historical Biogeography of the Region*. *International Geology Review*. 48(9): 791-827.

Jaime-Bueno, R. (2013). *Diferenciación de hábitats en las aquilegias ibéricas: implicaciones en la radiación adaptativa del género*. Universidad de Jaén.

Jaramillo, C., Bacon, C. D., Silvestro, D., Smith, B. T., Chakrabarty, P. & Antonelli, A. (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.

Jiménez, R. A. (2021). *Biogeografía y evolución de la biodiversidad en Guatemala, ¿qué nos ha contado el ADN?*. Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia, Universidad de San Carlos de Guatemala. 30(1).

Ranjitkar, H. S., & Karki, S. (2016). *Comparison of A*, Euclidean and Manhattan distance using Influence map in MS. Pac-Man*. Faculty of Computing, Blekinge Institute of Technology.

Kerr, J. T. (1997). *Species Richness, Endemism, and the Choice of Areas for Conservation*. *Conservation Biology*. 11(5): 1094-1100.

Kier, G., Kreft, H., Lee, T. M., Jetz, W., Ibisch, P. L., Nowicki, C., Mutke, J., & Barthlott, W. (2009). *A global assessment of endemism and species richness across island and mainland regions*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 106(23): 9322–9327.

Kohler, G. (2011). *Amphibians of Central America*. Herpeton. Offenbach, Germany.

Kumar, S., Stecher, G., Li, M., Knyaz, C. & Tamura, K. (2018). *MEGA X: Molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms*. *Molecular Biology and Evolution*. 35(6): 1547–1549.

Lachniet, M. S. & Vazquez-Selem, L. (2005). *Last Glacial Maximum equilibrium line altitudes in the circum-Caribbean (Mexico, Guatemala, Costa Rica, Colombia, and Venezuela)*. *Quaternary International*. 138-139: 129–144.

Lanza, B. & Vanni, S. (1981). *On the Biogeography of Plethodontid Salamanders (Amphibia: Caudata) with a Description of a New Genus*. *Monitore Zoologico Italiano - Italian Journal of Zoology*. 15(2): 117-121

Lessios, H. A. (2008). *The Great American Schism: Divergence of Marine Organisms After the Rise of the Central American Isthmus*. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 39: 63-91.

Lira, M. & Khristhel, H. (1998). *Educación ambiental para el ejército y las comunidades que circundan el bosque nuboso de La Unión, Zacapa*. Doctoral dissertation. Universidad del Valle de Guatemala.

MacVean, C. & Schuster, J. C. (1981). *Altitudinal distribution of passalid beetles (Coleoptera, Passalidae) and Pleistocene dispersal on the volcanic chain of northern Central America*. *Biotropica*. 29-38.

Maddison, W. P. and D.R. Maddison. (2023). *Mesquite: a modular system for evolutionary analysis*. Version 3.81.

Marshall, L. G., Webb, S. D., Sepkoski, J. J. & Raup, D. M. (1982). *Mammalian Evolution and the Great American Interchange*. *Science*. 215(4538): 1351-1357.

McEntire, K. D. (2016). *Arboreal Ecology of Plethodontidae: A Review*. *Copeia*. 104(1): 124–131.

Montes, C., Cardona, A., McFadden, R., Moron, S. E., Silva, C. A., RestrepoMoreno, S., Ramírez, D. A., Hoyos, N., Wilson, J., Farris, D., Bayona, G. A., Jaramillo, C. A., Valencia, V., Bryan J. & Flores, J. A. (2012). *Evidence for middle Eocene and younger land emergence in central Panama: Implications for Isthmus closure*. *Geological Society of America Bulletin*. 124(5-6): 780–799.

Morrone, J. J. (2000). *El lenguaje de la cladística*. Universidad Nacional Autónoma de México.

Moritz, C., Richardson, K. S., Ferrier, S., Monteith, G. B., Stanisci, J., Williams, S. E. & Whiffin, T. (2001). *Biogeographical concordance and efficiency of taxon indicators for establishing conservation priority in a tropical rainforest biota*. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. 268(1479): 1875–1881.

Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., da Fonseca, G. A. B. & Kent, J. (2000). *Biodiversity hotspots for conservation priorities*. Nature. 403(6772): 853–858.

