

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



**Modelaje de la distribución del género *Quercus* subsección *Lobatae* (FAGACEAE)  
bajo efectos del cambio climático en los bosques nubosos del norte de Guatemala**

Jorge Rodolfo Martínez Aragón

Biólogo

Guatemala, enero de 2020.

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

**Modelaje de la distribución del género *Quercus* subsección *Lobatae* (FAGACEAE)  
bajo efectos del cambio climático en los bosques nubosos del norte de Guatemala**

Informe de tesis

Presentado por

**Jorge Rodolfo Martínez Aragón**

Para optar al título de

**Biólogo**

Guatemala, enero de 2020.

## **JUNTA DIRECTIVA**

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

## DEDICATORIA

A mis padres, Eréndira Aragón y Rodolfo Martínez por apoyarme siempre sin importar mis ideas, por haberme formado y por haberme dado todo lo que son.

A mis hermanos Carlos Fernando, José Alberto y Eréndira Lucía, por ser una inspiración y una alegría incomparable en mi vida, por recordarme que no importa el camino que uno escoja sino el deseo insaciable de querer seguirlo.

A Anaí López, por su amistad incondicional, por el amor que me entrega y por enseñarme que siempre se consiguen los sueños con la disciplina necesaria.

A todos mis amigos de la carrera Andrea Marroquín, Mariasol Díaz, Bianka Hernández, Maria Perez, Ernesto Rivera, Renato Morales, Angela Barrios, Gerber Guzmán y Óscar Rojas por ser las personas más apasionadas en sus actividades profesionales y contagiarme esa energía.

A mis amigos del colegio Marco López, Juan Melgar, Gabriel Herrera y Francisco Lemus, por su amistad y por todo su apoyo durante tantos años.

Al pueblo de Guatemala, en especial a las comunidades campesinas por estar siempre dispuestos al trabajo y hacer posible el quehacer de un Biólogo.

A todos aquellos con el deseo de dedicar su futuro a la ciencia guatemalteca.

## **AGRADECIMIENTOS**

A la Universidad de San Carlos de Guatemala por haberme proveído de educación superior.

A la Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia, a la Escuela de Biología y todos sus profesionales asociados, de quienes aprendí las bases de la maravillosa ciencia que es la Biología.

A mi asesora Maura Quezada, por su inagotable energía para realizar este proyecto y por todas las lecciones recibidas.

A mi revisor Claudio Méndez, por la dedicación de su tiempo y por estar siempre dispuesto a mejorar esta investigación.

A Rosario Rodas, por su conocimiento y por su apoyo invertido en la identificación de las especies trabajadas.

A mi profesora Lucía Prado, por su amistad, por estar siempre dispuesta a dar una milla extra en mi formación y por enseñarme que un esfuerzo constante produce resultados satisfactorios.

## ÍNDICE

1.	RESUMEN.....	1
2.	INTRODUCCIÓN.....	2
3.	ANTECEDENTES.....	4
3.1.	Sistema climático de la Tierra.....	4
3.2.	Cambio climático.....	14
3.3.	Bosque nuboso.....	16
3.4.	Familia FAGACEAE.....	19
3.5.	Distribución de la familia FAGACEAE.....	19
3.6.	Origen y filogenia del género Quercus.....	21
3.7.	Bases de la clasificación morfológica del género en Centroamérica.....	21
3.8.	Especies reportadas para Guatemala.....	23
3.9.	Clasificación infragenérica de Quercus: Subsección Lobatae.....	23
3.10.	Especies de la subsección Lobatae.....	24
3.11.	Especies de la subsección Lobatae en Guatemala.....	25
3.12.	Modelaje de distribución de especies.....	26
4.	JUSTIFICACIÓN.....	28
5.	OBJETIVOS.....	29
5.1.	General.....	29
5.2.	Específicos.....	29
6.	HIPÓTESIS.....	29
7.	MATERIALES Y MÉTODOS.....	30
7.1.	Universo.....	30
7.2.	Población.....	30
7.3.	Muestra.....	30
7.4.	Materiales.....	31
7.5.	Métodos.....	32
8.	RESULTADOS.....	34
9.	DISCUSIÓN.....	43
10.	CONCLUSIONES.....	48
11.	RECOMENDACIONES.....	49
12.	REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	50
13.	ANEXOS.....	59

## 1. RESUMEN

El cambio climático es la variación en la cantidad de radiación, vapor de agua y gases de efecto invernadero en la atmósfera y que causan un aumento o disminución de energía que emana la Tierra en largos períodos de tiempo. En los sistemas montañosos, el cambio climático es una fuerza que rige la composición y diversidad de las especies que habitan estos ecosistemas. El género *Quercus* subsección *Lobatae*, contiene especies que se distribuyen en este tipo de bosques, las cuales, dada su dominancia y diversidad, juegan un rol ecológico importante que sostiene dichos ecosistemas. La investigación tuvo como objetivo modelar la distribución de *Quercus* subsección *Lobatae* bajo el efecto del cambio climático en los bosques nubosos del norte de Guatemala. Para lo cual, se utilizaron los registros de los herbarios de Guatemala BIGU, UVAL y USCG junto con colectas de campo realizadas en los departamentos de Huehuetenango y Quiché. Se realizaron modelos de distribución de las especies con algoritmos ANN y CART junto con variables bioclimáticas disponibles en WorldClim. Se utilizó el modelo climático HadGEM2-ES con escenarios discreto (RCP2.6), moderado (RCP4.5, RCP6.0) y extremo (RCP8.5). Los modelos predijeron que, para la mayoría de las especies, el cambio climático, dirigido hacia temperaturas más elevadas de las registradas actualmente, conducirá a la disminución de las áreas en donde se distribuyen las especies de *Quercus* subsección *Lobatae*. La distribución de las especies de *Quercus* subsección *Lobatae* bajo efectos de cambio climático en los bosques nubosos de Guatemala, migrará hacia zonas de mayor elevación y climas más fríos, aumentando su presencia en las regiones centrales de Quiché y el centro y norte de Huehuetenango.

## 2. INTRODUCCIÓN

El cambio climático se refiere al intercambio de calor en la atmósfera por consecuencia del vapor de agua y de la emisión de gases como CO<sub>2</sub>, CH<sub>4</sub>, N<sub>2</sub>O, que como consecuencia causan un aumento o disminución de energía en un sistema climático, como temperatura superficial del planeta, pH y salinidad del océano, considerada en largos períodos de tiempo, sin importar la causa (IPCC, 2014, p. 40.). Este cambio es parte de un proceso natural de la Tierra, causado por una fluctuación en el nivel de los gases que producen el efecto invernadero, llevando como consecuencia cambios en los niveles oceánicos, oscilación en los glaciares de montaña y en las capas de hielo polares (Antártida, Ártico y Groenlandia) (NASA, 2018). Para los ecosistemas de la Tierra, el cambio climático es una fuerza que rige la composición y diversidad de las especies que habitan en los mismos. Uno de los tipos de ecosistemas vulnerables al cambio climático son los bosques nubosos tropicales. Reconocidos por una diversidad biológica particularmente elevada y única ya que la presencia de humedad constante y las bajas temperaturas permite la colonización de múltiples especies vegetales y animales adaptados a climas templados, que por eventos de migración y aislamiento han dado origen a eventos de especiación y endemismo (Beniston, *et al.*, 1997, p. 234; Brown & Lomolino, 1998, p. 298). Los bosques nubosos, corresponden a uno de los sistemas montañosos que se caracterizan por la presencia persistente de nubes en movimiento, resultado de una sobresaturación en la atmósfera y bajas temperaturas, causando condensación, que es depositada en la vegetación y en el suelo. La vegetación que se encuentra en los bosques nubosos es alta en su diversidad, con altas tasas de endemismo y con especies poco frecuentes. La alta humedad, la falta de luz y el viento son factores que provocan que las plantas crezcan lentamente en comparación con otros bosques (Jiménez, 2010, p 15). En Guatemala, los bosques nubosos se encuentran en varias regiones montañosas del país, entre los 1200 – 2600 msnm. Han sido poco estudiados, siendo el biotopo para la conservación del Quetzal (BUCQ), el área que presenta la mayor cantidad de estudios realizado (Jiménez, 2010, p 15). Uno de los organismos con particular interés por la diversidad que presentan en este tipo de ecosistemas son las especies de encino, específicamente las de encino rojo (*Quercus* subsección *Lobatae*: FAGACEAE), quienes tienen una diversidad muy alta en las regiones montañosas del sur de México y

Centroamérica y ocupan un lugar importante en términos de riqueza en los bosques nubosos (Rodríguez-Correra, *et al.*, 2015, p. 223).

La razón de enfocarse en ecosistemas de montaña húmedos o bosques nubosos, es debido a que estos son sensibles a los efectos del cambio climático, en donde tendrán una expansión si los climas son más fríos y húmedos o una contracción si los climas son más cálidos y secos. Debido a que la temperatura global está en aumento (IPCC, p. 47), estos ecosistemas que funcionan como refugios para diversas especies, están en contracción lo que podría afectar la diversidad biológica (Case & Lawler, 2016, p. 2). Los encinos rojos son un taxón de interés ya que estos tienden a desarrollarse mejor en climas o ecosistemas húmedos (Nixon, 1993, p. 450). Modelar escenarios de cambio climático sobre *Quercus* subsección *Lobatae* que se distribuye en los bosques nubosos de Guatemala, podría otorgar indicios de la respuesta ante el cambio climático que estas especies tienen en el país. Por lo cual, el presente estudio tiene como objetivo analizar mediante distintos modelos de escenarios climáticos, cómo una etapa de aumento en la temperatura superficial y contracción de los bosques nubosos podría afectar la diversidad del género *Quercus* subsección *Lobatae* en los bosques nubosos del norte de Guatemala, medida a través de cambios en su distribución.

### **3. ANTECEDENTES**

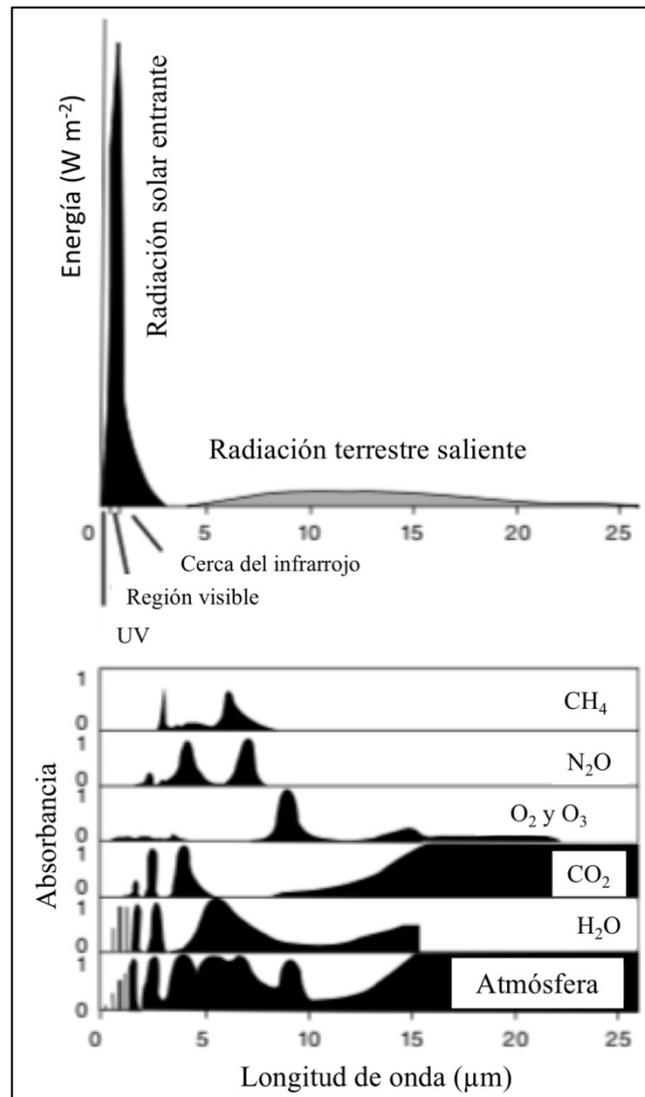
#### **3.1. Sistema climático de la Tierra**

En escala de tiempo geológico, el clima en la Tierra, es un sistema dinámico que ha estado en constante cambio y gracias a estos cambios, los ecosistemas terrestres han evolucionado, de igual manera que han evolucionado otros mecanismos de la Tierra (Pielke, Avissar, Raupach, Dolman, Zeng, Denning, 1998, p. 461; Beade, Ahlsonsoy, Ding, Schimel, 2001, p. 87). Los cambios en el clima, se entienden como la distribución de los patrones meteorológicos durante un período de tiempo prolongado como parte de los procesos naturales de la Tierra. Puede referirse a la variación temporal meteorológica de las condiciones promedio a largo plazo, causada por factores como procesos bióticos, radiación solar, actividad volcánica, movimiento tectónico, cambios bioquímicos, composición atmosférica y glaciaciones. Sin embargo, la fuerza principal responsable por la evolución del clima en la Tierra, ha sido el cambio en el ingreso de la radiación solar, que ha incrementado cerca de un 30% en 4000 millones de años, conforme ha madurado el sol. (Sagan & Mullen, 1972, p. 52).

El Sol es la fuente principal de energía disponible que conduce el clima en la Tierra. La longitud de onda de la energía producida depende de su temperatura y el calor que produce el Sol es cerca de 6 000°C (Bristow & Campbell, 1984, p. 159). Según los principios de la termodinámica, el calor se transfiere de un objeto con alta temperatura a otro con menor temperatura por uno de tres mecanismos: 1) conducción, una transferencia molecular directa, especialmente por materia sólida. 2) convección, el movimiento de masa a través de un estado sólido o líquido. 3) radiación, el paso de ondas a través del espacio o materia (Bristow & Campbell, 1984, p. 159). El calor fluye a través de energía radioactiva, del cálido Sol a través del espacio hacia una Tierra fría. El Sol emite la mayor parte de su energía como radiación de ondas cortas de alta energía, con longitud de onda entre 0.2 – 0.4  $\mu\text{m}$ , que incluye ultravioleta (UV 8% del total), visible (39%) e infrarrojo (53%) (Vernekar, 1972, p. 2). En promedio, cerca del 30% de la radiación de onda corta es reflejada de vuelta al espacio debido a la retrodispersión de las nubes (16%), aire, especialmente si contiene partículas de agua o polvo (6%) y superficies como el suelo o el agua (7%) (Vernekar, 1972, p. 2). La atmósfera absorbe cerca del 23% de la radiación de onda corta,

especialmente por el ozono, nubes y vapor de agua (Ramanathan, Cess, Harrison, Minnus, Barkstrom, Ahmad, ..., Hartman, 1989, p. 57). El 47% restante de la radiación es absorbida y calienta la superficie Terrestre.

La Tierra emite radiación de ondas largas (Figura 1), debido a su baja temperatura superficial (15°C), el 90% de esta radiación es absorbida por los gases radiativos como el vapor de agua, CO<sub>2</sub>, CH<sub>4</sub> y N<sub>2</sub>O, en la atmósfera y distribuida en diferentes direcciones, contribuyendo al calentamiento del planeta, en un fenómeno conocido como efecto invernadero (Harries, Russell, Hanafin, Brindley, Fuytan, Rufus, ..., Kellock, 2005, p. 945). El 10% de la energía que se escapa al espacio, se debe a que la cantidad es muy pequeña para poder ser absorbida por la atmósfera. A escala global, este intercambio de energía, hace que la Tierra se mantenga en un estado cercano al equilibrio radiativo, es decir que absorbe casi tanta energía como libera al espacio (Harries, *et al.*, 2005, p. 945).



**Figura 1.** Distribución espectral de la radiación solar y terrestre y los espectros de absorción de los gases que contribuyen al forzamiento radiativo. Fuente: Chapin, Matson, Vitousek, 2012, p. 25.

Asumiendo el equilibrio, la radiación de onda larga emitida al espacio debe ser igual a la suma de la radiación solar absorbida tanto por la superficie como la atmósfera. La atmósfera es calentada por la absorción de ondas largas por los gases radiativos y por la absorción de la radiación solar (ondas cortas), es también calentada por la superficie de los flujos no radiativos, que son arrastrados hacia arriba por la turbulencia atmosférica (Trenberth, Fasullo & Kiehl, 2009, p. 311). Esto incluye flujo latente de calor, en donde el calor que evapora el agua en la superficie es subsecuentemente liberado a la atmósfera

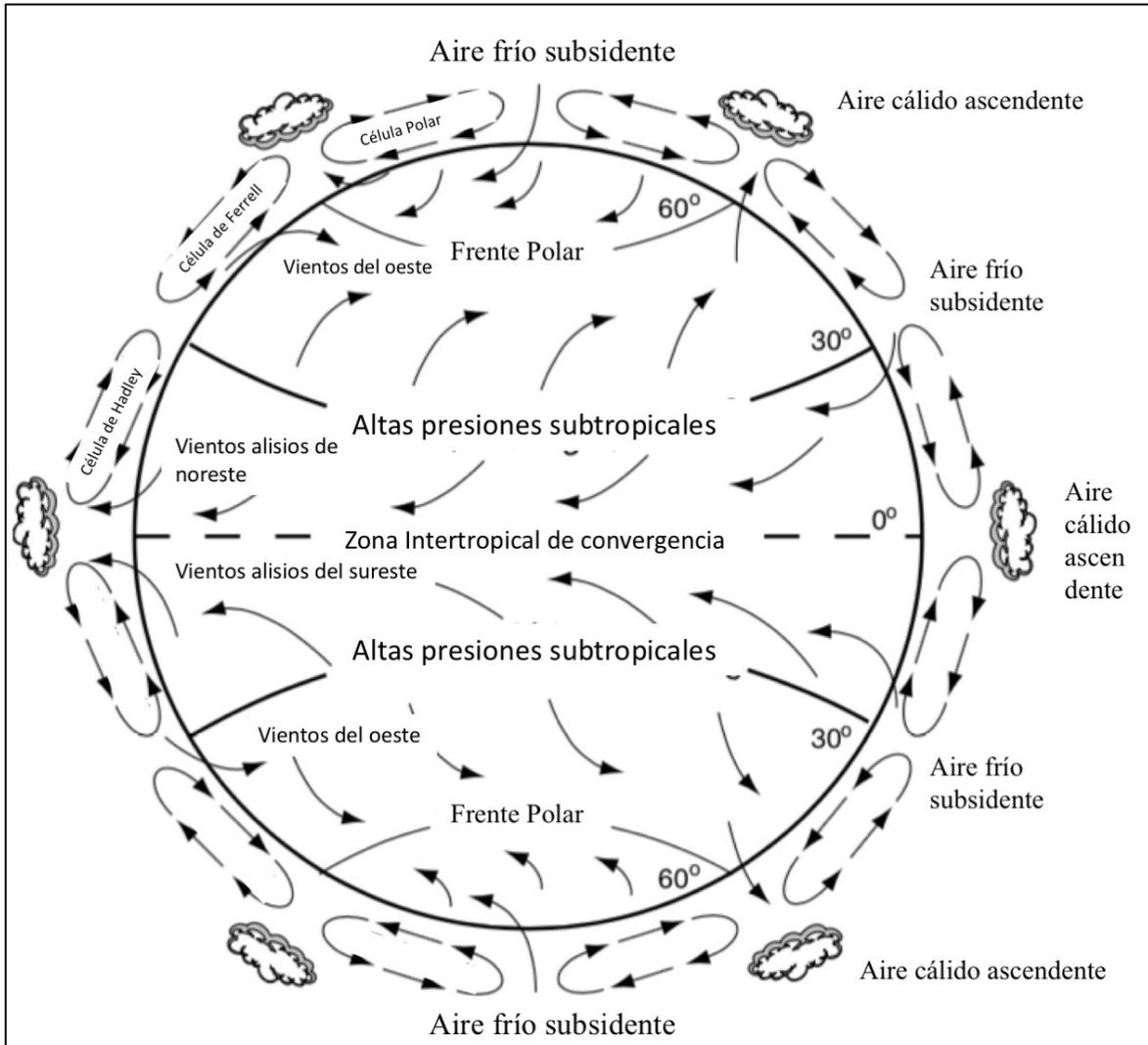
como parcelas de aire que se elevan y enfrían, causando condensación y creando nubes y precipitación (Trenberth, Fasullo & Kiehl, 2009, p. 312). También existe una transferencia de calor que es conducido desde la superficie cálida hacia la columna de aire sobre esta y que tiene un movimiento vertical por convección térmica de la atmósfera (flujo sensible al calor). Estas fuentes del calor colectivamente sostienen la emisión de ondas largas al espacio, así como un gran flujo de radiación de onda larga de la atmósfera inferior de vuelta a la superficie de la Tierra (Ramanathan, *et al.*, 1989, p. 58)

La circulación del calor por la atmósfera es, sin embargo, irregular en la superficie de la Tierra (Palmén & Newton, p. 1). El ecuador recibe mayor radiación solar que los polos. En el ecuador, los rayos solares son casi perpendiculares a la superficie (Palmén & Newton, p. 2). En los ángulos inferiores del sol, característicos de altas latitudes, los rayos solares se dispersan sobre un área superficial mayor, resultando en menor radiación recibida por área en el suelo (Sato, 2004, p. 4). Este desigual calentamiento de la Tierra, provoca temperaturas troposféricas más elevadas en el trópico que en los polos. A su vez, esto dirige la circulación atmosférica y transporta el calor hacia los polos. Como consecuencia, el ingreso de radiación de onda corta excede la pérdida de la radiación de onda larga al espacio en los trópicos, mientras que la pérdida de radiación de onda larga, excede el ingreso de la temperatura solar en las altas latitudes (Sato, 2004, p. 4).

