

UNIVERSIDAD DE SAN CARLOS DE GUATEMALA
FACULTAD DE CIENCIAS QUÍMICAS Y FARMACIA
ESCUELA DE BIOLOGÍA



Análisis de Endemismos y Diversidad Filogenética de los Lagartos
(Squamata: Lacertilia) Guatemaltecos

Presentado por

Jacob de Jesús Álvarez Requena

Biólogo

Guatemala, octubre 2021

UNIVERSIDAD DE SAN CARLOS DE GUATEMALA
FACULTAD DE CIENCIAS QUÍMICAS Y FARMACIA
ESCUELA DE BIOLOGÍA

Análisis de Endemismos y Diversidad Filogenética de los Lagartos
(Squamata: Lacertilia) Guatemaltecos

INFORME DE TESIS

Presentado por

Jacob de Jesús Alvarez Requena

Para optar al título de
Biólogo

Guatemala, octubre 2021

Junta Directiva

Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia

M. A. Pablo Ernesto Oliva Soto	Decano
Licda. Miriam Roxana Marroquín Leiva	Secretaria
Dr. Juan Francisco Pérez Sabino	Vocal I
Dr. Roberto Flores Arzú	Vocal II
Lic. Carlos Manuel Maldonado Aguilera	Vocal III
Br. Giovanni Rafael Funes Tobar	Vocal IV
Br. Carol Merací Cáceros Castañeda	Vocal V

Dedicatoria

A la vida, por todas sus maravillosas formas de expresión.

Al pueblo de Guatemala, por su alegría, bondad, y calidez, a pesar de las circunstancias que se les imponen.

A quienes luchan incansablemente por la equidad y la paz, y también a quienes luchan por la protección de la madre naturaleza, que su llama no se apague.

A nuestros colegas y amistades que se graduaron muy pronto de esta vida, un gran abrazo para ustedes, en especial Momo y Chofo.

A mis sobrinas, Emma y Victoria, que logren vivir de manera plena y sin miedo, que sus sueños se cumplan y encuentren la felicidad en la forma que ellas decidan.

Agradecimientos

- A mis padres: Por todo lo que me han dado y todo lo que me han enseñado, por ser ejemplo de vida y de valores, por permitirme ser quien soy, y sobre todo por su amor. Este logro es más suyo que mío. Los amo.
- A mis hermanos: Por estar siempre ahí, molestándonos, apoyándonos, y cuidándonos. También son ejemplo de vida y siempre les desearé lo mejor. También los amo.
- A Mariela Cano: Mi compañera de vida, por su amor, sus cuidados, y su apoyo, te amo. También a su familia, por su cálida acogida como uno de los suyos desde un inicio.
- A mis familiares: Tíos, tías, primos y primas. Gracias por sus atenciones y cuidados, y por estar ahí. Soy una mezcla de ideas y experiencias que los incluye a ustedes como parte del todo.
- A mis hermanos: Hijos de su madre y padre y no de los míos. Andrés, Guayo, Pedro, Chepe, siempre desearé lo mejor para cada uno de ustedes, para sus familias, y agradezco a la vida el conocerlos.
- A mi otra familia: Familia Martínez Romero, porque desde hace años son como un segundo hogar, gracias por soportarnos y tener siempre las puertas abiertas a recibirnos.
- A mis compañeros: Y colegas que conocí durante mi carrera. En realidad fueron un montón, gracias por hacer este ciclo agradable y, aunque no les haga mención, les estimo y les deseo éxitos en todo. Saludos especiales a los del grupito Juanpa, Carol, Bárbara, Mafer, Claudia, Héisel, Juan, Edwin, Peque; y a Chiva, Alecita, Salva, Jocy, Andrews, Trucha, Paula, Sara, Silvia, Nemo, Mónica, Checha, Lourdes, Majó Chang, Andreas (Paz y Pérez), Nutri, Lee, Jorge, Renato, Compota, Jorgito, Ale Morales, Yorik, y Astrid.

A mis alumnos: Gracias por demostrarme que sí puedo y que sí me gusta la docencia, gracias por permitirme enseñarles y también aprender de ustedes. Saludos especiales a Óscar, Xiloj, Isabel, Myrna, Javier, Daniel, Natalia, Jerry, Camila, Yozhi, Kitze, Karen, Vivi, Melanie, Rosa, Ceci, Alejandra, Sofi Castillo, Naara, Byron, Otto, Sofi Mendoza, Edna, Gabriela, y Ricardo.

A la EB-USAC: A los docentes y auxiliares, gracias por todo lo que nos enseñaron, tanto en lo profesional como de la vida, y por la amistad obtenida con la mayoría de ustedes. Así también, a todo el personal administrativo por su amabilidad, haciendo, junto con el personal docente, que la Escuela de Biología se sienta como una gran familia.

Al MUSHNAT: Por recibirme siempre con los brazos abiertos, haciéndome sentir siempre parte de ustedes. En especial a Lucía Prado y Esvin Mendoza.

A mi asesor: Carlos Vásquez, por su amistad, su apoyo y motivación, no solo en esta etapa sino a lo largo de toda mi carrera universitaria.

A mi revisor: Sergio Pérez, por la reciente amistad, y también por su apoyo y motivación, desde sus comentarios con la idea inicial hasta la culminación de este proyecto.

Y a quienes han estado en alguna parte de mi vida, en especial durante mi carrera universitaria, gracias por todas las experiencias y vivencias que hemos compartido y que me han formado hasta llegar a ser el de hoy.

Índice

1. Introducción.....	1
2. Referente teórico.....	2
2.1 Respecto al área de estudio: Guatemala	2
2.2 Respecto a Lacertilia y su estudio en el país	3
2.3 Respecto a los métodos del estudio	6
2.3.1 Distribución de las especies.....	6
2.3.2 Análisis de endemismos en cuadrantes.....	8
2.3.3 Filodiversidad	9
3. Justificación	12
4. Objetivos.....	15
4.1 General.....	15
4.2 Específicos.....	15
5. Hipótesis	16
6. Metodología.....	17
6.1 Población y muestra	17
6.2 Recolección de datos	17
6.3 Análisis de datos: distribución potencial y áreas de endemismo.....	18
6.4 Análisis de datos: filodiversidad.....	20
7. Resultados.....	23
8. Discusión	36
8.1 Distribución potencial y análisis de endemismos.....	36
8.2 Análisis de diversidad taxonómica y filodiversidad.....	42
9. Conclusiones.....	51
10. Recomendaciones	53
11. Referencias bibliográficas	55
12. Anexos	61

Índice de Cuadros

Cuadro No. 1. Comparación diversidad alfa taxonómica y diversidad alfa filogenética de Lacertilia en Guatemala, según las áreas estudiadas.	31
Cuadro No. 2. Listado de las 90 especies de lagartos guatemaltecos mostrando el análisis en que fueron empleadas.	66
Cuadro No. 3. Valores de dispersión de la diversidad filogenética para las áreas faunísticas de Campbell y Vannini (1989).	83
Cuadro No. 4. Valores de dispersión de la diversidad filogenética para las áreas propuestas por este estudio.	83

Índice de Figuras

Figura No. 1. Áreas de endemismo obtenidas tras el análisis de los cladogramas resultantes del análisis de parsimonia de endemismos realizado en TNT®	24
Figura No. 2. Comparación entre las áreas de endemismo propuestas por este estudio y las áreas faunísticas de Campbell y Vannini (1989).	25
Figura No. 3. Relación entre las áreas de endemismo propuestas por este estudio y las áreas protegidas del país.....	28
Figura No. 4. Filogenia de Lacertilia para Guatemala	29
Figura No. 5. Relación entre riqueza y diversidad filogenética para las áreas faunísticas de Campbell y Vannini (1989) y las áreas propuestas por este estudio.....	32
Figura No. 6. Agrupación de las áreas faunísticas de Campbell y Vannini (1989) según la reevaluación de diversidad beta taxonómica y su filobetadiversidad.	33
Figura No. 7. Agrupación de las áreas de endemismo propuestas por este estudio según su diversidad beta taxonómica y su filobetadiversidad.....	34
Figura No. 8. Dispersión de la diversidad filogenética alfa y beta para las áreas faunísticas de Campbell y Vannini (1989) y las áreas propuestas por este estudio.....	35
Figura No. 9. Áreas faunísticas de Guatemala y Belice, propuestas por Stuart (1943, 1956) y modificadas por Campbell y Vannini (1989).....	61
Figura No. 10. Áreas de endemismo de herpetofauna en Centroamérica, según Savage (1982).....	62
Figura No. 11. Áreas de endemismo de bosques nubosos basadas en la distribución de Passalidae y otros coleópteros en Guatemala y otras áreas adyacentes, según Schuster y Cano (2006).....	62
Figura No. 12. Unidades biogeográficas de Guatemala, según Méndez (2008).	63

Figura No. 13. Provincias fisiográficas de Centroamérica según Marshall (2007).....	64
Figura No. 14. Principales rutas de dispersión de la herpetofauna en Centroamérica.	65
Figura No. 15. Distribución potencial de las especies de la familia Anguidae	67
Figura No. 16. Distribución potencial de <i>Mesaspis moreletii</i> (Anguidae), de las familias Corytophanidae, Eublepharidae, y de <i>Hemidactylus frenatus</i> (Gekkonidae).....	68
Figura No. 17. Distribución potencial de la familia Dactyloidae (en parte).	69
Figura No. 18. Distribución potencial de la familia Dactyloidae (en parte).	70
Figura No. 19. Distribución potencial de las familias Dactyloidae (en parte), Gymnophthalmidae, Helodermatidae, y Xenosauridae	71
Figura No. 20. Distribución potencial las familias Iguanidae y Sphaerodactylidae	72
Figura No. 21. Distribución potencial de la familia Phrynosomatidae (en parte).....	73
Figura No. 22. Distribución potencial de la familia Phrynosomatidae (en parte).....	74
Figura No. 23. Distribución potencial de la familia Scincidae	75
Figura No. 24. Distribución potencial de la familia Teiidae (en parte).....	76
Figura No. 25. Distribución potencial de las familias Teiidae (en parte) y Phyllodactylidae.	77
Figura No. 26. Filogenia de Lacertilia en las áreas faunísticas PET y QUE.....	78
Figura No. 27. Filogenia de Lacertilia en las áreas faunísticas SER y HUE.	79
Figura No. 28. Filogenia de Lacertilia en las áreas faunísticas FUE y ZAC.	79
Figura No. 29. Filogenia de Lacertilia en las áreas faunísticas JAL y ESC.....	80
Figura No. 30. Filogenia de Lacertilia en las áreas de endemismo propuestas TBPno y TBPn.	80
Figura No. 31. Filogenia de Lacertilia en las áreas de endemismo propuestas TBPs y TACS.	81
Figura No. 32. Filogenia de Lacertilia en las áreas de endemismo propuestas TACC y VMSM. ...	81
Figura No. 33. Filogenia de Lacertilia en las áreas de endemismo propuestas TAO y TAV.	82
Figura No. 34. Filogenia de Lacertilia en el área de endemismo propuesta TBS.	82

Resumen

Los estudios de lagartos en Guatemala han priorizado brindar aportes respecto al estado de las poblaciones/comunidades en determinadas áreas, ocasionalmente ampliando el número de especímenes en las colecciones científicas. Con motivo de aprovechar estos registros, se realizó un análisis de parsimonia de endemismos, partiendo de las distribuciones potenciales de estos reptiles, para identificar patrones generales de distribución y comparar los mismos con las áreas faunísticas de Campbell y Vannini (1989). Se obtuvieron nueve áreas de endemismo, las cuales guardan similitudes con las áreas faunísticas y con otras propuestas de regionalización, evidenciándose un fuerte vínculo con la historia fisiográfica del país. Con la filogenia de Lacertilia para Guatemala se hizo un análisis de filodiversidad para la reevaluación de las áreas faunísticas y para las áreas de endemismo. El cálculo de filoalfadiversidad mostró una correlación positiva ($r_s=0.8$, aproximado) entre la diversidad taxonómica y filogenética para ambos grupos de áreas, indicando que la diversidad filogenética aumenta conforme mayor sea la riqueza en las áreas. Las relaciones de betadiversidad se compararon mediante dendrogramas, empleando los análisis Jaccard (componente taxonómico) y UniFrac (betafilogenético). La reevaluación de las áreas faunísticas mostró dendrogramas idénticos para ambos componentes, mientras que las áreas endémicas presentaron ligera variación entre componentes; sin embargo, para ambos grupos de áreas se observaron dos patrones de agrupamiento generales, definidos por la historia fisiográfica del país. Se evaluó la relación entre diversidad filogenética alfa y beta de las áreas, comparando los valores NRI-SES D_{pw} , observando que existen especies compartidas entre sí pero con pocas especies hermanas ocurriendo dentro de ellas.

Palabras clave: *Lacertilia*, *distribución potencial*, *análisis de endemismo*, *filodiversidad*, *filobetadiversidad*.

1. Introducción

Al ser declarado Guatemala como un país megadiverso (Conap, 2014; SNUG, 2014) el interés en el medio ambiente, el desarrollo sustentable, y el apoyo a estudios de diversidad biológica se han visto favorecidos. A pesar de ello, y de la utilidad que poseen dichos estudios en la conservación de la biodiversidad, varios de los estudios suelen estar limitados a colecciones de organismos que brindan aportes al conocimiento de las poblaciones/comunidades de áreas determinadas, rara vez trascendiendo hacia estudios posteriores a partir de los registros generados (Morrone, 2000). Con motivo de aprovechar la importancia de los registros que han sido generados por diversos actores se plantea este estudio, con un enfoque biogeográfico.

Este estudio se centra en los lagartos guatemaltecos por diversos motivos, resaltando dos aspectos importantes: las tasas de dispersión del grupo Lacertilia, las cuales según Méndez (2008), son generalmente bajas y, por tanto, sus patrones de distribución pueden brindar información importante sobre procesos evolutivos y eventos históricos; y debido a que dicho grupo se incluyó en el análisis de Campbell y Vannini (1989), estudio del cual se partió para contrastar las áreas faunísticas propuestas por los autores con métodos biogeográficos que permitan evaluar la validez de tales áreas.

En la propuesta de los autores, a su vez una modificación a las áreas bióticas propuestas por Stuart (1943, 1956), se registra las especies de herpetofauna por área y se comparan las mismas mediante coeficientes de similitud. Para este estudio se realizó un análisis de endemismos, partiendo tanto de registros de localidad como de distribución potencial de las especies, para así identificar áreas endémicas dentro del país, esperando que coincidan con las áreas faunísticas de los autores. También se evaluó la filodiversidad de lagartos en el país, obteniendo un dendograma de áreas por ponderación de valores de diversidad. La agrupación obtenida por filodiversidad fue similar a la agrupación por diversidad evaluada por los autores. Ambos análisis brindan información que puede ser útil para la selección de áreas prioritarias para la conservación en función de la diversidad faunística, datos útiles para futuros programas de conservación.

2. Referente teórico

2.1 Respecto al área de estudio: Guatemala

Guatemala es un país multicultural, multilingüe, multiétnico, y ampliamente rico en biodiversidad, abarcando apenas 108,889km² de superficie. Ubicado en Centroamérica entre las coordenadas 13°44' y 18°30' de latitud norte y 87°24' y 92°14' de latitud oeste al meridiano de Greenwich, Guatemala limita al norte y oeste con México, al noreste con Belice y el golfo de Honduras, al sureste con Honduras y El Salvador, y al sur con el océano Pacífico. El país cuenta con una gran variedad climática, producto de su relieve montañoso que va desde el nivel del mar hasta los 4,220 metros de altitud y una precipitación pluvial desde 500 a 6,000mm anuales (Castañeda, 2008; Ine, 2011; Marn, 2017; SNUG, 2014). A pesar de su variación climática, Guatemala cuenta con dos estaciones bien marcadas: la época seca, que abarca desde noviembre a abril, y la época lluviosa, de mayo a octubre (Marn, 2017).

Con un relieve diverso de altas montañas y volcanes que alternan con profundos valles y depresiones, Guatemala se encuentra ubicado en el extremo sur del sistema montañoso del oeste de Norteamérica, formando dos orientaciones estructurales y fisiográficas: la Sierra del Norte de América Central y la Provincia Volcánica. Como resultado de complejos procesos geológicos y su ubicación, el país cuenta con cinco provincias geológicas: la Planicie Costera del Pacífico, las Tierras Volcánicas, la Cordillera Central, las Tierras Bajas de Petén, y las Tierras Metamórficas (Marn, 2017). A nivel de cuencas, el país se conforma por 38 cuencas hidrográficas que determina la red pluvial, integrado por tres vertientes hidrográficas principales: la Vertiente del Pacífico formada por 18 cuencas, la Vertiente del Mar Caribe formada por 7 cuencas, y la Vertiente del Golfo de México que posee 10 cuencas (incluyendo las mayores del país) (SNUG, 2014).

Para delimitar el país, a nivel ecológico, se han utilizado diversos sistemas fisiográficos, florísticos y ecosistemáticos, todos con sus ventajas y desventajas, dependiendo del propósito. Así resultan variedad de unidades identificables, clasificadas en 10 regiones fisiográficas, 7 biomas, 14 ecorregiones, 66 ecosistemas (41 naturales y 25 intervenidos con actividad antropogénica), y 14 zonas de vida de acuerdo al sistema Holdridge (Castañeda, 2008).

Guatemala cuenta, aproximadamente, con 14,997 especies de flora y fauna, de las cuales 5.6% (836 especies) son endémicas nacionales, 69% plantas y 31% animales. Actualmente el país forma parte del Grupo de Países Megadiversos Afines, de la Convención sobre Diversidad Biológica de la Organización de Naciones Unidas; sin embargo, aproximadamente 1,287 especies de esta alta diversidad biológica están siendo fuertemente presionadas por el ser humano. En cuanto a la situación ambiental del país, el principal problema se expresa como una deficiente gestión ambiental y uso insostenible de los bienes y servicios naturales. A criterio de expertos en el tema, las principales causas de dicha problemática son de orden institucional (gobernabilidad y gobernanza, marco político-legal), económico, social, y natural. Los principales problemas ambientales constituyen la deforestación, erosión acelerada del suelo, contaminación por agroquímicos, contaminación de aire, agua, suelo y alimentos, y el rápido crecimiento poblacional produce una presión sobre los recursos del país. En los últimos años el impacto del cambio climático ha sido drástico en el país, al punto que Guatemala fue reconocido como el segundo país más afectado del mundo por el cambio climático según la Conferencia Mundial de Cambio Climático de las Naciones Unidas, realizada en Durban, Sudáfrica, en 2011 (Conap, 2014; SNUG, 2014).

2.2 Respecto a Lacertilia y su estudio en el país

El suborden Lacertilia está representado por numerosas especies de lagartos y lagartijas presentes tanto en regiones templadas como regiones tropicales del globo. Son reptiles con un cuerpo más o menos alargado terminado en una cola, provistos de gran variedad de tipos de escamas en su cuerpo, piernas presentes en la gran mayoría, párpados

generalmente presentes, orificio respiratorio como corte transverso, mandíbulas dentadas firmemente unidas por una sutura ósea, y que junto con otras características, especialmente del esqueleto, se separan del resto de reptiles (Hickman, Roberts, & Larson, 2001; Kardong, 2007; Shufeldt, 2005). Poseen tasas de dispersión generalmente bajas y por lo tanto sus patrones de distribución pueden brindar información muy importante sobre los procesos evolutivos y su relación con los eventos históricos de amplia escala (Méndez, 2008).

En Guatemala existen 263 especies de reptiles (32 familias y 104 géneros), de las cuales 93 especies corresponden a lagartos, distribuidos en 15 familias y 28 géneros (Acevedo et al, 2010; Méndez, 2008; Uetz & Hosek, 2015). Según Acevedo y colaboradores (2010) las familias más diversas son Phrynosomatidae (2 géneros, 18 especies) y Polychrotidae (1 género, 20 especies); y 24 especies del total de escamados del país (tanto serpientes como lagartos) son endémicas (9.8%), correspondiendo un 5.3% a lagartos, específicamente las familias Anguidae (9 especies, 3.7%), Polychrotidae (3 especies, 1.2%), e Iguanidae (1 especie, 0.4%). De acuerdo a los Punteos de Vulnerabilidad Ambiental (EVS, por sus siglas en inglés), 20 especies de lagartijas (21.5%) se encuentran catalogadas en alta vulnerabilidad, 42 (45.2%) especies en media vulnerabilidad, y 30 (32.3%) especies en baja vulnerabilidad; por su lado la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN, por sus siglas en inglés) considera que existen 4 especies de lagartijas en categoría de amenaza crítica, 9 especies amenazadas, 7 especies vulnerables, 8 especies cercanamente amenazadas, 59 especies de baja prioridad, y 5 especies se encuentran con deficiencia de datos (Acevedo et al., 2010).

A pesar de lo mencionado, son pocos los estudios biogeográficos realizados para el grupo que contribuyan a la conservación del mismo, así como a la conservación de las áreas que estos habitan y comparten con otros grupos taxonómicos. En Guatemala los estudios sobre herpetofauna (anfibios y reptiles) comenzaron siendo únicamente listados, descripciones o inventarios de especies: desde estudios locales como los realizados por Stuart (1943, 1948, 1956, entre otros), Campbell y Vannini (1989), Campbell (1998), Köhler y Acevedo (2004);

hasta trabajos de mayor escala como los realizados por Savage (1966, 1982) y Köhler (2008) para Centroamérica, o Peters y colaboradores (1986) para la región Neotropical. Recientemente se ha incrementado el número de estudios que integran diversos índices y estimadores para comprender mejor la composición de las comunidades de herpetofauna, o bien recopilaciones de información con un análisis más integro respecto al estado de conservación de los reptiles en el país, entre los cuales cabe mencionar Acevedo (2006), Vásquez-Almazán (2006, 2010a, 2010b), Conde y Vásquez-Almazán (2009), Acevedo y colaboradores (2010), entre otros. Así también, es importante resaltar algunos estudios realizados principalmente por investigadores extranjeros enfocados en una especie particular, como lo pueden ser el de Hasbún y colaboradores (2005), enfocándose en lagartijas de cola espinada, o los de Domínguez-Vega y colaboradores (2012) y de Reiserer y colaboradores (2013), enfocándose en el lagarto escorpión (*Heloderma horridum*).

El trabajo realizado por Campbell y Vannini (1989) parte de la propuesta de regiones bióticas realizada con salamandras de Stuart (1943, 1956), y es una modificación a las mismas formulando lo que ellos prefieren referir como áreas faunísticas luego de estudiar la herpetofauna (**Anexo 1**). En su propuesta parten de un total de 326 especies de anfibios y reptiles conocidos (a la fecha del estudio) para Guatemala y Belice (incluyen a Belice bajo el supuesto que la composición de la herpetofauna del mismo no difiere apreciablemente de la que se encuentra en El Petén), y considerando las ocho áreas bióticas propuestas por Stuart proponen una modificación *a priori* a las mismas planteando las áreas faunísticas. Considerando las áreas faunísticas elaboraron una matriz de presencia para cada especie herpetofaunística dentro de cada región, asignando además el rango altitudinal que la especie abarca basándose para los rangos verticales en especímenes de museo y literatura. Entre algunos de los resultados hallados en su estudio resaltan que la riqueza de lagartijas y serpientes es más alta en el área de Petén, y que las áreas Quechiana-Serrana fueron las que presentaron mayor similitud de especies de reptiles entre todas las áreas estudiadas. Respecto a la distribución vertical de los reptiles observaron que el número de especies se mantiene relativamente constante de 0-1,200msnm, un leve aumento ocurre entre los 1,200-1,400msnm, seguido luego por un continuo deceso conforme aumenta la altitud.

2.3 Respecto a los métodos del estudio

La biogeografía se encarga de estudiar la distribución geográfica de los seres vivos, no limitándose únicamente a la ubicación geográfica de los taxones, sino ocupándose también de conocer las relaciones de estos con el ambiente, las causas de su distribución geográfica, las relaciones entre unos y otros, y las modificaciones ocurridas en su distribución a lo largo de la historia de la Tierra; de manera más sencilla estudia la dimensión espacial-temporal de la evolución biológica (Cabrera & Willink, 1973; Zunnino & Zullini, 2003). Según Morrone (2000) la biogeografía, como disciplina encargada de analizar e interpretar los patrones de distribución de los seres vivos, está destinada a cumplir un papel importante en la conservación de la biodiversidad, aportando criterios objetivos para sistematizar los patrones de la biodiversidad y determinar áreas prioritarias para conservación.

2.3.1 Distribución de las especies

Dado que la biogeografía estudia la dimensión espacial, se requieren métodos para establecer o delimitar áreas de distribución de los organismos en un mapa; según Posadas y Miranda-Esquivel (1999:2) “*la biogeografía es un componente de la biología comparada, disciplina que requiere unidades naturales de estudio*”. De tal manera, así como para la sistemática la unidad es la especie, para la biogeografía histórica la unidad de estudio es el área de endemismo, correspondiendo la delimitación de las mismas el primer paso en estudios biogeográficos (Llorente-Bousquets & Morrone, 2001; Szumik, Casagrande, & Roig, 2006; Zunnino & Zullini, 2003).

Un área de distribución geográfica resulta de la inferencia acerca de cuál es el área con mayor probabilidad de que una determinada especie esté presente, y puede caracterizarse en términos de tamaño, ubicación geográfica, y continuidad, siendo en general la continuidad/discontinuidad un efecto de la escala de estudio. Una forma común de representar las áreas de distribución de las especies consiste en graficar los registros de las localidades de colecta/observación de las especies sobre un mapa, para ello colocando puntos en el mapa según las referencias geográficas que cada localidad de colecta/observación posea hasta completar el mismo (Llorente-Bousquets & Morrone,

2001; Zunnino & Zullini, 2003). Existen varios métodos aerogeográficos que permiten delimitar de mejor manera las áreas de distribución, sin embargo para este estudio se empleará un método de cuadrícula, el cual permite llenar con los registros de especies el mapa, adicionando gradientes de color en las cuadrículas si se desea resaltar la intensidad de la riqueza en las mismas, áreas que a nivel biogeográfico representarían zonas de endemismo por corresponder a regiones donde se sobreponen las áreas de distribución de diferentes especies (Espinosa, Morrone, Llorente, & Flores, 2002; Morrone, 2001).

Morrone (2014) plantea que cuando hay suficiente información, los registros de localidades son óptimos; sin embargo, cuando los datos son escasos, los métodos de modelado de áreas son adecuados. Los modelos de predicción de especies basados en condiciones ambientales de los sitios de ocurrencia constituyen una técnica importante en el análisis biológico, siendo útiles tanto para planificación de reservas, ecología, evolución, epidemiología, entre otros. Para la distribución potencial de especies se empleará el programa MaxEnt[®] el cual parte del principio de máxima entropía y genera distribuciones de probabilidad de forma sistemática y objetiva (Phillips, Anderson, & Schapire, 2006).

MaxEnt[®] funciona como un modelo basado en nicho, modelo el cual representa una aproximación del nicho ecológico de una especie en determinadas dimensiones ambientales. A pesar de que los modelos basados en nicho describen una idoneidad en un espacio ecológico, su proyección es típicamente mostrada en espacio geográfico, mostrando un área geográfica de presencia potencial para las especies. MaxEnt[®] es un método de modelado en los cuales los píxeles de estudio del área conforman el espacio en el cual la probabilidad de distribución es definida, correspondiendo los píxeles con ocurrencia de especie como los puntos de muestreo, y las características de dicho píxel serán las variables ambientales que el mismo posee; y a partir de dichas características modelará la distribución potencial de la especie en el resto del mapa. Entre las principales ventajas de MaxEnt[®] resaltan: (1) requiere solamente de datos de presencia junto con datos ambientales, lo cual en varias regiones del trópico es altamente útil puesto que solamente se tienen registros de presencia y no se poseen estudios sobre vacíos en la distribución de

especies, (2) puede utilizar datos continuos como categóricos, (3) la distribución de máxima entropía posee una definición matemática concisa (Phillips, Anderson, & Schapire, 2006).

2.3.2 Análisis de endemismos en cuadrantes

Las áreas de distribución de los organismos pueden presentarse superpuestas o separadas, y para que ocurra una disyunción real se requiere del reconocimiento de una barrera real a la dispersión de los individuos pertenecientes a poblaciones separadas por dicha barrera (Llorente-Bousquets & Morrone, 2001; Zunnino & Zullini, 2003). Existen diferentes casos de superposición de áreas, y el criterio para decidir si dos especies superponen sus distribuciones o no, dependerá de la escala del mapa que se use (Llorente-Bousquets & Morrone, 2001). Existen cuatro tipos básicos de relación entre las áreas de distribución: (1) homopatría cuando hay solapamiento total entre dos áreas, (2) endopatría cuando un área es contenida dentro de la otra, (3) alelopatría cuando las dos áreas son diferentes, pero muestran una intersección no vacía, y (4) alopatría cuando las dos áreas son completamente excluyentes. Sin embargo, cuando dos o más especies de distribución continua que muestran una gran coincidencia en su ubicación, tamaño y forma, son homopátridas, se denominan endémicas, configurando así un área de endemismo (Llorente-Bousquets & Morrone, 2001; Szumik, Casagrande, & Roig, 2006; Zunnino & Zullini, 2003). Es decir, un área de endemismo se define a partir de la superposición de las áreas de distribución de dos o más especies (una homología espacial).

De acuerdo a Morrone (2000), las áreas de endemismo son el resultado de una combinación de factores históricos y ecológicos. El Análisis de Parsimonia de Endemismos (PAE) es un método que permite generar hipótesis refutables y al mismo tiempo permite visualizar los procesos ecológicos e históricos. Según Alcaraz (2009) la incapacidad del PAE para realizar una reconstrucción histórica se vuelve una ventaja para identificar las áreas de endemismo. El PAE ha sido ampliamente utilizado por diversos autores, teniendo tanto críticas positivas como negativas; sin embargo, Morrone (2014) concluye que el PAE es neutral independientemente del proceso biogeográfico involucrado, tanto la historia como la ecología juegan un rol en determinar los componentes bióticos. El PAE ha empleado una

variedad de unidades biogeográficas, siendo los puntos de localidad frecuentemente utilizados en los análisis, así como en estudios relacionados a *taxa* recientes. Morrone (1994) propone el uso de una grilla de celdas cuando el objetivo del análisis es identificar las áreas de endemismo, y desde entonces ha sido ampliamente utilizado. Los datos de localidad pueden estar fragmentados geográficamente, por lo cual algunos autores han utilizado proyecciones de nicho ecológico para proveer una distribución potencial y así cubrir la escasez de localidades para algunos *taxa* (Morrone, 2014). De manera resumida, los pasos que requiere un PAE son los siguientes: (1) construcción de una grilla que divida el área de estudio en cuadrantes, (2) obtención de los datos de distribución de los *taxa* a estudiar, (3) construcción de una matriz de presencia/ausencia de *taxa* por cuadrantes, (4) análisis de la matriz utilizando un algoritmo de parsimonia, (5) selección de las áreas de endemismo en base al cladograma obtenido en el paso anterior, (6) delineado de las áreas de endemismo en el mapa (Morrone, 1994; Posadas & Miranda-Esquivel, 1999).

2.3.3 Filodiversidad

De manera sencilla se entiende diversidad alfa como la biodiversidad intrínseca de cada comunidad o región, es decir, es la cantidad de especies que habitan en ella; mientras que la diversidad beta comprende aquella tasa de cambio en especies entre dos comunidades o áreas, reflejando por lo tanto la diferencia de composición (Moreno, 2001). Los estudios de diversidad nos brindan un primer acercamiento para conocer la composición de especies en una comunidad o área, pero consideran a las especies como elementos propios de una misma temporalidad, dejando de lado la historia evolutiva de las mismas (Pool, Grenouillet, & Villéger, 2014; Swenson et al., 2012).

