



**CENTRO AGRONÓMICO TROPICAL
DE INVESTIGACIÓN Y ENSEÑANZA**

DIVISIÓN DE EDUCACIÓN

PROGRAMA DE POSGRADO

**El régimen de incendio y los rasgos funcionales de *Quercus* en los ecosistemas de
montaña de Guatemala**

**Tesis sometida para consideración de la División de Educación y el Programa de
Posgrado como requisito para optar al grado de**

MAGISTER SCIENTIAE

en Manejo y Conservación de Bosques Tropicales y Biodiversidad

Samuel Carlos Secaira Ziegler

Turrialba, Costa Rica

2020

Esta tesis ha sido aceptada en su presente forma por la División de Educación y la Escuela de Posgrado del CATIE y aprobada por el Comité Consejero del estudiante, como requisito parcial para optar por el grado de

**MAGISTER SCIENTIAE EN MANEJO Y CONSERVACIÓN
DE BOSQUES TROPICALES Y BIODIVERSIDAD**

FIRMANTES:



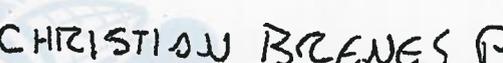
Bryan Finegan, Ph.D.
Director de tesis



Adina Chain, Ph.D.
Miembro Comité Consejero



Diego Delgado, M.Sc.
Miembro Comité Consejero



Christian Brenes, M.Sc.
Miembro Comité Consejero



Roberto Quiroz, Ph.D.
Decano, Escuela de Posgrado



Samuel Carlos Secaira Ziegler
Candidato

Agradecimientos

Siempre le agradezco a la vida y al Universo por tener papás tan maravillosos, quienes no solo me dieron la vida, sino que también me orientaron en todo momento y me compartieron la sabiduría para ser una persona que busca el bien común. Culminando esta fase de mi vida debo reconocer el privilegio que he tenido, y como de este, surge un gran compromiso con mi familia, mi comunidad, mi país y mi planeta.

Le agradezco a mi compañera de vida, Tefi, con quien compartí esta fase de maestría. Jamás olvidaré esas largas horas nocturnas de estudio. Esas salidas de noche al laguito y esas profundas pláticas sobre el fuego, los ecosistemas, las contribuciones de la naturaleza a la gente, la milpa y la seguridad alimentaria. Sé qué hacemos un gran equipo sin importar lo que hagamos. Jamás olvidaré nuestro tiempo en el CATIE; que gran dicha haber podido compartir ese tiempo contigo. Lo atesoraré para siempre.

A Bryan Finegan, Adina Chain, Diego Delgado y Christian Brenes por su paciencia, orientación y seguimiento en todo este proceso. Sin duda alguna grandes científicos y grandes maestros. Gracias por aceptarme como su pupilo.

Al DAAD por darme la oportunidad económica de estudiar la maestría. Al CATIE por compartir su casa de estudio; la tesis es el reflejo de lo que logré gracias a su orientación. Que gran dicha y privilegio haber sido parte de esa gran familia. A la Asociación Vivamos Mejor por su apoyo en la elaboración de la tesis. A Erick Chavajay por compartir sus experiencias, los datos y ese entusiasmo por implementar el manejo integrado del fuego en nuestros ecosistemas.

A los guardarecursos de CONAP que tan gustosamente me apoyaron en campo; con ellos más que una relación profesional, compartimos ya una amistad. Esteban, Pedro, Delfino, Gadiel, Gustavo, Santiago, Diego, Manuel, Jorge, Julio y Domingo, gracias por su apoyo. Espero poder seguir apoyándolos como ustedes me han apoyado a mí.

Pero, sobre todo, un agradecimiento muy especial a mi hermano Marcelino. Sin ti Marce, la tesis hubiera quedado a medias. Esos datos de rasgos foliares, que al final fueron parte fundamental de la tesis, fueron gracias a ti. Jamás olvidaré esos nervios que tuve al verte subido en esos árboles de *Quercus* a 30 metros del suelo. Agradezco tu apoyo, tu acompañamiento y sobre todo tu valentía. Te quiero mucho y te admiro. Siempre contarás conmigo.

Índice

Resumen general	VIII
1. Introducción	1
2. Objetivos	3
2.1. Objetivo general	3
2.2. Objetivos específicos	3
3. Preguntas e hipótesis de investigación.....	3
4. Marco teórico	4
4.1. Fuego y su evolución.....	4
4.2 Ecología del paisaje del fuego	6
4.3 Fuego y ecosistemas	6
4.4. Adaptaciones de las especies al fuego	7
4.5. El género <i>Quercus</i>	8
4.5.1. Taxonomía de <i>Quercus</i>	8
4.5.2. Sistemática de <i>Quercus</i>	8
4.5.3. Ecología de <i>Quercus</i>	9
4.5.4. Servicios ecosistémicos de <i>Quercus</i>	9
4.6. Fuego y <i>Quercus</i>	10
4.7. Diversidad funcional	10
4.7.1. Rasgos funcionales	10
4.7.1.2. Rasgos de tallo	11
4.7.1.3. Inflamabilidad	11
4.7.2. Tipos funcionales	11
5. Resultados generales	11
6. Conclusiones generales	12
7. Literatura citada.....	13
Artículo I. Caracterización del régimen de incendios en la Reserva de Usos Múltiples de la Cuenca del Lago de Atitlán, Guatemala.....	19
Resumen.....	19
Abstract	19
1. Introducción	20
2. Metodología	21
2.1. Área de estudio	21
2.2. Bases de datos de incendios.....	23
2.3. Descripción del régimen de incendio en los ecosistemas	23
3. Resultados	25

4. Discusión.....	32
5. Conclusiones	43
6. Literatura citada.....	44
7. Anexos	48
Artículo II. Caracterización de los rasgos funcionales de respuesta a incendios de las especies que conforman el ensamble de <i>Quercus</i> en los ecosistemas de montaña de Guatemala	50
Resumen.....	50
Abstract	50
1. Introducción	51
2. Metodología	52
2.1. Especies de <i>Quercus</i>	52
2.2. Rasgos funcionales	53
2.3. Régimen de incendio	54
2.4. Análisis de datos.....	55
3. Resultados	56
4. Discusión.....	62
5. Conclusiones	66
6. Literatura citada.....	67

Lista de cuadros

Cuadro 1. Parámetros y metodologías para la descripción del régimen del fuego en la Reserva de Usos Múltiples de la Cuenca del Lago de Atitlán y Sololá, Guatemala.....	25
Cuadro 2. Comparación del tamaño promedio de incendio y hectáreas quemadas entre los tipos de ecosistemas de la Reserva de Usos Múltiples de la Cuenca del Lago de Atitlán, Guatemala, a través de una prueba estadística no paramétrica de Krusal - Wallis	29
Cuadro 3. Tipos de régimen de incendios tropicales y subtropicales en relación a gradientes antrópicos y ecológicos (adaptado de Goldammer 2015)	33
Cuadro 4. Especies de <i>Quercus</i> seleccionadas para caracterizar los rasgos funcionales relacionados a incendios. Se proporciona su descripción taxonómica y su hábitat: ■ bosque muy húmedo latifoliado, ■ bosque húmedo de pino-encino, ■ bosque seco de encino (Quezada <i>et ál.</i> 2016).....	53
Cuadro 5. Rasgos funcionales de respuesta de los árboles de <i>Quercus</i> muestreados en la Reserva de Usos Múltiples de la Cuenca del Lago de Atitlán, Guatemala.....	53
Cuadro 6. Variables sobre el régimen de incendio en la Reserva de Usos Múltiples de la Cuenca del Lago de Atitlán, Guatemala, consideradas para relacionar árboles, especies y rasgos funcionales con el régimen de incendio.....	55
Cuadro 7. Análisis de varianza univariado (ANDEVA) para la comparación de los rasgos funcionales entre especies: ■ bosque muy húmedo latifoliado, ■ bosque húmedo de pino-encino, ■ bosque seco de encino .	57
Cuadro 8. Análisis de varianza univariado (ANDEVA) para la comparación de métricas relacionadas al régimen de incendio entre especies: ■ bosque muy húmedo latifoliado, ■ bosque húmedo de pino-encino, ■ bosque seco de encino, Reserva de Usos Múltiples de la Cuenca del Lago de Atitlán, Guatemala	58
Cuadro 9. Índice de correlación de Pearson entre pares de variables	59

Lista de figuras

Figura 1 Propiedades escalo-dependientes del fuego en el paisaje (modificado de Mckenzie y Kennedy 2011).....	5
Figura 2 Reserva de Usos Múltiples de la Cuenca del Lago de Atitlán (Fuente: S. Secaira).	22
Figura 3 Localización del Área de estudio Reserva de Usos Múltiples de la Cuenca del Lago de Atitlán (RUMCLA).	22
Figura 4 Giras realizadas en la RUMCLA para documentar evidencia de incendios en los diferentes ecosistemas.....	24
Figura 5 Prácticas agrícolas que utilizan el fuego en la RUMCLA (Fuente: Chavajay 2019).	26
Figura 6 Incendios en la Reserva de Usos Múltiples de la Cuenca del Lago de Atitlán y Sololá para el periodo 1999 - 2019.	26
Figura 7 Distribución anual de la ocurrencia de incendios en el periodo 1999 – 2019.....	27
Figura 8 Frecuencia de incendios en la RUMCLA con base en un tamaño de grano de 1 km ² , para el periodo comprendido entre 1999 y 2019.	28
Figura 9 Probabilidad en la ocurrencia de incendios en la RUMCLA y Sololá con base en los incendios del periodo comprendido entre 1999 - 2019.....	28
Figura 10 Distribución anual del número de hectáreas quemadas en el periodo 1999 – 2019.	29
Figura 11 Mapa de tamaños de los incendios ocurridos en la RUMCLA y Sololá en el período 1999 - 2019.	30
Figura 12 Distribución mensual promedio de incendio para el periodo 1999 - 2019.....	30
Figura 13 Clasificación de la cobertura forestal de la RUMCLA según la probabilidad de ocurrencia de incendio.....	31
Figura 14 Bosque muy húmedo latifoliado ausente de incendios. A) Vista desde el Cerro Cabeza de Burro, B) vista al volcán Pakisis, C y D) bosque camino a catarata Metzabal, todas en el Parque Regional Municipal Rey Tepepul, Santiago Atitlán, Sololá (Fuente: S. Secaira).	34
Figura 15 Bosque muy húmedo latifoliado con incendios antrópicos infrecuentes; A) Incendio antrópico en el bosque muy húmedo latifoliado en el Volcán San Pedro, B) Incendio en el volcán Atitlán. (Fuente: E. Chavajay).	36
Figura 16 Bosques de pino, pino – encino o encino en equilibrio dinámico con incendios antrópicos; A) bosque semideciduo de pino – encino en Patún, Parque Regional Municipal Xiquichoy, Santa María Visitación, con un intervalo de retorno de incendio prolongado hasta más de 20 años; B) bosque deciduo de encino con intervalo de retorno de incendio de entre 5 y 10 años en Panajachel; C) incendio rastro en bosque semideciduo de pino - encino; D) incendio rastro en bosque deciduo de encino (Fuente: A, B por S. Secaira; C y D por E. Chavajay).....	37
Figura 17 Bosque de pino, semideciduo o deciduo en degradación por incendios antrópicos; A) Incendio rastro en bosque de pino, B) área con un aumento en la frecuencia de incendio, recambio de bosque en equilibrio a bosque en degradación, montaña de Panajachel; C) bosque deciduo de encino en proceso de degradación por un aumento en la frecuencia de incendio, Santa Catarina Palopó, C) bosque deciduo de encinos 1 año posterior a un incendio rastro en montañas de Panajachel; D) incendio rastro en bosque de pino derivado de actividad agrícola (Fuente: A y D, por E. Chavajay; B y C por S. Secaira).	38
Figura 18 Sabana antrópica con intervalo de retorno de incendio corto; A) gramíneas y árboles dispersos en montañas de Santa Catarina Palopó con un intervalo de retorno de incendio casi anual; B) montañas de Sololá a orillas del lago con intervalo de retorno de incendio corto; C) especies arbustivas y herbáceas, árboles dispersos de Leguminosae, montaña Peña de Oro en Panajachel; D) sabana antrópica de Pino en Godinez (Fuente: S. Secaira.....	39
Figura 19 Esquematización de dinámica entre los ecosistemas de la RUMCLA y su régimen de incendio en función de un filtro ambiental y un filtro antrópico; los colores de las flechas indican procesos antrópicos y ecológicos sucediendo en la RUMCLA y la dirección indica los posibles cambios en las comunidades	

ecológicas entre las diferentes categorías propuestas por Goldammer (2015); los símbolos son ejemplo de los procesos antrópicos y ecológicos de la RUMCLA representados por las flechas (Fuente: S. Secaira).41

Figura 20 Árboles muestreados para la medición de rasgos funcionales relacionados a incendios forestales.56

Figura 21 Mapa de probabilidad de ocurrencia de incendio y la comparación de rasgos entre los árboles muestreados de *Quercus en cada categoría*. Únicamente se muestran los rasgos funcionales que presentaron diferencias significativas59

Figura 22 Dendrograma resultado del análisis de conglomerados para los 49 árboles muestreados a partir de los rasgos funcionales de área foliar, área específica foliar, grosor de corteza y densidad de madera.60

Figura 23 Ecosistemas de la RUMCLA y los árboles muestreados clasificados por conglomerado; un MANOVA de los valores de rasgos de los conglomerados (Figura 13) de árboles muestreados.61

Figura 24 Análisis de componentes principales de los árboles muestreados en función de sus rasgos funcionales. La inicial de cada árbol denota su identificación taxonómica y el número respectivo de muestra. Los diferentes colores denotan el grupo funcional al que pertenecen según el análisis de conglomerados (Figura 20).....62

Lista de acrónimos, abreviaturas y unidades

AF	Área foliar
AFE	Área foliar específica
ANOVA	Análisis de varianza univariado
BMHL	Bosque muy húmedo latifoliado
BHPE	Bosque húmedo de pino-encino
BSE	Bosque seco de encino
cm	Centímetros
dap	Diámetro a la altura del pecho
DMI	Densidad media a incendio
DM	Densidad de madera
FI	Frecuencia de incendio
g	Gramos
GC	Grosor de corteza
km	Kilómetros
m	Metros
mm	Milímetros
RUMCLA	Reserva de Usos Múltiples de la Cuenca del Lago de Atitlán

Resumen general

Los incendios funcionan como un filtro ambiental y relacionado a éstos las plantas pueden exhibir rasgos funcionales de respuesta al fuego. Por esta razón, y tomando en cuenta que múltiples estudios demuestran que *Quercus* posee adaptaciones al fuego, es de esperar que el régimen de incendio sea un factor que explica el ensamble de este género en los ecosistemas de montaña de Guatemala. Utilizando una base de datos sobre incendios de los últimos 20 años y considerando parámetros de frecuencia, tamaño, probabilidad de ocurrencia, estacionalidad y tipo de incendio, se describió y mapeó el régimen de incendio de las últimas dos décadas de la Reserva de Usos Múltiples de la Cuenca del Lago de Atitlán (RUMCLA). Se hizo la pregunta, ¿Cuál es la relación entre los diferentes ecosistemas y el régimen de incendio? ¿Cómo es la composición funcional del ensamble de especies de *Quercus*? Y ¿Cuál es la relación entre las especies de diferentes ecosistemas de la RUMCLA con el su régimen de incendio? Se puso a prueba la hipótesis de que el tamaño de incendio (hectáreas quemadas) varía en los diferentes ecosistemas y que las especies de *Quercus* recaen en un espectro de economía foliar y de tallo, en el cual las especies que habitan en lugares con altos régimen de incendio poseen valores foliares conservativos y cortezas gruesas. Se propone que en la RUMCLA se pueden diferenciar cinco categorías que reflejan las relaciones entre los ecosistemas y el régimen de incendio; Comprobamos que los incendios son mayores en los bosques muy húmedos latifoliados con incendios antrópicos infrecuentes. Se encontró evidencia de que existe una relación entre las especies de *Quercus* y los diferentes ecosistemas y regímenes de incendio, y que el ensamble puede ser explicado por una estrategia de adaptación al fuego de las especies basada en un *trade off* entre área foliar específica y grosor de corteza.