La circulación atmosférica tiene componentes tanto verticales como horizontales (Sáenz, Durán-Quezada, 2015, p. 95). El calentamiento de la superficie, causa que el aire superficial se expanda y se vuelva menos denso, lo que hace que se eleve. A medida que el aire se eleva, la disminución de la presión atmosférica con la altura causa una expansión continua, que disminuye la energía cinética de las moléculas del aire, lo que significa que el aire que se está elevando, se enfría. El enfriamiento del aire causa condensación y precipitación porque el aire frío tiene una menor capacidad de sostener el vapor de agua que el aire cálido. La condensación a su vez, libera calor latente, que puede causar que el aire que se eleva se mantenga más cálido que el aire que lo rodea, lo que causa que pueda seguir elevándose (Sáenz, Durán-Quezada, 2015, p. 95).

El aire en la superficie se eleva con mayor fuerza en el ecuador, debido al intenso calentamiento y a la gran cantidad de calor latente liberado a medida que el aire húmedo tropical se eleva, se expande, enfría, y libera el calor por condensación del vapor de agua (Donner, Schubert, Somerville, 2011, p. 119). El aire generalmente se eleva hasta alcanzar la tropopausa. El movimiento ascendente y la expansión del aire ecuatorial crea gradientes de presión horizontal, que causa que el aire ecuatorial fluya horizontalmente desde el ecuador hacia los polos (Donner, Schubert, Somerville, 2011, p. 119). Este movimiento de aire hacia los polos se enfría tanto a la emisión de la radiación de onda corta hacia el espacio como a la mezcla con el aire frío que se mueve hacia el ecuador desde los polos. Adicionalmente el aire tropical converge en un volumen más pequeño a medida que se mueve hacia los polos debido a que el radio y superficie de la Tierra disminuye desde el ecuador hacia los polos. Debido al enfriamiento del aire y a su convergencia en un volumen más pequeño, la densidad del aire aumenta, creando una presión alta que causa que el aire superior pueda bajar y calentarse. Zonas subtropicales de alta presión, se caracterizan por sus cielos despejados, como resultado de alta radiación solar entrante, que causa abundante evaporación. El húmedo aire superficial subtropical se mueve de regreso al ecuador para reemplazar el aire que se eleva en el ecuador (Donner, Schubert, Somerville, 2011, p. 119).

Este movimiento de circulación atmosférica (Figura 2), fue descrito como una serie de tres células circulatorias en cada hemisferio conocidas como las células o celdas de Hadley (Chapin, Matson, Vitousek, 2011, p. 31). La célula de Hadley está direccionada por expansión y elevación del aire ecuatorial y hundimiento del aire frío y denso del aire subtropical. La célula polar está dirigida por el hundimiento del convergente aire frío en los polos. La célula de Ferrel, intermedia, está dirigida indirectamente por un proceso dinámico. Es el promedio a largo plazo del movimiento del aire del sistema climático de latitudes medias, en lugar de una característica atmosférica estable y permanente. El movimiento circular de los sistemas climáticos de las latitudes medias produce un transporte de calor con dirección hacia los polos. Estas tres células subdividen la atmósfera en distintas circulaciones: 1) Masas de aire tropical del ecuador hacia 30° N y S. 2) Masas de aire templado entre 30° y 60° N y S. 3) Masas de aire polar entre 60° N y S y los polos (Chapin, Matson, Vitousek, 2011, p. 31).



**Figura 2.** Circulación atmosférica de la Tierra. Fuente: Chapin, Matson, Vitousek, 2012, p. 32.

La rotación de la Tierra causa que los vientos se desvíen hacia la derecha en el hemisferio norte y hacia la izquierda en el hemisferio sur. La Tierra y su atmósfera completan una rotación sobre su eje cada día, en dirección oeste – este (Held & Suarez, 1994, p. 1825). Debido a que la atmósfera en las regiones ecuatoriales está más alejada del eje de rotación de la Tierra, que la atmósfera en latitudes más elevadas, posee una velocidad lineal más alta que en los polos (Held & Suarez, 1994, p. 1825). A medida que las parcelas de aire se mueven de norte a sur, tienden a mantener su movimiento angular. El aire que se mueve desde el ecuador hacia los polos, tiene un radio más pequeño de rotación alrededor del eje

de la Tierra (Held & Suarez, 1994, p. 1825). Por lo tanto, para conservar su movimiento angular, se mueve más rápidamente con dirección a los polos. Contrario, el aire que se mueve en dirección al ecuador, tiene un mayor radio de rotación alrededor del eje de la Tierra y para conservar su movimiento angular, su movimiento es lento (Held & Suarez, 1994, p. 1826). Existe otro efecto, las parcelas de aire con movimiento hacia el este respecto a la superficie terrestre, sujetas a una fuerza centrífuga mayor que las parcelas en descanso con respecto a la superficie. A pesar que actúan fuera del eje de rotación de la Tierra, la curvatura de la misma, implica que esta fuerza centrífuga está dirigida hacia el ecuador. El efecto contrario ocurre si el aire se mueve hacia el oeste con respecto a la superficie terrestre. La conservación del movimiento angular y la fuerza centrífuga, representan los dos componentes del efecto Coriolis. Este efecto explica la rotación de las células de Hadley (Held & Suarez, 1994, p. 1826).

Las interacciones entre los movimientos atmosféricos verticales y horizontales, crean los vientos predominantes de la Tierra (Cess, Potter, Blanchet, Boer, Del Genio, Déqué, ..., Zhang, 1990, p.16604). La dirección de estos vientos depende del movimiento del aire dirigido desde o hacia el ecuador. En los trópicos, el aire superficial de la célula de Hadley se mueve desde 30°N y S hacia el ecuador, el efecto Coriolis causa que los vientos soplen desde el este formando los vientos alisios (Cess, *et al.*, 1990, p. 16604). La región en donde el aire superficial de los hemisferios norte y sur convergen se conoce como Zona Intertropical de Convergencia (ZITC). Aquí el aire que se eleva crea una zona con vientos leves y alta humedad. El aire decreciente a latitudes 30°N y S también producen vientos relativamente ligeros, conocidos como las latitudes de caballo. El aire superficial que se mueve hacia los polos de 30° a 60° N y S es desviado hacia el este por el efecto Coriolis, formando los prevalecientes vientos del oeste (Cess, *et al.*, 1990, p. 16604; Held & Suarez, 1994, p. 1826).

En los límites entre las células de la circulación atmosférica, se forman gradientes relativamente fuertes de temperatura y presión, que junto con el efecto Coriolis, generan fuertes vientos, a través de un amplio rango de altura en la tropósfera superior (Held & Suarez, 1994, p. 1826). La posición de la ZITC y la circulación de cada célula cambia en

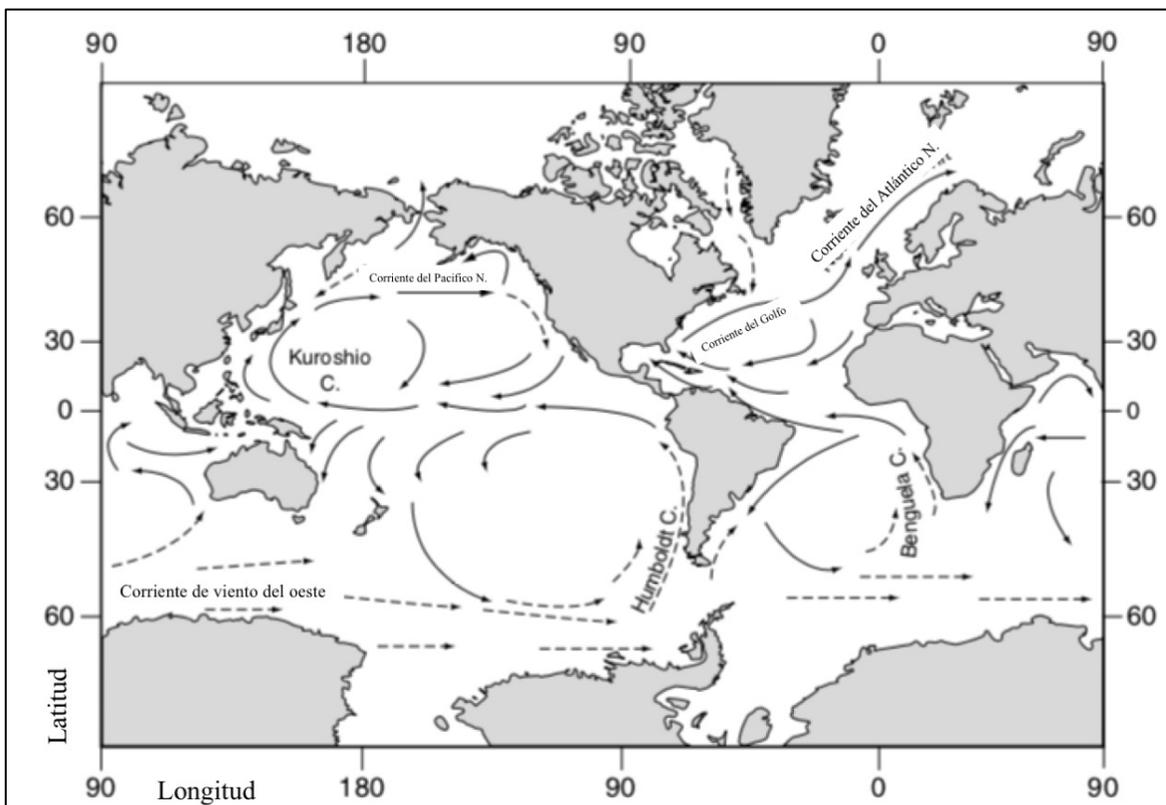
cada estación debido al cambio en el ingreso de radiación solar por la inclinación de la Tierra respecto al plano de su órbita alrededor del sol. Los cambios en cada estación de la posición de las células contribuye a la estacionalidad del clima (Held & Suarez, 1994, p. 1826).

La distribución desigual de la tierra y del océano en la superficie de la Tierra, crea un patrón irregular de calentamiento, que modifica las tendencias climáticas generales en diferentes latitudes. A 30° N y S, el aire desciende con mayor fuerza sobre el frío océano que sobre la relativa tierra cálida, debido a que el aire es más frío y denso sobre el océano que sobre la tierra (Chapin, Matson, Vitousek, 2011, p. 31). La gran depresión sobre el océano crea zonas de alta presión sobre el Atlántico, el Pacífico y el sur de los océanos. A 60° N, el aire que se eleva, genera zonas de baja presión semi-permanentes sobre Islandia. A 60° S, existen muy poca superficie terrestre, lo que causa una ancha franja de baja presión, contrarias a los puntos en el norte (Chapin, Matson, Vitousek, 2011, p. 31). Estos sistemas de baja presión, chocan con los de alta presión causando una espiral vertical de aire, en sentido de las agujas del reloj en el norte y en sentido contrario en el sur, lo que da lugar a las células de Ferrell (Chapin, Matson, Vitousek, 2011, p. 31).

Las desviaciones hacia el este u oeste de la dirección de los vientos está organizada a escala planetaria conocidos como olas planetarias, influidas por el efecto Coriolis, contrastes de calor tierra-océano y localidad de las montañas grandes como Himalayas o Rocky Mountain (Cess, *et al.*, 1990, p. 16609). Estas montañas, funcionan como barreras, forzando los vientos del oeste del hemisferio norte en dirección vertical y hacia el norte. El viento, en dirección de las montañas, causan que el aire descienda y se mueva hacia el sur formando un canal (Cess, *et al.*, 1990, p. 16609). Las temperaturas son muy bajas en los canales, debido al movimiento hacia el sur del aire polar. Las olas planetarias y la distribución de los mayores centros de presiones altas y bajas, explican los movimientos horizontales en la atmósfera y por lo tanto los patrones de distribución de los ecosistemas (Cess, *et al.*, 1990, p. 16609). Explican el movimiento de un medianamente aire húmedo de la costa oeste de los continentes a 50-60° N y S, en donde se encuentran las selvas lluviosas templadas del mundo. Los centros de alta presión subtropicales a 30° N y S causan que el

aire frío polar se mueva hacia el ecuador en la costa oeste de los continentes, creando climas secos mediterráneos (Cess, *et al.*, 1990, p. 16609). En la costa este de los continentes, las presiones subtropicales altas, causan que el aire cálido y húmedo ecuatorial se mueva hacia los 30° N y S, creando los climas húmedo subtropicales (Cess, *et al.*, 1990, p. 16604).

La atmósfera y la circulación del viento están fuertemente vinculadas con el océano en cuanto al clima refiere. El océano, contribuye al transporte latitudinal del calor en los trópicos (Manabe, 1969, p. 739). La circulación de las corrientes oceánicas están dirigidas por los vientos, mostrando patrones globales (Figura 3). Las corrientes oceánicas son circulares, debido al efecto Coriolis y a las costas continentales (Chahine, 1992, p. 373). En las regiones ecuatoriales, las corrientes fluyen de este a oeste, guiados por los vientos del este, hasta que chocan con los continentes en donde se fragmentan y fluyen en dirección a los polos junto a los límites oceánicos occidentales, llevando el agua cálida tropical a las latitudes más altas (Chahine, 1992, p. 374). Una vez que el agua ha alcanzado las altas latitudes, una parte regresa con las corrientes superficiales hacia los trópicos junto a los límites oceánicos orientales y otra parte continúa su trayecto en dirección a los polos (Chahine, 1992, p. 374).



**Figura 3.** Corrientes oceánicas. Las corrientes cálidas están representadas por flechas sólidas y las corrientes frías por flechas punteadas. Fuente: Chapin, Matson, Vitousek, 2012, p. 37.

La circulación de aguas más profundas, difiere de la circulación dirigida por los vientos (Chahine, 1992, p. 374). En las regiones polares, el aire frío, enfría el agua superficial, haciéndola más densa. La formación del hielo marino, expulsa la sal del agua solidificada, aumentando la salinidad de las aguas superficiales, contribuyendo a la densificación del agua, causando que esta se hunda. El descenso del agua fría y densa en las altas latitudes, está balanceada por la surgencia del agua profunda en latitudes bajas cercanas a los continentes, en donde las corrientes superficiales son desviadas por el efecto Coriolis y los vientos del este (Chahine, 1992, p. 375). El movimiento hacia los polos del agua superficial cálida crea un balance en el movimiento del agua fría y profunda hacia el ecuador. Este efecto causa la circulación termohalina en el Atlántico Norte y la Antártica (Chahine, 1992, p. 375). Cambios en la fuerza de la circulación termohalina puede tener efectos significativos en el clima, ya que controla el transporte de calor latitudinal, la

transferencia de fósforo hacia aguas superficiales y la deposición de carbono en las profundidades (Chahine, 1992, p. 375). El océano, se encarga de calentar o enfriar de manera más lenta el planeta en comparación con la superficie terrestre, por lo tanto tiene una influencia en el clima de la tierra adyacente. Esta influencia crea diferencias en la temperatura, causando que los inviernos sean tolerables y los veranos refrescantes para diferentes organismos (Chahine, 1992, p. 375). Además la circulación oceánica crea roles críticos que determinan la distribución de los diferentes ecosistemas del planeta (Chahine, 1992, p. 376).

### **3.2. Cambio climático**

El sistema climático previamente descrito, tuvo sus inicios en la Era Cenozoica hace 66 millones de años (Rafferty, 2011, p. 50). A principios de esta Era, ocurrieron cambios drásticos, debido al movimiento de las placas continentales que derivaron en la posición actual, causando cambios en la circulación oceánica y resultando en el enfriamiento del planeta (Rafferty, 2011, p. 50). Ocurrieron cambios en la intercepción y absorción de la radiación solar por la superficie de la Tierra debido al efecto de las partículas eyectadas por el impacto de un asteroide que bloqueó el ingreso de la radiación de ondas cortas solares (Rafferty, 2011, p. 50). Durante el Período Paleógeno (hace 66 – 28 millones de años), el clima en la Tierra comienza a calentarse, debido a la liberación de dióxido de carbono en la atmósfera, pero para la Época del Pleistoceno (hace 2.5 millones de años), el clima en la Tierra cambia nuevamente, enfriándose debido a cambios en su órbita con una periodicidad característica (Gates, 1993, p. 43).

Estos cambios se explican en parte por los ciclos de Milankovitch, que proponen que la órbita de la tierra varía en tres formas distintas: 1) La excentricidad, que es el grado de la elíptica de la Tierra alrededor del Sol con períodos de 100000 años, 2) La oblicuidad, que es el ángulo entre el eje de rotación de la Tierra relativo al plano de su órbita alrededor del Sol. Varía de 22.1° a 24.5° con períodos de 41000 años y 3) La precesión, que es la orientación de la tierra y la variación del Polo Norte de una estrella polar (Ursa Minor o Polaris) a otra (Vega de Lyra) con una periodicidad de 22000 años. Los efectos combinados de estos cambios cíclicos en la órbita de la Tierra causan fluctuaciones sustanciales en el

forzamiento radiativo que impacta la Tierra, creando los ciclos glaciares-interglaciares y los cambios climáticos del Pleistoceno (Brown & Lomolino, 1998, p. 181).

Las transiciones entre períodos glaciares e interglaciares, parecen haber sido también influenciados por efectos de retroalimentación (Brown & Lomolino, 1998, p. 181). Durante las etapas iniciales de la glaciación, los terrenos dominados por el hielo y nieve aumentaron la reflectancia o albedo en extensas áreas de tierra (Brown & Lomolino, 1998, p. 181). Este fenómeno redujo el efecto del calentamiento solar y aumentó las tasas de enfriamiento, causando mayores y rápidas glaciaciones. El efecto contrario, la desglaciación, parece haber sido causa del derretimiento de los glaciares de manera más rápida de la que se formaron, aún más rápido que el efecto único de cambios en la órbita Terrestre. Puede ser que los glaciares se hayan derretido debido a cambios atmosféricos globales en la concentración de gases de efecto invernadero ( $\text{CO}_2$ ,  $\text{C}_4\text{H}$ ,  $\text{N}_2\text{O}$ ). Este efecto pudo contribuir con al menos  $4.5^\circ\text{C}$  del aumento de la temperatura desde la última glaciación. El máximo glacial tuvo su pico, hace cerca de 14000 años. (Brown & Lomolino, 1998, p. 181; NASA, 2018). Luego del glacial máximo, inicia un período de calentamiento neto y fluctuaciones de climáticas, en donde el clima enfría abruptamente hace aproximadamente 12800 años, seguidas por períodos de aumentos de temperatura que llegan a un máximo en la Anomalia Climática Medieval (año 950 – 1250 D.C.), en donde se registran aumentos de temperatura en las regiones de Norte América, el Atlántico Norte, Groenlandia, el Ártico y Eurasia superiores a las registradas en el siglo 20 (1961-1990) y luego la temperatura vuelve a disminuir hacia la pequeña Edad de Hielo (años 1400 – 1700 D.C.), en donde se registran pronunciadas disminuciones de temperatura en las regiones continentales del hemisferio norte (Mann, Zhang, Rutherford, Bradley, Hughes, Shindell, ..., Fenbiao, 2009, p. 1258).