La diversidad alfa filogenética, usualmente referida simplemente como filodiversidad (o diversidad filogenética -PD), es una medida de diversidad que nos dice que tan diferentes son las especies de un lugar en términos de la historia evolutiva que comparten entre sí, y para estimar la diversidad filogenética de las comunidades se suma el total del largo de las ramas del árbol filogenético de las especies restringidas a cada comunidad o área (Chávez et al., 2015; Faith, 1992; Pool, Grenouillet, & Villéger, 2014). Caracterizar la diversidad

filogenética puede identificar la habilidad de una comunidad de generar nuevas soluciones evolutivas conforme las condiciones ambientales varíen en el futuro y puede servir como una diversidad funcional no medida (Pool, Grenouillet, & Villéger, 2014).

Otras medidas comunes de evaluar la diversidad alfa filogenética corresponden al uso del índice de relación neta (NRI) y el índice de taxón más cercano (NTI). El NRI es una medida del tamaño del efecto estandarizado (SES) de la distancia media filogenética por pares (MPD) de todos los individuos o especies en un ensamble. El NTI también es una medida SES, excepto que el valor observado a calcular es la distancia media al taxón más cercano (MNTD) entre individuos o especies en la comunidad. El NRI es un indicador basal de la dispersión en un ensamble, mientras que el NTI indica una estructura filogenética terminal del ensamble o comunidad, complementando la medida basal del NRI. (Da Silva et al., 2014; González-Caro et al., 2014; Swenson et al., 2012).

La diversidad beta filogenética (o filobetadiversidad) mide cómo las relaciones filogenéticas cambian en el tiempo y en el espacio, de la misma manera que la diversidad beta mide el cambio en la composición de especies a través del espacio (Chávez et al., 2015; González-Caro et al., 2014; Swenson et al., 2012). Al medir la distancia filogenética entre comunidades, la filobetadiversidad permite conectar procesos locales, como interacciones bióticas, con procesos más regionales incluyendo caracteres evolutivos y especiación (Graham & Fine, 2008). Cuando se combina con medidas tradicionales de betadiversidad, análisis de gradientes ambientales o modelados de nicho ecológico, la filobetadiversidad puede proveer ideas significantes a los mecanismos subyacentes a los patrones actuales de diversidad biológica (Graham & Fine, 2008).

La filobetadiversidad puede expandirse hacia dos dimensiones del estudio de la biodiversidad; tiempo y espacio, que son foco importante en teorías macroecológicas y biogeográficas. Al ser betadiversidad un cambio en la composición de especies a través del espacio, la filobetadiversidad puede ser comprendida como la betadiversidad con una dimensión temporal que cuantifica como las relaciones filogenéticas entre las especies

cambian en el espacio. De esta manera la betadiversidad y la filobetadiversidad entre dos sitios serían exactamente la misma si todas las especies en el *pool* regional estuvieran igualmente emparentadas, sin embargo, sabemos que esto no es probable puesto que las poblaciones y especies poseen diferentes “edades” de ancestros comunes y divergencia (Graham & Fine, 2008). Es por ello que la filobetadiversidad extiende la investigación en el arreglo filogenético de la comunidad y el mapeo geográfico de la diversidad filogenética al cuantificar explícitamente el cambio en los patrones filogenéticos a través del espacio geográfico, usualmente en función a gradientes ambientales y barreras geográficas (Graham & Fine, 2008).

Estudios de filobetadiversidad de clados focales suelen ser más propensos a identificar la influencia de especiación reciente, pero sufren de menor validez estadística si solamente fueron muestreadas pocas especies; en cambio, estudios de clados grandes (incluyendo mayores números de especies) son menos propensos a ser resueltos adecuadamente y por lo tanto no se visualizan patrones de especiación reciente, pero son más probables a proveer información acerca de especiación regional, extinción, y patrones biogeográficos de tiempos más antiguos (Graham & Fine, 2008). La similitud entre diferentes linajes filogenéticos a lo largo del árbol filogenético expresa una acumulación temporal de divergencia evolutiva entre clados. Divergencia evolutiva cerca de la base del árbol filogenético refleja eventos ocurridos en un distante pasado, mientras que divergencia cercana a los nodos terminales indica eventos evolutivos recientes (Da Silva et al., 2014).

3. Justificación

A nivel mundial, la herpetofauna llama la atención por la velocidad a la que se extingue, lo cual ha sido interpretado como consecuencia de los grandes cambios operados por el hombre sobre su entorno (SunaHisca, 2003). La herpetofauna posee la característica de ser de poca movilidad (Vásquez-Almazán, 2006), además de que el grupo posee particularidades a nivel biológico y ecológico que los hacen susceptibles a transformaciones en el ambiente natural, por lo cual cualquier impacto local se verá reflejado en las poblaciones de anfibios y reptiles que habitan las zonas más perturbadas (SunaHisca, 2003; Vásquez-Almazán, 2006). Debido a las particularidades que posee la herpetofauna, pueden llegar a ser considerados buenos indicadores del estado de los ecosistemas naturales, brindando información que a su vez puede ser incorporada en programas de monitoreo y formulación de planes de trabajo (SunaHisca, 2003). Además, al poseer tasas de dispersión generalmente bajas (con excepción de las tortugas marinas), sus patrones de distribución pueden brindar información muy importante sobre los procesos evolutivos y su relación con los eventos históricos de amplia escala (Méndez, 2008). Las poblaciones de reptiles a menudo alcanzan mayores densidades que las aves o mamíferos, y su participación en las cadenas tróficas es un elemento clave de la importancia de la conservación de los mismos, actuando principalmente como depredadores de artrópodos y vertebrados, grupos que en muchos casos han alcanzado la categoría de plagas por el daño que ocasionan a los cultivos agrícolas y por tanto los reptiles también son de interés humano (Aleman, 2008).

Morrone (2000) menciona que podemos considerar a los patrones de la biodiversidad como un fenómeno esencialmente espacial, pues diferentes áreas del planeta poseen distintos niveles de representación de especies y taxones supraespecíficos. Por lo tanto, resulta imprescindible desarrollar programas que documenten dichos patrones a diferentes escalas espaciales, siendo la biogeografía la disciplina encargada de analizar e interpretar dichos patrones de distribución de los seres vivos, y por tanto está destinada a cumplir un importante papel en la conservación de la biodiversidad. Los métodos biogeográficos permiten identificar centros de diversidad y la importancia relativa que los mismos poseen,

la cual puede llegar a ser clave para determinar prioridades en la selección de áreas para su conservación y el uso sustentable de diferentes ecosistemas (Álvarez & Morrone, 2004).

Durante los últimos siglos los biólogos y naturalistas han generado una enorme cantidad de información relacionada con la biodiversidad, la cual podría llegar a ser crítica para el desarrollo de una evaluación integral de la misma. Las bases de datos y las colecciones de referencia de los distintos museos y/o colecciones privadas son un centro valioso de información que puede ser utilizada para comprender mejor los patrones de distribución de las especies y ver cómo ha cambiado con el tiempo. Aun así, Morrone (2000) afirma que, a pesar de ser tan importantes dichas colecciones, los cargos de conservadores en los museos disminuyen día a día y la taxonomía ha pasado a ser una actividad académica secundaria. Los estudios de biodiversidad usualmente se limitan a “coleccionar” organismos, ello con objeto de confeccionar listas de las especies de un área o región determinada, pero son pocos los estudios posteriores que se realizan a partir de tan importantes registros.

En cuanto a los sistemas de conservación, el sistema mayormente utilizado ha sido la creación de áreas protegidas *sensu lato*, es decir cualquier área geográfica con una protección especial de la biodiversidad y sus recursos, ya sean éstas bosques comunitarios (protección por acuerdo de los pobladores que forman la comunidad) o áreas decretadas y legisladas para su protección bajo distintas categorías (gubernamentales y privadas). A nivel gubernamental y privado, es frecuente que la conservación de la naturaleza entre en conflicto con las necesidades humanas y con las estrategias de desarrollo nacional propias de cada país, por lo tanto las áreas protegidas se eligen con criterios muy diversos y a menudo conflictivos, como pueden ser en regiones de belleza paisajística y posibilidad de explotación turística, por existencia de tierras poco productivas o marginales para fines agrícolas, por la existencia de tierras fiscales, o por la gestión de conservacionistas (Álvarez & Morrone, 2004; Arzamendia & Giraud, 2004); criterios que han prevalecido en el país sobre los criterios científicos para la protección integral de la biodiversidad. Por ejemplo, en Guatemala el actual Sistema de Áreas Protegidas considera casi un 82% de la tierra protegida en la región de Petén e Izabal, algo que parece desproporcionado puesto que

principalmente se está cubriendo un tipo actual de cobertura, con varias especies de amplia distribución y valores relativamente bajos de riqueza y endemismos, comparado con otras áreas (Méndez, 2008). Por ello es esencial planificar el uso de la tierra para el desarrollo y la conservación, y designar de la manera más eficiente las áreas naturales protegidas, siendo una de las estrategias propuestas que las áreas protegidas contengan el mayor número de especies posible o que contengan un elevado número de especies endémicas (Arzamendia & Giraud, 2004). Siendo así, la información sobre los patrones de distribución de las especies y la detección de áreas de alta diversidad y endemismos pueden contribuir al desarrollo de estrategias de conservación con criterios científicos.

Por lo anterior, en el siguiente trabajo se implementaron técnicas biogeográficas que permiten reconocer los patrones de distribución de los lagartos guatemaltecos, analizando las áreas en que se presente mayor diversidad y mayor endemismo del grupo. Todo ello se logró a través de la información generada por distintos entes, particulares o grupales, que han realizado un esfuerzo de conservación mediante la generación y ampliación de las colecciones biológicas, puesto que fue a partir de distintas bases de datos que se obtuvo la información requerida para realizar los análisis propuestos.

4. Objetivos

4.1 General

- Evaluar la diversidad de los lagartos (Lacertilia) guatemaltecos mediante un análisis de endemismos y filodiversidad.

4.2 Específicos

- Establecer la distribución potencial de las especies de lagartos guatemaltecos.
- Definir las áreas de endemismos para las especies de lagartos guatemaltecos.
- Comparar la diversidad alfa y beta en las áreas faunísticas de Campbell & Vannini (1989), con el componente de la diversidad de linajes (filodiversidad alfa y beta) de Lacertilia.

5. Hipótesis

Las áreas faunísticas propuestas por Stuart (1943, 1956) y posteriormente modificadas por Campbell y Vannini (1989) presentan concordancia con las áreas de endemismos obtenidas mediante el análisis de endemismos; así también, existe una concordancia entre la diversidad de las áreas faunísticas con la filodiversidad evaluada para las mismas.

6. Metodología

6.1 Población y muestra

La población del estudio comprende 90 especies de lagartos guatemaltecos, mientras que la muestra comprende los registros de distribución potencial de los individuos de estas especies.

6.2 Recolección de datos

Para la obtención de las distribuciones potenciales de las especies se solicitaron a diversas instituciones las bases de datos de sus colecciones herpetológicas, centrándose en estos reptiles; así también, se buscaron bases de datos disponibles en la Web. Entre las instituciones o sitios de donde se obtuvieron las bases de datos se incluyen la Colección Herpetológica de la Escuela de Biología de la Universidad de San Carlos de Guatemala - USAC-, registros del Museum of Vertebrate Zoology -MVZ- de la Universidad de Berkeley California, y registros en línea disponibles en Global Biodiversity Information Facility - GBIF-. Las bases de datos fueron depuradas, eliminando inicialmente los datos “accesorios” que para los métodos a emplear son innecesarios, dejando únicamente los registros con el nombre científico de la especie, coordenadas, y altitud. Se trabajó un archivo distinto por especie, el cual incluye la información depurada para dicha especie de todas las bases de datos consultadas. Se obtuvieron registros de un total de 90 especies (**Anexo 7**), obteniendo 987 registros tras la depuración de las bases de datos.

El análisis de filodiversidad requiere de la filogenia de Lacertilia para Guatemala, para lo cual se partió de la megafilogenia de Squamata realizada por Pyron, Burbrink, y Wiens (2013), la cual es de acceso libre en el portal virtual de la revista que publicó el estudio (<http://www.biomedcentral.com/1471-2148/13/93>). En él los autores realizan una revisión a la clasificación y filogenia de la subclase Squamata, conteniendo 4,161 especies que representan el grupo, y utilizando 12 genes (7 loci nucleares y 5 genes mitocondriales) para realizar la filogenia. Para este estudio se realizó una modificación de dicha filogenia haciendo un corte con ayuda de los paquetes *ape* y *phytools* (Paradis & Schliep, 2019; Revell, 2012 y 2016) de la plataforma R[®] (R Core Team, 2012), obteniendo una filogenia

de Lacertilia para Guatemala con 58 especies incluidas (las especies restantes no están incluidas en la megafilogenia de Pyron y colaboradores).

6.3 Análisis de datos: distribución potencial y áreas de endemismo

Con el fin de establecer modelos de distribución más robustos, previo a la obtención de dicha distribución se delimitó el área geográfica a trabajar, Mesoamérica, para lo cual se modificaron las capas ambientales empleadas. Se utilizaron las capas ambientales provenientes de WorldClim[®] (Fick & Hijmans, 2017), las cuales se modificaron según la metodología propuesta por Young, Carter y Evangelista (2011) empleando los programas ArcMap[®] 10.3.1 (ESRI, 2015) y MaxEnt[®] para restringirlos a la región mesoamericana.

Para obtener las distribuciones potenciales en MaxEnt[®] se empleó un porcentaje de prueba aleatorio = 25, número máximo de interacciones = 1,000, multiplicador de regularización = 1, y un número máximo de puntos de fondo = 10,000. Los modelados se realizaron empleando 10 réplicas, de tipo sub-muestreo, guardando los archivos en formato *ascii* (.asc). Tras obtener los modelos, se empleó el programa ArcMap[®] para transformar los archivos *ascii* en archivos *raster*, y éstos a su vez se transformaron a polígonos, obteniendo así los mapas de distribución potencial de cada especie (**Anexo 8**).

El análisis de endemismos se realizó siguiendo el método propuesto por Morrone (1994, 2000, y 2014) para la ejecución de un análisis de parsimonia de endemismos (PAE). Este análisis parte de la construcción de una cuadrícula sobre el mapa del sitio de estudio, para lo cual se empleará una cuadrícula de 1° de latitud y 1° de longitud, y en dicha cuadrícula se identifican las unidades de la misma en las cuales se registran las especies, obteniendo una matriz de presencia/ausencia para las especies por área cuadrícula.

Para realizar la cuadrícula sobre el mapa de Guatemala se empleó el programa ArcView[®] 3.2 (ESRI, 1999) y posteriormente se trasladó al programa ArcMap[®], en donde se sobrepuso la distribución potencial de cada especie sobre la cuadrícula para así elaborar la matriz de presencia/ausencia. Se registró una matriz de 84x383 en el programa Excel[®]

(37,456 registros), incluyendo una columna para enraizar el árbol a un grupo externo que presenta solamente ceros. La matriz se vinculó hacia el programa estadístico Past[®] (Hammer, Harper, & Ryan, 2001), el cual permitió guardar la matriz en formato *nexus* (.nex). Una vez obtenida la matriz *nexus* se exportó al programa TNT[®] (Goloboff & Catalano, 2016), el cual sirve para realizar análisis de árboles filogenéticos, empleando el principio de máxima parsimonia o máxima simplicidad (Goloboff, Farris, & Nixon, 2003 y 2008). El análisis de parsimonia de endemismos se realizó a partir de 84 especies, puesto que las especies restantes poseían escasos registros y por lo tanto se produjo una proyección inadecuada de sus áreas de distribución potencial y no fueron consideradas para el análisis.

En TNT[®] se emplearon dos algoritmos especiales de búsqueda de árboles, *tree drifting* y *sectorial search*, así como la combinación de ambos algoritmos. Los dos algoritmos emplean como base un algoritmo heurístico de bisección y reconexión de árboles (TBR, por sus siglas en inglés). Este divide el árbol en dos partes y éstas son reconectadas a través de cada par posible de sus ramas hasta encontrar un árbol más corto, realizando dicha acción con cada taxón que es añadido y para todas las posibles divisiones del árbol (Goloboff, Farris, & Nixon, 2003 y 2008; Kitching et al., 1998). El algoritmo *tree drifting* realiza dos fases repetidas en secuencia, búsqueda y perturbación, las cuales se alternan entre sí variando entre peso óptimo y peso sub-óptimo entre cada perturbación. El algoritmo *sectorial search* toma una porción del árbol y crea un set de datos reducidos para producir un análisis de dichos datos, si una mejor solución para esa porción del árbol se encuentra, ésta es reemplazada de vuelta al original; además cada cierto número de re-arreglos se realiza un TBR global. En el método combinado durante el análisis de los datos provenientes del set reducido dado por el algoritmo *sectorial search* se ejecuta también el algoritmo *tree-drifting* (Goloboff, Farris, & Nixon, 2003 y 2008).

Los cladogramas obtenidos del análisis de parsimonia representan las relaciones entre las cuadrículas, funcionando como una analogía a la sistemática filogenética al considerar a las especies como caracteres y las cuadrículas como taxones, por tanto la presencia compartida de especies representa una sinapomorfia, y dichas sinapomorfias o los grupos monofiléticos

obtenidos pueden considerarse como áreas de alto valor por su relación histórica, y por tanto áreas de importancia en la conservación (Escalante & Morrone, 2003; Posadas & Miranda-Esquivel, 1999). Dichas agrupaciones se representaron en el mapa empleando ArcMap® para así visualizarlas de mejor manera, evaluando si las mismas se acoplan al modelo de áreas faunísticas de Campbell y Vannini (1989). Las áreas propuestas también se compararon con los polígonos del Sistema Guatemalteco de Áreas Protegidas –Sigap (Conap, 2010).

6.4 Análisis de datos: filodiversidad

Tras realizar la modificación del árbol filogenético propuesto por Pyron y colaboradores (2013), se realizó un análisis de filoalfa y filobetadiversidad para el país. Para la filoalfadiversidad se empleó el índice de Faith (1992), calculando la diversidad filogenética (PD) de cada una de las áreas propuestas, siendo PD la suma total del largo de las ramas de cada especie del árbol filogenético que estén incluidas en cada área.

También se calcularon los valores NRI y NTI. Para estandarizar lo observado por los valores MPD y MNTD a lo esperado dado por la riqueza observada, se suele comparar cada medición con un modelo aleatorio de distribución nula de 1,000 comunidades construidas aleatoriamente (valor SES de cada uno), y luego se calcula el NRI (o NTI):

$$\text{NRI(NTI)} = \frac{\text{MPD(MNTD) observado} - \text{media MPD(MNTD) de múltiples ensamblajes aleatorios}}{\text{desviación estándar MPD(MNTD) de los valores aleatorios}}$$

Generalmente este valor luego se multiplica por -1, de manera que valores NRI (NTI) negativos representan patrones de agrupamiento y valores positivos patrones de sobredispersión, siendo MPD más sensitivo a patrones filogenéticos amplios en el árbol o basales y MNTD más sensitivo a patrones más cercanos a las puntas de la filogenia o terminales. Los valores p obtenidos en los modelos nulos también nos visualizan dicha relación: valores p menores a 0.5 representan agrupamiento filogenético, mientras que valores p mayores representan sobredispersión filogenética. (Da Silva et al., 2014; González-Caro et al., 2014; Swenson et al., 2012).

Para visualizar mejor las relaciones de filobetadiversidad se realizó un cluster de similitud de áreas, empleando para ello un análisis de disimilitud de fracción única (UniFrac). Este método mide la distancia filogenética entre grupos de *taxa* en el árbol filogenético como la fracción del largo de la rama del árbol que conduce a los descendientes desde un ambiente (comunidad) u otro, pero no ambos. Por tanto, capta el valor de evolución total que es único para cada estado, presumiblemente reflejando adaptación a un ambiente que sería perjudicial en otro. Este método también produce matrices de distancia describiendo las distancias filogenéticas por pares entre agrupaciones. Análisis estadísticos de agrupación o de componentes principales pueden ser aplicados a la matriz de distancia para permitir comparación entre las biotas de diferentes ambientes (Lozupone & Knight, 2005). Se ejecutó un método de agrupación de pares no ponderados con media aritmética (UPGMA) para comparar las áreas según su filobetadiversidad. De acuerdo a Pool y colaboradores (2014), el índice UniFrac es análogo al índice de disimilitud de Jaccard; por tanto, se realizaron agrupaciones de áreas según Jaccard para evaluar la betadiversidad (o beta taxonómico) y, al tener estas relaciones de áreas, se compararon con las relaciones de áreas según filobetadiversidad.

Finalmente, también se evaluó la relación entre diversidad filogenética alfa y beta. Para ello se calcularon los valores beta SES de la media de la medida de disimilitud filogenética por parejas (SES D_{pw}) y SES de la media del vecino filogenético más cercano entre dos comunidades (SES D_{nn}). Una vez calculados, se graficó la relación entre ellos y los valores alfa NRI y NTI, respectivamente (Da Silva et al, 2014; González-Caro et al., 2014; Swenson et al., 2012).

Al igual que con los valores alfa NRI y NTI, los valores beta son más sensibles a una distancia filogenética basal (SES D_{pw}) o terminal (SES D_{nn}). Así también, valores negativos indican recambio filogenético más alto de lo esperado dado el recambio taxonómico, significando que cada comunidad generalmente contiene individuos lejanamente relacionados; mientras que valores beta positivos indican recambio filogenético más bajo que lo esperado dado el recambio taxonómico, significando que el recambio entre dos

comunidades ocurre entre individuos cercanamente emparentados (González et al., 2014, Swenson et al., 2012). De acuerdo a Swenson y colaboradores (2012), D_{nn} es ideal para detectar recambio sutil en la composición entre grupos que no es detectado por medidas de evaluación por pares, mientras que D_{pw} es mejor detectado mayor recambio en la composición entre comunidades. De esta cuenta, valores positivos en el eje x de la gráfica indican sobredispersión filogenética en un ensamble y los negativos muestran agrupación filogenética; mientras que los valores positivos en el eje y indican recambio filogenético mayor al esperado entre los conjuntos y los negativos indican recambio filogenético más bajo que el esperado.

Todos los análisis de filodiversidad (alfa y beta) se ejecutaron en el ambiente de la plataforma R[®], empleando el paquete *picante* (Kembel, 2010; Kembel et al., 2010). Estos se realizaron tanto para las áreas propuestas por este estudio como para la reevaluación de las áreas faunísticas de Campbell y Vannini (1989), de estas últimas también se compararon las relaciones de áreas obtenidas por los autores con las relaciones obtenidas tras su reevaluación en este estudio.

7. Resultados

Se obtuvieron los modelos de distribución potencial de las 90 especies de lagartos guatemaltecos, los cuales en su mayoría muestran patrones de distribución amplios que abarcan gran parte del país (**Anexo 8**). De ellos, se emplearon 84 especies para realizar el análisis de endemismo, sobreponiendo sus distribuciones en una grilla o cuadrícula, la cual sirvió para crear la matriz de presencia-ausencia requerida por el análisis, constando de 383 cuadrículas y un total de 37,456 registros. Los cladogramas de áreas obtenidos por el análisis de endemismos formaron agrupaciones que son similares entre sí, evidenciándose una tendencia en cuanto a los límites o la separación de las áreas de endemismo (**Figura No. 1**). Las similitudes comprenden la formación de un área en la región sur del país, un área que comprende la Cadena Volcánica, un área grande con orientación hacia occidente y una más pequeña con orientación oriente, un área en la zona de las Verapaces, y una separación de tres áreas en las tierras bajas de la región norte del país. Así también, estos mapas comparten cierta similitud con las áreas faunísticas de Campbell y Vannini (1989).

Debido a las similitudes observadas en los tres mapas, se analizaron nuevamente los cladogramas que sustentan cada mapa y se realizó una propuesta unificada de las áreas de endemismo de Lacertilia para el país (**Figura No. 2**). Las áreas de endemismo se definieron según la siguiente nomenclatura: Tierras Bajas del Sur (TBS), Tierras Altas de la Cadena Volcánica (TAV), Tierras Altas de Cuchumatanes-Chuacús (TACC), Valle del Motagua y Sierra de las Minas (VMSM), Tierras Altas de Oriente (TAO), Tierras Altas de Chamá-Santa Cruz (TACS), Montañas Mayas y Tierras Bajas de Petén sur (TBPs), Tierras Bajas de Petén norte (TBPn), y Tierras Bajas de Petén noroeste (TBPno).

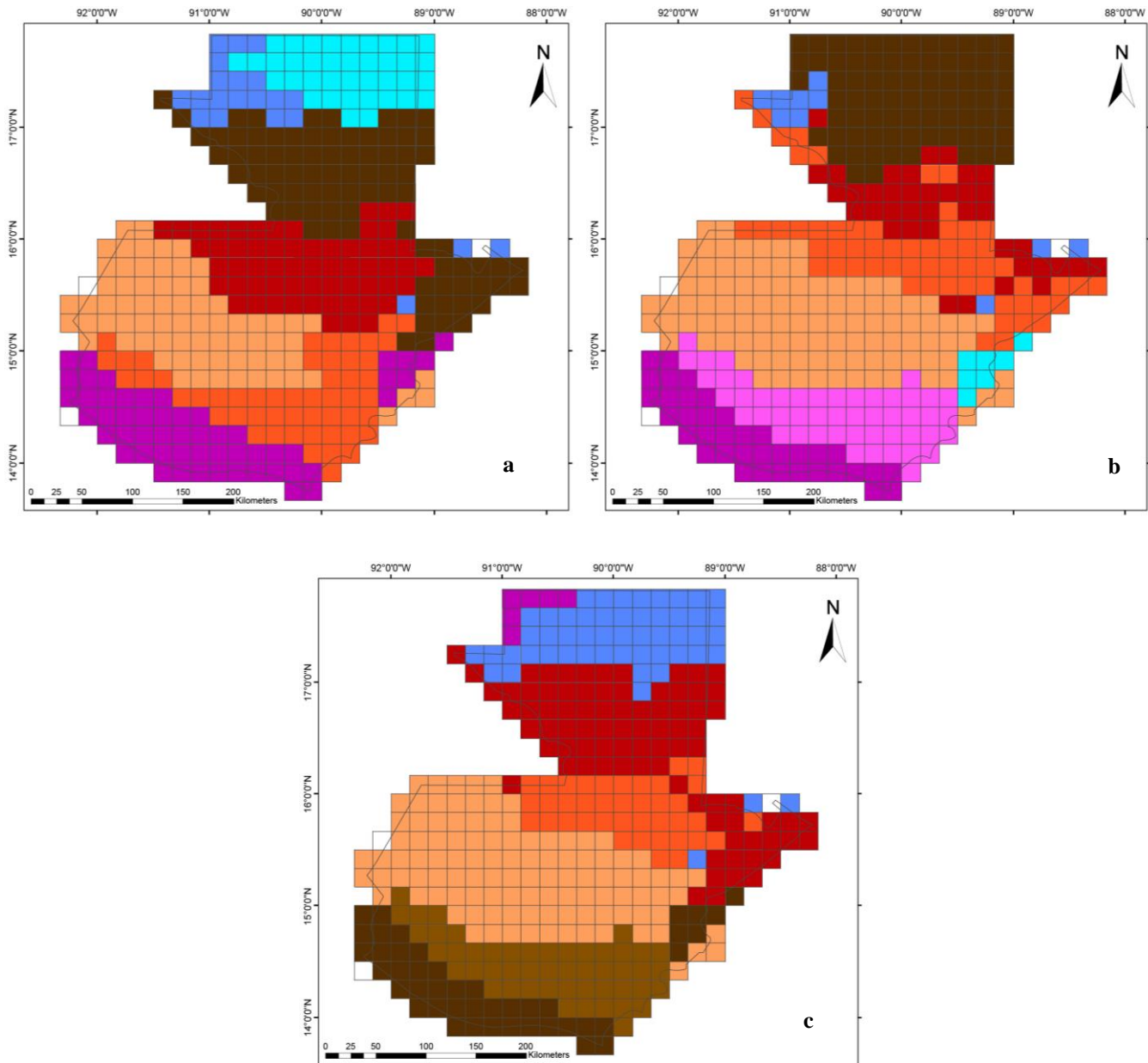


Figura No. 1. Áreas de endemismo obtenidas tras el análisis de los cladogramas resultantes del análisis de parsimonia de endemismos realizado en TNT[®]. Áreas obtenidas empleando (a) el algoritmo *tree-drifting*, (b) el algoritmo *sectorial search*, (c) y ambos algoritmos.

*Los colores empleados mantienen un orden según la historia evolutiva de los cladogramas, del ancestral al más reciente: celeste, azul, morado, lila, café oscuro, café claro, rojo, naranja oscuro, naranja claro.

Fuente: Datos experimentales

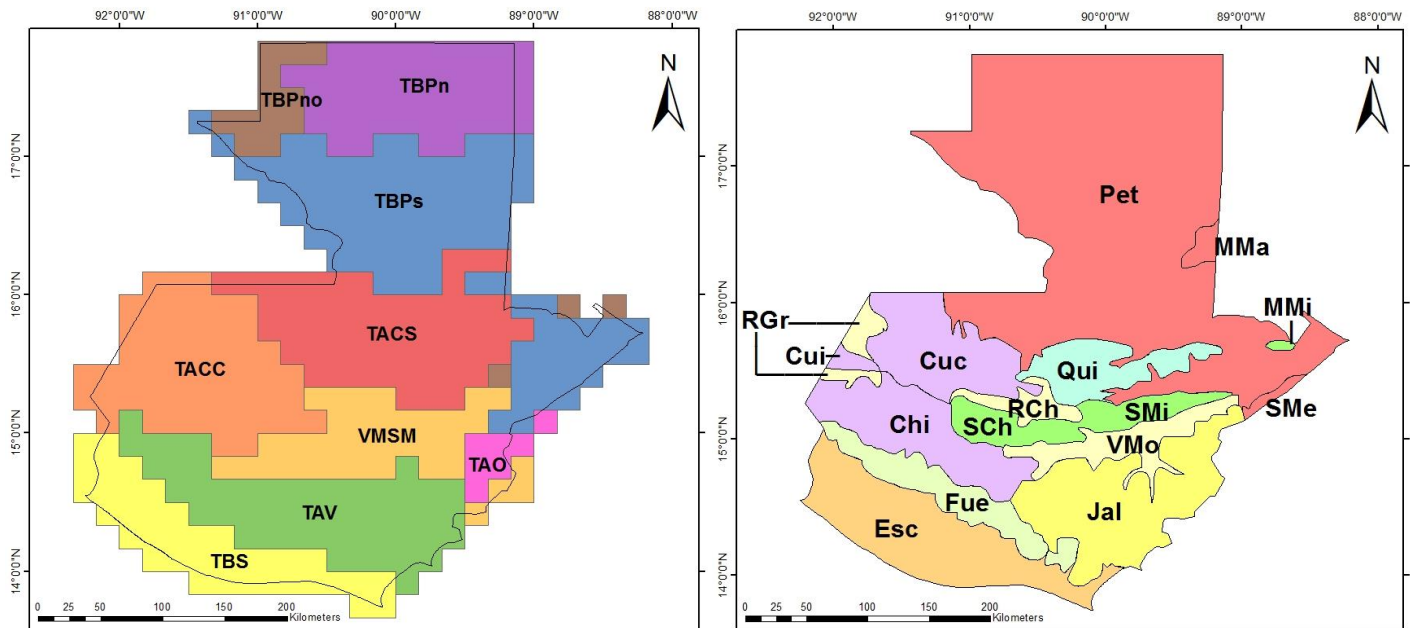


Figura No. 2. Comparación entre las áreas de endemismo propuestas por este estudio (izquierda) y las áreas faunísticas de Campbell y Vannini (1989) (derecha, redibujadas para este estudio, ver **Anexo 1** para más detalles).

