

Análisis fito-geográfico del gradiente altitudinal desde la Costa Sur-Occidente al Altiplano de Guatemala

Zabdi López, Carlos Avendaño, Jack Schuster y Gabriela Alfaro

Departamento de Biología, Facultad de Ciencias y Humanidades, Universidad del Valle de Guatemala
lop07063@uvg.edu.gt

RESUMEN: La compleja topografía de Guatemala ha generado, durante millones de años, una mezcla de zonas bioclimáticas a lo largo de gradientes altitudinales y continentales. Esto representa una oportunidad crítica para explorar hipótesis biogeográficas. Los inventarios de vegetación presentan una herramienta importante para evaluar la respuesta biótica relacionada con la variabilidad climática histórica, contemporánea y futura. Basado en el estudio de orígenes fito-geográficos de Gentry (1982) y Avendaño (2012), analizamos la distribución de plantas en el Gradiente Altitudinal Costa Sur-Occidental al Altiplano de Guatemala (GASOCAG). Definimos siete pisos altitudinales utilizando análisis de correspondencia sin tendencia, análisis de conglomerados y análisis de seriación. Los pisos inferiores están dominados por plantas de origen amazónico, mientras que en los pisos más altos los dominan plantas de origen Laurásico. Las plantas de origen andino se encuentran dispersas a lo largo de todos los pisos altitudinales. Observamos que existe una correspondencia entre los pisos altitudinales y las zonas de vida de Guatemala (temperatura, humedad y precipitación). Repetimos el mismo procedimiento utilizando plantas endémicas y encontramos igualmente siete pisos altitudinales, pero una dominancia en todos los pisos de plantas de origen Laurásico. Este estudio aporta un componente cuantitativo a la explicación de la distribución vegetal en Guatemala.

PALABRAS CLAVE: Gradientes altitudinales, Bio-geografía, origen fito-geográfico, Guatemala.

Phytogeographic Analysis of the Southwest Coast to Highlands Altitudinal Gradient in Guatemala

ABSTRACT: The complex topography of Guatemala has generated during millions of years, a mixture of bioclimatic zones along the altitudinal and continental gradients. This fact gives a critical opportunity to contrast biogeographic hypothesis. The vegetation inventories are an essential tool to evaluate the biotic response to historical, present and future climate variability. Based on the phytogeographic origin studies of Gentry (1982) and Avendaño (2012), we analyzed the distribution of plants on the Altitudinal Gradient of the Southwest Coast to highlands of Guatemala (GASOCAG) We defined seven altitudinal floors using detrended correspondence analysis and seriation analysis. Amazonian plants dominated the lower floors, higher floors by Laurasian plants and Andean plants are found across the floors. Endemic plants analysis resulted in similar, but Laurasian origin dominated all floors. There is a correspondence between altitudinal floors and the climatic aspect of life zones in Guatemala (temperature, humidity and precipitation). This study contributes with a quantitative component to the explanation of vegetal distribution in Guatemala.

KEYWORDS: Altitudinal Gradients, Biogeography, Phytogeographic origin, Guatemalan Highland.

Introducción

A pesar de que Guatemala se localiza en el norte de Centroamérica Nuclear en el "hotspot" de diversidad biológica del bosque tropical mesoamericano (Schuster et al. 2000, Veliz 2010, Pérez et al. 2012), no cuenta con un protocolo formal nacional para la descripción de la variación espacial de la diversidad biológica, incluyendo tipos de vegetación basado en criterios cuantitativos ambientales y florísticos (Avendaño 2012). La contribución de Holdrige (1967) es crítica con la definición de 14 Zonas de Vida, basada en aspectos climáticos, principalmente temperatura y precipitación. Sin embargo, una zona de vida agrupa asociaciones vegetales con diferentes orígenes biogeográficos, lo cual resulta limitante en Guatemala por su compleja historia bio-geofísica. Este estudio contribuye con la adición de un componente cuantitativo y fito-geográfico, en la misma línea de investigación desarrollada en el área de las Verapaces por Avendaño (2012).

Existen amplios vacíos de información en cuanto a investigaciones sobre la composición vegetal en los gradientes bio-geofísicos del país, por lo que es importante generarla, y para ello hay que tomar en cuenta la escala geológica de tiempo. En la Sierra de los Cuchumatanes, se ha encontrado evidencia de la existencia de glaciares en el pasado y, por ende, se cree que la vegetación en esta zona ha sido afectada por el avance y retroceso de estos glaciares (Lachniet y Roy 2011). Es necesario comprender la dinámica de la vegetación en esta localidad como en el resto de Guatemala ya que puede dar un indicio de cómo podrían responder a cambios en el clima.

La compleja topografía de Guatemala ha generado una mezcla de zonas bioclimáticas a lo largo de gradientes altitudinales y continentales (Iturralde-Vinent 2006). Cambios climáticos y de cobertura causados por impacto humano están generando una alteración progresiva de los ecosistemas (Diffenbaugh y Field. 2013). El cambio climático está siendo acelerado por diversos procesos humanos, por lo que es importante entender los efectos que este cambio tiene en la diversidad biológica. Por eso es importante estudiar los cinturones de vegetación, ya que estos ayudan a comprender la estructura de los diferentes ecosistemas a lo largo de un gradiente altitudinal que se ha configurado en la escala geológica.

La formación de Guatemala se remonta a 140 millones de años atrás en el Jurásico con la separación de los bloques Maya y Chortí del super-continente Pangea hasta hace unos 35 millones de años (Iturralde-Vinent 2006). Casi a finales del Cretácico las placas de Norteamérica y Caribe chocaron ocasionando que los bloques Maya y Chortis se empezaran a unir formando el cinturón plegado de Petén (Pelegriin et al 2018). El cierre del Istmo de Panamá ocurrió hace aproximadamente 3.5 millones de años (Iturralde-Vinent 2006), aunque existe evidencia reciente que sugiere que se cerró hace aproximadamente 6 millones de años o más (Bacon et al. 2015). Este proceso permitió una migración de organismos tanto del norte de América hacia el

sur, como del sur hacia el norte, utilizando este nuevo puente geológico, proceso conocido como GABI por sus siglas en inglés (Great American Biotic Interchange) (Pelegriin et al. 2018).

La historia geológica y bio-geográfica de Guatemala, propició la formación de zonas de endemismo en el área (Schuster y Cano 2001). Schuster et al. (2000) establecieron en Mesoamérica Nuclear ocho zonas de endemismo basadas en la distribución de Coleóptera: Passalidae. También, Pérez et al. (2012) encontraron evidencia para el fortalecimiento de dichas zonas de endemismo según la fileo-geografía de ratones de montaña (*Peromyscus mexicanus*) en el norte de Centroamérica. El intercambio de especies entre Norte y Suramérica ha sido un factor determinante en los patrones fito-geográficos neo-tropicales observados hoy en día. Gentry (1982) define varios orígenes biogeográficos para la diversidad florística de la región neotropical: Laurásico, Amazónico, Andino y Misceláneo (regiones de Chocó, Costa de Brasil y Guyana). Las plantas con un origen andino, presentan una distribución inversa a las familias amazónicas tanto así que, en los lugares donde las plantas de origen amazónico están bien representadas, las de origen andino están pobremente representadas y viceversa. Estas plantas son predominantemente epífitas, arbustos de sotobosque y monocotiledóneas tipo palmito grueso (Gentry 1982).

Basamos nuestro trabajo en la hipótesis que, en respuesta a su origen biogeográfico, la elevación, la climatología y la historia geológica, la vegetación registrada en la zona de la costa suroccidental de Guatemala, tendría una dominancia de origen fito-geográfico amazónico; la registrada en las zonas del altiplano, una dominancia de origen fito-geográfico Laurásico; y la de elevaciones intermedias, tendría una dominancia de origen fito-geográfico andino. Nuestro objetivo general fue el análisis de los cambios en vegetación y su origen fito-geográfico en el gradiente de Altitudinal de la Costa Suroccidental al Altiplano de Guatemala (GASOCAG).