En períodos glaciales, la formación de los mismos, pudo ocurrir al estar la Tierra a mayor distancia del Sol. La cantidad de energía de radiación de onda corta que entraba en el planeta era menor (Chapin, Matson & Vitousek, 2011, p. 23). La disminución de la radiación de onda corta, produjo un enfriamiento que desembocó en una superficie cubierta de hielo (Chapin, Matson & Vitousek, 2011, p. 23). Esto a su vez causó un aumento del albedo y un reflejo de la radiación de onda corta entrante, provocando una disminución en

la capacidad de la superficie terrestre para producir radiación de onda larga (Chapin, Matson & Vitousek, 2011, p. 24). Como resultado, se produjo una disminución en los gases de efecto invernadero, disminuyendo las concentraciones de CO<sub>2</sub> en la atmósfera dando lugar a los glaciares (Chapin, Matson & Vitousek, 2011, p. 25).

En los períodos interglaciares, la Tierra se acercó más al Sol, aumentando la cantidad de radiación de ondas de corta y produciendo un aumento en la temperatura del planeta. Al aumentar la temperatura, el hielo de la superficie comenzó a derretirse, causando un aumento en la cantidad de transmisión de radiación de onda larga por parte de la Tierra, que aumentó la concentración de los gases de efecto invernadero (especialmente al CO<sub>2</sub> y al CH<sub>4</sub>), elevando la temperatura en la Tierra (Chapin, Matson & Vitousek, 2011, p. 23-26).

El clima ejerce un control clave sobre el funcionamiento de los ecosistemas de la Tierra. La temperatura y la disponibilidad de agua gobiernan los rangos de muchas reacciones biológicas y químicas, que controlan procesos críticos en diferentes ecosistemas (Chapin, Matson & Vitousek, 2011, p. 38). Estos procesos incluyen producción de materia orgánica por la flora, la descomposición de la misma por la microbiota, la lixiviación de las rocas y el desarrollo de los suelos. Entender las causas de variaciones en el clima temporal y espacial es por lo tanto crítico para entender los patrones globales de los procesos de los ecosistemas (Chapin, Matson & Vitousek, 2011, p. 38). Un ecosistema de interés para estudiar podría ser los bosques nubosos, ya que la distribución espacial de la tierra, agua y montañas son capaces de generar tendencias en el clima (Chapin, Matson & Vitousek, 2011, p. 38).

### **3.3. Bosque nuboso**

Los bosques nubosos constituyen ecosistemas arbóreos con una elevada heterogeneidad florística y estructural (Villaseñor, 2010, p. 6). Son comunidades vegetales que prosperan en regiones montañosas, sobre las vertientes donde inciden los vientos húmedos que provienen del mar y por lo general en una franja altitudinal entre los 1 000 – 3 000 msnm (Villaseñor, 2010, p. 6). Se encuentran en zonas donde se concentra una alta humedad, resultado de la existencia de lluvias durante la mayor porción del año, debido a

condensación de nubes o la persistencia de las mismas como niebla. Esta persistente nubosidad reduce la radiación solar y el déficit de vapor, llegando a suprimir los procesos de evapotranspiración. La precipitación total que llega al interior del bosque se ve significativamente incrementada por el aporte de la neblina interceptada por la vegetación (precipitación horizontal), que queda así disponible (Hamilton, Juvik, Scatena, 1995, p. 3).

Los bosques nubosos presentan comunidades densas y umbrías, con abundantes árboles de vegetación primaria y por consiguiente incrementándose la densidad de los tallos de los árboles maduros (Challenger y Soberón, 2008, p. 97). Los árboles dominantes del dosel pueden llegar hasta los 30 metros de alto y generalmente exhiben troncos y ramas retorcidos o tortuosos, presentando hojas más pequeñas y coriáceas (Challenger y Soberón, 2009, p. 97). También estos bosques nublados se caracterizan por presentar una proporción alta de epífitas y una correspondiente reducción de lianas leñosas (Challenger y Soberón, 2008, p. 97). Los suelos en general son húmedos y presentan una capa gruesa de materia orgánica humificada (CONABIO, 2010, p. 20). Los valores de biodiversidad de árboles, hierbas, arbustos y epífitas son altos, considerando su reducida superficie con relación a la selva tropical lluviosa de tierras bajas, en la cual la alta riqueza específica se concentra en los árboles principalmente (CONABIO, 2010, p. 21). Los valores de endemismos son también muy altos. Los bosques nubosos ocurren en un rango muy amplio de precipitación (500 – 10,000 mm anuales). También hay una importante variación en los niveles altitudinales donde ocurren. En grandes cordilleras los bosques nubosos ocurren en altitudes que oscilan desde 2,000 a 3,500 m.s.n.m. en las áreas tropicales y de 1,500-2,500 msnm en las áreas subtropicales. En áreas costeras y montañas aisladas esta franja suele descender hasta 1,000 msnm. Bajo condiciones excepcionales de humedad, cercanas a la costa marina y ubicación ecuatorial, los bosques nubosos pueden llegar a ocurrir tan bajo como 500 m.s.n.m. (Hamilton, Juvik, Scatena, 1995, p. 3; Stadtmüller, 1987. p. 68).

Estos bosques nubosos y los ecosistemas colindantes, han recibido numerosas denominaciones a través de su extenso recorrido latitudinal en América, según Brown y Kappelle (2001), dichas denominaciones han ido desde “bosque mesófilo de montaña” en México, “selva nubosa” en Guatemala, “bosque nublado” en Honduras, “nebliselva” en

Nicaragua, “bosque nuboso” en Costa Rica, “bosque o selva andina” en Colombia, “selva nublada” en Venezuela, “selva tucumo-boliviana” hasta “yunga” en Argentina y Bolivia.

El clima general es templado cálido, con temperaturas promedio mensuales entre 20°C y 30°C, pudiendo bajar a 10°C en las áreas subtropicales en invierno, donde también pueden presentar heladas (bajo 0°C) en los extremos latitudinales de su distribución en países como México (Luna-Vega, Alcántara Ayala, Ruíz-Jiménez & Contreras-Medina, 2006, p. 101) y Argentina (Brown, Grau, Grau, Malizia, 2001, p. 625) Sin embargo, temperaturas tan bajas también pueden observarse en la selva nublada de la Cordillera de Mérida en Venezuela (Ataroff, 2001, p. 397)

La fisionomía de estos bosques varía con el gradiente altitudinal. Los bosques nubosos se presentan achaparrados, con troncos y ramas tortuosos y el suelo mullido de humus, hojarasca y humedad. Topográficamente ubicados en la cima de montañas tropicales (Silver, Marín-Spiotta y Lugo, 2001, p. 155). En algunos casos particulares se presentan cubiertos por hepáticas que pueden representar el 50% de la biomasa (Carriosa, 1990, p. 152). En áreas de laderas estos bosques se presentan más desarrollados, alcanzado más de 30 metros de altura, como los bosques que se pueden observar en México, Guatemala, Honduras, Venezuela, Argentina y donde las epífitas siguen siendo el componente abundante y diverso que los define estructuralmente.

Los bosques nublados representan en América Latina el 5% del área que cubren las selvas de tierras bajas amazónicas. Albergan una cantidad similar de especies de plantas (Henderson Churchill & Luteyn, 1991, p. 44). A escala mundial, los bosque nubosos por encima de los 1,000 msnm representan unos 48 millones de hectáreas, de las cuales aproximadamente 50% se encuentran en América Latina con porciones muy importantes en Mesoamérica, México, Guatemala, Nicaragua y Honduras; Perú, Colombia, Bolivia, Venezuela y Argentina en Sudamérica (Kapos, Rhind, Edwards, & Price, 2000, p. 5).

### 3.4. Familia FAGACEAE

La familia Fagaceae, según Crepet & Nixon (1998), data del Paleoceno tardío al Eoceno temprano, acorde a sus registros fósiles. Los registros encontrados de *Quercus* sugieren que la familia tuvo una rápida diversificación, que se extendió hasta el Oligoceno tardío. El cambio climático hacia temperaturas más frías durante el Oligoceno y Mioceno causó la expansión de taxa tanto por distribución ancestral como por vicarianza causando la colonización de la Familia en todo el hemisferio norte. Además, los climas más fríos, causaron una rápida expansión de los taxa polinizados por el viento.

Los caracteres más distinguibles de la familia son (Standley & Steyenmark, 1952, p. 369):

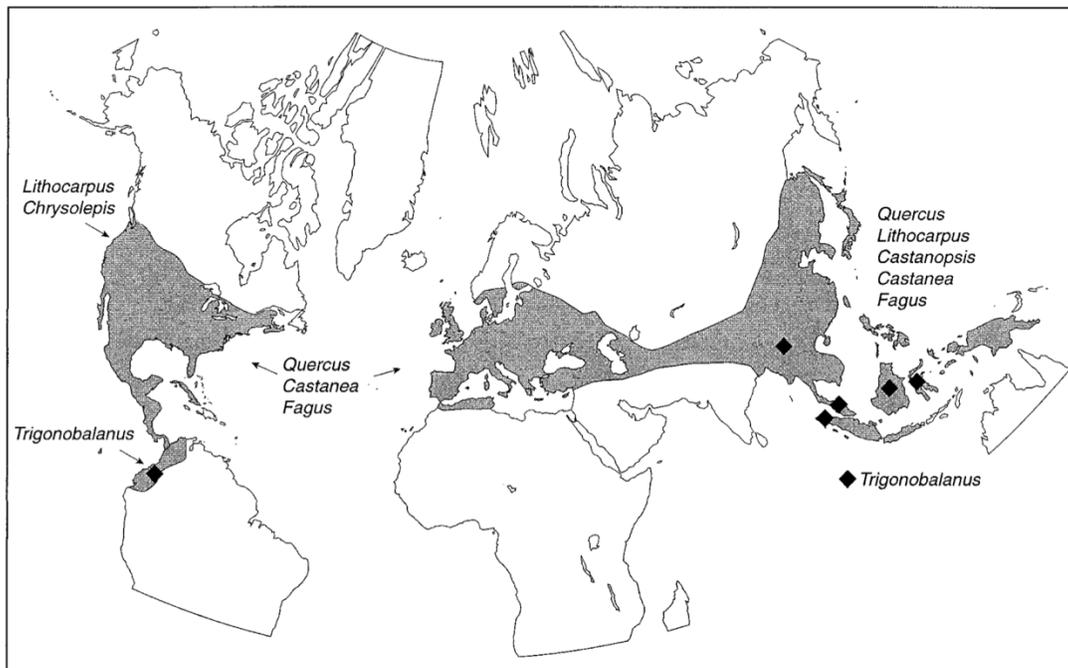
- 1) Hábitos de árboles o arbustos, de hojas alternas o pecioladas, persistentes o deciduas, peninervadas enteras, dentadas o profundamente pinnatífidas.
- 2) Estípulas deciduas, flores monoicas, usualmente axilares en ramas jóvenes.
- 3) Espigas estaminadas delgadas, usualmente elongadas, flexibles y colgantes, cada bráctea engloba una sola flor.
- 4) Flores masculinas con estambres tantos o el doble como los lóbulos del perianto (4-7). Los filamentos usualmente delgados y anteras biceldadas. Celdas erectas, paralelas, sésiles o cortas-estipitadas en el ápice, filamentos dehicentes por una abertura longitudinal.
- 5) Flores pistiladas solitarias o en tríos, formando espigas.
- 6) El fruto es una nuez, solitaria o 2-3, parcialmente o totalmente cerrada por un involucreo o cúpula, semilla larga, sin endospermo, los cotiledones gruesos y carnosos.

Actualmente se conocen cerca de 670 especies, comprendidas en 9 géneros: *Fagus* L., *Castanea* L., *Castanopsis* Spach., *Chrysolepis* Hjelmquist, *Colombobalanus* Nixon & Crepet, *Formanodendron* (Camus) Nixon & Crepet, *Lithocarpus* Bl., *Quercus* L., y *Trigonoalanus* Forman.

### 3.5. Distribución de la familia FAGACEAE

Registros de fósiles análogos a la moderna familia Fagaceae se encuentran muy bien representados en el hemisferio norte del planeta, indicando que la familia tiene una

presencia longeva con patrones diferenciales de diversificación de especies a través del Terciario y Cuaternario (Manos & Standford, 2001, p. 77). Esta diversificación, puede observarse en los patrones de distribución característicos tanto en el Atlántico como en el Pacífico, creando disyunciones. Muchas de estas disyunciones son el resultado de restricciones de rango del Terciario, de una distribución previamente paratropical y de comunidades de bosques mesófilos, como respuesta a la reducción de temperatura y precipitación en latitudes medias y altas. Los registros fósiles del Terciario, indican que, en América del Norte, existió una diversidad alta a nivel de género, sin embargo, la reducción de los nichos causó una extinción de los géneros *Castanopsis*, *Fagus* y *Trigonobalanus* del oeste de Norteamérica. El mismo fenómeno causó la extinción de *Castanopsis* y *Lithocarpus* en Europa central. En contraste, en el sureste de Asia, la diversidad no fue afectada por los procesos geológicos del Terciario, lo que hace que sea actualmente la zona de mayor diversidad actual a nivel de género, en los bosques montanos, donde convergen siete de los nueve géneros actualmente extantes (Figura 4).



**Figura 4.** Distribución generalizada actual de la familia Fagaceae. (Manos & Standford, 2001, p. 78)

La familia se encuentra ampliamente dispersa en ambos hemisferios, mayormente en regiones templadas o subtropicales, raramente se encuentra en áreas tropicales, donde están confinados a las zonas montañosas (Standley & Steyenmark, 1952, p. 369).

### **3.6. Origen y filogenia del género *Quercus***

El género *Quercus* comprende fácilmente más de la mitad de las especies dentro de Fagaceae, presenta la distribución fósil y viviente más amplia y está muy bien representada tanto por especies siempreverdes como deciduas. La mayor diversidad se encuentra en Norte y Centroamérica (cerca de 300 sp). La historia fósil del grupo, sugiere que la mayoría del grupo evolucionó en Norteamérica, con radiaciones mayormente localizadas y raras instancias de grupos monofiléticos con distribuciones transcontinentales (Axelrod, 1983, p. 629). *Quercus* parece haber alcanzado su mayor patrón de distribución durante finales del Eoceno y principios del Oligoceno (MacGinitie, 1941, p. 1). También se estima que existe un patrón filogenético monofilético entre los taxa de Asia y Norteamérica, basado en aislamiento de largos períodos y divergencia por una distribución de vicarianza ancestral. La distribución amplia de *Quercus*, también puede ser por acción del estrecho de Bering (Daghlian & Crepet, 1983, p. 639).

### **3.7. Bases de la clasificación morfológica del género en Centroamérica**

Las diferencias en las características utilizadas para distinguir cada una de las especies para el área centroamericana son las siguientes (Muller, 1942, p.6-11):

- Hábito: Las especies que se encuentran más al norte suelen ser estrictamente arbustivas. Otras especies al alcanzar la madurez pueden ser arbustos, árboles medianos y árboles de gran tamaño.
- Ramas: Las ramas de la temporada suelen dar información acerca de las especies. Aunque el grosor puede variar, el grado de grosor o delgadez suele ser suficiente ayuda para reconocer especies. El grado de pubescencia es también de gran importancia para la identificación de las especies.
- Yemas: Aunque no suelen ser muy distintas entre especies, son una característica útil para separar al género de otros organismos similares, pues suelen ser mucho más conspicuos.

- Estípulas: Asociadas a las yemas laterales están en pares, que en la mayoría de los casos son tempranamente caducas, aunque en algunas especies están presentes constantemente. Están insertadas en cada lado de la yema. En las axilas y entre éstas y las yemas se encuentra el segundo par, usualmente más corta y más persistente, caracterizada por una base más ensanchada y un ápice generalmente más subulado.
- Hojas: Son el carácter más importante. Suele ser variable, por ejemplo, para algunas especies el grosor de la hoja es fundamental para la identificación. La forma de la hoja es un carácter distintivo, siendo el ancho de la hoja superior por encima de la mitad o por debajo, ápice acuminado u obtuso, la base cordada, cunada o redonda, márgenes enteros o dentados y cuando dentados pueden ser redondo, mucronados o aristados. Hojas pubescentes o glabras. Generalmente la pubescencia es un carácter constante, hay especies cuya pubescencia es general, mientras que en otras son únicamente pubescentes en la base. La venación en las principales y secundarias, están característicamente impresas en algunas especies, en otras pueden ser prominentes en el envés y en algunas otras, ligeramente marcadas.
- Peciolos: Generalmente pubescentes, superficie pruinosa y condición alada.
- Amentos: Raquis y perianto pubescente, estambres exertos. Los amentos pistilados suelen dictar si el fruto es bianual. Los amentos de las ramas de la temporada dan evidencia de las bellotas para diferenciar si la fructificación es bianual.
- Flores: Las flores pistiladas consisten en un pistilo sentado sobre un involucreo y cargando un perianto unido de seis lóbulos. Las anteras, suelen ser pubescentes o glabras y apiculadas o no.
- Fruto: Puede haber especies con fructificación anual o bianual. Pueden existir frutos pedunculados, como en *Lepidobalanus* o frutos sésiles. El fruto está compuesto por una nuez, sentada en un involucreo. La nuez (bellota), se deriva de un ovario tricarpelado, cada carpelo contiene dos o raramente tres óvulos. Un solo óvulo se desarrolla y los otros abortan y se mantienen unidos al integumento del óvulo funcional. Los óvulos abortivos de *Lepidobalanus* son basales, mientras que los de *Lobatae* (*Erythrobalanus*) son apicales. La superficie interna de la concha de la bellota puede ser pubescente. En *Lepidobalanus* es glabra. Los cotiledones y las radículas suelen ser de tamaño y forma similar y la radícula en posición apical. El involucreo o la copa de la bellota consiste en

una estructura con forma de plato o copa, con la parte externa cubierta por una serie en espiral de escamas imbricadas.

### 3.8. Especies reportadas para Guatemala

La flora de Guatemala, reporta las siguientes especies del género presentes en Guatemala:

Espece	Espece
<i>Quercus acutifolia</i> Née	<i>Quercus ocoteifolia</i> Liebm.
<i>Quercus benthamii</i> A.DC.	<i>Quercus oleoides</i> Schltld & Cham.
<i>Quercus borucasana</i> Trel.	<i>Quercus oocarpa</i> Liebm.
<i>Quercus candicans</i> Née	<i>Quercus pacayana</i> C.H. Mull.
<i>Quercus castanea</i> Née	<i>Quercus peduncularis</i> Née
<i>Quercus conspersa</i> Benth.	<i>Quercus polymorpha</i> Schltld & Cham.
<i>Quercus crassifolia</i> Bonpl.	<i>Quercus purulhana</i> Trel.
<i>Quercus crispifolia</i> Trel.	<i>Quercus rugosa</i> Née
<i>Quercus crispipilis</i> Trel.	<i>Quercus sapotifolia</i> Liebm.
<i>Quercus elliptica</i> Née	<i>Quercus seemannii</i> Liebm.
<i>Quercus insignis</i> M. Martens & Galeotti	<i>Quercus segoviensis</i> Liebm.
<i>Quercus lancifolia</i> Schltld. & Cham	<i>Quercus skinneri</i> Benth.

(Standley & Steyenmark, 1952).

### 3.9. Clasificación infragenérica de *Quercus*: Subsección *Lobatae*

Según Nixon (1993), el género se divide en los siguientes subgéneros: *Cyclobalanopsis*, *Euquercus*, *Protobalanus*, *Quercus* y *Lobatae*. Este último es el de especial interés para el presente trabajo, debido a que está restringido a ambientes templados, subtropicales y los sistemas montañosos tropicales del nuevo mundo, desde el sureste de Canadá, ampliamente representado en Centro América hasta Colombia, exceptuando el área de Rocky Mountain

en USA. En Guatemala, son el grupo de encinos más diverso (Quezada, Rodas, Tintí, 2017, p. 6).