*En ambos mapas los colores no representan ningún orden evolutivo o de otro tipo.

Fuente: Datos experimentales.

A continuación, se brinda una breve descripción de las áreas de endemismo propuestas, basándose principalmente en aspectos fisiográficos (según Marshall, 2007), climáticos, y tomando en cuenta algunas características de vegetación según la concordancia entre las áreas de endemismo propuestas y las áreas faunísticas de Campbell y Vannini (1989):

- **Tierras Bajas de Petén noroeste (TBPno) y Tierras Bajas de Petén norte (TBPn):** se encuentran en la provincia fisiográfica de la Plataforma de Yucatán. Se compone de amplios valles secos y algunas pequeñas montañas (menores a 450m de altura). La región presenta múltiples cenotes, fisuras, y sistemas de cuevas debido a sus suelos cársticos. Se caracteriza por pastizales y sabanas de pino-palma.

- **Montañas Mayas y Tierras Bajas de Petén sur (TBPs), Tierras Altas Chamá-Santa Cruz (TACS), y Tierras Altas Cuchumatanes-Chuacus (TACC):** se encuentran entre las provincias de las Tierras Altas Mayas (pequeñas montañas en la región noreste del país) y la Zona de la Falla del Motagua (serie de montañas y valles desarrollados al centro del país influenciados por los ríos Motagua y Polochic). A pesar de encontrarse entre las mismas provincias, variaciones según su ubicación, y por tanto en sus componentes geográficos, distinguen cada una de estas áreas de endemismo.

El área **TACC** se forma gracias a la Sierra Madre, conformando la Sierra de los Cuchumatanes en el occidente del país. Consiste de una serie amplia de grandes montañas (mayores a 3,800m de altura), compuesta por rocas metamórficas y sedimentarias. Se considera que esta región estuvo congelada durante el Pleistoceno. Se caracteriza por bosques húmedos montanos de pino-encino.

El área **TACS** es una prolongación del extremo este de los Cuchumatanes, conformando las montañas de las Sierras Chamá y Santa Cruz. Presentan un paisaje montañoso de elevación moderada (no superior a los 2,500m de altura) con crestas cortadas por drenajes y arroyos serpenteantes. Se caracteriza por bosques montanos que incluyen también los bosques húmedos subtropicales y bosques nubosos.

El área **TBPs** se conforma de amplios valles y algunas montañas provenientes de dos sistemas montañosos de pequeña altura (Sierra de Lacandón y Montañas Maya, no superiores a 800m y 1,200m de altura, respectivamente), incluyendo una depresión grande que forma el Lago de Izabal. Se caracteriza por bosques tropicales húmedos y bosques tropicales secos.

- **Valle del Motagua y Sierra de las Minas (VMSM):** se encuentra en la provincia de la Zona de la Falla del Motagua, que, como ya se mencionó, consiste de varios valles con ríos y montañas de mediana y gran altura (3,015m en su punto más alto) desarrollados a través del centro del país y que separan los bloques Maya y Chortis. La región limita con importantes cuerpos de agua: los ríos Polochic (al norte), Motagua (al sur), Salamá (al oeste), y con el Lago de Izabal (al este). Se caracteriza

por bosques húmedos de baja montaña de pino-encino, bosques nubosos, bosques de galería, y bosques secos junto con monte espinoso en los valles de menor altura.

- **Tierras Altas de Oriente (TAO):** se encuentra en la provincia de las Tierras Altas de Chortis. Consiste en un paisaje de pequeñas montañas (poco mayores a los 1,000m de altura) separadas por pequeños valles, localizados detrás del Frente Volcánico. Se caracteriza por bosques húmedos subtropicales y bosques subtropicales secos.
- **Tierras Altas de la Cadena Volcánica (TAV):** se encuentra entre las provincias de las Tierras Altas de Chortis y el Frente Volcánico de Chortis. Conforman la cordillera volcánica de Guatemala, que consiste en una serie de estratovolcanes y calderas que atraviesan a lo ancho el país. La cordillera alcanza una altura máxima en los volcanes Tacaná y Tajumulco (por encima de 4,000m de altura), siendo los volcanes más altos de Centroamérica. Se caracteriza por bosques húmedos subtropicales a baja altura y bosques húmedos montanos conforme se asciende.
- **Tierras Bajas del Sur (TBS):** se encuentra en la provincia del Arco Delantero del Chortis. Se extiende fuera de los volcanes hacia la planicie costera del Pacífico del país, y está conformada por escombros, lahares, y flujos de lava provenientes del Frente Volcánico, modificando su topografía desde el Cuaternario a la fecha. Se caracteriza por bosques tropicales húmedos y secos.

A pesar de que hay especies compartidas entre todas las áreas, hay ciertas especies que muestran una distribución potencial específica para algunas de ellas, evidenciándose también una distinción entre especies de tierras altas y de tierras bajas. Para todas las tierras bajas (TBPno, TBPn, TBP y TBS) se observan especies en común como *Ameiva festiva* o *Aspidoscelis deppei*, diferenciándose las tierras bajas del Caribe (TBPno, TBPn, y TBP) con presencia de especies como *Mesoscincus schwartzei* o *Corytophanes cristatus*, mientras que las tierras bajas del Pacífico (TBS) presenta especies como *Ctenosaura*

similis, *Corytophanes percarinatus*. Las tierras altas TACC, TACS, TAV, VMSM, y TAO presentan distribuciones potenciales de especies características tanto de tierras bajas (*Gymnophthalmus speciosus* o *Coleonyx mitratus*) como de tierras altas (*Corytophanes percarinatus*, *Anolis sericeus*, o *Sceloporus squamosus*); sin embargo, las tierras altas TACC y TAV presentan algunas especies exclusivas entre sí, como *Ctenosaura acanthura*, *Xenosaurus grandis*, *Anolis capito*, o *Sceloporus melanorhinus*.

Comparando con el Sistema de Áreas Protegidas del país (**Figura No. 3**) podemos observar que en todas las áreas de endemismo propuestas se encuentran algunas áreas protegidas; sin embargo, su porcentaje de cobertura es evidentemente diferente. Las áreas de endemismo al norte del país (TBPno, TBPn, y TBP) abarcan la mayor cobertura de las áreas protegidas. Las áreas TAV y VMSM poseen una cobertura moderada, mientras que las áreas TACC, TACS, TAO, y en especial TBS, poseen una cobertura mínima.

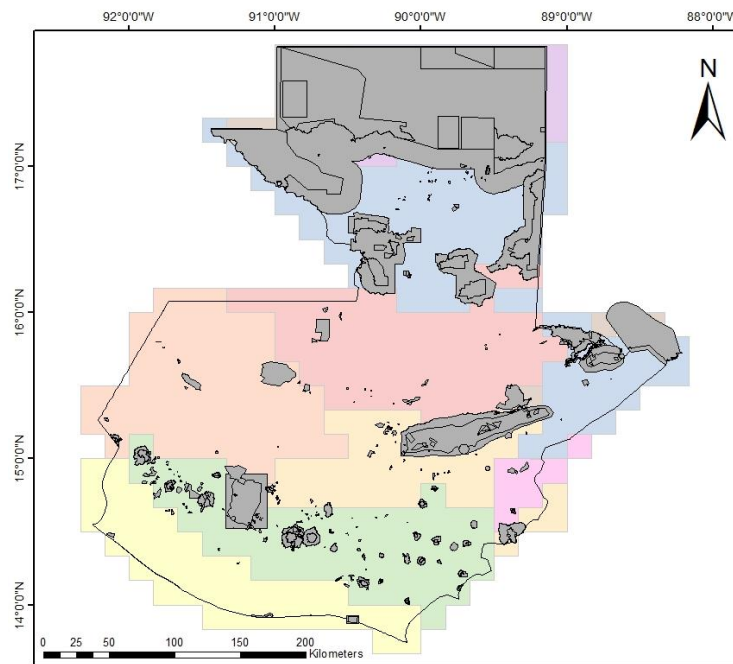


Figura No. 3. Relación entre las áreas de endemismo propuestas por este estudio (color) y las áreas protegidas del país (gris).

Fuente: Datos experimentales.

La filogenia de Lacertilia para Guatemala se consiguió mediante un recorte a la megafilogenia de Squamata propuesta por Pyron y colaboradores (2013) (**Figura No. 4**). La filogenia de Lacertilia para Guatemala cuenta únicamente con 58 de las 90 especies que habitan el país, debido a que el resto de las especies no están incluidas. Sin embargo, la filogenia sí cuenta con integrantes de las 15 familias de Lacertilia que se distribuyen en el país.

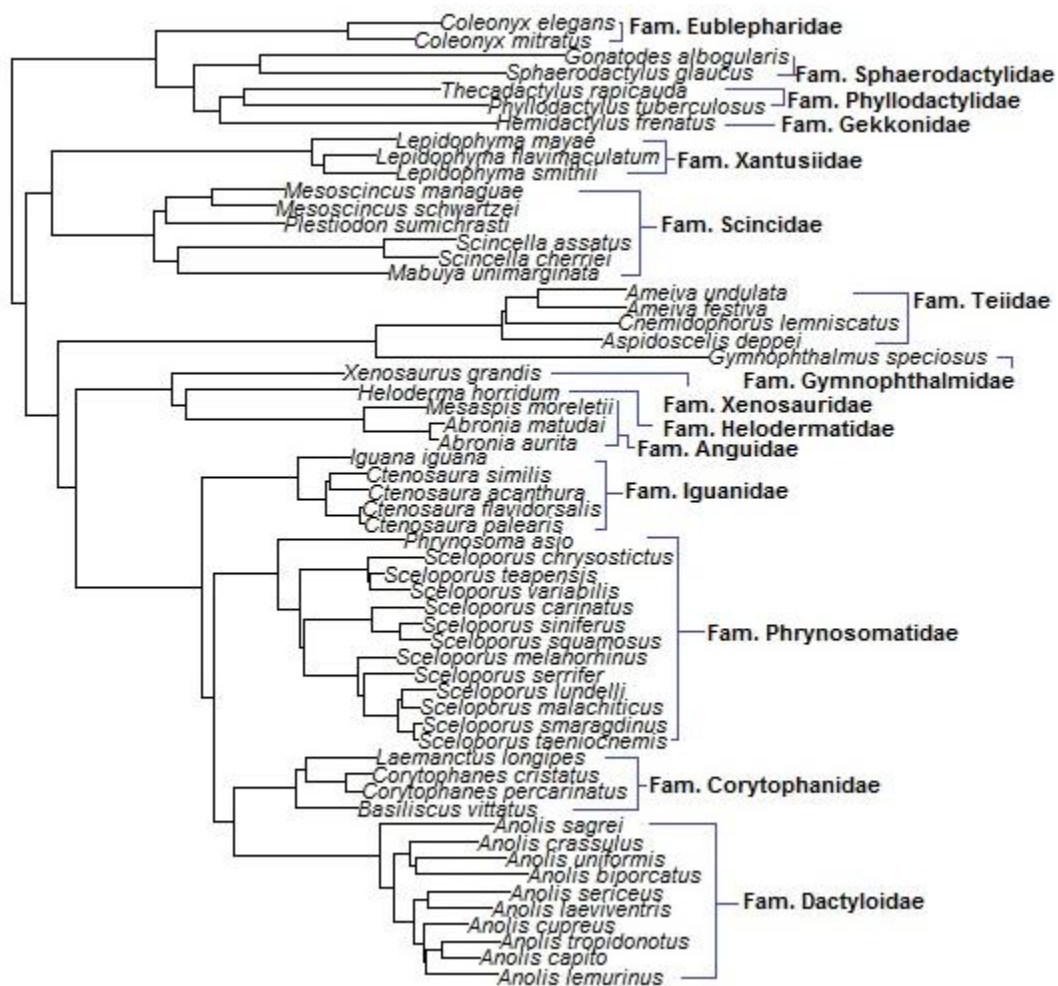


Figura No. 4. Filogenia de Lacertilia para Guatemala, recorte de la megafilogenia de Squamata propuesta por Pyron y colaboradores (2013).

Fuente: Datos experimentales.

En cuanto a la diversidad taxonómica y filogenética, la reevaluación de las áreas faunísticas de Campbell y Vannini (1989) presentó un aumento en la riqueza de especies en la mayoría de las áreas, comparado a los valores de riqueza obtenidos por los autores. La riqueza de las áreas faunísticas se presenta de forma más heterogénea, el número de especies en las áreas varía entre sí. Por su parte, las áreas de endemismo propuestas por este estudio presentan valores de riqueza un tanto más homogéneo, valores similares en el número de especies en las áreas, con una tendencia a ser mayor principalmente en las tierras altas (**Cuadro No. 1**).

Para ambas propuestas de áreas se observa que los valores alfa filogenéticos muestran, en la mayoría de casos, que los valores aumentan conforme aumenta el valor de la riqueza (**Cuadro No. 1**). La relación entre la riqueza y la diversidad filogenética se observa de mejor manera mediante una regresión lineal (**Figura No. 5**), en la cual vemos que existe una correlación positiva entre el aumento en la riqueza y el índice de Faith (coeficiente de correlación igual a 0.8, aproximadamente). Por tanto, conforme más especies se encuentren en un área mayor será su valor de diversidad filogenética.

Cuadro No. 1. Comparación diversidad alfa taxonómica y diversidad alfa filogenética de Lacertilia en Guatemala, según las áreas estudiadas.

Áreas de estudio	Riqueza alfa taxonómico	Índice de Faith alfa filogenético
<i>Áreas faunísticas (Campbell y Vannini, 1989)</i>		
<i>*valor reevaluado en este estudio / valor obtenido por los autores</i>		
Área de Petén (PET)	30 (52) / 43 (57)	8.3793
Área Quechiana (QUE)	18 (31) / 35 (47)	5.5213
Área Serrana (SER)	25 (43) / 28 (37)	7.1852
Área Zacapaneca (ZAC)	45 (77) / 19 (25)	10.6348
Área Jalapaneca (JAL)	45 (77) / 21 (28)	10.7899
Área Huehueteca (HUE)	38 (66) / 21 (28)	7.1612
Área Fuegana (FUE)	30 (52) / 25 (33)	7.1264
Área Escuintleca (ESC)	34 (59) / 18 (24)	9.3875
<i>Áreas de endemismo propuestas por este estudio</i>		
Tierras Bajas de Petén noroeste (TBPno)	21 (36)	7.2471
Tierras Bajas de Petén norte (TBPn)	22 (38)	6.9363
Montañas Mayas y Tierras Bajas de Petén sur (TBPs)	28 (48)	8.1039
Tierras Altas Chamá-Santa Cruz (TACS)	29 (50)	7.4760
Tierras Altas Cuchumatanes-Chuacus (TACC)	39 (67)	7.9620
Valle del Motagua y Sierra de las Minas (VMSM)	39 (67)	9.8433
Tierras Altas de Oriente (TAO)	26 (44)	7.6084
Tierras Altas de la Cadena Volcánica (TAV)	39 (67)	9.5895
Tierras Bajas del Sur (TBS)	30 (52)	8.9661

Para las áreas faunísticas no se muestran “valores obtenidos por los autores” en el componente filogenético puesto que evaluaron únicamente el componente taxonómico. Los valores dentro de paréntesis seguidos a la riqueza indican el porcentaje de especies dentro de cada área respecto al valor total de especies (75 especies de lagartos consideradas en el estudio de los autores, 58 especies consideradas para el análisis de filodiversidad dentro de este estudio).

Fuente: Datos experimentales.

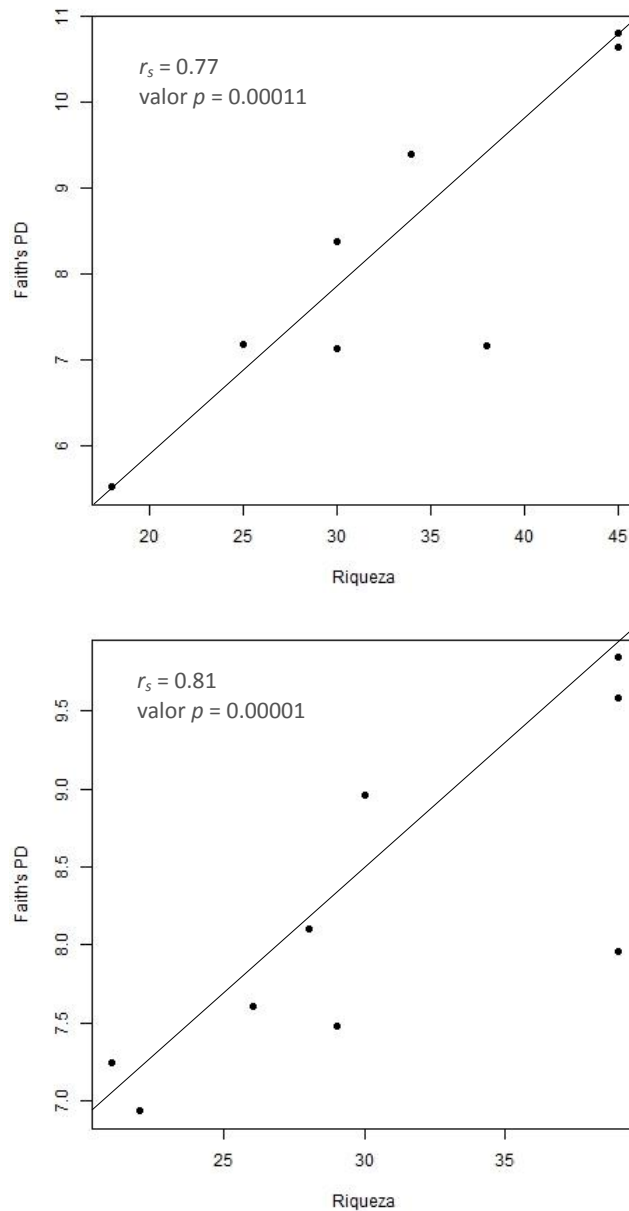


Figura No. 5. Relación entre riqueza y diversidad filogenética para las áreas faunísticas de Campbell y Vannini (1989) (arriba) y las áreas propuestas por este estudio (abajo). Se muestra el coeficiente de correlación de Spearman (r_s) para cada gráfica y el valor p respecto un valor alfa $\alpha=0.05$.

Fuente: Datos experimentales

En relación a la diversidad beta, las agrupaciones obtenidas para la reevaluación de las áreas faunísticas (**Figura No. 6**) muestran, para ambos métodos, la formación de dos agrupaciones mayores que poseen los mismos componentes internos. Dicho de otra manera, la similitud entre las áreas faunísticas, comparadas por medidas taxonómicas o filogenéticas, muestra la formación de las mismas agrupaciones. La primera agrupación mayor posee una orientación principalmente al norte del país, incluyendo las áreas faunísticas PET, QUE, y SER; mientras que la segunda agrupación posee una orientación principalmente centro-sur del país e incluye el resto de las áreas faunísticas (HUE, FUE, ESC, ZAC, JAL).

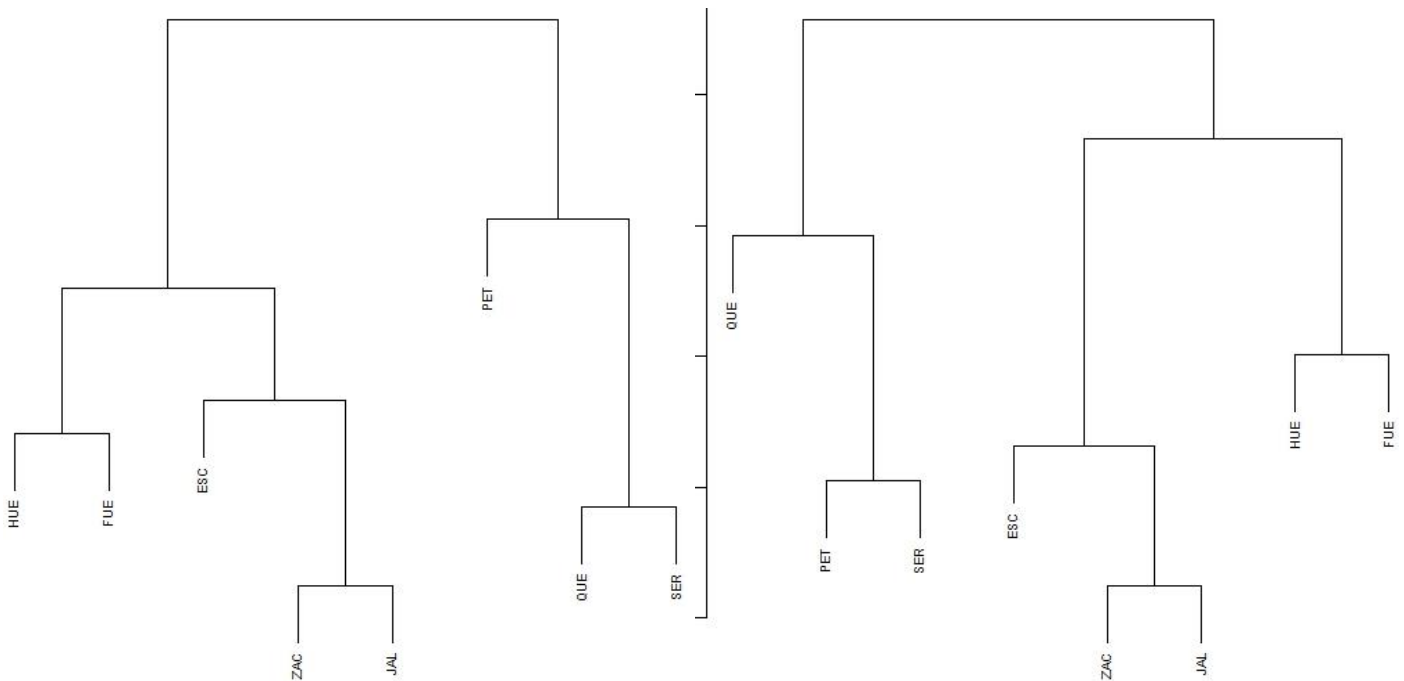


Figura No. 6. Agrupación de las áreas faunísticas de Campbell y Vannini (1989) según la reevaluación de diversidad beta taxonómica (izquierda) y su filobetadiversidad (derecha).

Fuente: Datos experimentales.

Las agrupaciones obtenidas para las áreas de endemismo propuestas por este estudio (**Figura No. 7**) muestran la formación de dos agrupaciones mayores para ambos métodos, pero en este caso las agrupaciones sí difieren de sus componentes internos según el método empleado. A pesar de las diferencias en sus componentes internos, para ambos métodos se observa una agrupación mayor con componentes de la región norte del país (las áreas TBPno, TBPn, y TBPs) y otra agrupación mayor con componentes de las regiones occidente-centro y sur del país (las áreas TACC, TAV, VMSM, y TBS). Las diferencias en las agrupaciones corresponden al encaje de la similitud de las áreas TACS y TAO, las cuales según el método taxonómico son más similares al grupo de la región occidente-centro y sur del país, mientras que el método filogenético las hace más similares al grupo de la región norte del país.

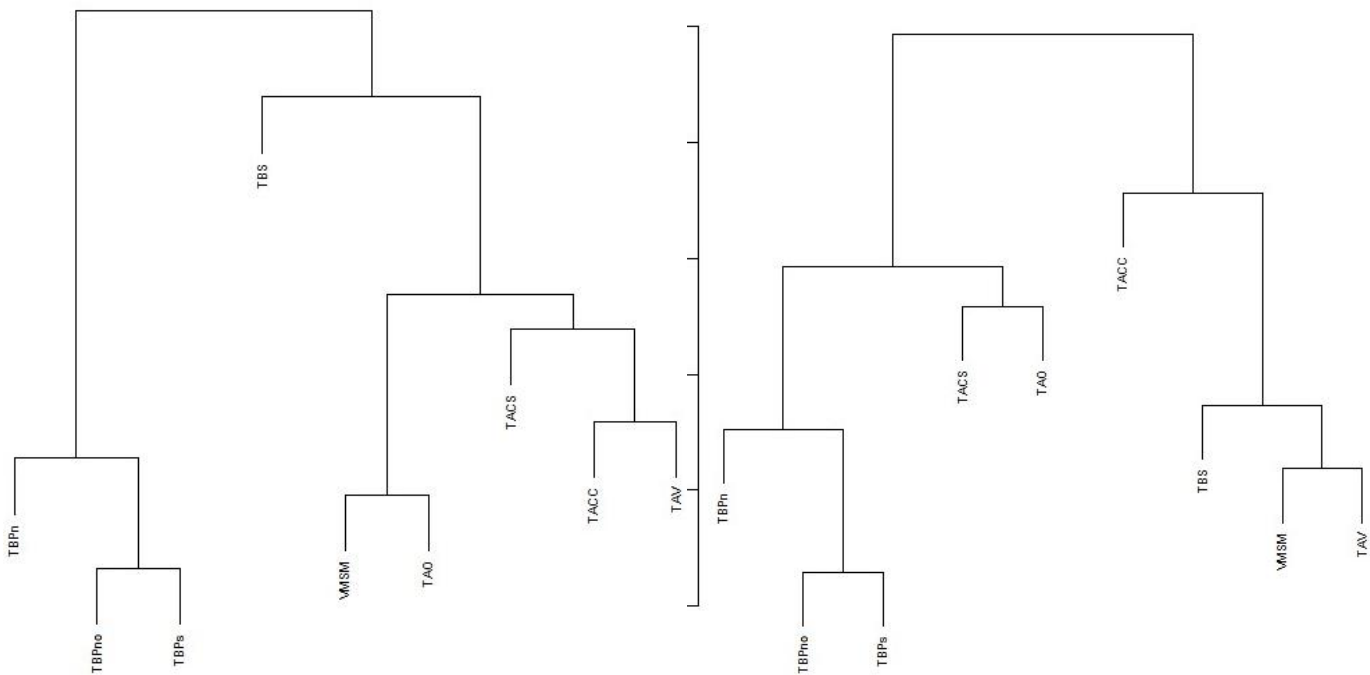


Figura No. 7. Agrupación de las áreas de endemismo propuestas por este estudio según su diversidad beta taxonómica (izquierda) y su filobeta diversidad (derecha).

Fuente: Datos experimentales.

La dispersión de filoalfadiversidad contra los valores de filobetadiversidad muestra, para ambas propuestas de áreas, que la comparación NTI-SES D_{nn} presenta un patrón aleatorio o desordenado, provocando ruido en la lectura. Sin embargo, la comparación NRI-SES D_{pw} muestra un patrón más definido, orientando la dispersión de las áreas hacia el cuadrante derecho superior (**Figura No. 8**). Esto nos indica que, para ambas propuestas de áreas, la dispersión de la diversidad filogenética de las áreas del país presenta un patrón de sobredispersión filogenética con un recambio mayor al esperado. Dicho de otra manera, todas las áreas propuestas presentan especies compartidas entre ellas, pero con pocas especies hermanas ocurriendo dentro de cada una de ellas.

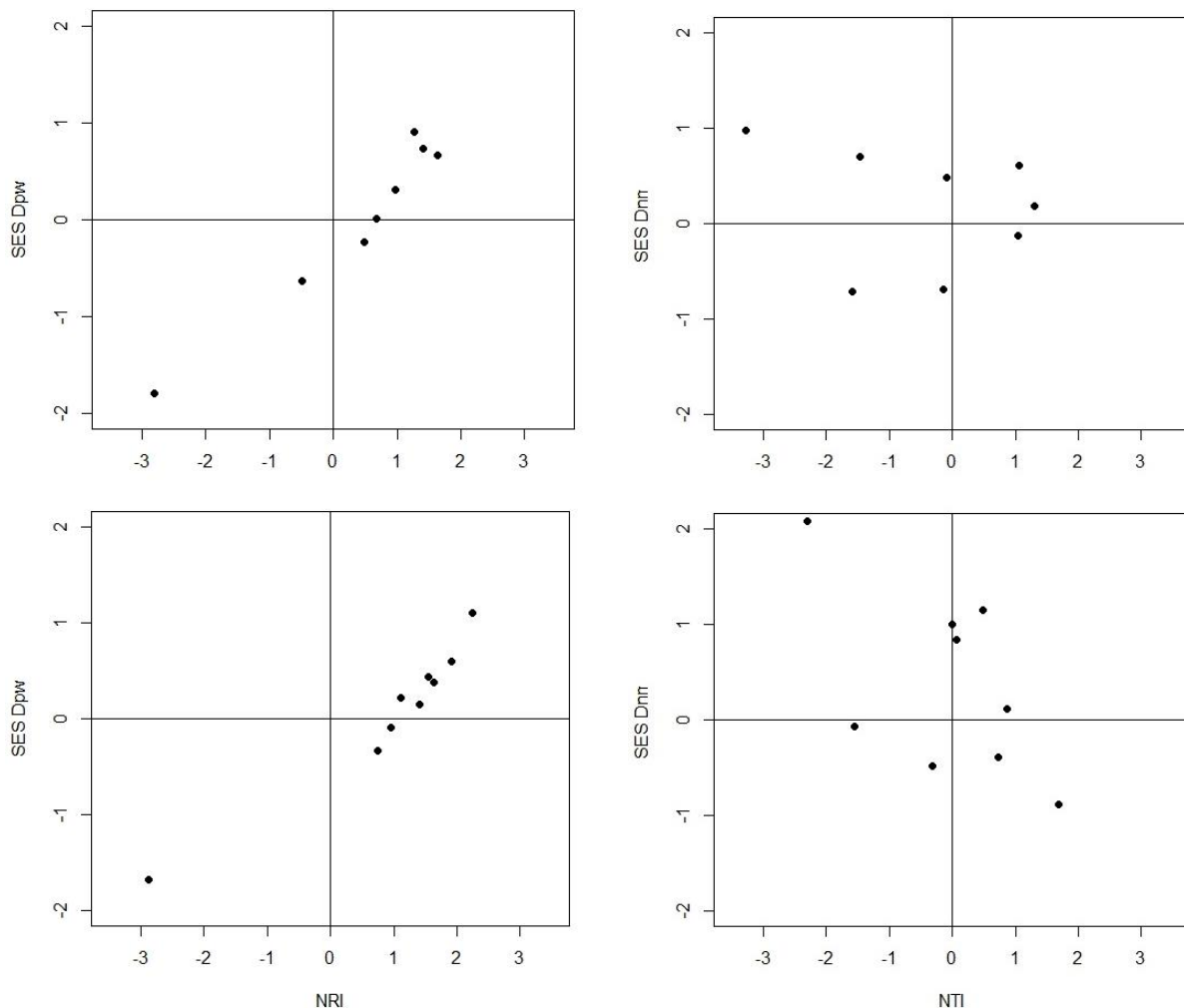


Figura No. 8. Dispersión de la diversidad filogenética alfa y beta para las áreas faunísticas de Campbell y Vannini (1989) (arriba) y las áreas propuestas por este estudio (abajo).

En el **Anexo 10** se muestran los cuadros detallados de las medidas de diversidad filogenética alfa y beta.