1. Introducción

Ubicada entre las montañas y volcanes de Guatemala se encuentra la Reserva de Usos Múltiples de la Cuenca del Lago de Atitlán (RUMCLA). Por su lago, su belleza escénica y riqueza biocultural, esta área protegida ha sido foco de atención de los esfuerzos de conservación en Guatemala (CONAP 2007). El Consejo Nacional de Áreas Protegidas (CONAP), encargado de su administración, en conjunto y en coordinación con diferentes instituciones gubernamentales y no gubernamentales, invierten una gran cantidad de recursos para prevenir y reducir las amenazas a los diferentes ecosistemas de la RUMCLA, que incluyen el bosque muy húmedo latifoliado, el bosque húmedo y el bosque subhúmedo o seco (TNC, Propeten, Ecosystem 2009).

En la RUMCLA, los incendios se consideran la principal amenaza a la integridad ecológica (CONAP 2007, Monzón *et ál.* 2008). Sin embargo, existe evidencia de que este régimen de perturbación antropogénico ha ocurrido desde hace miles de años en el altiplano guatemalteco, contribuyendo a dar forma a las actuales comunidades ecológicas (Zizumbo *et ál.* 2012, Harvey *et ál.* 2019), y se propone que el fuego ha funcionado como un filtro ambiental que en estos ecosistemas ha llevado a la selección de especies con características resistentes al mismo (Díaz y Cabido 2001).

Los rasgos funcionales son todas las características que ayudan a un organismo a sobrevivir a determinado ambiente (Violle *et ál.* 2007). Incluyen aspectos morfológicos, fisiológicos, fenológicos y etológicos que contribuyen a el éxito de supervivencia de los individuos (Díaz y Cabido 2001). En ecosistemas propensos a incendios, las especies presentan rasgos funcionales relacionados a la capacidad de sobrevivir al fuego (Pausas y Keeley 2009), que incluyen: alta capacidad de rebrote (Clarke *et ál.* 2012), corteza gruesa (Pausas 2015), inflamabilidad (Pausas *et ál.* 2017) y bancos de brotes subterráneos (Pausas *et ál.* 2018).

Para estudiar el efecto de los incendios en las comunidades ecológicas se utiliza el enfoque de ecología del paisaje del fuego (Mckenzie y Kennedy 2011). El fuego, como una reacción química libre en cadena de oxidación altamente exotérmica, se puede propagar en el paisaje creando patrones espaciales (Oddi 2018). Como una perturbación contagiosa, este proceso es altamente complejo, existiendo una gran variedad de efectos sobre el paisaje que actúan a diferentes escalas espacio – temporales (Moritz *et ál.* 2005, Mckenzie y Kennedy 2011, Goldammer 2015). Estos pueden ser explicados bajo la teoría de jerarquía, donde escalas superiores limitan el efecto de los incendios (como por ejemplo el clima), y escalas inferiores (como por ejemplo el arreglo y disposición de combustible) explican su comportamiento (Turner y Gergel 2002). La descripción de esta perturbación sobre el paisaje se conoce como régimen de fuego o régimen de incendio (de su traducción del inglés “fire regime”) (Krebs *et ál.* 2010).

A pesar de la amplia presencia, rol y efectos del fuego reconocidos en diferentes biomas alrededor del mundo (Bond *et ál.* 2005), no existen aún criterios claros para su descripción (Krebs *et ál.* 2010). Comúnmente se utilizan una serie de parámetros que describen diferentes aspectos aislados de las características de los incendios: frecuencia, tamaño, estacionalidad, severidad, intensidad, etc. (Oddi 2018, Goldammer 2015). La descripción de estos parámetros, debido a las interacciones espacio - temporales a diferentes escalas, deben de hacerse bajo a una escala

determinada, considerando un tamaño de grano y extensión claramente definidos (Turner y Gergel 2002, Mckenzie y Kennedy 2011).

El mapeo del régimen de incendio es una forma útil de visualizar los diferentes parámetros para describir los incendios (Morgan *et ál.* 2001). A través de un mapa, además, se logran establecer escalas espacio – temporales claramente definidas que facilitan la comprensión de esta perturbación sobre las diferentes comunidades ecológicas (Turner y Gergel 2002). El mapeo de la frecuencia, tamaño, severidad y patrones de los incendios son útiles para una planificación estratégica del fuego y los recursos naturales, así como para evaluar riesgos y condiciones ecológicas, ilustrar cambios en regímenes de perturbación en el tiempo, identificar lagunas de conocimientos y aprender cómo el clima, la topografía, la vegetación y el uso de la tierra influyen en los incendios (Morgan *et ál.* 2001, Fréjaville y Curt 2015).

El género *Quercus*, de la familia Fagaceae, se compone de un grupo de árboles de importancia ecológica y económica (Standley y Steyeramak 1952, Quezada *et ál.* 2016). Filogenéticamente, las especies de este género de los ecosistemas de montaña y volcanes de Guatemala pertenecen a dos clados distintos: *Quercus* y *Lobatae* (Cavender-Bares *et ál.* 2004, Quezada *et ál.* 2016, Hipp *et ál.* 2018). Existe evidencia de que estos evolucionaron de forma simpátrica en diferentes ecosistemas (Hipp *et ál.* 2018). Debido a esto, las especies del género *Quercus* ocupan una gran variedad de ecosistemas, presentando adaptaciones a diferentes condiciones ambientales (Valencia-A. 2004, Pérez-Razmos *et ál.* 2014). Por su abundancia, frecuencia y dominancia en los bosques, los *Quercus* pueden ser considerados elementos importantes en la composición de los mismos (Pérez-Razmos *et ál.* 2014). Además, por su bellota comestible para la fauna, su arquitectura, su capacidad de albergar gran cantidad de epífitas y su longevidad, pueden ser reconocidos como especies ecológicamente claves (Standley y Steyeramak 1952, Dix *et ál.* 2003, Quezada *et ál.* 2016).

Existen múltiples estudios que abordan la relaciones entre *Quercus*, los ecosistemas y el régimen de incendio (Cavender-Bares *et ál.* 2004, Pausas y Keeley 2009, Catry *et ál.* 2012, Cavender-Bares y Reich 2012, Catry *et ál.* 2012, Graves *et ál.* 2014, Varner *et ál.* 2016), y se han identificado rasgos funcionales que les permiten sobrevivir a diferentes regímenes de incendio, incluyendo una alta capacidad de rebrote, cortezas gruesas e inflamabilidad (Pausas 1997, Cavender-Bares *et ál.* 2004, Catry *et ál.* 2012, Cavender-Bares y Reich 2012, Weir y Limb 2013, Pausas 2015, Varner *et ál.* 2016). Sin embargo, debido a la amplia distribución del género a través de diferentes gradientes ambientales (Castro-Díez *et al.* 1997, Cavender-Bares *et al.* 2004, Zhu *et al.* 2012, Weir y Limb 2013, Sun *et al.* 2016)), es de esperar que existan “*trade –offs*” entre rasgos funcionales a lo largo de estos gradientes biofísicos, los cuales representen estrategias de adaptación de *Quercus* a diferentes ambientes (Wright *et ál.* 2007). Considerando las adaptaciones de este género al fuego y su capacidad de habitar en diferentes gradientes biofísicos asociados a diferentes regímenes de incendio, es de esperar que posea una estrategia de adaptación a los incendios.

En este trabajo se estudiaron los rasgos funcionales de respuesta a incendios en siete especies de *Quercus* que habitan en los ecosistemas de montaña de Guatemala. En el área de estudio, la Reserva de Usos Múltiples de la Cuenca del Lago de Atitlán (RUMCLA), se ha registrado la ocurrencia de incendios desde 1999 y, sin embargo, no se ha descrito de forma detallada el régimen de incendio en los ecosistemas y muchos menos se ha realizado el ejercicio de mapearlo. El objetivo de la presente investigación fue el de conocer el efecto del régimen de fuego sobre el ensamble de

Quercus de los bosques de montaña de Guatemala a través de la caracterización de rasgos funcionales de respuesta foliares y de tallo. Para esto, se proponen dos objetivos específicos: 1) caracterizar el régimen de incendio de la RUMCLA a través del mapeo de los parámetros de frecuencia, tamaño, probabilidad y estacionalidad y 2) caracterizar un conjunto de rasgos funcionales foliares y de tallo de respuesta a incendios en las especies que conforman el ensamble de *Quercus* en los ecosistemas de montaña de la RUMCLA.

Con los resultados del estudio se espera contribuir a los esfuerzos de planificación para la conservación de la RUMCLA, específicamente a través de la incorporación del conocimiento sobre la ecología del fuego a un manejo integrado del mismo, la creación de insumos para evaluar las áreas de mayor riesgos, la planificación adecuada de la restauración ecológica considerando rasgos funcionales de respuesta a incendios y con la aportación de criterios más sólidos para canalizar de la mejor forma posible los escasos recursos institucionales y prevenir y reducir los incendios en los ecosistemas de la RUMCLA.

2. Objetivos

2.1. Objetivo general

Conocer el efecto del régimen de incendio sobre el ensamble de *Quercus* de los bosques de montaña de Guatemala a través de la caracterización de rasgos funcionales de respuesta foliares y de tallo.

2.2. Objetivos específicos

2.2.1. Caracterizar el régimen de incendios de un área del altiplano guatemalteco.

2.2.2. Comparar los valores de rasgos funcionales entre especies que pertenecen a diferentes ecosistemas y regímenes de incendio.

3. Preguntas e hipótesis de investigación

3.1. Preguntas

- ¿Cómo ha sido el régimen de incendio en los últimos 20 años en la RUMCLA considerando los parámetros de frecuencia, tamaño, estacionalidad y probabilidad de ocurrencia?
- ¿Cómo se relacionan los diferentes regímenes de incendio con los diferentes ecosistemas de la RUMCLA?
- ¿Cómo es la composición funcional del ensamblaje de especies de *Quercus* en la RUMCLA?
- ¿Cómo cambian los valores de los rasgos funcionales entre ecosistemas asociados a diferentes regímenes de incendio?

- ¿Existen diferencias en los valores promedio de rasgos funcionales entre especies pertenecientes a diferentes ecosistemas y regímenes de incendio?

3.2. Hipótesis

- El número y tamaño promedio de los incendios, hectáreas quemadas, será significativamente diferente entre ecosistemas; los bosques muy húmedos latifoliados presentarán incendios de mayor tamaño, mientras que los bosques húmedos de pino-encino y sub-húmedos de encinos presentarán incendios de menor tamaño.
- Entre las especies de *Quercus* que habitan en los ecosistemas de la RUMCLA, aquellas que habitan bosques húmedos y subhúmedos presentarán rasgos funcionales dentro del espectro conservativo en comparación a las especies de bosques muy húmedos, que se espera que presenten rasgos correspondientes a un espectro adquisitivo.
- Las especies de árboles de *Quercus* que habitan en lugares con un régimen de incendio alto presentarán cortezas significativamente más gruesas y áreas foliares específicas menores que aquellas especies que habitan en lugares con un régimen de incendio bajo.
- Existen tipos funcionales de árboles de *Quercus* que reflejan un espectro de estrategias de adaptación a diferentes regímenes de incendio.

4. Marco teórico

4.1. Fuego y su evolución

La evidencia más antigua de incendios se remonta al periodo silúrico, hace 440 millones de años, en la era Paleozoica. Su origen coincide y está relacionado al origen de las plantas terrestres, las cuales aportan dos de los tres factores necesarios para el fuego: combustible y oxígeno. La fuente de ignición ha estado disponible en la historia de la tierra a través de los relámpagos, la actividad volcánica, meteoritos y la actividad humana (Krebs *et ál.* 2010).

Durante el carbonífero, hace 355 millones de años, cuando los niveles de oxígeno en la atmosfera eran mayores a los actuales, los incendios eran más propensos a ocurrir (Krebs *et ál.* 2010). La amplia ocurrencia de carbón fósil en el límite Cretácico-Terciario sugiere amplios incendios que, aunque cuestionable, podrían ser la evidencia de incendios derivados del impacto de un meteorito que caracteriza el límite Cretácico/Terciario, hace 64 millones de años (Scott 2000, Krebs *et ál.* 2010).

La evidencia del fuego como factor que ha moldeado el paisaje, la biogeografía y la diversidad funcional de los ecosistemas proviene del terciario, hace 30-40 millones de años (Scott 2000). Se relaciona la expansión de las gramíneas C4 con la proliferación de incendios, los cuales fueron impulsados por las condiciones climáticas del periodo: una marcada estacionalidad y un aumento de aridez (Oddi 2009, Krebs *et ál.* 2010). Se sugiere además que en este periodo surgen las adaptaciones relacionadas a incendios de las especies que componen los biomas actuales (Scott 2000, Krebs *et ál.* 2010).

El fuego ha sido un elemento importante en la evolución del hombre. Se cree que el fuego ya era importante para *Homo erectus*, hace 2,5 millones de años, y que este lo distribuyó a otras partes del mundo (Scott 2000, Krebs *et ál.* 2010, Wigley *et ál.* 2016). A medida que el hombre primitivo evoluciona, el fuego es importante para aclarar áreas, facilitar el movimiento en el paisaje, la caza y la regeneración de plantas útiles (Krebs *et ál.* 2010). Luego de la extinción de la megafauna del pleistoceno, hace 10 000 años, se sugiere a los incendios como un proceso ecológico análogo a la herbivoría, lo cual persiste hasta hoy día (Scott 2000, Bond y Keeley 2005).

Un punto de inflexión en la historia de los patrones de incendios lo representa la revolución agrícola del neolítico, hace 10 000 años (Krebs *et ál.* 2010). Desde el inicio de una vida sedentaria, y con el surgimiento de las civilizaciones y a lo largo de la historia humana, el uso y los patrones del fuego han cambiado, comenzando a modificar en mayor proporción el paisaje (Harvey *et ál.* 2019). Existe evidencia que en Mesoamérica los incendios se han derivado del uso del fuego en las prácticas agrícolas (Zizumbo *et ál.* 2012, Harvey *et ál.* 2019). En las últimas décadas el fuego se ha convertido en una perturbación de gran intensidad y escala que amenaza con cambios profundos en los procesos, funciones y servicios ecosistémicos (Lavorel *et ál.* 2007).

Régimen del fuego

La definición de régimen de fuego, o incendio, ha cambiado y evolucionado con el tiempo. Esto refleja la necesidad e importancia de un marco teórico para clasificar las principales características y dimensiones de la ocurrencia del fuego en un lugar y momento específico (Oddi 2009, Krebs *et ál.* 2010).

