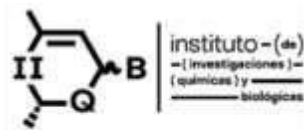




USAC
TRICENTENARIA
Universidad de San Carlos de Guatemala



FACULTAD DE CIENCIAS QUÍMICAS Y FARMACIA
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES QUÍMICAS Y BIOLÓGICAS

REF.IIQB.79.02.2021

Guatemala, 24 de febrero del 2021

Señor Director
Dr. Félix Alan Douglas Aguilar Carrera
Director General de Investigación
Universidad de San Carlos de Guatemala

Señor Director:

Con un cordial saludo me dirijo a usted para adjuntar el informe final del proyecto: **Patrones de diversidad filogenética en un gradiente climático en la Sierra de los Cuchumatanes: Implicaciones para el manejo de la biodiversidad**, con código **B-20-2020**, coordinado por el **Dr. Sergio Guillermo Pérez Consuegra** y avalado por el Instituto de Investigaciones Químicas y Biológicas de la Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia de la Universidad de San Carlos de Guatemala.

Este informe final fue elaborado con base en la guía de presentación de la Dirección General de Investigación, el cual fue revisado su contenido en función del protocolo aprobado, por lo que esta unidad de investigación da la aprobación y aval correspondiente.

Asimismo, el coordinador del proyecto, se compromete a dar seguimiento y cumplir con el proceso de revisión y edición establecido por DIGI del **informe final y del manuscrito científico**. El manuscrito científico debe enviarse, por el coordinador del proyecto, para publicación, al menos, en una revista de acceso abierto (*Open Access*) indexada y arbitrada por expertos en el tema investigado.

Sin otro particular, suscribo atentamente.

“Id y enseñad a todos”

Dr. Sergio Guillermo Pérez Consuegra
Coordinador del Proyecto

Dra. María Eunice Enríquez Cottón
Directora

Instituto de Investigaciones Químicas y Biológicas
Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia



c.c. archivo
MEEC/tvch.

Universidad de San Carlos de Guatemala
Dirección General de Investigación
Programa Universitario de Investigación en Recursos Naturales y Ambiente

Informe final

**“Patrones de diversidad filogenética en un gradiente climático en la Sierra de los
Cuchumatanes: implicaciones para el manejo de la biodiversidad”**

Equipo de investigación

Sergio Guillermo Pérez Consuegra

César Estuardo Fuentes Montejo

Darling Lissette Hermosilla Carazo

Guatemala, febrero de 2021

Instituto de Investigaciones Químicas y Biológicas, Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia
Centro de Estudios del Mar y Acuicultura

Contraportada

Dr. Félix Alan Douglas Aguilar Carrera
Director General de Investigación

Ing. Agr. MARN Julio Rufino Salazar
Coordinador General de Programas

Ing. Agr. Augusto Saúl Guerra Gutiérrez
Coordinador del Programa de Investigación

Dr. Sergio Guillermo Pérez Consuegra
Coordinador del proyecto

Investigadores contratados:

César Estuardo Fuentes Montejo
Darling Lissette Hermosilla Carazo

Colaboradores:

M.Sc. Edgar Gustavo Ruano Fajardo
M.Sc. Diego José Elías Díaz
Lic. Claudio Aquiles Méndez
Dr. Enio Boanerges Cano Dávila
Dr. Jorge Erwin López Gutiérrez
cDr. Carlos Roberto Vásquez Almazán
Lic. Julio Rafael Morales

Universidad de San Carlos de Guatemala, Dirección General de Investigación, 2020. El contenido de este informe de investigación es responsabilidad exclusiva de sus autores.

Esta investigación fue cofinanciada por la Dirección General de Investigación de la Universidad de San Carlos de Guatemala a través de la Partida Presupuestaria 4.8.63.4.41. durante el año 2020 en el Programa Universitario de Investigación en Recursos Naturales y Ambiente.

Índice (numérico)

Índice de contenido general

	Página
1. Resumen	5
2. Palabras clave	5
3. Abstract and key words	6
4. Introducción	7
5. Planteamiento del problema	9
6. Preguntas de investigación	10
7. Delimitación en tiempo y espacio	10
8. Marco Teórico	11
9. Estado del Arte	13
10. Objetivo general	15
11. Objetivos específicos	15
12. Hipótesis	15
13. Materiales y métodos	16
13.1 Enfoque y tipo de investigación	16
13.2 Recolección de información	16
13.3 Técnicas e instrumentos	16
13.4 Operacionalización de variables	17
13.5 Procesamiento y análisis de información	19
14. Vinculación, difusión y divulgación	22
15. Productos, hallazgos, conocimientos o resultados	22
16. Análisis y discusión de resultados	48
17. Conclusiones	53
18. Impacto esperado	55
19. Referencias	55

Índice de tablas

	Página
Tabla No. 1 Lista de variables climáticas de WorldClim	18
Tabla No. 2 Matriz de comunidades y lista de secuencias de ADN utilizadas	25
Tabla No. 3 Valores de diversidad filogenética alfa	36
Tabla No. 4 Valores de diversidad filogenética beta UniFrac	40
Tabla No. 5 Valores medios estimados de las variables climáticas	42
Tabla No. 6 Valores de significancia de las regresiones entre diversidad filogenética y las variables climáticas	44

Índice de figuras

Figura 1	Mapa y polígono de estudio	23
Figura 2	Fragmento cromatograma de una secuencia de mariposa del género <i>Battus</i>	24
Figura 3	Filogenia molecular de peces	32
Figura 4	Filogenia molecular de anfibios	33
Figura 5	Filogenia molecular de mamíferos menores terrestres	34
Figura 6	Filogenia molecular de mariposas	35
Figura 7	Filogenia molecular de escarabajos pasálidos	35
Figura 8	Modelo nulo para los valores de MPD de mamíferos	38
Figura 9	Correlación entre riqueza de especies y diversidad filogenética	39
Figura 10	Modelos de regresión cuadrática para peces, anfibios y mamíferos	39
Figura 11	Análisis de agrupamiento jerárquico de valores UniFrac para seis pisos altitudinales (peces, anfibios y mamíferos)	41
Figura 12	Mapa de distribución de las variables climáticas Bio1 y Bio2 en el polígono de estudio	43
Figura 13	Gráfica de la variable de temperatura promedio proyectada a los años 2050 y 2070	46
Figura 14	Mapa del polígono de estudio con la variable de temperatura promedio anual proyectada al año 2070 bajo diferentes escenarios de predicción	47

“Patrones de diversidad filogenética en un gradiente climático en la Sierra de los Cuchumatanes: implicaciones para el manejo de la biodiversidad”

1. Resumen

La Sierra de los Cuchumatanes, en el occidente de Guatemala, es una de las regiones de mayor diversidad y endemismo biológico en Mesoamérica. Esta sierra forma hacia el norte un fuerte gradiente climático que va desde selvas tropicales a 100m, pasando por bosques nubosos a altitudes medias, hasta bosques de coníferas en la cima a aproximadamente 3800m. Aquí hacemos una revisión de los patrones de distribución de la diversidad biológica desde el punto de vista de los linajes filogenéticos. Para ello utilizamos registros de especies de vertebrados, principalmente de las Colecciones Biológicas de la Universidad de San Carlos, que se dividieron en seis estratos altitudinales. Se elaboraron filogenias moleculares de cada grupo utilizando información de las bases de datos de Genbank y de la obtención de nuevas secuencias a partir de tejidos frescos. Con esta información se obtuvieron los datos de diversidad filogenética en cada piso altitudinal y estos fueron correlacionados con la altitud y con las variables climáticas de WorldClim. Los resultados indican que la diversidad filogenética de peces se ajusta tanto a un modelo de regresión lineal como cuadrático ($r^2=0.9861$, $p=0.001636$), con la diversidad disminuyendo conforme aumenta la altitud, mientras que la de anfibios y mamíferos menores se ajusta a un modelo cuadrático o de parábola, alcanzando la mayor diversidad a altitudes medias ($r^2=0.9117$ $p=0.02625$ y $r^2=0.8629$ $p=0.5076$ respectivamente). Existe correlación significativa entre la diversidad filogenética y muchas de las variables climáticas, siendo el grupo de variables de temperatura más significativas para peces, el grupo de variables de precipitación más significativas en anfibios, y variables de extremos de temperatura y humedad importantes para peces, anfibios y mamíferos. Las predicciones a mediano plazo con el calentamiento global indican que los grupos de especies restringidos a grandes altitudes son los más vulnerables, sin tomar en cuenta otros factores no estudiados aquí como la deforestación o la contaminación de los cuerpos de agua.

2. Palabras clave

Bosque de montaña, diversidad filogenética, insectos, variables bioclimáticas, vertebrados.

3. Abstract and keyword

The Sierra de los Cuchumatanes in western Guatemala is one of the most biologically diverse regions in Mesoamerica. It forms a steep climatic gradient that goes from tropical lowlands, through cloud forest, to conifer forests at the summit at approximately 3800m. We made a revision of the biological diversity patterns from the phylogenetic lineages point of view. For doing that we first explored previous records of vertebrates from different sources, but mainly from San Carlos University biological collections, that were divided in six altitudinal floors. We then made phylogenetical reconstructions and estimated phylogenetic diversity indexes (PD). These indexes were correlated with climatic variables, exploring different potential patterns. Results showed that phylogenetic diversity is highly correlated with variables as altitude, temperature and humidity, but fishes fit better with a lineal model, while amphibians and small terrestrial mammals fit better with a quadratic model in which the highest values are reached at mid elevations. In the next decades, we predict the extinction of some the high elevation lineages, mainly amphibians and small mammals that will no have higher places to move to.

Key words: Bioclimatic variables, insects, mountain forests, phylogenetic diversity, vertebrates.

4. Introducción

El presente proyecto, del área de ciencias de la vida (biodiversidad), trata de abordar el problema de la distribución de las especies en Guatemala (en este caso cuatro grupos faunísticos) desde una perspectiva evolutiva, e incluyendo técnicas de biología molecular, amplificación de marcadores mitocondriales por medio de PCR, así como nuevas técnicas computacionales para las reconstrucciones filogenética y análisis estadísticos.

Los estudios de biodiversidad clásicos se han enfocado en diferentes formas de medir la composición y abundancia de ensambles de especies (Kindt & Coe, 2005), en muchas ocasiones dividiéndola en los niveles alfa, beta y gamma, sin embargo, en el siglo XXI es novedoso el uso de conceptos y técnicas de una disciplina muy reciente, la ecología filogenética (Swenson, 2014), cuyos nuevos métodos permiten hoy abordar los temas de ecología desde una perspectiva evolutiva, y sus resultados pueden ser de utilidad en temas como la biología conservacionista, el cambio climático, etc. (Faith & Baker, 2006). Para ello se han desarrollado una gran cantidad de medidas de diversidad filogenética (Chao, Chiu & Jost, 2016), alfa y beta, que son en general análogas de las medidas taxonómicas clásicas. Los datos de diversidad filogenética, que tienen implícito el componente evolutivo, son en muchos casos contrastados con variables de los rasgos funcionales de las especies (Petchey, O’Gorman & Flynn, 2014), variables ambientales (Hill et al., 2019) y espaciales (Morlon et al., 2011), o incluso con variables asociadas a interacciones bióticas (Pashirzad et al., 2019). Incluso, los datos de diversidad filogenética han sido utilizados en estudios de cambio climático (Saladin et al., 2020).

En biogeografía, uno de los fenómenos mas estudiados desde hace siglos es el relacionado con los gradientes latitudinales y altitudinales. Los gradientes altitudinales presentan patrones diferentes de distribución de los ensambles de especies y para algunos grupos, como anfibios, roedores y murciélagos por ejemplo, se ha observado que la riqueza de especies en gradientes altitudinales alcanza sus mayores valores a altitudes medias, lo que se ha llamado efecto de media montaña, algo que ya se ha observado en gradientes altitudinales en Costa Rica (Arias-Aguilar et al., 2020), en México (Wiens et al., 2007), y en otras regiones del mundo. En Guatemala, se ha observado el mismo fenómeno para murciélagos en el Volcán Santo Tomás Pecul (López, 1992), para anfibios en Tajumulco-

Cuchumatanes (Wake & Papenfuss, 1992) y para pasálidos en varias áreas protegidas de la región (Schuster & Cano, 2000; Reyes-Castillo, Gómez-Gómez, & Ibarra-Núñez, 2018). Sin embargo, poco se conoce del origen de estos patrones, y se han conjeturado que se asocia a factores históricos (Wiens et al., 2007), filtros ambientales (Hanz, D. M et al., 2018), etc. En la actualidad también está cobrando mucha importancia las potenciales predicciones que estos patrones puedan tener en la distribución de la biodiversidad en relación con el cambio climático (Fischer, Blaschke. & Bassler, 2011; Pérez, 2016). Se considera que estos factores pueden ser de apoyo en las acciones estratégicas que se puedan tomar para la conservación de la naturaleza (Lean & Maclaurin, 2016).

El presente proyecto, de carácter multitaxonómico, se propuso hacer una evaluación general de los patrones de diversidad filogenética en varios grupos de fauna (escarabajos, mariposas diurnas, ranas y ratones silvestres) que pretende sugerir la importancia del aporte del análisis de diversidad filogenética proponiendo procesos históricos de importancia para los modelos multidisciplinarios de manejo y conservación de la diversidad en un contexto regional (Pellens & Grandcolas 2016). El objetivo más general de este estudio fue el contribuir al conocimiento de las historias evolutivas de los grupos de vertebrados en la Sierra de los Cuchumatanes, con la intención de que la información tenga utilidad en la priorización de las estrategias de conservación.

Las limitaciones impuestas durante el año de pandemia por covid-19 fueron cruciales para restringir los alcances de trabajo en el campo, aunque también limitaron parcialmente el trabajo de laboratorio. Sin embargo y afortunadamente, el Sistema de Colecciones Biológicas de la Escuela de Biología, incluyendo su acervo de colecciones de tejidos, permitieron sortear algunos obstáculos para lograr el alcance de los objetivos inicialmente planteados. También fue determinante la gran cantidad de información disponible en Sistemas de Información Geográfica y bases datos como el “Global Biodiversity Information Facility” (GBIF, 2020) y otras importantes fuentes de información.

Los procedimientos de biología molecular realizados son en la actualidad relativamente básicos, aunque en Guatemala todavía los podemos considerar novedosos y onerosos. Probablemente por eso son todavía poco utilizados en el país, aunque esas técnicas ya son ampliamente utilizadas en infinidad de instituciones académicas alrededor del mundo. Consideramos que el proyecto también es estratégico desde este punto de vista, ya que

permitirá que la USAC de un paso adelante en la modernización y mejoramiento de sus capacidades de estudio y análisis de los ecosistemas naturales guatemaltecos.

5. Planteamiento del problema

En el pasado se ha asumido, utilizando modelos deterministas, que los ecosistemas de Guatemala se pueden delimitar en 14 unidades denominadas Zonas de Vida (Pérez et al., 2018). Este modelo ha llevado a asumir que estas Unidades o Zonas de Vida, ya sea tratadas o dispuestas en gradientes, son zonas discontinuas, estáticas y que sería posible obtener “muestras representativas” de dichas zonas o ecosistemas. Estos modelos han tenido una gran influencia en las políticas públicas de ordenamiento territorial con fines de manejo y conservación del patrimonio natural. Una de estas consecuencias ha sido que estas “muestras representativas”, como lo pretenden ser las áreas protegidas del país, se han convertido en la principal estrategia de conservación de la diversidad biológica. Sin embargo, estas áreas se consideran, implícitamente, estáticas y no representan el proceso dinámico que genera y mantiene la diversidad biológica en tiempo y espacio (Graham & Fine, 2008; Morlon et al., 2011). Además, al permanecer fijadas en el espacio, responden de una forma inefectiva a las amenazas que cambian constantemente.

El conocimiento sobre los patrones de distribución de los linajes, con un enfoque filogenético, ayudaría en la toma de decisiones sobre protección ambiental y a enfrentar las amenazas a la biodiversidad generadas por la fragmentación y el cambio climático (Pellens & Grandcolas 2016). Por lo tanto, el presente estudio pretende contribuir a dilucidar la pregunta ¿Cómo se ha desarrollado la diversidad en un patrón altitudinal desde los altos Cuchumatanes hasta las tierras bajas de Petén y las Verapaces?; también se espera que sea un ejemplo del aporte del enfoque de diversidad filogenético a propuestas de modelos más integrativos en la conservación de la diversidad biológica del país, esperando ayudar a redefinir el papel de las áreas protegidas de forma más congruente.

Este enfoque de investigación pretende en primer lugar contextualizar, desde un punto de diversidad filogenético, el papel de las áreas protegidas en cuanto al manejo y conservación de la biodiversidad (Pellens & Grandcolas 2016). En segundo lugar, proponer estrategias para reducir el avance de la pérdida de diversidad biológica en relación a las actuales áreas protegidas que administra la Universidad de San Carlos, y dentro del Sistema Guatemalteco

de Áreas Protegidas -SIGAP- y sus áreas de influencia. Actualmente existe evidencia que los procesos que sostienen la biodiversidad y los bienes y servicios ambientales derivados de ella cubren escalas tanto temporales como espaciales mucho mayores que las consideradas en el sistema de áreas protegidas. Este tipo de proyectos inicia buscando primero los mecanismos de cómo operan estos procesos históricos.

6. Preguntas de investigación

- 6.1 ¿Cómo es el patrón de la diversidad filogenética (linajes) a lo largo de un gradiente climático en la Sierra de los Cuchumatanes?
- 6.2 ¿Cuáles son las relaciones de parentesco y potenciales historias evolutivas entre las especies de cada grupo taxonómico?
- 6.3 ¿Qué implicaciones tienen estos patrones de distribución y los procesos que los han generado, para programas de gestión de la biodiversidad?