Fuente: Datos experimentales

8. Discusión

8.1 Distribución potencial y análisis de endemismos

Los modelos de distribución potencial de las 90 especies de lagartos presentaron un área debajo de la curva entre 0.75 a 0.99, lo cual, según Phillips y colaboradores (2006), muestra que existe un ajuste adecuado de los modelos, puesto que el modelo encuentra un ajuste perfecto cuando tiene un valor de 1. Se emplearon únicamente 84 especies para el análisis de endemismos, ya que las seis especies restantes (*Abronia campbelli*, *A. meledona*, *A. vasconcelossi*, *Marisora brachypoda*, *Sceloporus cherriei*, y *S. formosus*) obtuvieron un falso modelado y por ello no se incluyeron en los demás análisis (**Anexo 7**). Este falso modelado podría ser el resultado de la escasa cantidad de registros de colecta, no solo en cuanto a sitios de colecta sino también al número de individuos colectados por sitio (Phillips & Dudík, 2008). Cerca del 57% de las especies obtuvieron una distribución potencial que se amplía comparado con la distribución potencial de las mismas descrita por autores como IUCN (2020), Köhler (2008), Peters y colaboradores (1986), entre otros. Teniendo en cuenta que algunas especies son endémicas de distribución restringida, posteriores estudios permitirán evidenciar si las distribuciones potenciales acá modeladas forman parte del nicho real de cada especie.

El análisis de parsimonia de endemismos (PAE) parte del supuesto de que, así como un taxón presenta endemismos a diferentes niveles taxonómicos (por ejemplo, el género *Abronia* posee un área mayor que cada especie dentro del género), las áreas de endemismo también tienen un arreglo jerárquico que incluye pequeñas áreas de endemismo en áreas endémicas aún mayores, con cierto grado de superposición entre ellas (Morrone, 2014). De tal manera, se conformaron las áreas de endemismos presentadas en la **Figura No. 1**. Al presentar similitudes los mapas obtenidos y tras la reevaluación de los cladogramas que soportan cada uno de ellos, se planteó la propuesta unificada de las áreas de endemismo de Lacertilia para Guatemala (**Figura No. 2**).

La propuesta presenta nueve áreas de endemismo, las cuales mantienen similitudes con las áreas faunísticas de Campbell y Vannini (1989), así como con las áreas de endemismos propuestas por Savage (1982), ambos estudios referentes a herpetofauna. También se observan similitudes con las áreas de endemismo de bosques nubosos para coleópteros propuesta por Schuster y Cano (2006) y con las unidades biogeográficas propuestas por Méndez (2008) (**Anexos 1-4**). Las áreas propuestas en este estudio, así como los patrones observados por los autores, muestran una relación estrecha con las provincias fisiográficas de Marshall (2007) (**Anexo 5**). Por tanto, se considera que las áreas de endemismo propuestas para Lacertilia en Guatemala están definidas principalmente por la historia geológica y fisiográfica del país, la cual se cree influyó en los patrones de distribución y especiación del grupo.

Estos elementos fisiográficos se deben, de forma resumida, a que la región norte de Centroamérica, en la cual se ubica Guatemala, se encuentra sobre los bloques Maya y Chortis los cuales se yuxtaponen a través de la zona de falla del Motagua-Polochic, con un contraste estructural y litológico entre ambos bloques que ejerce un control de primer orden en la geomorfología del área. Adicional a ello, a lo largo del margen Pacífico de Centroamérica ocurre una rápida convergencia entre las placas de Cocos y del Caribe en la zona de subducción de la Trinchera Media de América, la cual genera gran actividad sísmica y volcánica desde el Cenozoico a la fecha (Köhler, 2008; Marshall, 2007, Schuster & Bonis, 2008). Estos contrastantes dominios litológicos y tectónicos han permitido una amplia variedad de zonas climáticas y ecológicas en el país. Las tierras bajas albergan desde bosques lluviosos húmedos tropicales en el Caribe y Pacífico sur (lluvias >4.0mm/año) hasta sabanas secas tropicales de las planicies costeras del Pacífico norte (lluvias <1.00mm/año), mientras que en las tierras altas se presentan desde bosques nubosos húmedos hasta matorrales enanos de los páramos de alta montaña. Los extremos topográficos acoplados con variaciones en el aspecto de las vertientes, dirección del viento, y la precipitación orográfica resultan en una diversidad extraordinaria de microclimas, cobertura vegetal y tipos de suelos entre una misma montaña o cadena montañosa (Castañeda, 2008; Köhler, 2008; Marshall, 2007).

Savage (1982) considera, para Guatemala, las áreas de endemismo de herpetofauna en dos agrupaciones principales: las de las tierras altas y las de las tierras bajas, estas últimas separadas según la vertiente en que se encuentren (Caribe y Pacífico), encajando todas las áreas de endemismos propuestas por este estudio dentro de dichos patrones. Observando las distribuciones potenciales obtenidas (**Anexo 8**) notamos que la mayoría de especies de tierras bajas (por ejemplo, especies de los géneros *Basiliscus*, *Corytophanes*, *Coleonyx*, *Sphaerodactylus*) presentan distribuciones potenciales muy amplias, mientras que especies de tierras altas (por ejemplo, la mayoría de especies de los géneros *Abronia* o *Sceloporus*) presentan distribuciones potenciales más restringidas. Adicional a las barreras fisiográficas que modifican los patrones climáticos del país, estos patrones de distribución también están dados por la historia evolutiva y las rutas de dispersión del grupo.

La herpetofauna de Centroamérica está compuesta de géneros autóctonos y de géneros dispersos provenientes del Norte y Sur de América. Durante el Cretácico tardío y Terciario temprano (70-50ma) existió una conexión entre los continentes americanos (norte y sur) y se asume que todas las familias de reptiles que actualmente habitan el Neotrópico ya se encontraban presentes. Esta conexión se perdió durante el Eoceno (54-34ma) y se restablece hasta el Mioceno (25-5ma) mediante un puente continuo, la influencia suramericana se presenta principalmente al sur de Centroamérica (Costa Rica y Panamá) con muy pocas especies llegando más al norte (Guatemala), mientras que especies originarias de Norte y Centroamérica sí migraron lejos hacia Sudamérica. Se considera al Plioceno (5-1.8ma) como el periodo más importante en la evolución de la herpetofauna centroamericana, que condujo a la composición de las especies actuales, correspondiendo este periodo a una época de alzamientos montañosos que generaron cambios fisiogeográficos y climáticos significativos, con un clima en general más templado y árido. Representantes de la herpetofauna centroamericana estaban ampliamente distribuidos en gran territorio de la región, los crecientes macizos montañosos constituyeron centros de especiación pues las montañas formaron una división climática que condujo a la diferenciación de comunidades adaptadas a las condiciones más áridas de la vertiente del Pacífico y comunidades adaptadas a los hábitats mesófilos en la vertiente del Caribe. Estas

especies modernas se dispersaron a través de rutas que fueron controladas por factores climáticos y fisiogeográficos, las montañas restringían la migración de especies de tierras bajas mientras proveían rutas de dispersión para las especies de tierras altas (**Anexo 6**) (Köhler, 2008; Savage, 1966, 1982).

Los periodos glaciales del Pleistoceno (1.8ma al presente) probablemente cubrieron los picos de las altas montañas de Centroamérica con glaciares. Diversos estudios paleoclimáticos (Bergoeing, 2011; Rivera, 2004; Tomislav, 1967; van der Hammen, 1974) indican que la temperatura media podría haber descendido 6-8°C debajo de la presente, resultando en ambientes en las tierras bajas más cercanos a los que ahora vemos en bosques de elevación media (500-1,600m), y con ella la distribución de especies de tierras altas se extendió hacia tierras bajas (alrededor de 800m) donde cohabitaron con especies de tierras bajas. Durante los interglaciales las especies de tierras altas se movieron de regreso a las cordilleras conforme la temperatura retornaba a niveles equivalentes a los actuales. Se asume que los ciclos de enfriamiento-calentamiento, asociados al continuo alzamiento de las cordilleras, proveyó un ímpetu mayor para la especiación (Köhler, 2008; Savage, 2002).

Schuster y Cano (2006) respaldan dicha hipótesis mediante el estudio de tres escarabajos pasálidos del género *Ogypes*. Plantean la existencia de un ancestro común que habitaba un amplio bosque nuboso, el cual, conforme se fue calentando el clima y los bosques se desplazaron hacia las montañas, fue quedando aislado dando lugar a la especiación por vicarianza, resultando en las especies actuales aisladas cada una en un diferente bosque nuboso. Esta distribución no se puede explicar por dispersión de larga distancia debido a que estos escarabajos no vuelan y, como son grandes, el viento no los trasladaría (Schuster & Bonis, 2008); además, otros grupos de organismos muestran distribuciones semejantes.

Wake y Lynch (1976) también consideran esta hipótesis para explicar la dispersión y distribución de las salamandras pletodóntidas en Centro y Suramérica. Méndez (2008), considera que las selvas dentro del sistema montañoso de Guatemala han actuado como refugios en los grandes eventos de inestabilidad climática. Puesto que las migraciones

altitudinales por cambios climáticos ocurrieron varias veces durante el Pleistoceno, puede haber ocurrido un ciclo de especiación cada vez que hubo cambios entre tiempos glaciales e interglaciales, lo cual explicaría la gran diversidad de especies. Por tanto, se puede predecir que las montañas aisladas del país poseen especies endémicas; y de igual manera, los valles secos aislados podrían tener organismos endémicos (Schuster & Bonis, 2008).

Si bien reciente, no se debe dejar de lado el impacto que el humano ha tenido sobre la biodiversidad. El efecto principal de su presencia es la disminución de la biodiversidad, atribuyéndose ser el causante más probable de la extinción de la megafauna en América (incluidos mastodontes, perezosos gigantes, entre otros). Con la llegada de los europeos (desde 1492) hubo una enorme influencia en la biodiversidad con el aumento de la introducción de especies invasoras, ya fueran a propósito (gallinas, papa, café) o de manera accidental (abeja africana, el causante de paludismo –*Plasmodium*) (Schuster & Bonis, 2008). En cuanto a las especies de lagartos, en Guatemala se encuentra el gecko casero *Hemidactylus frenatus*, distribuido ampliamente en las tierras bajas de ambas vertientes del país. La especie, originaria de Asia y de la región Indo-Pacífica, ha sido causante del desplazamiento y extinción de algunos lagartos nativos en diversas islas y también en territorios continentales (Caicedo-Portilla & Dulcey-Cala, 2011). De momento no se conoce el impacto de esta especie sobre el resto de especies del país, por tanto estudios específicos en dicho tema son necesarios para conocer cuán grande ha sido su efecto en las poblaciones locales de Lacertilia.

El resto de las actividades humanas, como la deforestación y la contaminación desmedida, han contribuido y continúan alterando la distribución de la biodiversidad en el país. A ello debemos agregar un sistema de áreas protegidas débil, el cual comprendía 312 áreas protegidas aprobadas por el Conap para el 2012, abarcando un 33% del territorio nacional. Sin embargo, el departamento de Petén posee la mayor superficie, seguido de Izabal, constituyendo el 80% del Sigap y cubriendo principalmente solo un tipo de cobertura vegetal. Los departamentos de Guatemala, Retalhuleu y Santa Rosa son los que poseen menor superficie de áreas protegidas; además, las tierras altas volcánicas donde se ubica la

mayor parte de las cabeceras de cuencas, especialmente los Cuchumatanes, poseen muy pocas áreas protegidas (Castañeda, 2008; Godoy, 2012; Méndez, 2008). Si se observa la **Figura No. 3** se puede observar que las áreas de endemismo propuestas por este estudio se encuentran inequitativamente representadas, observándose mayor protección en las áreas situadas al norte del país, seguidas de una protección moderada en la Cadena Volcánica y Sierra de las Minas, y una escasa protección en las regiones de alta montaña y en las áreas del sur del país.

Es importante resaltar que las tierras altas representan áreas de alta importancia para la conservación puesto que son las regiones donde se ubican, entre otros, los bosques nubosos del país, resguardos de biodiversidad y proveedores de agua (Scatena et al., 2010; Aldrich et al., 2000). Algunas especies amenazadas, como la mayoría de representantes del género *Abronia*, se encuentran restringidos a estas regiones de tierras altas. El patrón de bosques nubosos, tanto de tierras bajas como de montaña, forma generalmente un sistema de archipiélagos sobre los sistemas orográficos del país, destacando que muchas especies presentan ese mismo patrón de distribución (Schuster y Cano, 2006; Méndez, 2008), por tanto, estos bosques deben considerarse en estado crítico de conservación pues se encuentran muy fragmentados y degradados. Podríamos considerar que, de las áreas de endemismo propuestas por este estudio, aquellas con un alto valor de conservación son las áreas TACS, TACC, VMSM, TAO, y TAV, las cuales contemplan la mayor cobertura de bosques nubosos del país.

Méndez (2008), también resalta la importancia de los patrones de selvas lluviosas en la parte central-oeste de la cadena volcánica (sus unidades biogeográficas I-IV, correspondiendo nuevamente con las áreas propuestas ya mencionadas) y los patrones de selvas lluviosas de tierras bajas (TBPno, TBPn, TBPs, y TBS). Es importante tener en cuenta que las tierras bajas, aunque suelen brindar menor cantidad de endemismos o no guardan bosques nubosos, no implica que sean de menor valor en cuanto a su conservación; especies amenazadas como *Ctenosaura flavidorsalis* o *C. palearis* se encuentran en estas regiones. Efectos antrópicos muy fuertes sobre estas tierras, principalmente en TBS, como

las grandes extensiones de pastizales para ganadería o monocultivos de caña y palma africana (Castañeda, 2008; Méndez, 2008), dados por la misma orografía que facilita su uso en tal manera, ha dañado en gran medida dichos ecosistemas y, al ser una práctica desarrollada desde mucho tiempo atrás, no permite conocer en su totalidad la composición de la biodiversidad en dichas regiones pues se parte de un registro influenciado desde un inicio por un alto efecto antrópico.

8.2 Análisis de diversidad taxonómica y filodiversidad

Enfocándonos en el componente taxonómico, vemos de primera mano que los valores obtenidos por la reevaluación de las áreas faunísticas difieren de los valores obtenidos por los autores, destacando que la mayoría de áreas incrementaron tanto su número de especies como el porcentaje de especies que acumulan (**Cuadro No. 1**). Esto puede deberse al aumento de esfuerzos de investigación, así como aumento en el número de especímenes colectados y la aparición de nuevas especies (en gran medida gracias a los recientes estudios genéticos), siendo evidente al considerar que áreas faunísticas que incluyen tierras altas tuvieron alzas notorias y que las mismas albergan bosques donde se ha registrado aumento o diferenciación de especies emparentadas (Méndez, 2008; Morrone, 2000).

También podemos observar los valores de riqueza que presentan las áreas propuestas por este estudio, comparadas con las áreas faunísticas. Enfocándonos en los porcentajes obtenidos en la reevaluación, mostrados entre paréntesis, vemos que:

- Las áreas propuestas TBPno y TBPn (46) se encuentran representadas en el norte del área faunística de Petén (52).
- Por su parte el sur del área faunística de Petén se encuentra representada en las áreas propuestas TBPs y TACS (65), incluyendo ésta última también al área faunística Quechiana (60 al juntarla con Petén).
- El área faunística Huehueteca (66) está representada por la propuesta TACC (67).
- El área propuesta VMSM (67) agrupa las faunísticas Serrana y Zacapaneca (82).
- Una pequeña fracción del área faunística Jalapaneca (77) se encuentra representada en la propuesta TAO (44).

- El área propuesta TAV (67) comprende gran parte del área faunística Jalapaneca y la Fuegana en su totalidad (86 al juntarla con Jalapaneca).
- El área propuesta TBS (52) equivale a la faunística Escuintleca (59).

Los valores de porcentaje de representación de especies, así como pasa de forma similar con la cantidad exacta de especies, se mantienen bastante similares entre la mayoría de las áreas propuestas en comparación a las áreas faunísticas.

De esta manera podemos considerar que, aunque con ciertas variaciones, la primer parte de la hipótesis planteada por este estudio sí se cumple, pues las áreas de endemismo propuestas por este estudio coinciden con las áreas faunísticas de Campbell y Vannini (1989), generando un patrón de áreas que podría ser más específico debido a la escala taxonómica estudiada. Las propuestas de áreas generadas por los diversos autores mencionados en el bloque anterior (**8.1**) también brindan solidez a las áreas de endemismo propuestas pues, a pesar del enfoque o la escala a nivel taxonómico, todas presentan similitudes entre sí. Conforme se realicen más estudios con otros grupos, así como réplicas empleando diversos enfoques, se ampliará la información disponible y se permitirá sustentar dichos patrones de áreas de endemismo.

Nuevamente en el **Cuadro No. 1** vemos, tanto para las áreas faunísticas como las propuestas por este estudio, que los valores de riqueza y diversidad filogenética (índice de Faith) muestran una relación entre sí: conforme asciende el valor de riqueza así también asciende el valor alfa filogenético. Sin embargo, dicho patrón no se evidencia claramente para todas las áreas, por ejemplo, el área HUE (o TACC) presenta una riqueza mayor que otras áreas pero un alfa filogenético bajo. En la **Figura No. 5** observamos la relación entre riqueza y diversidad filogenética de manera gráfica para ambos ensambles de áreas, incluyendo los valores del coeficiente de correlación de Spearman (valores $r_s=0.8$, aproximadamente) y su respectivo valor p (significativos respecto un $\alpha=0.05$). Esto demuestra que sí existe una correlación moderada entre riqueza y la diversidad filogenética. Este patrón de correlación positiva entre riqueza y diversidad filogenética ya ha sido evidenciado antes, tal como menciona Swenson (2011) respecto a diversos estudios de

diversidad filogenética realizados en el trópico, los cuales se han enfocado en cuantificar dicho patrón. En ellos se estudió si un ensamble filogenético es mayor o menor que la riqueza esperada dado el número de especies observadas, resultando que en su mayoría sí apoyan el supuesto que los patrones de diversidad filogenética en una comunidad o entre comunidades se asimilan a los patrones de riqueza y diversidad funcional.

En la reevaluación de las áreas faunísticas de Campbell y Vannini (1989) se pudo observar que, tanto para la agrupación mediante diversidad beta como mediante filobetadiversidad, se formaron dos grupos mayores que poseen los mismos componentes (las mismas áreas), variando ligeramente su jerarquización interna (ver **Figura No. 6**). Específicamente se formó una agrupación mayor en la región norte y nororiente del país (que incluye las áreas PET, QUE, SER) y otra segunda agrupación que incluye las regiones occidente, central, y sur del país (HUE, FUE, JAL, ZAC, ESC). De tal manera, las áreas faunísticas están definidas principalmente por procesos fisiográficos, la primer agrupación comprende elementos situados principalmente en el bloque Maya, mientras que la segunda agrupación comprende elementos situados principalmente en el bloque Chortis, limitadas por la Zona de Falla del Motagua-Polochic (Marshall, 2007).

Dentro de la segunda agrupación tenemos el subconjunto HUE-FUE, áreas que, si bien poseen componentes tanto del bloque Maya como del Chortis, tienen su procedencia de los procesos de formación de la Sierra Madre, por tanto comparten un mismo origen (Marshall, 2007); así también, ambas áreas poseen características climáticas y bosques de tierras altas derivados de su formación, relacionándose a la conexión que pudieron tener en el pasado, permitiendo un recambio de especies tal y como lo menciona Savage (1966, 1982). El subconjunto (ZAC-JAL)-ESC estaría definido principalmente por especies de tierras bajas que se distribuyen en dichas áreas, siendo las especies que ascienden altitudinalmente un poco más en las montañas de ZAC y JAL (como algunas especies del género *Sceloporus*) las que definirían la cercanía entre estas dos áreas antes de vincularse con ESC.

En cuanto a los subconjuntos que definen la primera agrupación, según la medida beta taxonómica hay más cercanía entre QUE-SER mientras que beta filogenético brinda mayor cercanía entre PET-SER. En primer medida el área QUE posee muy pocas especies, y de ellas todas excepto una (*Lepidophyma flavimaculatum*) están compartidas con SER, por tanto a nivel taxonómico el recambio de especies y la similitud entre las áreas dan un valor alto. Sin embargo, los valores de disimilitud medidos en el componente filogenético son mucho menores que la disimilitud taxonómica, demostrando una relación de similitud aún más fuerte entre las áreas que se agrupan, considerando así que el cladograma de áreas generado por este análisis, en donde existe una mayor relación PET-SER, resuelve en mejor manera las relaciones de áreas. La filogenia de Lacertilia relativa a cada área se muestra en el **Anexo 9 (Figuras No. 26-29)**.

Campbell y Vannini (1989) también concluyeron que la relación entre las áreas faunísticas forma dos agrupaciones mayores, una se compone del ensamble ((PET-(QUE-SER))-HUE y el otro del ensamble (ZAC-JAL)-(FUE-ESC). Las relaciones de los autores se asemejan a las relaciones obtenidas tras la reevaluación efectuada a las áreas faunísticas, siendo las similitudes más evidentes la cercanía entre ZAC-JAL y entre la primera agrupación que mencionamos anteriormente (PET-QUE-SER). Cabe destacar que el área HUE se presentó cercanamente emparentada al área FUE en este estudio, mientras que los autores lo relacionaron con al grupo PET-QUE-SER. Esta relación podría darse, principalmente, a la escasa cantidad de registros al momento de realizar el estudio, pues los mismos autores aseveran que el ensamble faunístico del área HUE era pobremente conocido, lo cual podría alterar los valores obtenidos por los índices empleados. Siendo así, la segunda parte de la hipótesis planteada por este estudio también se cumple, ya que las relaciones de diversidad taxonómica (alfa y beta) son congruentes con las relaciones de diversidad filogenética (alfa y beta) para las áreas faunísticas propuestas por los autores.

Para las áreas propuestas por este estudio también se forman dos grupos mayores, levemente similares entre ellos, que sí poseen variantes entre las relaciones de sus componentes internos (ver **Figura No. 7**). Ambas relaciones agrupan a las áreas de la región norte del país (TBPn-(TBPno-TBPs)), con la diferencia que beta taxonómico las separa completamente como una agrupación mayor, mientras que beta filogenético las hace un subconjunto de una agrupación mayor que incluye también al subconjunto TACS-TAO, estando éstas en una dirección norte y oriente del país. En cuanto al resto de áreas que conforman la segunda agrupación, para beta taxonómico se forma con los subconjuntos [(TACC-TAV)-TACS)-(TAO-VMSM)]-TBS, mientras que beta filogenético forma la agrupación como ((VMSM-TAV)-TBS)-TACC; observando que en ambas formas de agrupación existen componentes del occidente, centro y sur del país.

La relación para la agrupación TBPn-(TBPno-TBPs), obtenida mediante ambas mediciones, resalta la importancia de las especies de tierras bajas con distribución norte, como *Anolis sagrei* o *A. lemurinus*, las cuales proveen un elemento fundamental en la composición de esta agrupación. Respecto a la unión del subconjunto TACS-TAO con esta agrupación en el componente beta filogenético, esta relación podría estar respaldada por dos sucesos. En primer lugar, los procesos fisiográficos que definen dicha región, teniendo las tierras bajas del norte una ligera conexión con los valles ubicados en el área de la Sierra de las Minas (Marshall, 2007). En segundo lugar, los rangos de distribución de las especies ubicadas en el área, teniendo en cuenta que la mayoría de especies de lagartos presentan rangos de distribución altitudinal relativamente amplios, pudieron dispersarse hacia los valles a través de montañas de elevaciones medias como algunas de las presentes en la región, como podría ser el caso de *Anolis biporcatus* o *A. capito*.

Los componentes de la cadena volcánica se asociaron con los componentes de la Sierra de las Minas (TAV-VMSM), a su vez con la costa sur (TBS) y con las cordilleras Chuacús-Cuchumatanes (TACC). La relación entre TAV, VMSM, y TACC podría estar dada, principalmente, a que las áreas representan las tierras altas del país, por tanto presentan ensambles exclusivos de dichas áreas. El recambio de especies podría no estar presente

actualmente, sin embargo, siguiendo lo planteado por Savage (1966, 1982) y teniendo en cuenta las observaciones de otros autores (como Marshal, 2007; Méndez, 2008; Schuster y Cano, 2006), el recambio de especies pudo ocurrir durante los periodos de glaciación. Además, considerando que actualmente nos encontramos en un interglaciar, las especies podrían haber quedado aisladas y por tanto la composición entre los ensambles, tanto taxonómica como genética, mantiene rasgos similares dados a dicho proceso, y por tanto su agrupación correspondiente. Especies como *Mesaspis moreletii*, *Sceloporus smaragdinus* o *S. taeniocnemis* son característicos de éstas áreas. La relación del área TBS con este ensamble se explicaría principalmente por la reciente aparición del área, la cual comparte una historia reciente con el área TAV, siendo esta última quien ha contribuido principalmente a la formación del área TBS, y por tanto sus biotas mantienen rasgos similares. Especies como *Sceloporus squamosus*, *Aspidoscelis deppei*, y *Gymnophthalmus speciosus* se encuentran distribuidas en dichas áreas. La filogenia de Lacertilia relativa a cada área se muestra en el **Anexo 9 (Figuras No. 30-34)**.

Lozupone y Knight (2005) afirman que, intuitivamente, si dos ambientes son similares, poca adaptación sería requerida para transferir organismos de una comunidad a otra y, en consecuencia, la mayoría de nodos en un árbol filogenético tendrían descendientes de ambas comunidades y gran parte de la longitud en la rama del árbol se compartiría. Esta afirmación se cumple tanto para las áreas faunísticas como para las áreas propuestas en el estudio, puesto que la mayoría de las especies se comparten entre sí en estas áreas, siendo muy pocas las especies realmente restringidas a una o dos regiones (como *Xenosaurus grandis*, *Sceloporus carinatus*, o *S. lundelli*). Por tanto, se consideraría que todas las áreas presentan similitudes entre sí, quizá leves pero lo suficientemente aceptables como para que las especies ocurran en diferentes áreas.

Adicional a ello debemos considerar la capacidad de dispersión y la adaptabilidad de estos organismos, así como su diversidad funcional, lo cual podría favorecer en lograr recambio de especies entre las distintas áreas (Swenson, 2012). Se debe tener presente que el estudio fue realizado bajo un análisis inicial de distribuciones potenciales, por tanto, aunque se

obtuvieron modelos de ajuste adecuado, algunas distribuciones potenciales podrían no reflejar una distribución adecuada de una especie. Recordemos también que la megafilogenia empleada (Pyron et al., 2013) evidenció una carencia de información respecto a varias especies del país, disminuyendo el número de especies analizadas, lo que podría generar resultados diferentes a una evaluación más completa, considerando que al menos la mitad de las especies que sí se emplearon en los análisis de agrupación beta son especies que poseen áreas de distribución amplias.

En la **Figura No. 8** vemos la relación de dispersión de la diversidad filogenética alfa y beta para ambas propuestas de áreas. De acuerdo a Swenson y colaboradores (2012), los valores positivos en el eje x de la gráfica indican sobredispersión filogenética en un ensamble y los negativos muestran agrupación filogenética, mientras que valores positivos en el eje y indican recambio filogenético entre los conjuntos mayor al esperado y los negativos indican recambio menor al esperado. Los resultados nos muestran, para ambas propuestas de áreas (las faunísticas y las propuestas por este estudio), que la relación de filodiversidad entre los valores NRI y SES D_{pw} están ligeramente correlacionados entre sí, con la mayoría de los datos encontrándose en el cuadrante superior derecho y algunos pocos en los cuadrantes inferiores. Los conjuntos, por tanto, son principalmente filogenéticamente sobredispersos y con amplio recambio; es decir, que cada área posee mayormente especies filogenéticamente disímiles respecto al resto de especies que componen la misma área, existiendo siempre algunas pocas especies filogenéticamente similares al resto, y son pocas las especies limitadas a un área exclusiva, encontrándose varias especies compartidas entre diversas áreas. Los resultados de la relación de filodiversidad entre los valores NTI y SES D_{nn} muestran que no existe correlación entre estos valores, no hay patrones consistentes de dispersión (alfa y beta), y por tanto tenemos conjuntos filogenéticos sobredispersos y agrupados, así como un recambio filogenético variable.

El patrón de sobredispersión y recambio filogenético, mostrado principalmente por los valores NRI y SES D_{pw} , sugiere que sí está ocurriendo un recambio filogenético entre las áreas. Cada área posee especies que están distribuidas en toda la filogenia, siendo evidente la presencia de especies compartidas al observar las filogenias de Lacertilia relativa a cada área (**Anexo 9**). La interpretación de los mecanismos de ensamblaje de las comunidades depende de la escala espacial considerada; a nivel regional el agrupamiento filogenético de una muestra es el resultado de procesos biogeográficos e históricos que operan también a grandes escalas temporales, mientras que a nivel local los filtros ambientales son más importantes (Velásquez-Puentes & Bacon, 2016). Si se asume conservadurismo de nicho, especies cercanamente emparentadas son más similares en cuanto a sus requerimientos ecológicos que especies lejanamente emparentadas (Peterson, 1999), por tanto, un patrón filogenético donde las especies en la comunidad están lejanamente emparentados (sobredispersión), como el obtenido por el estudio, resaltaría el papel de la competencia entre especies como mecanismo principal del ensamblaje, pues solo especies con requerimientos ecológicos distintos podrían coexistir (Velásquez-Puentes & Bacon, 2016). Swenson y colaboradores (2012) también destacan que los filtros bióticos y abióticos usualmente operan a diferentes escalas espaciales, y en particular, análisis filogenéticos de la estructura de la comunidad suelen encontrar especies cercanamente emparentadas coexistiendo en escalas espaciales largas, mientras que especies lejanamente emparentadas coexisten en escalas espaciales más finas. Por tanto, la dispersión y distribución de las especies de Lacertilia para el país se debe principalmente a procesos históricos geológicos y fisiográficos (factores abióticos), terminando de configurar su arreglo interno (los ensambles dentro de las áreas) factores bióticos como los requerimientos de las especies en cada comunidad.

González y colaboradores (2014) indican que los análisis filogenéticos parecen ser un acercamiento valioso para evaluar la importancia relativa de la huella evolutiva en los patrones de coexistencia actuales; sin embargo, los mecanismos de coexistencia pueden ser difíciles de inferir si la señal filogenética en los caracteres no es considerada o cuando los factores abióticos del ambiente son relativamente homogéneos a escalas locales. En el

presente estudio no se evaluó la señal filogenética en los caracteres, es decir, la diversidad funcional; por tanto, la carencia de dicho método podría generar ruido en los resultados. Además, aunque sabemos que las áreas del estudio difieren entre sí, las barreras abióticas entre un área y otra podrían no ser altamente significativas, considerando que algunas áreas poseen características compartidas o similares a las de otras áreas, lo cual supone filtros abióticos flexibles en los que algunas especies pueden moverse, condicionando así la dispersión filogenética entre las áreas. Una manera de mejorar los análisis empleados sería mediante la medición de las variables ambientales para cada una de las áreas estudiadas, limitando de forma más precisa las áreas de estudio, y junto con ello un análisis de diversidad funcional, con lo cual se tendrían caracteres que influyan más significativamente en la distribución de los ensamblajes filogenéticos (Graham, 2008; Swenson et al., 2012).

9. Conclusiones

- Se presentan nueve áreas de endemismo, las cuales mantienen similitud con las áreas faunísticas de Campbell y Vannini (1989), así como con las propuestas de otros autores (Méndez, 2008; Savage, 1982; Schuster y Cano, 2006), de manera que la primera parte de la hipótesis planteada sí se cumple, existiendo concordancia entre las áreas faunísticas y las áreas de endemismos obtenidas en este estudio. Todas las propuestas evidencian relación a procesos fisiográficos, por tanto, se concluye que las áreas de endemismo propuestas para Lacertilia en Guatemala están definidas principalmente por la historia geológica y fisiográfica del país.
- Para la mayoría de áreas, tanto la reevaluación de áreas faunísticas como para las áreas propuestas por este estudio, se observó una correlación moderada entre la riqueza y la diversidad alfa filogenética (r_s entre 0.75-0.80; valor $p < \alpha$, $\alpha=0.05$). Conforme ascienda el número de especies en un área, mayor será su diversidad filogenética.
- En la reevaluación de las áreas faunísticas de Campbell y Vannini (1989) se observó que las agrupaciones obtenidas por las medidas de diversidad beta (taxonómico y filogenético) formaron las mismas dos agrupaciones mayores con los mismos componentes, un componente norte-nororiente situado en el bloque Maya, y otro componente occidente-centro-sur situado en el bloque Chortis, resaltando la importancia de los procesos fisiográficos e históricos en la distribución de las especies. Así también, las agrupaciones obtenidas en la reevaluación de las áreas faunísticas mantienen cercana similitud con las agrupaciones dadas por los autores.
- La correlación entre diversidad alfa (riqueza taxonómica y alfa filogenético) y las agrupaciones obtenidas por las medidas de diversidad beta (taxonómico y filogenético), muestran que existe una concordancia entre la diversidad de las áreas faunísticas con la filodiversidad evaluada para las mismas, cumpliéndose así la segunda parte de la hipótesis planteada por el estudio.