La mayoría de las menciones iniciales del término régimen de fuego hacen referencia a las colonias francesas en África, en el siglo XVII, en las cuales se describía el uso del fuego como parte de los medios de vida en la región (Krebs *et ál.* 2010). Más tarde, ya en 1960 el fuego se define como un disturbio que moldea y da forma a los ecosistemas, y el cual puede ser incorporado en el manejo del paisaje (Krebs *et ál.* 2010). Con el tiempo, la definición se ha generalizado y su descripción incluye una serie de parámetros asociados al rol del fuego en los ecosistemas relativos a una ventana espaciotemporal (Oddi 2009, Krebs *et ál.* 2010). De esta manera el régimen de fuego se acepta como un conjunto de parámetros que describen los incendios, los cuales pueden ser organizados, ensamblados y usados de diferentes formas en función al objetivo en cuestión (Krebs *et ál.* 2010). Estos parámetros caracterizan el tipo, la magnitud, la extensión, la frecuencia, la estacionalidad y la distribución espacial de los incendios en una ventana espaciotemporal (Oddi 2009, Morales-Molino

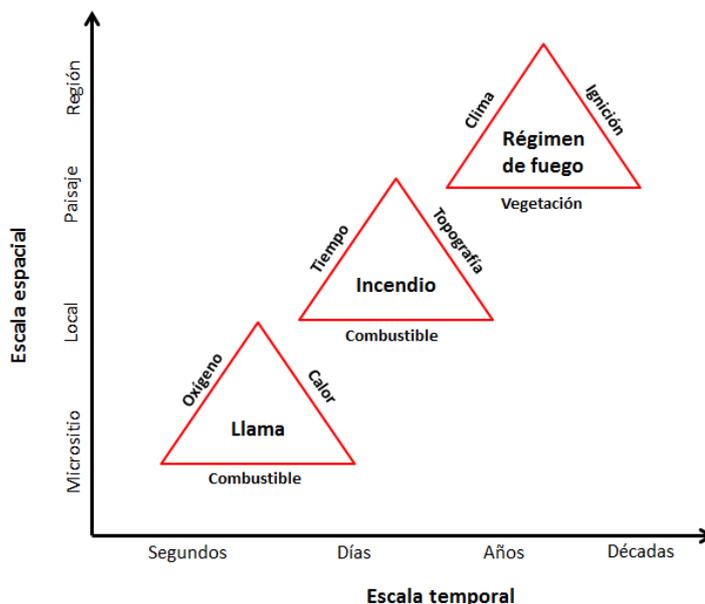


Figura 1. Propiedades escalo-dependientes del fuego en el paisaje (modificado de Mckenzie y Kennedy 2011).

et ál. 2018). Otros parámetros para describir el régimen de incendio incluyen intervalo de retorno, ciclo, intensidad, severidad y tipo (Morales-Molino *et ál.* 2018).

4.2 Ecología del paisaje del fuego

El régimen de fuego es escalo-dependiente, por lo que la escala debe ser establecida de manera precisa para definirlo en un paisaje (Mckenzie y Kennedy 2011, Varner *et ál.* 2016, Pausas *et ál.* 2017). Para esto, se debe especificar la extensión del estudio y el tamaño de grano (Turner y Gergel 2002).

Como un proceso que afecta el paisaje, los incendios obedecen a la teoría de jerarquía en la ecología del paisaje (Turner y Gergel 2002, Mckenzie y Kennedy 2011). En esta, elementos por encima del enfoque de estudio restringen a los incendios, tales como las condiciones atmosféricas; y elementos por debajo del enfoque explican los detalles del comportamiento del fuego, tal como la disponibilidad de combustible adecuado (Figura 1) (Turner y Gergel 2002, Mckenzie y Kennedy 2011).

Como disturbio a nivel de paisaje, los incendios se catalogan como contagiosos. Este es un tipo de disturbio que se propaga en el paisaje en el tiempo y cuya intensidad depende de su interacción explícita con este (Mckenzie y Kennedy 2011). Los disturbios contagiosos pueden ser explicados por dos componentes: conectividad y *momentum*. En los incendios, la conectividad la define la distribución espacial del combustible y el *momentum* la intensidad de energía y su efecto en la transferencia de calor en la línea frontal del incendio (Mckenzie y Kennedy 2011, Pausas *et ál.* 2017).

Estos componentes cambian en el paisaje, donde un incremento en el *momentum* puede incrementar la conectividad y un cambio en la conectividad puede ser abrupto para el *momentum*. Dependiendo de la escala, el disturbio en el paisaje presentará diferentes cambios cualitativos (Mckenzie y Kennedy 2011).

4.3 Fuego y ecosistemas

El fuego es un factor que por cientos de millones de años ha moldeado la estructura y función de muchos de los ecosistemas del mundo (Chapin *et ál.* 2002, Bond *et ál.* 2005). Se acepta al fuego como un filtro ambiental, y relacionado a este existe un conjunto de adaptaciones y estrategias de la biodiversidad para sobrevivir a este disturbio (Díaz y Cabido 2001, Clarke *et ál.* 2012, Harvey *et ál.* 2019). Se propone que tanto las características de inflamabilidad de las especies, como su capacidad de generar combustión, explican las adaptaciones de las especies a diferentes regímenes de fuego (Pausas *et ál.* 2017).

El régimen de fuego en los diferentes ecosistemas puede ser explicado por gradientes de aridez y productividad (Krawchuk y Moritz 2011). En sus extremos, los incendios no ocurren, es decir en áreas con alta aridez y baja productividad, características de ecosistemas de desierto, el combustible es un factor limitante del fuego; mientras que en lugares con baja aridez y alta productividad, como los bosques tropicales lluviosos, los incendios no poseen las condiciones ambientales para un adecuado combustible (Oddi 2018, Krawchuk y Moritz 2011). Los ecosistemas propensos a

incendios son aquellos donde existe suficiente productividad para asegurar combustible, y suficiente aridez para que el combustible sea adecuado y exista mayor probabilidad de ignición (Oddi 2018).

Para las regiones tropicales y subtropicales Goldammer (2015), considera factores ecológicos y antropológicos para describir a los ecosistemas en función de su régimen de incendio. Este autor propone a la frecuencia, la estacionalidad y la intensidad/severidad como los parámetros para describir el régimen de incendio y agrupa a los ecosistemas en siete categorías de régimen de incendio en relación a su posición en gradientes ecológicos y antropogénicos.

Myers (2006), por otro lado, identifica cuatro categorías de ecosistemas en función de la respuesta de la vegetación al fuego: independientes del fuego, dependientes del fuego, sensibles al fuego e influenciados por el fuego. En los ecosistemas independientes, el fuego es inexistente debido a que las condiciones ambientales no favorecen a los elementos necesarios para que un incendio ocurra. En general estos ecosistemas son muy húmedos y carecen de estacionalidad. También pueden ser fríos o áridos, donde la productividad (combustible) es baja (Myers 2006). En el otro extremo, los ecosistemas dependientes del fuego son los que se componen por especies que poseen adaptaciones a los incendios. La especialización de las especies puede ser tal, que el fuego es indispensable para completar sus ciclos de vida. En estos ecosistemas, los cambios en el régimen de incendios provoca pérdida de hábitat y especies (Myers 2006). Existe evidencia que manteniendo las variables ambientales constantes, un aumento en la frecuencia de incendios provoca una sabanización de los ecosistemas, mientras que una supresión del fuego resulta en bosques cerrados (Cavender-Bares y Reich 2012).

4.4. Adaptaciones de las especies al fuego

Pausas y colaboradores (2017), proponen que existen tres estrategias de las plantas para sobrevivir en ecosistemas propensos a incendios: las no-inflamables, las inflamable-rápidas y las inflamable-calientes. Las estrategias no-inflamables incluyen tejidos y órganos que no son inflamables, permitiendo a las especies sobrevivir a incendios. Ejemplos de esto incluyen plantas suculentas y árboles con corteza gruesa que evitan que los tejidos entren en combustión. Las plantas con estrategia inflamable-rápida presentan rasgos que les confieren una alta capacidad de ignición y permiten una rápida propagación del incendio. En esta, las plantas producen estructuras que son altamente inflamables, pero que su combustión es rápida, significando incendios de baja intensidad y severidad. Ejemplos de estas estrategias lo presentan las gramíneas, las cuales combustionan de forma rápida, pero sobreviven por sus rizomas en el suelo que no son afectados dadas las características de baja intensidad y severidad del incendio (Pausas *et ál.* 2017). Las plantas con estrategias inflamables-calientes poseen rasgos con una alta capacidad de ignición y una alta capacidad de generar calor. Esto provoca que los incendios sean de tal intensidad y severidad que causan la muerte de las plantas. Sin embargo, la mortalidad de las especies promueve una alta regeneración y reclutamiento de semillas. Esta estrategia es conocida como un mecanismo de construcción de nicho ecológico (Pausas *et ál.* 2017).

4.5. El género *Quercus*

4.5.1. Taxonomía de *Quercus*

Quercus es un género de plantas angiospermas dicotiledóneas del orden fagales y familia Fagaceae. Las flores unisexuales en inflorescencia tipo amento caracterizan al orden, y el fruto tipo bellota a la familia. Su hábito puede variar de arbustos pequeños a árboles gigantes, aunque en la región de Mesoamérica ocurren únicamente en forma de árboles. De jóvenes la corteza es lisa, pero al madurar se convierte en escamosa o agrietada. Poseen hojas pecioladas simples y alternas con margen entero, con dientes, aristas o hendiduras. Las flores masculinas son apétalas con 4 a 10 estambres; las femeninas aparecen aisladas en arreglos reducidos tipo amento y poseen tres estigmas. El fruto es una bellota que encierra a la semilla (Müller 1942, Standley y Steyermaek 1952).

La familia Fagaceae posee siete géneros, entre los que destaca por su diversidad e importancia el género *Quercus*. Tradicionalmente, el género se subdivide en subgéneros. En Guatemala se pueden encontrar dos: *Erythrobalanus* y *Lepidobalanus* (Müller 1942). La última revisión de *Quercus* en Guatemala fue elaborada por Rodas y colaboradores en el 2018. En su obra, *Encinos de Guatemala*, documentan para el país 29 especies de *Quercus*. Este libro, por tener a todas las especies ilustradas, es una herramienta de gran utilidad para la identificación de las especies en campo (Rodas Duarte *et al.* 2018).

Las especies del subgénero *Erythrobalanus* son comúnmente conocidos como los encinos rojos; mientras que a *Lepidobalanus* lo representan los encinos blancos (Standley y Steyermaek 1952). Estos dos grupos se pueden distinguir por sus rasgos de corteza y hojas.; los encinos blancos poseen corteza más clara, producen más corcho, poseen escamas o forma cuadriculada y las hojas pueden ser lobuladas o con mucrones, nunca poseen verdaderas aristas. Los encinos rojos poseen corteza de colores más oscuros y en árboles maduros, es agrietada, a veces un poco escamosa; su hojas pueden ser enteras o con aristas (Müller 1942, Standley y Steyermaek 1952, Quezada *et ál.* 2016).

En el área de la RUMCLA, se reportan 11 especies de *Quercus*. Cuatro especies del subgénero *Lepidobalanus*: *Q. corrugata*, *Q. lancifolia*, *Q. peduncularis* y *Q. segoviensis* y ocho del subgénero *Erythrobalanus*: *Q. acatenangensis*, *Q. acutifolia*, *Q. benthamii*, *Q. calophylla*, *Q. crassifolia*, *Q. flagellifera*, *Q. skinneri* y *Q. tristis* (Quezada *et ál.* 2016). Las poblaciones de varias especies ocurren de forma simpátrica y en su conjunto el género ocupa un amplio espectro biofísico (Hipp *et ál.* 2018).

4.5.2. Sistemática de *Quercus*

En un estudio filogenético sobre *Quercus* en América, Hipp *et al.* (2018) proponen que el género *Quercus* se divide en seis clados principales, concordando con la taxonomía tradicional de la división del género en sub-géneros y secciones. De estos, *Cerris* es reconocido como un clado externo, representando a especies de *Quercus* de Europa. El clado más antiguo en América lo representa la sección *Lobatae*, que corresponde al subgénero *Erythrobalanuns* (encinos rojos), y el más reciente lo representa la sección *Quercus*, subgénero *Lepidobalanus* (encinos blancos). Hipp y colaboradores (2018) proponen tres clados intermedios entre estas dos secciones: *Protobalanus*, *Ponticae* y *Virentes*.

Los encinos rojos y los encinos blancos surgieron y se diversificaron de forma paralela en las zonas templadas de Norteamérica y luego se diversificaron de forma paralela a medida que se

adentraron en México empujados por descensos en temperatura (Hipp *et ál.* 2018). La alta diversificación de encinos en Mesoamérica en comparación con Norteamérica, puede deberse a un aumento en especiación debido a ambientes más heterogéneos en términos de topografía. Esto muestra una alta conservación filogenética de nicho y explica la ocurrencia simpátrica entre especies del clado *Lobatae* y *Quercus* (Cavender-Bares *et ál.* 2004, Hipp *et ál.* 2018).

4.5.3. Ecología de *Quercus*

A nivel mundial, *Quercus* se distribuye principalmente en latitudes templadas, aunque en los trópicos y subtrópicos ocurre en sistemas montañosos (Müller 1942). En el caso de Mesoamérica, *Quercus* se distribuye principalmente en la Sierra Madre de México entre los 1000-3000 msnm, aunque existen especies que ocurren a nivel del mar y otras que alcanzan los 3500 msnm (Valencia-A. 2004).

Mesoamérica representa un lugar con alta diversidad de *Quercus*, siendo México el país con mayor número de especies con un total de 161, 109 endémicas (Valencia-A. 2004). Le sigue Guatemala con 29 especies (Rodas Duarte *et al.* 2018), compartiendo un total de 20 especies con México (Valencia-A. 2004). La riqueza de especies del género se reduce a medida que se alcanza la región biogeográfica neotropical. Colombia representa el límite sur de la distribución del género con una única especie (Müller 1942, Quintana-Ascencio y Gonzalez-Espinosa 1993).

Las poblaciones de *Quercus* del altiplano guatemalteco pertenecen a la Sierra Madre de Chiapas. Esta Sierra la componen las montañas del sur del estado de Chiapas y las montañas y volcanes de Guatemala, Honduras y el Salvador (Contreras-Medina y Luna-Vega 2007). Este sistema topográfico accidentado, ubicado de forma paralela al océano Pacífico, presenta amplios gradientes de altitud, temperatura y precipitación (Dix *et ál.* 2003), lo que explica la coexistencia de múltiples especies de *Quercus* en reducidas áreas geográficas como sucede en otras regiones. (Cavender-Bares *et ál.* 2004).

La Sierra Madre de Chiapas posee bosques muy húmedos latifoliados (nubosos o lluviosos), bosques muy húmedos y húmedos de coníferas y, principalmente, bosques húmedos de pino-encino. En depresiones interiores, en bosques de transición a área subhúmedas, se pueden apreciar en muchas áreas bosques de encinos. En todos estos ecosistemas de montaña las poblaciones de *Quercus* son importantes por su abundancia, frecuencia y dominancia (Müller 1942, Quintana-Ascencio y Gonzalez-Espinosa 1993, Ramírez-Marcial *et ál.* 1998, Dix *et ál.* 2003, CEAB 2010). Varias especies poseen la capacidad de coexistir en las mismas condiciones biofísicas, por lo que en la Sierra Madre de Chiapas existe más de una especie por cada ecosistema (Quezada *et ál.* 2016).