National Center for Biotechnology Information (NCBI)[Internet]. (1988) [citada en 2023]. Bethesda (MD): National Library of Medicine (US), National Center for Biotechnology Information. Disponible en: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>

Noguera-Urbano, E. A. (2017). *El endemismo: diferenciación del término, métodos y aplicaciones*. Acta Zoológica Mexicana. 33(1)

Núñez, O. M. (1996). *Bosques de altura de Guatemala: su importancia y futuro*. Recursos Naturales y Ambiente. (17).

Parra-Olea, G., García-París, M. & Wake, D. B. (2004). *Molecular diversification of salamanders of the tropical American genus Bolitoglossa (Caudata: Plethodontidae) and its evolutionary and biogeographical implications*. Biological Journal of the Linnean Society. 81(3): 325–346.

Patterson, B. & Pascual, R. (1968). *The Fossil Mammal Fauna of South America*. The Quarterly Review of Biology. 43(4): 409–451.

Pearce, J. & Venier, L. (2009). *Are salamanders good bioindicators of sustainable forest management in boreal forests?*. Canadian Journal of Forest Research. 39(1): 169–179.

Pope, I. Bowen, D., Harbor, J., Shao, G., Zanotti, L. & Burniske, G. (2015). *Deforestation of montane cloud forest in the Central Highlands of Guatemala: contributing factors and implications for sustainability in Q'eqchi' communities.*

International Journal of Sustainable Development & World Ecology. 22(3): 201-212.

Posadas, P., & Morrone, J. J. (2003). *Biogeografía histórica de la familia Curculionidae (Insecta: Coleoptera) en las subregiones Subantártica y Chilena Central.*

Revista de la Sociedad Entomológica Argentina. 62(2004): 353-359.

Pough, F. H., Smith, E. M., Rhodes, D. H., & Collazo, A. (1987). *The abundance of salamanders in forest stands with different histories of disturbance.* Forest Ecology and Management. 20 (1-2): 1-9

Prendergast, J. R., Quinn, R. M., Lawton, J. H., Eversham, B. C. & Gibbons, D. W. (1993). *Rare species, the coincidence of diversity hotspots and conservation strategies.*

Nature. 365: 335-337

Rambaut, A. (2018). *FigTree, a graphical viewer of phylogenetic trees.* Institute of Evolutionary Biology University of Edinburgh. Disponible en: <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>.

Renner, S. C., Voigt, M. & Markussen, M. (2006). *Regional deforestation in a tropical montane cloud forest in Alta-Verapaz, Guatemala.* Ecotropica. 12: 43-49.

Rohr, J. R., & Palmer, B. D. (2013). *Climate Change, Multiple Stressors, and the Decline of Ectotherms.* Conservation Biology. 27(4): 741–751.

Ronquist, F., Teslenko, M., Van Der Mark, P., Ayres, D. L., Darling, A., Höhna, S., ... Huelsenbeck, J. P. (2012). *MrBayes 3.2: Efficient bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space.* Systematic Biology. 61(3): 539–542.

Rovito, S. M., Parra-Olea, G., Vasquez-Almazan, C. R., Papenfuss, T. J. & Wake, D. B. (2009). *Dramatic declines in neotropical salamander populations are an important part of the global amphibian crisis*. Proceedings of the National Academy of Sciences. 106(9): 3231–3236.

Rovito, S. M., Vásquez-Almazán, C. R., Papenfuss, T. J., Parra-Olea, G. & Wake, D. B. (2015). *Biogeography and evolution of Central American cloud forest salamanders (Caudata: Plethodontidae: Cryptotriton), with the description of a new species*. Zoological Journal of the Linnean Society. 175(1): 150–166.

Rovito, S. M., Wake, D. B., Papenfuss, T. J., Parra-Olea, G., Muñoz-Alonso, A. & Vásquez-Almazán, C. R. (2012). *Species formation and geographical range evolution in a genus of Central American cloud forest salamanders (Dendrotriton)*. Journal of Biogeography. 39(7): 1251–1265.

Roy, A. J. & Lachniet, M. S. (2010). *Late Quaternary glaciation and equilibriumline altitudes of the Mayan Ice Cap, Guatemala, Central America*. Quaternary Research. 74: 1-7.

Ruben, J. A., & Boucot, A. J. (1989). *The Origin of the Lungless Salamanders (Amphibia: Plethodontidae)*. The American Naturalist. 134(2): 161–169.

Ruben, J. A., Reagan, N. L., Verrell, P. A. & Boucot, A. J. (1993). *Plethodontid Salamander Origins: A Response to Beachy and Bruce*. The American Naturalist. 142(6): 1038-1051.