7. Delimitación en tiempo y espacio

- 7.1 Delimitación en tiempo: Inicialmente se delimitó la investigación a un tiempo de 11 meses, la cual dio inicio en el mes de febrero 2020 esperando finalizar en diciembre 2020, sin embargo, por el problema mundial que suscitó la pandemia relacionada al virus SARS-COV-2, se extendió una prórroga para finalizar durante el mes de febrero de 2021, abarcando un tiempo de 13 meses.
- 7.2 Delimitación espacial: se delimitó el área de estudio dentro del espacio que incluye la sección norte de la Sierra de los Cuchumatanes, desde la cima a aproximadamente 3750 msnm en Todos Santos Cuchumatán hasta la frontera entre Guatemala y México, al norte, polígono delimitado al oeste por la Ecoregión Lachuá. Esta misma área fue incluida dentro de un polígono general con mayor extensión, en donde se incluyó la porción sur de la Sierra de los Cuchumatanes hasta una elevación mínima de 2,400 msnm, siguiendo la delimitación geográfica de la cuenca del río Lacantún al norte y del río Chixoy al sur y oeste (Figura 1).

8. Marco teórico

La diversidad biológica no se distribuye homogéneamente en la naturaleza. La biogeografía es una rama de la biología que estudia la distribución de los seres vivos sobre la tierra. Se apoya a su vez en otras ramas de la biología, como la botánica, zoología, ecología, y otras ciencias de la tierra, como la geología y climatología (Brown & Lomolino, 1998). Hoy sabemos que la distribución de los seres vivos es el resultado de procesos a diferentes escalas espaciales y temporales. La geomorfología delinea los patrones climáticos que actúan en conjunto con la evolución biológica (aspectos históricos).

Los patrones de distribución de los linajes a lo largo de gradientes geográficos y ambientales, reflejan también factores histórico-evolutivos que dieron lugar a los ensambles de especies locales. En otras palabras, el estudio de la distribución geográfica de la diversidad filogenética es una herramienta importante para comprender la historia evolutiva de las comunidades biológicas y la planificación de estrategias de conservación (Morlon et al., 2011). Específicamente, es importante entender la forma como se podrían comportar los linajes ante los cambios naturales y antropogénicos. Por ejemplo, el comportamiento de la distribución de los linajes a lo largo de gradientes ambientales puede arrojar luces sobre la forma en que las comunidades actuales se comportarán ante el cambio climático, sobre todo si asumimos corrimientos verticales de los pisos altitudinales en ecosistemas de montaña (Pérez, 2016).

Se han propuesto algunas generalizaciones sobre la dinámica biogeográfica de las biotas de la Era Cuaternaria (Brown & Lomolino, 1998), que estarían relacionadas con tres cambios ambientales fundamentales que podrían ser claves en cuanto a la respuesta de las especies en el paleoclima. Primero, los cambios en la localización, extensión y configuración de los hábitats primarios; segundo, los cambios en la naturaleza de las zonas climáticas y ambientales; y, tercero, la formación y disolución de rutas de dispersión. La respuesta de las especies a estos cambios puede ser de las siguientes maneras: algunas especies han sido capaces de trasladarse en conjunto con el traslado de su hábitat óptimo aun cuando este se mueve latitudinal o altitudinalmente; otras especies no se mueven cuando se mueve su hábitat y entonces se adaptan a las nuevas condiciones imperantes; por último, otras especies no toleran estos cambios en su localidad y se extinguen (Svenning et al., 2015).

Cabe mencionar que la biogeografía ha tenido importantes avances en el último siglo; en la segunda mitad del siglo XX adquirió importantes aportes teóricos y prácticos con el surgimiento de la sistemática filogenética, el cladismo y nuevos conceptos y métodos de reconstrucción filogenética, que tomó un mayor auge con la implementación, en los últimos años del siglo XX y principios del siglo XXI, de los métodos de amplificación y secuenciación de marcadores moleculares, y el espectacular desarrollo de las capacidades de cómputo. Con todos estos aportes el siglo XXI ya ha sido testigo del surgimiento de al menos una nueva disciplina, la ecología filogenética, que trae consigo un cambio de paradigma en relación a la forma de medir la diversidad biológica, y que incorpora aún más conceptos evolutivos (Cavender-Bares et al., 2009). También es una nueva forma de ver y analizar las adaptaciones de los linajes, entender mejor las extinciones y los ensambles de especies en diferente niveles organización.

Los patrones de distribución de los linajes a lo largo de gradientes geográficos y ambientales reflejan también factores histórico-evolutivos, que dieron lugar a los ensambles de especies locales. En otras palabras, el estudio de la distribución geográfica de la diversidad filogenética es una herramienta importante para comprender la historia evolutiva de las comunidades biológicas. Por otro lado, es importante para entender como las comunidades naturales se podrían comportar ante los cambios naturales y antropogénicos (Pellens & Grandcolas, 2016).

Las filogenias de ensambles de especies pueden ser calculadas con información morfológica y molecular, pero estas últimas son generalmente más informativas en relación a las longitudes de rama, y las tasas de cambio para los linajes particulares (Swenson, 2014). Para las reconstrucciones filogenéticas generalmente se utilizan marcadores moleculares neutrales o cercanamente neutrales y métodos probabilísticos (máxima verosimilitud e inferencia bayesiana). En el caso de los grupos faunísticos, usualmente se utilizan marcadores moleculares mitocondriales, por ejemplo, el gen citocromo b (cytb), que tiene un tamaño aproximado de 1300 pares de bases (1.3kb). Este marcador es muy utilizado en sistemática de varios taxones, como en el caso de los ratones silvestres guatemaltecos (Pérez-Consuegra & Vásquez-Domínguez, 2015). Otros marcadores mitocondriales frecuentemente utilizados en fauna son, en el caso de la taxonomía molecular de anfibios guatemaltecos, el gen ARN ribosomal 16S (ca. 1.5kb) y Cytb (Rovito, Wake, & Papenfuss,

2012; Ruano-Fajardo, Rovito, & Ladle, 2014), el gen ARN ribosomal 16S (ca. 1.5kb) ha sido ampliamente utilizado en estudios de sistemática de insectos, o el gen citocromo oxidasa c subunidad 1 (COI; ca. 1.5kb), muy utilizado en peces (Steinke & Hanner, 2011) y utilizado en el gran proyecto del código de barras (Hebert, Ratnasingham, & deWaard, 2003). En estos casos, las filogenias de marcadores extra-nucleares suelen contrastarse con aquellas de marcadores nucleares, en busca de congruencias y patrones generales, ya que la filogenia de un gen particular no necesariamente refleja la historia evolutiva de las especies. La diversidad genética de las especies de flora y fauna silvestres ha sido ampliamente estudiada en el mundo, aunque debido a su gran cantidad, que se cuentan en millones de especies, y debido a lo extenso del genoma de cada una de ellas, esta tarea apenas comienza. Sin embargo, nuestro conocimiento sobre los patrones de la diversidad filogenética es aún más escaso. Mientras tanto, el deterioro ambiental se hace cada vez más crítico. En algunos países se han documentado los efectos negativos sobre la diversidad genética de las poblaciones silvestres a cause de la fragmentación del hábitat, la contaminación, el cambio climático, la cacería y extracciones si control, etc. Sin embargo, en Guatemala este tema ha sido poco estudiado, con raras excepciones, y principalmente impulsados por investigadores extranjeros (e.g. Rovito et al., 2009).

9. Estado del arte

Se reconocen varios niveles de la diversidad biológica. El nivel taxonómico o de diversidad de especies es el más estudiado, pero existe un nivel más general de diversidad, el de ecosistemas, y un nivel más fino de diversidad genética, aunque sus límites en realidad se traslapan mucho.

La diversidad filogenética incorpora parcialmente varios de estos niveles. Es una medida de la biodiversidad que incorpora la diferencia en el parentesco de los organismos de una comunidad (en la forma de distancia filogenética, generalmente entre especies) y es definida y calculada como la sumatoria de las longitudes de rama de una topología o filogenia que incluya a todos los linajes de un ensamble particular (Swenson, 2014). Existen todo un conjunto de medidas de diversidad filogenética, pero en general son análogas a las medidas clásicas de diversidad taxonómica alfa, beta y gamma, algunas de ellas incorporando también el componente de las abundancias de las especies. Aunque es

frecuente la correlación entre las medidas de biodiversidad taxonómica clásicas y medidas filogenéticas, es también frecuente que estas no coincidan, debido principalmente a factores históricos, adaptativos y funcionales de los linajes (Swenson, 2014).

Los patrones de distribución de los linajes a lo largo de gradientes geográficos y ambientales reflejan también factores histórico-evolutivos que dieron lugar a los ensamblajes de especies locales. En otras palabras, el estudio de la distribución geográfica de la diversidad filogenética es una herramienta importante en la actualidad para comprender la historia evolutiva de las comunidades biológicas y la planificación de estrategias de conservación (Morlon et al., 2011). Específicamente, es importante entender la forma de cómo se podrían comportar estas ante los cambios naturales y antropogénicos. Por ejemplo, el comportamiento de la distribución de los linajes a lo largo de gradientes ambientales puede arrojar luces sobre la forma en que las comunidades actuales se comportarán ante el cambio climático, sobre todo si asumimos corrimientos verticales de los pisos altitudinales en ecosistemas de montaña (Pérez, 2016).

10. Objetivo general.

Identificar y describir los patrones de diversidad filogenética en un gradiente climático para grupos selectos de insectos y vertebrados en la región norte de la Sierra de los Cuchumatanes, así como proponer el uso de esta información en el manejo regional de la diversidad biológica.

11. Objetivos específicos

- 11.1 Registrar secuencias de ADN mitocondrial para grupos selectos de insectos y vertebrados.
- 11.2 Establecer la posible relación entre los valores de diversidad filogenética y los parámetros climáticos en un gradiente altitudinal en la región norte de la Sierra de los Cuchumatanes.
- 11.3 Comparar el patrón de diversidad filogenética con la distribución de la riqueza de especies de fauna en un gradiente climático en la región norte de la Sierra de los Cuchumatanes.
- 11.4 Proponer un escenario biogeográfico asociado a los patrones altitudinales observados en la región norte de la Sierra de los Cuchumatanes.
- 11.5 Proponer la integración de información de diversidad filogenética como una base fundamental en el manejo y conservación regional de la diversidad Biológica ante el cambio climático.

12. Hipótesis

Los patrones de diversidad filogenética (linajes faunísticos) y de diversidad taxonómica mantienen una relación en un gradiente climático en la Sierra de los Cuchumatanes.

Se pondrá a prueba la hipótesis nula de no covariación entre los valores de diversidad filogenética (PD) y la altitud como gradiente, así como con una serie de variables bioclimáticas que incluyen un grupo de temperatura y otra de precipitación. Las pruebas serán relacionales a través de una serie de regresiones lineales y/o ajustadas a un modelo de parábola.

13. Materiales y métodos

13.1 Enfoque y tipo de investigación: El enfoque de la investigación es cuantitativo, principalmente en las reconstrucciones filogenéticas, la obtención de matrices de comunidades (presencia-ausencia de las especies) y de medidas cuantitativas de diversidad filogenética. La investigación es en parte básica y asociativa, ya que no hay antecedentes de los valores de diversidad filogenética en Guatemala; también es descriptiva porque pretende caracterizar los patrones de distribución a lo largo de uno de los gradientes altitudinales más amplios en el país. Por último, la investigación también es correlacional, ya que pretende caracterizar la relación que pueda existir entre las variables de diversidad filogenética (como variables dependientes) y variables ambientales como la temperatura y humedad (como variables independientes).

13.2 Recolección de información: Se utilizaron las técnicas de ecología filogenética, que se basan en el cálculo de distancias genéticas y relaciones de parentesco entre las especies de una comunidad, estas a su vez basadas en las reconstrucciones filogenéticas, principalmente con datos moleculares. Se utilizaron medidas de diversidad filogenética, como el de Faith, para las comparaciones entre sitios y las correlaciones con parámetros ambientales. Se utilizaron una gran cantidad de instrumentos para el laboratorio y el procesamiento computacional para la consecución de los resultados del proyecto. Se realizó búsqueda y recopilación de tejidos y secuencias genéticas publicadas en Genbank e información privada de los investigadores participantes en el proyecto.

13.3 Técnicas e instrumentos: Se utilizaron las técnicas de ecología filogenética, que se basan en el cálculo de distancias genéticas y relaciones de parentesco entre las especies de una comunidad, estas a su vez basadas en las reconstrucciones filogenéticas, principalmente con datos moleculares. Se utilizaron distancias filogenéticas como el de Faith para las comparaciones entre sitios y las correlaciones con parámetros ambientales. Se utilizó una

gran cantidad de instrumentos, en las fases de laboratorio y procesamiento computacional para la consecución de los resultados del proyecto.

13.4 Operacionalización de las variables o unidades de análisis: Para reconocer la distribución de las especies de interés dentro del área de estudio se utilizó información estandarizada proveniente de diferentes fuentes. Se descargaron datos de distribución geográfica fundamentados en registros con especímenes voucher desde la Infraestructura Mundial de Información en Biodiversidad (GBIF, 2020), restringiendo la búsqueda a los registros ubicados dentro del polígono de mayor extensión que incluye el área de estudio dentro del proyecto DIGI20-2020. Únicamente se descargaron aquellos registros bajo los filtros de Rodentia, Soricomorpha, Anura y Caudata que se encontraran dentro del polígono delimitado. Esta información fue complementada con datos correspondientes a especímenes depositados en el Sistema de Colecciones Biológicas de la Escuela de Biología, de la Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia, de la Universidad de San Carlos de Guatemala. A partir de esta recopilación de registros se extrajeron los valores de elevación en el sitio de colecta, basado en el Modelo Digital de Elevación (topografía a escala de 1km²). Estos valores se ubicaron dentro de 6 rangos de elevación correspondientes a pisos altitudinales predeterminados y se determinó la presencia o ausencia de cada especie dentro de cada rango altitudinal. Con ello se generaron matrices de presencia/ausencia para cada especie dentro de los diferentes pisos altitudinales. Para poder proveer un contexto climático del área de estudio y analizar la respuesta de los valores de diversidad filogenética, se descargaron proyecciones climáticas de alta resolución disponibles en el portal de WorldClim (Hijmans et al., 2005; WorldClim, 2020). Estas variables se enfocaron en un listado de 19 variables bioclimáticas, correspondientes a relaciones de precipitación y temperatura cuyo efecto ha sido reconocido como importante para el desempeño y actividad regular de las diferentes poblaciones de organismos silvestres (ver Tabla 1). Dichas proyecciones reúnen información histórica promedio (datos de 1970 a 2000) para representar el clima actual y poseen una resolución de hasta cerca de 1 km² (Fick & Hijmans, 2017). Estas pueden ser fácilmente representadas en mapas (ver Figuras 2 y 3) o cuadros de datos.

Tabla No. 1 Descripción de las variables bioclimaticas disponibles a través de WordClim

Variable	Descripción
BIO1	Temperatura promedio anual
BIO2	Rango promedio mensual de temperatura diurna (Temp. Máxima - Temp. Mínima)
BIO3	Isotermalidad (BIO2/BIO7) (x100)
BIO4	Temporalidad de la temperatura (desviación estándar X100)
BIO5	Temperatura máxima del mes más cálido
BIO6	Temperatura mínima del mes más frío
BIO7	Rango de temperatura anual (BIO5-BIO6)
BIO8	Temperatura promedio del trimestre más húmedo
BIO9	Temperatura promedio del trimestre más seco
BIO10	Temperatura promedio del trimestre más cálido
BIO11	Temperatura promedio del trimestre más frío
BIO12	Precipitación anual
BIO13	Precipitación del mes más húmedo
BIO14	Precipitación del mes más seco
BIO15	Temporalidad de la 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

13.5 Procesamiento y análisis de la información: Se extrajeron los valores máximos, mínimos y promedio para cada piso altitudinal dentro del área de estudio para las correspondientes variables bioclimáticas, tanto en los valores estimados del presente como los proyectados al futuro bajo diferentes escenarios de cambio climático. Esta información se recabó dentro del rango completo cubierto dentro del polígono del área de estudio. A partir de la extracción de estos valores, se graficó el valor promedio para algunas de las variables con mayor relación de efecto a los valores estimados de diversidad filogenética (variables Bio01, Bio05 y Bio06). De esta manera se pueden observar los potenciales efectos ante distintos escenarios provocados por cambios climáticos, distinguiendo entre las proyecciones esperadas en los distintos pisos altitudinales, y asociarse a las estimaciones de diversidad filogenética descrita para el área de estudio. La delimitación de los pisos altitudinales se realizó mediante un sistema de información geográfica -SIG- en el que se demarcaron los polígonos de cada uno de los seis estratos altitudinales en la cuenca y zona de estudio: 0-600 m, 601-1200 m, 1201-1800 m, 1801-2400 m, 2401-3000m y 3001-3750m. El área está delimitada por las cuencas de los Ríos Lacantún y Chixoy (que incluyen la cuenca del Río Ixcán), pero al norte delimitados también por la frontera con México y al este por el municipio de Chisec en Alta Verapaz. Dentro de este gran polígono, los sub-polígonos de cada estrato altitudinal fueron delimitados con las líneas de altitud de una capa de la topografía del área (ver Figura 1). Para evitar la exclusión de potenciales registros de especies, se utilizó, solo para definir la lista de especies, un polígono más amplio que cubre la zona vecina del estado de Chiapas, México. Se hizo una revisión de los registros de vertebrados en bases de datos públicas, principalmente GBIF (Global Biodiversity Information Facility) y la Universidad de San Carlos de Guatemala. Las búsquedas se basaron en listas preliminares de los vertebrados esperados en el área de estudio, pero depuradas y curadas después de las revisiones en bases de datos. Se incluyeron solamente registros georreferenciados, los que sirvieron para ubicarlos en los diferentes estratos altitudinales. Con esta información se procedió a elaborar una matriz de comunidades de presencia-ausencia de especies en cada estrado altitudinal, para cada grupo taxonómico. En base a las listas de especies obtenidas, se hizo una recopilación de secuencias de ADN en el sistema de Genbank, para los marcadores mitocondriales citocromo b (peces, anfibios y mamíferos) y adicionalmente para

citocromo oxidasa subunidad I -COI-, para peces. Se seleccionó una secuencia para cada especie de la lista, entre las disponibles, utilizando el criterio de cercanía geográfica de las muestras, dando prioridad a las secuencias de la Sierra de los Cuchumatanes o de la región geográfica más cercana posible. Para un grupo de especies de las que no había disponibilidad de secuencias en Genbank, se procedió a buscar muestras de tejido en el Sistema de Colecciones Biológicas de la Escuela de Biología USAC. En este caso se procedió a realizar extracciones de ADN por el método de columnas de un kit comercial marca Promega (California, USA) siguiendo los protocolos sugeridos por el fabricante. Amplificamos el marcador mitocondrial Citocromo b (cytb), utilizando cebadores (“primers”) universales sintetizados por la empresa Macrogen (Corea). La amplificación (PCR) se realizó utilizando un Master Mix comercial (Promega GoTaq Green) para un volumen final de 50 µl que incluyó 25 µl de GoTaqGreen Master Mix, 5 µl de cada primer forward 10uM, 10 µl de Agua ultrapura, y 1 µl de muestra de ADN. La reacción en cadena de la polimerasa (PCR) se llevó a cabo con una serie de ciclos de temperatura diferente para cada grupo taxonómico o marcador particular. En el caso de los mamíferos, por ejemplo, el protocolo de ciclos de temperatura para el marcador citocromo b fue el siguiente: desnaturalización a 94°C por 4 min, seguida de 34 ciclos a 94°C por 15 s, acoplamiento a 60°C por 1 min, y 72°C por 1.5 min, con una extensión final de 72°C por 10 min. Se utilizaron geles de agarosa (1.5%) teñidos con colorante GelRed para visualizar los productos amplificados. Todas las reacciones de PCR punto final se realizaron en un termociclador MJ Research PTC-200, y se incluyeron controles negativos. Los productos de PCR fueron analizados en un secuenciador Sanger ABI3730xl DNA analyzer (Applied Biosystems, Carlsbad, California), por un proveedor de servicio (Macrogen, Corea). Las secuencias fueron luego editadas y alineadas, junto con las secuencias de Genbank, utilizando BioEdit (Hall, 1999).