Materiales y métodos

Identificamos y documentamos estudios realizados en Guatemala que asocian la vegetación a la elevación dentro de la zona del GASOCAG, en los departamentos de Huehuetenango (desde Sierra de los Cuchumatanes hacia el sur), San Marcos, Quetzaltenango, Totonicapán, Sololá, Retalhuleu y Suchitepéquez (ca. área 15,513.87 km²). Esta zona forma un gradiente altitudinal que va desde los 0 metros sobre el nivel del mar (msnm) en la Costa Sur hasta los 3,837 msnm en la parte alta de la Sierra de los Cuchumatanes, y comprende diversos tipos de vegetación desde bosque de manglar, bosque seco, bosques de pino encino, bosque montano alto y bajo, bosque nuboso, hasta páramo.

El primer criterio de depuración de estudios, fue que se encontraran dentro del área del GASOCAG, y que además contaran con coordenadas específicas. Realizamos una modificación al criterio para trabajar con los estudios que

Cuadro 1. Resumen de estudios utilizados para realizar el análisis fito-geográfico del Gradiente Altitudinal Sur-Occidente Costa-Altiplano de Guatemala.

Fuente	Tipo de estudio	Lugar	Elevación (msnm)
Martínez, 1978	Tesis	Suchitepéquez, Retalhuleu, San Marcos	0 a 1600
Cumes, 1995	Tesis	San Juan Ixcay y Chiantla, Huehuetenango	3100 a 3800
Cano, 2005	Tesis	San Miguel Ixtahuacan, San Marcos	1700 a 2400
Morales, 2015	Tesis	Coatepeque y El palmar, Quetzaltenango; Nuevo San Carlos, El Asintal y San Felipe, Retalhuleu; El Quetzal y Malacatán, San Marcos;	0 a 1200
MacVean y Monzón, 2009	Artículo	Sololá	1800 a 2575
Arreaga, 2002	Tesis	Quetzaltenango	2100 a 2600
Martínez, 2013	Artículo	Ixchiguan y Tacaná, San Marcos	2950 a 3360
Dix y Fernández, 2001	Inventario Nacional	Ocos, San Marcos; San Martín Sacatepéquez, Quetzaltenango; Nentón, Huehuetenango	0 a 2712
Palacios, 2004	Tesis	Samalá Quetzaltenango	2350 a 3600
Martínez, 2013b	Tesis	San Marcos	800 a 3400
López, 1994	Tesis	Todos Santos, Huehuetenango	3600 a 3837

tomaran en cuenta variación altitudinal o un sistema de coordenadas geográficas para sus datos. En el caso de estudios que únicamente presentaban elevación, tomamos en cuenta el rango presentado por el estudio para integrarlo a la base de datos. En el caso de los estudios que únicamente presentaban coordenadas geográficas, utilizamos el programa Google Earth® para localizar el punto y obtener la elevación del sitio. El último criterio fue el nivel de clasificación taxonómica, ya que el análisis de Gentry (1982) de origen fito-geográfico llega a nivel de familia, por lo que datos con información de al menos género resultaron válidos. De 36 estudios seleccionados inicialmente, terminamos trabajando con un total de 11 (ver Cuadro 1).

Debido a las actualizaciones recientes en la taxonomía, revisamos la nomenclatura más reciente para utilizar la clasificación fito-geográfica de Gentry (1982). Utilizamos las bases de datos *Tropicos* del Jardín Botánico de Missouri y *Angiosperm Phylogeny Website*. Creamos una base de datos con un código único para cada especie, origen fito-geográfico, familia, nombre taxonómico actual y elevación registrada. El código para cada especie fue la primera letra del género y las primeras tres letras del epíteto específico. En el caso de los datos que únicamente presentaban género, utilizamos las primeras cuatro letras del género. Dividimos el origen fito-geográfico en cinco categorías según Gentry (1982): Laurásico (1), Amazónico (2), Andino Norte (3), Andino Sur (4) y Misceláneo (5). Para la presencia o ausencia de las especies en el rango altitudinal, dividimos en rangos de 100 metros desde 0 hasta 4000 msnm. Si la especie estaba presente, se colocaba un uno (1), si no se encontraba, un cero (0).

Analizamos la base de datos con el fin encontrar asociaciones vegetales que se agruparan en diferentes conjuntos denominados pisos altitudinales. Para todos los análisis estadísticos utilizamos el programa Past 3.x© (Hammer et al., 2001). Realizamos un análisis de correspondencia sin tendencia (DCA por sus siglas en inglés), para estudiar las relaciones existentes entre la presencia o ausencia de las especies vegetales y el rango altitudinal. Tomamos los valores eigen del eje 1 y los asociamos con la información de elevación de los sitios a través de un análisis de regresión lineal, y así observar la relación con los datos obtenidos en el gradiente altitudinal. Complementamos este análisis con la técnica de formación de conglomerados para establecer relaciones entre sitios y la distribución de especies a lo largo del gradiente altitudinal. Utilizamos tres índices de similitud (Jaccard, Manhattan y Cuerda) y el algoritmo de agrupación de promedios aritméticos (UPGMA) (Legendre y Legendre 1998).

Complementamos el análisis de datos con un análisis de seriación, el cual ordena visualmente la anidación de taxa en sitios. Realizamos una prueba de Chi² para explorar la relación de dependencia entre las categorías de origen fito-geográfico y pisos altitudinales.

Con el programa Excel© realizamos una figura del porcentaje de frecuencia de especies según su origen fito-geográfico encontradas en cada piso altitudinal. Finalmente, con el programa de edición de mapas Qgis©, realizamos una edición de mapas de elevación de Guatemala y coloreamos cada piso altitudinal en la zona del GASOCAG; un mapa de los pisos altitudinales y su relación con las Zonas de Vida; y un mapa de los pisos

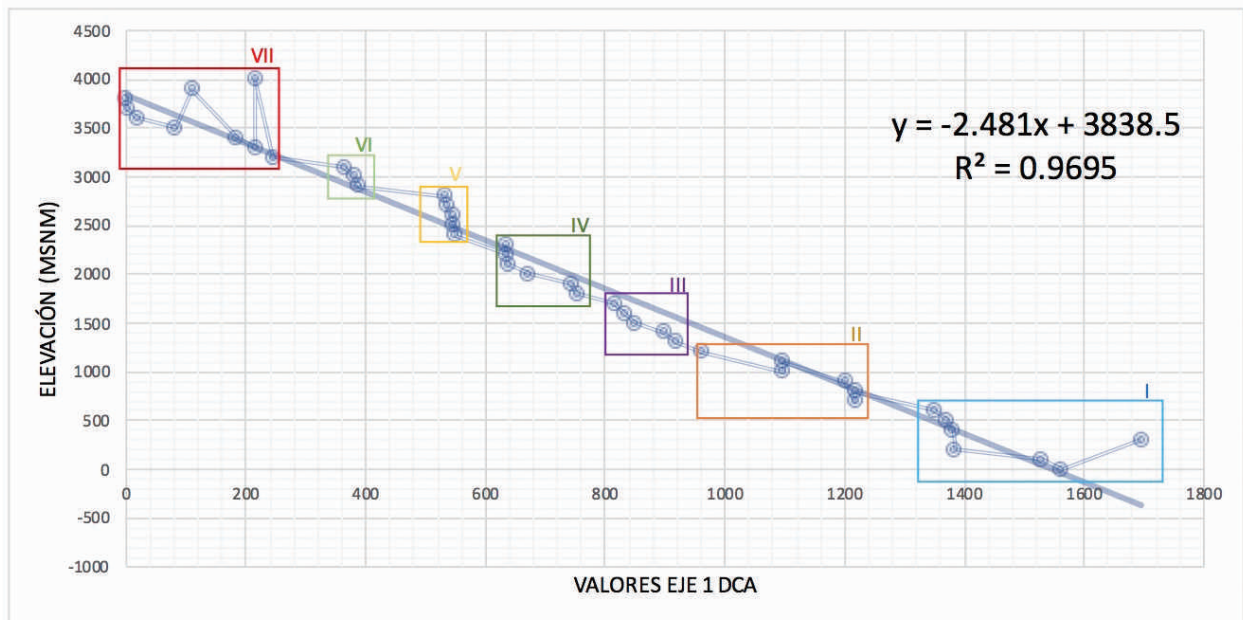


Figura 1. Relación entre los valores eigen obtenidos del eje 1 del DCA contrastados con los valores de elevación en el Gradiente Altitudinal Sur-occidente Costa-Altiplano de Guatemala (GASOCAG). Cada piso altitudinal marcado con un cuadro de diferente color.

altitudinales y su relación con las áreas de endemismo de Guatemala.