QGIS Development Team. (2023). *QGIS Geographic Information System*. Open Source Geospatial Foundation Project.

Savage, J. M. (1966). *The Origins and History of the Central American Herpetofauna*. Copeia. 1966(4): 719.

Savage, J. M. (1982). *The Enigma of the Central American Herpetofauna: Dispersals or Vicariance?*. Annals of the Missouri Botanical Garden. 69(3): 464.

Schuster JC, Cano EB, Cardona C. (2000). *Un método sencillo para priorizar la conservación de los bosques nubosos de Guatemala, usando Passalidae (Coleoptera) como organismos indicadores*. Acta Zoológica Mexicana. 80: 197–209.

Schuster, J. C. & Cano, E. B. (2006). *What Can Scarabaeoidea Contribute to the Knowledge of the Biogeography of Guatemala?*. The Coleopterists Bulletin. 60(sp5). 57-70.

Scotese, C. R. *Paleogeography*. Encyclopedia Britannica. Extraído de: <https://www.britannica.com/science/paleogeography>

Stanford Alpine Project Members. (2005). *Field Guide to Guatemalan Geology*. Department of Geological and Environmental Sciences, Stanford University.

Statologos. (2020). *Una explicación simple del índice de similitud de Jaccard*. Statologos.com. Extraído de: <https://statologos.com/jaccard-similaridad/>

Steinbauer, M. J., Field, R., Grytnes, J.-A., Trigas, P., Ah-Peng, C., Attorre, F., ... Beierkuhnlein, C. (2016). *Topography-driven isolation, speciation and a global increase of endemism with elevation*. Global Ecology and Biogeography. 25(9): 1097–1107.

Stecher, G., Tamura, K. & Kumar, S. (2020). *Molecular Evolutionary Genetics Analysis (MEGA) for macOS*. Molecular Biology and Evolution. 37: 1237-1239

Tilley, S. G. (1980). *Life Histories and Comparative Demography of Two Salamander Populations*. *Copeia*. 1980(4): 806.

Tilley, S. G. & Bernardo, J. (1993). *Life History Evolution in Plethodontid Salamanders*. *Herpetologica*. 49(2): 154-163.

Tribsch, A. (2004). *Areas of endemism of vascular plants in the Eastern Alps in relation to Pleistocene glaciation*. *Journal of Biogeography*. 31(5): 747-760.

Ulyshen, M. D. (2018). *Ecology and Conservation of Passalidae*. *Zoological Monographs*. 129-147.

Vanzolini, P. E. & Heyer, W. R. (1985). *The American Herpetofauna and the Interchange*. *The Great American Biotic Interchange*. 475–487.

Wake, D. B. (1987). *Adaptive Radiation of Salamanders in Middle American Cloud Forests*. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 74(2): 242.

Wake, D. B., & Campbell, J. A. (2000). *A new species of diminutive salamander (Amphibia: Caudata: Plethodontidae: Nototriton) from the Montañas del Mico of Guatemala*. *Proceedings-Biological Society of Washington*. 113(3): 815-819.

Wake, D. B., & Vredenburg, V. T. (2008). *Are we in the midst of the sixth mass extinction? A view from the world of amphibians*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 105(Supplement 1): 11466–11473.

Wallace, A. R. (2020). *The Geographical Distribution of Animals: With a Study of the Relations of Living and Extinct Faunas as Elucidating the Past Changes*. e-artnow.

Webb, S.D. (1985). *Late Cenozoic Mammal Dispersals between the Americas*. In: Stehli, F.G., Webb, S.D. (eds) *The Great American Biotic Interchange*. Topics in Geobiology, vol 4. Springer, Boston, MA.

Webb, S. D. (1991). *Ecogeography and the Great American Interchange*. *Paleobiology*. 17(03): 266–280.

Woodburne, M. O. (2010). *The Great American Biotic Interchange: Dispersals, Tectonics, Climate, Sea Level and Holding Pens*. *Journal of Mammalian Evolution*. 17(4): 245–264.