Las reconstrucciones filogenéticas se realizaron con análisis de Inferencia Bayesiana (IB) utilizando el programa MrBayes 3.1 (Huelsenbeck & Ronquist, 2001), asumiendo como *priori* un modelo de sustitución nucleotídica general (GTR-InvGamma) con cuatro corridas, cada una con tres cadenas de Markov calientes y una fría por un millón de generaciones, muestreando cada 1,000 generaciones y partiendo de un árbol inicial de similitud al azar. La convergencia y estacionalidad dentro de las cadenas se visualizó con

Tracer 1.4 (Rambaut & Drummond, 2007) y el 10% inicial de las generaciones fueron descartadas como calentamiento o “burn-in”. Todas las topologías fueron visualizadas y editadas con FigTree v.1.4.0 (Rambaut, 2013) y con Paint (Microsoft). No se incorporaron grupos externos a los análisis, y los árboles de cada grupo taxonómico fueron enraizados posteriormente con un taxón conocido considerado basal.

Los árboles filogenéticos fueron traducidos al formato Newick e importados a la plataforma de R, con los paquetes ape y picante (Paradis, Claude, & Strimmer, 2004; Kembel et al., 2010). De forma similar, se importaron las matrices de comunidades (presencia-ausencia de especies en los estrados altitudinales) a la plataforma de R, con los sitios (pisos altitudinales) en las filas, las especies en las columnas y las abundancias (0-1) en las casillas. Una segunda matriz fue elaborada para los valores ambientales promedio de cada sitio, las que se obtuvieron de las variables climáticas de WorldClim (WorldClim, 2020). Los análisis de diversidad filogenética alfa fueron realizados en la plataforma de R, mediante el paquete “picante” (Kembel et al, 2010). La diversidad filogenética alfa, para cada estrato altitudinal, se midió con los índices PD de Faith (pd), mpd, mntd y PSV. El índice PD de Faith es la sumatoria de todas las longitudes de rama (en la filogenia) de todas las especies de una comunidad en particular, o en nuestro caso de cada estrato altitudinal. Este índice mide la amplitud de historias evolutivas que abarca cada comunidad en particular, y en muchos casos es covariante de la riqueza de especies, aunque en ocasiones también indica historias evolutivas contrastantes. El índice mpd mide la media de distancias filogenéticas pareadas de todas las especies de una comunidad y requiere del cálculo inicial de una matriz de distancias filogenéticas pareadas. El índice mntd (“median of nearest taxon distance”) es la media de distancias filogenéticas (medida en longitudes de ramas) de cada especie a su vecino filogenético más cercano, y también requiere del cálculo de una matriz de distancias PD pareadas. Esta última es en ocasiones una medida más fiel de la amplitud filogenética o evolutiva de una comunidad. El índice PSV (“Phylogenetic Species Variability”) es una medida de dispersión que implica el cálculo de una dispersión de la variabilidad filogenética de una comunidad o estrato altitudinal. En algunos casos, la significancia de cada uno de los valores calculados se realizó mediante un modelo nulo filogenético con cien pseudo-réplicas cada uno, en el cual se aleatorizan los nombres de las especies en la filogenia y se recalcula la medida de

interés con cada réplica. Finalmente se calcula el rango en el que cae la medida observada (original) en su modelo nulo y con esto también el valor de significancia (p). Este es un método no paramétrico que no requiere cumplir con los supuestos de normalidad.

14. Vinculación, difusión y divulgación

El presente estudio tiene vinculación con los esfuerzos que realizan múltiples instituciones académicas, aparte de la USAC, para documentar la biodiversidad de Guatemala y Mesoamérica, como la UVG, UNAM, UC-Berkeley, LSU, etc. Los resultados de múltiples estudios van llenando poco a poco las piezas de un gran rompecabezas sobre la historia de los ecosistemas naturales de la región. La cooperación entre estas instituciones es fundamental para continuar con estos esfuerzos, de hecho, varias de ellas compartieron información sobre sus registros de especies, secuencias de ADN, etc. Los resultados de este proyecto también forman parte. indirectamente, del proyecto de la Escuela de Biología “Inventario Nacional de Biodiversidad: estudios de vertebrados como herramientas para la conservación del patrimonio natural guatemalteco”, inscrito en el Consejo Nacional de Áreas Protegidas -CONAP-, y que intenta contribuir en los esfuerzos que realiza la Oficina Técnica de Biodiversidad y el Sistema Guatemalteco de Áreas Protegidas en mejorar las estrategias de conservación de la naturaleza. Los resultados de este proyecto serán posteriormente divulgados en reuniones sobre protección de la naturaleza en Guatemala, a nivel local en la Sierra de los Cuchumatanes y a nivel nacional, principalmente cuando termine la emergencia del covid-19.

15. Productos, hallazgos, conocimientos o resultados:

El polígono delimitado para la ladera norte de la Sierra de los Cuchumatanes incluye parte de los municipios de Nentón, San Sebastián Coatán, San Mateo Ixtatán, Santa Eulalia, Santa Cruz Barillas, San Pedro Soloma y San Juan Ixcay del Departamento de Huehuetenango y del municipio de Ixcán en el Departamento de Quiché (Figura 1). Esta zona incluye desde altitudes aproximadamente de 110 m hasta los 3750 msnm, divididos en seis pisos altitudinales. El polígono ampliado, para la incrementar la búsqueda de registros de especies de los pisos altitudinales en las bases de datos de la USAC y de GBIF, incluye un área mucho mayor que se extiende hasta Laguna de Lachuá en Cobán, Alta Verapaz y todas las zonas aledañas sobre la

cima de Los Cuchumatanes en Quiché y Huehuetanango (sin extenderse a la ladera sur) y una zona muy extensa en la ladera norte de los Altos de Chiapas, México (Figura 1).

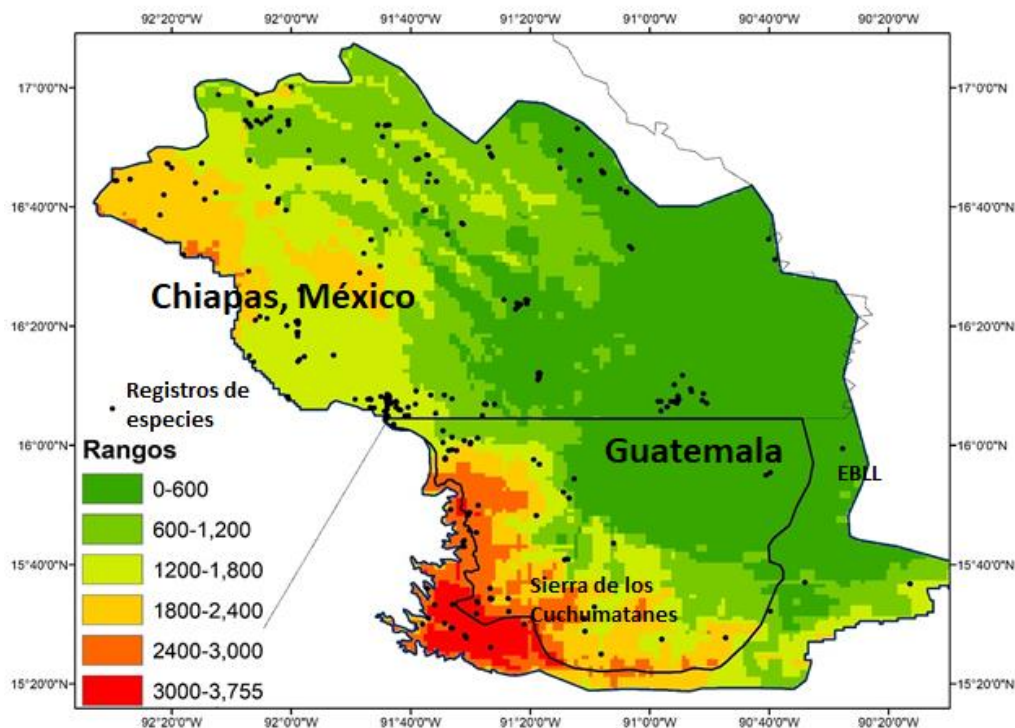


Figura 1: Mapa del polígono de la vertiente norte de la Sierra de los Cuchumatanes, extendido a zonas aledañas para incluir registros regionales de especies (puntos negros). Los seis pisos altitudinales están indicados en un gradiente por colores. Se indica la ubicación de la Estación Biológica Laguna Lachuá, administrada por la USAC, en el piso altitudinal más bajo (EBLL).

La búsqueda de registros en las bases de datos de la USAC y GBIF produjo 18279 registros de vertebrados. Estos incluyen 6662 registros de peces para las familias Bryconidae, Catostomidae, Characidae, Cichlidae, Clupeidae, Heptapteridae, Ictaluridae, Lacantunidae, Lepisosteidae, Poeciliidae, Profundulidae, Rivulidae y Synbranchidae, repartidos entre las cuencas de los ríos Chixoy y Lacantún. La búsqueda de Caudata produjo 4318 registros y la de Rodentia-Soricomorpha 7299 registros. Los registros con coordenadas geográficas se incluyeron en los polígonos de los estratos altitudinales (Figura 1) y posteriormente se utilizaron para la construcción de la matriz de comunidades (presencia-ausencia de especies en cada piso altitudinal) de cada uno de los grupos taxonómicos (Tabla 1). Sin embargo, esta matriz de presencia-ausencia de las especies es la recortada con el criterio de disponibilidad de al menos una secuencia de ADN mitocondrial, lo que se explica más adelante. No se encontraron registros

de mariposas (*Battus-Parides*) ni de escarabajos copronecrófagos o pasálidos, por lo que no incluyeron en los análisis de diversidad filogenética.

En general, la mayor riqueza de especies de peces (45 especies) se concentra abrumadoramente en el estrato bajo del gradiente ambiental (0 a 600 m) y disminuye drásticamente con la altitud. Es de hacer notar que el grupo de peces fue el único que presentó dos pisos altitudinales, los superiores, con ausencia total de especies (Tabla 2). En el caso de los anfibios (37 especies) y mamíferos menores terrestres (33 especies), la mayor riqueza de especies se encontró en los pisos altitudinales intermedios (Tabla 2).

La búsqueda de secuencias mitocondriales de ADN como referencia en Genbank produjo 20 secuencias del marcador citocromo oxidasa subunidad I de Peces, 21 secuencias de citocromo b para Peces, 34 secuencias de citocromo b para Caudata, y 21 secuencias de citocromo b para Rodentia y Soricomorpha y 9 secuencias para el grupo de mariposas *Battus-Parides*. Para los escarabajos Passalidae, 21 secuencias mitocondriales no codificantes del marcador 12S rRNA, fueron obtenidas del Proyecto FODECYT 065-2006 de acceso público en <http://glifos.senacyt.gob.gt/digital/fodecyt/fodecyt%202006.65.pdf>. Un número adicional de secuencias fueron procesadas por los investigadores del proyecto en el Laboratorio Molecular de Biodiversidad USAC y UC-Berkeley para mamíferos, USAC para mariposas y escarabajos, Instituto de Biología UNAM para anfibios, y en los laboratorios de Luisiana State University para peces, según la especialidad taxonómica de cada uno. Estas incluyen 1 secuencia adicional para mariposas (Figura 2), 3 de escarabajos, 30 de peces, 3 de caudata y 11 de mamíferos menores terrestres (Tabla 2). No se incluyen en la Tabla 2 aquellas especies de las que no se pudieron obtener secuencias de ADN mitocondrial, todas ellas incorporadas a las reconstrucciones filogenéticas particulares.



Figura 2. Fragmento de una secuencia de mariposa del género *Battus* obtenida en el Laboratorio Molecular de Biodiversidad, Escuela de Biología, USAC

Tabla 2. Matriz de comunidades (presencia-ausencia) de especies de peces, anfibios y mamíferos menores terrestres en los seis estratos altitudinales de la vertiente norte de la Sierra de los Cuchumatanes. Se indican, después del nombre científico, el marcador utilizado para las reconstrucciones filogenéticas, los códigos de Genbank o los números de muestra de las colecciones y laboratorios de donde se obtuvieron las secuencias.

Especies \ Altitud	600	1200	1800	2400	2700	3300
PECES						
<i>Atractosteus tropicus</i> COI NC_024178.1; CYTB NC_024178.1	1	0	0	0	0	0
<i>Dorosoma petenense</i> COI EU751802.1; 1_SLU	1	0	0	0	0	0
<i>Astyanax baileyi</i> COI EU751678.1; CYTB HQ289706.1	1	0	0	0	0	0
<i>Astyanax dorioni</i> CYTB FJ439324.1	1	0	0	0	0	0
<i>Hyphessobrycon compressus</i> COI HC_24	1	0	0	0	0	0
<i>Brycon guatemalensis</i> COI EU751730.1	1	1	0	0	0	0
<i>Rhamdia guatemalensis</i> COI EU751962.1; CYTB AY036631.1	1	1	0	0	0	0
<i>Rhamdia laticauda</i> CYTB AY036706.1	1	1	1	1	0	0
<i>Ictalurus meridionalis</i> CYTB FJ226334.1	1	1	0	0	0	0
<i>Cynodonichthys tenuis</i> COI EU751964.1	1	0	0	0	0	0
<i>Tlaloc candalarius</i> COI HQ682632.1; CYTB JQ254931.1	0	1	1	1	0	0
<i>Tlaloc labialis</i> COI HQ691241.1; CYTB AY155567.1	1	1	1	1	0	0
<i>Belonesox belizanus</i> COI MG496098.1; CYTB MT675150.1	1	0	0	0	0	0
<i>Carlhubbsia kidderi</i> CYTB FJ178778.1	1	0	0	0	0	0
<i>Gambusia sexradiata</i> CYTB LSUMZ5756	1	1	0	0	0	0
<i>Gambusia yucatanana</i> CYTB 13_SELU_PI	1	0	0	0	0	0
<i>Phallichthys fairweatheri</i> COI HQ575672.1	1	0	0	0	0	0
<i>Poecilia mexicana</i> COI JX968679.1; CYTB KP700410.1	1	1	0	0	0	0
<i>Poeciliopsis gracilis</i> COI HQ573175.1; CYTB AF412162.1	0	1	1	1	0	0

<i>Poeciliopsis_hnilickai</i> CYTB EF017547.1	0	1	1	0	0	0
<i>Pseudoxiphophorus_bimaculatus</i> COI HQ564576.1; CYTB SnArGT51	1	1	1	0	0	0
<i>Pseudoxiphophorus_cataractae</i> CYTB P_cat13_SELU	0	1	0	0	0	0
<i>Pseudoxiphophorus_obliquus</i> CYTB Pobl_43_SELU	1	0	0	0	0	0
<i>Scolichthys_greenwayi</i> CYTB EF017541.1	1	1	0	0	0	0
<i>Xenodexia_ctenolepis</i> CYTB EF017557.1	1	1	0	0	0	0
<i>Xiphophorus_alvarezi</i> CYTB LSU_9522	1	1	1	1	0	0
<i>Xiphophorus_hellerii</i> COI HQ564606.1; CYTB MT702689.1	1	1	1	0	0	0
<i>Xiphophorus_maculatus</i> COI DJE3102_Car_ ; CYTB	1	0	0	0	0	0
<i>Ophisternon_aenigmaticum</i> COI EU751862.1; CYTB AY355078.1	1	1	0	0	0	0
<i>Chuco_intermedium</i> COI 5740 ; CYTB 5740	1	1	1	0	0	0
<i>Cincelichthys_pearsei</i> COI 5996 ; CYTB 5996	1	0	0	0	0	0
<i>Kihnichthys_ufermanni</i> COI GU817286.1; CYTB	1	0	0	0	0	0
<i>Maskaheros_argenteus</i> COI GU817277.1; CYTB KU854714.1	1	0	0	0	0	0
<i>Mayaheros_urophthalmus</i> COI 5830 ; CYTB 5830	1	0	0	0	0	0
<i>Parachromis_multifasciatum</i> COI 5713 ; CYTB 5713	1	0	0	0	0	0
<i>Petenia_splendida</i> COI 5890 ; CYTB 5890	1	0	0	0	0	0
<i>Rocio_octofasciata</i> COI NC_033548.1 ; CYTB NC_033548.1	1	0	0	0	0	0
<i>Theraps_irregularis</i> COI 6133 ; CYTB 6133	1	1	0	0	0	0
<i>Thorichthys_meeki</i> COI 6077 ; CYTB 6077	1	0	0	0	0	0
<i>Thorichthys_pasionis</i> COI 6083 ; CYTB 6083	1	0	0	0	0	0
<i>Thorichthys_helleri</i> COI 6011 ; CYTB 6011	1	0	0	0	0	0
<i>Trichromis_salvini</i> COI 18_Lach ; CYTB 18_Lach	1	0	0	0	0	0
<i>Vieja_bifasciata</i> COI GU817278.1; CYTB HM193444.1	1	0	0	0	0	0
<i>Vieja_melanura</i> COI 5950 ; CYTB 5950	1	0	0	0	0	0
<i>Wajpamheros_nourissati</i> CYTB KU854778.1	1	0	0	0	0	0