Descrito por Loudon en 1830, existen varias secciones del grupo como *Lobatae*, *Integrifoliae*, *Mucronatae*, *Rubrae*, *Nigrae*, *Phellos*, *Lobatae (Erythrobalanus)* y *Melanobalanus*. Son de hábito arbóreo, generalmente de corteza lisa o surcada, de color grisácea o negra, rara vez de colores pálidos. Las hojas suelen ser persistentes, sub-persistentes o deciduas, enteras, serradas-dentadas o lobadas. Cuando presente dentaduras usualmente son aristadas o setadas, una seta terminal está generalmente presente incluso cuando las hojas no son dentadas. Presentan tricomas delgados y glandulares, uniseriados, fasciculares, multirradiados o en rosetas. Las flores son estaminadas, usualmente distribuidas de manera solitaria por el raquis, sin brácteas o cadúceas. Perianto irregularmente estaminado, usualmente profundamente 2-6 veces lobado, con anteras algo apicales u ocasionalmente retusadas. El polen con escultura exina, típicamente rugulado y con microbrácteas o escarpado. Perianto pistilado de 5-6 veces lobulado, la base no está adnada al ovario, por lo que forma una diminuta franja libre o pestaña. Las escamas de la cúpula interna generalmente están insertas debajo de dicha pestaña. Estilos de 3-6, linear-espatales, la superficie estigmática extendida a lo largo de la sutura estilar, formando una oscurecida ranura estigmática. El umbo estilo podial generalmente anulado con 1-3 anillos distintos, frutos madurando en dos estaciones al año o en muchas especies, una vez al año. El endocarpo es seríceo-tomentoso, con remanentes de la septa de los carpelos impregnado en la semilla, formando surcos longitudinales irregulares. La envoltura de la semilla es rojiza o café y se adhiere fuertemente a la semilla en la madurez. Los cotiledones están libres o rara vez parcialmente connados. Óvulos abortivos apicales o raramente en algunas especies, sub-basales. Escamas de la cúpula delgadas, planas, raramente quilladas o tuberculadas, imbricadas, pero nunca espinescentes.

### 3.10. Especies de la subsección *Lobatae*

Muller, 1942 describe las siguientes especies de la subsección:

Serie	Especies
<i>Andinae</i>	<i>Quercus humboldtii</i> Bonpl.

<i>Benthamiae</i>	<i>Quercus benthami</i> A.DC.
<i>Costaricanses</i>	<i>Quercus costaricensis</i> Liebm.
<i>Irazuenses</i>	<i>Quercus irazuensis</i> Liebm.
<i>Aristatae</i>	<i>Quercus hondurensis</i> Trel.; <i>Quercus duratifolia</i> Seemen ex Loes; <i>Quercus sapotaefolia</i> Liebm.; <i>Quercus eugeniaefolia</i> Liebm.
<i>Borucasanae</i>	<i>Quercus borucasana</i> Trel.; <i>Quercus tonduzii</i> Seemen
<i>Rapurahuenses</i>	<i>Quercus seemanni</i> Liebm.; <i>Quercus gulielmi-treleasei</i> C.H. Mull.
<i>Crispifoliae</i>	<i>Quercus crispifolia</i> Trel.
<i>Castaneae</i>	<i>Quercus tristis</i> Liebm.
<i>Crassifoliae</i>	<i>Quercus brachystachys</i> Benth.
<i>Acatenangenses</i>	<i>Quercus acatenangensis</i> Trel.; <i>Quercus flagellifera</i> Trel.
<i>Acutifoliae</i>	<i>Quercus skinneri</i> Benth.; <i>Quercus montserratensis</i> Svent & Marcet; <i>Quercus conspersa</i> Benth.; <i>Quercus brenesii</i> Trel.; <i>Quercus tenuiaristata</i> Trel.; <i>Quercus paxtalensis</i> C.H. Mull.; <i>Quercus anglohondurensis</i> C.H. Mull.; <i>Quercus gracilior</i> C.H. Mull.
<i>Crispripiles</i>	<i>Quercus crispipilis</i> Trel.; <i>Quercus crispipilis var pannosifolia</i> C.H. Mull.
<i>Calophyllae</i>	<i>Quercus candicans</i> Née

### 3.11. Especies de la subsección *Lobatae* en Guatemala

Quezada, Rodas, Chew y Marroquín (2017), reportan para Guatemala las siguientes especies de la subsección:

<b>Especie</b>	<b>Especie</b>
<i>Quercus acatenangensis</i> Trel.	<i>Quercus elliptica</i> Née
<i>Quercus acutifolia</i> Née	<i>Quercus flagellifera</i> Trel.
<i>Quercus benthamii</i> A. DC.	<i>Quercus gulielmi-treleasei</i> C.H. Mull.
<i>Quercus borucasana</i> Trel.	<i>Quercus salicifolia</i> Née
<i>Quercus calophylla</i> Schldl. & Cham.	<i>Quercus sapotifolia</i> Liebm.
<i>Quercus cortesii</i> Liebm.	<i>Quercus skinneri</i> Benth.
<i>Quercus crassifolia</i> Bonpl.	<i>Quercus tristis</i> Liebm.

---

*Quercus crispifolia* Trel.*Quercus xalapensis* Bonpl.*Quercus crispipilis* Trel.

---

### 3.12. Modelaje de distribución de especies

El modelaje de la distribución de especies dentro de su nicho ecológico tiene una importancia como técnica relevante para describir los patrones de distribución de especies en ramas como la ecología, biogeografía y biología de la conservación. Su fin es predecir las variaciones dentro de una región para estimar la distribución de las especies dentro de un paisaje, tomando en cuenta factores como el efecto del cambio climático sobre la distribución potencial de las especies, que puede provocar un impacto negativo como la potencial invasión de especies ajenas al ecosistema natural, o impactos positivos como el descubrimiento de nuevas poblaciones o especies (Townsend, Papes, & Eaton, 2007, p. 551). Warren y Seifert (2011), definen el modelaje de distribución de especies dentro de su nicho ecológico como un método que utiliza los datos de presencia de una especie en conjunto con datos ambientales, para realizar un modelo de correlación de las condiciones ambientales con los requerimientos ecológicos que una especie necesita para predecir hábitats que potencialmente puede ocupar una especie.

El nicho ecológico fundamental de una especie es un determinante crítico para su distribución y está definido como un espacio ecológico multidimensional (MacArthur, 1972, p. 127). Las interpretaciones de nichos ecológicos pueden darse desde muchos enfoques, como el de Grinnell (1917), quién sugirió que eran una conjunción entre condiciones ecológicas intrínsecas de cada especie que permitían mantener una población sin eventos de migración. Hutchinson (1959), propuso la distinción entre nicho fundamental, como el rango de posibles áreas que una especie puede ocupar y nicho real como el rango que realmente es ocupado por una especie, dada la interacción de la misma con otras especies.

La distribución potencial de una especie puede ser observada al examinar todas sus distribuciones geográficas, la posibilidad de la distribución de una especie puede ser observada en los diversos orígenes de la comunidad y por lo tanto, se puede ensamblar una

visión del nicho ecológico fundamental en donde las ocurrencias de la especie puedan ser categorizadas para cada dimensión ambiental (Townsend, 2001, p. 600). Por lo general, los modelados de nichos ecológicos suelen usarse de cuatro maneras: 1) Para estimar la idoneidad del hábitat conocido para ser habitado por la especie. 2) Para estimar la idoneidad del hábitat en áreas geográficas que no se conoce que ocupe la especie. 3) Para estimar cambios en la idoneidad del hábitat a través del tiempo dado un escenario específico del cambio ambiental. 4) Para estimar el nicho de la especie.

La representación potencial de la distribución de especies o modelado de nicho ecológico es una herramienta de importancia relevante para describir los patrones de distribución de especies en ramas como la ecología, biogeografía y biología de la conservación (Guisan & Thuiller, 2005, p. 993). Ya que la aplicación de modelos predictivos permiten modelar la distribución potencial de especies y determinar los sitios de mayor riqueza, determinar vacíos de información, determinar áreas que no cuenten con registros suficientes, evaluar los sistemas de áreas protegidas o proponer estrategias que permitan la persistencia de la biodiversidad (Guisan & Thuiller, 2005, p. 993).

#### 4. JUSTIFICACIÓN

Los bosques nubosos presentan un patrón discontinuo, análogo a un archipiélago de islas, donde se encuentran rodeados por una matriz de otras formaciones vegetales (CONABIO, 2010; Corrales, Bouroncle & Zamora, 2015, p. 24). Estudios sobre cambios en la vegetación en los milenios recientes indican que la distribución del bosque nuboso puede considerarse como residual, con expansiones y retracciones recurrentes (Figueroa-Rangel, *et al.*, 2008, p. 1893). Rodríguez-Correra (2014), indica que diversas especies de *Quercus* tienen nichos climáticos sobrepuestos, donde las regiones montañosas son un importante lugar para la diversidad del género en América. Torres-Miranda (2014), explica que en la región de México y Centroamérica, los cambios climáticos que se registran, pueden permitir la colonización de hábitats por diferentes especies de *Quercus*, considerando que la complejidad estructural de los bosques nubosos en esta región responde a un gradiente de elevación, dependiendo de la exposición solar, tipo de suelo, régimen del viento y varias características microclimáticas que se han observado presentan un mejor desarrollo entre los 1 000 - 2 500 msnm, en áreas con alta precipitación, frecuentemente en sitios con nubosidad (Luna-Vega, *et al.*, 2006, p. 101).

El género *Quercus* es el elemento arbóreo más distintivo en los bosques nubosos, en donde son los elementos dominantes, tienen más diversidad que aquellos bosques dominados por otros géneros (Tellez-Valdez, *et al.*, 2006, p. 1096; Juárez-Medina, 2013). La importancia ecológica que juegan dentro de dicho ecosistema, los hace hospederos de una diversidad alta de especies de plantas epífitas, animales, hongos y bacterias; proporcionan alimento a un gran número de organismos y son importantes para la retención y balance de agua en los

bosques por lo que se puede considerar como elementos clave en los ecosistemas en los que se presentan (Ellison *et al.*, 2005, p. 480). El género *Quercus* subsección *Lobatae* tiene además, usos culturales y cotidianos en las poblaciones que viven cerca de los bosques nubosos (Sainz de Murieta, Chiabai & Zamora, 2015, p.93). Con base en las ideas anteriores, cabe preguntar ¿Cómo cambiaría la distribución de *Quercus* subsección *Lobatae* bajo efectos del cambio climático en Guatemala?

## **5. OBJETIVOS**

### **5.1. General**

Analizar la distribución de *Quercus* subsección *Lobatae* bajo el efecto del cambio climático en los bosques nubosos del norte de Guatemala.

### **5.2. Específicos**

Modelar la distribución actual de las especies de *Quercus* subsección *Lobatae* que se encuentran en los bosques nubosos del norte de Guatemala.

Modelar la distribución de las especies de *Quercus* subsección *Lobatae* bajo distintos escenarios climáticos futuros en los bosques nubosos del norte de Guatemala.

Interpretar los cambios en modelos de distribución de las especies del género *Quercus* subsección *Lobatae* en los bosques nubosos del norte de Guatemala en función de cuatro distintos escenarios de cambio climático.

## **6. HIPÓTESIS**

El cambio climático tiene influencia sobre la distribución de *Quercus* subsección *Lobatae* en los bosques nubosos del norte de Guatemala, existiendo una posible migración en el gradiente altitudinal de las especies.

### **6.1. Predicciones**

Si los modelos predicen un enfriamiento global, las especies de encinos que habitan en los bosques nubosos tenderán a expandir su rango de distribución lo que aumentará la capacidad de la subsección *Lobatae* de diversificarse.

Si existe un calentamiento global, las especies del género, serán reemplazadas por otras capaces de ocupar bosques mixtos y cálidos.

## **7. MATERIALES Y MÉTODOS**

### **7.1. Universo**

Se utilizaron los registros del género conocidos para los bosques nubosos del norte de Guatemala depositados en los diferentes herbarios nacionales (USCG, BIGU y UVAL), verificando las coordenadas geográficas correctamente establecidas y los individuos determinados con certeza taxonómica (Quezada *et al.* 2017). Se complementó la información con colectas de campo en los bosques nubosos de los departamentos de Huehuetenango y Quiché durante los meses de Junio-Agosto. Los especímenes colectados fueron depositados en los herbarios USCG y BIGU, ambos pertenecientes a la Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia de la Universidad de San Carlos de Guatemala.

### **7.2. Población**

La población estuvo compuesta de 11 especies del género *Quercus* subsección *Lobatae* características de bosques nubosos. Distribuidos en los departamentos de Alta Verapaz, Baja Verapaz, Chiquimula, El Progreso, Huehuetenango, Izabal, Quiché y Zacapa.

### **7.3. Muestra**

La muestra estuvo compuesta por 332 individuos de 11 especies de *Quercus* subsección *Lobatae*. Los registros de los herbarios BIGU, USCG y UVAL fueron 202 individuos en los departamentos de Alta Verapaz, Baja Verapaz, Chiquimula, El Progreso, Huehuetenango, Izabal, Quiché y Zacapa. Se complementaron los registros con colectas de campo de 130 individuos en los bosques nubosos de los departamentos de Huehuetenango y Quiché.

#### 7.4. Materiales

Los materiales utilizados en el desarrollo del proyecto fueron:

<b>Material</b>	<b>Uso</b>
Vehículo Toyota Hilux 2010 del Centro de Estudios Conservacionistas de la USAC	Movilización hacia los sitios de colecta en los departamentos de Huehuetenango y Quiché.
Material de colecta de campo (Bastón podador, tijera podadora, prensa de madera, cartón, papel periódico)	Colecta en campo de los especímenes pertinentes y procesamiento de las muestras en campo.
Material de procesamiento de datos post-colecta (Secador, congelador, alcohol, papel textocote, hilo de coser, aguja, hojas papel bond libre de ácido, goma, tijeras)	Procesamiento de muestras para ingresar a los herbarios y elaboración de las etiquetas de herbario.
Bases de datos de Herbarios (USCG, BIGU, UVAL, AGUAT)	Obtención de coordenadas de los encinos en los bosques nubosos.
Capa de Ecosistemas estratégicos para Guatemala desarrollado por el Instituto Nacional de Bosques - INAB	Software necesario para elaboración de los modelos de distribución.
ArcGIS 10.0	Software necesario para elaboración de los modelos de distribución.
Biblioteca del Herbario USCG	Bibliografía necesaria para el análisis de los datos.
Computador personal	Desarrollo del trabajo escrito mediante un procesador de palabras.

(Fuente: Elaboración propia)

Las especies trabajadas fueron:

<b>Especie</b>	<b>Distribución en metros sobre el nivel del mar</b>
<i>Quercus acatenangensis</i> Trel.	1500 - 3000

<i>Quercus benthamii</i> A. DC.	1500 – 2700
<i>Quercus borucasana</i> Trel.	2500 – 3200
<i>Quercus calophylla</i> Schltdl. & Cham	1700 – 2000
<i>Quercus crassifolia</i> Bonpl.	1500 – 2600
<i>Quercus crispifolia</i> Trel.	1300 – 2700
<i>Quercus flagellifera</i> Trel.	1250 – 2500
<i>Quercus guillemi-treleasei</i> C.H. Mull.	1300 – 1900
<i>Quercus salicifolia</i> Née	1400 – 2400
<i>Quercus skinneri</i> Benth.	900 – 2100
<i>Quercus xalapensis</i> Bonpl.	1100 – 2000

---

(Muller, 1942, p. 42)

## 7.5. Métodos

### 7.5.1. Modelado de Nicho Ecológico

Para modelar la distribución actual de *Quercus* subsección *Lobatae* de Guatemala, se utilizaron los registros de herbario, las colectas realizadas, las variables climáticas disponibles en WorldClim y las publicadas por la FAO-ONU (FAO, 2018), a una resolución espacial de 30 segundos, con el fin de realizar una estimación certera de la presencia de los individuos en diferentes localidades. Las variables climáticas utilizadas de WorldClim fueron: Temperatura Media Anual, Rango Medio Diurno, Isothermalidad, Temperatura por Temporada, Temperatura Máxima del Mes más Cálido, Temperatura Mínima del Mes más Frío, Rango de Temperatura Anual, Temperatura Promedio del Cuatrimestre más Húmedo, Temperatura Promedio del Cuatrimestre más Seco, Temperatura Promedio del Cuatrimestre más Cálido, Temperatura Promedio del Cuatrimestre más Frío, Precipitación Anual, Precipitación del Mes más Húmedo, Precipitación del Mes más Seco, Precipitación por Temporada, Precipitación del Cuatrimestre más Húmedo, Precipitación del Mes más Seco, Precipitación del Cuatrimestre más Cálido, Precipitación del Cuatrimestre más Frío. Las variables utilizadas de la FAO-ONU fueron: Elevación y Tipo de Suelo

Para modelar la distribución de las especies de *Quercus* subsección *Lobatae* bajo escenarios climáticos futuros, se utilizó el modelo climático HadGEM2-ES, disponible de manera gratuita en WorldClim.org, con las variables descritas anteriormente. Se modelaron cuatro escenarios climáticos futuros con predicciones para el año 2070, los cuales fueron un modelo discreto (RCP2.6), dos modelos moderados (RCP4.5, RCP6.0) y un modelo extremo (RCP8.5).

Para interpretar los cambios en modelos de distribución de las especies del género *Quercus* subsección *Lobatae* en los bosques nubosos del norte de Guatemala en función de cuatro distintos escenarios de cambio climático, se utilizaron los algoritmos ANN (Artificial Neuronal Networks) con el programa MaxEnt v 3.3.3 utilizando los parámetros predeterminados para evitar sobreestimar la distribución de los organismos y algoritmos CART (Classification and Regression Trees), Support Vector Machines con el programa R v 3.4. También se utilizaron los métodos de perfiles Bioclim y Domain. La razón de utilizar diversos algoritmos para modelar el nicho ecológico del género, es que cada uno involucra una combinación específica de errores de omisión y comisión. Una vez obtenidos los distintos modelos se realizó un promedio para obtener un acercamiento más certero de la distribución espacial de las especies. Los promedios fueron proyectados con el programa ArcGIS v 10.0.

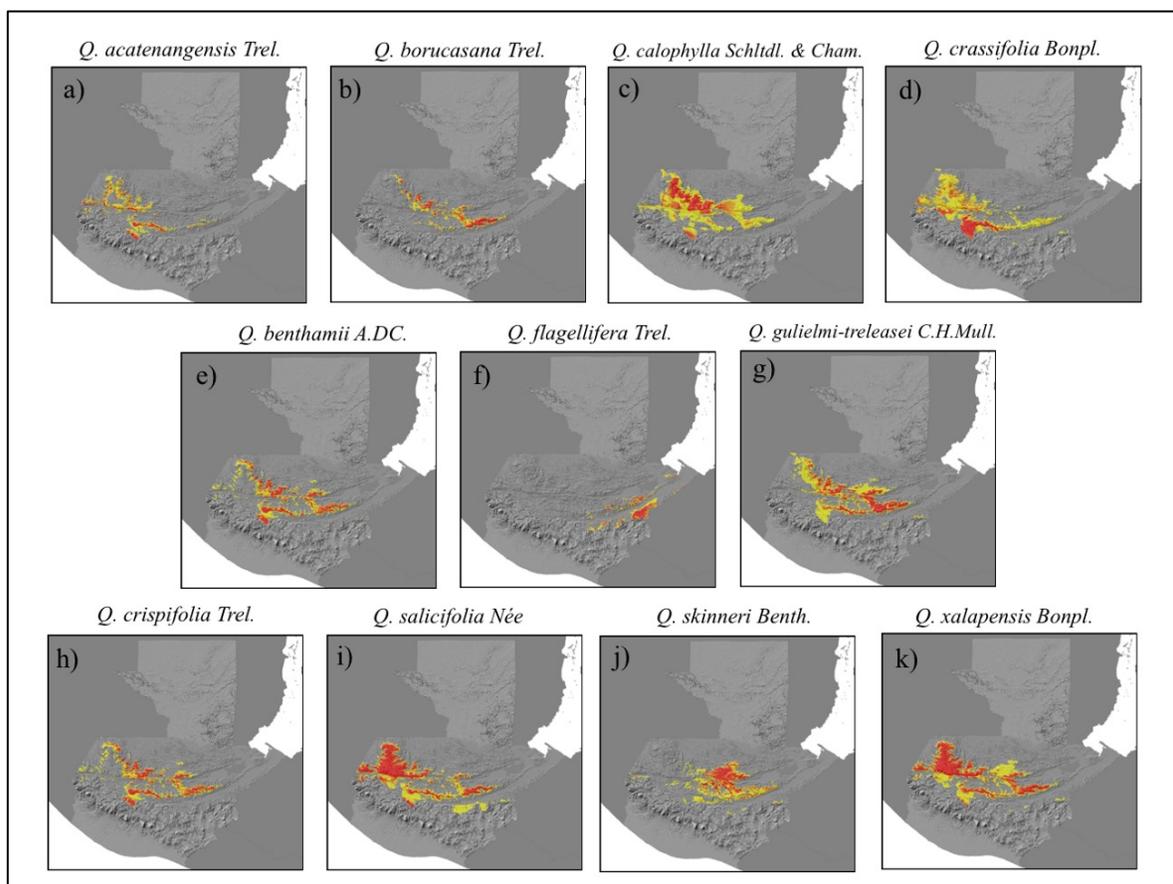
### **7.5.2. Análisis Estadístico**

Para analizar el modelo de distribución de *Quercus* subsección *Lobatae* de los distintos escenarios del cambio climático, se realizó un modelo lineal generalizado para analizar la varianza y disminuir el sesgo de estimación de las variables que mayor incidencia presentaron sobre la distribución y los sitios que potencialmente pudieron albergar a las especies del género. El modelo seleccionado fue el análisis de componentes principales (PCA) con 10,000 repeticiones Bootstrap para disminuir la aleatoriedad de la influencia de las variables sobre las especies.