WorldClim. (2022). Bioclimatic variables. WorldClim.org. Extraído de: <https://www.worldclim.org/data/bioclim.html>

II. Anexos

Especie	WCU	CVOL	SMIN	SSAN	LUN
<i>Chondrocephalus gemmae</i>	0	1	0	0	0
<i>Chondrocephalus purulensis</i>	0	1	0	0	0
<i>Odontotaenius striatopunctatus</i>	1	1	0	0	0
<i>Ogyges championi</i>	0	0	0	1	0
<i>Ogyges laevissimus</i>	0	1	0	0	0
<i>Ogyges tzutuhili</i>	0	0	0	1	0
<i>Oileus sargi</i>	0	1	1	1	1
<i>Passalus caelatus</i>	0	1	0	0	0
<i>Passalus punctatostriatus</i>	0	1	1	1	0
<i>Paxillus leachi</i>	0	0	0	1	0
<i>Petrejoides guatemalae</i>	1	0	0	0	0
<i>Proculus mniszehi</i>	0	0	1	1	0
<i>Pseudacanthus junctistriatus</i>	0	1	0	0	0
<i>Pseudacanthus subopacus</i>	0	1	0	0	0
<i>Spurius bicornis</i>	0	1	0	1	0
<i>Verres corticicola</i>	1	0	0	0	1
<i>Verres cavicollis</i>	1	0	0	0	0
<i>Verres hageni</i>	0	1	0	0	0
<i>Vindex sculptilis</i>	0	1	1	1	0

Cuadro 3. Matriz con especies de escarabajos empleada para determinar presencia u ausencia de cada especie con respecto a registros de GBIF y utilizando un código binario.

Especie	WCU	CVOL	SMIN	SSAN	LUN
Nyctanolis pernix	1	0	0	0	0
Oedipina elongata	0	0	0	1	1
Oedipina gracilis	0	1	0	0	0
Bolitoglossa cuchumatana	1	0	0	0	0
Bolitoglossa conanti	0	0	1	0	0
Bolitoglossa dofleini	0	0	1	1	0
Bolitoglossa dunni	0	0	0	0	0
Bolitoglossa engelhardti	0	1	0	0	0
Bolitoglossa flavimembris	0	1	0	0	0
Bolitoglossa flaviventris	0	1	0	0	0
Bolitoglossa franklini	0	1	0	0	0
Bolitoglossa helmrichi	0	0	1	1	0
Bolitoglossa lincolni	1	1	0	0	0
Bolitoglossa meliana	0	0	1	0	0
Bolitoglossa mexicana	0	0	1	1	1
Bolitoglossa morio	1	1	0	1	0
Bolitoglossa nympa	0	0	1	0	0
Bolitoglossa occidentalis	1	1	0	0	0
Bolitoglossa odonnelli	0	0	1	1	0
Bolitoglossa pacaya	0	1	0	0	0
Bolitoglossa rostrata	1	1	0	0	0
Bolitoglossa rufescens	1	1	1	1	0
Bradytriton silus	1	0	0	0	0
Pseudoeurycea brunnata	0	1	0	0	0
Pseudoeurycea rex	1	1	0	0	0
Pseudoeurycea rex	1	1	0	0	0
Pseudoeurycea goebeli	0	1	0	0	0
Nototriton brodiei	0	0	1	0	0
Nototriton stuarti	0	0	1	0	0
Dendrotriton cuchumatanus	1	0	0	0	0
Dendrotriton kekchiorum	0	0	0	0	0
Dendrotriton rabbi	1	0	0	0	0
Dendrotriton bromeliacus	0	1	0	0	0
Cryptotriton monzoni	0	0	1	0	0
Cryptotriton nasalis	0	0	1	0	0
Cryptotriton sierraminensis	0	0	1	0	0
Cryptotriton veraepacis	0	0	1	1	0

Cuadro 4. Matriz con especies de salamandras empleada para determinar presencia u ausencia de cada especie con respecto a registros de GBIF y utilizando un código binario.