<i>Especies \ Altitud</i>	600	1200	1800	2400	2700	3300
ANFIBIOS						
<i>Agalychnis_callidryas</i> CYTB EF125028.1	1	1	1	0	0	0
<i>Agalychnis_moreletii</i> CYTB EF125031.1	1	1	1	0	0	0
<i>Bolitoglossa_centenorum</i> CYTB MT524683.1	0	0	0	0	0	1
<i>Bolitoglossa_cuchumatana</i> CYTB GU725467.1	0	1	1	1	1	1
<i>Bolitoglossa_dofleini</i> CYTB KP900047.1	1	0	0	0	0	0
<i>Bolitoglossa_hartwegi</i> CYTB KC288103	1	1	1	1	1	0
<i>Bolitoglossa_huehuetenanguensis</i> CYTB MT524684.1	0	0	0	0	1	0
<i>Bolitoglossa_lincolni</i> CYTB MK165229.1	0	0	1	1	1	1
<i>Bolitoglossa_mexicana</i> CYTB GU725470.1	1	1	1	0	0	0
<i>Bolitoglossa_mulleri</i> CYTB HQ010012.1	1	1	1	1	0	0
<i>Bolitoglossa_ninadormida</i> CYTB CVA	0	0	0	0	0	1
<i>Bolitoglossa_nussbaumi</i> CYTB CVA	0	0	0	0	0	1
<i>Bolitoglossa_omniumsanctorum</i> CYTB CVA	0	0	0	0	1	0
<i>Bolitoglossa_rostrata</i> CYTB KJ175107.1	0	1	1	1	1	1
<i>Bolitoglossa_rufescens</i> CYTB KC288081.1	1	1	1	0	0	0
<i>Bolitoglossa_stuarti</i> CYTB HQ010009.1	0	1	1	1	0	0
<i>Bradytriton_silus</i> CYTB KP337344.1	0	1	1	1	0	0
<i>Bromeliophyla_bromeliacia</i> CYTB AY843837.1	0	1	1	0	0	0
<i>Dendropsophus_microcephalus</i> CYTB AY819121	1	1	1	0	0	0
<i>Dendropsophus_ebraccatus</i> CYTB MT503809.1	1	1	0	0	0	0
<i>Dendrotriton_chujorum</i> CYTB JN559993	0	0	0	0	1	0
<i>Dendrotriton_cuchumatani</i> CYTB JN560045	0	0	0	0	1	0
<i>Dendrotriton_kekchiorum</i> CYTB JN560030	0	0	0	0	1	0
<i>Dryophytes_walkerii</i> CYTB JX564869.1	1	1	1	1	1	1

<i>Exerodonta_perkinsi</i> CYTB HM563936.1	0	1	1	0	0	0
<i>Incilius_bocourti</i> CYTB HM563939.1	0	1	1	1	1	1
<i>Incilius_campbelli</i> CYTB AY008242.1	1	0	0	0	0	0
<i>Incilius_valliceps</i> CYTB JX564873.1	1	1	1	1	0	0
<i>Lithobates_berlandieri</i> CYTB KX269301.1	1	1	1	1	0	0
<i>Nyctanolis_pernix</i> CYTB AY691756.1	0	1	1	1	0	0
<i>Plectrohyla_glandulosa</i> CYTB AY843976.1	0	0	1	1	1	1
<i>Pseudoeurycea_rex</i> CYTB MK165226.1	0	0	0	1	1	1
<i>Ptychohyla_dendrophasma</i> CYTB AY843852.1	0	0	1	0	0	0
<i>Ptychohyla_hypomykter</i> CYTB AY843991.1	0	1	1	1	0	0
<i>Smilisca_baudinii</i> CYTB AY549419.1	1	1	1	1	0	0
<i>Smilisca_cyanosticta</i> CYTB AY844008.1	1	1	1	0	0	0
<i>Tlalocohyla_picta</i> CYTB DQ830855.1	1	1	1	0	0	0
Especies \ Altitud	600	1200	1800	2400	2700	3300
MAMIFEROS MENORES TERRESTRES						
<i>Sorex_salvini</i> CYTB AB175117.1	0	0	0	1	1	0
<i>Cryptotis_mam</i> CYTB KT876853.1	0	0	0	1	1	1
<i>Cryptotis_lacertosus</i> CYTB KT876844.1	0	0	0	1	1	1
<i>Cryptotis_merriami</i> CYTB MF158112.1	0	1	1	1	0	0
<i>Cryptotis_tropicalis</i> CYTB KT876870.1	0	0	1	0	0	0
<i>Heteromys_desmarestianus</i> CYTB DQ450099.1	1	1	1	1	0	0
<i>Microtus_guatemalensis</i> CYTB AF410262.1	0	0	0	1	1	1
<i>Habromys_lophurus</i> CYTB EF989944.1; EF989943_	0	0	1	1	1	0
<i>Neotoma_isthmica</i> CYTB MVZ223190	0	1	1	1	0	0
<i>Nyctomys_sumichrasti</i> CYTB KY754074.1	1	1	1	1	1	1
<i>Oligoryzomys_fulvescens</i> CYTB EU294251.1	0	1	1	0	0	0
<i>Oryzomys_couesi</i> CYTB EU074660.1	1	1	0	0	0	0

<i>Handleyomys saturator</i> CYTB KP778414.1	0	0	1	1	1	1
<i>Handleyomys rostratus</i> CYTB KP778445.1	1	1	1	0	0	0
<i>Handleyomys melanotis</i> CYTB KP778462.1	1	1	0	0	0	0
<i>Tylomys nudicaudus</i> CYTB JAC 436	1	1	1	1	0	0
<i>Ototylomys phyllotis</i> CYTB SGP1514	1	1	1	0	0	0
<i>Ototylomys sp</i> CYTB SGP 1509	0	0	1	1	0	0
<i>Peromyscus oaxacensis</i> CYTB JAC440	0	1	1	1	1	0
<i>Peromyscus beatae</i> CYTB JLP 24511	0	0	1	1	1	1
<i>Peromyscus guatemalensis</i> CYTB USAC 5122	0	0	1	1	1	1
<i>Peromyscus gardneri</i> CYTB USAC 4944	0	0	1	1	0	0
<i>Peromyscus mayensis</i> CYTB EF989987.1	0	0	0	0	1	1
<i>Reithrodontomys fulvescens</i> CYTB AY859465	0	1	1	1	0	0
<i>Reithrodontomys mexicanus</i> CYTB KY754137.1	1	1	1	1	0	0
<i>Reithrodontomys microdon</i> CYTB EF990013	0	0	0	1	1	1
<i>Reithrodontomys tenuirostris</i> CYTB AY859463.1; MVZ223390	0	0	0	0	1	1
<i>Reithrodontomys sumichrasti</i> CYTB MVZ223307	0	0	0	0	1	1
<i>Scotinomys teguina</i> CYTB JN851815.1	0	0	1	1	0	0
<i>Sigmodon toltecus</i> CYTB USAC6288	1	1	1	0	0	0
Especies \ Altitud	600	1200	1800	2400	2700	3300
MARIPOSAS						
<i>Parides eurimedes mylotes</i> CYTB HM894019						
<i>Parides photinus</i> CYTB AF170877						
<i>Parides iphidamas iphidamas</i> CYTB GU163983						
<i>Parides erithalion polyzelus</i> CYTB HM406610						
<i>Parides panares lycimenes</i> CYTB GU164014						
<i>Parides childrenae childrenae</i> CYTB HM416546						
<i>Parides sesostris zestos</i> CYTB KP849217						
<i>Battus belus belus</i> CYTB AY804350						

Battus ingenuus CYTB KP848663

Battus polydamas polydamas CYTB GU163773, **PET06 USAC**

PASÁLIDOS

Chondrocephalus purulensis 12S (FODECYT 065-2006)

Chondrocephalus granulifrons 12S (FODECYT 065-2006)

Chondrocephalus granulum 12S (FODECYT 065-2006)

Coniger championi 12S (FODECYT 065-2006)

Spurius dichotomus 12S (FODECYT 065-2006)

Ogyges_championi 12S (FODECYT 065-2006)

Ogyges cackchiqueli 12S (FODECYT 065-2006)

Oileus sargi 12S (FODECYT 065-2006)

Passalus guatemalensis 12S (FODECYT 065-2006)

Passalus caelatus 12S (FODECYT 065-2006)

Petrejoides guatemalae 12S (FODECYT 065-2006)

Popilius eclipticus 12S (FODECYT 065-2006)

Pseudacanthus sp 12S (FODECYT 065-2006)

Verres corticicola 12S (FODECYT 065-2006)

Vindex sculptilis 12S (FODECYT 065-2006)

Vindex sculptilis 12S (FODECYT 065-2006)

En base a las listas de especies y secuencias disponibles se obtuvieron las filogenias moleculares para cuatro de los cinco grupos taxonómicos estudiados (Figuras 3, 4, 5 y 6), las cuales presentaron en general buenos valores de soportes de ramas y la discriminación de los principales clados según la taxonomía de cada grupo.

En el caso de la filogenia de peces, se distinguen claramente los clados de poecílidos, de cíclidos y de carácidos, los que concentran la gran mayoría de especies incluidas en los análisis. En la filogenia de anfibios, claramente se discriminan el grupo de ranas del de salamandras, y en la de mamíferos menores terrestres se distinguen claramente el pequeño grupo de musarañas, y dentro de los roedores los subgrupos de heterómidos, sigmodóntinos y neotóminos, entre otros. Para el caso de las mariposas, se logró recuperar una buena filogenia del grupo *Battus-Parides*. Las filogenias recuperadas tienen en su mayoría buenos valores de soporte de ramas y son consideradas de buena calidad para los análisis de ecología filogenética, ya que estos no requieren de filogenias totalmente resueltas y permiten cierto grado de incongruencia taxonómica para grupos terminales. Aunque el objetivo de este trabajo no es taxonómico, todas las filogenias recuperaron correctamente los grupos taxonómicos principales.

Las filogenias de vertebrados en formato Newik o parentetical (no mostradas aquí), así como la matriz de comunidades (presencia-ausencia de las especies de cada grupo taxonómico, Tabla 2), fueron grabadas en formato de texto delimitado por tabulaciones (no mostrados aquí) e importadas a la plataforma de R en preparación para los análisis de diversidad filogenética. La información recopilada y producida para insectos no fue suficiente para continuar con los análisis, por eso solo se incluyen, a partir de ahora, los análisis con los tres grupos de vertebrados. Los valores de riqueza de especies (SR), diversidad filogenética (PD), media de la diversidad filogenética pareada (MPD), media de la distancia filogenética al vecino más cercano (MNTD) se muestran en la tabla No. 3, mientras que los valores de las distancias filogenéticas UniFrac, como medida de diversidad filogenética beta entre pares de comunidades, se muestran en la tabla No. 4.

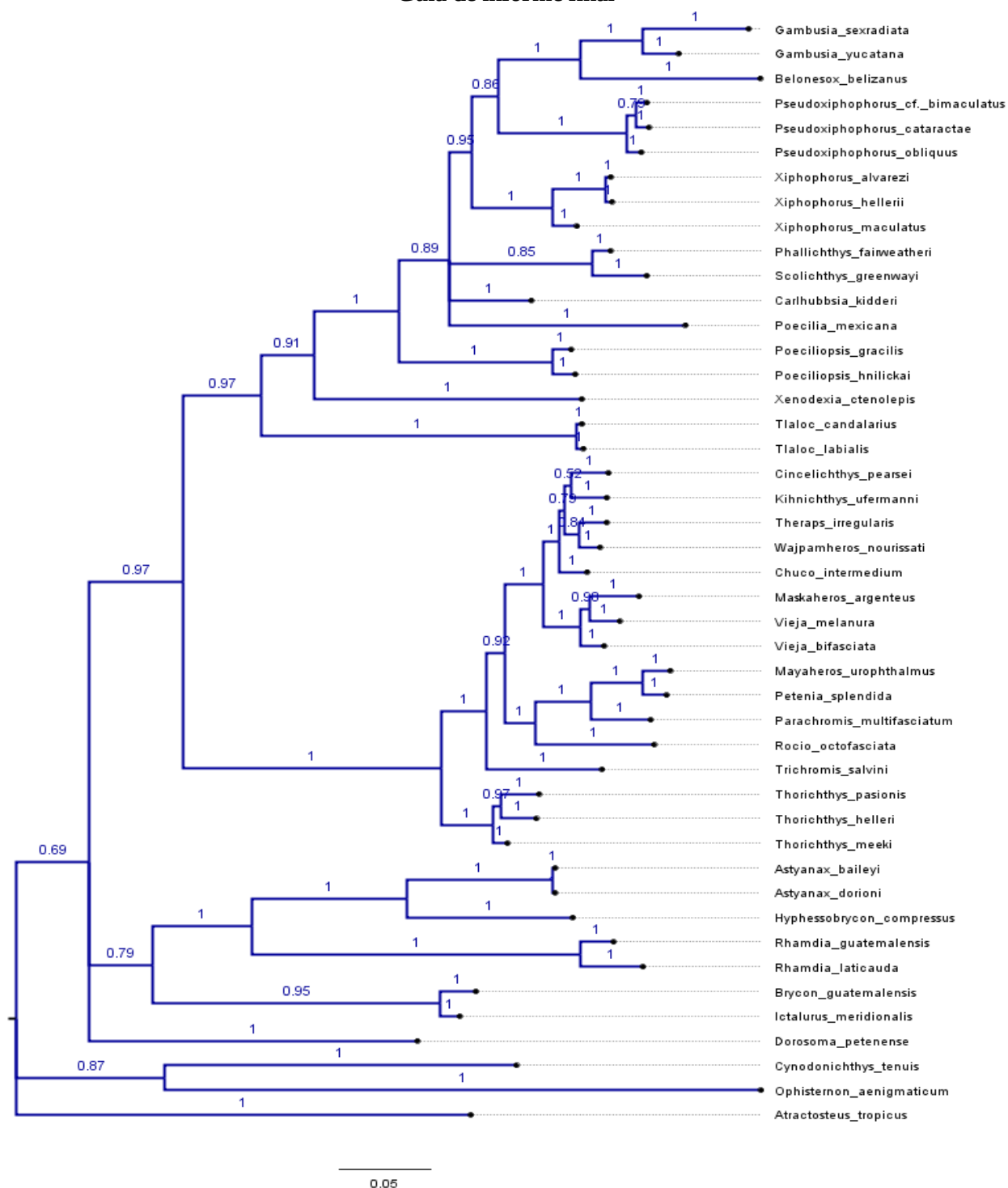


Figura 3. Filogenia de peces obtenida con el método de Inferencia Bayesiana, utilizando dos marcadores mitocondriales, citocromo oxidasa subunidad I (COI) y citocromo b (cytb).