## 8. RESULTADOS

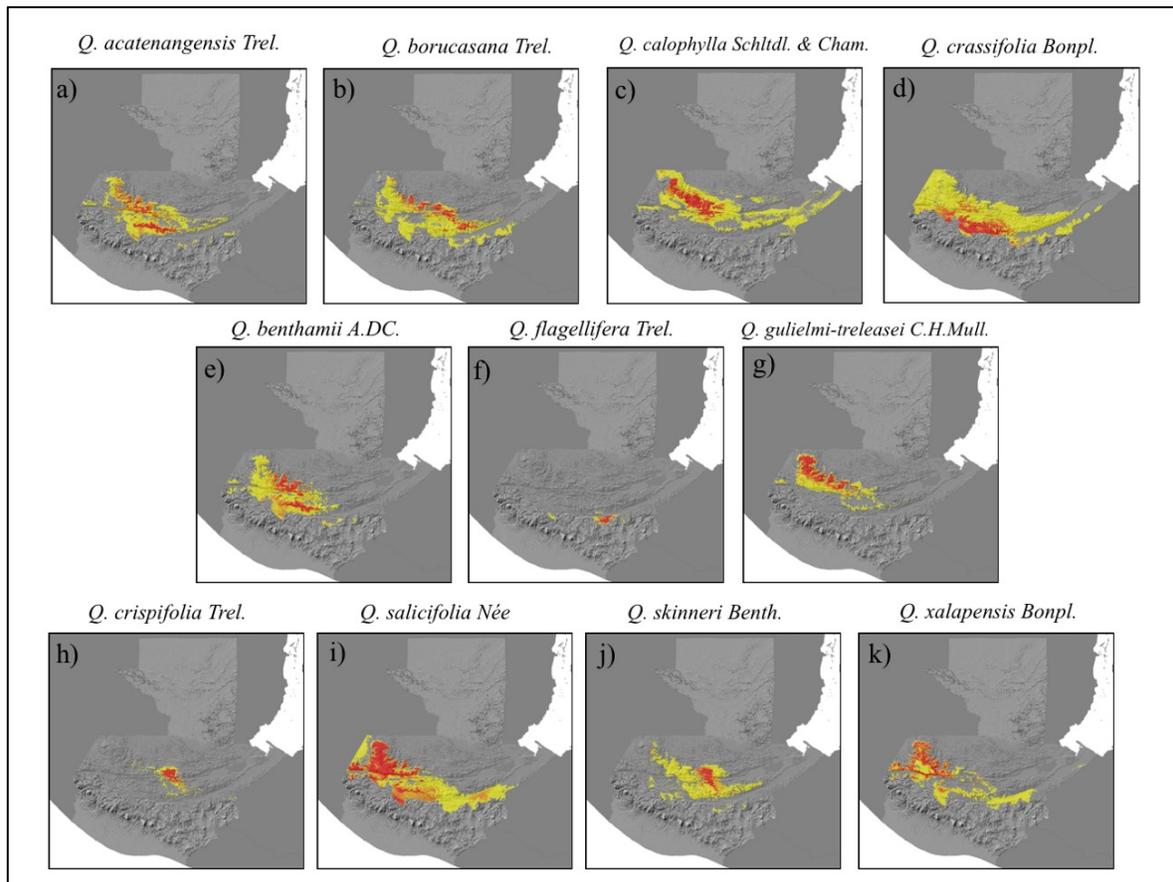
Las especies de encino rojo mostraron diferencias individuales en cada modelo de distribución, así como cambios individuales en la magnitud de las distribuciones. Sin embargo, puede apreciarse que para la mayoría existe una migración consistente en dirección noroeste. En los modelos de distribución actual de las especies (Figura 5), se observa que en el caso de *Q. acatenangensis* Trel., (Figura 5a), su rango de distribución es principalmente en la zona sur y central de Quiché y el área central de Huehuetenango. La especie *Q. borucasana* Trel. (Figura 5b), muestra capacidad de ocupar áreas en el norte de Huehuetenango, centro de Quiché y la Sierra de las Minas. Con *Q. calophylla* Schltld. & Cham (Figura 5c), la distribución modelada mostró que la especie ocupa un área extensa en Quiché y Huehuetenango. El modelo de *Q. crassifolia* Bonpl. (Figura 5d), muestra pequeños parches de alta probabilidad de presencia en la región central y norte de Huehuetenango y presencia en el sur de Quiché. El modelo de *Q. benthamii* A.DC. (Figura 5e), indica que la distribución más probable de la especie se encuentra en las zonas montañosas de la Sierra de las Minas, Baja Verapaz, la región sur y centro de Quiché y la región noroccidental de Huehuetenango. El modelo de *Q. flagellifera* Trel. (Figura 5f), muestra que la especie ocupa un área de distribución en los bosques nubosos del sur de Izabal y norte de Chiquimula. El modelo de distribución de *Q. gulielmi-treleasei* C.H.Mull. (Figura 5g), sugiere que las áreas que ocupa la especie se encuentran en la zona montañosa de la Sierra de las Minas, bosques de Baja Verapaz, la región Central de Quiché y Huehuetenango. En el modelo de *Q. crispifolia* Trel. (Figura 5h), se observa que el rango que puede ocupar se encuentra en la región norte y centro de Huehuetenango, el centro y

sur de Quiché, las Verapaces y la Sierra de las Minas. Así mismo, *Q. salicifolia* Née (Figura 5i), muestra un modelo de distribución en donde la especie puede ocupar la zona central y norte de Huehuetenango, zonas montañosas al sur de Baja Verapaz y zonas montañosas de la Sierra de las Minas. La especie *Q. skinneri* Benth. (Figura 5j), muestra un modelo de distribución actual en la zona norte de Baja Verapaz, Alta Verapaz y la Sierra de las Minas. El modelo de *Q. xalapensis* Bonpl. (Figura 5k), sugiere que la especie puede ocupar las zonas montañosas de la Sierra de las Minas, bosques nubosos en Baja Verapaz y la región central y norte de Huehuetenango y bosques nubosos de Quiché.



**Figura 5.** Distribución actual de las especies del género *Quercus* subsección *Lobatae*. Las áreas de color rojo, indican rangos de distribución con alta probabilidad para albergar a la especie, áreas de color amarillo indican rangos de distribución con moderada capacidad para albergar a la especie y las áreas de color gris indican que la especie no está presente. Fuente: Datos experimentales.

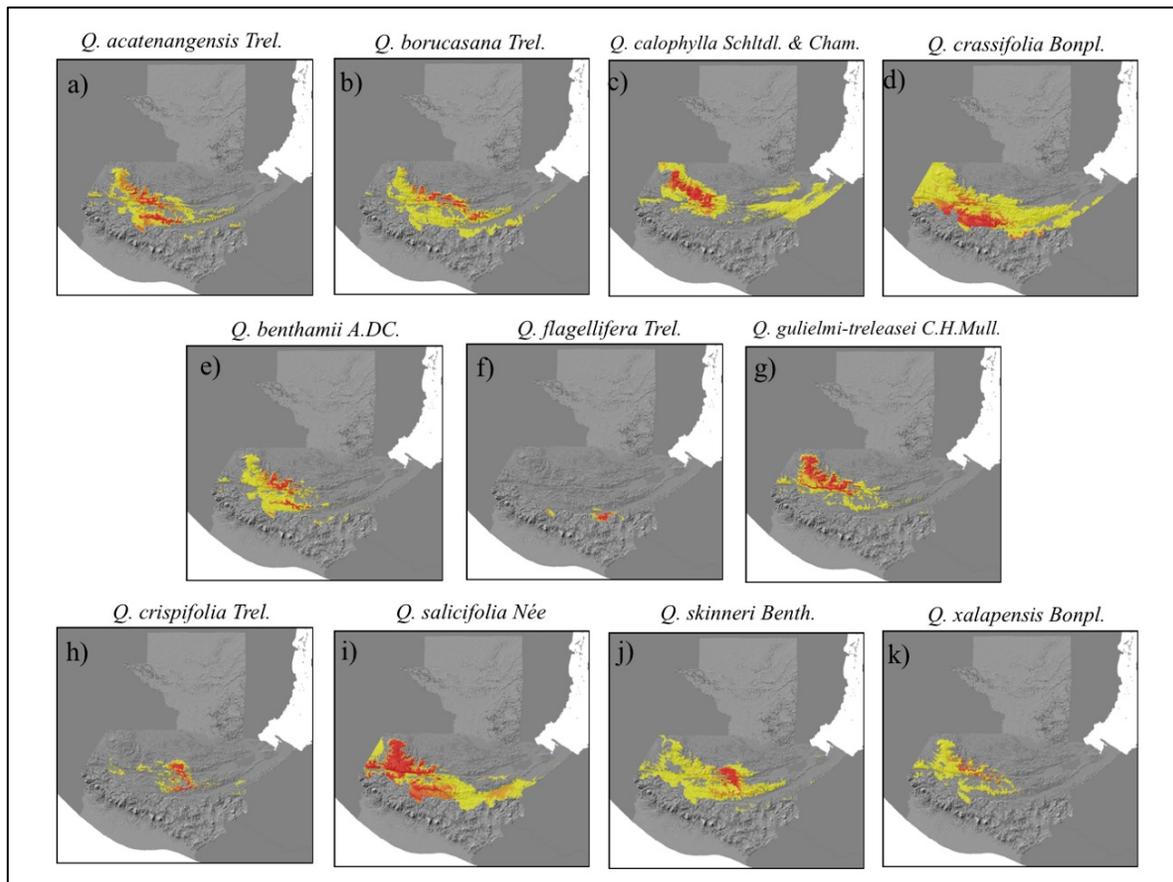
Bajo el escenario climático discreto RCP2.6 (Figura 6), proyectado para el año 2070 del género, las especies mostraron comportamientos de incremento, disminución o estabilidad dentro de sus rangos de distribución. El caso de *Q. acatenangensis* Trel. (Figura 6a) muestra un incremento en su área de ocupación. Se observa que su presencia en regiones centrales de Quiché y Huehuetenango aumentan. La especie *Q. borucasana* Trel. (Figura 6b), no presenta cambios significativos en su distribución, muestra un patrón similar a su modelo de distribución actual, con la diferencia de que la capacidad de la especie para ocupar áreas en Alta Verapaz parece aumentar. De igual manera, la distribución de *Q. calophylla* Schldl. & Cham (Figura 6c), parece mantenerse similar, con un incremento moderado de la especie de poder ocupar áreas en el oriente del país. El modelo de *Q. crassifolia* Bonpl. (Figura 6d), muestra un incremento en las áreas de su distribución. Aunque pierde áreas en Huehuetenango, gana espacios en Baja Verapaz. Algunas especies muestran un patrón de extinciones locales, tal es el caso de *Q. benthamii* A.DC. (Figura 6e), quien muestra una migración y extinción local en sus modelos, restringiéndose a Quiché. Perdiendo áreas en la Sierra de las Minas y las Verapaces. Así mismo *Q. flagellifera* Trel. (Figura 6f), muestra en su modelo, una migración de su rango de distribución hacia el oeste, ocupando una zona en el sur de El Progreso y el norte de Jalapa. Del mismo modo, *Q. gulielmi-treleasei* C.H.Mull. (Figura 6g), muestra una migración hacia la zona central de Quiché y el centro y norte de Huehuetenango. En el caso de *Q. crispifolia* Trel., *Q. salicifolia* Née, *Q. skinneri* Benth. y *Q. xalapensis* Bonpl., existe una alta probabilidad de disminuir su rango de distribución. En el modelo de *Q. crispifolia* Trel. (Figura 6h), se observa que mantiene una ocupación en el área de las Verapaces, con una disminución del área que podría ocupar. Así mismo, *Q. salicifolia* Née (Figura 6i), muestra un modelo de pérdida en la capacidad de la especie de ocupar la Sierra de las Minas, quedando confinada únicamente a Huehuetenango y Quiché. La especie *Q. skinneri* Benth. (Figura 6j), disminuye su capacidad de ocupar espacios, restringiéndose a un área pequeña de Alta Verapaz y un incremento moderado en las áreas del centro de Quiché. También *Q. xalapensis* Bonpl. (Figura 6k), muestra una disminución en su rango de distribución. Sugiriendo que la especie podrá ocupar espacios en el norte y centro de Huehuetenango y centro de Quiché.



**Figura 6.** Distribución de las especies del género *Quercus* subsección *Lobatae* proyectada para el año 2070 bajo un escenario climático discreto (RCP2.6). Las áreas de color rojo, indican rangos de distribución con alta probabilidad para albergar a la especie, áreas de color amarillo indican rangos de distribución con moderada capacidad para albergar a la especie y las áreas de color gris indican que la especie no está presente. Fuente: Datos experimentales.

En el escenario climático moderado RCP4.5, (Figura 7), proyectado para el año 2070 del género, se observan patrones similares a los encontrados en el escenario climático anterior. La especie *Q. acatenangensis* Trel. (Figura 7a) continúa mostrando un incremento en su área de ocupación. Su presencia en las regiones centrales de Quiché y Huehuetenango continúan en aumento. La especie *Q. borucasana* Trel. (Figura 7b), presenta un aumento en la capacidad de la especie para ocupar áreas en Alta Verapaz y la Sierra de las Minas. Con

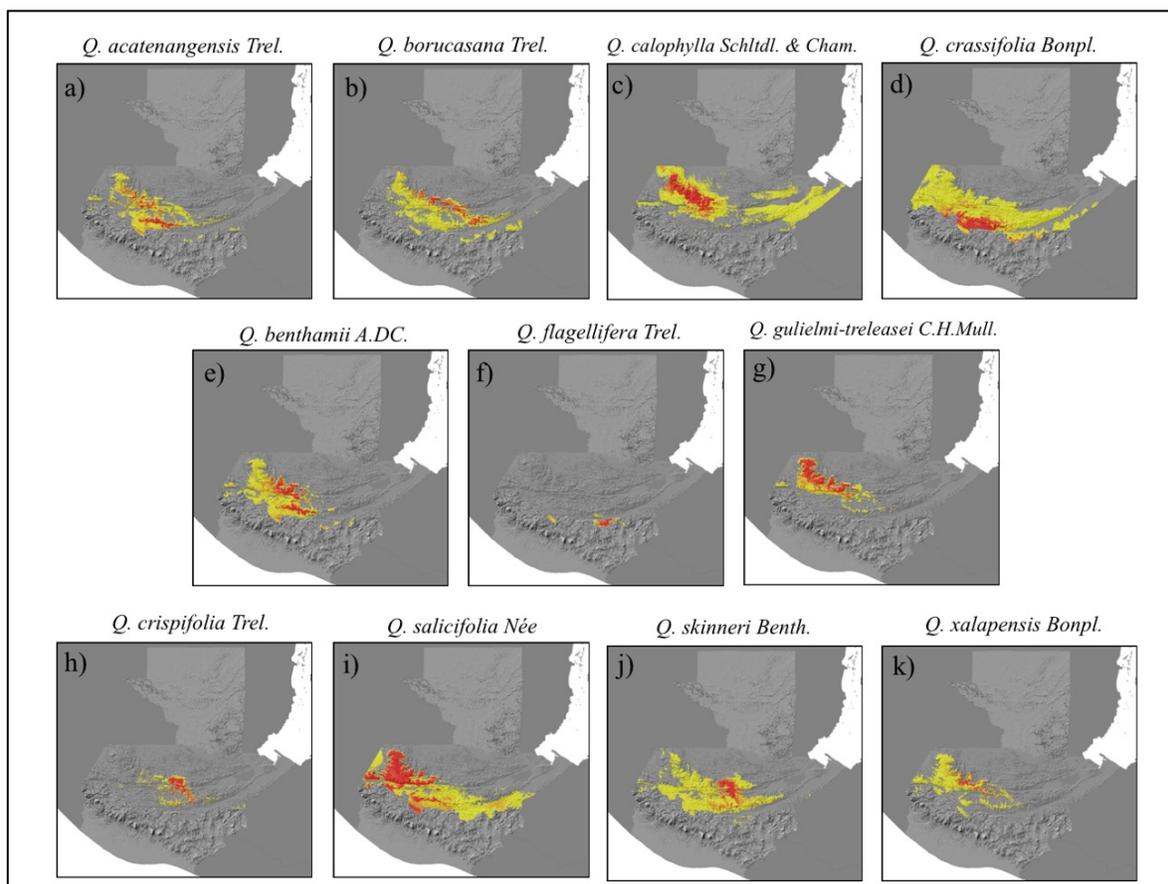
*Q. calophylla* Schltdl. & Cham (Figura 7c), la distribución parece continuar con un incremento moderado de la especie para ocupar áreas en el oriente del país. El modelo de *Q. crassifolia* Bonpl. (Figura 7d), continúa con un incremento en su área de su distribución en Baja Verapaz. En el caso de *Q. benthamii* A.DC. (Figura 7e), continúa restringiéndose a Quiché. Así mismo *Q. flagellifera* Trel. (Figura 7f), continúa ocupando una zona en el sur de El Progreso y el norte de Jalapa. Del mismo modo, *Q. gulielmi-treleasei* C.H.Mull. (Figura 7g), continúa mostrando una migración hacia la zona central de Quiché y el centro y norte de Huehuetenango. En el caso de *Q. crispifolia* Trel. (Figura 7h), se observa que su ocupación en el área de las Verapaces, continúa en disminución. Así mismo, *Q. salicifolia* Née (Figura 7i), continúa mostrando en su modelo la capacidad de ocupar únicamente Huehuetenango y Quiché. La especie *Q. skinneri* Benth. (Figura 7j), continúa con su capacidad de ocupar espacios en Alta Verapaz y con un incremento moderado en las áreas del centro de Quiché. También *Q. xalapensis* Bonpl. (Figura 7k), continúa con una disminución en su rango de distribución. Sugiriendo que la especie podrá ocupar pequeños parches en Huehuetenango y Quiché.



**Figura 7.** Distribución de las especies del género *Quercus* subsección *Lobatae* proyectada para el año 2070 bajo un escenario climático moderado (RCP4.5). Las áreas de color rojo, indican rangos de distribución con alta probabilidad para albergar a la especie, áreas de color amarillo indican rangos de distribución con moderada capacidad para albergar a la especie y las áreas de color gris indican que la especie no está presente. Fuente: Datos experimentales.