Script 1. Script utilizado en RStudio para la generación del mapa de distribución potencial para familia Plethodontidae en Guatemala.

```
#inicio####  
#definir el directorio  
setwd("/Users/cmazariegos/Documents/Documents/Tesis/registros")  
  
#instalar y cargar las bibliotecas  
library(maptools) library(rgeos)  
library(raster) library(rgdal)  
library(dismo) library(sf)  
  
#cargar y preparar los datos####  
data("wrlld_simpl") occurences <-  
read.csv("Book5.csv") occur <- occurences[,  
c("longitude", "latitude")]  
  
#revisar que los datos esten dentro del área que se busca plot(wrlld_simpl, xlim =  
c(-92.375, -87.875), ylim = c(13.16667, 18.125), axes = T)  
points(occurences$longitude, occurences$latitude, col="red")  
  
#cargar los mapas de clima climate <- getData('worldclim', download = T, var = 'bio', res = 2.5)  
plot(climate) #esto te enseña las variables descargadas obsclim <- extract(climate, occur) #extrae la  
info de todas las variables para los puntos de ocurrencia  
  
#perarar el modelo de clima####  
bioclim.model <- bioclim(obsclim)  
pairs(bioclim.model, pa = 'p')  
  
#Establecer los predictores####  
predictors <- stack(climate$bio1, climate$bio2, climate$bio3, climate$bio4, climate$bio5, climate$bio6, climate$bio7, climate$bio8,  
climate$bio9, climate$bio10, climate$bio11, climate$bio12, climate$bio13, climate$bio14, climate$bio15, climate$bio16, climate$bio17,  
climate$bio18, climate$bio19) predictions <- predict(predictors, bioclim.model)  
  
#Revisar los resultados####  
#revisar que los datos se hayan generado correctamente  
plot(predictions, xlim = c(-92.375, -87.875), ylim = c(13.16667, 18.125), axes = T)  
  
#cortar para incluir únicamente lo necesario crop_extent  
<- extent(-92.375, -87.875, 13.16667, 18.125)  
cropped_predictions <- crop(predictions, crop_extent)
```

```

#Guardar el raster final #####
#establecer el directorio

output_raster_path <- "/Users/cmazariegos/Documents/Documents/Tesis/registros"

# guardar el raster final writeRaster(cropped_predictions, filename =
output_raster_path, format = "GTiff")

```

Script 2. Script utilizado en RStudio para obtener los valores de las colaboraciones y permutaciones durante la generación del mapa de distribución potencial para familia Plethodontidae en Guatemala.

```

# Definir el directorio setwd("/Users/cmazariegos/Documents/Documents/Tesis/registros")

# Instalar y cargar las bibliotecas
library(dismo) library(raster)
library(rgdal) library(sf)
library(maptools)
library(maxnet) library(ggplot2)
library(rJava)
install.packages("maxnet")
install.packages("rJava") no

# Cargar y preparar los datos

# Importar datos
data("wrlld_simpl") #mapa mundial simple
occurrences <- read.csv("salamandras.csv", na.strings = "")

# Limpieza de datos
# Limpia los datos que no tienen información de coordenadas occurrences
<- occurrences[complete.cases(occurrences$latitude), ] occurrences <-
occurrences[complete.cases(occurrences$longitude), ]

# Solo los datos que son para Guatemala
occurrences <- occurrences[occurrences$countryCode. == "GT", ]

# Remover duplicados (se remueven para evitar sesgo en la generación del modelo)
dups <- duplicated(occurrences[, c("latitude", "longitude")]) sum(dups) # Si da

```

```

otro número que no sea cero es la cantidad de duplicados occurrences <-
occurrences[!dups, ] # Remueve los duplicados

# Guardar el nuevo archivo limpio write.csv(occurrences,
"salamandras_deveritas.csv", row.names = FALSE)

# Extraer únicamente las coordenadas occur <- occurrences[,
c("longitude", "latitude")] occur$longitude <-
as.numeric(as.character(occur$longitude)) occur$latitude <-
as.numeric(as.character(occur$latitude))

# Revisar que los datos estén dentro del área que se busca plot(wrld_simpl, xlim = c(-
92.375, -87.875), ylim = c(13.16667, 18.125), axes = TRUE) points(occur$longitude,
occur$latitude, col = "red")

# Cargar los mapas de clima
climate <- getData("worldclim", download = TRUE, var = "bio", res = 2.5)
gt_extent <- extent(-92.375, -87.875, 13.16667, 18.125) #extent solo para GT
gt_climate <- crop(climate, gt_extent) plot(gt_climate) # Esto te enseña las
variables descargadas

#cargar la elevacion elevation <- getData("worldclim", download = TRUE,
var = "alt", res = 2.5) elevation <- projectRaster(elevation, climate)
stacked_data <- stack(climate, elevation)

# Preparar el modelo Maxent head(occurrences)
maxent_model <- maxent(x = stacked_data, p = occur)

# Realizar predicciones predictions <-
predict(maxent_model, stacked_data)

# Revisar los resultados plot(predictions, xlim = c(-92.375, -87.875), ylim =
c(13.16667, 18.125), axes = TRUE)

# Guardar el raster final output_raster_path <-
"/Users/cmazariegos/Documents/Documents/Tesis/registros/predictions_maxent.tif"
writeRaster(predictions, filename = output_raster_path, format = "GTiff")
TRUE

#resultados del modelo a un data frame
model_results <- maxent_model@results