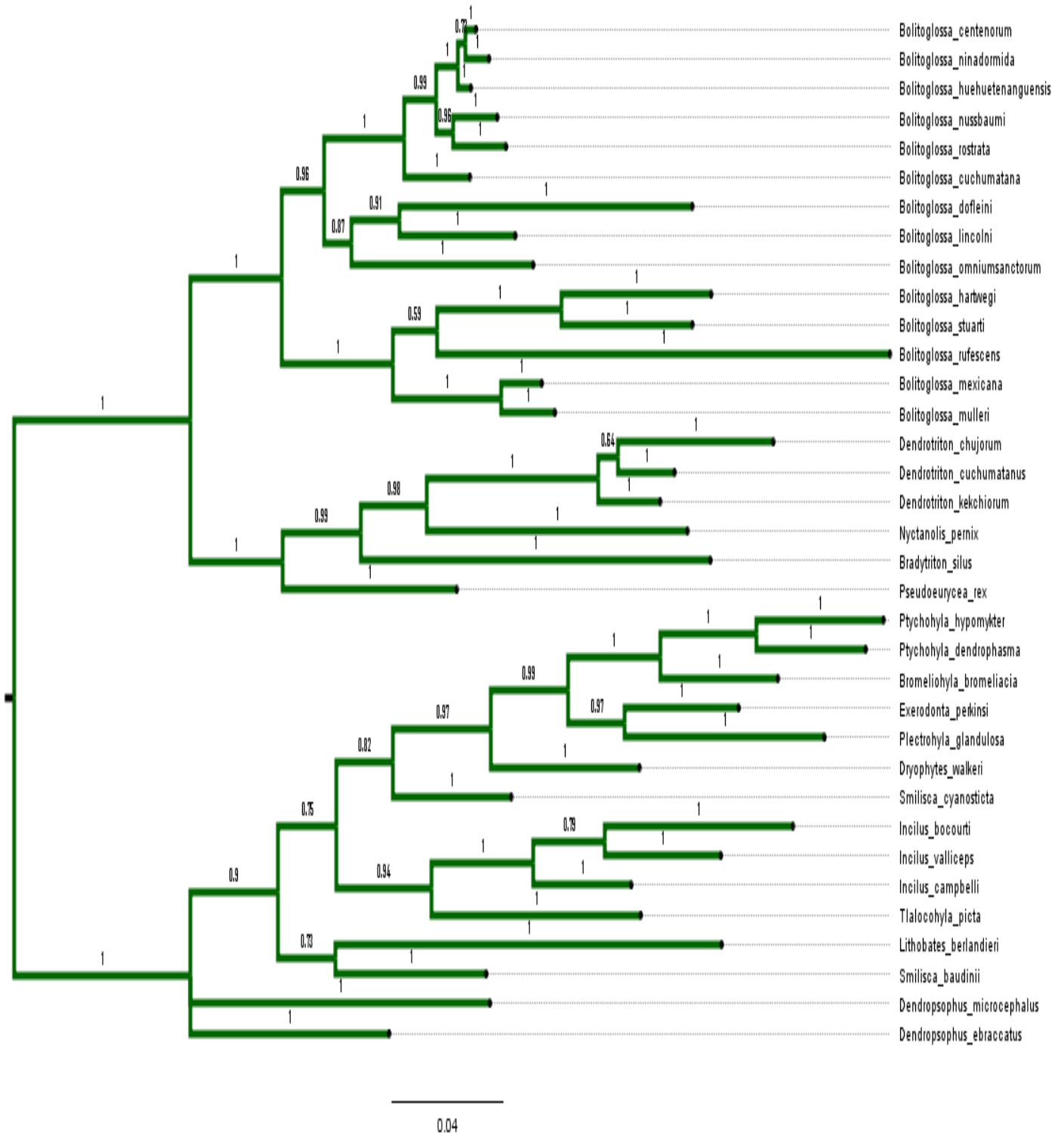


Figura 4. Filogenia molecular de Caudata (anfibios), obtenida con el método de Inferencia Bayesiana con el marcador mitocondrial citocromo b (cytb)

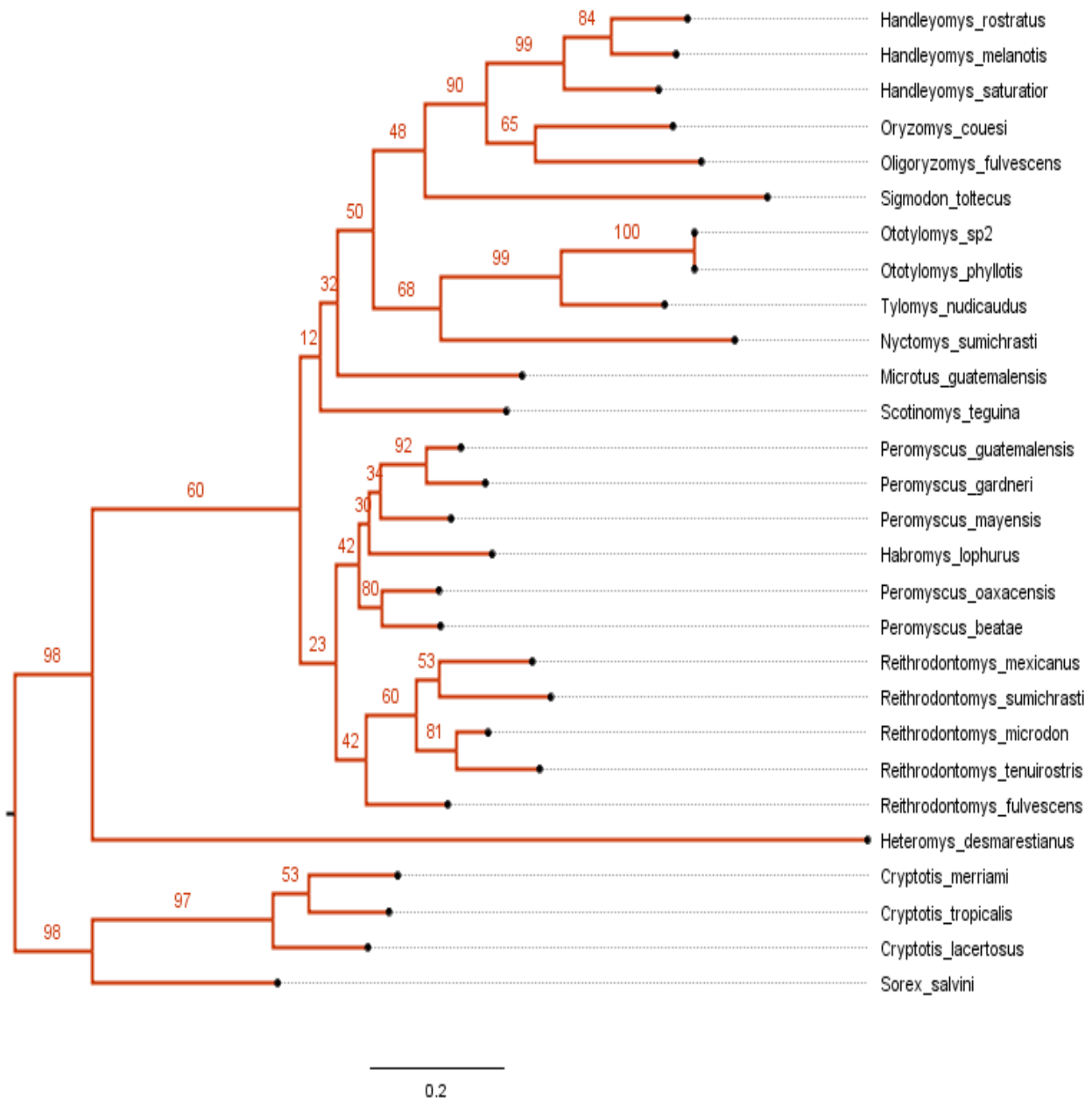


Figura 5. Filogenia molecular de mamíferos obtenida por el método de Inferencia Bayesiana y con información del marcador mitocondrial citocromo b (cytb)

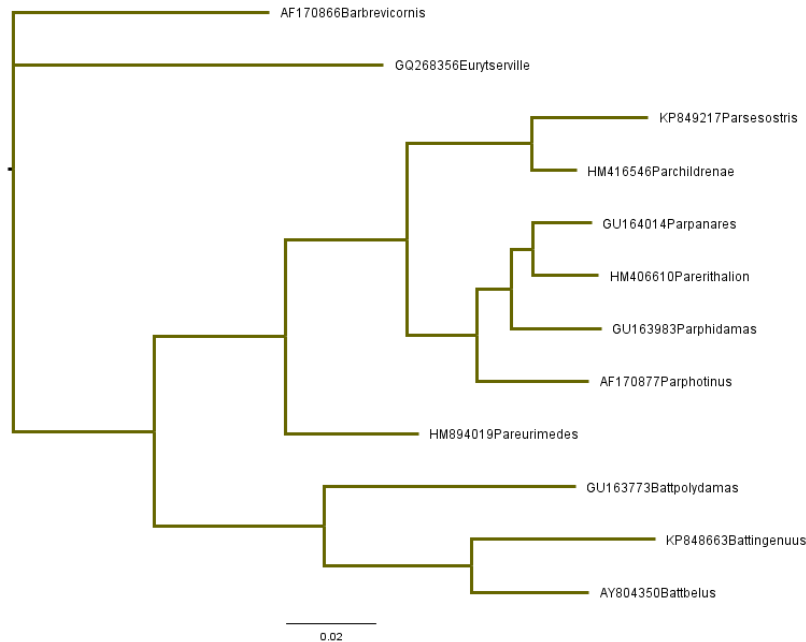


Figura 6. Filogenia molecular de mariposas del grupo *Battus-Parides*, utilizó el marcador citocromo oxidasa subunidad II (COII)

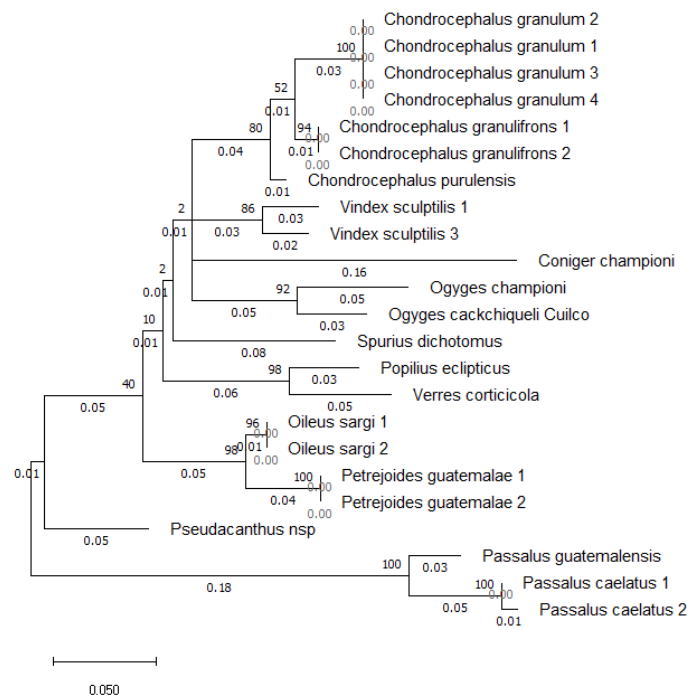


Figura 7. Filogenia molecular de escarabajos pasálidos, utilizando fragmentos del marcador mitocondrial 16S.

En general, estos resultados de la diversidad biológica muestran que, los peces presentan los mayores valores de riqueza de especies (41 especies) y de todos los valores de diversidad filogenética alfa en el estrato altitudinal más bajo. La riqueza de especies disminuye rápidamente con la altitud hasta alcanzar valores de 0 especies en los dos estratos altitudinales más altos.

Tabla No. 3. Valores de riqueza de especies y cuatro índices de diversidad filogenética alfa: PD de Faith, MPD, MNTD y PSV, para comunidades en seis estratos altitudinales de peces, anfibios y mamíferos menores terrestres. Los valores de diversidad más altos están resaltados, y el valor más bajo de mntd.

PECES					
Piso altitudinal	Riqueza spp SR	PD de Faith	MPD	MNTD	PSV
300	41	3.8422351	0.4329964	0.1054069	0.6796566
900	19	2.4033858	0.4361672	0.1008123	0.667472
1500	9	1.1953236	0.3640173	0.1381617	0.5655753
2100	5	0.8626421	0.3947951	0.2001053	0.6138276
2700	0	0	0		0
3350	0	0	0		0
ANFIBIOS					
Piso altitudinal	Riqueza spp SR	PD de Faith	MPD	MNTD	PSV
300	14	1.5489034	0.3331279	0.1457523	0.7605662
900	21	2.1360441	0.35537	0.1362627	0.7775666
1500	23	2.2447942	0.361427	0.1291291	0.7655557
2100	16	1.7803295	0.3630327	0.1490095	0.7873168
2700	13	1.3302064	0.3184207	0.1221283	0.7114391
3350	10	0.9161338	0.2727333	0.1085461	0.6496018
MAMIFEROS MENORES TERRESTRES					
Piso altitudinal	Riqueza spp SR	PD de Faith	MPD	MNTD	PSV
300	8	3.937993	0.9969917	0.6639517	0.3694453
900	13	5.595682	1.0109196	0.586491	0.4162706
1500	19	6.345388	0.939511	0.3991765	0.4133382
2100	18	6.006711	0.896295	0.4517463	0.4545691
2700	13	3.88922	0.7071464	0.4074304	0.3944177
3350	10	3.341866	0.6895747	0.4695433	0.3911521

PD y PSV tienen un comportamiento muy similar a la riqueza de especies. El MPD tiene su valor más alto en el segundo piso altitudinal (aunque la riqueza de especies es aproximadamente la mitad del primer piso), indicando una representación de linajes terminales muy similar al primer piso, pero una amplitud filogenética basal muy reducida. El valor más bajo de MNTD (distancia media al vecino más cercano) se alcanza también en el segundo piso altitudinal, indicando mayor diversificación de linajes terminales, solo ligeramente menor al primer piso.

La riqueza de especies de anfibios y de mamíferos alcanza, en ambos casos, sus mayores valores en uno de los pisos altitudinales intermedio (1500m), casi duplicando los valores de los pisos altitudinales más bajos o más altos en la Sierra de los Cuchumatanes. Esto coincide con los valores de diversidad filogenética (PD de Faith), que también tienen sus valores más altos a media montaña, en ambos grupos taxonómicos (Tabla 3). Esto también se observa con el índice PSV, aunque en este caso se alcanza, en ambos grupos, sus mayores valores a 2100m. Es interesante hacer notar que los menores valores de MNTD, en el caso de los anfibios, se alcanzan en el estrato altitudinal más alto, aunque tiene una baja riqueza de especies, sugiriendo una mayor diversificación en linajes terminales probablemente resultado de una fuerte presión ambiental (filtros ambientales fuertes). El MNTD para los mamíferos, por el contrario, se alcanza a media montaña, donde también se tienen los mayores valores de riqueza de especies, sugiriendo un mayor grado de diversificación de linajes en los pisos altitudinales intermedios, probablemente ocasionado por una mayor temporalidad evolutiva en estos sitios.

Los valores de significancia de los índices de amplitud filogenética mostraron que la mayoría se ajustaron a una expectativa nula, con una serie de aleatorizaciones filogenéticas, por ejemplo, en el caso del MPD de mamíferos que mostro un tamaño de efecto estandarizado (SES) de 1.144883 y $p=0.867$ (modelo nulo mostrado en Figura No. 8), sugiriendo que los datos de PD pueden ser explicados por el azar, para el caso de la filogenia.

En los tres grupos de vertebrados, los valores de riqueza de especies (SR) y de diversidad filogenética (PD) se ajustaron al supuesto de normalidad, y ambos valores tuvieron una correlación alta (peces: $r^2=0.976$, $p=0.0002178$; anfibios: $r^2=0.9556$, $p=0.0007517$; mamíferos: $r^2=0.7445$, $p=0.02694$) (Figura 9), sugiriendo que ambas medidas son, al menos para los

vertebrados de la ladera norte de la Sierra de los Cuchumatanes, bastante redundantes, aunque probablemente también guarden un buen grado de información independiente.

La regresión entre los valores de PD y la altitud según los modelos lineal y cuadrático (en forma de parábola) se presentan en la Figura 10 y Tabla No. 5 (primera fila). Estos indican que los tres grupos de vertebrados se ajustan más a un modelo cuadrático o de parábola (peces: $r^2=0.9861$, $p=0.001636$; anfibios: $r^2=0.9117$, $p=0.02809$; mamíferos: $r^2=0.8629$, $p=0.05076$), aunque en el caso de peces esa parábola se acerca mucho a una línea recta (modelo lineal $r^2=0.9017$, $p=0.003748$) en donde los valores de diversidad filogenética están negativamente correlacionados con la altitud. Para anfibios y mamíferos el patrón de distribución altitudinal de la diversidad filogenética se ajusta claramente a un modelo cuadrático, en donde los valores máximos se alcanzan en los pisos altitudinales de media montaña.

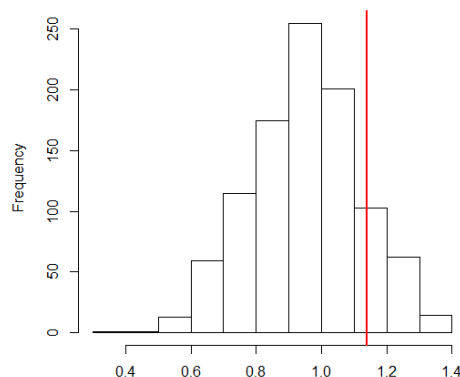


Figura 8. Ejemplo de un modelo nulo de aleatorizaciones filogenéticas para los valores de MPD de mamíferos menores terrestres. En este caso el valor del “tamaño de efecto estandarizado” (ESS) es de 1.144883, y el valor de $p=0.867$.

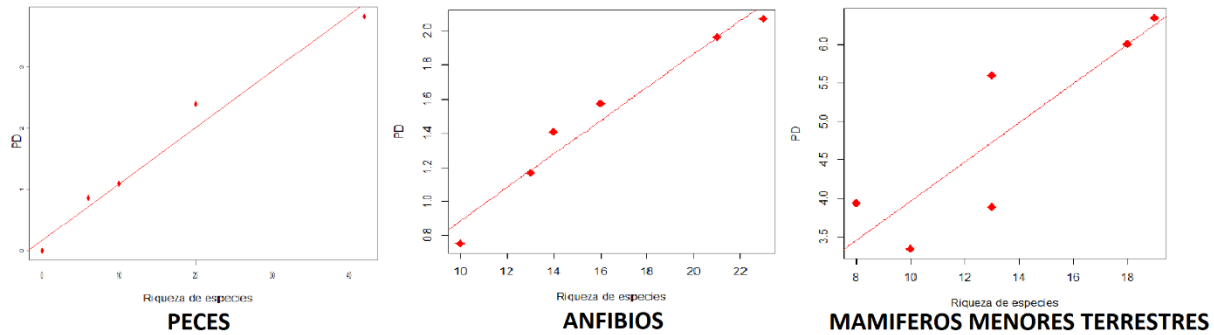


Figura 9. Correlación entre la riqueza de especies y PD de Faith para peces, anfibios y mamíferos menores terrestres, en el gradiente altitudinal del norte de la Sierra de los Cuchumatanes. En los tres casos PD y riqueza de especies mostraron una alta correlación lineal. (peces: $r^2=0.976$, $p=0.0002178$; anfibios: $r^2=0.9556$, $p=0.0007517$; mamíferos: $r^2=0.7445$, $p=0.02694$)

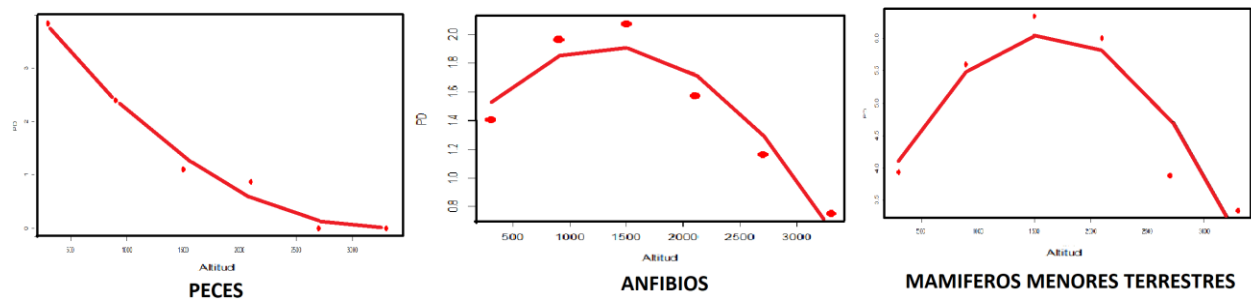


Figura 10. Modelos de regresión cuadrática (en parábola) del índice filogenético PD de Faith (eje y) y la altitud (eje x) en el norte de la Sierra de los Cuchumatanes, para peces, anfibios y mamíferos menores terrestres. En el caso de peces también hubo buen ajuste a un modelo lineal. (peces: $r^2=0.9861$, $p=0.001636$; anfibios: $r^2=0.9117$, $p=0.02809$; mamíferos: $r^2=0.8629$, $p=0.05076$)

Los valores de diversidad filogenética beta para el índice UniFrac entre pares de comunidades del gradiente altitudinal para el norte de la Sierra de los Cuchumatanes se presentan en la Tabla No. 4. Se puede observar que los valores de disimilitud filogenética (valores UniFrac) en los tres grupos de vertebrados corresponden a las comparaciones entre una comunidad de tierras bajas y otra de tierras altas, sugiriendo que los extremos del gradiente climático están compuestos por linajes filogenéticamente muy distintos.