En el escenario climático moderado RCP6.0, (Figura 8), proyectado para el año 2070 del género, las especies continúan mostrando patrones de comportamientos similar a los modelos de escenarios climáticos anteriores con respecto a su distribución actual. El caso de *Q. acatenangensis* Trel. (Figura 8a) continúa el incremento de su presencia en las regiones centrales de Quiché y Huehuetenango, aunque es menor el aumento comparado con los escenarios anteriores. Las especies *Q. borucasana* Trel. (Figura 8b), *Q. calophylla* Schltl. & Cham (Figura 8c), *Q. crassifolia* Bonpl. (Figura 8d), *Q. benthamii* A.DC. (Figura 8e), *Q. flagellifera* Trel. (Figura 8f), *Q. gulielmi-treleasei* C.H.Mull. (Figura 8g), no

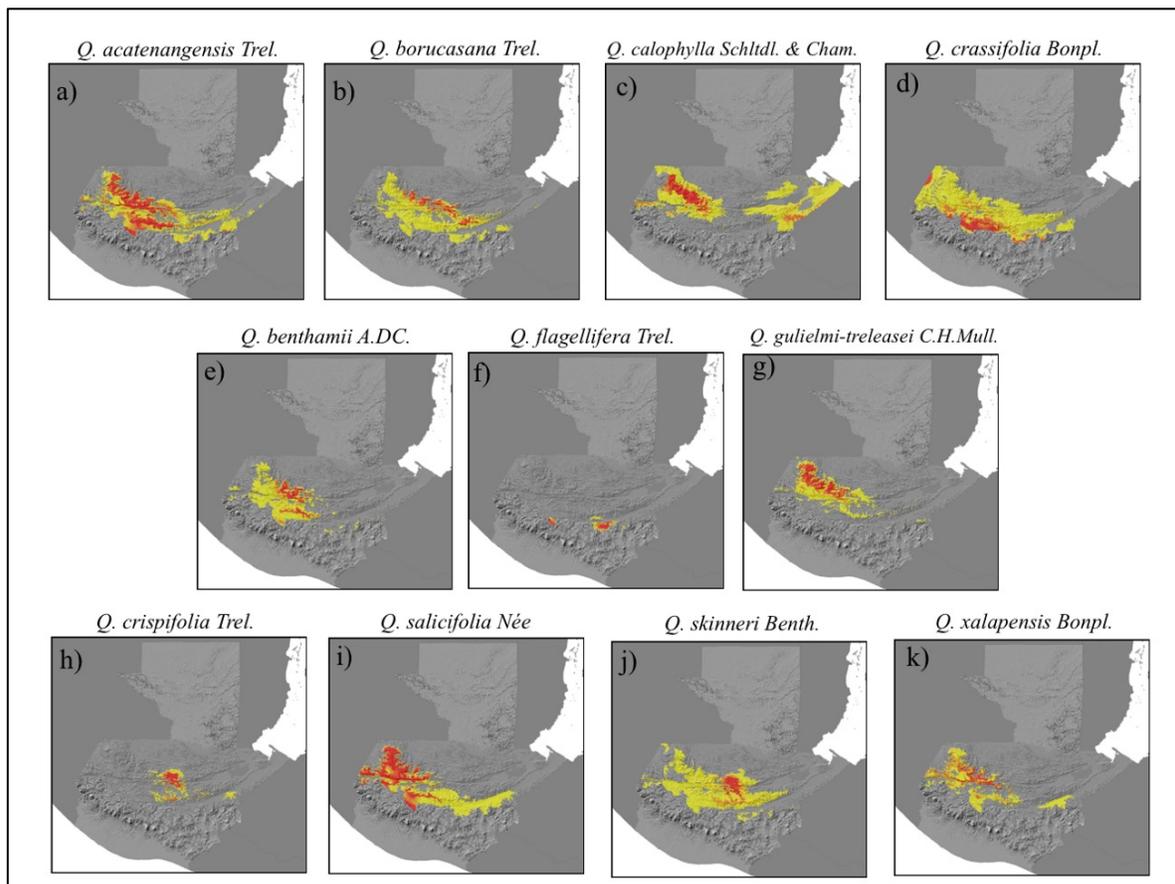
presentan cambios en su distribución con respecto de los escenarios anteriores, manteniendo su mismo comportamiento. Las especies *Q. crispifolia* Trel. (Figura 8h), *Q. salicifolia* Née (Figura 8i), *Q. skinneri* Benth. (Figura 8j) y *Q. xalapensis* Bonpl., (Figura 8k), continúan con los patrones de disminución en su rango de distribución.



**Figura 8.** Distribución de las especies del género *Quercus* subsección *Lobatae* proyectada para el año 2070 bajo un escenario climático moderado (RCP6.0). Las áreas de color rojo, indican rangos de distribución con alta probabilidad para albergar a la especie, áreas de color amarillo indican rangos de distribución con moderada capacidad para albergar a la especie y las áreas de color gris indican que la especie no está presente. Fuente: Datos experimentales.

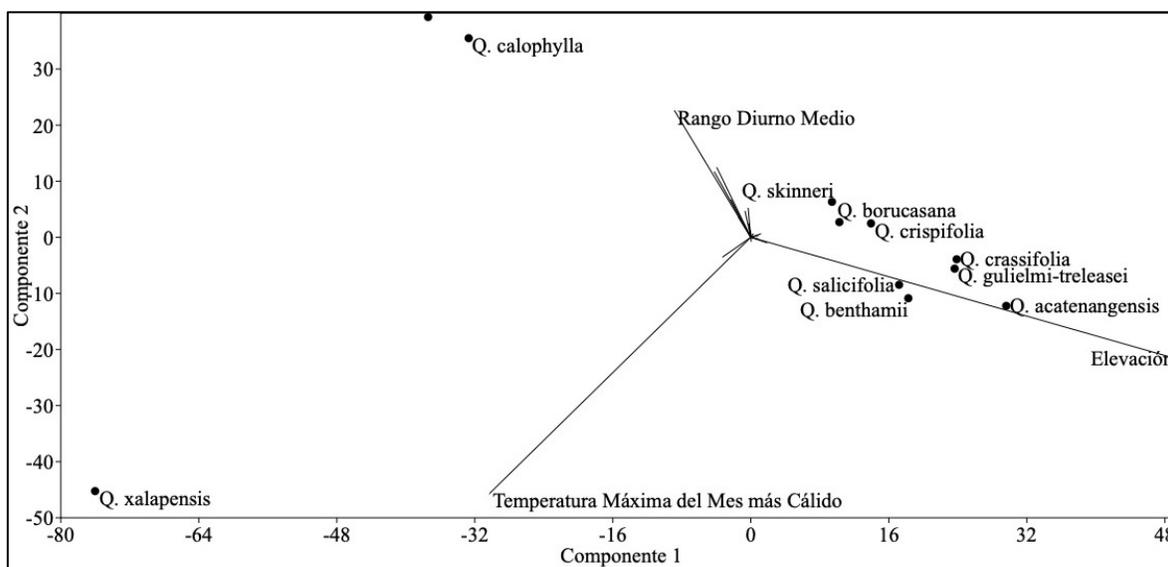
En el escenario climático extremo RCP8.5 (Figura 9), proyectado para el año 2070 del género, las especies continúan mostrando patrones de comportamientos similar a los modelos de escenarios climáticos anteriores con respecto a su distribución actual. Las

especies *Q. acatenangensis* Trel., *Q. calophylla* Schltdl. & Cham, *Q. crassifolia* Bonpl y *Q. xalapensis* Bonpl., fueron las únicas que mostraron diferencias. El caso de *Q. acatenangensis* Trel. (Figura 9a), muestra un incremento muy evidente en su área de ocupación. Se observa que su presencia en las regiones centrales de Quiché y Huehuetenango aumentan considerablemente. También se observa que su presencia en las Verapaces aumenta. Con *Q. calophylla* Schltdl. & Cham (Figura 9c), se observa un aumento en su capacidad para poder ocupar áreas en el oriente del país. Específicamente en los bosques nubosos del norte de Chiquimula y el sur de Izabal. El modelo de *Q. crassifolia* Bonpl. (Figura 9d), muestra que puede ocupar una pequeña área en el noroccidente de Huehuetenango. Cob *Q. xalapensis* Bonpl. (Figura 9k), aunque continúa mostrando disminución en su rango de distribución con respecto a su modelo actual, parece que su capacidad para ocupar áreas en Huehuetenango es mayor con respecto a sus modelos de distribución de los escenarios climáticos moderados.



**Figura 9.** Distribución de las especies del género *Quercus* subsección *Lobatae* proyectada para el año 2070 bajo un escenario climático extremo (RCP8.5). Las áreas de color rojo, indican rangos de distribución con alta probabilidad para albergar a la especie, áreas de color amarillo indican rangos de distribución con moderada capacidad para albergar a la especie y las áreas de color gris indican que la especie no está presente. Fuente: Datos experimentales.

Por último, el análisis de componentes principales - ACP (Figura 10), muestra las variables con mayor incidencia sobre la distribución de las especies del género. Se muestran los primeros dos componentes. El componente 1 representó el 60% de la información y el componente 2 representó el 28%. Se muestran también 3 de las 21 variables con mayor incidencia sobre la distribución de las especies del género en los modelos actuales y los distintos escenarios climáticos. Se observa que para el CP1 la variable con mayor incidencia sobre las especies del género es la elevación y la segunda variable con mayor incidencia es la temperatura del mes más cálido de manera inversa. Para el CP2, se observa que la variable con mayor incidencia sobre la distribución de las especies del género es la temperatura del mes más cálido de manera inversa. El análisis de componentes principales se realizó con 100,000 réplicas bootstrap.



**Figura 10.** Análisis de componentes principales - ACP. Fuente: Datos experimentales.

## 9. DISCUSIÓN

El estudio encontró respuestas heterogéneas de las especies estudiadas del género *Quercus* subsección *Lobatae*, en su rango de distribución actual y bajo distintos escenarios climáticos a proyecciones del año 2070 en los bosques nubosos del norte de Guatemala. Los resultados muestran que, para la mayoría de las especies, las áreas con mayor probabilidad de presencia, pueden sufrir una pérdida o una disminución severa, bajo los distintos escenarios climáticos para el año 2070. La modificación en las áreas en donde el género está presente incluye un rápido aumento de temperatura y el riesgo a condiciones de sequía, que han sido identificados como los mayores factores de instigación en el declive de las poblaciones de encinos (Rathore, Roy & Karnatak, 2018, p. 14; López-Tirado & Hidalgo, 2018, p. 7).

Los escenarios climáticos proyectados para el año 2070, demuestran que se espera un aumento de la temperatura superficial terrestre. Los bosques de encino han demostrado que expresan un estrés significativo cuando la temperatura aumenta. Este estrés, generalmente resulta en el cambio de los patrones de distribución del género hacia otras localidades (Thorne, Choe, Stine, Chambers, Holguien, Kerr, ..., Schwartz, 2017, p. 390). Esto puede observarse en los escenarios climáticos (Figura 6-9), ya que los lugares que ocupan actualmente las especies se perderán, se reducirá el nicho que ocupan y buscarán otros espacios dirigidos hacia mayores elevaciones en busca de ecosistemas más adecuados a su fisiología. Al ser cada vez menores estos espacios, la cantidad de área en donde el género puede habitar se verá disminuido, causando respuestas ecológicas cada vez menos resilientes a un constante cambio ambiental dirigido hacia el aumento de la temperatura terrestre superficial (Henson, 2011, p. 53; Rustard, Campbell, Dukes, Huntington, Fallon Lambert, Mohan, ..., Rodenhouse, 2012, p. 32).

Los modelos de distribución de los cuatro escenarios climáticos proyectados para el año 2070 (Figura 6-9), son similares a los encontrados en otros estudios como los de Ohlemüller, Gritti, Sykes & Thomas (2006), y Dyderski, Paz, Frelich & Jagodzinski (2017), en los que se predice una amenaza mayor en el noreste de la distribución de *Quercus*. Esto se confirma observando una constante migración del género hacia el oeste del país, guiada principalmente hacia los climas más fríos y las zonas de mayor elevación que se encuentran en Huehuetenango y Quiché. Por lo que, la distribución de las especies de *Quercus* subsección *Lobatae* puede estar direccionada hacia estas zonas en busca de temperaturas más frías y mayor humedad para evitar condiciones de estrés climático y disponibilidad de agua (Rathore, *et al.*, 2018, p. 54).

Esta búsqueda de mejores condiciones climáticas se observa en la migración de *Q. acatenangensis*, como respuesta al incremento de temperatura. Dado que, al migrar de las áreas de distribución actual, hacia mayores elevaciones, encontrará un nicho ecológico más adecuado a sus necesidades fisiológicas, como lo indican Herrera y Chaverri (2006), quienes explican que *Q. acatenangensis* es una especie de zonas montañosas con muchas características similares a las especies de regiones de alta elevación del este y sureste de México.

Las especies *Q. borucasana*, *Q. calophylla* y *Q. crassifolia*, se mantuvieron dentro del rango de distribución actual (Figura 5) en los distintos modelos de escenarios climáticos proyectados para el año 2070 (Figura 6-9). La razón por la que estas especies pudieron mantener su distribución, e incluso aumentarla, puede explicarse al aumento de emisiones de carbono. Sugiriendo que un calentamiento global pudiera, significar una mayor potencialidad para estas especies. Dado que teóricamente, estas pueden expandir su distribución según los resultados encontrados. Por lo cual, estas especies pueden considerarse más termófilas que las demás especies de la subsección (Dyderski, *et al.*, 2017, p. 1158). Resultados similares, citan López-Tirado, Vessella, Schirone e Hidalgo (2018), quienes demostraron que algunas especies toleran mayores rangos de temperatura y regulan mejor la pérdida de agua en comparación con otros organismos arbóreos de

bosques nubosos. De la misma manera, Nogués-Bravo, Pulido, Araújo, Diniz-Filho, García-Valdés, Kollmann, ..., Zavala (2014), encontraron un mejor comportamiento en especies sucesoras de *Quercus* bajo efectos de cambio climático en aumento, por tener una mejor respuesta en la tolerancia a sequías. Además, encontraron que las especies de *Quercus* con un tamaño menor de sus semillas, como *Q. acatenangensis*, *Q. borucasana*, *Q. calophylla* y *Q. crassifolia* pueden llegar a ocupar grandes áreas en sus rangos de distribución en comparación con otras especies con semillas más grandes.

Por otra parte, las especies *Q. benthamii*, *Q. flagellifera* y *Q. gulielmi-treleasei*, mostraron eventos de migración en sus cuatro modelos de distribución de los escenarios climáticos proyectados para el año 2070 (Figuras 6-9), con respecto a sus modelos de distribución actual (Figura 5), al mismo tiempo, se observó que sufren una pérdida de área. Esto se explica porque *Quercus* tiene una baja capacidad para migrar en climas cálidos, por lo que, aunque exista la posibilidad de albergar áreas de distribución en otras partes del país, la colonización por parte de estas especies es poco probable (Meier, Lischke, Schmatz & Zimmerman, 2012, p. 173).

Por último, las especies *Q. crispifolia*, *Q. salicifolia*, *Q. skinneri* y *Q. xalapensis*, sufrieron pérdida de áreas potenciales de ocupación en los modelos de escenarios climáticos con respecto a su modelo de distribución actual. Según Nogués-Bravo *et al.* (2014), esto pudo deberse a que las especies sucesoras, como estas, con altas elevaciones tienden a estar más amenazadas porque su capacidad para tolerar sequías y climas más cálidos se ve disminuida.

Por tanto, el hecho que las especies de *Quercus* subsección *Lobatae* migren hacia las mismas zonas al noroccidente del país, puede interpretarse como una respuesta para mantener las comunidades vegetales estables y con ello los ecosistemas de bosque nuboso (Mendoza-Ponce, Corona-Núñez, Kraxner, Leduc & Patrizio, 2018, p. 20). Así mismo, también puede considerarse que mantener las asociaciones ecológicas entre las especies de *Quercus* subsección *Lobatae*, puede ser un mecanismo adaptativo del grupo para tolerar un cambio climático (López-Tirado & Hidalgo, 2018, p. 9). Esto coincide con Nolan, Overpeck, Allen, Anderson, Betancourt, Binney, ..., Jackson (2018), quienes encontraron

que existe un cambio moderado a severo en la estructura de la vegetación que habita en zonas de altitud elevada al incrementar el clima. Los resultados del estudio, confirmaron estos comportamientos en los modelos de todos los escenarios climáticos proyectados, al mostrar una respuesta de migración hacia zonas más elevadas, buscando áreas con menor temperatura y en donde las especies del género fueran capaces de crear asociaciones con el fin de mantener los ecosistemas de bosque nuboso en el país. Esta tendencia se confirma con los resultados obtenidos en el análisis de componentes principales, ACP (Figura 10), donde las especies de *Quercus* subsección *Lobatae* demostraron estar direccionadas hacia la variable de la elevación (componente 1) y ser sensibles a la temperatura más elevada del mes más cálido (componente 2). Esto podría significar que aumentos en la temperatura superficial representarán una contracción o una disminución por parte del género de ocupar áreas dentro de su nicho potencial. Lo que podrá causar una respuesta de migración hacia altas elevaciones, en busca de temperaturas más frías, para poder mantener estable la estructura y composición del bosque. Thorne *et al.* (2017), también encontraron que la composición de las especies arbóreas y su estructura, es sensible a cambios en la temperatura similares a los resultados encontrados en el ACP (Figura 10). Estos autores demostraron que para escenarios discretos puede existir un cambio del 30% de la distribución de las especies de *Quercus* y para escenarios extremos, el cambio puede ser mayor del 60% de la distribución que presentan actualmente.

Por lo cual, las transformaciones en la composición, afectará la diversidad por medio de la desintegración, reorganización de las comunidades, reemplazo de las especies dominantes y cambios en la interacción de las especies. Cambios en la composición y estructura de los bosques podrá potenciar cambios significativos en las fuentes de carbono y los sumideros, así como el reciclaje de humedad atmosférica y otras retroalimentaciones climáticas (Thorne *et al.* 2017, p. 391). Las respuestas a las necesidades fisiológicas de cada especie, causará el mismo patrón de distribución para la mayoría de las mismas, como se observa en los modelos encontrados de la distribución del género para los distintos escenarios climáticos proyectados. Aunque exista un cambio entre la interacción de las especies, las respuestas ecológicas anteriormente descritas, podrán mantener en estabilidad las funciones de los ecosistemas de bosque nuboso actuales.

Por lo anterior, se puede concluir que la migración de las especies de *Quercus* subsección *Lobatae* hacia mayores elevaciones son clave en la estructura de los bosques, causando que no existan cambios significativos en la misma, como lo evidenciaron Nolan *et al.* (2018), para bosques del neotrópico bajo efectos de aumento de temperatura. Debido a que muchas de las especies muestran el mismo comportamiento en su distribución, lo que los llevará a ocupar espacios similares en el noroccidente del país si la temperatura tiende a aumentar, por lo tanto, un cambio en la composición de la vegetación puede ocurrir sin un cambio en la estructura de la misma.

## 10. CONCLUSIONES

El cambio en la distribución de *Quercus* subsección *Lobatae* causados por el aumento de temperaturas será hacia zonas de mayor elevación, en busca de climas más fríos y húmedos.

La distribución en los modelos de los cuatro escenarios climáticos de las especies *Quercus benthamii* A.DC., *Q. flagellifera* Trel. y *Q. gulielmi-treleasei* C.H.Mull., presentará patrones de migración hacia zonas más altas y frías con respecto a sus modelos de distribución actual.

La distribución en los modelos de los cuatro escenarios climáticos de las especies *Quercus crispifolia* Trel., *Q. salicifolia* Née, *Q. skinneri* Benth. y *Q. xalapensis* Bonpl. se contraerá al aumentar la temperatura con respecto a sus modelos de distribución actual.

La distribución en los modelos de los cuatro escenarios climáticos de las especies *Quercus acatenangensis* Trel., *Q. borucasana* Trel., *Q. calophylla* Schltld. & Cham. y *Q. crassifolia* Bonpl. aumentará con respecto a sus modelos de distribución actual al aumentar la temperatura.

Elevaciones en la temperatura superficial, causará un impacto negativo sobre la distribución de las especies de *Quercus* subsección *Lobatae* lo que podrá causar pérdidas de la presencia de la subsección en el oriente del país y por lo tanto amenazar la existencia de bosques nubosos del oriente.

## 11. RECOMENDACIONES

Se recomienda para futuras investigaciones, tomar en consideración el efecto antropogénico, ya que, debido al uso cotidiano de *Quercus*, puede que juegue un rol importante en las condiciones de vida de las comunidades que se benefician directa o indirectamente del género.