- Para las áreas propuestas por este estudio se observó, mediante las medidas de diversidad beta (taxonómico y filogenético), que se forman dos agrupaciones mayores las cuales sí presentan variación en sus componentes internos según la medida empleada. Sin embargo, ambas agrupaciones demuestran que los elementos que las conforman mantienen nuevamente una relación con factores fisiográficos e históricos, pues en forma general, las agrupaciones tienden una tendencia norte-oriental y occidente-centro-sur, al igual que la tendencia general mostrada en la evaluación de las áreas faunísticas.
- La relación de dispersión de la diversidad filogenética alfa y beta muestra, tanto para las áreas faunísticas como para las propuestas por este estudio, que los valores NRI y SES D_{pw} están ligeramente correlacionados. Esto nos indica que un patrón de sobredispersión filogenética con un recambio mayor al esperado; es decir, todas las áreas propuestas presentan especies compartidas entre ellas pero con pocas especies hermanas ocurriendo dentro de cada una de ellas.

10. Recomendaciones

- Se recomienda ampliar los estudios de campo y los inventarios de especies, específicamente en regiones poco estudiadas, para así poder contrastar las distribuciones potenciales acá modeladas y verificar si estas forman parte del nicho real de cada especie. Así también, se recomienda ampliar los registros de especies, especialmente para aquellas cuya distribución potencial no fue posible modelar, a manera que los datos sean suficientes para ejecutar modelos de distribución de especies más certeros.
- Se recomienda el uso adecuado de las plataformas virtuales emergentes, como el caso del Portal de Biodiversidad de Guatemala, la aplicación iNaturalist, entre otros. Estas logran captar un mayor número de registros pues integran registros de colecciones y de investigadores de otros países; así también, añaden individuos que solo fueron observados y que, bajo criterios específicos, sí pueden considerarse con una identificación taxonómica precisa.
- Se recomienda emplear un método diferente para la obtención de áreas de endemismo y así contrastar las obtenidas por PAE, teniendo el análisis de endemidad (NDM) como una primera opción.
- Se recomienda el uso de otra megafilogenia de Squamata o una filogenia de Lacertilia que incluya un mayor número de especies registradas para el país. La elaboración de una filogenia completa para el país, o bien para la unidad biogeográfica Mesoamérica, es indispensable.
- Se recomienda incluir la medición de variables ambientales para cada área estudiada, así como un análisis de diversidad funcional, con los cuales se complementaría el estudio de la dispersión de la diversidad filogenética.

- Se recomienda que se realicen más estudios de este tipo a otros taxa, así como réplicas empleando diversos enfoques, con lo cual se ampliará la información disponible y permitirá sustentar los patrones de áreas de endemismo.
- A nivel de conservación, se recomienda enfocar el sistema actual hacia los patrones de áreas de endemismo obtenidos tanto por este como por otros estudios. Las similitudes en los patrones de endemismo obtenidos por este estudio, así como los obtenidos por los diversos autores mencionados, evidencian un patrón de áreas de endemismo cada vez más sólido que podría resguardar de mejor manera la biodiversidad del país. Con el estudio de otros taxa se podrá brindar un patrón más conciso de áreas que denoten un valor alto de conservación en función de sus endemismos.

11. Referencias bibliográficas

- Acevedo, M. (2006). Anfibios y reptiles de Guatemala: Una breve síntesis con bibliografía. 487-524pp. En: E. Cano (Ed.) (2006). *Biodiversidad de Guatemala*. Vol. I. Guatemala: Universidad del Valle de Guatemala. VI+674p.
- Acevedo, M., Wilson, L., Cano, E., & Vásquez-Almazán, C. (2010). Diversity and conservation status of the Guatemalan Herpetofauna. 407-459pp. En: L. Wilson, J. Townsend, & J. Johnson (Eds.) (2010). *Conservation of Mesoamerican Amphibians and Reptiles*. Estados Unidos: Eagle Mountain Publishing. XVII+816p.
- Alcaraz, F. (2009). *Fauna y Comunidades Faunísticas*. España: Facultad de Biología, Universidad de Murcia.
- Aldrich, M., Bubb, P., Hostettler, S., & van Wiel, H. (2000). Tropical montane cloud forests: A time for action. *Arborvitae*, 72, 32.
- Alemán, J. (2008). *Caracterización de Reptiles y Percepción Local Hacia las Serpientes en Fincas Ganaderas de la Subcuenca del Río Copán, Honduras*. Costa Rica: Escuela de Postgrado, Programa de Educación para el Desarrollo y la Conservación. 125p.
- Álvarez, E., & Morrone, J. (2004). Propuesta de áreas para la conservación de aves de México, empleando herramientas panbiogeográficas e índices de complementariedad. *INTERCIENCIA*, 19(3):112-120.
- Arzamendia, V., & Giraud, A. (2004). Usando patrones de biodiversidad para la evaluación y diseño de áreas protegidas: las serpientes de la provincia de Santa Fe (Argentina) como ejemplo. *Revista Chilena de Historia Natural*, 77:335-348.
- Bergoing, J. (2011). Los dos últimos periodos glaciares y la constitución de sackungs en Talamanca, Costa Rica. *Revista Geográfica*, 149: 47-65.
- Cabrera, A., & Willink, A. (1973). *Biogeografía de América Latina*. Estados Unidos: Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico, Departamento de Asuntos Científicos, Secretaria General de la Organización de los Estados Americanos.
- Caicedo-Portilla, R., & Dulcey-Cala, C. (2011). Distribución del gecko introducido *Hemidactylus frenatus* (Dumeril y Bribon 1836) (Squamata: Gekkonidae) en Colombia. *Biota Colombiana* 12(2): 45-56.
- Campbell, J. (1998). *Amphibians and Reptiles of Northern Guatemala, the Yucatan, and Belize*. Estados Unidos: University of Oklahoma Press. 400p.
- Campbell, J., & Vannini, J. (1989). *Distribution of Amphibians and Reptiles in Guatemala and Belize*. Estados Unidos: Western Foundation of Vertebrate Zoology.
- Castañeda, C. (2008). Capítulo 4 - Diversidad faunística de Guatemala. 181-229pp. En: Conap. (2008). *Guatemala y su Biodiversidad: Un enfoque histórico, cultural, biológico y económico*. Guatemala: Oficina Técnica de Biodiversidad, Consejo Nacional de Áreas Protegidas. 650p.
- Chávez, O., Ojeda, R., Sotomayor, J., Zambrana-Torrel, C., Loza, E., Aguirre, A., & Suzán, G. (2015). Diversidad viral de comunidades de murciélagos en paisajes transformados de México. *Veterinaria*

- México OA*, 2(1): 1-23.
- Conap. (2010). *Biodiversidad terrestre de Guatemala: Análisis de vacíos y estrategias para su conservación*. Documento técnico No. 73 (I-2010). Consejo Nacional de Áreas Protegidas. 158p.
- Conap. (2014). *V Informe Nacional de Cumplimiento a los Acuerdos del Convenio sobre la Diversidad Biológica*. Guatemala: Documento Técnico No. 3-2014, Consejo Nacional de Áreas Protegidas. 109p.
- Conde, J., y Vásquez-Almazán, C. (2009). *Informe de Colecta de Anfibios y Reptiles del Bosque Municipal de La Unión, Zacapa*. Guatemala: Museo de Historia Natural –Mushnat, Escuela de Biología, Universidad de San Carlos de Guatemala. 9p.
- Da Silva, L., Scarton, R., Marcilio-Silva, V., Dos Santos, G., & Mendes, M. (2014). Phylobetadiversity among forest types in the Brazilian Atlantic Forest Complex. *PLoS ONE*, 9(8): 1-10.
- Domínguez-Vega, H., Monroy-Vilchis, O., Balderas-Valdivia, C., Gienger, C., & Ariano-Sánchez, D. (2012). Predicting the potential distribution of the beaded lizard and identification of priority areas for conservation. *Journal for Nature Conservation*, 20:247-253.
- Espinosa, D., Morrone, J., Llorente, J., & Flores, O. (2002). *Introducción al Análisis de Patrones en Biogeografía Histórica*. México: Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, Unam.
- Escalante, T., & Morrone, J. (2003). ¿Para qué sirve el análisis de parsimonia de endemismos? 167-172pp. En: J. Morrone, & J. Llorente (Eds.) (2003). *Una Perspectiva Latinoamericana de la Biogeografía*. México: Facultad de Ciencias, Unam.
- ESRI. (1999). *ArcView 3.2 GIS*. Estados Unidos: Environmental Systems Research Institute Inc.
- ESRI. (2015). *ArcMap 10.3.1 for Desktop*. Estados Unidos: Environmental Systems Research Institute Inc.
- Faith, D. (1992). Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation*, 61:1-10.
- Fick, S., & Hijmans, R. (2017). WorldClim 2: new 1km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 37 (12): 4302-4315.
- Graham, C., & Fine, P. (2008). Phylogenetic beta diversity: linking ecological and evolutionary processes across space in time. *Ecology Letters*, 11:1-13.
- Godoy, J. (2012). El Sistema de Áreas Protegidas de Guatemala. Progreso a pesar de las insuficiencias y las presiones. *RevistaParques* 3:1-10.
- Goloboff, P. (2005). *NDM/VNDM ver. 2.5. Programs for identification of areas of endemism*. Recuperado de www.zmuc.dk/public/phylogeny/endemism
- Goloboff, P., & Catalano, S. (2016). TNT, version 1.5, with a full implementation of phylogenetic morphometrics. *Cladistics*. DOI 10.1111/cla.12160.
- Goloboff, P., Farris, J., & Nixon, K. (2003). *TNT: Tree Analysis Using New Technology*. Recuperado de <http://www.lillo.org.ar/phylogeny/tnt/>
- Goloboff, P., Farris, J., & Nixon, K. (2008). TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*, 24:774-786.

- González-Caro, S., Umaña, M., Álvarez, E., Stevenson, P., & Swenson, N. (2014). Phylogenetic alpha and beta diversity in tropical tree assemblages along regional-scale environmental gradients in northwest South America. *Journal of Plant Ecology*, 7(2):145-153.
- Hammer, O., Harper, D., & Ryan, P. (2001). PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1):9pp.
- Hasbún, C., Gómez, A., Köhler, G., & Lunt, D. (2005). Mitochondrial DNA phylogeography of the Mesoamerican spiny-tailed lizards (*Ctenosaura quinquecarinata* complex): historical biogeography, species status and conservation. *Molecular Ecology*, 14:3095-3107.
- Hickman, C., Roberts, L., & Larson, A. (2001). *Integrated Principles of Zoology*. Estados Unidos: McGraw-Hill Companies, Inc. 899p.
- INE. (2011). *República de Guatemala - Caracterización*. Guatemala: Instituto Nacional de Estadística. 38p.
- IUCN. (2020). *The IUCN Red List of Threatened Species*. Recuperado de <https://www.iucnredlist.org>
- Kardong, K. (2007). *Vertebrados: Anatomía comparada, función y evolución*. España: McGraw-Hill. 782p.
- Kembel, S. (2010). *An introduction to the picante package*. Recuperado de <https://picante.r-forge.r-project.org/picante-intro.pdf>
- Kembel, S., Cowan, P., Helmus, M., Cornwell, W., Morlon, H., Ackerly, D., Blomber, S., & Webb, C. (2010). Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*, 26(11):1463-1464.
- Kitching, I., Forey, P., Humphries, C., & Williams, D. (1998). *Cladistics*. Oxford University Press.
- Köhler, G. (2008). *Reptiles of Central America*. Alemania: Herpeton Verlag Elke Köhler. 367p.
- Köhler, G., & Acevedo, M. (2004). The anoles (genus *Norops*) of Guatemala. I. The species of the Pacific versant below 1500m elevation. *Salamandra*, 40(2):113-140.
- Llorente-Bousquets, J., & Morrone, J. (2001). *Introducción a la Biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. México: Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, Unam. VI+277p.
- Lozupone, C., & Knight, R. (2005). UniFrac: a new phylogenetic method for comparing microbial communities. *Applied and Environmental Microbiology*, 71(12):1-9.
- Marn. (2017). *Informe Ambiental del Estado 2016*. Guatemala: Ministerio de Ambiente y Recursos Naturales. 274p.
- Marshall, J. (2007). Chapter 3 – The geomorphology and physiographic provinces of Central America. pp. 75-122. En: J. Bundschuh & G. Alvarado (Eds.). (2007). *Central America: Geology, resources and hazards*. Estados Unidos: Taylor & Francis Group. 1436p.
- Méndez, C. (2008). Capítulo 5 - Diversidad faunística de Guatemala. 230-260pp. En: Conap. (2008). *Guatemala y su Biodiversidad: Un enfoque histórico, cultural, biológico y económico*. Guatemala: Oficina Técnica de Biodiversidad, Consejo Nacional de Áreas Protegidas. 650p.
- Moreno, C. (2001). *Métodos para medir la Biodiversidad*. España: M&T-Manuales y Tesis SEA. Vol. 1. 84p.
- Morrone, J. (1994). On the identification of areas of endemism. *Systematic Biology*, 43:438-441.

- Morrone, J. (2000). La importancia de los atlas biogeográficos para la conservación de la biodiversidad. 69-78pp. En: F. Martín-Piera, J. Morrone, & A. Melic (Eds.) (2000). *Hacia un Proyecto CYTED para el Inventario y Estimación de la Diversidad Entomológica en Iberoamérica: PRIBES 2000*. España: Monografías Tercer Milenio, Vol. 1, SEA.
- Morrone, J. (2001). *Sistemática, Biogeografía y Evolución: Los patrones de la biodiversidad en tiempo-espacio*. México: Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, Unam.
- Morrone, J. (2014). Parsimony analysis of endemism (PAE) revisited. *Journal of Biogeography*, 41:842-854.
- Paradis, E., & Schliep, K. (2019). Ape 5.0: an environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R. *Bioinformatics*, 35:526-528.
- Peters, J., Orejas-Miranda, B., Donoso-Barros, R., & Vanzolini, P. (1986). *Catalogue of the Neotropical Squamata*. Estados Unidos: Smithsonian Institution Press. 640p.
- Peterson, A. (1999). Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science*, 285(5431):1265-1267.
- Phillips, S., Anderson, R., & Schapire, R. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190: 231-259.
- Phillips, S., & Dudík, M. (2008). Modeling of species distributions with MaxEnt: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, 31: 161-175.
- Pool, T., Grenouillet, G., & Villéger, S. (2014). Species contribute differently to the taxonomic, functional, and phylogenetic alpha and beta diversity of freshwater fish communities. *Diversity and Distributions*, 20:1235-1244.
- Posadas, P., & Miranda-Esquível, D. (1999). El PAE (parsimony analysis of endemism) como una herramienta en la evaluación de la biodiversidad. *Revista Chilena de Historia Natural*, 75:539-546.
- Pyron, R., Burbrink, F., & Wiens, J. (2013). A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. *BMC Evolutionary Biology*, 13:1-53.
- R Core Team. (2012). *R: A language and environment for statistical computing*. Austria: R Foundation for Statistical Computing. Recuperado de <http://www.R-project.org/>
- Reiserer, R., Schuett, G., & Beck, D. (2013). Taxonomic reassessment and conservation status of the beaded lizard, *Heloderma horridum* (Squamata: Helodermatidae). *Amphibian & Reptile Conservation*, 7(1):74-96.
- Revell, L. (2012). Phytools: An R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods in Ecology and Evolution*, 3:217-223.
- Revell, L. (2016). *Una introducción a los métodos comparativos filogenéticos en R*. Universidad Nacional del Comahue. Recuperado de <http://www.phytools.org/Bariloche2016/>
- Rivera, A. (2004). Paleoclimatología y cronología del Würm Reciente: un intento de síntesis. *Zephyrus*, 57: 27-53.
- Savage, J. (1966). The origins and history of the Central American herpetofauna. *Copeia* 1966 (4): 719-766.
- Savage, J. (1982). The enigma of the Central American herpetofauna: dispersals or vicariance?. *Ann. Missouri*

- Bot. Gard.* 69:464-547.
- Savage, J. (2002). *The amphibians and reptiles of Costa Rica. A herpetofauna between two continents, between two seas*. Estados Unidos: University of Chicago Press. 934p.
- Scatena, F., Bruijnzeel, L., Bubb, P., & Das, S. (2010). 1. Setting the Stage. 1-10pp. En: L. Bruijnzeel, F. Scatena, & L. Hamilton (Eds.). (2010). *Tropical Montane Cloud Forests: Science for conservation and management*. Estados Unidos: Cambridge University Press. 768p.
- Schuster, J., & Bonis, S. (2008). Capítulo 1 - Biodiversidad de Guatemala en relación con su historia geológica y biogeográfica. 21-53pp. En: Conap. (2008). *Guatemala y su Biodiversidad: Un enfoque histórico, cultural, biológico y económico*. Guatemala: Oficina Técnica de Biodiversidad, Consejo Nacional de Áreas Protegidas. 650p.
- Schuster, J., & Cano, E. (2006). What can Scarabaeoidea contribute to the knowledge of the biogeography of Guatemala? *Coleopterists Society Monograph No. 5. Coleopterists Bulletin* (60): 57-70.
- Shufeldt, R. (2005). Chapter VIII – Some observations on lizards (Lacertilia). 108-129pp. En: R. Shufeldt (Ed.) (2005). *Chapters on the Natural History of the United States*. Estados Unidos: Kessinger Publishing. 484p.
- SNUG. (2014). *Guatemala: Análisis de Situación del País*. Guatemala: Sistema de las Naciones Unidas en Guatemala. 156p.
- Stuart, L. (1943). Taxonomic and geographic comments on Guatemalan salamanders of the genus *Oedipus*. *Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan*, 56:1-33.
- Stuart, L. (1948). The amphibians and reptiles of Alta Verapaz Guatemala. *Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan*, 69:1-109.
- Stuart, L. (1956). El ambiente del hombre en Guatemala. *Seminario de Integración Social Guatemalteca*, 3:17-30.
- SunaHisca. (2003). Componente biofísico: fauna anfibios y reptiles. Tomo I. En: SunaHisca. (2003). *Plan de Ordenamiento y Manejo Ambiental Parque Ecológico Distrital de Montaña Entrenubes -POMA-*. Colombia: Corporación SUNA HISCA. Recuperado de http://www.secretariadeambiente.gov.co/sda/libreria/pdf/ecosistemas/areas_protegidas/en_a14.pdf
- Swenson, N. (2011). Phylogenetic beta diversity metrics, trait evolution and inferring the functional beta diversity of communities. *PLoS ONE* 6(6):1-9.
- Swenson, N., Erickson, D., Xiangcheng, M., Bourg, N., Forero-Montaña, J., Ge, X...& Kress, J. (2012). Phylogenetic and functional alpha and beta diversity in temperate and tropical tree communities. *Ecology*, 93(8):112-125.
- Szumik, C., Casagrande, D., & Roig, S. (2006). Manual NDM-VNDM: Programas para la identificación de áreas de endemismo. *Instituto Argentino de Estudios Filogenéticos*, 5(3):1-26.
- Tomislav, Z. (1967). Paleotemperature Changes in the Upper and Middle Pleistocene. *Eiszeitalter und Gegenwart*, 18: 127-141.

- Uetz, P., & Hosek, J. (2015). *The Reptile Database*. Disponible en <http://www.reptile-database.org/>
- Van der Hammen, T. (1974). The Pleistocene Changes of vegetation and climate in Tropical South America. *Journal of Biogeography*, 1(1): 3-26.
- Vásquez-Almazán, C. (2006). *Herpetofauna del Volcán Lacandón*. Guatemala: Museo de Historia Natural – Mushnat, Escuela de Biología, Universidad de San Carlos de Guatemala. 14p.
- Vásquez-Almazán, C. (2010a). *Informe de Investigación: Anfibios y reptiles del municipio de Santa Cruz Barillas, departamento de Huehuetenango*. Guatemala: Museo de Historia Natural –Mushnat, Escuela de Biología, Universidad de San Carlos de Guatemala. 10p.
- Vásquez-Almazán, C. (2010b). *Informe de Investigación: Anfibios y reptiles del municipio de Todos Santos Cuchumatan, departamento de Huehuetenango*. Guatemala: Museo de Historia Natural –Mushnat, Escuela de Biología, Universidad de San Carlos de Guatemala. 8p.
- Velásquez-Puentes, F., & Bacon, C. (2016). Una introducción a la estructura filogenética de comunidades: un caso de estudio en palmas de Bolivia. *Ecología en Bolivia*, 51(2):126-140.
- Wake, D., & Lynch, J. (1976). The distribution, ecology, and evolutionary history of Plethodontid Salamanders in Tropical America. *Science Bulletin of the Natural History Museum*, 25: 1-63.
- Young, N., Carter, L., & Evangelista, P. (2011). *A MaxEnt Model v3.3.3e Tutorial (ArcGIS v10)*. Estados Unidos: Natural Resource Ecology Laboratory, Colorado State University.
- Zunino, M., & Zullini, A. (2003). *Biogeografía: la dimensión espacial de la evolución*. México: Fondo de Cultura Económica. XII+359p.

12. Anexos

Anexo 1 – Áreas faunísticas de Guatemala propuestas por Campbell y Vannini (1989)

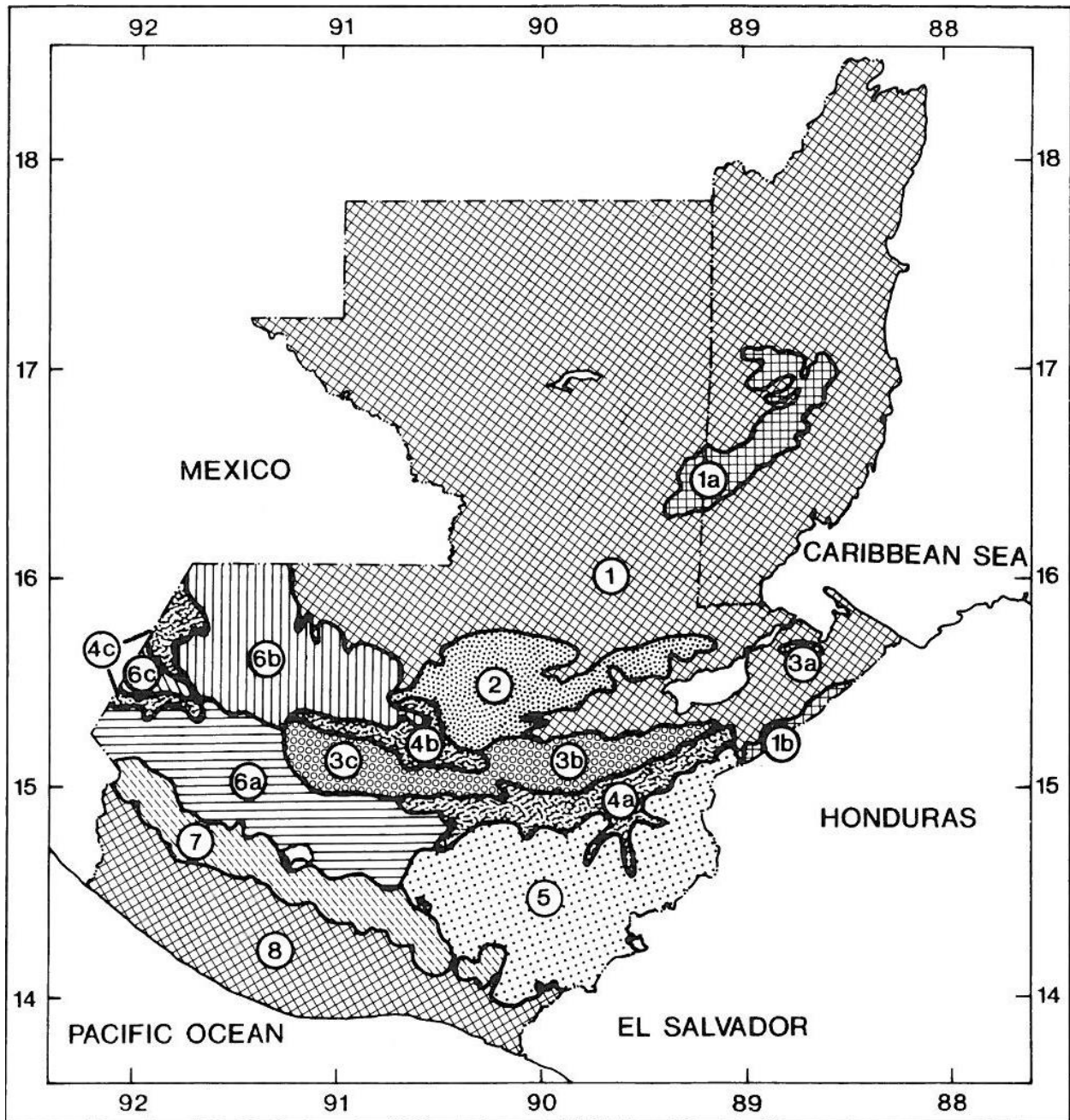


Figura No. 9. Áreas faunísticas de Guatemala y Belice, propuestas por Stuart (1943, 1956) y modificadas por Campbell y Vannini (1989). Las áreas numeradas se refieren a: (1) área de Petén, que incluye las Montañas Mayas (1a) y las pendientes de Sierra de Merendón (1b); (2) área Quechiana; (3) área Serrana, dividida en Montañas del Mico (3a), Sierra de las Minas (3b), y Sierra de Chuacús (3c); (4) área Zacapaneca, dividida en parte media y alta del Valle de Motagua (4a), parte alta del Río Chixoy y cuenca de Salamá (4b), y parte alta del Río Grijalva y occidente de Guatemala (4c); (5) área Jalapaneca; (6) área Huehueteca, dividido en las sub-áreas Chimalteca (6a), Cuchumatana (6b), y Cuilcan (6c); (7) área Fuegoana; y (8) área Escuintleca.

Anexo 2 – Áreas de endemismo de herpetofauna propuestas por Savage (1982)

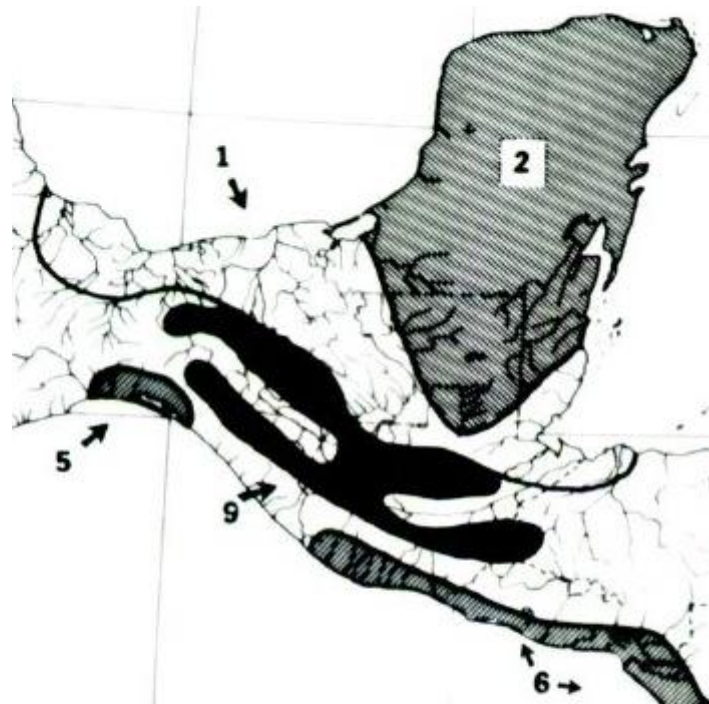


Figura No. 10. Principales áreas de endemismo de herpetofauna en Centroamérica. El recorte muestra las áreas para Guatemala, siendo estas: tierras bajas (0-1,500m) del norte (1) y de Yucatán (2) de la vertiente atlántico, y del sur (6) de la vertiente pacífico; y tierras altas (>1,500m) de Centroamérica nuclear (9) (Chiapas-México, Guatemala, El Salvador, y Honduras).

Anexo 3 – Áreas de endemismo de bosques nubosos en Guatemala propuestas por Schuster y Cano (2006)

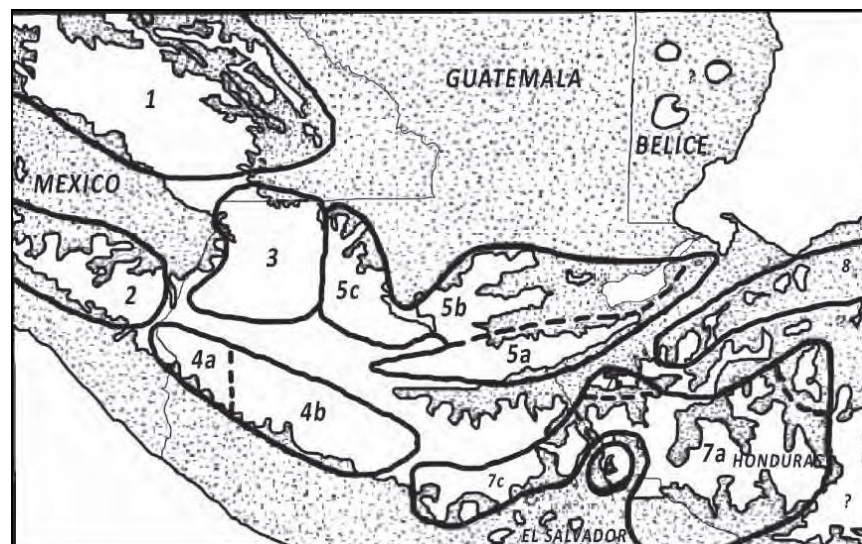


Figura No. 11. Áreas de endemismo de bosques nubosos basadas en la distribución de Passalidae y otros coleópteros en Guatemala y otras áreas adyacentes. El área punteada se encuentra bajo los 1,000m de altitud.