Las zonas intermedias tienen diferentes asociaciones filogenéticas, como puede observarse en el análisis de agrupamiento jerárquico (“cluster analysis”) de la Figura 11. En el caso de peces se observan dos grupos de comunidades, la primera que incluye a los dos estratos altitudinales inferiores, y la segunda incluyendo a los dos superiores (en realidad de media montaña para peces), sugiriendo la existencia de linajes más asociados a los estratos altitudinales medios, aunque su diversidad sea mucho menor al de las tierras bajas.

Tabla No. 4. Valores de diversidad filogenética beta pareada (UniFrac) entre las comunidades de mamíferos menores terrestres de seis estratos altitudinales de la ladera norte de la Sierra de los Cuchumatanes. Los valores de disimilitud filogenética más altos se resaltan en negritas.

UniFrac Peces					
	300	900	1500	2100	2700
900	0.4157248				
1500	0.7038389	0.4734356			
2100	0.7828339	0.6082866	0.2560959		
2700					
3350					
UniFrac Anfibios					
	300	900	1500	2100	2700
900	0.400823				
1500	0.4564899	0.1089609			
2100	0.6114852	0.326248	0.2557049		
2700	0.7274365	0.6596097	0.6000797	0.4650347	
3300	0.7695056	0.7169128	0.6529139	0.517799	0.3500817
UniFrac Mamíferos					
	300	900	1500	2100	2700
900	0.2024053				
1500	0.3720746	0.201272			
2100	0.5106694	0.403867	0.2580588		
2700	0.7609138	0.6978904	0.6303852	0.4548593	
3350	0.7400097	0.6898486	0.6531548	0.5403226	0.1407362

En el caso de los anfibios, los estrados de media montaña parecen estar un poco más agrupados a aquellos de tierras bajas, mientras que los estratos superiores tienen mayor particularidad filogenética, sugiriendo la existencia de linajes exclusivos para la cima de la Sierra de los Cuchumatanes. En forma similar, los mamíferos menores terrestre también mostraron que los estratos altitudinales medios se agrupan más con los estratos inferiores y cálidos de la sierra, más

que con los superiores, sugiriendo también la existencia de linajes especializados en los ambientes climáticos más extremos de la cima de la Sierra de los Cuchumatanes.

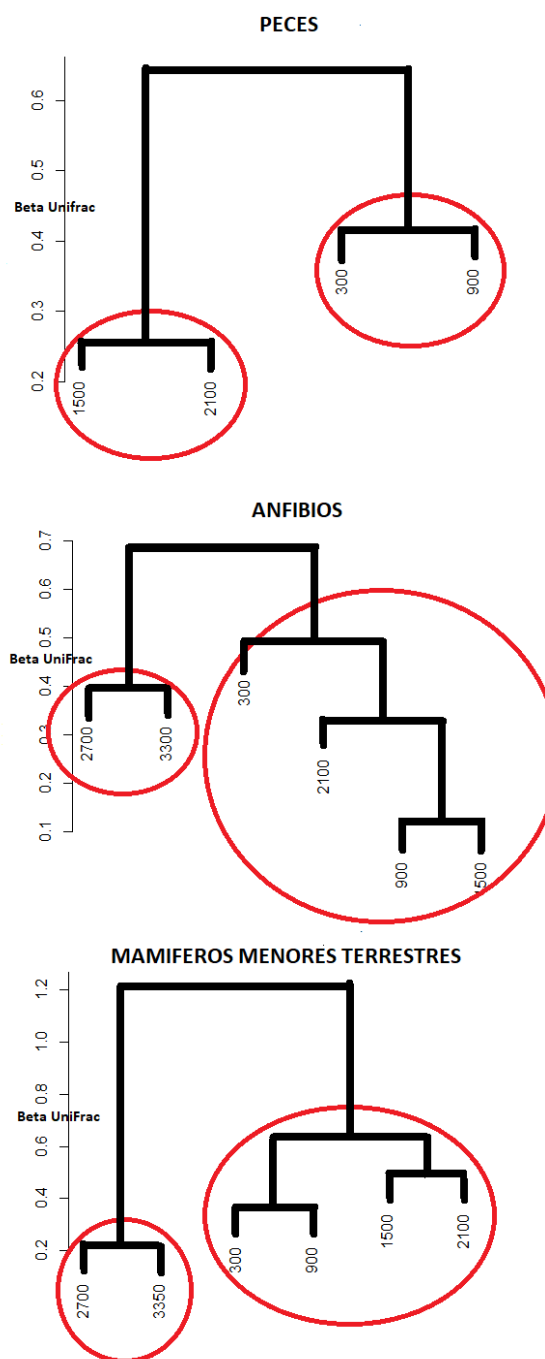


Figura 11. Análisis de agrupamiento jerárquico en base a las distancias filogenéticas comunitarias (UniFrac) para los seis estratos altitudinales del norte de la Sierra de los Cuchumatanes: peces, anfibios y mamíferos menores terrestres.

La estimación de los valores medios de las 19 variables climáticas de WorldClim para el norte de la Sierra de los Cuchumatanes se muestran en la Tabla No. 5, cada uno con su escala correspondiente (WorldClim). En general, la temperatura promedio anual del polígono está en el rango de los 24.7°C en las tierras bajas, hasta 8.9°C en la cima de la montaña (Figura 12), mientras que la precipitación está en el rango de los 3,149mm en las tierras bajas hasta los 1446mm en la cima de la montaña (Figura 12).

Tabla No. 5. Estimaciones de los valores medios para cada una de las 19 variables climáticas de WorldClim, en los seis estratos altitudinales del norte de la Sierra de los Cuchumatanes.

Variable/Altitud	300	900	1500	2100	2700	3300
Bio01	24.65625	22.03545	19.31875	16.13125	12.64795	8.895815
Bio02	10.43335	10.541665	11.674985	12.3042	12.75415	13.50415
Bio03	66.19795	67.9596	68.86665	69.8387	70.2936	69.72525
Bio04	163.088	157.564	145.6995	140.5815	133.261	121.501
Bio05	32.7	30.4	27.15	24.55	21.3	18.4
Bio06	16.8	14.65	11.2	6.8	2.8	-1.1
Bio07	15.75	15.9	16.85	17.45	18.2	19.4
Bio08	25.525	23.1	20.48335	17.20835	13.7917	9.833335
Bio09	23.70835	21.41665	18.68335	14.81665	10.9667	7.45
Bio10	26.3833	23.5917	20.81665	17.5917	14.03335	10.09165
Bio11	22.3167	20.09165	17.3583	14.09165	10.608335	7.158335
Bio12	3149	3175.5	3248	2191	1472	1446.5
Bio13	467.5	526	602	386.5	267	272.5
Bio14	87	94.5	91.5	50.5	28	16
Bio15	61.2131	59.74675	64.8987	70.5051	74.07375	79.83835
Bio16	1267.5	1351.5	1467.5	1007.5	678.5	676.5
Bio17	308.5	335.5	288	167.5	97.5	58.5
Bio18	701.5	732	757	591	553	565.5
Bio19	459.5	467	416	213	109.5	60

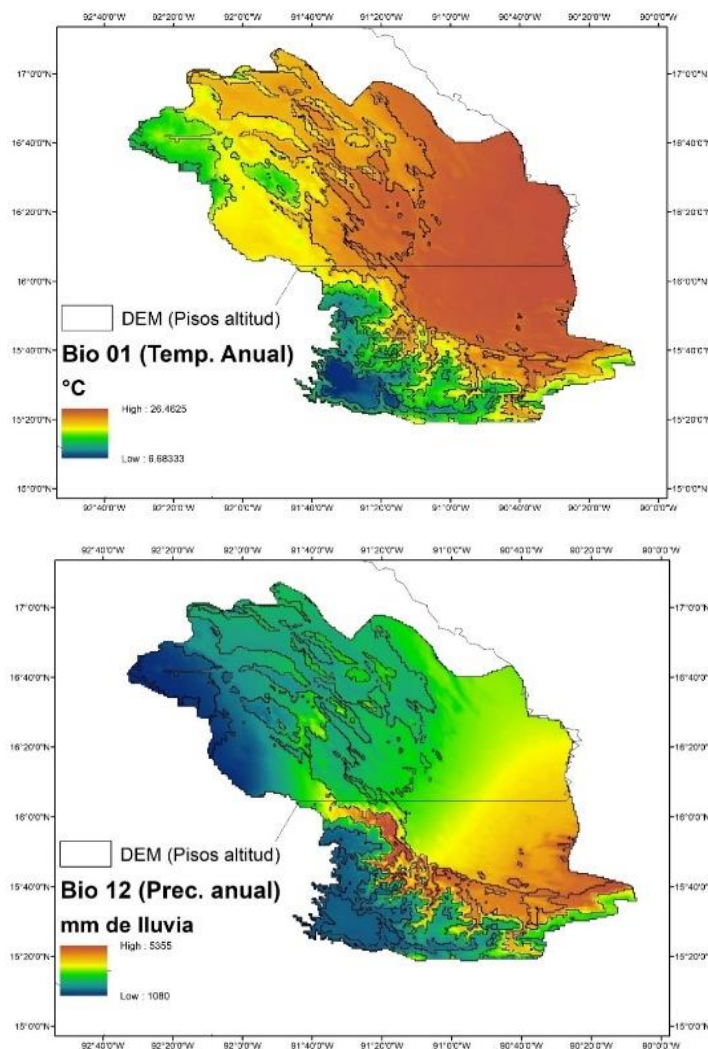


Figura 12. Variables Bio 01 (arriba) y Bio 12 (abajo) describiendo la temperatura promedio anual (°C) y precipitación anual (mm de lluvia), respectivamente, dentro del polígono del área de estudio.

Para evaluar la asociación de estas variables climáticas del presente (explicativas) con los valores de diversidad filogenética PD (como variable dependiente) de los tres grupos de vertebrados, se ejecutaron una serie de regresiones lineales y cuadráticas, cuyos resultados (valores de significancia) se muestran en la Tabla No. 5.

Tabla No. 6. Valores de significancia (p) de las regresiones lineales y cuadráticas de PD (valores de diversidad filogenética) versus 19 variables climáticas de WorlClim (Bio01-Bio19), mas la variable altitud media de los seis estratos altitudinales. Los valores resaltados en amarillo son los modelos que resultaron con mayor significancia cercana o < 0.05 (*), < 0.01 (**) y < 0.001 (***), y en negritas se muestran algunos valores explicados en el texto.

	PD versus	Peces		Anfibios		Mamíferos menores terrestres	
		Modelo lineal	Modelo cuadrático	Modelo lineal	Modelo cuadrático	Modelo lineal	Modelo cuadrático
Altura promedio sobre el nivel del mar del gradiente climático	Altitud	0.003748***	0.001636**	0.1482	0.02625*	0.4924	0.05076*
Temperatura promedio anual	Bio01	0.008006**	0.002624*	0.1112	0.05376*	0.4137	0.09161
Rango promedio mensual de temperatura diurna (Temp. Máxima - Temp. Mínima)	Bio02	0.007365**	0.02294*	0.1322	0.07896	0.489	0.1708
Isotermalidad (BIO2/BIO7) (x100)	Bio03	0.0009817***	0.01139**	0.5296	0.327	0.9666	0.4078
Tempralidad de la temperatura (desviación estándar X100)	Bio04	0.006074**	0.002353*	0.1424	0.08682	0.4811	0.147
Temperatura máxima del mes más cálido	Bio05	0.004776**	0.001705**	0.1321	0.0386*	0.4564	0.05672*
Temperatura mínima del mes más frío	Bio06	0.009364**	0.007714*	0.09796	0.05069*	0.3961	0.08741
Rango de temperatura anual (BIO5-BIO6)	Bio07	0.01757**	0.017**	0.08056	0.1238	0.3523	0.248
Temperatura promedio del trimestre más húmedo	Bio08	0.009672**	0.003514*	0.1025	0.06265	0.3971	0.1111
Temperatura promedio del trimestre más seco	Bio09	0.009499**	0.005925*	0.09774	0.04883*	0.3886	0.07942
Temperatura promedio del trimestre más cálido	Bio10	0.007911**	0.002359*	0.113	0.05489*	0.4169	0.09425
Temperatura promedio del trimestre más frío	Bio11	0.008592**	0.00392**	0.1042	0.05229*	0.4012	0.0867
Precipitación anual	Bio12	0.0595*	0.2218	0.03586*	0.1393	0.2148	0.312
Precipitación del mes más húmedo	Bio13	0.2143	0.1564	0.01119*	0.0684	0.09711	0.3137
Precipitación del mes más seco	Bio14	0.06505	0.2382	0.02336*	0.09636	0.1991	0.3464
Temporalidad de la precipitación (coeficiente de variación)	Bio15	0.02949*	0.09433	0.05177*	0.1174	0.3034	0.3296

Precipitación del trimestre más húmedo	Bio16	0.1279	0.2192	0.01571*	0.08746	0.1257	0.3636
Precipitación del trimestre más seco	Bio17	0.03868*	0.1587	0.04054*	0.6409)	0.2648	0.2693
Precipitación del trimestre más cálido	Bio18	0.1364	0.04355*	0.04084*	0.1664	0.2421	0.5467
Precipitación del trimestre más frío	Bio19	0.03118*	0.1212	0.05264*	0.07962	0.3002	0.1533

En el caso de los peces, se observa que la mayoría de las variables climáticas de temperatura fueron las más significativas, especialmente la Isotermalidad (BIO3) y la temperatura máxima del mes más cálido, Bio05 (Ver Tabla 5). Para los peces, las variables de precipitación no son tan significativas como las de temperatura, con algunas excepciones, como la temporalidad de la precipitación, Bio15, y la precipitación del trimestre más seco, Bio17, que si parecen tener un buen grado de explicación de los valores de diversidad filogenética PD.

Para los anfibios, por el contrario, son la serie de variables de precipitación las que parecen más significativas, Bio12 a Bio19 (Ver Tabla 5), que parecen ser muy determinantes para explicar la diversidad filogenética del grupo, pero especialmente la precipitación del trimestre más húmedo, Bio16, y la precipitación del trimestre más seco, Bio17. En el caso de las variables de temperatura, la variable “temperatura promedio del trimestre más seco”, Bio09, parece ser la más importante.

Los mamíferos menores terrestres casi no mostraron buenos valores de significancia para lo regresiones con la gran mayoría de las variables climáticas (Ver Tabla 5), ni del grupo de variables de temperatura ni las de precipitación, excepto probablemente la temperatura máxima del mes más cálido, Bio05, y la temperatura mínima del mes más frío, Bio06, que solo se acercan al nivel de significancia de 0.05.

En relación con los diferentes escenarios de calentamiento global, se hizo una estimación de las temperaturas promedio (Bio01) en la zona de estudio según cuatro escenarios de predicción (desde uno optimista hasta el más pesimista) para los años 2050 y 2070 en la ladera norte de la Sierra de los Cuchumatanes, resultados que se muestran en la Figura 13. En general, los estratos térmicos parecen tender a subir altitudinalmente y las zonas de menores temperaturas en la cima de la montaña desaparecen. Allí se indican los valores promedio esperados para la temperatura promedio anual en los diferentes pisos altitudinales, sobreponiendo los diferentes escenarios y

contrastándolos con los valores registrados en el presente. Es importante hacer notar que las proyecciones al 2070 presentan un mayor rango de variación en comparación con las proyecciones al 2050. En ambos casos, la temperatura tiende a mostrar un patrón diferente a lo largo del gradiente altitudinal con respecto al presente. Las elevaciones intermedias presentan mayores temperaturas, marcando un gradiente de temperatura menos lineal que el observado en el presente. El único piso altitudinal con valores de temperatura promedio anual inferiores al presente es el piso más bajo, mientras que el piso más alto es el que presenta las diferencias más marcadas en ambas proyecciones.