Se recomienda para futuras investigaciones, tomar en cuenta las especies con las que el género *Quercus* subsección *Lobatae* forma ensambles, para obtener resultados ecológicos más certeros y poder predecir mejor el comportamiento del género y de los ecosistemas de bosques nubosos de Guatemala.

## 12. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ataroff, M. (2001). Los bosques nublados de Venezuela. En M. Kappelle y A. Brown (Eds). *Bosques nublados del neotrópico* (pp. 397-442). Costa Rica: Instituto Nacional de Biodiversidad.
- Axelrod, D. (1983). Biogeography of oaks in the Arcto-Tertiary province. *Annals of Missouri Botanical Garden*, 1(70), 629-637.
- Beade, A., Ahlonsou, E., Ding, Y. Y Schimel, D. (2001). The Climate System: an Overview. En J. Houghton, Y. Ding, Griggs, D., Noguer, M., van der Linden, R., Dai, X., K. Maskell., ..., C. Johnson (Eds.). *Climate Change 2001: The Scientific Basis* (pp. 85-98). Cambridge: Cambridge University.
- Beniston, M., Díaz, H. & Bradley, R. (1997). Climatic Change at High Elevation Sites: An Overview. *Climatic Change*, 36, 233-251.
- Bouchal, J., Zetter, R., Grímsson, F., & Denk, T. (2014). Evolutionary trends and ecological differentiation in early Cenozoic Fagaceae of Western North America. *American Journal of Botany*, 101(8), 1332-1349.
- Bristow, K. & Campbell, G. (1984). On the relation between incoming solar radiation and daily maximum and minimum temperature. *Agricultural and Forest Meteorology*, 31(2), 159-166.
- Brown, A.D., Grau, H.R., Grau, A., y Malizia, L. (2001). Los bosques nublados de Argentina. En M. Kappelle y A. Brown (Eds). *Bosques nublados del neotrópico* (pp. 623-698). Costa Rica: Instituto Nacional de Biodiversidad.
- Brown, A.D., y Kappelle, M. (2001). Introducción a los bosques nublados del neotrópico: una síntesis regional. En M. Kappelle y A. Brown (Eds). *Bosques nublados del neotrópico* (pp. 26-40). Costa Rica: Instituto Nacional de Biodiversidad.
- Brown, J.H. & Lomolino, M.V. (1998). *Biogeography*. (2 Ed.). Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates.
- Carriozza, U.J. (1990). La selva andina. En U.J. Carriozza y J. Hernández. (Eds). *Selva y futuro* (pp. 151-184). Bogotá: Sello Edit.
- Case, M. & Lawler, J. (2016). Relative vulnerability to climate change of trees in western North America. *Climatic Change*, 1-11.

- Cess, R.D., Potter, G.L., Blanchet, J.P., Boer, G.J., Del Genio, A.D., Déqué, M., . . . , Zhang, M.H. (1990). Intercomparison and Interpretation of Climate Feedback Processes in 19 Atmospheric General Circulation Models. *Journal of Geophysical Research*, 95(10), 16601-16615.
- Chahine, M. (1992). The hydrological cycle and its influence on climate. *Nature*, 359, 373-380.
- Challenger, A. y Soberon, J. (2008). *Capital natural de México, Vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad*. México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Chapin, F.S., Matson, P.A. & Vitousek, P.M. (2011). *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. (2 Ed.). New York: Springer.
- CONABIO. (2010). El bosque Mesófilo de Montaña en México: Amenazas y Oportunidades para su Conservación y Manejo Sostenible. México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. [página web]. Obtenido de: <http://www.biodiversidad.gob.mx/ecosistemas/bMesofilo.html>
- Corrales, L., Bouroncle, C. & Zamora, J. (2015). An Overview of forest biomes and ecoregions of Central America. En Chiabai Aline (Ed.), *Climate Change Impacts on Tropical Forest in Central America* (pp. 15-38). Inglaterra: Fish Books.
- Crepet, C., & Nixon, K. (1998). Earliest megafossil evidence of Fagaceae: phylogenetic and biogeographic implications. *American Journal of Botany*, 1(76), 842-855.
- Daghlian, C., & Crepet, W. (1983). Oak catkins, leaves and fruits from the Oligocene Catahoula Formation and their evolutionary significance. *American Journal of Botany*, 70, 639-649.
- Denman, K., & Brasseur, G. (2007). Couplings Between Changes in the Climate System and Biogeochemistry. En S. Solomon, D. Quin, M. Manning, M. Marquis, K. Averyt, M. Tignor, . . . Z. Chen, *Climate Change 2007 The Physical Science Basis* (pp. 499-588). New York: Cambridge University Press.
- Donner, L., Schubert, W. & Somerville, R. (2011). *The development of Atmospheric General Circulation Models: Complexity, Synthesis and Computation*. Reino Unido: Cambridge University Press.

- Dyderski, M.K., Páz, S., Frelich, L.E. & Jagodzinski, A.M. (2017). How much does climate change threaten European forest tree species distributions?. *Global Change Biology*, 24, 1150-1163.
- Ellison, A., Banks, M., Clinton, B., Colburn, E., Elliot, K., Ford, C., ..., Webster, J. (2005). Loss of foundation species: consequences for the structure and dynamics of forested ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 3, 479-486.
- Figueroa-Rangel, B., Willis, K. & Olvera-Vargas, M. (2008). 4200 years of pine-dominated upland forest dynamics in west central Mexico: human or natural legacy? *Ecology*, 89, 1893-1907.
- Food and Agriculture Organization of the United Nations. (2018). Soil and Databases. [página web]. Obtenido de: <http://www.fao.org/soils-portal/soil-survey/soil-maps-and-databases/en/>
- Gates, D.M. (1993). *Climate Change and Its Biological Consequences*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates.
- Goldberg, D. (1982). The distribution of Evergreen and Deciduous Trees Relative to Soil Type: An Example from Sierra Madre, Mexico, and a General Model. *Ecology*, 63(4), 942-951.
- Grinnell, J. (1917). Field test of theories concerning distributional control. *American Naturalist*, 51, 115-128.
- Guisan, A., & Thuiller, R. (2005). Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, 8, 993-1009.
- Hamilton L.S., Juvik J.O., Scatena F.N. (1995). The Puerto Rico Tropical Cloud Forest Symposium: Introduction and Workshop Synthesis. En L.S. Hamilton, J.O. Juvik, & F.N. Scatena (Eds). *Tropical Montane Cloud Forests* (pp. 1-23). Ecological Studies (Analysis and Synthesis). New York: Springer.
- Harries, E.J., Russell J.E., Hanafin, J.A., Brindley, H., Futyan, J., Rufus, J., ..., Kellock, S. (2005). The Geostationary Earth Radiation Budget Project. *American Meteorological Society*, 86(7), 945-960.
- Hassan, R., Scholes, R., & Ash, N. (2005). *Ecosystems and Human Well-being: Current State and Trends* (Vol. I). Washington: Island Press.

- Held, I.M. & Suarez, M.J. (1994). A Proposal for the Intercomparison of the Dynamical Cores of Atmospheric General Circulation Models. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 75(10), 1825-1830.
- Henderson, A., Churchill, S.P. & Luteyn, J. (1991). Neotropical plant diversity. *Nature*, 229, 44-45.
- Henson, R. (2011). *The Rough Guide to Climate Change*. India: Rough Guide Ltd.
- Herrera, B. & Chaverri, A. (2006). Criteria and Indicators for Sustainable Management of Central American Montane Oak Forests. En M. Kappelle (Ed.). *Ecology and Conservation of Neotropical Montane Oak Forests* (pp. 421-432). New York: Springer.
- Hutchinson, G. E. (1959). Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? *American Naturalist*, 93, 145-159.
- Intergovernmental Panel on Climate Change – IPCC. (2015). *Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I,II,III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate*. Geneva, Suiza: IPCC.
- Jiménez, J. (2010). *Los helechos del corredor del bosque nubosos de Baja Verapaz, Guatemala*. Costa Rica: Instituto Nacional de Biodiversidad, InBio.
- Juárez-Medina, A. (2013). Diversidad alfa y beta de tres bosques mesófilos de montaña de México ubicados en diferentes provincias biogeográficas. [Tesis de Maestría]. México: Universidad Nacional Autónoma de México.
- Kapos, V., Rhind, J., Edwards, M. & Price, M.F. (2000). Developing a map of the world's mountain forest. En M.F. Price & N. Butt. (Eds). *Forest in sustainable mountain development: a state-of-knowledge report for 2000* (pp.4-18). Wallingford: CAB International.
- Körner, C. (2003). *Alpine Plant Life*. Berlin: Springer.
- López-Tirado, J. & Hidalgo, P.J. (2018). Predicting suitability of forest dynamics to future climatic conditions: the likely dominance of Holm oak [*Quercus ilex* subsp. *ballota* (Desf.) Samp.] and Aleppo pine (*Pinus halepensis* Mill.). *Annals of Forest Science*, 75(19), 1-11. Doi: 10.1007/s13595-018-0702-1

- López-Tirado, J., Vesella, F., Schirone, B. & Hidalgo, P.J. (2018). Trends in evergreen oak suitability from assembled species distribution models: assessing climate change in south-western Europe. *New Forests*, 49(4), 471-487.
- Luna-Vega, I., Alcántara-Ayala, O., Ruíz-Jiménez, C & Contreras-Medina, R. (2006). Composition and Structure of Humid Montane Oak Forests at Different Sites in Central and Eastern México. En M. Kapelle (Ed.). *Ecology and Conservation of Neotropical Montane Oak Forest* (pp. 101-112). Berlin: Springer-Verlag.
- MacArthur, R. A. (1972). *Geographical ecology*. New York: Princeton University Press.
- MacGinitie, H. (1941). A Middle Eocene flora from the central Sierra Nevada. *Carnegie Institute Washington Publications*, 534, 1-178.
- Manabe, S. (1969). Climate and the Ocean Circulation I. Atmospheric Circulation and the Hydrology of the Earth's Surface. *Monthly Weather Review*, 97(11), 739-774
- Mann, M.E., Zhang, Z., Rutherford, S., Bradley, R.S., Hughes, M.K., Shindell, D., ..., Fenbiao, N. (2009). Global Signatures and Dynamical Origins of the Little Ice Age and Medieval Climate Anomaly. *Science*, 326, 1256-1260.
- Manos, P., & Standford, A. (2001). The Historical Biogeography of FAGACEAE: Tracking the Tertiary History of Temperate and Subtropical Forest of the Northern Hemisphere. *International Journal of Plant Science*, 162(6), 77-93.
- Meier, E.S., Lischke, H., Schmatz, D.R. & Zimmerman, N.E. (2012). Climate, competition and connectivity affect future migration and ranges of European trees. *Global Ecology and Biogeography*, 21, 164-178.
- Mendoza-Ponce, A., Corona-Núñez, R., Kraxner, F., Leduc, S. & Patrizio, P. (2018). Identifying effects of land use cover changes and climate change on terrestrial ecosystems and carbon stocks in México. *Global Environmental Change*, 53, 12-23.
- Muller, C. (1942). *The Central American Species of Quercus*. Washington: US Department of Agriculture.
- National Aeronautics and Space Administration, NASA. (2018). What is Climate Change?. [página web]. Obtenido de: <http://climate.nasa.gov>
- Nixon, K. (1993). Infrageneric classification of *Quercus* (Fagaceae) and typification of sectional names. *Annals of Forest Sciences*, 50, 25-34.

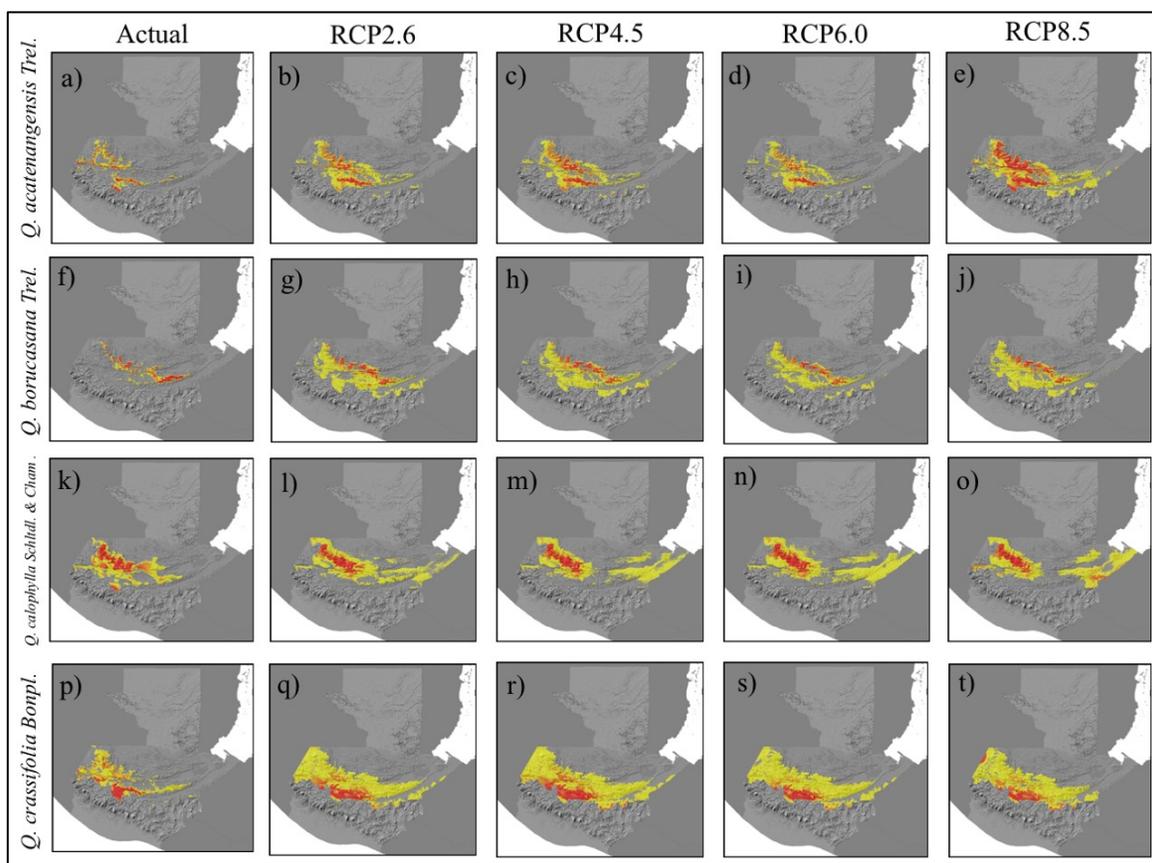
- Nixon, K. (1993). The genus *Quercus* in Mexico. En T. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot, I. Fa (Ed.) *Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution* (pp. 447-458). Oxford: Oxford University Press.
- Nixon, K. (2006). Global and Neotropical Distribution and Diversity of Oaks (genus *Quercus*) and Oak Forest. En M. Kappelle, *Ecology and Conservation of Neotropical Montane Oak Forests Studies* (pp. 3-13). Berlin: Springer.
- Nogués-Bravo, D., Pulido, F., Araújo, M.B., Diniz-Finilho, J.A., García-Valdés, R., Kollmann, J., ..., Zavala, M. (2014). Phenotypic correlates of potential range size and range filling in European trees. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 15(5), 1-36.
- Nolan, C., Overpeck, J.T., Allen, J.R., Anderson, P.M., Betancourt, J.L., Binney, H.A., ..., Jackson, S.T. (2018). Past and future global transformation of terrestrial ecosystems under climate change. *Science*, 361(6405), 920-923.
- Ohlemüller, R., Gritti, E., Sykes, M. & Thomas, C. (2006). Quantifying components of risk for European Woody species under climate change. *Global Change Biology*, 12, 1788-1799.
- Palmén, E. & Newton, C.W. (1969). *Atmospheric Circulations Systems*. New York: Elsevier.
- Pérez-Ramos, I., Villar, R., & Marañón, T. (2014). El fascinante mundo de los *Quercus*: desde la biología molecular hasta la ecología de comunidades. *Ecosistemas*, 23(2), 1-4.
- Pielke, R., Avissar, R., Raupach, M., Dolman, A. J. & Zeng, X. (1998). Interactions between the atmosphere and terrestrial ecosystems: influence on weather and climate. *Global Change Biology*, 4, 461-475.
- Pimm, S., Russell, G., Gittleman, J., & Brooks, T. (1995). The Future of Biodiversity. *Science*, 269(5222), 347-350.
- Quezada, M., Rodas, R. Chew, D. Y Marroquín, A. (2017). Riqueza, distribución y estado de conservación de las especies de encino de Guatemala. *Ciencia, Tecnología y Salud*, 4(2), 141-158.

- Quezada, M., Rodas, R., Hernández, B. Y Marroquín, A. (2017). Encinos de Guatemala, estado de conservación y evaluación de servicios ecosistémicos. Fase III: Izabal, Zacapa y Chiquimula. Guatemala: Dirección General de Investigación – USAC.
- Rafferty, J.P. (2011). *The Cenozoic Era Age of Mammals*. New York: Encyclopaedia Britannica Inc.
- Ramanathan, V., Cess, R.D., Harrison, E.F., Minnis, P., Barkstrom, B.R. Ahmad, E., ..., Hartmann, D. (1989). Cloud-Radiative Forcing and Climate: Results from Earth Radiation Budget Experiment, *Science*, 243(4887), 57-63.
- Rathore, P., Roy, A. & Karnatak, H. (2018). Assessing the vulnerability of Oak (*Quercus*) forest ecosystems under projected climate and land use land cover changes in Western Himalaya. *Biodiversity and Conservation*. 1-20. Doi: 10.1007/s10531-018-1679-7
- Rodas, L., Quezada, M., Valencia, S., Marroquín, A., Hernández, B. Y Martínez, J. (2018). *Encinos de Guatemala Volumen I*. Guatemala: Universidad de San Carlos de Guatemala.
- Rodríguez-Correra, H. (2014). Patrones de distribución y fitogeografía de los encinos (*Quercus*: FAGACEAE) en Mesoamérica y Los Andes. [Tesis Doctoral]. México: Universidad Autónoma de México.
- Rodríguez-Correra, H., Oyama, K., MacGregor, I & Gonzáles-Rodríguez, A. (2015). How are Oaks distributed in the Neotropics? A perspective from species turnover, areas of endemism and climatic niches. *International Journal of Plant Science*, 176(3), 222-231.
- Rousset, O. & Lepart, J. (2000). Positive and negative interactions at different life stages of a colonizing species (*Quercus humilis*). *Journal of Ecology*, 88, 401-412.
- Rustard, L., Campbell, J., Dukes, J.S., Huntington, T., Fallon Lambert, K., Mohan, J., ..., Rodenhouse, N. (2012). *Changing Climate, Changing Forests: The Impacts of Climate Change on Forests of the Northeastern United States and Eastern Canada*. Pennsylvania: United States Department of Agriculture.
- Sáenz, F. & Durán-Quesada, A.M. (2015). A climatology of low level wind regimes over Central America using a weather type classification approach. En Ramos, A.M., Barriopedro, D. & Dutra, E. (Ed.), *Circulation Weather Types as a Tool in*

- Atmospheric, Climate and Environmental Research* (pp. 95-112). EE.UU.: Frontiers in Environmental Science and Frontiers in Earth Science
- Sagan, C., Mullen, G. (1972). Earth and Mars: Evolution of atmospheres and surface temperatures. *Science*, 177, 52–56.
- Sainz de Murieta, E., Chiabai, A. & Zamora, J. (2015). Climate change impacts on water services in Costa Rica. A production function for the hydro-energy sector. En Chiabai Aline (Ed.), *Climate Change Impacts on Tropical Forest in Central America* (pp. 91-112). Inglaterra: Fish Books.
- Satoh, M. (2004). *Atmospheric Circulation Dynamics and General Circulation Models*. Alemania: Springer
- Silver, W.L., Marín-Spiotta, E., y Lugo, A.E. (2001). Bosques nublados de El Caribe. En M. Kappelle y A. Brown (Eds). *Bosques nublados del neotrópico*. (pp. 155-182). Costa Rica: Instituto Nacional de Biodiversidad.
- Stadtmüller, T. (1987). *Bosques nublados en el Trópico Húmedo*. Costa Rica: Universidad de las Naciones Unidas
- Standley, P., & Steyenmark, J. (1952). *Flora of Guatemala. Part III*. Chicago: Chicago Natural History Museum.
- Tellez-Valdez, O., Dávila-Aranda, P., & Lina-Saade, R. (2006). The effects of climate change on the long-term conservation of *Fagus grandifolia* var *57exicana*, an important species of the cloud forest in Eastern Mexico. *Biodiversity and Conservation*, 15, 1095-1107.
- Thomas, C., Cameron, A., Green, R., Bakkenes, M., Beaumont, L., Collingham, Y., . . . Williams, S. (2004). Extinction risk from climate change. *Nature*, 427, 145-148.
- Thompson, K. (1980). Forest and climate change in America: Some early views. *Climate Change*, 3, 47-64.
- Thorne. J.H., Choe, H., Stine, P.A., Chambers, J.C., Holguien, A., Kerr, A.C., . . . , Schwartz, M.W. (2017). Climate change vulnerability assessment of forest in the Southmest USA. *Climatic Change*, 148(3), 378-402. Doi: 10.1007/s10584-017-2010-