Anexo 4 – Unidades biogeográficas de Guatemala propuestas por Méndez (2008)

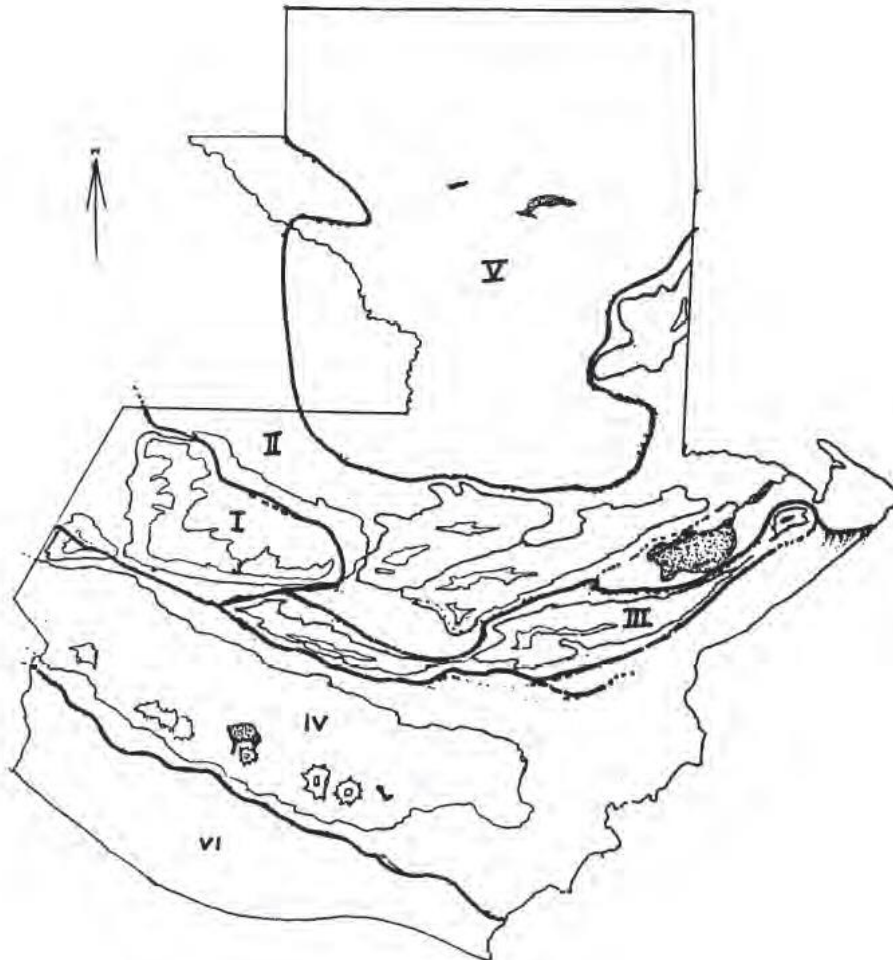


Figura No. 12. Unidades biogeográficas de Guatemala: **I** Cuchumatanes (con alturas entre 1,500-3,700 metros), **II** Tierras altas e intermedias del noroeste-noreste (engloba sistemas montañosos de la sierra del Lacandón, sierra de Chamá, sierra de Santa Cruz y parte de las Montañas Mayas; alturas entre 150-1,500 metros), **III** Sistema de Sierra de las Minas-Chuacús (altura máxima 2,900 metros), **IV** Sierra volcánica y altiplanos centrales (las zonas semiáridas están en **I** y **IV**), **V** Tierras bajas de Petén, **VI** Tierras bajas del Pacífico.

Anexo 5 – Provincias fisiográficas propuestas por Marshall (2007)

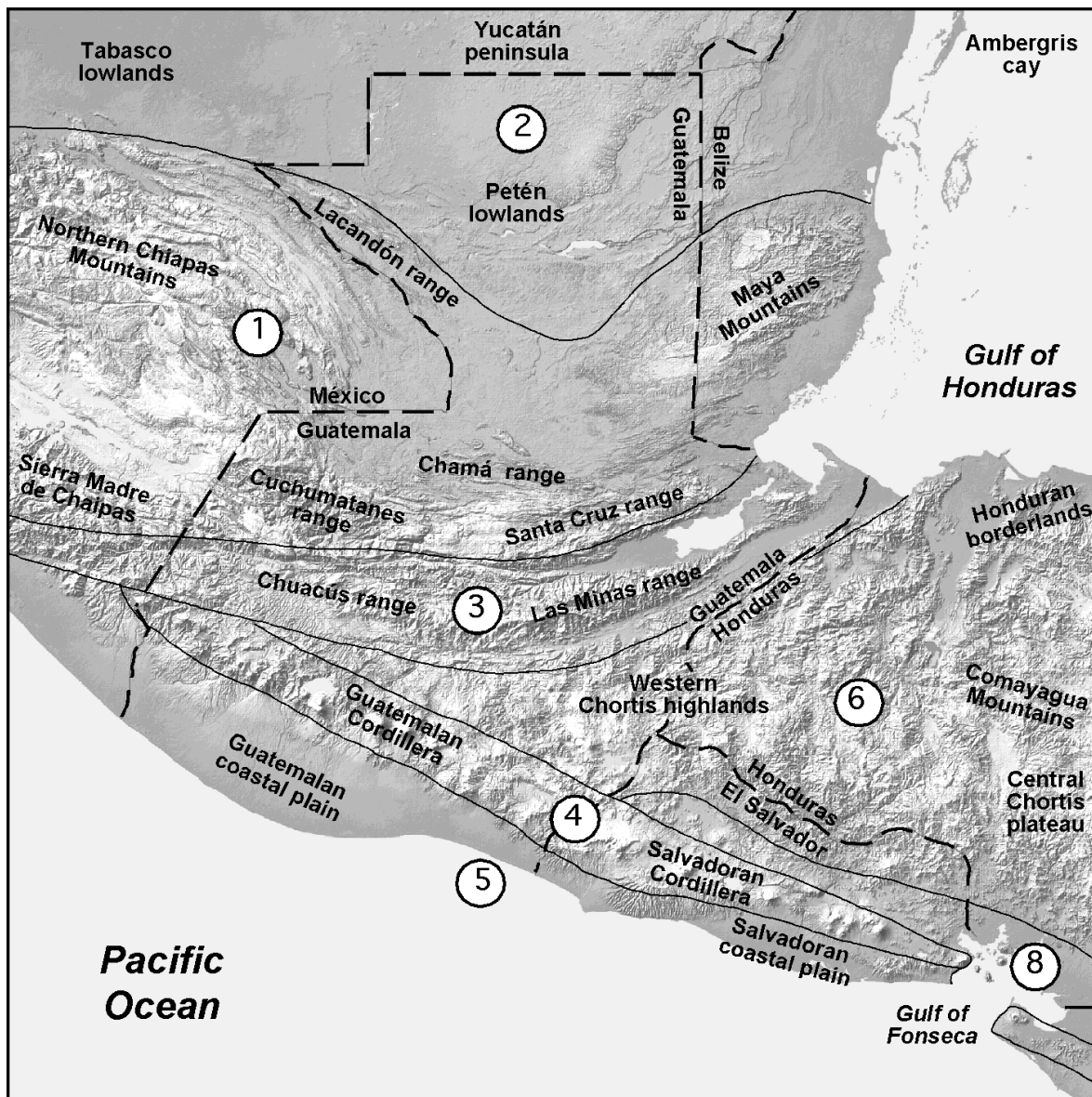


Figura No. 13. Provincias fisiográficas de Centroamérica norte: Tierras altas mayas (1), plataforma de Yucatán (2), zona de la falla del Motagua (3), frente volcánico de Chortis (4), arco delantero de Chortis (5), y tierras altas de Chortis (6). Se observan elementos geográficos importantes las tierras bajas de Petén y Montañas Mayas, la variedad de cordilleras que atraviesan parte del país (Lacandona, Chamá, Cuchumatanes, Santa Cruz, Chuacús, Las Minas), las tierras altas del oeste de la placa Chortis, la Cadena Volcánica, y la planicie costera de Guatemala.

Anexo 6 – Principales rutas de dispersión de la herpetofauna en Centroamérica durante los últimos dos millones de años, según Savage (1966)

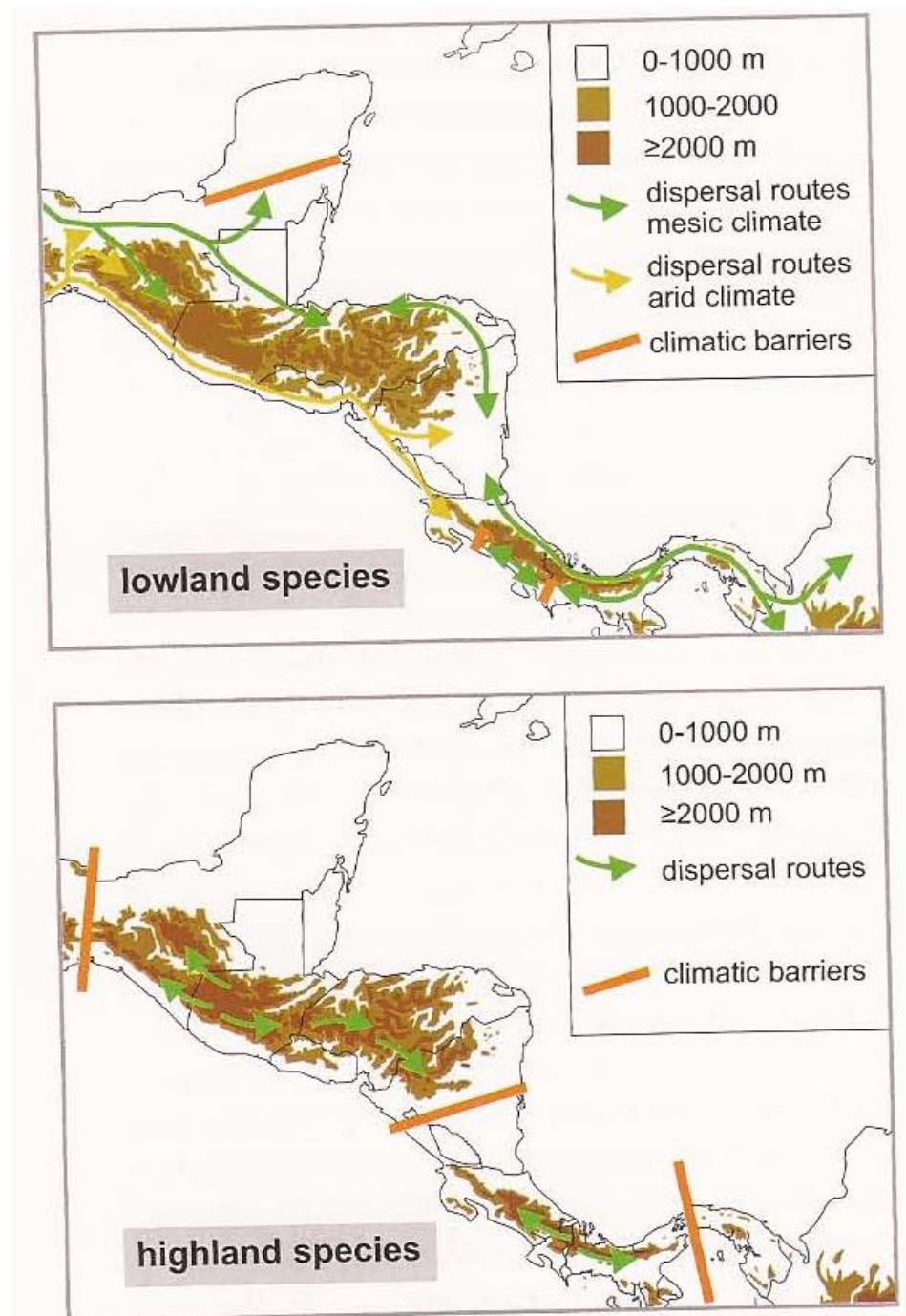


Figura No. 14. Principales rutas de dispersión de la herpetofauna de tierras bajas (superior) y de tierras altas (inferior) en Centroamérica.

Fuente: Köhler, 2008

Anexo 7 – Especies de lagartos guatemaltecos comprendidos en el estudio

Cuadro No. 2. Listado de las 90 especies de lagartos guatemaltecos mostrando el análisis en que fueron empleadas.

Especie	AE	AF	CV	Especie	AE	AF	CV	Especie	AE	AF	CV
<i>Abronia aurita</i>	+	+	+	... <i>Anolis rodriguezi</i>	+		+	... <i>Sceloporus squamosus</i>	+	+	+
<i>Abronia campbelli</i>				<i>Anolis sagrei</i>	+	+	+	<i>Sceloporus taeniocnemis</i>	+	+	+
<i>Abronia gaiophantasma</i>	+			<i>Anolis sericeus</i>	+	+	+	<i>Sceloporus teapensis</i>	+	+	+
<i>Abronia matudai</i>	+	+		<i>Anolis serranoi</i>	+			<i>Sceloporus variabilis</i>	+	+	+
<i>Abronia meledona</i>				<i>Anolis tropidonotus</i>	+	+	+	<i>Phyllodactylus tuberculosus</i>	+	+	+
<i>Abronia ochoterana</i>	+			<i>Anolis uniformis</i>	+	+		<i>Thecadactylus rapicauda</i>	+	+	+
<i>Abronia vasconcelosii</i>			+	<i>Anolis unilobatus</i>	+			<i>Marisora brachypoda*</i>			+
<i>Celestus bivittatus</i>	+			<i>Coleonyx elegans</i>	+	+	+	<i>Marisora unimarginata*</i>	+	+	
<i>Celestus rozellae</i>	+		+	<i>Coleonyx mitratus</i>	+	+	+	<i>Mesoscincus managuae</i>	+	+	
<i>Mesaspis moreletii</i>	+	+	+	<i>Hemidactylus frenatus</i>	+	+	+	<i>Mesoscincus schwartzei</i>	+	+	+
<i>Basiliscus vittatus</i>	+	+	+	<i>Gymnophthalmus speciosus</i>	+	+	+	<i>Plestiodon sumichrasti</i>	+	+	+
<i>Corytophanes cristatus</i>	+	+	+	<i>Heloderma horridum</i>	+	+	+	<i>Scincella assatus</i>	+	+	+
<i>Corytophanes hernandesii</i>	+		+	<i>Ctenosaura acanthura</i>	+	+		<i>Scincella cherriei</i>	+	+	+
<i>Corytophanes percarinatus</i>	+	+	+	<i>Ctenosaura flavidorsalis</i>	+	+		<i>Scincella incerta</i>	+		+
<i>Laemactus longipes</i>	+	+	+	<i>Ctenosaura palearis</i>	+	+	+	<i>Gonatodes albogularis</i>	+	+	+
<i>Anolis biporcatus</i>	+	+	+	<i>Ctenosaura similis</i>	+	+	+	<i>Sphaerodactylus glaucus</i>	+	+	+
<i>Anolis bourgeaei</i>	+			<i>Iguana iguana</i>	+	+	+	<i>Sphaerodactylus millepunctatus</i>	+		+
<i>Anolis campbelli</i>	+			<i>Phrynosoma asio</i>	+	+		<i>Aspidoscelis angusticeps</i>	+		+
<i>Anolis capito</i>	+	+	+	<i>Sceloporus acanthinus</i>	+		+	<i>Aspidoscelis deppei</i>	+	+	+
<i>Anolis cobanensis</i>	+		+	<i>Sceloporus carinatus</i>	+	+	+	<i>Aspidoscelis maslini</i>	+		+
<i>Anolis crassulus</i>	+	+	+	<i>Sceloporus cherriei</i>				<i>Aspidoscelis motaguae</i>	+		+
<i>Anolis cristifer</i>	+			<i>Sceloporus chrysostictus</i>	+	+	+	<i>Cnemidophorus lemniscatus</i>	+	+	+
<i>Anolis dollfusianus</i>	+		+	<i>Sceloporus formosus</i>				<i>Holcosus chaitzami*</i>	+		+
<i>Anolis haguei</i>	+			<i>Sceloporus internasalis</i>	+		+	<i>Holcosus festivus*</i>	+	+	+
<i>Anolis laeiventris</i>	+	+	+	<i>Sceloporus lundelli</i>	+	+	+	<i>Holcosus undulatus*</i>	+	+	+
<i>Anolis lemuringus</i>	+	+	+	<i>Sceloporus malachiticus</i>	+	+		<i>Lepidophyma flavimaculatum</i>	+	+	+
<i>Anolis macrophallus*</i>	+	+	+	<i>Sceloporus melanorhinus</i>	+	+	+	<i>Lepidophyma mayae</i>	+	+	+
<i>Anolis matudai</i>	+			<i>Sceloporus serrifer</i>	+	+	+	<i>Lepidophyma smithii</i>	+	+	+
<i>Anolis pentaprion</i>	+		+	<i>Sceloporus siniferus</i>	+	+	+	<i>Xenosaurus grandis</i>	+	+	
<i>Anolis petersii</i> ...	+		+	<i>Sceloporus smaragdinus</i> ...	+	+	+	<i>Xenosaurus rackhami</i>	+		+
TOTAL (de 90 especies)									84	58	67

Nota: Se modeló la distribución potencial de las 90 especies, pero solo 84 fueron empleadas en el análisis de endemismos (AE) debido a la escasez de datos que produjo modelados erróneos para algunas especies, 58 empleadas en el análisis de filodiversidad (AF) debido a que la megafilogenia empleada no incluía el resto de especies, y 67 fueron las empleadas originalmente por Campbell y Vannini (1989) (CV). Las especies indicadas con asterisco (*) están detalladas con una sinonimia en el estudio de Pyron y colaboradores (2013), siendo estas: *Anolis macrophallus* = *A. cupreus*, género *Marisora* = *Mabuya*, y género *Holcosus* = *Ameiva*, y por tanto en las filogenias mostradas adelante varía el nombre científico.

Fuente: Listado original (90 especies) obtenido de Acevedo y colaboradores, 2010.

Anexo 8 – Distribución potencial de los lagartos guatemaltecos

(* = especies excluidas en los análisis por modelado erróneo)

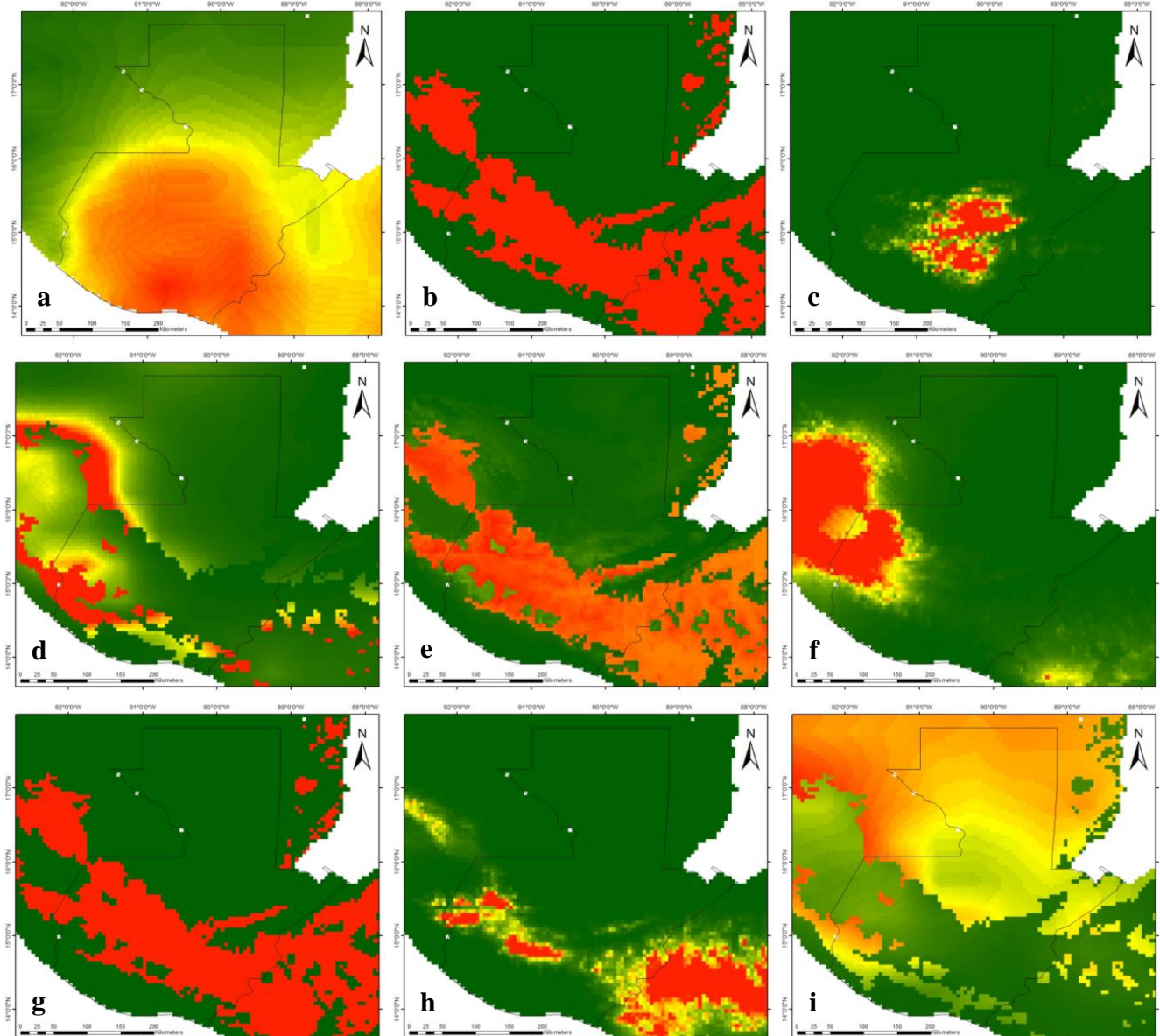


Figura No. 15. Distribución potencial de las especies de la familia Anguinae: **a)** *Abronia aurita*, **b)** *A. campbelli**, **c)** *A. gaiophantasma*, **d)** *A. matudai*, **e)** *A. meledona**, **f)** *A. ochoteranai*, **g)** *A. vasconcelosii**, **h)** *Celestus bivittatus*, **i)** *C. rozellae*.

Fuente: Datos experimentales

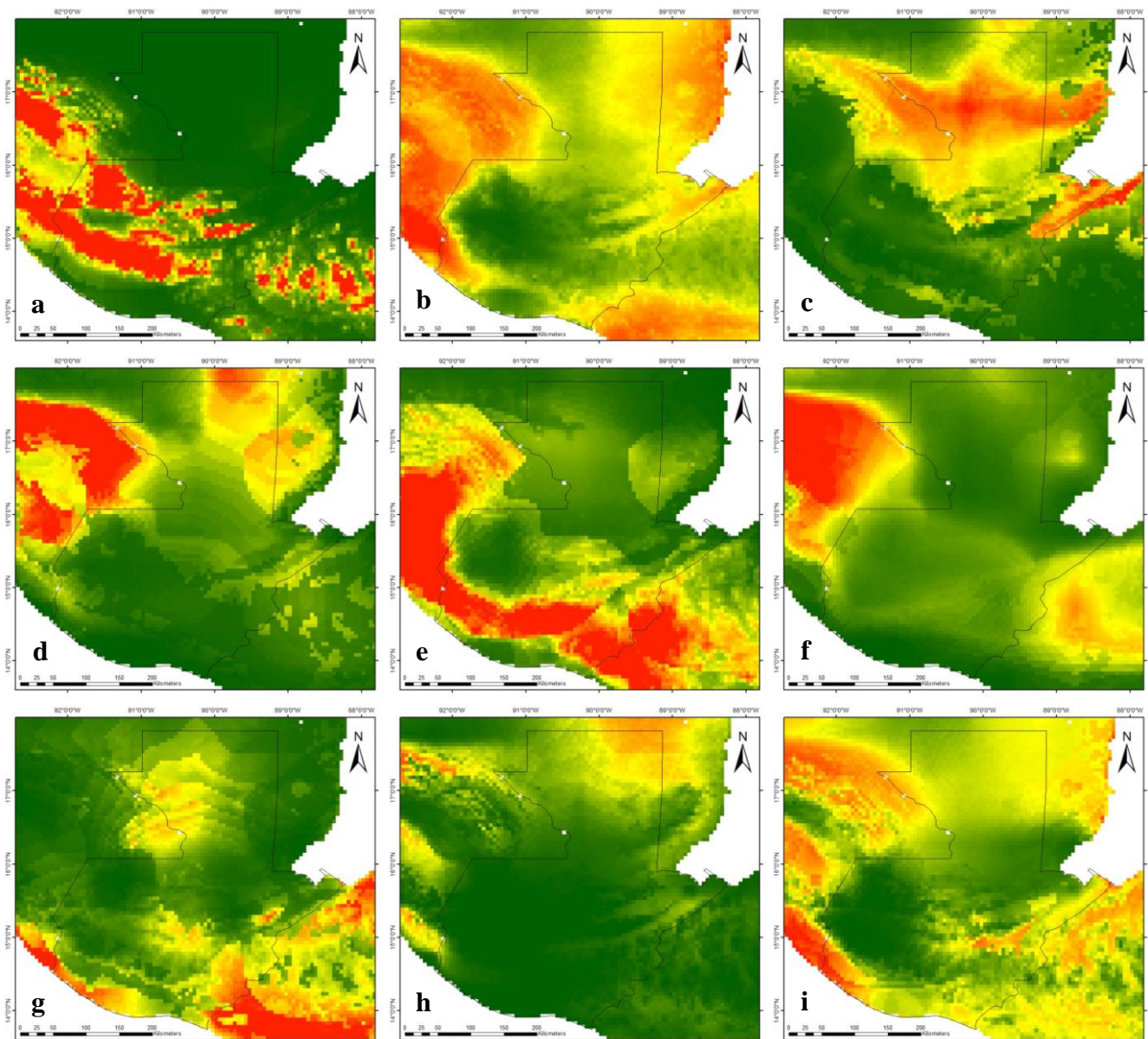


Figura No. 16. Distribución potencial de **a)** *Mesaspis moreletii* (Anguidae), de la familia Corytophanidae: **b)** *Basiliscus vittatus*, **c)** *Corytophanes cristatus*, **d)** *C. hernandesii*, **e)** *C. percarinatus*, **f)** *Laemanctus longipes*, de la familia Eublepharidae: **g)** *Coleonyx elegans*, **h)** *C. mitratus*, y de **i)** *Hemidactylus frenatus* (Gekkonidae).
Fuente: Datos experimentales

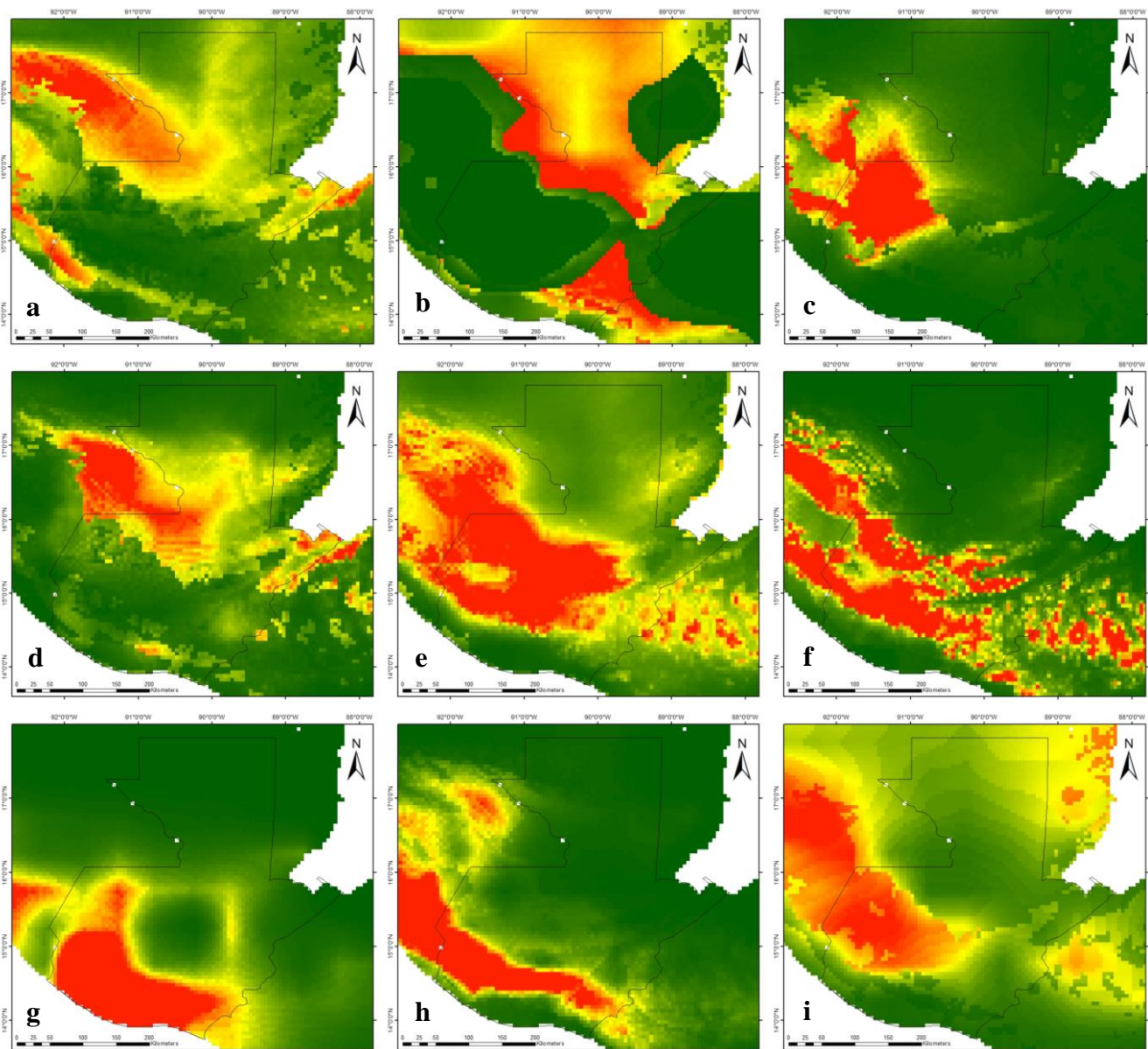


Figura No. 17. Distribución potencial de la familia Dactyloidae (en parte): **a)** *Anolis biporcatus*, **b)** *A. bourgeaei*, **c)** *A. campbelli*, **d)** *A. capito*, **e)** *A. cobanensis*, **f)** *A. crassulus*, **g)** *A. cristifer*, **h)** *A. dollfusianus*, **i)** *A. haguei*.

Fuente: Datos experimentales

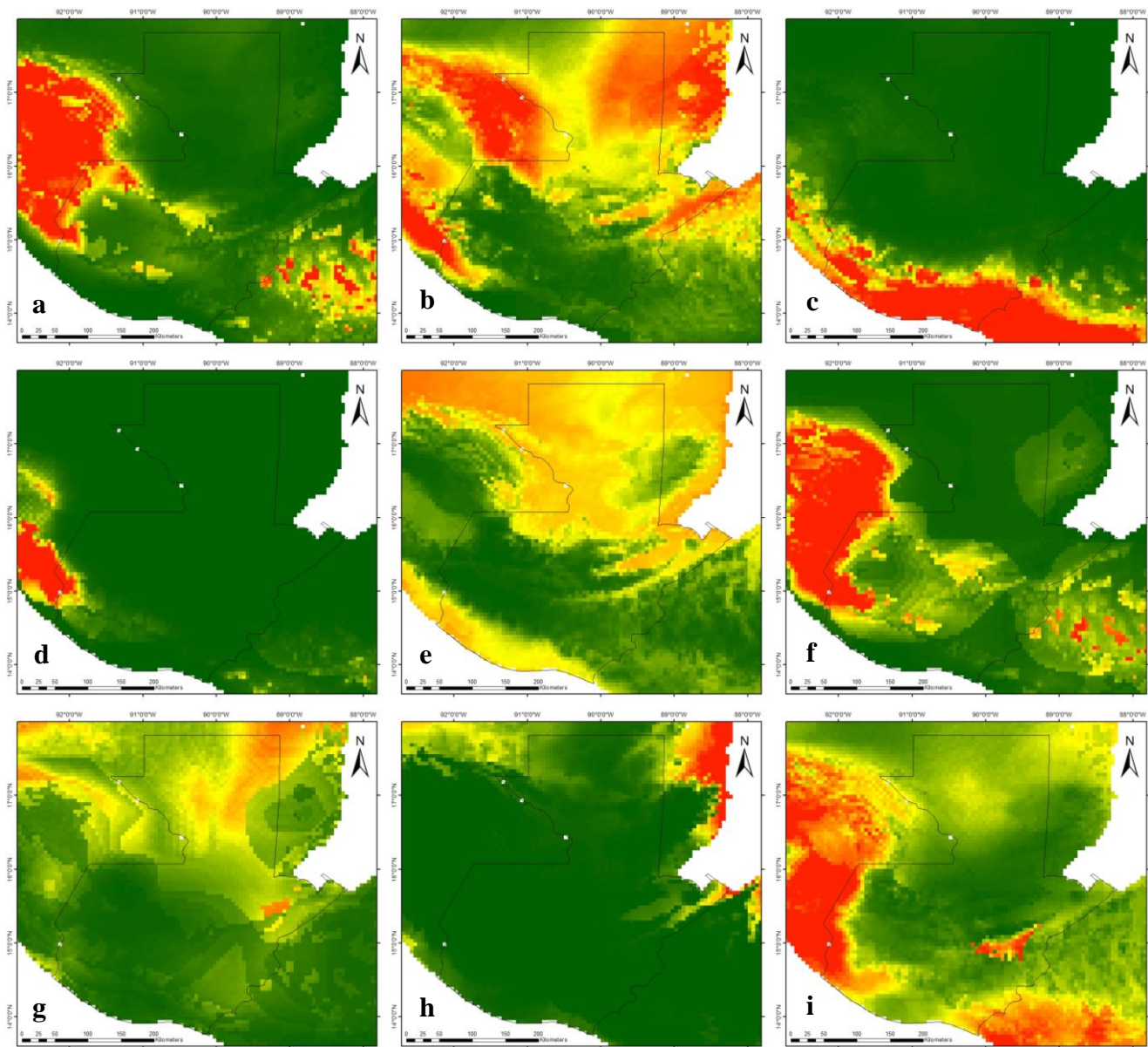


Figura No. 18. Distribución potencial de la familia Dactyloidae (en parte): **a)** *Anolis laevis*, **b)** *A. lemurinus*, **c)** *A. macrophallus*, **d)** *A. matudai*, **e)** *A. pentaprion*, **f)** *A. petersii*, **g)** *A. rodriguezi*, **h)** *A. sagrei*, **i)** *A. sericeus*.