Utilizamos el estudio realizado por Veliz (2010) para presentar una caracterización de plantas endémicas de Guatemala. Repetimos el mismo procedimiento con esta base de datos para comparar los análisis de especies generalistas con los de especies de distribución más restringida.

Resultados y discusiones

Mediante el análisis de conglomerado obtuvimos 7 grupos de asociaciones vegetales para el GASOCAG. El primer grupo de 0 hasta 699 msnm; el segundo de 700 hasta 1299 msnm; el tercero de 1300 hasta 1799 msnm; el cuarto de 1800 hasta 2399 msnm; el quinto de 2400 hasta 2899 msnm; el sexto de 2900 hasta 3199 msnm; y el séptimo de 3200 hasta 3837 msnm. La regresión lineal de los valores eigen y elevación muestra una agrupación desde las tierras altas de la Sierra de los Cuchumatanes hasta las tierras bajas de la Costa Sur-Occidental (ver Figura 1). ($r^2 = 0.97$, $p < 0.0001$).

Utilizando en análisis de conglomerados (ver Figura 2) logramos determinar las relaciones existentes entre las especies de plantas presentes a lo largo del GASOCAG. Realizamos este análisis con tres diferentes índices de similitud para definir los pisos altitudinales de manera más acertada. En los tres análisis se puede observar la redundancia de las relaciones existentes entre las plantas presentes a lo largo del gradiente altitudinal.

También, utilizamos la herramienta de análisis de seriación (ver Figura 3) como complemento en la definición de los pisos altitudinales. Esta sirve en el análisis de bases de datos extensas para que puedan ser analizadas de una forma más visual.

El análisis de seriación muestra separaciones entre pisos altitudinales claras, por ejemplo, entre el piso I y el piso II, el piso II y III, y entre los pisos VI y VII (ver figura 3). La separación entre los pisos IV, V y VI no es tan clara, esto se relaciona a los resultados del Análisis de conglomerados (ver figura 2). Algunas de las especies muestran una tendencia generalista en el gradiente altitudinal y se distribuyen en más de un piso altitudinal. Por ejemplo, *Styrax conterminus* (scon) de 500 a 2800 msnm (pisos I a V). *Swietenia humilis* (shum) de 0 a 900 msnm (pisos I y II), *Styrax steyermarkii* (stey) de 1500 a 2600 msnm (pisos II, IV y V), *Symplocos hartwegii* (shar) de 1200 a 3100 msnm (pisos II, III, IV, V y VI) y *Comarostaphylis arbutoides* (carb) de 2000 a 3400 msnm (pisos IV, V, VI y VII).

Según la prueba de Chi² ($X^2 = 60.099$, $GL = 24$, $p < 0.05$), logramos confirmar que existe una relación entre las categorías de origen fito-geográfico y los pisos altitudinales (i.e., no son independientes).

En el mapa de elevación (ver Figura 4), el piso altitudinal III es el más restringido en términos geográficos, mientras el piso I tiene una mayor representación. El piso VII tiene una mayor representación en la meseta de la Sierra de los Cuchumatanes. Esta misma información no puede ser extrapolada al resto de Guatemala, debido a que el análisis no se realizó en todo el país.

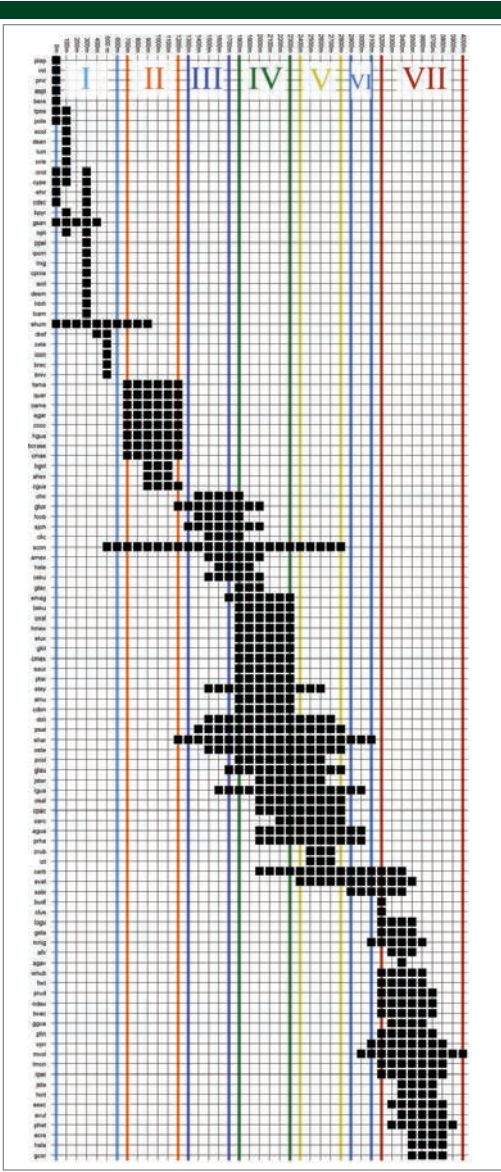
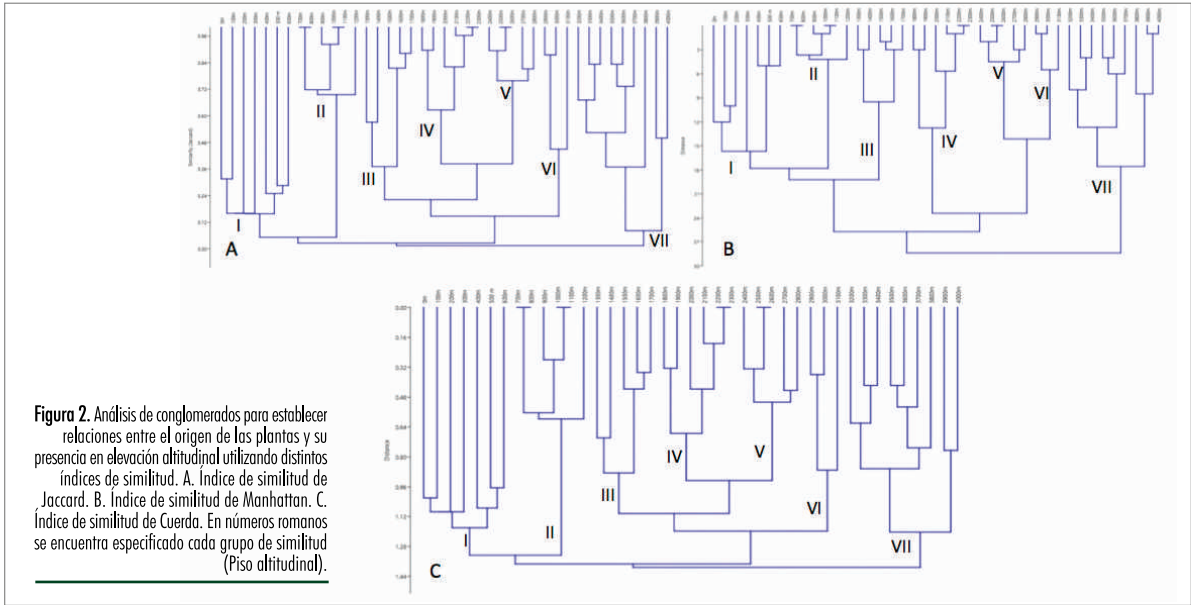


Figura 3. Análisis de seriación utilizando la presencia y ausencia de las 109 especies en el Gradiente Altitudinal Sur-occidente Costa-Altiplano de Guatemala (GASOCAG)