4.5.4. Servicios ecosistémicos de *Quercus*

Justamente asociado a su abundancia, frecuencia y dominancia, en Guatemala los *Quercus* son árboles importantes por la provisión de servicios ecosistémicos (Standley y Steyeramak 1952, Quezada *et ál.* 2016). *Quercus* contribuye en servicios de soporte por la producción primaria y el ciclaje de nutrientes (Rodas Duarte *et al.* 2018); en servicios de regulación climática, hídrica y control de erosión por procesos de evapotranspiración, infiltración y percolación; en servicios de abastecimiento, especialmente de leña y carbón y en servicios culturales de educación, experimentación e identidad cultural (Müller 1942, Standley y Steyeramak 1952, Quezada *et ál.* 2016).

4.6. Fuego y *Quercus*

Existe múltiple evidencia de que muchas de las especies de *Quercus* evolucionaron con el fuego, por lo que poseen múltiples adaptaciones al mismo (Cavender-Bares *et ál.* 2004, Cavender-Bares y Reich 2012, Varner *et ál.* 2016, Harvey *et ál.* 2019). En el altiplano guatemalteco, en los bosques mesófilos de pino-encino, las proporciones en las cuales ocurre *Quercus*, en relación a los pinos y otras especies latifoliados, puede ser explicado por el uso del fuego a lo largo de la civilización maya desde hace ocho milenios. A pesar de que ambos géneros, *Quercus* y *Pinus*, pueden cohabitar con fuego, una mayor intensidad de uso del fuego se asocia a bosques con mayores proporciones de pino; mientras que usos moderados aumentan la proporción de encinos (Harvey *et ál.* 2019).

4.7. Diversidad funcional

En años recientes la conceptualización de la diversidad biológica se ha ampliado para incorporar un enfoque basado en la forma en que los organismos utilizan los recursos y responden al ambiente y cómo sus actividades transforman el ambiente. Esta aproximación, conocida como diversidad funcional, es una bisagra entre la diversidad taxonómica, la función de los ecosistemas y la provisión de servicios ecosistémicos (Casdanoves *et ál.* 2011, Dáaz *et ál.* 2007, Hillerbrand y Matthiessen 2009, Garnier y Navas 2012).

4.7.1. Rasgos funcionales

Los rasgos funcionales son todas aquellas características de un organismo que lo ayudan a sobrevivir en un ambiente determinado (CATIE 2011, Pérez-Harguindeguy *et ál.* 2013). Incluyen aspectos morfológicos, fisiológicos, fenológicos y etológicos que influyen a nivel individual en el éxito de crecimiento, supervivencia, forrajeo y reproducción (Casanoves *et ál.* 2011, Salgado-Negret 2016). En consecuencia, los rasgos funcionales determinan los rangos ambientales en los que ocurren las especies (Wright *et ál.* 2005, Violle *et ál.* 2007, Ordoñez *et ál.* 2009, Casanoves *et ál.* 2011, Pérez-Harguindeguy *et ál.* 2013, Salgado-Negret 2016).

Los rasgos funcionales pueden ser de respuesta y/o de efecto. Como sus nombres lo indican, los primeros se refieren a todos aquellos rasgos que existen en respuesta a factores abióticos, mientras que los segundos hacen referencia a las características que poseen un efecto en el ecosistema donde estos habitan (Díaz y Cabido 2001). Los rasgos funcionales deben ser fáciles de medir y están estandarizados. Además, pueden ser de carácter cualitativo tipo categórico o cuantitativo discreto o continuo (Cornelissen *et ál.* 2003, Violle *et ál.* 2007, Pérez-Harguindeguy *et ál.* 2013, Salgado-Negret 2016).

Se han identificado rasgos funcionales que son clave para la sobrevivencia de individuos de especies de árboles. Entre estos podemos mencionar los rasgos foliares, los cuales hacen referencia a las características de las hojas y a los rasgos de tallo, que hacen referencia a rasgos relacionados a la madera y a la corteza (Salgado-Negret 2016). Por otro lado, existen rasgos funcionales que son específicos a las estrategias que los organismos utilizan para sobrevivir ante amenazas específicas. Por ejemplo, rasgos de rebrote son esenciales para la sobrevivencia de los organismos ante incendios (Clarke *et ál.* 2012). A continuación, se hace una descripción de los rasgos de interés para el presente estudio.

4.7.1.1. Rasgos foliares

Los rasgos foliares son los que más pueden variar en las plantas en respuesta al ambiente e influenciar procesos ecosistémicos como la productividad primaria, la descomposición de hojarasca y el ciclaje de nutrientes (Salgado-Negret 2016), funcionando así tanto como rasgos respuesta o como rasgos efecto. Entre los rasgos funcionales foliares se pueden mencionar área específica foliar, área foliar, contenido de materia seca, grosor de hoja, entre otros.

4.7.1.2. Rasgos de tallo

Los principales rasgos funcionales de tallo incluyen la densidad de la madera (o gravedad específica de la madera) y el grosor de la corteza (Chave *et ál.* 2009, Williamson y Wiemann 2010, Salgado-Negret 2016). Estos rasgos son de importancia ya que reflejan procesos ecológicos y la capacidad de sobrevivencia de las especies relacionados al costo de construcción, la tasa de crecimiento, la vulnerabilidad del tallo y la tasa de mortalidad (Williamson y Wiemann 2010). Las características de la madera de *Quercus* cambian entre especies, existiendo especies duras y pesadas y otras suaves y livianas (Standley y Steyeramak 1952).

4.7.1.3. Inflamabilidad

La inflamabilidad se refiere a la capacidad de los materiales de quemarse. Esta característica ayuda a describir el comportamiento del fuego (Varner *et ál.* 2016). Se acepta que la inflamabilidad depende de tres factores principales: capacidad de ignición, liberación de calor y propagación de llama. Como rasgo funcional, la inflamabilidad puede ser abordada a diferentes escalas: órganos, individuos, poblaciones, comunidades, paisajes y ecoregiones (Pausas *et ál.* 2017). Algunos rasgos de inflamabilidad de hojarasca incluyen la altura de llama, el tiempo de llama y el porcentaje de combustible quemado.

4.7.2. Tipos funcionales

Los tipos funcionales de plantas son agrupaciones de plantas que poseen rasgos funcionales similares, y, por ende, un mismo efecto sobre los ecosistemas o una misma respuesta a perturbaciones. La definición de los tipos funcionales de plantas se hace en función a rasgos funcionales seleccionados *a priori* por los investigadores, los cuales en su mayoría se seleccionan en función a un proceso o función ecológica determinada que se desea entender. Los tipos funcionales pueden ser polifiléticos o no, reflejando un enfoque distinto de aproximación al estudio de diversidad biológica, alejándose del enfoque taxonómico tradicional. Entre las metodologías para la definición de estos se incluye un análisis multivariado tal como el análisis de conglomerados (Casanoves *et al* 2011, Salgado-Negret 2016).

5. Resultados generales

El mapeo de la frecuencia, probabilidad de ocurrencia y el tamaño de incendio demostró que existen diferentes regímenes de incendio en la RUMCLA. La mayoría de los incendios ocurre en la parte norte, en los ecosistemas de bosque húmedo de pino – encino y bosque seco de encino, y pueden alcanzar una frecuencia de hasta ocho incendios por década. Por el contrario, del lado sur, en el área geográfica donde se distribuye el bosque latifoliado, existe área con ausencia de incendios o con baja frecuencia de incendio, y cuando ocurren los incendios en este ecosistema, son de mayor tamaño.

Considerando el marco conceptual de Goldammer (2015), se identificó la presencia de cuatro categorías de comunidades vegetales que muestran relación específica con un régimen de incendio determinado: bosque latifoliado ausente de incendio o con incendios antrópicos infrecuentes; bosques de pino, pino – encino, encino o latifoliado deciduo en equilibrio dinámico por incendios antrópicos; bosque de pino, pino – encino o latifoliado deciduo en degradación por incendio antrópicos y sabana antrópica por incendios frecuentes.

Existió diferencia significativa en los rasgos funcionales área foliar, área foliar específica, grosor de corteza y densidad de madera entre las especies de *Quercus*: *Q. acatenangensis*, *Q. benthamii*, *Q. crassifolia*, *Q. lancifolia*, *Q. peduncularis*, *Q. skinneri* y *Q. tristis*. Las diferencias correspondieron al ecosistema donde habitan las diferentes especies. Las especies de bosque muy húmedo latifoliado presentaron valores adquisitivos en relación a las especies de bosque muy húmedo de pino – encino y bosque seco de encino que presentaron valores conservativos. Además, ante las métricas de incendio distancia media a incendios y frecuencia de incendio, se encontró que las especies de bosque muy húmedo latifoliado se encuentran significativamente más lejanas a los incendios.

El análisis de conglomerado demostró que existen grupos funcionales de árboles en función del área foliar, área foliar específica, densidad de madera y grosor de corteza. Según el análisis de componentes principales, las variables GC y AFE son los rasgos funcionales que mayor definen estos grupos funcionales explicando la mayor variabilidad en la estructura de los datos. La correlación entre pares de rasgos funcionales demostró que existe una estrategia de adaptación al fuego basado en GC y AFE, donde valores más conservativos se relacionan a una mayor frecuencia de incendios y los más adquisitivos a su ausencia.

6. Conclusiones generales

En el periodo de 1999 a 2019 se han registrado 894 incendios en la RUMCLA y Sololá, un equivalente a 7890,5 hectáreas de vegetación quemada.

En la RUMCLA la mayor frecuencia de incendios se registra del lado norte, en los municipios de Panajachel, Sololá, Santa Catarina Palopó y San José Chacayá, alcanzando algunas áreas hasta ocho incendios por década; la menor frecuencia de incendios se registra al sur, en los municipios de San Lucas Tolimán, Santiago Atitlán, San Pedro La Laguna y San Juan La Laguna.

En el bosque húmedo de pino – encino y el bosque subhúmedo de encino, distribuidos en el norte del área de estudio, ocurren mayor número de incendios que en el bosque muy húmedo latifoliado, distribuido en la zona sur. Sin embargo, cuando ocurren los incendios en el bosque muy húmedo latifoliado estos son en promedio de mayor tamaño comparado con los bosques húmedos y sub-húmedos.

En la RUMCLA se logró identificar comunidades vegetales con diferentes regímenes de incendio, que se resumen en las siguientes categorías: bosque muy húmedo latifoliado ausente de incendios, bosque muy húmedo latifoliado con incendios antrópicos infrecuentes, bosque de pino, pino – encino, encino en equilibrio dinámico con incendios antrópicos, bosque de pino, pino –

encino, encino en degradación por incendios antrópicos frecuentes y sabana antrópica con incendios frecuentes.

Existieron diferencias significativas en los rasgos foliares y de tallo entre las especies de *Quercus* estudiadas. Las diferencias entre las especies para AFE y GC coincidieron con los ecosistemas donde habitan las especies. En el caso del AF y la DM, a pesar de mostrar diferencias significativas ente especies, no reflejaron patrones ambientales.

De esta manera, los resultados indican que en los ecosistemas de montaña de Guatemala el género *Quercus* posee un espectro de estrategias de adaptación al fuego, existiendo un *trade – off* entre los rasgos de área foliar específica y grosor de la corteza; en áreas con mayor régimen de incendios las especies presentan corteza gruesa y bajos valores de área foliar específica, reflejando valores conservativos.

Las especies de *Quercus* adaptadas a incendios en los ecosistemas de montañas de Guatemala incluyen *Quercus crassifolia*, *Quercus acatenangensis*, *Quercus tristis* y *Quercus peduncularis*; mientras que las especies *Quercus skinneri*, *Quercus benthamii* y *Quercus lancifolia* no poseen adaptaciones al fuego.

Existe una distribución simpátrica de las especies de *Quercus* de diferentes secciones taxonómicas (*Quercus* y *Lobatae*) en los diferentes ecosistemas.

7. Literatura citada

Bond, W; Woodward, F; Midgley, G. 2005. The global distribution of ecosystems in a world without fire. *New Phytologist* 165(2):525-538. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01252.x>.

Bond, WJ; Keeley, JE. 2005. Fire as a global «herbivore»: The ecology and evolution of flammable ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* 20(7):387-394. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.04.025>.

Castro-Díez, P; Villar-Salvador, P; Pérez-Rontomé, C; Maestro-Martínez, M; Montserrat-Martí, F. 1997. Leaf morphology and leaf chemical composition in three *Quercus* (Fagaceae) species along a rainfall gradient in NE Spain. *Trees* 11:127-134.

CATIE (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza). 2011. Valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos. Casanoves, F; Pla, L; Di Rienzo, J (eds.). Turrialba, s.e. 119 p.

Catry, FX; Moreira, F; Pausas, JG; Fernandes, PM; Rego, F; Cardillo, E; Curt, T. 2012. Cork oak vulnerability to fire: The role of bark harvesting, tree characteristics and abiotic factors. *PLoS ONE* 7(6):1-9. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0039810>.

Cavender-Bares, J; Ackerly, DD; Baum, DA; Bazzaz, FA. 2004. Phylogenetic overdispersion in Floridian oak communities. *American Naturalist* 163(6):823-843. DOI: <https://doi.org/10.1086/386375>.

- Cavender-Bares, J; Kitajima, K; Bazzaz, F. 2004. Multiple Trait Associations in Relation to Habitat Differentiation among 17 Floridian Oak Species Multiple trait associations in relation to habitat differentiation among 17 floridian oak species. *Ecological Monographs* 74(4):635-662.
- Cavender-Bares, J; Reich, PB. 2012. Shocks to the system: Community assembly of the oak savanna in a 40-year fire frequency experiment. *Ecology* 93(8 SPEC. ISSUE):52-69.
- CEAB (Centro de Estudios Ambientales y Biodiversidad). 2010. Diagnóstico Ecológico y Socioeconómico de la Ecorregión Bosques de Pino-Encino de Centroamérica Diagnóstico Ecológico y Socioeconómico de la Ecorregión Bosques B osques Pino- Pino - Encino de Centroamérica. Guatemala, s.e.
- Chapin, S; Matson, P; Mooney, H. 2002. *Ecosystem Ecology*. Nueva York, Springer-Verlag New York, Inc. 398 p.
- Chave, J; Coomes, D; Jansen, S; Lewis, SL; Swenson, NG; Zanne, AE. 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters* 12(4):351-366. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01285.x>.
- Clarke, P; Lawes, M; Midgley, J; Lamont, B; Ojeda, F; Burrows, G; Enright, N; Knox, J. 2012. Resprouting as a key functional trait: how buds, protection and resources drive persistence after fire. *New Phytologist* 197(1):19-35. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.12001>.
- CONAP. (Consejo Nacional de Áreas Protegidas). 2007. Plan Maestro de la Reserva de Uso Múltiple Cuenca del Lago de Atitán 2007-2011. Ciudad de Guatemala, Guatemala, s.e.
- Contreras-Medina, R; Luna-Vega, I. 2007. Species richness, endemism and conservation of Mexican gymnosperms. *Biodiversity and Conservation* 16(6):1803-1821. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10531-006-9072-3>.
- Cornelissen, JHC; Lavorel, S; Garnier, E; Díaz, S; Buchmann, N; Gurvich, DE; Reich, PB; Ter Steege, H; Morgan, HD; Van Der Heijden, MGA; Pausas, JG; Poorter, H. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51(4):335-380. DOI: <https://doi.org/10.1071/BT02124>.
- Díaz, S; Cabido, M. 2001. Vive la différence: Plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution* 16(11):646-655. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02283-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02283-2).
- Dix, M; Medinilla, O; Castellanos, E. 2003. Diagnóstico ecológico-social en la Cuenca de Atitlán. Ciudad de Guatemala, Guatemala.
- Fréjaville, T; Curt, T. 2015. Spatiotemporal patterns of changes in fire regime and climate: defining the pyroclimates of south-eastern France (Mediterranean Basin). *Climatic Change* 129(1-2):239-251. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10584-015-1332-3>.
- Garnier, E; Navas, M-L. 2012. A trait-based approach to comparative functional plant ecology: concepts, methods and applications for agroecology: A review. *Agronomy for Sustainable Development* 32(2).