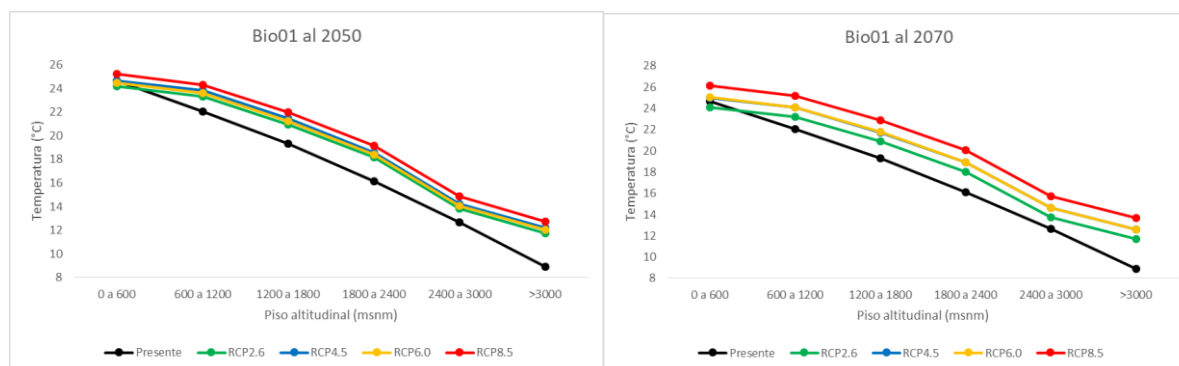


Figura 13. Variación de temperatura promedio anual (Bio 01) a lo largo de seis pisos altitudinales bajo cuatro escenarios de cambio climático. Izquierda: proyecciones al año 2050; derecha: proyecciones al año 2070.

Los valores promedio esperados (predicciones) para la temperatura máxima del mes más cálido en los diferentes pisos altitudinales, según los cuatro escenarios (optimista a pesimista), para el año 2070 se muestran en la Figura 14. En general, se espera que las temperaturas se incrementen en todos los pisos altitudinales. Para el caso particular del estrato altitudinal superior, las temperaturas promedio se incrementarían a 7.5°C en el escenario mas optimista (esquina superior izquierda de la Figura 14) hasta una temperatura promedio de 9.5°C en el escenario más pesimista (esquina inferior derecha de la Figura 14).

En este caso, el patrón de las diferentes proyecciones a lo largo de los diferentes pisos altitudinales es similar al que existe en el presente. Sin embargo, los rangos de variación de los valores según las proyecciones son más marcados, particularmente en las proyecciones al 2070. De manera contraria, la Figura 6 muestra un patrón más “suavizado” para los valores promedio esperados para la temperatura mínima del trimestre más frío a lo largo del gradiente altitudinal.

Esta variable además presenta muy poca variación entre los valores de las distintas proyecciones, siendo la dispersión de valores mayor al 2070, consistente con lo observado en las otras dos variables.

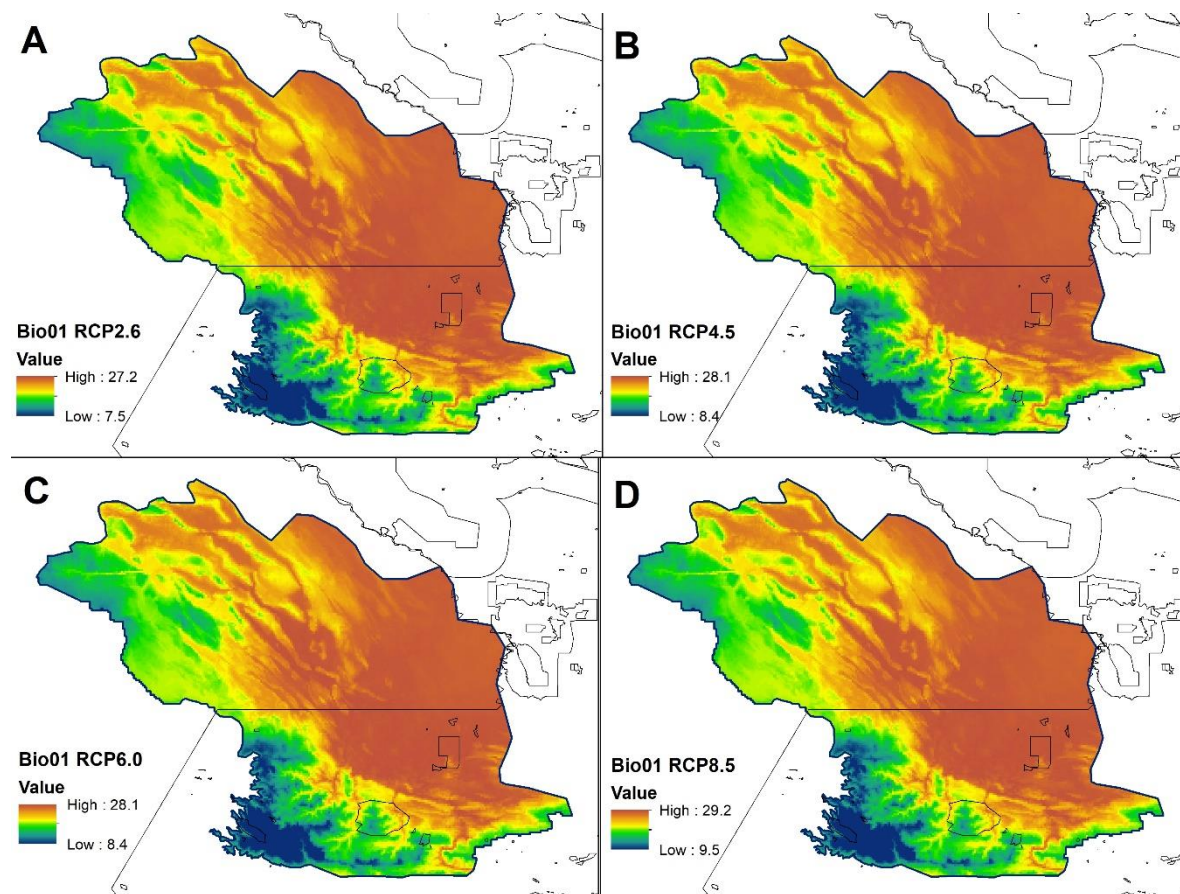


Figura 14. Distribución geográfica de la temperatura promedio anual en el área de estudio según proyecciones al 2070 bajo escenarios de cambio climático. A= RCP2.6, B= RCP4.5, C=RCP6.0, D= RCP8.5.

A pesar de haberse encontrado las diferencias antes mencionadas a lo largo del gradiente altitudinal, la variación geográfica muestra que la distribución del clima presentará un patrón similar al del presente (Figura 7). Es decir, las áreas en donde los valores de temperatura o precipitación son mayores en el presente, también lo son en las proyecciones al futuro, así como donde los valores son menos en el presente también son los menores en el futuro. A pesar de ello,

es importante hacer la salvedad de que, según los valores extraídos, aunque la distribución geográfica presente el mismo patrón, los cambios en el clima representarán un potencial efecto en la distribución de las especies y sus propiedades. Por lo tanto, las estimaciones de diversidad filogenética aquí realizadas se verán afectadas por los cambios climáticos proyectados bajo diferentes escenarios de cambio climático.

16. Análisis y discusión de resultados:

A pesar de que se encontraron una gran cantidad de registros de vertebrados en las bases de datos USAC y GBIF, los registros de insectos son muy escasos, por lo que no fueron suficientes para la realización de los análisis de diversidad filogenética. La cantidad de secuencias mitocondriales disponibles en Genbank fue aún más escasa para todos los grupos, lo que limitó la cantidad de especies de vertebrados incluidas en los análisis, aunque se sumaran una cantidad de secuencias nuevas producidas por los investigadores. Debido a estas limitaciones, los análisis se realizaron con listas de especies incompletas para todos los taxones. A pesar de todo se lograron recopilar registros y secuencias para la gran mayoría de especies de cada grupo, y se logró realizar las reconstrucciones filogenéticas moleculares requeridas para realizar los análisis.

Las filogenias moleculares lograron hacer la distinción de los principales grupos taxonómicos, pero reconocemos que aún les falta la inclusión de mayor número de secuencias para que los análisis sean más exactos o más confiables. En el caso de peces, debido a que las comunidades incluyen especies filogenéticamente muy distantes, existe la posibilidad de acumulación de homoplasia y que esto oscurezca la reconstrucción filogenética; sin embargo, parece que esto finalmente no fue tan determinante. En el caso de los anfibios, faltaron en los análisis una buena proporción de especies, y aunque los resultados fueron aceptables, reconocemos que también hace falta incluir una buena cantidad de especies para que éstos sean más fuertes. El grupo con menor cantidad de especies faltantes fue el de mamíferos menores terrestres, por lo que la reconstrucción filogenética se acerca mucho a la real.

Los resultados de la diversidad filogenética en el gradiente ambiental del norte de la Sierra de los Cuchumatanes sugieren que no existe un solo patrón o comportamiento para todos los grupos

taxonómicos, sino por el contrario, cada grupo se comporta de manera diferente. Incluso lo mismo podría suceder al enfocarnos en linajes particulares dentro de los grupos taxonómicos. Esto probablemente se debe a una combinación de aspectos histórico-evolutivos, así como funcionales particulares de cada grupo.

Parece que la temperatura es un factor determinante para la diversidad filogenética de peces y probablemente sea una limitante para la incursión en los estratos altitudinales superiores. Con el calentamiento global, se esperaría una mayor presencia de peces en esos estratos de altura. Parece que la mayoría de los peces requiere de aguas relativamente cálidas, lo que podría explicar el patrón lineal en la riqueza de especies y valores de diversidad filogenética en la ladera norte de la Sierra de los Cuchumatanes. Es de recordar que estos resultados no incluyen otros factores ambientales de cambio en el presente, como por ejemplo la contaminación de los cuerpos de agua, que probablemente también ejerzan una influencia negativa al grupo de peces, principalmente en los pisos altitudinales inferiores.

Los anfibios presentan una mayor diversidad biológica en los estratos medios, donde se dan la conjunción de condiciones óptimas de temperatura y humedad para el grupo. En un escenario de calentamiento global, esperaríamos que estos organismos, junto con los bosques que habitan, puedan moverse a pisos altitudinales superiores para mantener las condiciones de temperatura que necesitan, aunque de todas formas serían muy vulnerables a los períodos de sequía o calor extremos

Parece que los mamíferos, en general, son el grupo de vertebrados menos susceptibles a las variaciones climáticas, excepto las temperaturas extremas. Probablemente el patrón de diversidad ajustado al modelo cuadrático se deba más a otros factores, probablemente de fuentes de alimento, interacciones bióticas, etc. ya que las variables climáticas estudiadas no parecen explicar o ser tan determinantes en la diversidad filogenética, aunque esto es solo relativo cuando se les compara con los grupos de peces y anfibios.

Estos escenarios se hacen sin tomar en cuenta otros factores como la deforestación, los incendios forestales, la contaminación de los ríos, etc. que añaden una complejidad a la ya vulnerable situación de muchas especies. Estos factores no fueron estudiados, pero podemos hacer conjeturas sobre la catastrófica combinación que todas esas variables tendrán sobre las especies y

los ecosistemas completos en el área. Es urgente intensificar los esfuerzos de conservación en todos los estratos altitudinales.

El incremento de las temperaturas podría ocasionar el movimiento de los bosques de montaña hacia arriba, pero en ese caso preocupan particularmente los linajes que habitan la cima de la Sierra de los Cuchumatanes, porque no tendrían áreas de mayor altura hacia donde moverse, por lo que consideramos que son probablemente el grupo en mayor grado de peligro debido al potencial calentamiento global.

Existen estudios previos que indican el comportamiento de parábola o modelo cuadrático para algunos grupos de vertebrados como mamíferos en Costa Rica (McCain, 2003) o salamandras en Mesoamérica (Wake & Papenfuss, 1992; Wiens et al., 2007), por lo que los resultados de este estudio confirman en gran parte estos patrones. Este es el efecto del domino medio en gradientes altitudinales, que se caracteriza por una mayor diversidad de especies en los estratos altitudinales medios. En Mesoamérica algunos investigadores han sugerido que esto se debe a una historia evolutiva más antigua de las salamandras a media montaña, desde donde probablemente han incursionado, más recientemente, a alta y baja montaña (Wiens et al., 2007). La antigüedad de los linajes en un hábitat ha sido considerada como una de las hipótesis para explicar mayor diversidad biológica en zonas tropicales como el Amazonas, en donde se supone que los linajes han tenido más tiempo para diversificarse.

También se ha reconocido la complejidad de las montañas en cuanto a diversidad de microclimas e historias evolutivas. Durante las glaciaciones del Pleistoceno se cree que los hábitats de montaña se han movido altitudinalmente para seguir las condiciones climáticas óptimas para los diferentes pisos altitudinales. Por ejemplo, en Costa Rica se ha documentado, mediante evidencias paleopalinológicas, el cambio de posición altitudinal de los bosques de roble en la Sierra de Talamanca, los que han ocupado altitudes más bajas durante el climax de las glaciaciones, y suben a mayores altitudes durante los períodos interglaciares. En Guatemala se ha documentado este fenómeno con datos moleculares de ratones de montaña, que muestran, mediante análisis de reconstrucciones demográficas por la técnica de “skyline plots”, que algunas especies han incrementado o reducido sus tamaños poblacionales siguiendo las áreas que ocupan en diferentes altitudes, probablemente ocupando menores altitudes durante el Último Glacial Máximo hace aproximadamente 85 ka (Pérez, 2016). Las montañas proveen la posibilidad de

garantizar un espacio climático óptimo para muchas especies, aún con los ciclos de las glaciaciones.

Estos patrones apoyan la idea de que la ladera norte de la Sierra de los Cuchumatanes haya funcionado como un refugio del Pleistoceno, principalmente para organismos de media y alta montaña. Los organismos de alta montaña tienen un grado de vulnerabilidad superior al de los estratos inferiores, debido a que, si el clima se calienta mucho, no tendrán estratos superiores a dónde ir e incrementarán mucho sus posibilidades de extinción. Los organismos de tierras bajas pudieron también haber sido sometidos a cambios bruscos en los ecosistemas que habitan. Por ejemplo, se sabe que las tierras bajas de Petén, y muy probablemente también la Franja Transversal del Norte, estuvieron sometidos a ambientes más fríos y áridos durante los picos de glaciación, con mayor cantidad de hábitats de sabanas y bosques de robles (Bush et al., 2009). Las selvas tropicales como las conocemos en la actualidad son de aparición más reciente. Los organismos de media montaña han tenido la ventaja de poder moverse hacia arriba o hacia abajo en la misma sierra, logrando probablemente una mayor estabilidad climática y sobrevivencia de los linajes a largo plazo. Esta podría ser la razón del fenómeno de dominio medio en la distribución de la diversidad de varios grupos taxonómicos. Los pulsos climáticos del Pleistoceno probablemente han tenido un efecto mayor en los extremos de tierras bajas y altas, que han presenciado cambios más bruscos debido a las oscilaciones de humedad y temperatura.

El efecto que estos mismos pulsos climáticos de las glaciaciones han tenido en los linajes de alta montaña probablemente ha sido casi catastrófico en ocasiones, ya que, en el caso de un calentamiento global extremo, los organismos de los picos de montaña no podrían moverse a áreas de mayor altura y se expondrían a la extinción. Pero si logran sobrevivir a un período interglaciar cálido, estos sitios se podrían considerar como refugios interglaciares (lo contrario de refugios del Pleistoceno), permitiendo una expansión y distribuciones mayores durante el clima más frío de las glaciaciones.

Los organismos de media montaña, por el contrario, podrían moverse en los períodos más cálidos, a áreas de mayor altura y que todavía conserven una precipitación y humedad mínima necesarias para mantener poblaciones estables (Pérez, 2016), e incluso podrían diversificarse. Los organismos de tierras bajas, al igual que los de las cimas de montaña, tendrían el problema de adaptarse a ambientes más fríos.

El caso de los peces es diferente, ya que la mayor diversidad se concentra en las tierras bajas, mientras que no hay registros en la cima de la montaña. Los ciclos climáticos del Pleistoceno podrían tener un efecto diferente en las historias evolutivas de los Peces. En un escenario de calentamiento global, los peces podrían ser capaces de incursionar a tierras más altas, pero durante las glaciaciones estarían potencialmente en gran peligro. Esto sin tomar otros factores antropogénicos que representan una gran amenaza para el grupo, como la contaminación de las fuentes de agua, la construcción de grandes represas, etc.

En cuanto a las áreas del Sistema Guatemalteco de Áreas Protegidas -SIGAP- parece que la conectividad entre ellas es uno de sus mayores problemas, ya que no les permite el movimiento de los organismos con los cambios climáticos. En la Sierra de los Cuchumatanes son los estratos bajos son los que están menos representados en los Cuchumatanes, aunque son probablemente los ecosistemas más alterados. En este caso se sugiere el establecimiento de algunas áreas protegidas en esta zona.

Los organismos de media montaña están representados por varias zonas protegidas importantes, pero su aislamiento es una bomba de tiempo para los habitantes de estos sitios, principalmente en un escenario de calentamiento global, ya que no les permitiría moverse a hábitats óptimos. Se sugiere reforzar una serie de corredores biológicos para mejorar la conectividad de las diferentes áreas. También se sugiere desarrollar más programas de incentivos forestales y de protección de zonas naturales y de prácticas agrícolas menos perjudiciales.

En la cima de la montaña se concentran una serie de áreas protegidas, que podrían eventualmente ser claves en la sobrevivencia de los organismos de tierras más frías, aunque las predicciones climáticas para estos sitios no son muy alentadoras. Las especies de estos sitios son probablemente las más vulnerables a los efectos del calentamiento global que, sumado a la destrucción de los hábitats y otros fenómenos antropogénicos, sugieren un escenario de extinciones masivas para las próximas décadas.

Por último, es necesario hacer la reflexión, según los datos aportados en este y otros estudios que, los procesos ecológicos naturales son muy dinámicos. Las agencias dedicadas a la conservación de la naturaleza deben prever estos cambios para adelantarse y mejorar los resultados de la protección de la naturaleza. El peor error podría ser enfocarse en la protección de pocas áreas,

descuidando la conectividad entre ellas o cegándose a la realidad del cambio en los ecosistemas. La conservación de la naturaleza debe ser un esfuerzo de toda la sociedad y debería implicar un cambio en la gestión de los recursos naturales, las prácticas agrícolas y forestales, etc.