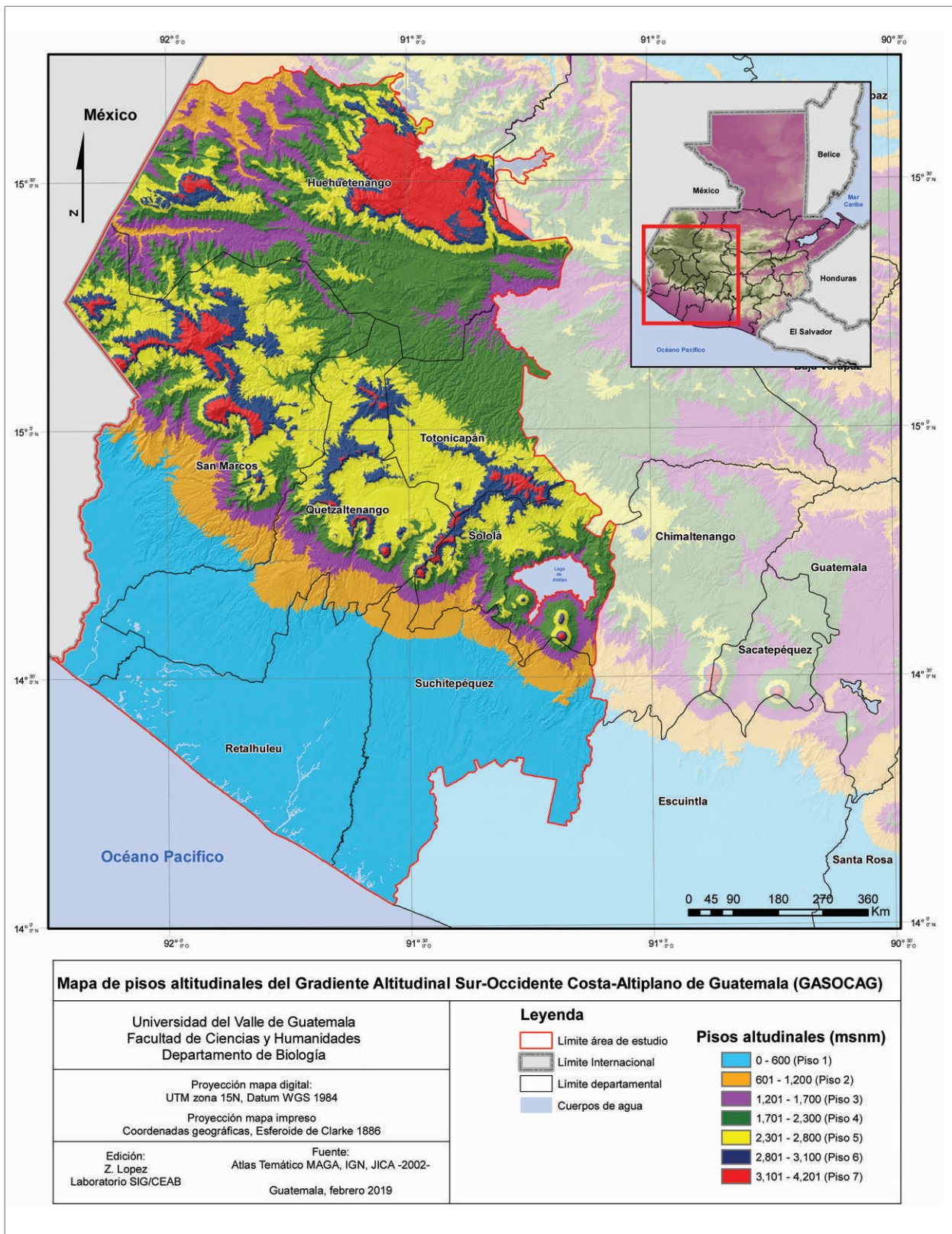


Figura 4. Mapa de elevación del Gradiente Altitudinal Sur-occidente Costa-Altiplano de Guatemala (GASOCAG) representando cada piso altitudinal

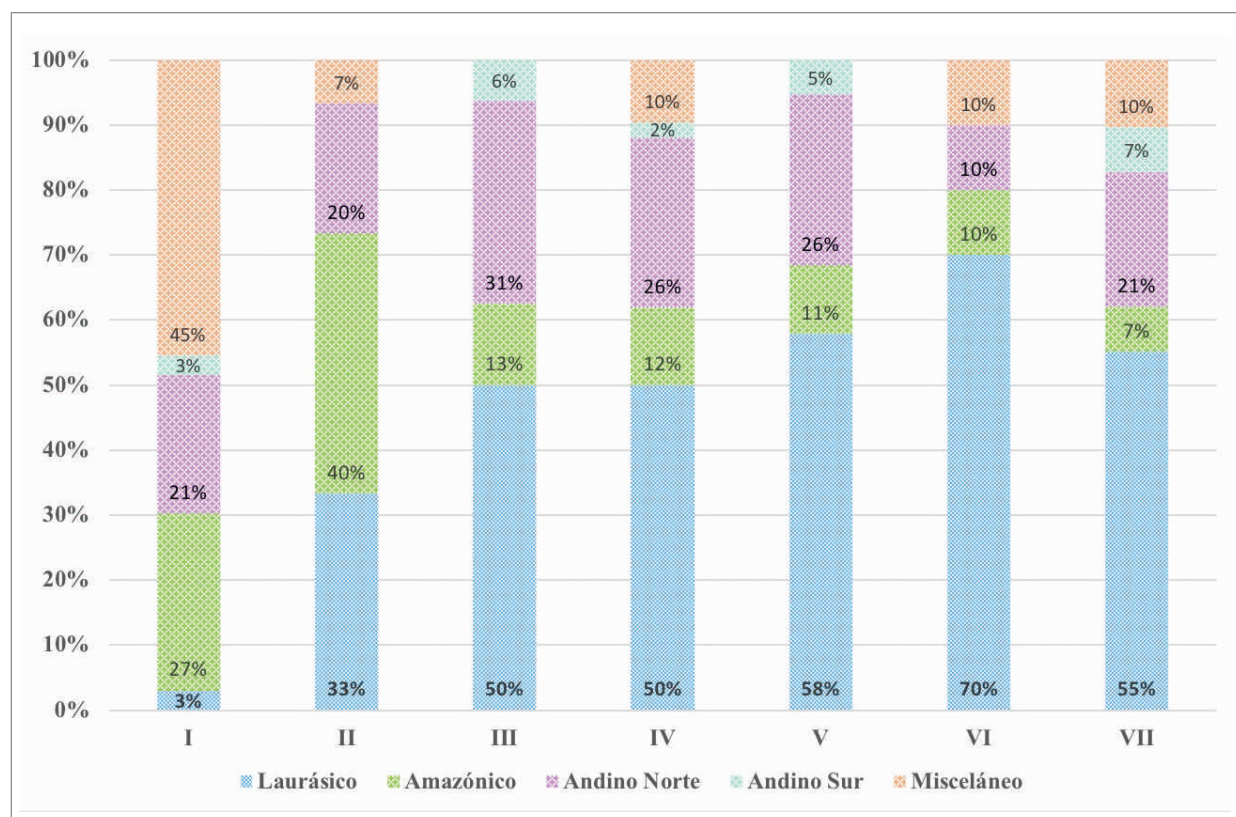


Figura 5. Porcentaje de frecuencia de familias por origen fito-geográfico presentes dentro de cada piso altitudinal en el Gradiente Altitudinal Sur Occidental Costa Atlaplano de Guatemala

El análisis del porcentaje de familias presentes en cada piso según su origen fito-geográfico (ver figura 5) presenta, en rasgos generales, una mayor frecuencia de plantas de origen amazónico en bajas elevaciones y, mientras aumenta, la frecuencia de plantas de origen Laurásico aumenta. Las plantas de origen Andino Norte son de más amplia distribución ya que se encuentran en todo el gradiente altitudinal. Las plantas de origen Andino Sur presentan una baja frecuencia en general. Las plantas de origen misceláneo presentan una frecuencia alta en el piso más bajo, en los pisos intermedios desaparecen y aparecen nuevamente en los pisos más altos.

El piso I tiene una dominancia de plantas con origen misceláneo (45%), y una frecuencia de plantas de origen Amazónico (27%), seguido de plantas de origen Andino norte (21%) mientras que las plantas de origen Andino sur (3%) y Laurásico (3%) están pobremente representadas en este piso altitudinal. El piso I se encuentra dentro de la Zona de Vida de Bosque húmedo Subtropical (cálido) y Bosque muy húmedo Subtropical (cálido)

En el piso altitudinal II la representación de plantas de origen Misceláneo (7%) disminuye drásticamente y las especies de origen Amazónico (40%) dominan. Las plantas de origen Laurásico (33%) aumentan y las plantas de origen Andino Norte (20%) disminuyen y las plantas de origen Andino sur desaparecen. En

cuanto a Zonas de Vida, comparte Bosque muy húmedo Subtropical (cálido) con el piso altitudinal I. Esto podría explicar la relación más estrecha que existe entre estos dos pisos, según el patrón emergente del análisis de conglomerado.