Fuente: Datos experimentales

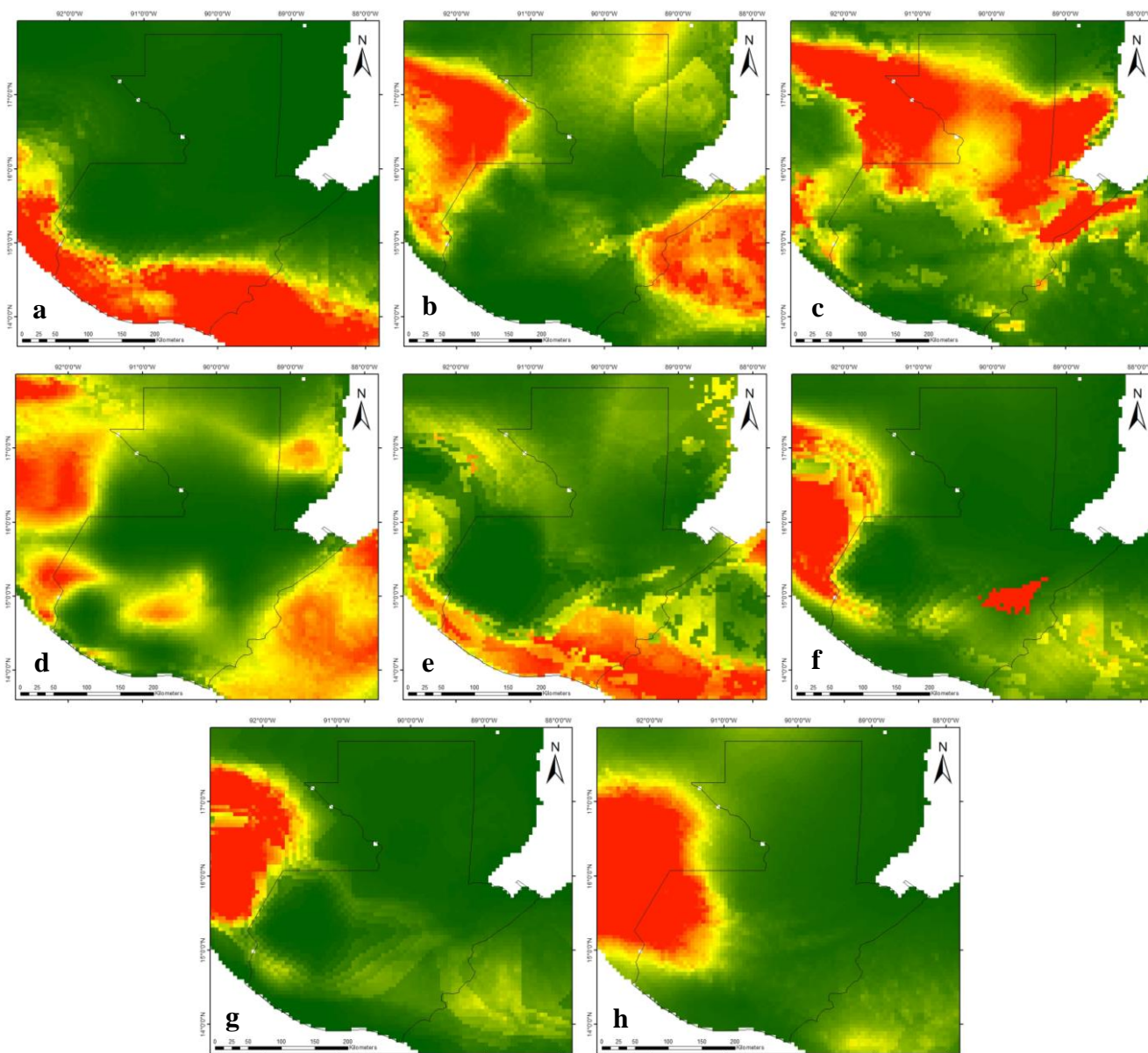


Figura No. 19. Distribución potencial de la familia Dactyloidae (en parte): **a)** *Anolis serranoi*, **b)** *A. tropidonotus*, **c)** *A. uniformis*, **d)** *A. unilobatus*, de **e)** *Gymnophthalmus speciosus* (Gymnophthalmidae), **f)** *Heloderma horridum* (Helodermatidae), y de la familia Xenosauridae: **g)** *Xenosaurus grandis*, **h)** *X. rackhami*.

Fuente: Datos experimentales

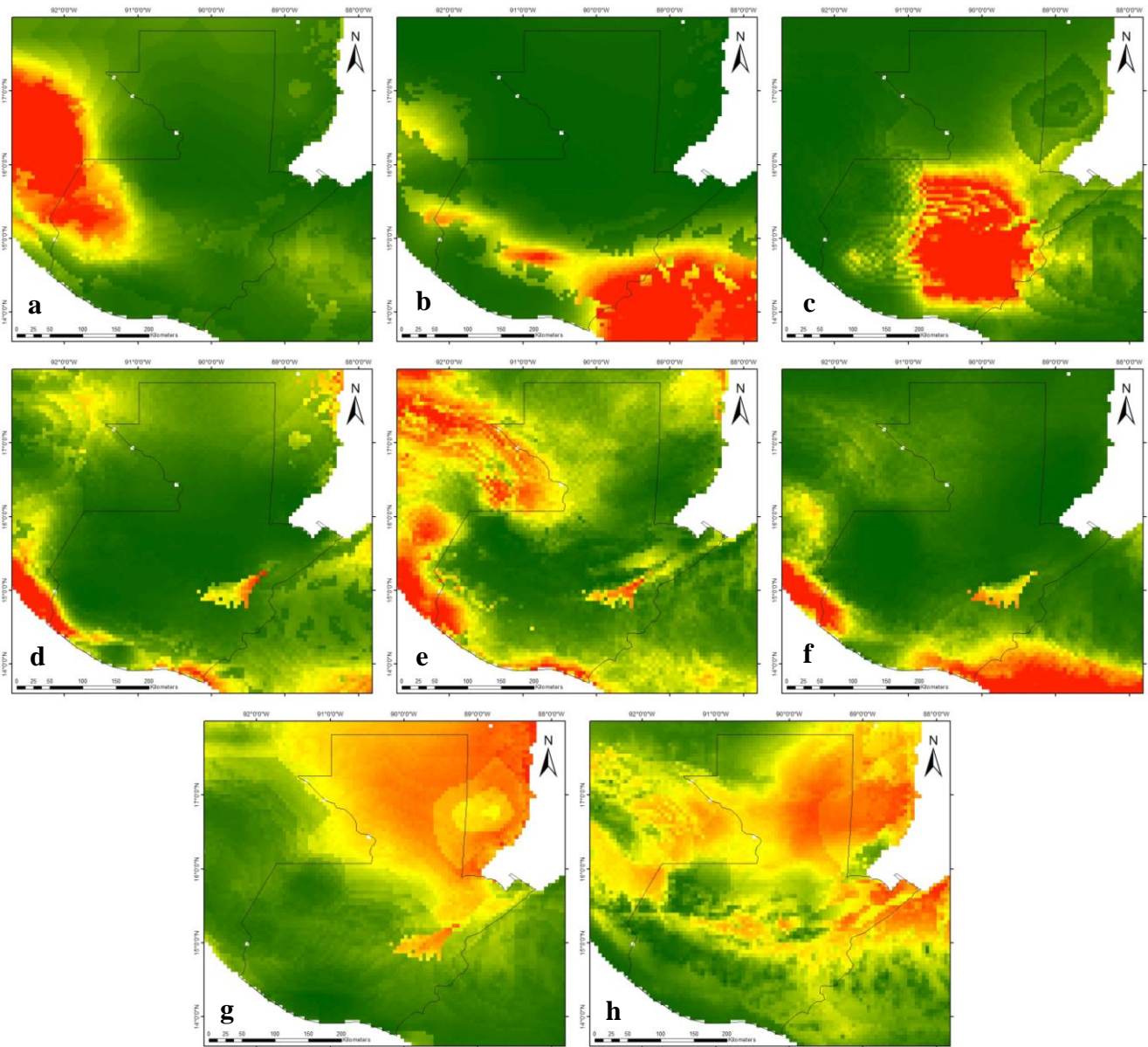


Figura No. 20. Distribución potencial la familia Iguanidae: **a)** *Ctenosaura acanthura*, **b)** *C. flavidorsalis*, **c)** *C. palearis*, **d)** *C. similis*, **e)** *Iguana iguana*, y de la familia Sphaerodactylidae **f)** *Gonatodes albogularis*, **g)** *Sphaerodactylus glaucus*, **h)** *S. millepunctatus*.

Fuente: Datos experimentales

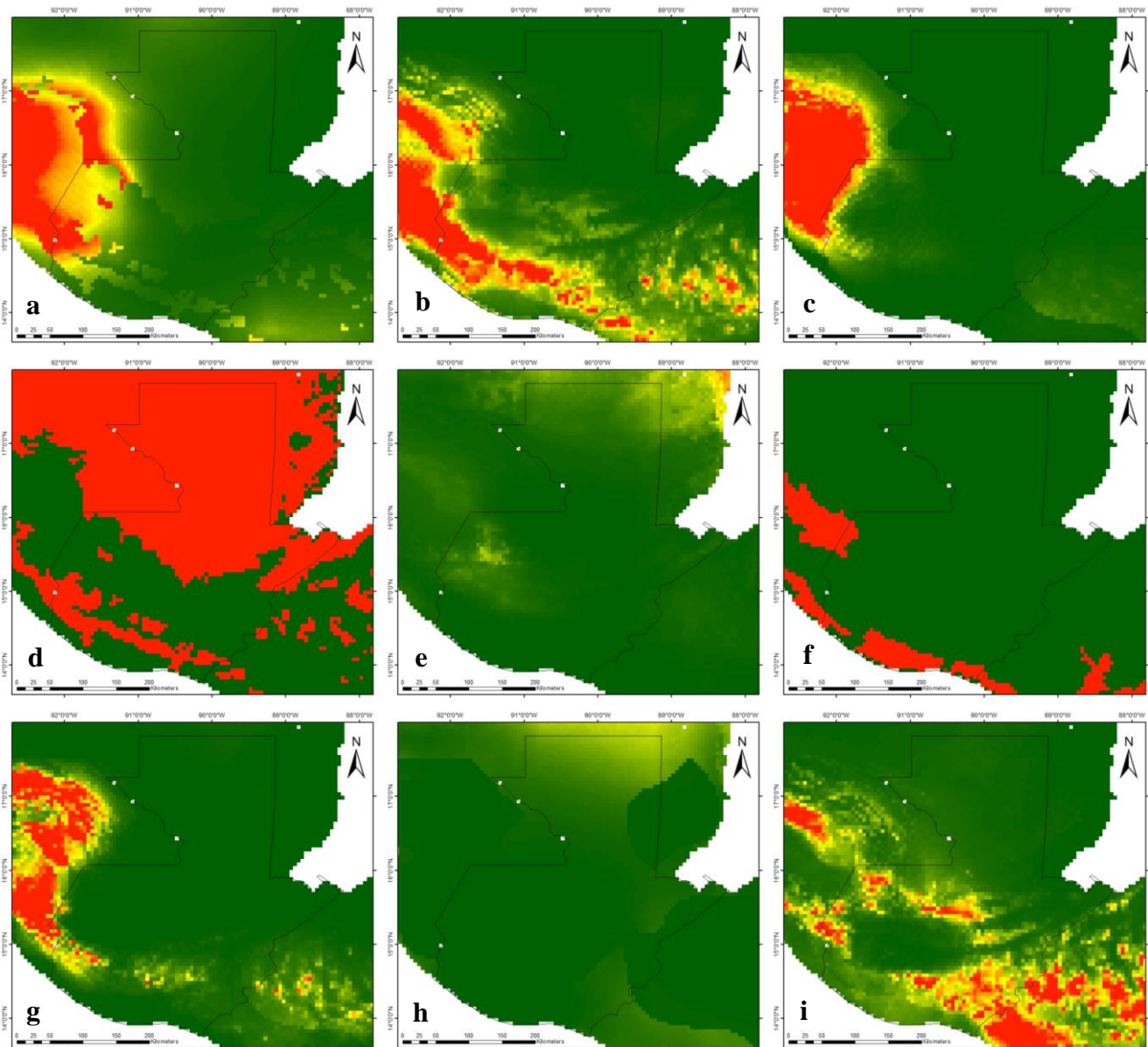


Figura No. 21. Distribución potencial de la familia Phrynosomatidae (en parte): **a)** *Phrynosoma asio*, **b)** *Sceloporus acanthinus*, **c)** *S. carinatus*, **d)** *S. cherriei**, **e)** *S. chrysostictus*, **f)** *S. formosus**, **g)** *S. internasalis*, **h)** *S. lundelli*, **i)** *S. malachiticus*.

Fuente: Datos experimentales

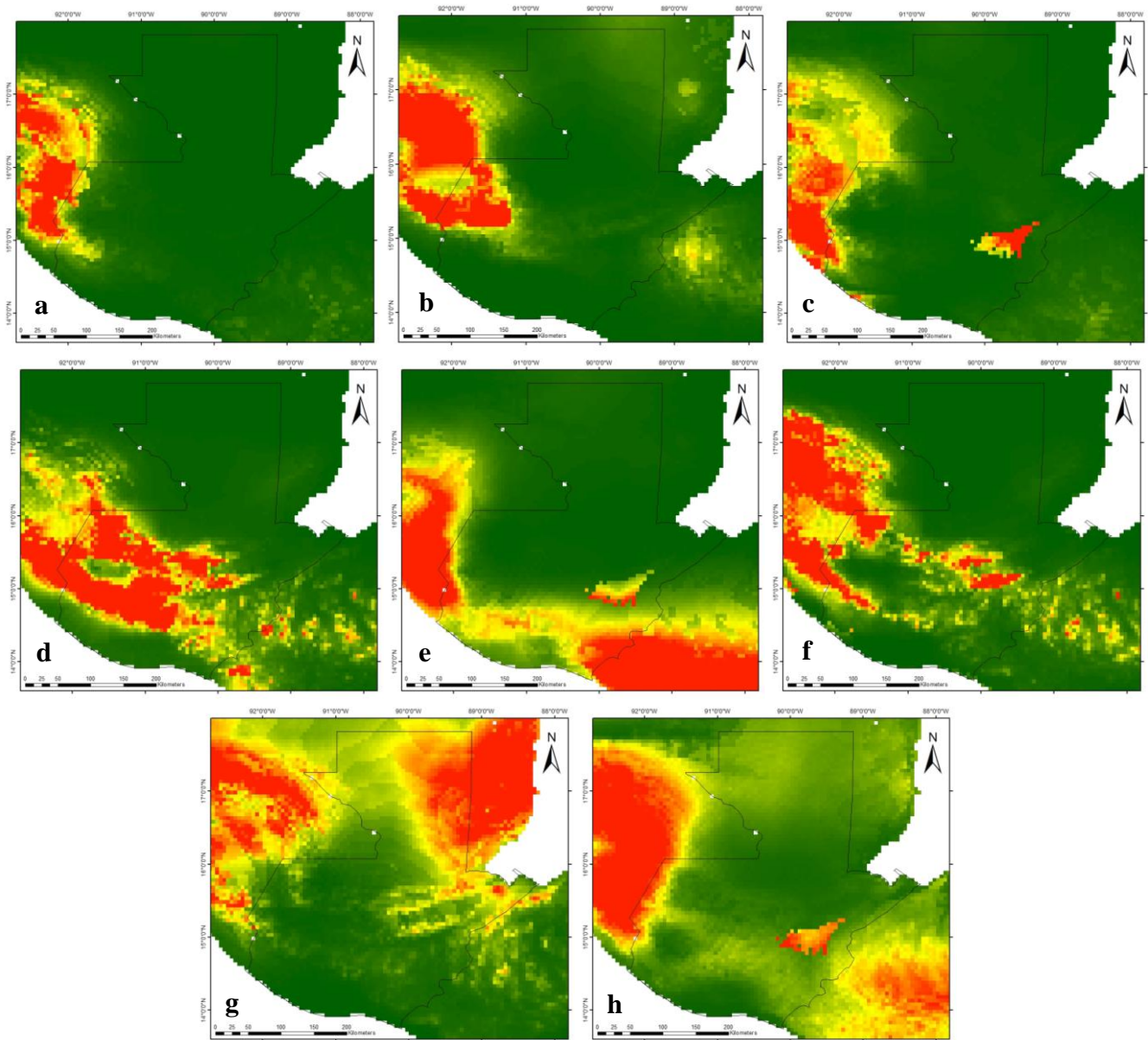


Figura No. 22. Distribución potencial de la familia Phrynosomatidae (en parte): **a)** *Sceloporus melanorhinus*, **b)** *S. serrifer*, **c)** *S. siniferus*, **d)** *S. smaragdinus*, **e)** *S. squamosus*, **f)** *S. taeniocnemis*, **g)** *S. teapensis*, **h)** *S. variabilis*.

Fuente: Datos experimentales

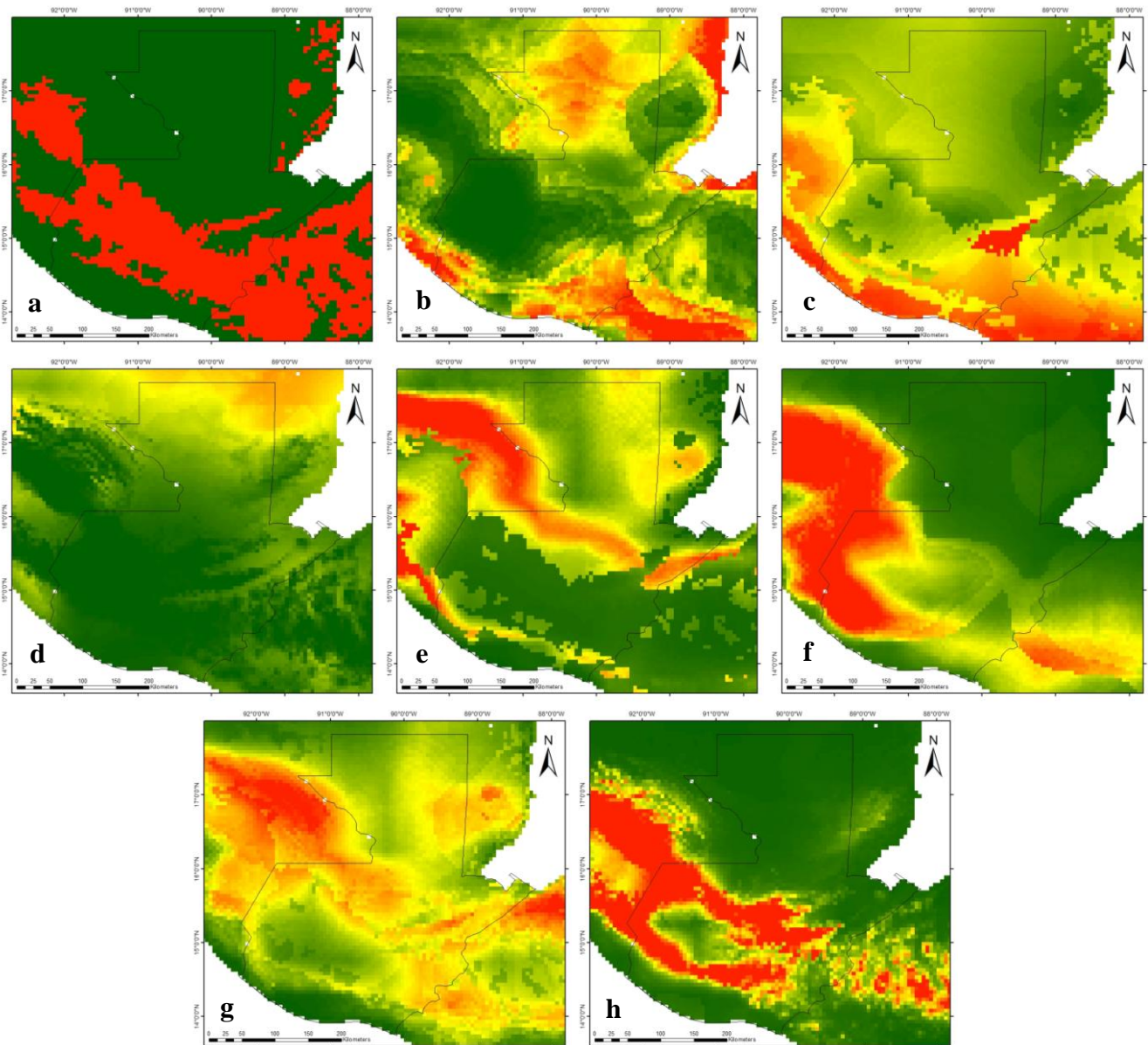


Figura No. 23. Distribución potencial de la familia Scincidae: **a)** *Marisora brachypoda**, **b)** *M. unimarginata*, **c)** *Mesoscincus managuae*, **d)** *M. schwartzei*, **e)** *Plestiodon sumichrasti*, **f)** *Scincella assatus*, **g)** *S. cherriei*, **h)** *S. incerta*.

Fuente: Datos experimentales

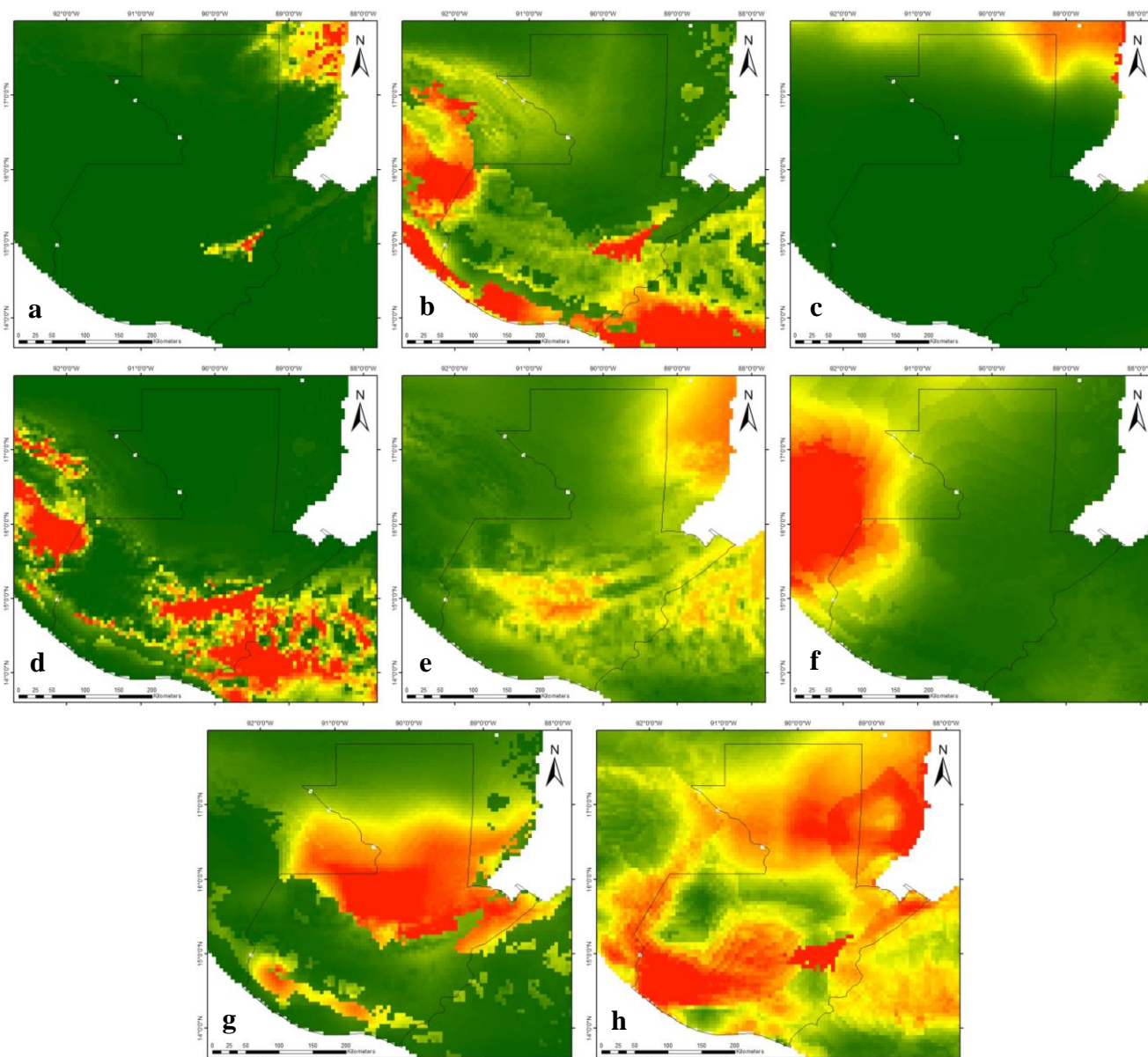


Figura No. 24. Distribución potencial de la familia Teiidae (en parte): **a)** *Aspidoscelis angusticeps*, **b)** *A. deppei*, **c)** *A. maslini*, **d)** *A. motaguae*, **e)** *Cnemidophorus lemniscatus*, **f)** *Holcosus chaitzami*, **g)** *H. festivus*, **h)** *H. undulatus*.

Fuente: Datos experimentales

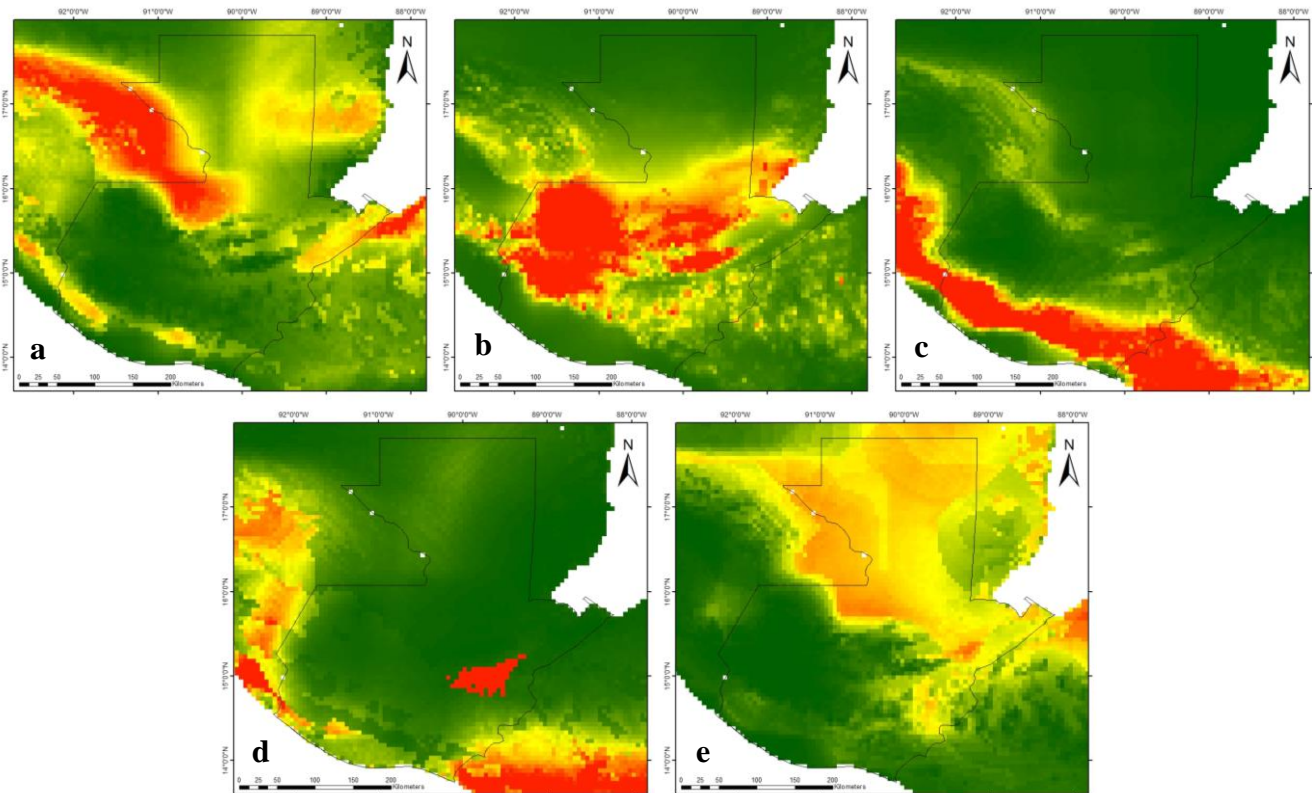


Figura No. 25. Distribución potencial de la familia Teiidae (en parte): **a)** *Lepidophyma flavimaculatum*, **b)** *L. mayae*, **c)** *L. smithii*, y de la familia Phyllodactylidae: **d)** *Phyllodactylus tuberculosus*, **e)** *Thecadactylus rapicauda*.