- Goldammer, J. 2015. Tropical forestry handbook. Berlin, Springer-Verlag, vol.76. 204-206 p. DOI: [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(95\)90015-2](https://doi.org/10.1016/0378-1127(95)90015-2).
- Graves, SJ; Rifai, SW; Putz, FE. 2014. Outer bark thickness decreases more with height on stems of fire-resistant than fire-sensitive Floridian oaks (*Quercus* spp.; Fagaceae). *American Journal of Botany* 101(12):2183-2188. DOI: <https://doi.org/10.3732/ajb.1400412>.
- Harvey, WJ; Nogué, S; Stansell, N; Petrokofsky, G; Steinman, B; Willis, KJ. 2019. The Legacy of Pre-Columbian Fire on the Pine-Oak Forests of Upland Guatemala (en línea). *Frontiers in Forests and Global Change* 2(July). DOI: <https://doi.org/10.3389/ffgc.2019.00034>.
- Hillerbrand, H; Matthiessen, B. 2009. Biodiversity in a complex world: consolidation and progress in functional biodiversity research. *Ecology Letters* 12(12):1405-1419.
- Hipp, AL; Manos, PS; González-Rodríguez, A; Hahn, M; Kaproth, M; McVay, JD; Avalos, SV; Cavender-Bares, J. 2018. Sympatric parallel diversification of major oak clades in the Americas and the origins of Mexican species diversity. *New Phytologist* 217(1):439-452. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.14773>.
- Krawchuk, MA; Moritz, MA. 2011. Constraints on global fire activity vary across a resource gradient. *Ecology* 92(1):121-132. DOI: <https://doi.org/10.1890/09-1843.1>.
- Krebs, P; Pezzatti, GB; Mazzoleni, S; Talbot, LM; Conedera, M. 2010. Fire regime: History and definition of a key concept in disturbance ecology. *Theory in Biosciences* 129(1):53-69. DOI: <https://doi.org/10.1007/s12064-010-0082-z>.
- Lavorel, S; Flannigan, MD; Lambin, EF; Scholes, MC. 2007. Vulnerability of land systems to fire: Interactions among humans, climate, the atmosphere, and ecosystems. *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change* 12(1):33-53. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11027-006-9046-5>.
- Mckenzie, D; Kennedy, MC. 2011. *The Landscape ecology of fire*. Seattle, Springer Science & Business Media, vol.48. p. 48-6882-48-6882 DOI: <https://doi.org/10.5860/choice.48-6882>.
- Monzón, CM; Estuardo, A; Girón Solórzano, R. 2008. Evaluación De La Situación Del Fuego En El Altiplano Central De Guatemala. .
- Morales-Molino, C; Colombaroli, D; Tinner, W; Perea, R; Valbuena-Carabaña, M; Carrión, JS; Gil, L. 2018. Vegetation and fire dynamics during the last 4000 years in the Cabañeros National Park (central Spain) (en línea). *Review of Palaeobotany and Palynology* 253:110-122. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2018.04.001>.
- Morgan, P; Hardy, CC; Swetnam, TW; Rollins, MG; Long, DG. 2001. Mapping fire regimes across time and space: Understanding coarse and fine-scale fire patterns. *International Journal of Wildland Fire* 10(3-4):329-342. DOI: <https://doi.org/10.1071/wf01032>.
- Moritz, MA; Morais, ME; Summerell, LA; Carlson, JM; Doyle, J. 2005. Wildfires, complexity, and highly optimized tolerance. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102(50):17912-17917. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.0508985102>.

- Müller, CH. 1942. Central American Species of Quercus. Washington D. C., United States Government Printing Office.
- Myers, RL. 2006. Convivir con el fuego—Manteniendo los ecosistemas y los medios de subsistencia mediante el Manejo Integral del Fuego. Tallahassee, s.e.
- Oddi, F. 2018. Fire Regime Study. Wildfires and Wildland-Urban Interface (WUI) Fires. . Bariloche, Río Negro, Argentina, Springer, Cham. 12. p. DOI: https://doi.org/https://doi.org/10.1007/978-3-319-51727-8_73-1.
- Ordoñez, J.; Van Bodegom, PM; Aerts, R. 2009. A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility. *Global Ecology and Biogeography* 12(2):137-149.
- Pausas, JG. 1997. Resprouting of *Quercus suber* in NE Spain after fire . *Journal of Vegetation Science* 8(5):703-706. DOI: <https://doi.org/10.2307/3237375>.
- Pausas, JG. 2015. Bark thickness and fire regime. *Functional Ecology* 29(3):315-327. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12372>.
- Pausas, JG; Keeley, JE. 2009. A Burning Story: The Role of Fire in the History of Life. *BioScience* 59(7):593-601. DOI: <https://doi.org/10.1525/bio.2009.59.7.10>.
- Pausas, JG; Keeley, JE; Schwilk, DW. 2017. Flammability as an ecological and evolutionary driver. *Journal of Ecology* 105(2):289-297. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12691>.
- Pausas, JG; Lamont, BB; Paula, S; Appezzato-da-Glória, B; Fidelis, A. 2018. Unearthing belowground bud banks in fire-prone ecosystems. *New Phytologist* 217(4):1435-1448. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.14982>.
- Pérez-Harguindeguy, N; Díaz, S; Garnier, E; Lavorel, S; Poorter, H; Jaureguiberry, P; Bret-Harte, MS; Cornwell, WK; Craine, JM; Gurvich, DE; Urcelay, C; Veneklaas, EJ; Reich, PB; Poorter, L; Wright, IJ; Ray, P; Enrico, L; Pausas, JG; de Vos, AC; Buchmann, N; Funes, G; Quétier, F; Hodgson, JG; Thompson, K; Morgan, HD; ter Steege, H; Sack, L; Blonder, B; Poschlod, P; Vaieretti, M V.; Conti, G; Staver, AC; Aquino, S; Cornelissen, JHC. 2013. Corrigendum to: New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61:167-234. DOI: https://doi.org/10.1071/bt12225_co.
- Pérez-Razmos, 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.
- Quezada, ML; Rodas, L del R; Marroquín-Tintí, AA. 2016. Diversidad de encinos en Guatemala; una alternativa para bosques energéticos, seguridad alimentaria y mitigación al cambio climático. Fase I. Las Verapaces y Petén. Guatemala, s.e.
- Quintana-Ascencio, PF; Gonzalez-Espinosa, M. 1993. Afinidad fitogeográfica y papel sucesional de la flora leñosa de los bosques de pino-encino de los Altos de Chiapas, México. *Acta Botanica Mexicana* 21:43. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm21.1993.667>.

- Ramírez-Marcial, N; Ochoa-Gaona, S; Gonzalez-Espinosa, M; Quintana-Ascenso, PF. 1998. Análisis Florístico y Sucesional en la Estación Biológica Cerro Huitepec, Chiapas, México. *Acta Botanica Mexicana* 44:59-85.
- Rodas Duarte, L; Quezada, ML; Valencia, S; Marroquín, A; Hernández, BA; Martínez, JR. 2018. Encinos de Guatemala. Primera Ed. Rodas-Duarte, L; Quezada, ML (eds.). Ciudad de Guatemala, Guatemala, Universidad de San Carlos de Guatemala. 133 p.
- Salgado-Negreat, B. 2016. La Ecología Funcional como aproximación, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones. Primera ed. Humboldt, A von (ed.). Bogotá, s.e. 236 p.
- Scott, A. 2000. The Pre-Quaternary history of fire. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 164(1-4):281-329. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0031-0182\(00\)00192-9](https://doi.org/10.1016/S0031-0182(00)00192-9).
- Standley, P; Steyermark, J. 1952. Flora de Guatemala. Chicago, Chicago Natural History Museum, vol.24. p. 14-21.
- Sun, X; Kang, H; Chen, HYH; Du, B; Yin, S; Zhou, X; Searle, EB; Liu, C. 2016. Phenotypic plasticity controls regional-scale variation in *Quercus variabilis* leaf . *Trees - Structure and Function* 30(4):1445-1453. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00468-016-1380-y>.
- TNC, PROPETEN, ECOSYSTEM, S. 2009. Política Nacional de Prevención y Control de Incendios Forestales y Manejo Integrado del Fuego. Nature .
- Turner, MG; Gergel, S. 2002. Learning Landscape Ecology. Second Edi. Vancouver, Springer. 349 p. DOI: <https://doi.org/10.1007/b97339>.
- Valencia-A., S. 2004. Diversidad del género *Quercus* (Fagaceae) en México. *Botanical Sciences* 75:33-53. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.1692>.
- Varner, JM; Kane, JM; Hiers, JK; Kreye, JK; Veldman, JW. 2016. Suites of fire-adapted traits of oaks in the Southeastern USA: Multiple strategies for persistence. *Fire Ecology* 12(2):48-64. DOI: <https://doi.org/10.4996/fireecology.1202048>.
- Violle, C; Navas, M-L; Vile, D; Kazakou, E; Fortunel, C; Hummedl, I; Garnier, E. 2007. Effect traits. *Oikos* (January):1-11. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.15559.x>.
- Weir, JR; Limb, RF. 2013. Seasonal variation in flammability characteristics of *Quercus marilandica* and *Quercus stellata* leaf litter burned in the laboratory. *Fire Ecology* 9(3):80-88. DOI: <https://doi.org/10.4996/fireecology.0903080>.
- Wigley, BJ; Slingsby, JA; Díaz, S; Bond, WJ; Fritz, H; Coetsee, C. 2016. Leaf traits of African woody savanna species across climate and soil fertility gradients: evidence for conservative versus acquisitive resource-use strategies. *Journal of Ecology* 104(5):1357-1369. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12598>.
- Williamson, GB; Wiemann, MC. 2010. Measuring wood specific gravity...correctly. *American Journal of Botany* 97(3):519-524. DOI: <https://doi.org/10.3732/ajb.0900243>.

Wright, IJ; Ackerly, DD; Bongers, F; Harms, KE; Manriquez, GI; Ramos, MM; Mazer, SJ; Landau, HCM; Paz, H; Nigel, CA; Poorter, L; Silman, MR; Vriesendorp, CF; Webb, CO. 2007. Relationships Among Ecologically Important Dimensions of Plant Trait. *Annals of Botany* 99 (5):10003-1015. DOI: <https://doi.org/10.1093/aob/mcl066>.

Wright, IJ; Reich, PB; Cornelissen, J; Falster, HC; Groom, PK; Hikosaka, K; Lee, W; Lusk, CH; Niinemets, U; Warton, D.; Westoby, M. 2005. Modulation of leaf economic traits relationships by climate. *Global Ecology and Biogeography* 14(5):411-421.

Zhu, Y; Kang, H; Xie, Q; Wang, Z; Yin, S; Liu, C. 2012. Pattern of leaf vein density and climate relationship of *Quercus variabilis* populations remains unchanged with environmental changes. *Trees - Structure and Function* 26(2):597-607. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00468-011-0624-0>.

Zizumbo, D; Flores, A; Colunga, P. 2012. The Archaic Diet in Mesoamerica : Incentive for Milpa Development and Species Domestication 1. *Economic Botany* 66(4):328-343.

Artículo I. Caracterización del régimen de incendios en la Reserva de Usos Múltiples de la Cuenca del Lago de Atitlán, Guatemala

Resumen

Existe evidencia que sugiere que el fuego ha sido, por miles de años, parte de los factores que determinan las comunidades biológicas. Sin embargo, en la Reserva de Usos Múltiples de la Cuenca del Lago de Atitlán (RUMCLA), los incendios son considerados una de las principales amenazas a la biodiversidad. Utilizando una base de datos sobre incendios de los últimos 20 años en el área protegida y considerando parámetros de frecuencia, tamaño, probabilidad de ocurrencia, estacionalidad y tipo de incendio, se describió y mapeó el régimen de incendios de las últimas dos décadas en la RUMCLA. Se hizo la pregunta, ¿cuál es la relación entre los diferentes ecosistemas y el régimen de incendio?, y se puso a prueba la hipótesis de que el tamaño de incendio (hectáreas quemadas) varía en los diferentes ecosistemas a través de una prueba no paramétrica de Kruskal Wallis. Considerando el marco conceptual de Goldammer (2015), se propone que en la RUMCLA se pueden diferenciar cinco categorías que reflejan las relaciones entre los ecosistemas y el régimen de incendio. Comprobamos que los incendios son mayores en los bosques muy húmedos latifoliados con incendios antrópicos infrecuentes. Se espera que los resultados sean útiles para mejorar la conservación de la biodiversidad en la RUMCLA a través de la implementación de estrategias que reduzcan la amenaza de los incendios a través del manejo integrado del fuego basado en la ecología del mismo.

Abstract

There is evidence that suggest that fire has been, for thousands of years, part of the factors that determine biological communities. However, in the Lake Atitlán Basin Multiple Use Reserve (RUMCLA) fires are considered one of the main threats to Biodiversity. Using a fire database of the last 20 years of the protected area, and considering parameters of frequency, size, probability of occurrence, seasonality and type of fire, the fire regime of the last two decades for RUMCLA was described and mapped. We asked, what is the relationship between different ecosystems and the fire regime, and using a non-parametric test of Kruskal Wallis the hypothesis that the size of fire (hectares burned) varies in different ecosystems was proven. Considering the conceptual framework of Goldammer (2015), we propose that RUMCLAS ecosystem fall into five different categories that reflect the relationships between ecosystems and the fire regime. We found that hectares burned are greatest in very humid broadleaf forests with infrequent man-made fires. The results are expected to be useful in improving biodiversity conservation at RUMCLA by implementing strategies that reduce the threat of fires through integrated fire management and fire ecology.

Palabras claves: RUMCLA, ecosistemas, régimen de incendios, bosque muy húmedo latifoliado, bosque húmedo de pino – encino, bosque seco de encino, frecuencia, tamaño de incendio y tipo de incendio.

1. Introducción

Por su belleza escénica, el lago de Atitlán y su entorno volcánico han sido foco de atención en la conservación de Guatemala. Razón por la cual en 1955 el área fue declarada como parque nacional y en 1997 re categorizada como reserva de usos múltiples. El Consejo Nacional de Áreas Protegidas (CONAP), es el responsable de la administración de la Reserva de Usos Múltiples de la Cuenca del Lago de Atitlán (RUMCLA) (CONAP 2007). En su plan maestro, el instrumento rector, se considera a los incendios como una de las principales amenazas a los elementos naturales de conservación del área protegida, los cuales incluyen el bosque muy húmedo latifoliado, el bosque húmedo de pino-encino y el bosque subhúmedo, muchas veces de encino (figuras 2 y 3) (Dix *et ál.* 2003, CONAP 2007).