El piso altitudinal III también responde a la hipótesis de investigación ya que muestra una dominancia de plantas de origen Laurásico (50%). A su vez, las especies de origen Amazónico reducen su frecuencia (13%). Aparecen especies de origen Andino con una mayor frecuencia de Andino norte (31%) y poca frecuencia de Andino sur (6%). Se encuentra en el borde entre Bosque muy húmedo Subtropical y Bosque Muy húmedo Montano Bajo. Esto puede explicar que el piso altitudinal se encuentre más relacionado a los pisos I y II según el análisis de conglomerado.

El piso altitudinal IV se encuentra dominado por especies de origen Laurásico (50%), la frecuencia de plantas de origen Amazónico se mantiene muy similar al piso III (12%). Aparecen nuevamente plantas de origen misceláneo (10%) y se reduce el porcentaje de frecuencia de plantas de origen Andino Norte (26%) y Andino Sur (2%).

El piso altitudinal V es muy similar al III con una dominancia de plantas de origen Laurásico (58%) seguido por una frecuencia

de plantas con origen Andino Norte (26%) y Andino sur (5%) en menor porcentaje. Los pisos altitudinales III, IV y V están muy relacionados y en los análisis de conglomerados las agrupaciones se mantenían, pero las relaciones, eran distintas. Esta separación es difícil de observar únicamente a través de la seriación ya que las divisiones entre cada uno de estos pisos no están claramente definidas. Este patrón puede estar relacionado a que existe una clara separación entre los pisos inferiores y los superiores de los pisos medios del gradiente altitudinal. El grupo de pisos inferiores incluye el piso I y II con una alta frecuencia de especies de origen Gondwaniano (Amazónico, Andino y Misceláneo). La diferenciación entre estos pisos y el resto de los pisos en el gradiente altitudinal es muy clara en el análisis de seriación (ver Figura 2). Esta relación podría ser explicada ya que los pisos altitudinales III, IV y V se distribuyen dentro de Bosque muy húmedo Montano Bajo y Bosque húmedo Montano Bajo.

El piso altitudinal VI presenta una dominancia de plantas con origen Laurásico (70%). Las plantas de origen Amazónico (10%), Andino Norte (10%) y Misceláneo (10%) tienen la misma frecuencia. Se encuentra en el borde entre la zona de vida de Bosque muy húmedo Montano Bajo y Bosque muy húmedo Montano Subtropical. Esto podría explicar porque en los análisis de conglomerado este piso se encuentra más relacionado a los pisos III, IV y V que al piso VII. Todos estos patrones responden a nuestra hipótesis ya que las plantas de origen amazónico presentan dominancia en los pisos bajos sobre las especies de origen Laurásico y, al ir incrementando la elevación, aumenta la frecuencia de especies con un origen Laurásico hasta dominar en los pisos más altos.

El piso altitudinal VII va de 3200 a 4000 msnm y presenta dominancia de plantas de origen Laurásico (55%). Aparecen nuevamente plantas con un origen Andino Sur (7%) y las plantas con un origen Andino Norte (21%) aumentan su frecuencia. Se encuentra restringido a la zona de vida de Bosque muy húmedo Montano Subtropical. Esto corresponde a los análisis de conglomerados (con los tres índices de similitud), donde se encuentra aislado del resto de pisos altitudinales. Superpusimos en un mapa de elevación con los pisos altitudinales (ver Figura 6) las zonas endémicas propuestas por Schuster *et al.* (2000). El piso altitudinal VII se encuentran dentro de las zonas de endemismo: el Occidente de la Sierra de los Cuchumatanes y montaña de Cuilco, la porción occidental de la Cadena Volcánica y la porción central de la Cadena Volcánica.

Estas áreas han sido ampliamente estudiadas desde su propuesta y se han extrapolado a patrones geográficos de diferentes organismos para comprender las implicaciones biogeográficas y de conservación. Con esto, agregamos evidencia fitogeográfica que puede sustentar dichas zonas ya que el piso VII muestra un aislamiento del resto de pisos y corresponde a elevaciones superiores a 3200 msnm.

Para el análisis de plantas endémicas de Guatemala, no analizamos el rango de 0 msnm a 499 msnm ya que no

contábamos con datos de plantas endémicas dentro del GASOCAG.

Utilizando el mismo procedimiento obtuvimos los valores eigen de DCA del eje 1 y al asociarlos con la elevación obtuvimos un valor de $r^2=0.92$ (ver Figura 7).

Utilizando el análisis de conglomerados obtuvimos nuevamente siete pisos altitudinales. El piso altitudinal I de 0 a 499 msnm (definido por la ausencia de registros de plantas endémicas); el piso altitudinal II 500 a 1199 msnm; el piso altitudinal III de 1200 a 1499 msnm; el piso altitudinal IV de 1500 a 1999 msnm; el piso altitudinal V de 2000 a 2899 msnm; el piso altitudinal VI de 2900 a 3499 msnm; y el piso altitudinal VII de 3500 a 3837 msnm. Todos los pisos altitudinales fueron redundantes en todos los análisis de conglomerados, pero las relaciones entre los pisos altitudinales no están claras. Esto puede deberse a la poca cantidad de datos utilizados, ya que utilizamos solamente un estudio y los algoritmos no pueden definir las distancias de forma adecuada. También, puede deberse a las relaciones filogenéticas de las especies endémicas y al aislamiento histórico idiosincrático de las especies endémicas. La Figura 8 muestra los resultados del análisis de DCA para plantas endémicas junto con la indicación de los pisos altitudinales propuestos según los análisis de conglomerados.

Al igual que en el análisis de seriación realizado con toda la base de datos, existen especies con amplia distribución (ver figura 8). Por ejemplo, *Styrax conterminus* (scon) que presenta un rango altitudinal muy amplio (500 msnm a 2800 msnm), similar a *Symplocos hartwegii* (shar) (1200 msnm a 3100 msnm). Será necesario aumentar la información sobre plantas endémicas de los pisos más bajos para definir las relaciones específicas de plantas endémicas. Al aumentar datos de plantas endémicas dará una mejor interpretación de las relaciones entre pisos que están ocurriendo dentro del gradiente altitudinal estudiado.

Realizamos el análisis del porcentaje de familias presentes en cada piso altitudinal dependiendo de su origen fito-geográfico (ver Figura 9). Este análisis presenta un patrón muy diferente al mostrado por la base de datos completa, en general una dominancia de plantas de origen Laurásico. El piso altitudinal II presenta una frecuencia mayor de plantas de origen Laurásico (80%) y un porcentaje menor de plantas de origen Andino Norte (20%). El piso III una dominancia de plantas con origen Laurásico (63%), aumentan las plantas con origen Andino Norte (25%) y aparece un porcentaje de plantas de origen Andino Sur (13%). En el piso altitudinal IV se mantienen los porcentajes muy similares al del piso III. Las plantas de origen Laurásico tienen una dominancia (60%) seguido de una frecuencia de Andino norte (10%), Andino Sur (10%) y aparece un pequeño porcentaje de plantas con origen Amazónico (5%). En el piso altitudinal V el porcentaje de plantas con origen Laurásico disminuye, pero siguen siendo dominantes (50%), las plantas de origen Amazónico aumentan también su porcentaje (17%) y las plantas de origen Andino tanto Norte (25%) como Sur (8%), mantienen un porcentaje