```

```

results_df <- as.data.frame(model_results)
print(results_df) transposed_result <-
t(results_df)
transposed_result <- as.data.frame(transposed_result) print(transposed_result)

##### gráficas #####
##### Contribuciones ### library(ggplot2)

# Extract the relevant columns from the transposed_result dataframe contributions <-
transposed_result[c("bio1.contribution", "bio2.contribution", "bio3.contribution", "bio4.contribution", "bio5.contribution",
"bio6.contribution", "bio7.contribution", "bio8.contribution", "bio9.contribution", "bio10.contribution", "bio11.contribution",

"bio12.contribution", "bio13.contribution", "bio14.contribution", "bio15.contribution", "bio16.contribution", "bio17.contribution",
"bio18.contribution", "bio19.contribution", "alt.contribution")]

# Convert the dataframe to a format suitable for plotting contributions_df <-
as.data.frame(t(contributions)) contributions_df$Variable <- rownames(contributions_df)
contributions_df <- tidyr::gather(contributions_df, key = "Type", value = "Contribution", -Variable)

# Modify the Variable column to remove ".contribution" from the labels contributions_df$Variable
<- gsub("\\.contribution", "", contributions_df$Variable) contributions_df$Variable <- gsub("alt",
"elevation", contributions_df$Variable)

# Set the order of the Variable levels contributions_df$Variable <- factor(contributions_df$Variable, levels
= c(paste0("bio", 1:19), "elevation"))

# Define custom colors for the columns custom_colors
<- c("steelblue")

# Plot the contributions with custom colors, remove the legend, and add a red line at y = 5
ggplot(contributions_df, aes(x = Variable, y = Contribution, fill = Type)) +
geom_bar(stat = "identity", position = "dodge") + labs(x = "Variable", y =
"Contribución", fill = "Type") + ggtitle("Contribución por Variable") +
theme(axis.text.x = element_text(angle = 45, hjust = 1)) +
scale_fill_manual(values = custom_colors) + guides(fill
= FALSE) +
geom_hline(yintercept = 5, color = "red", linetype = "dashed", size = 1)

##### Permutaciones ###
# Extract the relevant columns from the transposed_result dataframe permutation_importance <-
transposed_result[c("bio1.permutation.importance", "bio2.permutation.importance", "bio3.permutation.importance",

```

```

"bio4.permutation.importance", "bio5.permutation.importance", "bio6.permutation.importance", "bio7.permutation.importance",
"bio8.permutation.importance", "bio9.permutation.importance", "bio10.permutation.importance", "bio11.permutation.importance",
"bio12.permutation.importance", "bio13.permutation.importance", "bio14.permutation.importance", "bio15.permutation.importance",
"bio16.permutation.importance", "bio17.permutation.importance", "bio18.permutation.importance", "bio19.permutation.importance",
"alt.permutation.importance"]

# Convert the dataframe to a format suitable for plotting permutation_df
<- as.data.frame(t(permutation_importance)) permutation_df$Variable
<- rownames(permutation_df)
permutation_df <- tidyr::gather(permutation_df, key = "Type", value = "Importance", -Variable)

# Modify the Variable column to remove ".permutation.importance" from the labels permutation_df$Variable
<- gsub("\\.permutation.importance", "", permutation_df$Variable) permutation_df$Variable <- gsub("alt",
"elevation", permutation_df$Variable)

# Set the order of the Variable levels permutation_df$Variable <- factor(permutation_df$Variable, levels
= c(paste0("bio", 1:19), "elevation"))

# Define custom colors for the columns

custom_colors <- c("steelblue")

# Plot the permutation importance with custom colors, remove the legend, and add a red line at y = 5
ggplot(permutation_df, aes(x = Variable, y = Importance, fill = Type)) + geom_bar(stat =
"identity", position = "dodge") + labs(x = "Variable", y = "Importancia", fill = "Type") +
ggtitle("Importancia de Permutaciones") + theme(axis.text.x = element_text(angle = 45, hjust = 1))
+ scale_fill_manual(values = custom_colors) + guides(fill = "none") + geom_hline(yintercept =
5, color = "red", linetype = "dashed", size = 1) head(contributions_df) head(permutation_df)

# otros resultados que pueden servir son:
results <- maxent_model@results
View(results)

```