Los incendios han estado presentes en el planeta desde hace cientos de millones de años (Pausas y Keeley 2009, Krebs *et ál.* 2010, Mckenzie y Kennedy 2011), y existe evidencia de que en las montañas de Guatemala el fuego ha sido parte de los medios de vidas de las personas desde hace miles de años (Harvey *et ál.* 2019). Para que el fuego ocurra el combustible, disponible en los ecosistemas a través de la productividad primaria, debe ser sometido a través de una fuente de ignición a un incremento de temperatura hasta reaccionar con el oxígeno atmosférico (Krawchuk y Moritz 2011). Esta reacción química altamente exotérmica conocida como combustión, por sus propiedades de propagación en el paisaje, ha ejercido un régimen de perturbación importante sobre los ecosistemas (Mckenzie y Kennedy 2011).

Desde una perspectiva de la ecología del paisaje, los incendios son una perturbación contagiosa escalo dependiente (Turner y Gergel 2002, Mckenzie y Kennedy 2011). Estos se propagan en el paisaje creando patrones espaciotemporales, los cuales pueden ser descritos dependiendo de la escala de estudio (Oddi 2018). Los incendios obedecen a la teoría de jerarquía (Turner y Gergel 2002, Mckenzie y Kennedy 2011), donde variables por encima del enfoque de estudio restringen a los incendios, tales como las condiciones atmosféricas; y variables por debajo del enfoque explican los detalles de su comportamiento, tal como la disponibilidad de combustible adecuado (Turner y Gergel 2002, Mckenzie y Kennedy 2011).

Las descripciones diferenciadas de los patrones de los incendios sobre el paisaje se conocen como diferentes regímenes de incendio (Goldammer 2015). Para describir dichos patrones se utilizan parámetros que reflejen los diferentes comportamientos de los incendios. Aunque estos dependen de los datos disponibles y los objetivos en cuestión, algunos parámetros comunes incluyen frecuencia, tamaño, estacionalidad, severidad y tipo de incendio (Oddi 2018).

Myers (2006) y Goldammer (2015) proponen un modelo de clasificación de los ecosistemas y sus respectivos regímenes de incendio para regiones del subtropical y trópico, donde la fuente de ignición en su mayoría es por causa antrópica. Myers (2006) propone que existen bosques independientes del fuego, bosques sensibles al fuego y bosques dependientes del fuego. Goldammer (2015) profundiza en la descripción del régimen de incendio y propone siete categorías, las cuales son descritas con base en gradientes ecológicos y antrópicos. Dichos gradientes resultan útiles para la descripción del régimen de incendio en comunidades ecológicas como las de la RUMCLA, donde las personas conviven con los bosques formando un paisaje tipo mosaico (AMSCLAE 2020).

Los guardarecursos del CONAP han registrado los incendios en la RUMCLA durante los últimos 20 años. Sin embargo, el uso de estos datos se ha limitado a resumir las estadísticas anuales básicas sobre el número de incendios y el área afectada (hectáreas quemadas). Un análisis detallado ha sido escaso, en parte por la falta de criterios claros en la toma de datos desde el principio, creando inconsistencias, así como por la falta de tecnologías y capacidades técnicas (Chavajay 2020). El único ejercicio más detallado sobre el régimen de incendio que abarca la RUMCLA es el elaborado por la Asociación Vivamos Mejor (Monzón *et ál.* 2008).

Utilizando las bases de datos sobre los incendios ocurridos en el área protegida durante los últimos 20 años (1999 – 2019) y considerando los parámetros de frecuencia, tamaño, estacionalidad, probabilidad de ocurrencia y tipo, en el presente estudio se describió el régimen de incendio de la RUMCLA. Se hizo la pregunta de si el régimen de incendio difiere entre los diferentes ecosistemas y comunidades vegetales, y se puso a prueba la hipótesis de que los bosques muy húmedos latifoliados se caracterizan por menor número de incendios, pero de mayor tamaño promedio, comparado con los bosques húmedos de pino-encino y secos, que se caracterizan por un mayor número de incendios, pero de menor tamaño promedio. Utilizando el marco conceptual de Goldammer (2015) se describieron los ecosistemas en función de su régimen de incendio y se propuso un esquema que describe la dinámica de los bosques y los incendios en la RUMCLA.

Con los resultados se espera contribuir con la conservación de los ecosistemas de la RUMCLA a través del fortalecimiento del manejo integrado del fuego. Las descripciones del régimen de incendios en la RUCMLA pueden ser un recurso visual para los tomadores de decisiones, así como la base para propuestas de análisis más profundos, como la elaboración de un mapa de susceptibilidad a incendios.

2. Metodología

2.1. Área de estudio

El estudio se realizó en el área protegida Reserva de Usos Múltiples de la Cuenca del Lago de Atitlán (RUMCLA), en el departamento de Sololá, Guatemala (figuras 2 y 3). La RUMCLA posee una extensión de 124 722 hectáreas y está bajo la administración de la Unidad Técnica de Atitlán, del Consejo Nacional de Áreas Protegidas (CONAP), en jurisdicción de la región del Altiplano. El rasgo natural que sobresale del área protegida es un lago de origen caldera volcánica, con tres volcanes a sus orillas (Dix *et ál.* 2003, CONAP 2007). El área posee una topografía accidentada con altitudes que varían desde los 700 msnm en el lado sur, en la bocacosta, hasta los 3560 msnm en la cima del volcán Atitlán. La temperatura promedio anual varía entre los 24 C⁰ en las partes más bajas hasta los 10 C⁰ en las partes más altas. La precipitación anual varía entre los 4500 mm en promedio en el lado de sur barlovento de la cadena volcánica y los 1000 mm en promedio anualmente en el lado de sotavento (Dix *et ál.* 2003, AMSCLAE 2020).



Figura 2. Reserva de Usos Múltiples de la Cuenca del Lago de Atitlán, Guatemala (Crédito: S. Secaira)

Entre los elementos naturales de conservación considerados en el plan maestro del área protegida se incluyen el sistema hídrico y cuatro diferentes ecosistemas (CONAP 2007). Estos últimos se clasifican en bosques muy húmedos de coníferas, bosques muy húmedos latifoliados, bosques húmedos de pino-encino y bosques subhúmedos o estacionalmente secos. Sin embargo, esta clasificación puede variar según diferentes autores; por ejemplo, los bosques muy húmedos latifoliados son considerados por Villar (1998), como una Selva Subtropical Húmeda.

Los parches de bosque más grandes corresponden a bosques latifoliados en el lado de barlovento respecto a la cadena volcánica en el sur del área de estudio, mientras que los bosques secos son los más fragmentados y los menos extensos, restringiéndose a una angosta franja alrededor del lago de Atitlán del lado de sotavento. Los bosques pino-encino ocurren en el altiplano (Figura. 3) (Dix *et ál.* 2003, CONAP 2007).

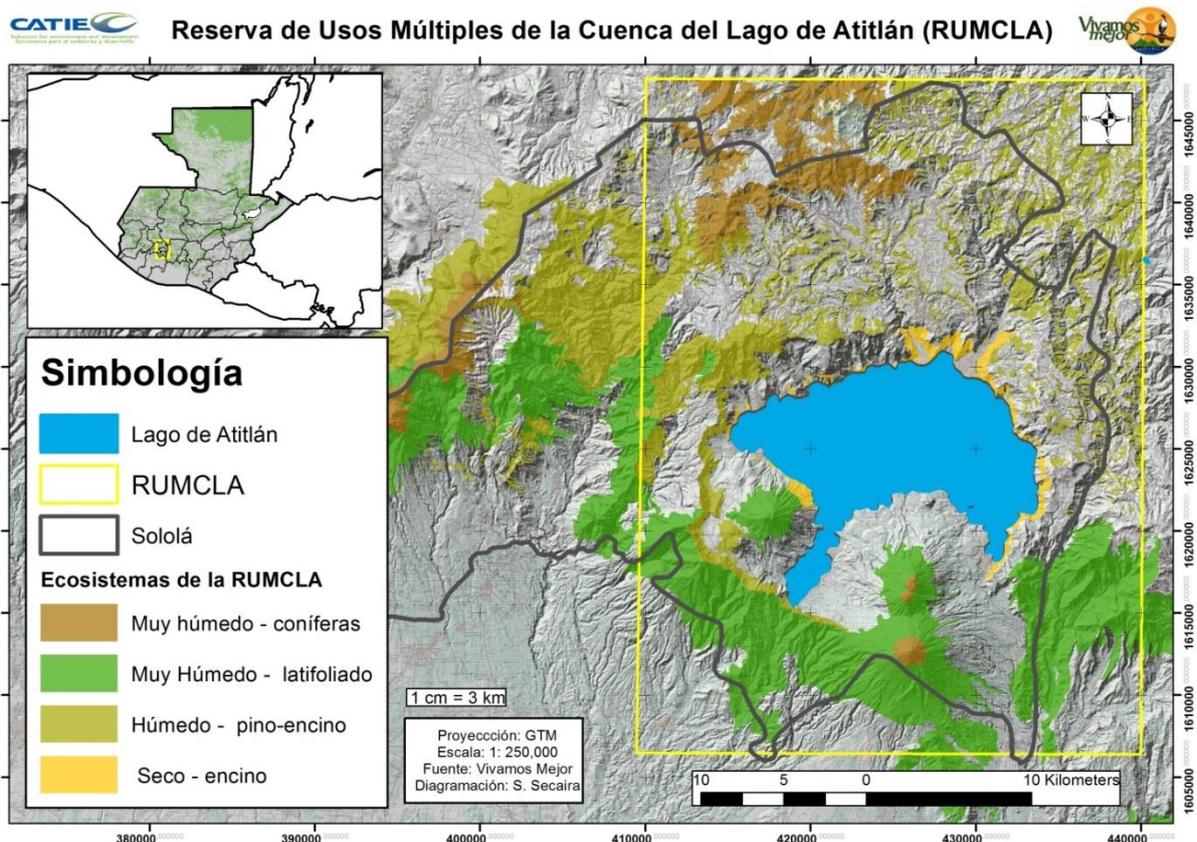


Figura 3. Localización del área de estudio Reserva de Usos Múltiples de la Cuenca del Lago de Atitlán, Guatemala

2.2. Bases de datos de incendios

Se utilizaron y analizaron las bases de datos sobre la ocurrencia de incendios en el departamento de Sololá y la RUMCLA de los últimos 20 años (1999-2019). Estas fueron adquiridas gracias a las instituciones que se han encargado del combate contra incendios en las dos últimas décadas en Guatemala, incluyendo el Sistema Nacional de Prevención y Control de Incendios Forestales (Sipacific), el Consejo Nacional de Áreas Protegidas (CONAP) y la Coordinadora Nacional para la Reducción de Riesgos a Desastres (Conred) (TNC, PROPETEN, ECOSYSTEM 2009).

La caracterización del régimen de incendios en la RUMCLA se basó en el análisis e interpretación de la base de datos de incendios del periodo 1999 – 2019. Se complementó con las descripciones y fotografías de las giras de campo, las bases fotográficas y las entrevistas cortas. Debido a que los incendios se han registrado también en el departamento de Sololá, se incluyó en algunos resultados. Únicamente no se contó con la base de datos de incendios del año 2013.

Las bases de datos anuales fueron heterogéneas, variando año con año la cantidad de datos obtenidos sobre los incendios. Las variables completas para todos los años incluyeron la fecha, el municipio donde ocurrió el incendio y la extensión aproximada del área quemada. Aproximadamente un 85% de los registros sobre incendios tuvo asignado un campo sobre la localidad, una coordenada geográfica, la causa probable del incendio y el tipo de vegetación que fue afectada, mientras que el 70% de los registros describía el tipo de incendio como incendio de copa, rastro, subterráneo o mezcla de estos.

Las bases de datos se unificaron, estandarizaron y depuraron manteniendo la totalidad de los datos para obtener una única base de datos. Los datos atípicos fueron eliminados y las coordenadas geográficas estandarizadas en una sola proyección GTM.

A través de un sistema de información geográfica y utilizando las coordenadas geográficas de cada incendio, se creó un *shape file* de puntos que corresponde a los incendios ocurridos en los últimos 20 años. Usando los datos de localidad se contrastó la ubicación con mapas cartográficos. Los datos atípicos, como por ejemplo puntos sobre el lago, fueron corregidos o eliminados.

Por último se validó la base de datos con retroalimentación de los guardarecursos del área protegida, incluyendo a actores claves que juegan un rol principal en la coordinación y combate contra incendios (Chavajay 2020). Para esto se realizó un taller participativo en las oficinas de la ONG Asociación Vivamos Mejor, en Panajachel, Sololá, en el cual participaron un total de 19 guardarecursos (Anexo 1). Se logró rectificar la ubicación geográfica de los incendios de mayor extensión. La rectificación de incendios medianos y pequeños no se logró determinar debido a la dificultad de relacionar incendios particulares con fechas puntuales. Sin embargo, se identificaron “montañas” que se queman con regularidad, que son áreas que los guardarecursos concordaron tienen una alta frecuencia de incendios.

2.3. Descripción del régimen de incendio en los ecosistemas

Recorridos de campo, fotografías, entrevistas libres

Se clasificaron las comunidades vegetales encontradas según su posible régimen de incendio utilizando los criterios propuestos por Goldammer (2015). Para esto, se documentó la evidencia de incendios ocurridos en los diferentes ecosistemas y comunidades vegetales a través de recorridos de campo en la RUMCLA. Los recorridos estuvieron basados en una breve recopilación de fotografías

de incendios, las cuales fue posible obtener gracias al Consejo Nacional de Áreas Protegidas y a la Asociación Vivamos Mejor. Las fotografías se clasificaron por tipo de ecosistema. Se realizó un total de 27 giras a diferentes localidades entre los meses de noviembre 2019 y febrero 2020 (Figura 4). Durante los recorridos se fotografió lo encontrado en campo y se realizaron entrevistas cortas libres a los guardarecursos de CONAP que complementaron las descripciones del comportamiento de los incendios en las diferentes comunidades.