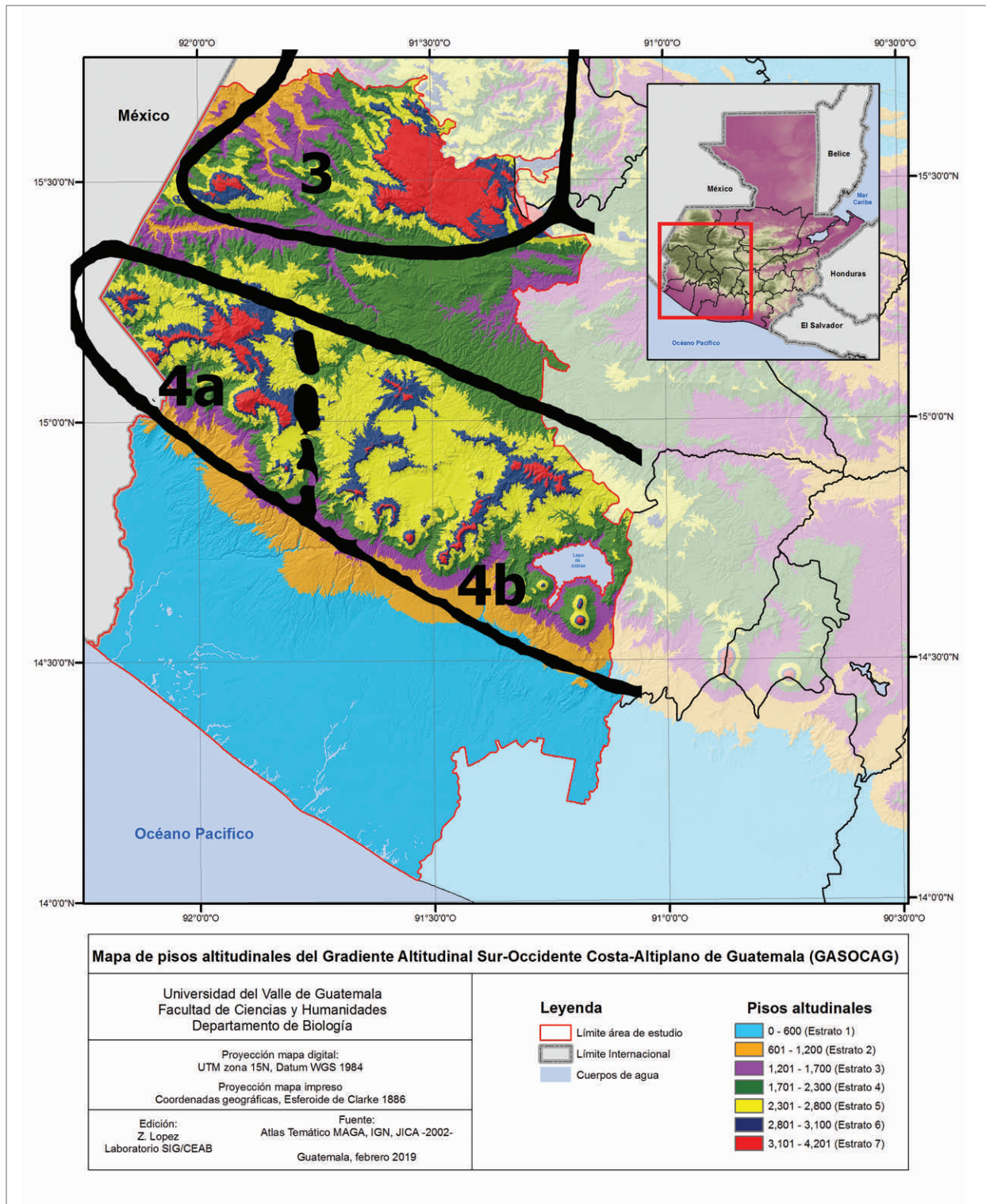


Figura 6. Mapa de elevación representando los pisos altitudinales por color y la superposición de zonas de endemismo propuestas por Schuster *et al.* (2000). 3 = Occidente de la Sierra de los Cuchumatanes-Montaña de Cuilco; 4a = Porción occidental de la Cadena Volcánica y 4b = Porción Central de la Cadena Volcánica.

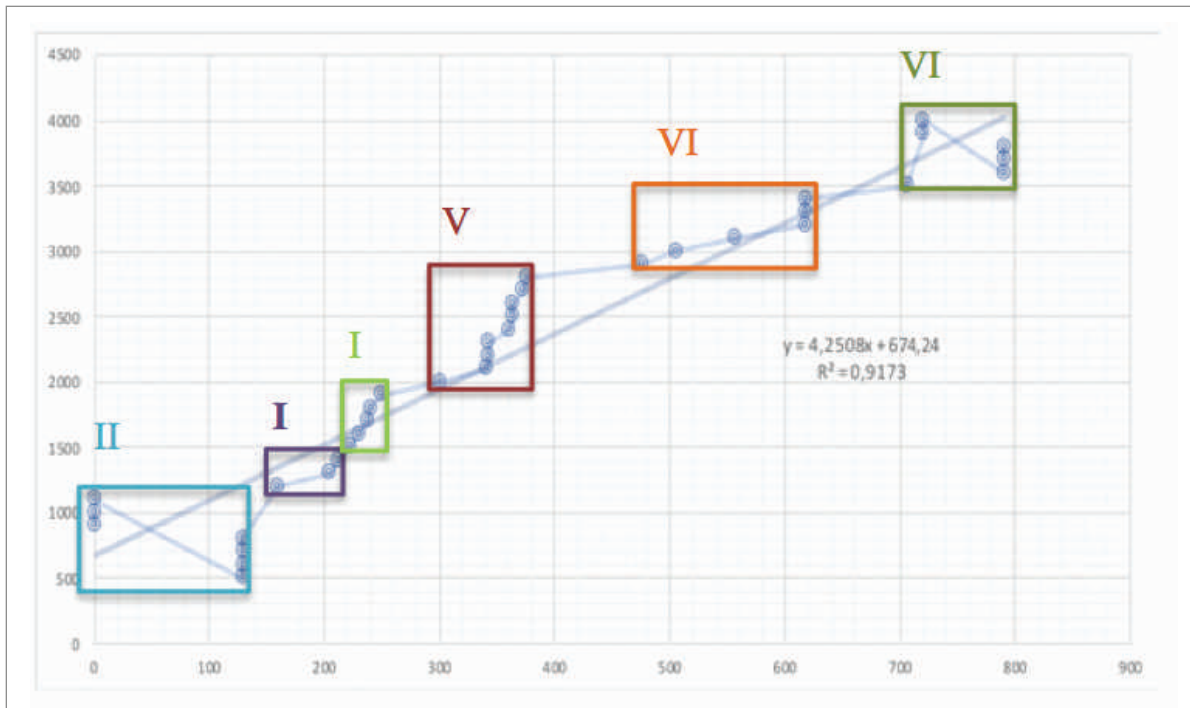


Figura 7. Relación entre los eigen valores obtenidos del eje 1 del DCA contrastados con los valores de elevación de plantas endémicas en el Gradiente Altitudinal Sur-occidente Costa-Atiplano de Guatemala (GASOCAG). Cada piso altitudinal marcado con un cuadro de diferente color.