17. Conclusiones

En cuanto al primer objetivo de recopilación de secuencias de ADN, podemos decir que se lograron reunir una buena representación de secuencias ya disponibles en Genbank u otras fuentes, además de que se utilizaron otra proporción importante de muestras de tejido a partir de las cuales se obtuvieron secuencias nuevas para incluir en los análisis. Con esas secuencias fue posible las reconstrucciones filogenéticas moleculares de los cinco grupos taxonómicos estudiados. Estamos conscientes, sin embargo, que conforme tengamos mas información molecular disponible, los resultados podrían mejorar. Además, los registros de las especies recopilados de GBIF y las bases de datos USAC, principalmente vertebrados, permitieron elaborar las matrices de comunidades, de presencia-ausencia de las especies en cada uno de seis estratos altitudinales.

En cuando al segundo objetivo sobre la relación entre los tradicionales índices de diversidad taxonómica y los índices filogenéticos, podemos decir que, los grupos de vertebrados estudiados presentan una fuerte covarianza entre los valores de riqueza de especie y el de diversidad filogenética de Faith.

Acerca del tercer objetivo sobre patrones de distribución de la biodiversidad podemos sacar varias conclusiones. En primer lugar, sí existe covariación entre los datos filogenéticos y la riqueza de especies, lo que sugiere que los resultados realizados con riqueza de especies o el índice de PD de Faith son muy similares o redundantes. Los patrones de diversidad en asociación a las variables espaciales y climáticas también nos permiten extraer varias conclusiones. En primer lugar, que los valores de diversidad filogenética presentan dos patrones generales de distribución en el gradiente climático altitudinal. El primer patrón observado, principalmente para peces, es una relación lineal entre la diversidad filogenética, la altitud y la mayoría de las variables climáticas, principalmente del grupo de variables de temperatura. El segundo patrón, principalmente para anfibios, es una relación cuadrática entre la diversidad filogenética, la altitud y la mayoría de las variables climáticas del grupo de precipitación. Los mamíferos menores

terrestres presentaron también un buen ajuste al modelo cuadrático de relación entre diversidad filogenética y altitud (muy similar al de anfibios), pero las pruebas de regresión con la mayoría de las variables climáticas fueron poco significativas, con excepción de las asociadas a extremos de temperatura y humedad, similar a peces y anfibios. Podemos concluir, según la hipótesis planteada, que la diversidad filogenética en el área si mantiene una relación con variables climáticas, aunque el patrón particular de esta relación es diferente para cada grupo taxonómico. El patrón ajustado a un modelo cuadrático coincide con el planteado en estudios previos para escarabajos, murciélagos, ratones y anfibios.

El cuarto objetivo sobre los escenarios biogeográficos nos permite concluir, principalmente, que los ecosistemas de la Sierra de los Cuchumatanes son muy dinámicos y que probablemente han sido muy influenciados por los procesos evolutivos y de cambio climático asociado a las glaciaciones del Pleistoceno. Los administradores de las áreas protegidas deberán tomar esto muy en serio, sobre todo ante los cambios impuestos por el calentamiento global.

Acerca del último objetivo sobre propuestas para la conservación del patrimonio natural guatemalteco, podemos concluir lo siguiente; las estimaciones climáticas según diferentes escenarios de calentamiento global, para los años 2050 y 2070, sugieren que las comunidades actuales asociadas a los estratos superiores de la Sierra de los Cuchumatanes son los que se verán potencialmente mas afectadas, e incluso probablemente sometidas a procesos de extinción. Debido a las características cambiantes de los ecosistemas naturales, se sugiere incrementar esfuerzos de conservación en la conectividad (corredores biológicos) de las áreas protegidas actuales, para evitar que se conviertan en islas o trampas para las especies que las habitan.

Por último, podemos hacer énfasis en que este estudio se restringe al análisis de potenciales procesos históricos y su probable proyección ante el cambio climático utilizando una serie de variables climática. No representa la totalidad del escenario ambiental de la zona. Cuando se le agregan otros estudios o factores como sobre deforestación y pérdida de hábitat, la contaminación de las fuentes de agua, etc. el escenario total puede ser mas catastrófico para la biodiversidad local,

18. Impacto esperado

Esperamos que el conocimiento sobre los patrones de distribución de los linajes ayude en la toma de decisiones sobre protección ambiental y a enfrentar de forma efectiva las amenazas a la biodiversidad generadas el cambio climático (Pellens & Grandcolas, 2016). El enfoque filogenético contribuirá a dilucidar como se ha desarrollado la diversidad en un patrón climático complejo, como en de la Sierra de los Cuchumatanes, y su asociación con las tierras bajas de Petén y las Verapaces. Se espera que sea un aporte del enfoque de diversidad filogenético a propuestas de modelos integrativos en la conservación de la diversidad biológica del país. Con los resultados de este y otros proyectos de investigación similares se espera contribuir también a la redefinición del papel de las áreas protegidas en la protección más efectiva del patrimonio natural guatemalteco y de forma más congruente con un contexto ecológico e histórico del cual forman parte.

Este estudio propone contribuir con información relevante para reducir el avance de la pérdida de diversidad biológica en relación a las actuales áreas protegidas en un contexto espacio-temporal que debe ser propuesto en el futuro por la Universidad de San Carlos, el sistema de áreas protegidas dentro del SIGAP y sus áreas de influencia. Actualmente existe evidencia que los procesos que sostienen la biodiversidad y los bienes y servicios ambientales derivados de ella cubren escalas tanto temporales como espaciales mucho mayores que las consideradas en el diseño y expectativas de conservación de los sistemas de áreas protegidas tradicionales. Este tipo de proyectos inicia estudiando primero los mecanismos de cómo operan estos procesos históricos.

1. Referencias

- Arias-Aguilar, A., Chacón-Madrigal, E., LaVal, R. & Rodríguez-Herrera, B. (2020). Diversity and activity patterns of aerial insectivorous bats along an altitudinal gradiente in a tropical forest in Costa Rica. *Hystrix*, 31(1), 58-63. <http://doi:10.4404/hystrix-00244-2019>
- Brown, J. H., & Lomolino, M. V. (1998). *Biogeography* (2a. edición). Massachusetts: Sinauer Associates, Inc, Sunderland.

<https://doi.org/10.1002/mmzn.20000760118>

- Bush, M. B., Correa-metrio, A. Y., Hodell, D. A., Benner, M., Anselmetti, F. S., Aristegui, D., ... Mueller, A. D. (2009). Re-evaluation of Climate Change in Lowland Central America During the Last Glacial Maximum Using New Sediment Cores from Lake Petén Itzá, Guatemala. En: Vimeux, F., Sylvestre, F., & Khodri, M. (Eds.), *Past Climate Variability in South America and Surrounding Regions, from the last glacial maximum to the Holocene* (Pp. 113-128). Developments in Paleoenvironmental Research (vol. 14). Nueva York: Springer, Dordrecht. http://doi.org/10.1007/978-90-481-2672-9_5
- Cavender-Bares, J., Kozak, K. H., Fine, P. V. A., & Kembel, S. W. (2009). The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters*, 12(7), 693–715. <http://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01314.x>
- Chao, A., Chiu, C. H., & Jost, L. (2016) Phylogenetic diversity measures and their decomposition: a framework based on Hill numbers. En: Pellens, R., Grandcolas, P. (eds) *Biodiversity conservation and phylogenetic systematics. Topics in Biodiversity and Conservation*, vol. 14. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-22461-9_8.
- Faith, D. P., & Baker, A. M. (2006) Phylogenetic diversity (PD) and biodiversity conservation: some bioinformatics challenges. *Evolutionary Bioinformatics*, 2, 121-128. <https://doi.org/10.1177/117693430600200007>
- Fick, S. E., & Hijmans, R. J. (2017). WorldClim 2: new 1km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 37 (12), 4302-4315. <https://doi.org/10.1002/joc.5086>
- Fischer, A., Blaschke, M. & Bassler, C. (2011). Altitudinal gradients in biodiversity research: the state of the art and future perspectives under climate change aspects. *Landschaftsforschung und Naturschutz*, 11, 35-47.
- GBIF.org *Global Biodiversity Information Facility Occurrence* (Download 7 Agosto 2020). <https://doi.org/10.15468/dl.cren4r>
- Graham, C. H., & Fine, P. V. A. (2008). Phylogenetic beta diversity: linking ecological and evolutionary processes across space in time. *Ecology Letters*, 11(12), 1265–1277. <http://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01256.x>

- Hall, T.A. (1999) BioEdit: A User-Friendly Biological Sequence Alignment Editor and Analysis Program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series*, 41, 95-98. <http://doi: 10.12691/ajmr-2-6-8>
- Hanz, D.M., Bohning-Gaese, K., Ferger, S.W., Fritz, S., Neuschulz, E.L., Quitián, M., Santillán, V., Topfer, T. & Schleuning, M. (2019). Functional and phylogenetic diversity of bird assemblages are filtered by different biotic factors on tropical mountains. *Journal of Biogeography*, 46(2): 291-303. <http://doi: 10.1111/jbi.13489>
- Hebert, P.D.N., Ratnasingham, S. & deWaard, J.R. (2003). Barcoding animal life: cytochrome c oxidase subunit 1 divergences among closely related species. *Proceedings of the Royal Society of London, Biology*, 270, S96-S99. <http://doi.org/10.1098/rsbl.2003.0025>.
- Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G., & Jarvis, A. (2005). Very high-resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25, 1965–1978. <https://doi.org/10.1002/joc.1276>
- Hill, M.J., Heino, J., White, J.C., Ryves, D.B. & Woods, P.J. (2019) Environmental factors are primary determinants of different facets of pond macroinvertebrate alpha and beta diversity in a human-modified landscape. *Biological Conservation*, 237, 348-357. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.07.015>
- Huelsenbeck, J.P. & Ronquist, F. (2001) MRBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics*, 17, 754-755. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/17.8.754>
- Kembel, S.W., Cowan, P.D., Helmus, M.R., Cornwell, W.K., Morlon, H., Ackerly, ... D.D., Blomberg, S. (2010). Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*, 26, 1463-1464. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btq166>
- Kindt, R. & Coe, R. (2005) *Tree diversity analysis, a manual and software for common statistical methods for ecological and biodiversity studies*. Nairobi: World Agroforestry Centre.
- Lean C., Maclaurin J. (2016) The Value of Phylogenetic Diversity. En: Pellens R., Grandcolas P. (Eds), *Biodiversity Conservation and Phylogenetic Systematic*,

- Topics in Biodiversity and Conservation* (vol. 14). Springer, Cham.
https://doi.org/10.1007/978-3-319-22461-9_2
- López, J. E. (1992). *Las comunidades de quirópteros en los volcanes Zunil y Santo Tomás Pecul, Quetzaltenango* (Tesis de licenciatura). Universidad de San Carlos de Guatemala, Guatemala.
- McCain, C. M. (2003). The mid-domain effect applied to elevational gradients: species richness of small mammals in Costa Rica. *Journal of Biogeography*, 31(1), 19-31. <https://doi.org/10.1046/j.0305-0270.2003.00992.x>
- Morlon, H., Schwilck, D. W., Bryant, J. A., Marquet, P. A., Rebelo, A. G., Tauss, C., & Green, J. L. (2011). Spatial patterns of phylogenetic diversity. *Ecology Letters*, 14(2), 141–149. <http://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01563.x>
- Paradis, E., Claude J. & Strimmer, K. (2004). APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics*, 20, 289-290. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btg412>.
- Pashizad, M., Ejtehad, H., Vaezi, J. & Shefferson, R. P. (2019). Plant-plant interactions influence phylogenetic diversity at multiple spatial scales in a semi-arid mountain rangeland. *Oecologia*, 189(3), 745-755. <http://doi: 10.1007/s00442-019-04345-9>
- Pellens, R., & Grandcolas, P. (2016). *Biodiversity Conservation and Phylogenetic Systematics*. Nueva York: Springer International Publishing. <http://doi.org/10.1007/978-3-319-22461-9>
- Pérez, G. E., Monzón, J. C., Maas, R. E. & Gándara, G. A. (2018). *Ecosistemas de Guatemala, basado en el sistema de clasificación de zonas de vida*. Guatemala: Instituto de Investigación y Proyección sobre Ambiente Natural y Sociedad de la Universidad Rafael Landívar.
- Pérez, S.G. (2016). *Filogeografía de los ratones del grupo Peromyscus mexicanus en el norte de Centroamérica* (Tesis de doctorado). Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.
- Pérez-Consuegra, S. G., & Vásquez-Domínguez, E. (2015). Mitochondrial diversification of the *Peromyscus mexicanus* species group in nuclear Central America: biogeographic and taxonomic implications. *Journal of Zoological*

Systematic and Evolutionary Research, 53(4), 300-311.
<https://doi.org/10.1111/jzs.12099>

Petchey, O. L., O’Gorman, E.J. & Flynn, D. F. B. (2009). Chapter 4, a functional guide to functional diversity measures. En: Naeem, S., Bunker, D. E., Hector, A., Loreau, M., & Perrings, C. (Eds.), *Biodiversity, Ecosystem functioning and human wellbeing: an ecological and economic perspective* (Pp. 49-59). Oxford, Iglaterra: Oxford Univertisy Press.

Rambaut, A. (2013) FigTree [Online]. Recuperado de: <http://beast.bio.ed.ac.uk/FigTree>

Rambaut, A., & Drummond, A.J. (2007) Tracer v1.4, Recuperado de: <http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer>

Reyes-Castillo, P., Gómez-Gómez, B., & Ibarra-Núñez, G. (2018). Distribución de la familia Passalidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) en un gradiente altitudinal en el Soconusco, Chiapas, México. *Dugesiana*, 25(2), 115-124.
<https://doi.org/10.32870/dugesiana.v25i2.7035>

Rovito, S. M., Parra-Olea, G., Vásquez-Almazán, 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.
<https://doi.org/10.1073/pnas.0813051106>

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.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2012.02696.x>

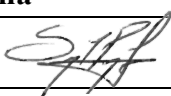
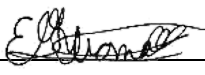
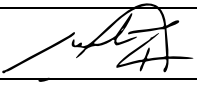
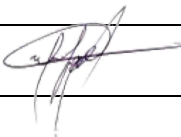
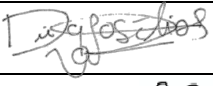
Ruano-Fajardo, G., Rovito, S. M., & Ladle, R. J. (2014). Bromeliad selection by two salamander species in a harsh environment. *PloS one*, 9(6), e98474.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0098474>

Saladin, B., Pellissier, L., Graham, C. H., Nobis, M. P., Saladin, N. & Zimmermann, N.E. (2020). Rapid climate change results in long-lasting spatial homogenization of phylogenetic diversity. *Nature Communications* 11, 4663.
<https://doi.org/10.1038/s41467-020-18343-6>

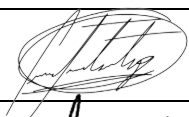
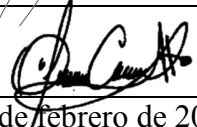
- Schuster, J. C., Cano, E. B. & Cardona, C. (2000). Un método sencillo para priorizar la conservación de los bosques nubosos de Guatemala, usando Passalidae (Coleoptera) como organismos indicadores. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 80, 197-209.
- Steinke, D. & Hanner, R. (2011). The FISH-BOL collaborators' protocol. *Mitochondrial DNA*, 22(81), 10-14.
<https://doi.org/10.3109/19401736.2010.536538>
- Svenning, J., Pedersen, P. B. M., Donlan, C. J., Ejmaes, R., Faurby, S., Galetti, M., Hansen, D. M., Sandel, B., Sandom, C. J., Terborgh, J. W. & Vera, F. W. (2015). Science for a wilder Anthropocene: synthesis and future directions for trophic rewilding research. *PNAS*. 113(4), 898-906. | www.pnas.org/cgidoi/10.1073/pnas.1502556112
- Swenson, N. G. (2014). *Functional and phylogenetic ecology in R, Use R!*. Springer Science+Business Media New York. 212p.
- Wake, D. & Papenfuss, T. (1992). Distribution of salamanders along elevational transects in Mexico and Guatemala. *Tulane Studies in Zoology and Botany, Supplementary Publication*, 1, 303-319.
- Wiens, J. J., Parra-Olea, G., García-París, M. & Wake, D. B. (2007). Phylogenetic history explains elevational diversity patterns in tropical salamanders. *Proceedings of the Royal Society B*, 274(1612): 919-928.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2006.0301>
- WorldClim (2020). Downscaled CMIP5 data, 5-minute spatial resolution. Descargado de: <https://www.worldclim.org/data/v1.4/cmip5.html>

Listado de los integrantes del equipo de investigación (en una sola hoja)

Contratados por contraparte y colaboradores

Nombre	Firma
Sergio Guillermo Pérez Consuegra	
Enio Boanerges Cano Dávila	
Jorge Erwin López Gutiérrez	
Edgar Gustavo Ruano Fajardo	
Claudio Aquiles Méndez	
Carlos Roberto Vásquez Almazán	
Diego José Elías Días	
Julio Rafael Morales	

Contratados por la Dirección General de Investigación

Contratados por la Dirección General de Investigación					
Nombre	Categoría	Registro de Personal	PAGO DIGI		FIRMA
			SI	NO	
César Estuardo Fuentes Montejo	Investigador	20160332	Si		
Darling Lissette Hermosilla Carazo	Investigadora	20200788	Si		

Guatemala 23 de febrero de 2021.

Dr. Sergio Guillermo Pérez Consuegra

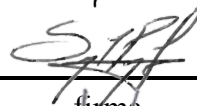
Nombre coordinador del Proyecto de investigación

Ing. Agr. Augusto Saúl Guerra Gutiérrez

Vo.Bo. Nombre coordinador del Programa Universitario

Ing. Agr. MARN Julio Rufino Salazar

Vo.Bo. Nombre del Coordinador General de Programas


Firma

Firma

Firma

Ing. MARN Julio Rufino Salazar Pérez
Coordinador General de Programas
Digi USAC