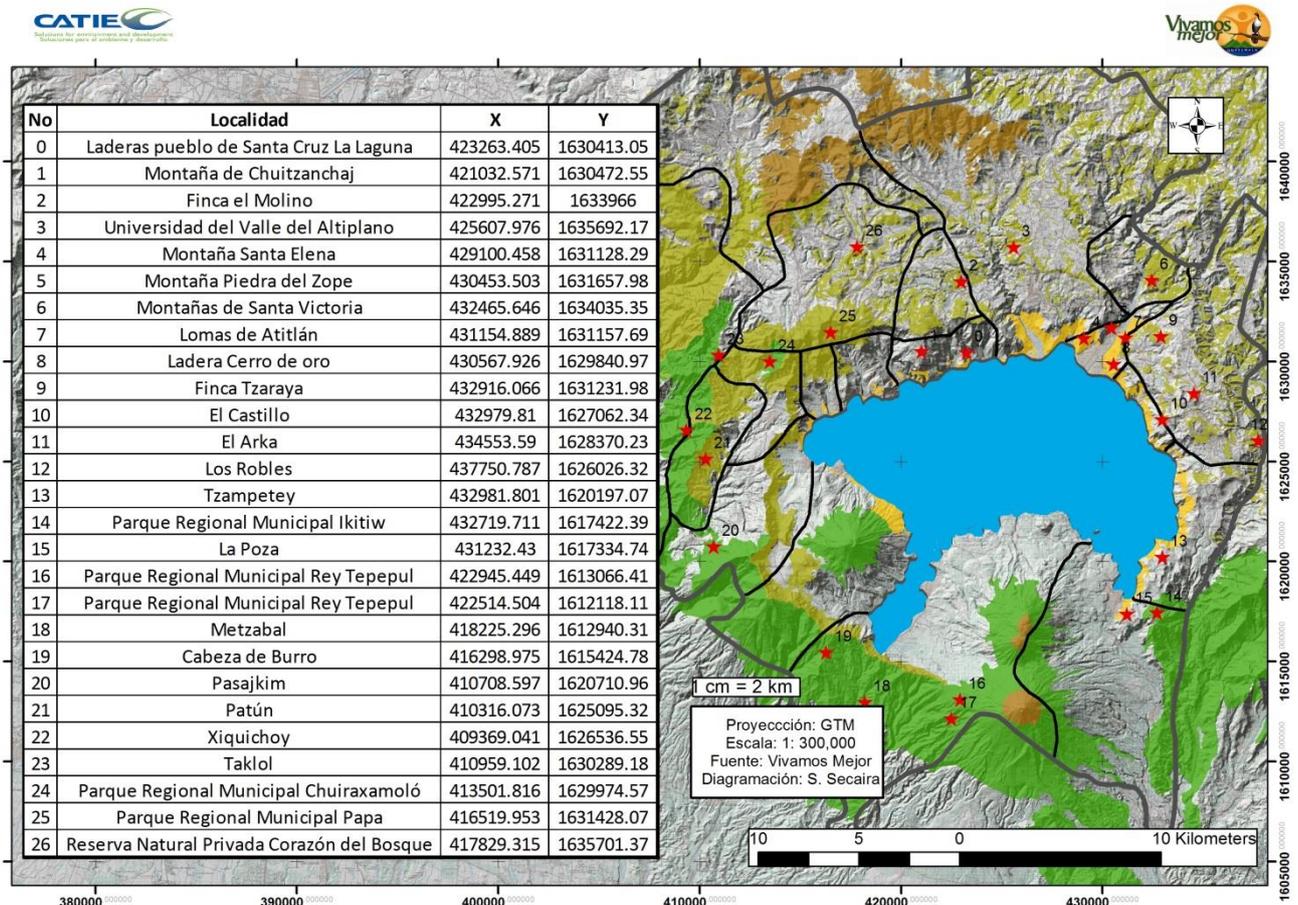


Figura 4. Giras realizadas en la RUMCLA, Guatemala para documentar evidencia de incendios en los diferentes ecosistemas

Mapeo de incendios

Se consideraron cinco parámetros para caracterizar el régimen de incendio en Sololá y la RUMCLA que correspondieron a la frecuencia, distribución de tamaño, probabilidad de ocurrencia, estacionalidad y tipo de incendio (Cuadro 1). Estos parámetros fueron seleccionados en función a la disponibilidad de los datos y su uso en otros estudios (Oddi 2018, Mckenzie y Kennedy 2011, Goldammer 2015). Se realizaron capas espaciales con los primeros tres parámetros como una forma de mapear el régimen de incendio de la RUMCLA utilizando el sistema de información geográfico de ArcMap 10.3. Los parámetros de estacionalidad y tipo de incendio se describieron únicamente a través de gráficos. Se analizó y visualizó la información usando criterios de ecología del paisaje del fuego limitando la extensión de estudio a la RUMCLA y al departamento de Sololá; el grano se definió en función al parámetro del régimen considerado (Cuadro 1).

Cuadro 1. Parámetros y metodologías para la descripción del régimen del fuego en la Reserva de Usos Múltiples de la Cuenca del Lago de Atitlán y Sololá, Guatemala

Parámetros considerados	Definición	Unidad de medida	Campo utilizado de base de datos	Herramientas para análisis
Frecuencia	Ocurrencia de incendios en un tiempo y espacio determinado	# incendios/año	Fecha, coordenada geográfica, hectáreas quemadas	Hawths Tools/Vector Grid/spatial join
Distribución de tamaño	Extensión quemada por un incendio por área geográfica	# ha quemadas y su distribución	Localidad, coordenada geográfica, hectáreas quemadas	Geoprocesamiento
Ocurrencia	Probabilidad categórica de ocurrencia de un incendio	Categoría ordinal	Puntos geográficos de ocurrencia de incendios	Densidad de Kernel
Estacionalidad	Distribución mensual de la ocurrencia de incendios en un espacio y tiempo determinado	# incendios/mes	Probabilidad de ocurrencia y fecha	Gráfico de clases
Tipo de incendio	Se refiere a las características	Catagórico nominal	Tipo de incendio	Tablas dinámicas

Comparación del tamaño de incendios entre ecosistemas

Utilizando los datos de ocurrencia de incendios para el periodo 1999-2019, se comparó el tamaño de incendios entre los diferentes tipos de ecosistemas ubicados en la RUMCLA. Para ello se consideró a los incendios ocurridos como unidad de muestreo, a los diferentes ecosistemas como tratamientos y las hectáreas quemadas (tamaño) por incendio como variable de respuesta. Debido a que el tamaño de los incendios no sigue un comportamiento normal, se utilizó una prueba estadística no paramétrica de Kruskal Wallis para probar la hipótesis de que el tamaño promedio de los incendios ha diferido entre los diferentes ecosistemas de la RUMCLA en los últimos 20 años.

Clasificación de ecosistemas por régimen de incendio

Se clasificó la cobertura forestal de la RUMCLA en categorías de régimen de incendio a través de la creación de un mapa categórico ordinal de probabilidad de ocurrencia de incendio (densidad de Kernel).

3. Resultados

Para el periodo 1999 – 2019 ocurrieron un total de 894 incendios en la RUMCLA y Sololá (Figura 6). Esto equivale a 7890,5 hectáreas de vegetación quemada. Resulta evidente que la mayoría de los incendios han ocurrido en el lado norte de la RUMCLA, en el altiplano y zona de sotavento respecto a la cadena volcánica, en los bosques húmedos de pino – encino y subhúmedos deciduos, muchas veces de encinos; en los bosques muy húmedos latifoliados han ocurrido un menor número de incendios (Figura 6).

Fuente de ignición

El régimen de incendio de la RUMCLA es de origen antrópico. La información colectada permitió identificar la causa probable del incendio de 792 registros, de los cuales un 97,7% fue causado por actividades humanas. Únicamente tres incendios se reportan por causa natural (relámpagos) en localidades cercanas a Patulul y Guineales, ambas comunidades en ecosistemas muy húmedos latifoliados.

El 45% (364) de los incendios para los cuales existió información de la causa probable derivaron de quemas agrícolas (Figura 5). A esta causa le sigue, con un 28% (223), incendios intencionales, mientras que un 5% fue ocasionado por actividades de leñadores. Para un 5% de los incendios no se logró determinar la causa. Además de estas causas, se registran otras 14 fuentes distintas de ignición. Algunas de estas incluyen:



Figura 5 Prácticas agrícolas que utilizan el fuego en la RUMCLA, Guatemala (Crédito: Chavajay 2019).

apicultura, fogatas, quema de basura, quema de pastos, ritos ceremoniales, etc.

Ocurrencia de incendios período 1999 - 2019 en la RUMCLA

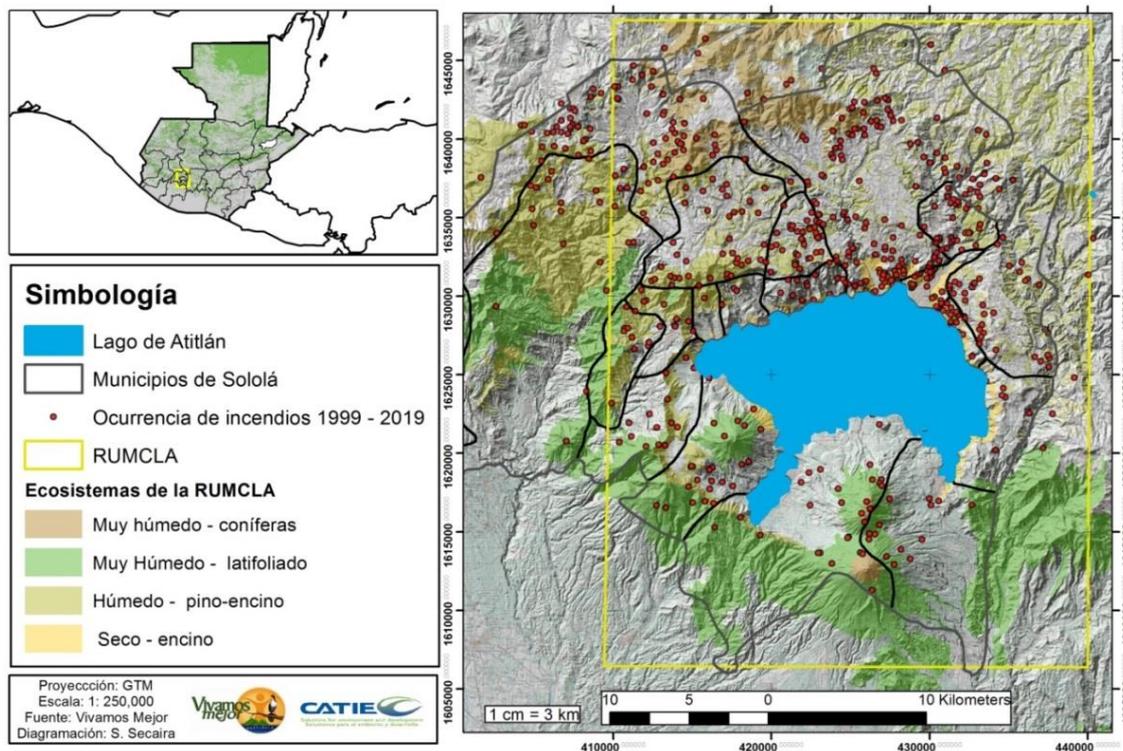


Figura 6. Incendios en la Reserva de Usos Múltiples de la Cuenca del Lago de Atitlán y Sololá, Guatemala durante el periodo 1999 - 2019

Frecuencia de incendios

En promedio, en el periodo 1999 – 2019, han ocurrido 45 incendios por año en la RUMCLA y Sololá. El año con mayor número de incendios fue 2001, con 101 incendios registrados (Figura 7). A este le siguió el año 2002 con 79 incendios y el 2019 con 75. El año con menor número fue el 2016 con 12 incendios.

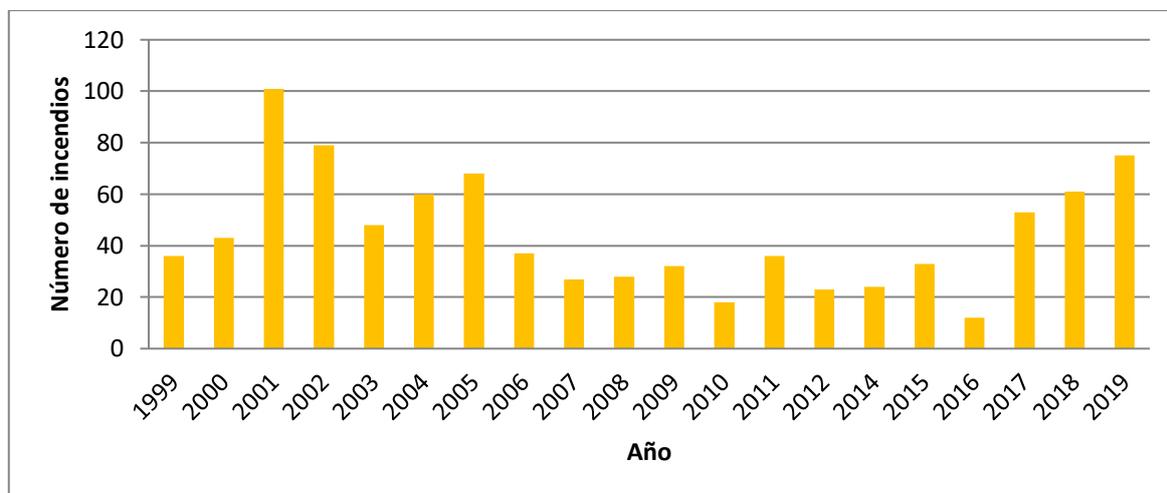


Figura 7. Distribución anual de la ocurrencia de incendios en el periodo 1999 – 2019 en la Reserva de Usos Múltiples de la Cuenca del Lago de Atitlán y Sololá, Guatemala

El mapa de frecuencia de incendios (Figura 8) mostró que existen regiones dentro de la RUMCLA con mayor frecuencia de incendio (grupos de celdas rojas). Ciertas montañas en los municipios de Panajachel, San José Chacayá y Sololá (Anexo 2), poseen la mayor frecuencia de incendios, con entre 4 y 7 incendios cada década. La mayoría de estos incendios, según reportes, son de tipo rastro, en algunos casos combinados con copa y/o subterráneos.

Es importante mencionar que debido a que el conteo de incendios en cada grano de la grilla se basa únicamente en un punto geográfico, sin considerar el posible tamaño del incendio, la frecuencia de incendios en la RUMCLA se subestima. Este mapa no considera la irregularidad de las formas de los incendios en el paisaje, ni que han existido incendios mayores a un km². Estos aspectos incrementarían el conteo de incendios de las celdas.

Probabilidad de ocurrencia de incendios

El mapa de probabilidad de ocurrencia de incendios para el área de estudio permite apreciar que las zonas con mayor probabilidad de incendios corresponden a los bosques del municipio de Panajachel, Santa Catarina Palopó, Sololá y San José Chacayá (Figura 9 y Anexo 2), en concordancia con el mapa base de frecuencia de incendios (Figura 8). En este mapa, las áreas sin color son aquellas áreas donde no han ocurrido incendios en los últimos 20 años, las cuales corresponden a las áreas más húmedas de la RUMCLA.