Fuente: Datos experimentales

Anexo 9 – Filogenia de Lacertilia que se encuentra en cada área endémica propuesta en el estudio, incluyendo la reevaluación de las áreas faunísticas de Campbell y Vannini (1989) (Figuras No. 26-29) y las áreas propuestas por este estudio (Figuras No. 30-34)

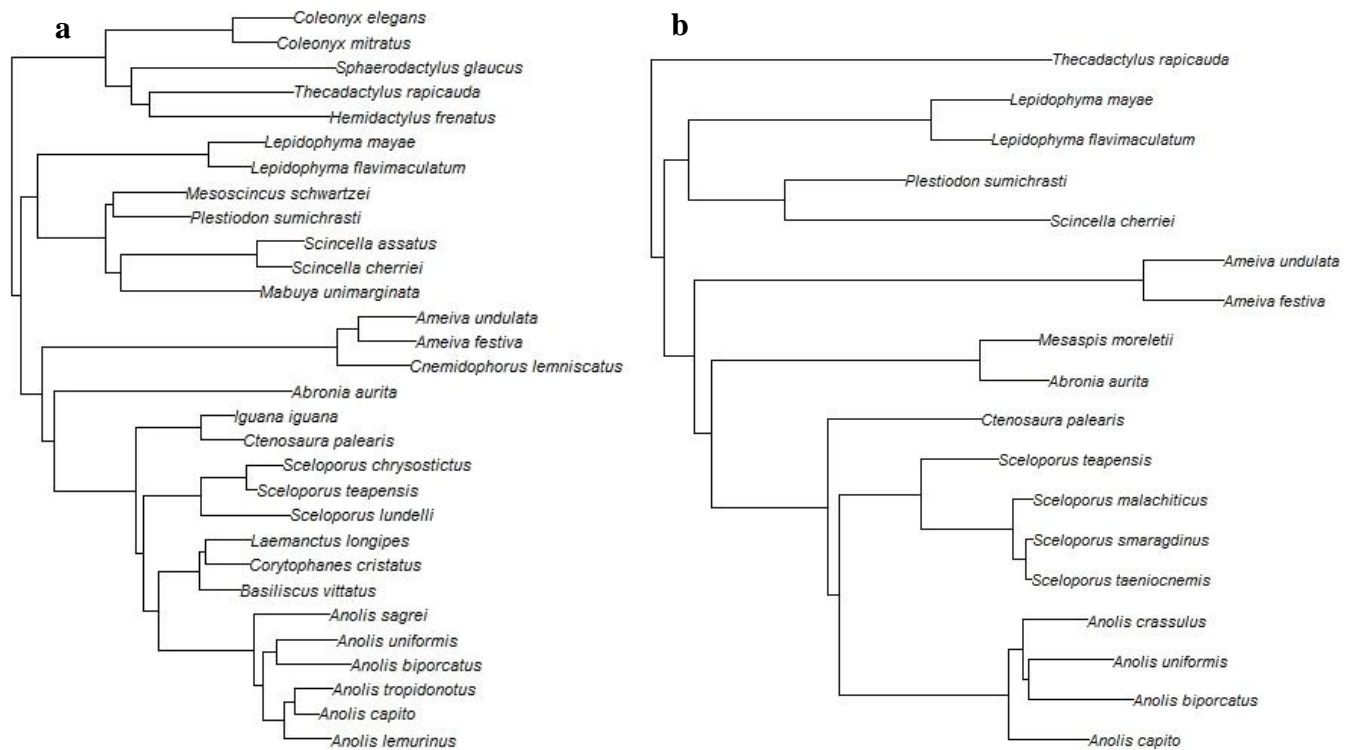


Figura No. 26. Filogenia de Lacertilia en las áreas faunísticas **a)** PET y **b)** QUE.
Fuente: Datos experimentales

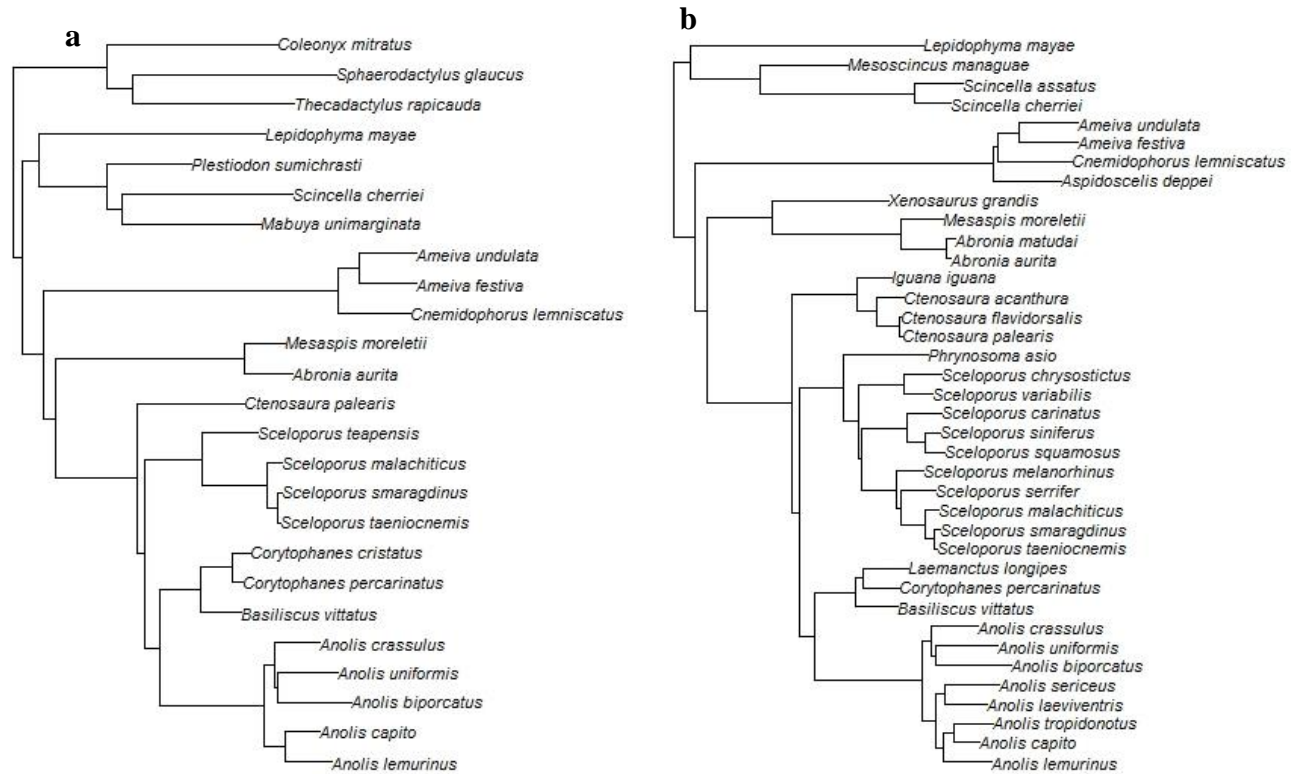


Figura No. 27. Filogenia de Lacertilia en las áreas faunísticas a) SER y b) HUE.

Fuente: Datos experimentales

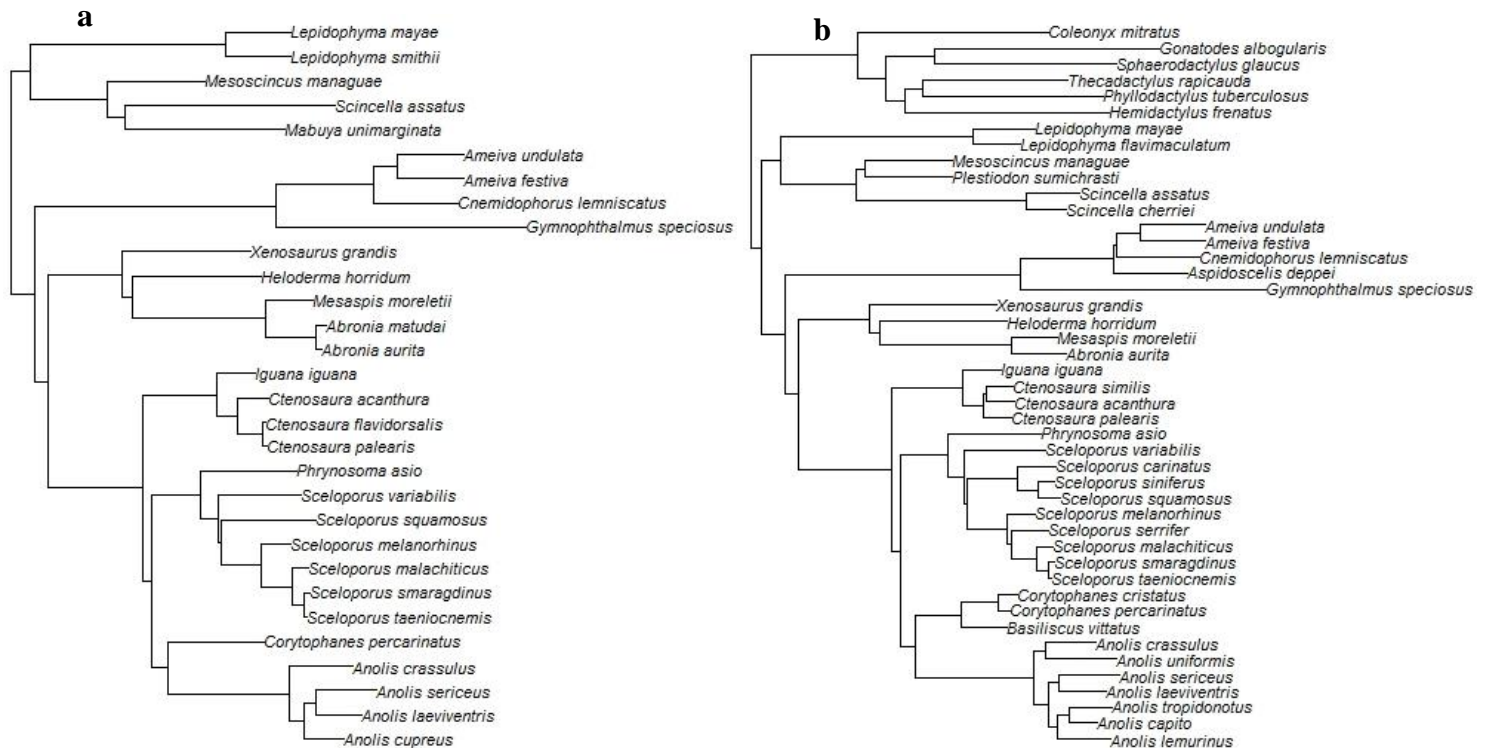


Figura No. 28. Filogenia de Lacertilia en las áreas faunísticas a) FUE y b) ZAC.

Fuente: Datos experimentales

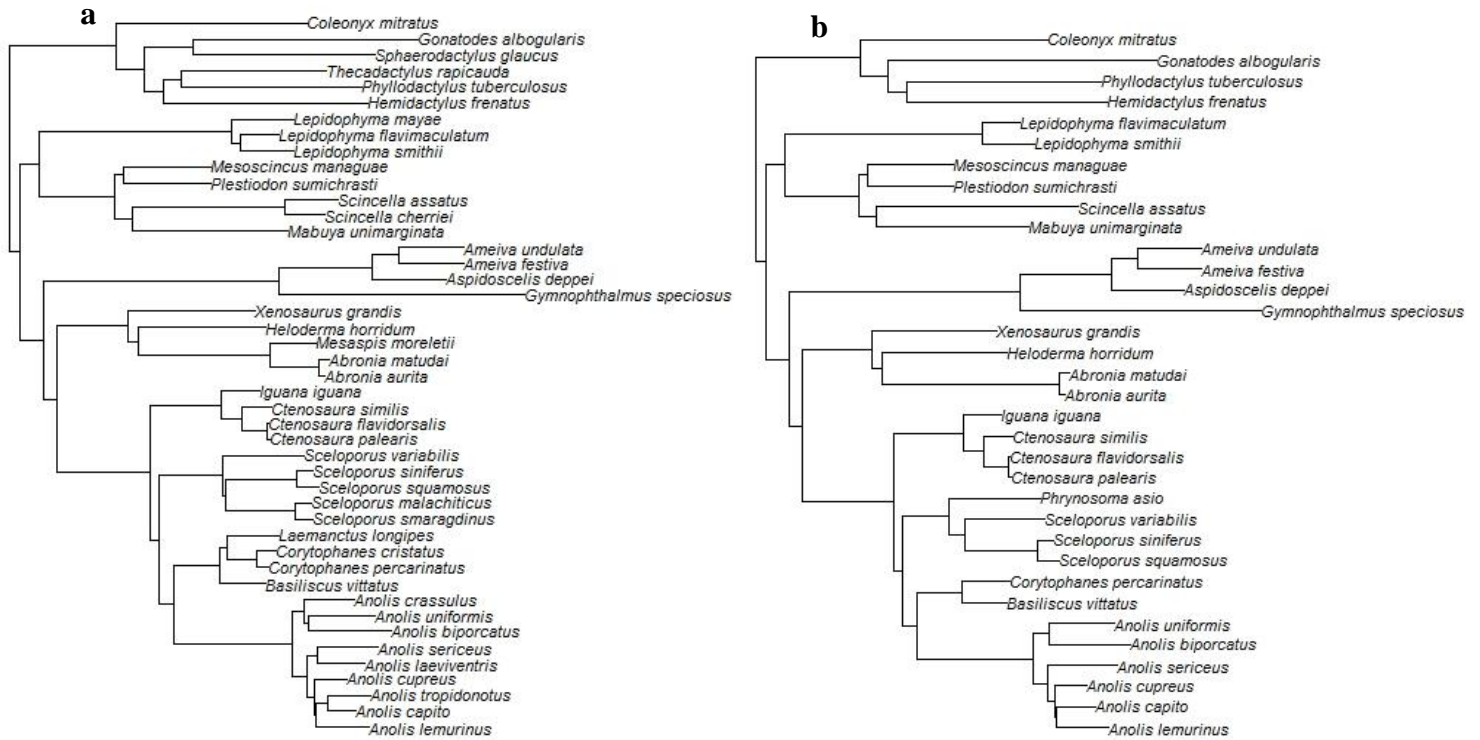


Figura No. 29. Filogenia de Lacertilia en las áreas faunísticas a) JAL y b) ESC.

Fuente: Datos experimentales

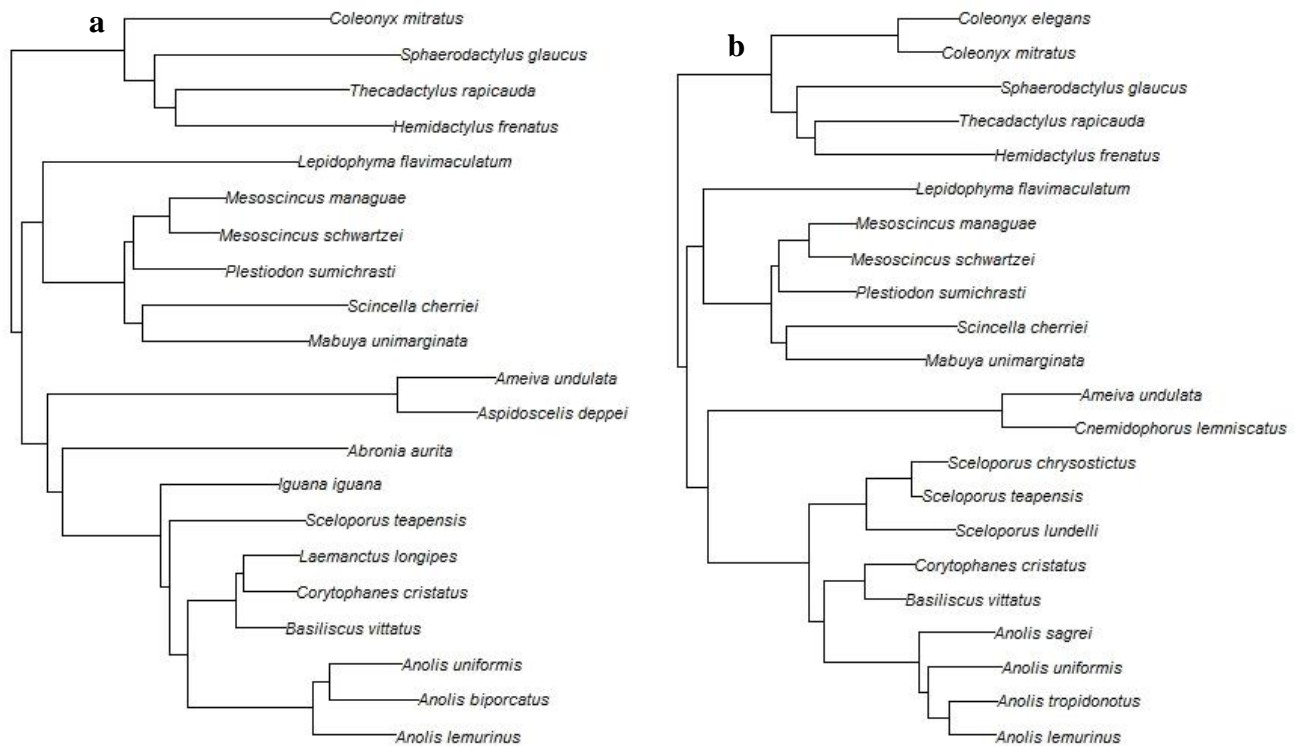


Figura No. 30. Filogenia de Lacertilia en las áreas de endemismo propuestas a) TBPn y b) TBPn.

Fuente: Datos experimentales

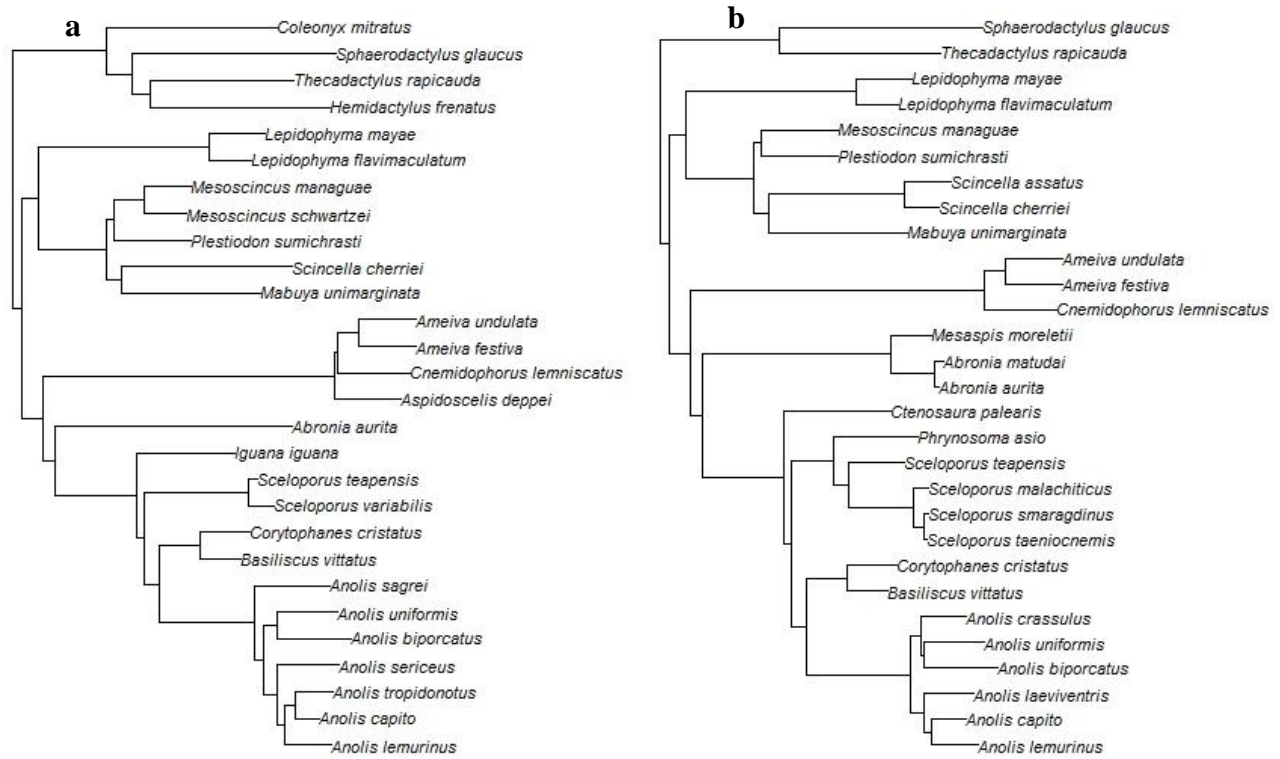


Figura No. 31. Filogenia de Lacertilia en las áreas de endemismo propuestas a) TBP y b) TACS.

Fuente: Datos experimentales

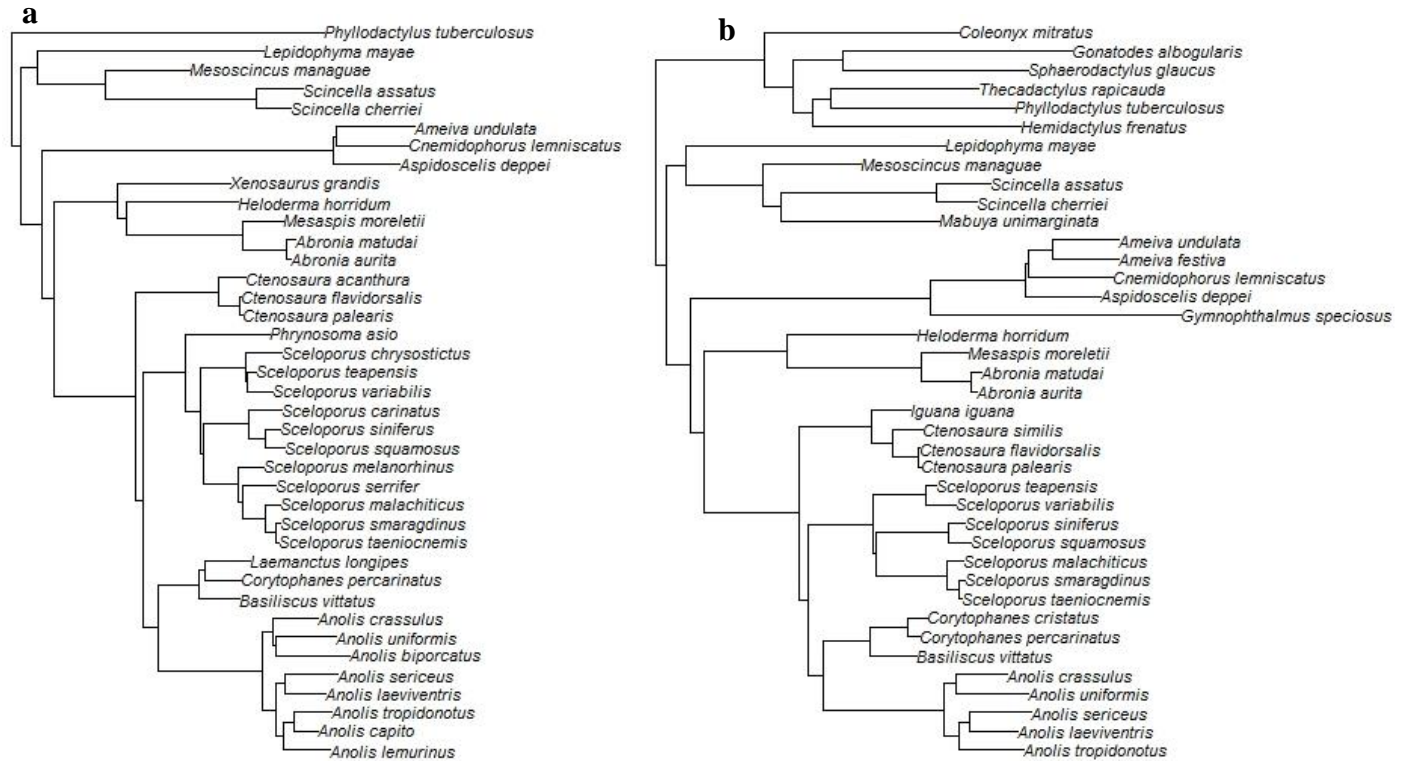


Figura No. 32. Filogenia de Lacertilia en las áreas de endemismo propuestas a) TACC y b) VMSM.

Fuente: Datos experimentales

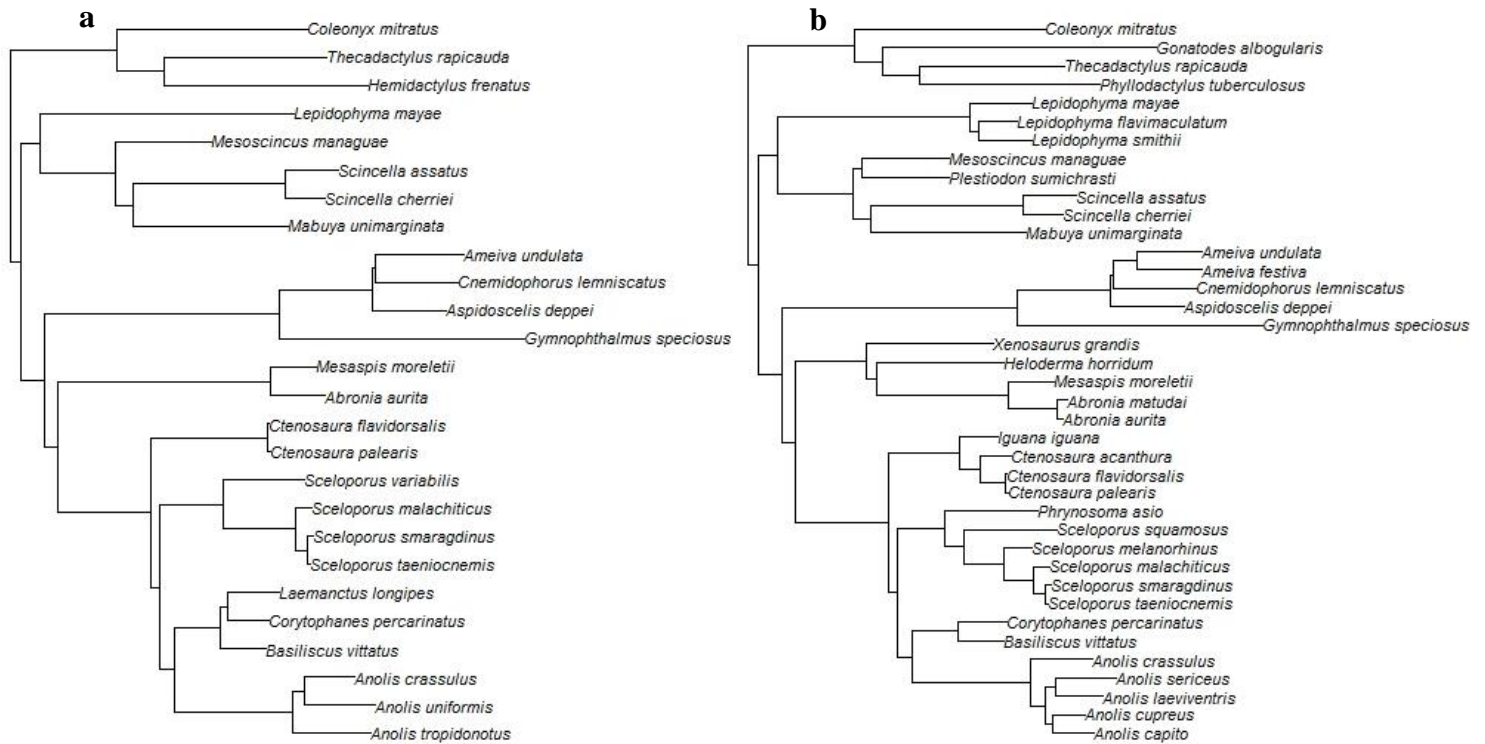


Figura No. 33. Filogenia de Lacertilia en las áreas de endemismo propuestas a) TAO y b) TAV.

Fuente: Datos experimentales

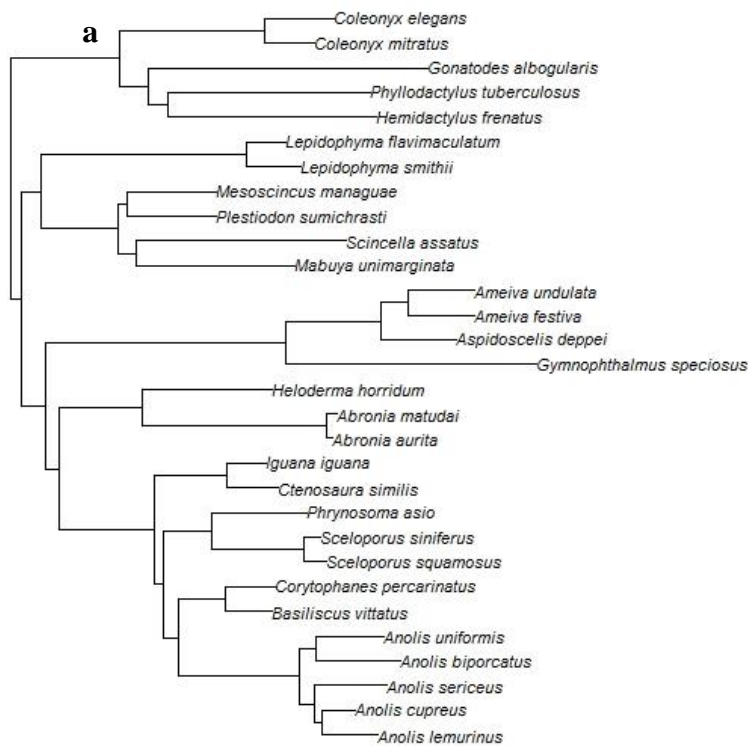


Figura No. 34. Filogenia de Lacertilia en el área de endemismo propuesta TBS.

Fuente: Datos experimentales

Anexo 10 – Dispersión de la diversidad filogenética en las áreas de estudio. Valores estandarizados obtenidos mediante un modelo aleatorio de distribución nula.

Cuadro No. 3. Valores de dispersión de la diversidad filogenética para las áreas faunísticas de Campbell y Vannini (1989).

	MPD observado			MNTD observado		
	NRI	Valor <i>p</i>	D _{pw}	NTI	Valor <i>p</i>	D _{nn}
PET	1.27232222	0.903	0.90863975	-0.09600746	0.458	0.48126483
QUE	0.47805609	0.659	-0.22892288	-1.5829466	0.06	-0.7164932
SER	0.68163941	0.724	0.00733081	-0.14465376	0.437	-0.68807418
ZAC	0.96606973	0.827	0.31138925	1.29478879	0.904	0.18424408
JAL	1.63530632	0.96	0.67190342	1.03843589	0.864	-0.12799912
HUE	-2.81112908	0.005	-1.79839854	-3.27431145	0.001	0.98192113
FUE	-0.49631612	0.294	-0.63610656	-1.46756253	0.08	0.70495691
ESC	1.41053328	0.925	0.73200523	1.05887481	0.862	0.60655742

Fuente: Datos experimentales

Cuadro No. 4. Valores de dispersión de la diversidad filogenética para las áreas propuestas por este estudio.

	MPD observado			MNTD observado		
	NRI	Valor <i>p</i>	D _{pw}	NTI	Valor <i>p</i>	D _{nn}
TBPno	0.95631557	0.827	-0.09570511	1.68702781	0.954	-0.88593194
TBPn	1.11337585	0.873	0.21858686	-0.00237405	0.505	0.99757785
TPBs	1.55477157	0.948	0.43536001	0.72334065	0.763	-0.39575941
TACS	0.74500739	0.775	-0.33604349	-1.55357706	0.063	-0.06855408
TACC	-2.87628705	0.005	-1.68585274	-2.30892629	0.018	2.0862162
VMSM	1.90432776	0.975	0.60286864	0.87033794	0.811	0.10848998
TAO	1.40072972	0.922	0.15124099	-0.30942231	0.379	-0.48441107
TAV	1.63179285	0.957	0.3736746	0.06550083	0.536	0.83786431
TBS	2.23613642	0.989	1.1054078	0.48508684	0.675	1.15548938

Fuente: Datos experimentales



Jacob de Jesús Álvarez Requena

Tesista



Lic. Carlos Vásquez Almazán

Asesor



Dr. Sergio Pérez

Revisor



Dr. Sergio Melgar

Director Escuela de Biología



M.A. Pablo Ernesto Oliva Soto

Decano