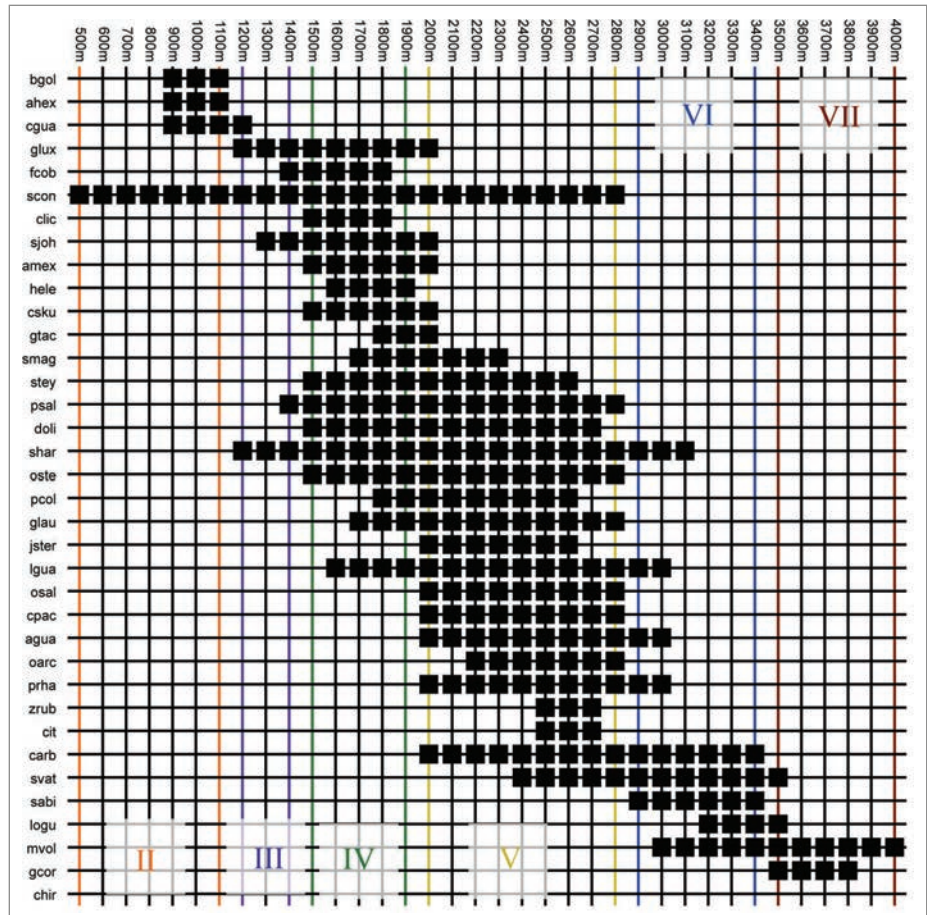


Figura 8. Análisis de seriación utilizando la presencia y ausencia de las plantas endémicas presentes en el Gradiente Altitudinal Sur-occidente Costa-Atiplano de Guatemala (GASOCAG)

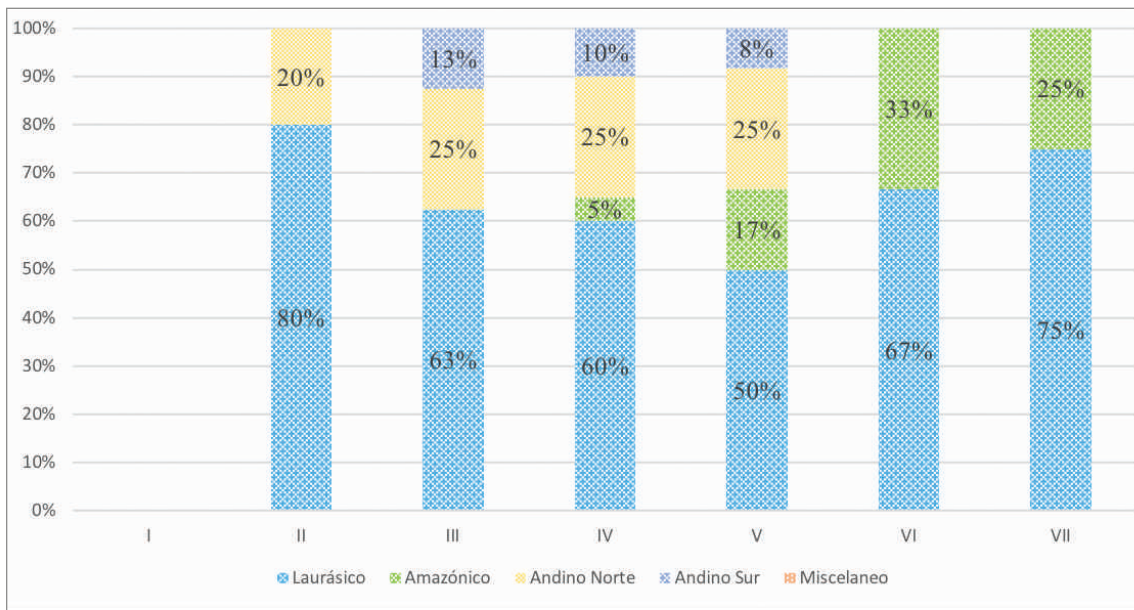


Figura 9. Porcentaje de frecuencia de familias endémicas por origen fito-geográfico presentes dentro de cada piso altitudinal en el Gradiente Altitudinal Sur Occidental Costa Atlántico de Guatemala.

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

El análisis de seriación (ver figura 8) refleja las estrechas relaciones entre los 7 pisos altitudinales definidos para las especies endémicas. Todos los pisos altitudinales de plantas endémicas tienen una dominancia de especies de origen Laurásico, lo cual puede explicarse por una conexión temporal más prolongada de Guatemala con Norteamérica, en comparación con Suramérica (Iturralde-Vinent 2006). Probablemente las especies Laurásicas tuvieron más tiempo para dispersarse por el territorio guatemalteco y luego aislarse (Cox et al 2016). Por otro lado, el origen Laurásico implica adaptaciones a áreas con condiciones ambientales más drásticas y variables en comparación con los trópicos, al menos en cuanto a la variabilidad latitudinal (Janzen 1967). Estas adaptaciones permitirían que las especies Laurásicas pudieran dispersarse con mayor facilidad en regiones con climatología de bajas temperaturas cercanas a cero grados centígrados (zona de influencia glaciar durante el Pleistoceno)

(Sauer 1988). Las plantas endémicas de origen Laurásico, durante los cambios de formación y desaparición de glaciación, lograron atravesar barreras de montañas y dominar los valles, mientras que especies de origen Gondwaniano no lograrían dispersarse de igual manera (Islebe y Hooghiemstra 1995).

No todas las especies migran al mismo ritmo a pesar de estar distribuidas en la misma zona geográfica y bajo la misma influencia climática; presentando migración independiente y no implicando una migración de la comunidad vegetal (Sauer 1988). Por ejemplo, al iniciar el deshielo hace unos 15,000 a 10,000 años atrás las especies pioneras como *Picea* spp. invadieron las áreas donde antes hubo hielo en el este de Norteamérica. Luego, especies como *Quercus* spp. y *Pinus strobus* llegaron a dichas zonas (Sauer 1988). Al igual que en estos procesos, las especies Laurásicas en Guatemala, pudieron diferencialmente haber migrado a estas zonas y distribuirse en los valles originalmente, y por esto, las plantas de origen Laurásico sean más frecuentes en todos los pisos altitudinales. Al iniciar el deshielo y desaparecer el glaciar en la meseta de los Cuchumatanes por un aumento de la temperatura (Lachniet y Roy 2011), las distintas especies lograrían migrar hacia altitudes superiores. Esta migración marca el inicio de un aislamiento y por lo tanto un proceso de endemismo, previo a una distribución en un espacio geográfico común (Cox et al 2016). El patrón fito-geográfico resultante de esta alternancia de expansión y contracción de distribuciones, podría ser la explicación al patrón encontrado en los análisis de conglomerados. En cierto grado,

no puede descartarse el efecto de la naturaleza de la base de datos de especies endémicas la cual esta aun en un punto incipiente.

El análisis utilizado con este tipo de base de datos, tiene amplias aplicaciones desde análisis fito-geográficos, hasta el diseño de procesos de restauración ecológica. En diversas ocasiones cuando se planifica una restauración ecológica, se buscan plantas de rápido crecimiento para hacer el proceso de reforestación más rápido y muchas veces no se toman en cuenta los análisis de las relaciones ecológicas que tienen las comunidades vegetales en diferentes zonas (MAGA 2005). Los inventarios de vegetación son herramientas simples que resultan críticas en la evaluación de la respuesta biótica a la estocasticidad ambiental que actualmente está en incremento. Este estudio sirve de punto de partida para comprender cómo los bosques podrían modificarse en el futuro y migrar o cambiar su composición creando nuevas relaciones con otros pisos. Además, este estudio contribuye a comprender mejor el proceso de cambio climático ya que al analizar evidencia paleo ecológica de registros sedimentarios del pasado (e.g. reconstrucción de los ecosistemas durante el gran intercambio biótico de América en Guatemala), se puede estudiar cómo ha cambiado la vegetación a lo largo del tiempo y extrapolar con modelaje de ambientes futuros cómo podría cambiar el bosque si ocurrieran cambios en el clima. Se recomienda realizar un análisis histórico del gradiente altitudinal y ver si existen especies que han presentado migración a lo largo del tiempo. Esto implica que también es importante definir una guía para la elaboración de este tipo de análisis, con el objetivo de que la obtención de datos tanto en campo como en bases de datos sea sistematizada y pueda ser replicable.