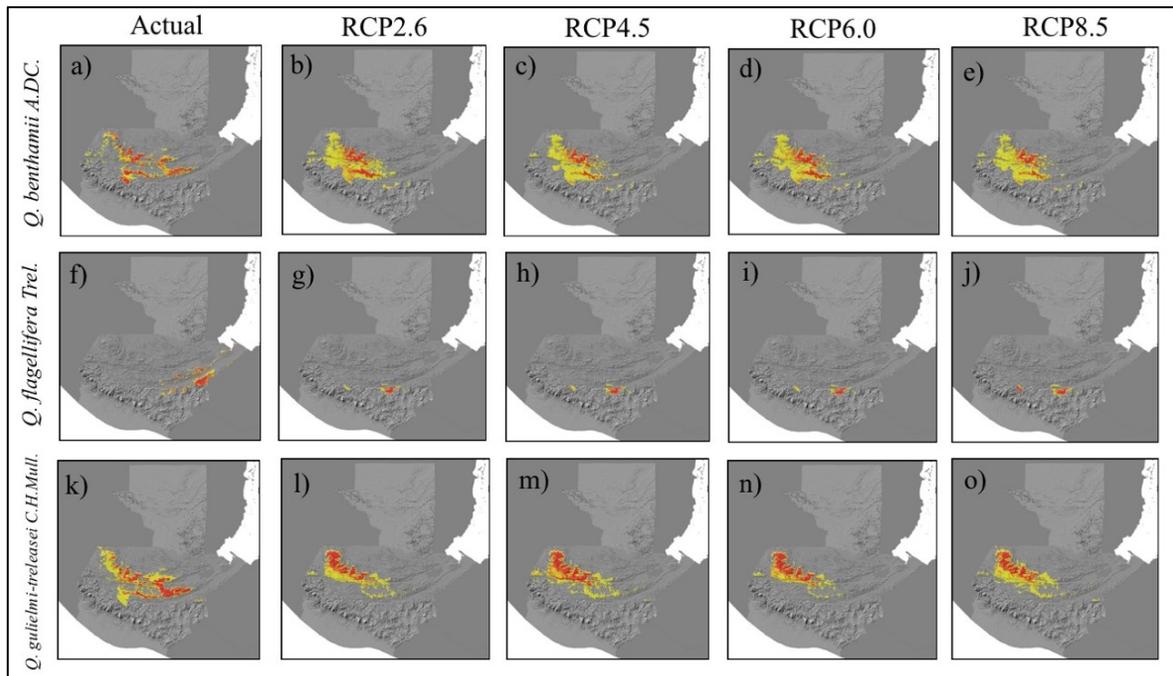
- Thuiller, W., Larovel, S., Araújo, M., Sykes, M., & Prentice, C. (2005). Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102(23), 8245-8250.
- Torres, C. (2014). Importancia de los ensambles de especies y de los procesos geológico-climáticos en la comprensión de los mecanismos de evolución de la sección *Lobatae* del género *Quercus* en América del Norte. [Tesis Doctoral]. México: Universidad Autónoma de México.
- Townsend, A. (2001). Predicting species geographic distribution based on ecological niche modeling. *Cooper Ornithological Society* 103, 599-605.
- Townsend, A., Papes, M. & Eaton, M. (2007). Transferability and model evaluation in ecological niche modeling: a comparison of GARP and Maxent. *Ecography*, 30, 550-560.
- Trenberth K.E., Fasullo, J.T. & Kiehl, J. (2009). Earth's Global Energy Budget, *American Meteorological Society*, 311-324.
- Vernekar, A. (1972). Long-Period Global Variations of Incoming Solar Radiation. *Meteorological Monographs*, 12(34), 1-128.
- Viktousek, P. (1994). Beyond Global Warming: Ecology and Global Change. *Ecology*, 75(7), 1861-1876.
- Villaseñor, J.L. (2010). *El bosque húmedo de montaña en México y sus plantas vasculares*. México: Universidad Nacional Autónoma de México.
- Warren, D. & Seifert, S. (2011). Ecological niche modelling in Maxent: The importance of model complexity and the performance of model selection criteria. *Ecological Applications*, 21(2), 335-342.
- Wiens, J., Jongsomkit, D., Howell, C., & Snyder, M. (2009). Niches, models, and climate change: Assessing the assumptions and uncertainties. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(2), 19729-19736.
- Williams, J., & Jackson, S. (2007). Novel climates, no analog communities, and ecological surprises. *Front Ecological Environment*, 5, 475-482.

## 13. ANEXOS

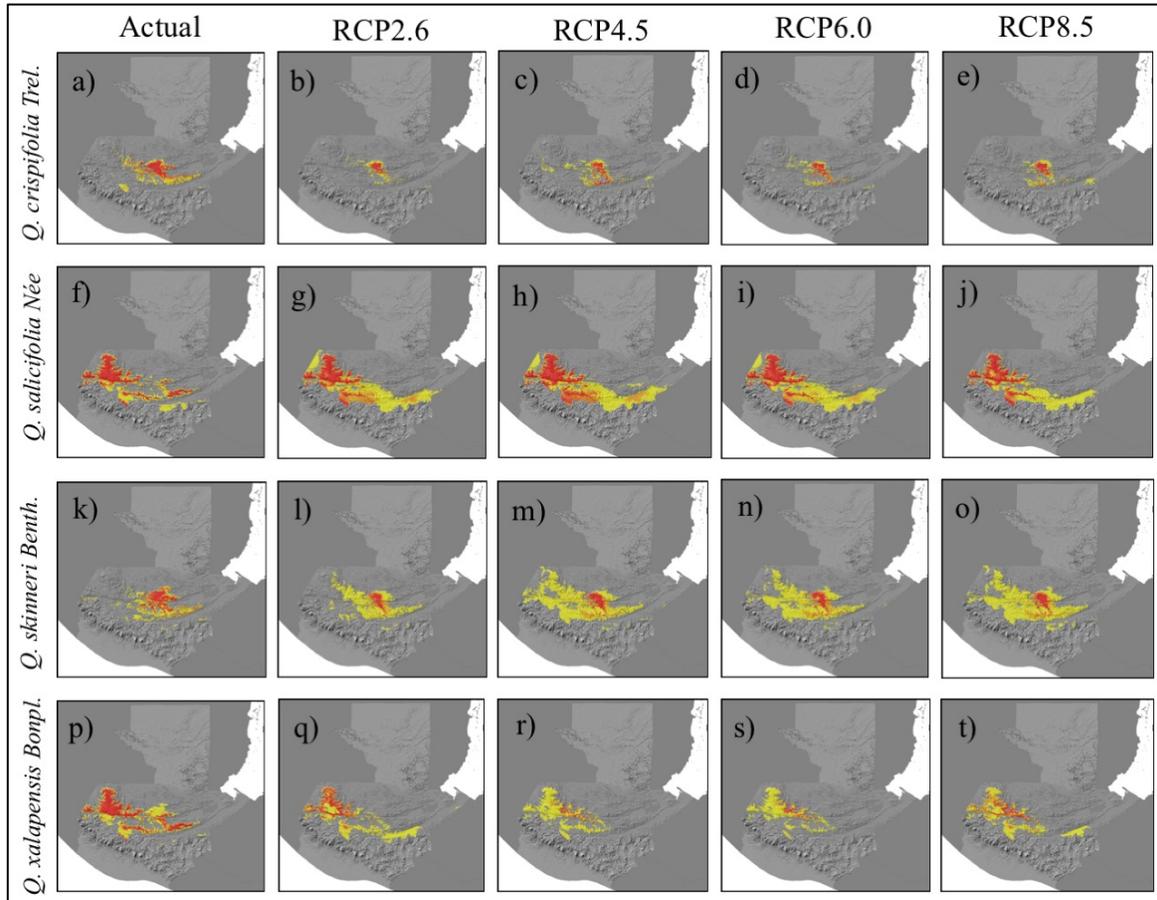


**Anexo 1.** Comparación de los modelos de la distribución actual y de cuatro escenarios climáticos para el año 2070: discreto (RCP2.6), moderado (RCP4.5, RCP6.0) y extremo (RCP8.5) de *Q. acatenangensis* (a-e), *Q. borucasana* (f-j), *Q. calophylla* (k-o) y *Q. crassifolia* (p-t). Las áreas de color rojo, indican rangos de distribución con alta probabilidad para albergar a la especie, áreas de color amarillo indican rangos de

distribución con moderada capacidad para albergar a la especie y las áreas de color gris indican que la especie no está presente. Fuente: Datos experimentales.



**Anexo 2.** Comparación de los modelos de la distribución actual y de cuatro escenarios climáticos para el año 2070: discreto (RCP2.6), moderado (RCP4.5, RCP6.0) y extremo (RCP8.5) de *Q. benthamii* (a-e), *Q. flagellifera* (f-j) y *Q. guillemi-treleasei* (k-o). Las áreas de color rojo, indican rangos de distribución con alta probabilidad para albergar a la especie, áreas de color amarillo indican rangos de distribución con moderada capacidad para albergar a la especie y las áreas de color gris indican que la especie no está presente. Fuente: Datos experimentales.



**Anexo 3.** Comparación de los modelos de la distribución actual y de cuatro escenarios climáticos para el año 2070: discreto (RCP2.6), moderado (RCP4.5, RCP6.0) y extremo (RCP8.5) de *Q. crispifolia* (a-e), *Q. salicifolia* (f-j), *Q. skinneri* (k-o) y *Q. xalapensis* (p-t). Las áreas de color rojo indican rangos de distribución con alta probabilidad para albergar a la especie, áreas de color amarillo indican rangos de distribución con moderada capacidad para albergar a la especie y las áreas de color gris indican que la especie no está presente. Fuente: Datos experimentales.

**Anexo 4.** Valores de las principales variables climáticas del análisis de componentes principales.

<b>Variables Climáticas</b>	<b>CP 1</b>	<b>CP 2</b>
Elevación	0.83505	-0.36677
Temperatura Máxima del Mes más Cálido	-0.51286	-0.77313
Rango Diurno Medio	-0.14995	0.38243
Temperatura Media del Cuatrimestre más Cálido	-0.067007	0.21115
Isotermalidad	-0.071919	0.19816
Suelo	-0.039169	0.1141
	<b>Valor Propio</b>	<b>% Varianza</b>
	1127.18	59.505
	528.806	27.916

Fuente: Datos experimentales.

**Anexo 5.** Registros de herbario utilizados.

<b>Especie</b>	<b>Registro de herbario</b>
<i>Quercus acatenangensis</i> Trel.	BIGU: 3605, 39603, 47535, 47538, 48364, 58972, 61745, 66092, 67341, 67342. USCG: 44087-44105, 44112-44114, 24071, 24177, 21708.
<i>Quercus benthamii</i> A. DC.	BIGU: 2375, 5047, 30149, 30151, 47539 USCG: 40571, 42580, 44072-44082, 44115-44128.
<i>Quercus borucasana</i> Trel.	BIGU: 4523, 5573, 26484, 28756, 47443, 47487, 47534, 47537, 47542, 49197, 49204, 49235, 52895, 65178, 65179, 65211. USCG: 9541, 9555, 11864, 40593, 42626, 42627, 42662, 44011-44021. UVAL: 9320, 15661.
<i>Quercus callophylla</i> Schltdl. & Cham	USCG: 43957-43959, 43961, 43962, 43965-

---

	43969, 44083-44085.
<i>Quercus crassifolia</i> Bonpl.	BIGU: 3204, 3416, 3535, 48785-48786, 48796, 52435, 53448, 60997-60998; 61002-61004, 61007-61008, 61023-61029, 61036, 61038, 61040-61043, 61045-61047, 61049-61051, 61053-61056, 61060, 64490-61091, 68197. USCG: 35311, 42645, 42648, 42656, 44036-44071, 44110-44111, 44200, 44201.
<i>Quercus crispifolia</i> Trel.	BIGU: 2967, 4177, 4467, 47481. USCG: 40514, 40531, 40568, 40607-40608, 40631-406033, 40642, 44086.
<i>Quercus flagellifera</i> Trel.	BIGU: 22140, 47483. USCG: 42571, 42586, 42599, 42615-42617.
<i>Quercus gulielmi-treleasei</i> C.H. Mull.	BIGU: 47445, 47446, 47488, 47541, 48011, 48359, 48367, 48479, 48480, 49201, 52452, 59760, 64911, 64943, 64949, 64995, 64996, 65010, 65015, 65020, 65048, 65166, 65190, 65240, 65283, 65289, 65340, 65403, 65410, 65457, 65481, 66073, 66275, 66279, 67167, 67361, 71967, 71973, 72505. USCG: 40547, 40553, 40570, 40577, 40578, 40650, 40651, 42532, 42533, 42545, 42551, 42563, 42565, 42595, 42597, 42598, 42628-42630, 42663, 44022-44035, 44106, 44107.
<i>Quercus salicifolia</i> Née	USCG: 40517, 40519, 44108.
<i>Quercus skinneri</i> Benth.	BIGU: 48478, 49777, 63703. USCG: 40474, 40495, 40501, 40506, 40518, 40521, 40545, 40546, 40575, 40606, 41801-41804, 42541, 42585, 42620, 42623. UVAL: 7772, 12144, 14530.

---

---

*Quercus xalapensis* Bonpl.

BIGU: 2372.

USCG: 40611, 44109.

---

Fuente: Registros de los especímenes utilizados de los herbarios BIGU, USCG y UVAL.

**Anexo 6.** Sinonimias de las especies de *Quercus* subsección *Lobatae*.

Especie	Sinonimia
<i>Quercus acatenangensis</i> Trel.	<i>Quercus acatenangensis</i> var. <i>longifolia</i> (Liebm.) A.DC., <i>Quercus ambivenulosa</i> Trel., <i>Quercus longifolia</i> Liebm., <i>Quercus xalapensis</i> var. <i>longifolia</i> (liebm.) Wenz.
<i>Quercus benthamii</i> A.DC.	<i>Quercus baruensis</i> C.H.Mull., <i>Quercus gemmata</i> Trel., <i>Quercus lowilliamsii</i> C.H.Mull., <i>Quercus rapurahuensis</i> Pittier ex Trel.
<i>Quercus borucasana</i> Trel.	<i>Quercus granulata</i> Liebm., <i>Quercus pittieri</i> Wesm. Ex Seemen, <i>Quercus wesmaelli</i> Trel.
<i>Quercus callophylla</i> Schltdl. & Cham	<i>Quercus acuminata</i> M.Martens & Galeotti, <i>Quercus alamo</i> Benth., <i>Quercus callophylla</i> Schltdl. & Cham., <i>Quercus callophylla</i> f. <i>acuminata</i> (M.Martens & Galeotti) Seem. Ex Trel., <i>Quercus callophylla</i> f. <i>alamo</i> (Benth.) Trel., <i>Quercus callophylla</i> f. <i>flavida</i> (Liebm.) Trel., <i>Quercus callophylla</i> f. <i>intermedia</i> (M.Martens & Galeotti) Seem. Es Trel. <i>Quercus callophylla</i> f. <i>schiedeana</i> Trel., <i>Quercus callophylla</i> f. <i>willdenomii</i> Trel., <i>Quercus callophylla</i> Schltdl. & Chamf. <i>Alligata</i> Trel., <i>Quercus callophylla</i> Schltdl. & Chamf. <i>Incurva</i> Trel., <i>Quercus callophylla</i> Schltdl. & Chamf. <i>Michoacana</i> Trel., <i>Quercus chimaltenangana</i> f. <i>gemmata</i>

---

---

	C.H.Mull., <i>Quercus chimaltenanguensis</i> f. <i>gemmata</i> C.H.Mull., <i>Quercus flavida</i> Liebm., <i>Quercus intermedia</i> M. Martens & Galeotti
<i>Quercus crassifolia</i> Bonpl.	<i>Quercus brachystachys</i> Benth., <i>Quercus chicamolensis</i> Trel., <i>Quercus errans</i> fo. <i>graciliramis</i> C.H. Mull., <i>Quercus errans</i> Trel., <i>Quercus felipensis</i> Trel., <i>Quercus miguelitensis</i> Trel., <i>Quercus mollis</i> M.Martens & Galeotti, <i>Quercus moreliana</i> Trel., <i>Quercus orbiculata</i> Trel., <i>Quercus spinulosa</i> M.Martens & Galeotti, <i>Quercus splendens</i> var. <i>pallidor</i> A.DC., <i>Quercus stipularis</i> Bonpl.
<i>Quercus crispifolia</i> Trel.	<i>Quercus amphioxys</i> Trel., <i>Quercus incrassata</i> Trel.
<i>Quercus flagellifera</i> Trel.	No hay sinonimias.
<i>Quercus guielmi-treleasei</i> C.H. Mull.	<i>Quercus chiriquina</i> Trel. Ex C.H.Mull. <i>Quercus seemanii</i> var. <i>guelmitreleasei</i> (C.H.Mull.) A.E. Murray, <i>Quercus seemannii</i> subsp. <i>guelmitreleasei</i> (C.H.Mull.) A.E. Murray.
<i>Quercus salicifolia</i> Née	<i>Quercus acapulcensis</i> Trel., <i>Quercus acherdophylla</i> Trel., <i>Quercus duratifolia</i> C.H. Mull., <i>Quercus tahuasalana</i> Trel.
<i>Quercus skinneri</i> Benth.	<i>Quercus chiapasensis</i> Trel., <i>Quercus chiapasensis</i> f. <i>cuneifolia</i> Trel., <i>Quercus chiapasensis</i> f. <i>falcilobata</i> Trel., <i>Quercus chiapasensis</i> f. <i>flagellata</i> Trel., <i>Quercus chiapasensis</i> f. <i>longipes</i> Trel., <i>Quercus chiapasensis</i> f. <i>petiolata</i> Trel., <i>Quercus</i>

---

---

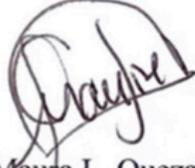
	<i>chiapasensis</i> f. <i>subcuneata</i> Trel., <i>Quercus grandis</i> Liebm., <i>Quercus grandis</i> var. <i>tenuipes</i> Trel., <i>Quercus hemipteroides</i> C.H. Mull., <i>Quercus salvadorensis</i> Trel., <i>Quercus trichodonta</i> Trel.
<i>Quercus xalapensis</i> Bonpl.	<i>Quercus grandis</i> Liebm., <i>Quercus monserratis</i> C.H.Mull., <i>Quercus trichodonta</i> Trel., <i>Quercus xalapensis</i> fo. <i>jalapae</i> Trel., <i>Quercus xalapensis</i> fo. <i>surculina</i> Trel.

---

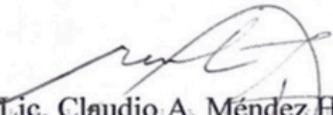
(Rodas, Quezada, Valencia, Marroquín, Hernández, Martínez, 2018, p. 120).



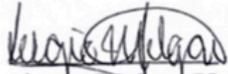
Br. Jorge Rodolfo Martínez Aragón  
Tesisista



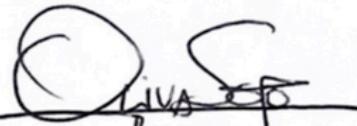
Dra. Maura L. Quezada Aguilar  
Asesora



Lic. Claudio A. Méndez Hernández  
Revisor



Dr. Sergio A. Melgar Valladares  
Director de Escuela



M.A. Pablo Ernesto Oliva Soto  
Decano