Conclusiones

En función del análisis estadístico definimos siete pisos altitudinales a lo largo del GASOCAG: I= 0 a 699 msnm; II= 700 a 1299 msnm; III= 1300 a 1799 msnm; IV= 1800 a 2399 msnm; V=2400 a 2899 msnm; VI= 2900 a 3199 msnm; VII= 3200 a 4000 msnm. Los pisos altitudinales I y II se encuentran dominados por plantas de origen Gondwaniano, mientras que los pisos III al VII se encuentran dominados por plantas de origen Laurásico, estamos confirmando la hipótesis de investigación propuesta. Las plantas Gondwanianas encontradas en este estudio son en su mayoría árboles de tierras bajas dominantes de dosel y lianas; mientras que las Laurásicas dominan el dosel de bosques montanos, siendo coherentes con lo discutido por Gentry (1982) y con los resultados encontrados en el gradiente de las Verapaces, Guatemala (Avendaño 2012). Las plantas endémicas presentan una dominancia de plantas de origen Laurásico, lo cual puede estar explicado por la influencia de glaciares presentes en la zona durante el pasado.

Este tipo de análisis es de gran importancia para el país ya que puede ser utilizado como una línea base para distintos proyectos en temáticas como cambio climático, paleoecología, restauración

ecológica entre otros. Nos encontramos frente a un cambio en los climas locales el cual puede afectar la biodiversidad y para poder comprender si las especies migran o desaparecen de ciertas zonas es importante conocer cómo se distribuyen actualmente.

Bibliografía

- Arreaga, L. (2002) *Rescate y rehabilitación del complejo cerro "El Baúl" parque regional municipal Quetzaltenango* Tesis de Licenciatura en Arquitectura, Facultad de Arquitectura, Universidad de San Carlos de Guatemala.
- Avendaño, C. (2012) *Natural and cultural landscape evolution during the Late Holocene in North Central Guatemalan Lowlands and Highlands* Tesis de doctorado en Filosofía, Departamento de Geografía, Universidad de Toronto.
- Bacon, C., Silvestro, D., Jaramillo, C., Smith, B., 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.
- Cano, O. (2005) *Estudio de la comunidad vegetal presente en San José Nueva Esperanza, San Miguel Ixtahuacan, San Marcos* Tesis de Licenciatura en Ingeniería Agrónoma en Producción Agrícola, Facultad de Agronomía, Universidad de San Carlos de Guatemala.
- Cox, B., Moore, P., Ladle, R. (2016) *Biogeography: An ecological and evolutionary approach*. 9a Ed. Blackwell, Reino Unido. 482 pp.
- Cumes, M. (1995) *Estudio preliminar de los suelos y vegetación de la meseta alta de la Sierra de los Cuchumatanes* Tesis de Licenciatura en Ingeniería Agrónoma en Recursos Naturales, Facultad de Agronomía, Universidad de San Carlos de Guatemala.
- Diffenbaugh, N., Field, C. (2013) *Changes in ecologically critical terrestrial climate conditions* Science 341: 486-492.
- Dix, M., Fernández, J. (2001) *Inventario Nacional de los Humedales de Guatemala*. UICN-Mesoamérica: CONAP: USAC. San José Costa Rica. 176 pp.
- Gentry, A. (1982) *Neotropical Floristic Diversity: Phytogeographical connections between central and South America, Pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the Andean Orogeny?* Annals of the Missouri Botanical Garden 69 (3): 557-593.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T., Ryan, P.D. (2001) *PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis* Palaeontologia Electronica, 4 (1) 9.
- Hildebrand, A., Penfield, G., Kring, D., Pilkington, M., Camargo, A., Jacobsen, S., Boynton, W. (1991) *Chicxulub Crater: A possible Cretaceous/Tertiary boundary impact crater on the Yucatan Peninsula, Mexico* Geology 19: 867-871.
- Holdridge, L. (1967) *Life Zone Ecology* Tropical Science Center. San José, Costa Rica. 149 pp.

- Islebe, G., Hooghiemstra, H. (1995) *Recent Pollen Spectra of Highland Guatemala* Journal of Biogeography 22 (6):1091-1099.
- Iturralde-Vinent, M. (2006) *El origen paleogeográfico de la biota de Guatemala* En: Cano, E. (ed.) *Biodiversidad de Guatemala* 1. Universidad del Valle de Guatemala, Guatemala, pp 1-6.
- Janzen, D. (1967) *Why mountains passes are higher in the tropics* The American Naturalist 101 (919): 233-249.
- Lachniet, M., Roy, A. (2011) *Costa Rica and Guatemala*. En: Ehlers, J., Gibbard, P., Hughes, P. (eds) *Quaternary Glaciations - Extent and Chronology. A closer look* Elsevier, Amsterdam, pp. 843-858.
- Legendre, P., Legendre, L. (1998) *Numerical Ecology* Amsterdam: Elsevier B.V.
- López, M. (1994) *Estudio de las interacciones entre población, suelo y vegetación, de la aldea Tzichim, Todos Santos Huehuetenango* Tesis de Licenciatura en Ingeniería Agrónoma en Recursos Naturales, Facultad de Agronomía, Universidad de San Carlos de Guatemala.
- MacVean, A., Monzón, J. (2009) *Estudio preliminar de la flora de la Estación científica "Refugio del Quetzal", Volcán Atitlán, Guatemala* Revista de la Universidad del Valle de Guatemala 19: 84-92.
- MAGA (Ministerio de Agricultura, Ganadería y Alimentación) (2005) *Atlas temático de la República de Guatemala*. Guatemala, 127 pp.
- Martínez, J. (2013a) *Plantas asociadas a los bosques de Abies guatemalensis (Pinaceae) del occidente de Guatemala* Revista Biología Tropical 61 (1): 321-333
- Martínez, J. (2013b) *Sucesión ecológica secundaria alrededor de parches de bosque con pinabete (Abies guatemalensis Rehder) en San Marcos, Guatemala* Tesis de doctorado en Ciencias Naturales para el Desarrollo, Universidad Nacional de Costa Rica.
- Martínez, M. (1978) *Estudio Taxonómico y ecológico de las malezas de la costa sur de Guatemala*. Tesis de Licenciatura en Ingeniería Agrónoma, Facultad de Agronomía, Universidad de San Carlos de Guatemala.
- Morales, M. (2015) *Estudio botánico y fenológico de las especies Swietenia humilis Zucc., Guaiacum sanctum L., y especies arbóreas del género Dalbergia en la Costa Sur y Oriente de Guatemala en los meses de abril a noviembre de 2014, Guatemala, C.A.* Tesis de Licenciatura en Ingeniería Agrónoma en Recursos Naturales Renovables, Facultad de Agronomía, Universidad de San Carlos de Guatemala.
- Palacios, M. (2004) *Diagnóstico de la subcuenca del río Xequijel, Cuenca del Samalá, del Departamento de Quetzaltenango*. Reporte de Ejercicio Profesional Supervisado, Departamento de Ingeniería Forestal, Universidad de San Carlos de Guatemala.
- Pelegrin, J., Gamboa, S., Menéndez, I., Hernández, M. (2018) *El Gran Intercambio Biótico Americano: Una revisión paleoambiental de evidencias aportadas por mamíferos y aves neotropicales* Revista Ecosistemas 27(1): 5-17.
- Pérez, S., Ixcot, L., Enríquez, H. (2012) *Fileogeografía de ratones de montaña del grupo Peromyscus mexicana en el norte de Centroamérica* Proyecto DIGI 2-22. Dirección General de Investigación. Universidad de San Carlos de Guatemala.
- Sauer, D. (1988) *Plant migration: The dynamics of geographic patterning in seed plant species* University of California Press, Berkeley. 298 pp.
- Schuster, J.C., Cano, E.B., 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 (n.s.) 80: 197-209.
- Schuster, J.C., Cano, E.B. (2001) *La distribución Mesoamericana de Montaña: Síntesis de Passalidae (Col. Scarabaeoidea) para Mesoamérica Nuclear* En: Llorente, J., Morrone, J.J. (eds.) *Regionalización biogeográfica en Iberoamérica y tópicos afines* Primeras jornadas biogeográficas de la Red Iberoamericana de Biogeografía y Entomología Sistemática (RIBES XII.I-CYTED). Facultad de Ciencias, UNAM, México. Pp. 257-268.
- Veliz, M. (2010) *Determinación, caracterización y evaluación del estado actual y uso de las especies endémicas de Guatemala* Proyecto FODECYT 02-2010. Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología. Guatemala.