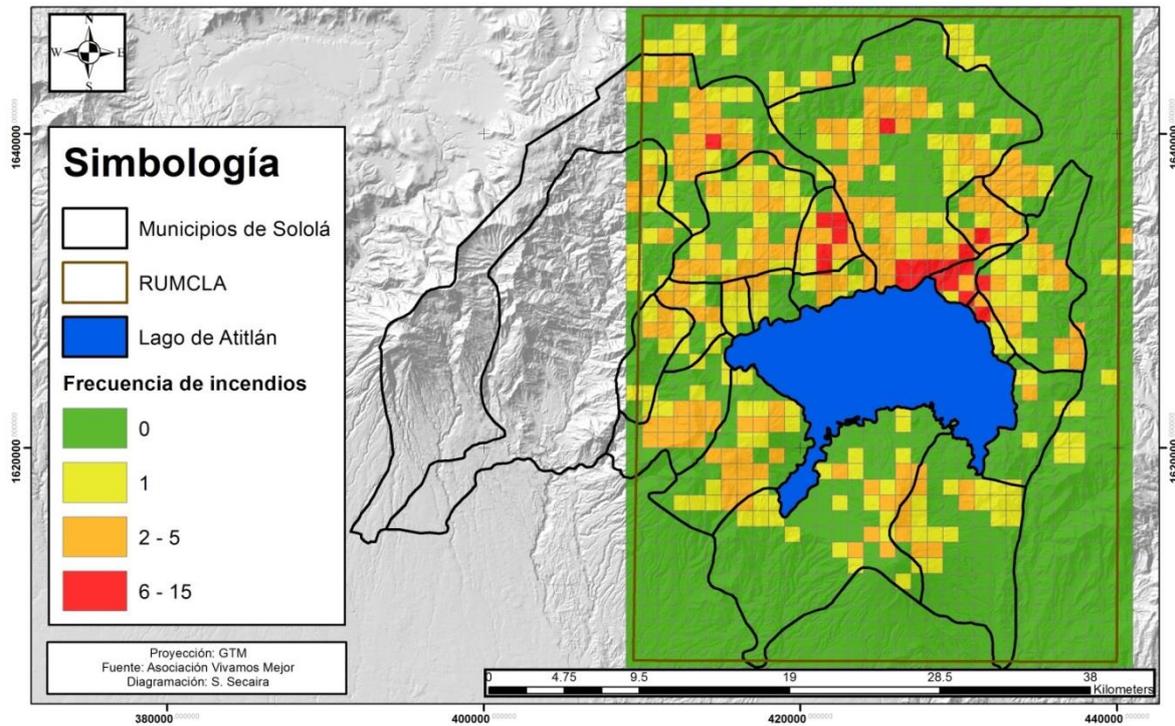


Figura 8. Frecuencia de incendios en la Reserva de Usos Múltiples de la Cuenca del Lago de Atitlán y Sololá, Guatemala con base en un tamaño de grano de un km² para el periodo 1999 y 2019

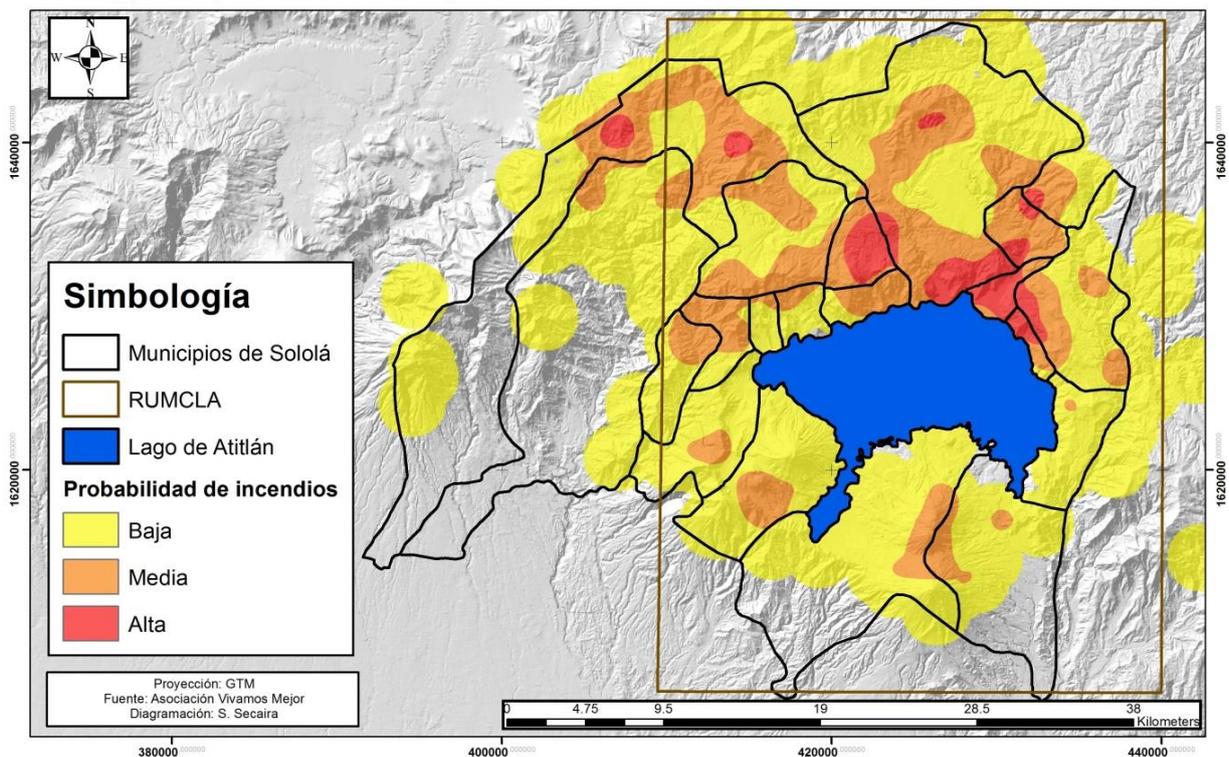


Figura 9. Probabilidad en la ocurrencia de incendios en la Reserva de Usos Múltiples de la Cuenca del Lago de Atitlán, y Sololá, Guatemala, con base en los incendios del periodo 1999 - 2019

Tamaño de incendios

En el periodo 1999 – 2019, en promedio, anualmente se quemó 395 ha de vegetación. El año con mayor número de hectáreas quemadas correspondió a 1999, con un total de 1280 ha (Figura 10). A este le siguió el año 2005 con 986 ha y el 2001 con 780 ha. Los años con menor número de hectáreas quemadas fueron 2016 con 45 ha y 2014 con 60 ha. En general, se puede observar que el número de hectáreas quemadas registradas disminuyó conforme pasan los años (Figura 10).

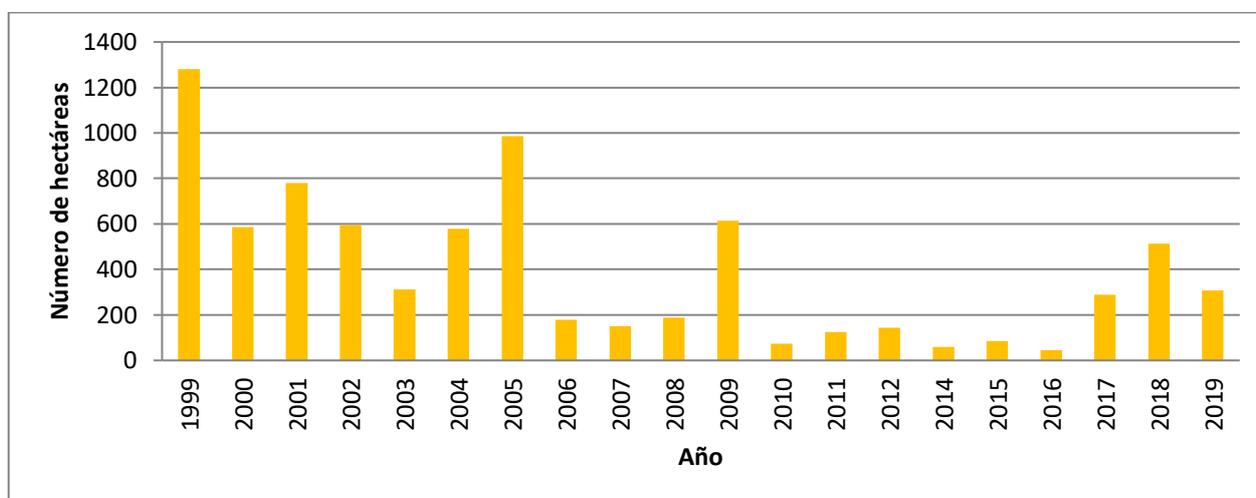


Figura 10. Distribución anual del número de hectáreas quemadas en el periodo 1999 – 2019 en Reserva de Usos Múltiples de la Cuenca del Lago de Atitlán y Sololá, Guatemala.

El tamaño de los incendios ocurridos en el periodo 1999 – 2019 varió en el rango de menos de una hectárea hasta cientos de hectáreas quemadas (Figura 11). El tamaño promedio de los incendios en los últimos 20 años fue de 8,8 ha; el incendio más grande corresponde al del volcán Pecúl, en el municipio de Nahualá en febrero del 2009 (Anexo 2). Cabe mencionar que en 1999 ocurrieron varios de los incendios más grandes: uno en San Juan La Laguna de 300 ha y dos en San Lucas Tolimán con 202 y 200 ha (Figura 11 y Anexo 2).

Existió una diferencia significativa en el tamaño promedio (hectáreas quemadas) de los incendios entre los diferentes ecosistemas de la RUMCLA para el periodo entre 1999 y 2019 (Cuadro 2). En los bosques muy húmedos latifoliados ocurrieron los incendios más grandes, como por ejemplo los ocurridos en los volcanes Tolimán, San Pedro y Pecúl.

Cuadro 2. Comparación del tamaño promedio de incendio y hectáreas quemadas entre los tipos de ecosistemas de la Reserva de Usos Múltiples de la Cuenca del Lago de Atitlán, Guatemala, a través de una prueba estadística no paramétrica de Krusal - Wallis

Ecosistema	Media (ha)	Error estándar	Diferencia de medias	P - valor	F- valor
Bosque muy húmedo latifoliado	375	21,93	A	0,0001	9,75
Bosque húmedo pino - encino	283	18,36	B		
Bosque seco encino	272	7,72	B		

Tamaño de incendios período 1999 - 2019 en la RUMCLA

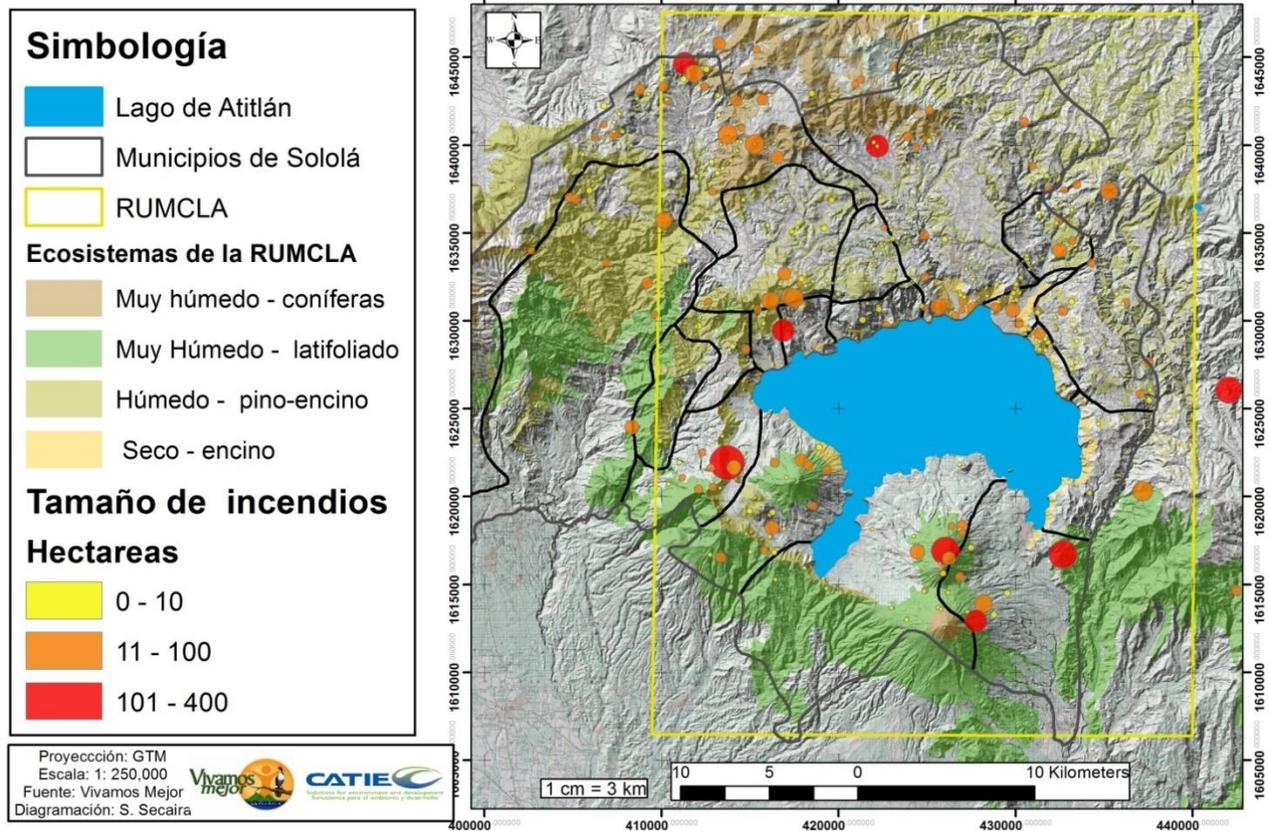


Figura 11. Mapa de tamaños de los incendios ocurridos en la Reserva de Usos Múltiples de la Cuenca del Lago de Atitlán y Sololá, Guatemala en el período 1999 - 2019

Estacionalidad

Se observó una clara estacionalidad en la ocurrencia de incendios en la RUMCLA (Figura 12). Estos ocurren exclusivamente en la época seca, la cual abarca los meses de noviembre a mayo. La mayoría de incendios ocurre en los meses de marzo y abril, cuando existe el mayor estrés hídrico y el combustible presenta las condiciones más óptimas para entrar en combustión. Resulta evidente que al terminar la época lluviosa los incendios incrementan paulatinamente hasta marzo y abril, y que luego, con las primeras lluvias de mayo, disminuyan.

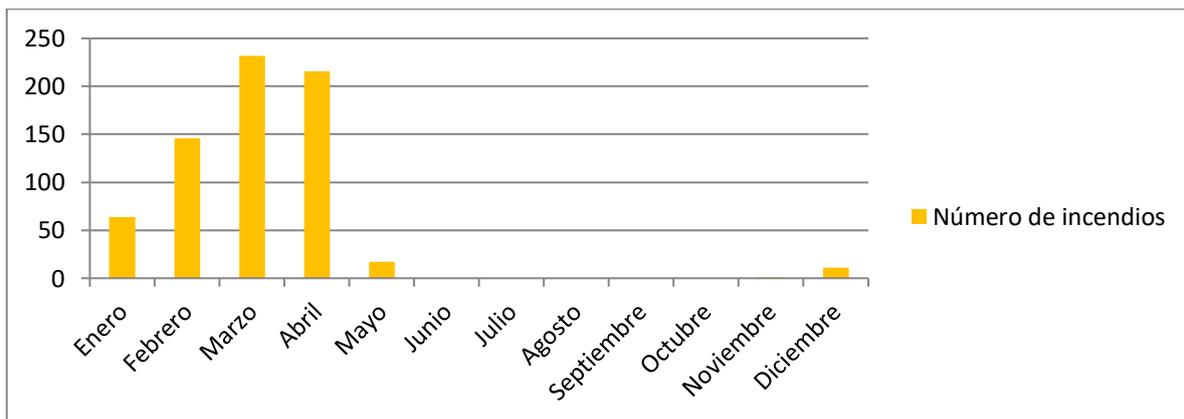


Figura 12. Distribución mensual promedio de incendios en la Reserva de Usos Múltiples de la Cuenca del Lago de Atitlán y Sololá, Guatemala, en el periodo 1999 - 2019

Tipos de incendios

En la RUMCLA y Sololá se registraron los tres tipos de incendios (copa, rastreros y subterráneos), y una mezcla de estos. La mayoría de los incendios correspondieron únicamente a rastreros (60%), seguidos por los incendios cuyo comportamiento es una combinación de incendios rastreros y de copa (9%). Únicamente un 1% de los incendios resultaron de una combinación de rastreros, de copa y subterráneos. Independientemente del ecosistema, los incendios que predominaron fueron los rastreros. Para un 30% de los incendios no se registró el tipo de incendio.

Ocurrencia de incendios por tipo de bosques

La Figura 13 muestra la clasificación de la cobertura forestal de la RUMCLA según la probabilidad de ocurrencia de incendio mostrada en la Figura 9. Los bosques del municipio de Panajachel, Sololá y San José Chacayá son los que tienen mayor probabilidad de que ocurra un incendio (Anexo 2). Por el contrario, los bosques sin incendios se encuentran del lado sur de la RUMCLA, en las partes bajas de Santiago Atitlán. No se contó con datos sobre incendios fuera de Sololá, por lo que los bosques del norte de la RUMCLA (Figura 13), que parecieran sin presencia de incendios, reflejan en realidad este vacío de información.

Bosques de la RUMCLA clasificados por probabilidad de ocurrencia de incendios

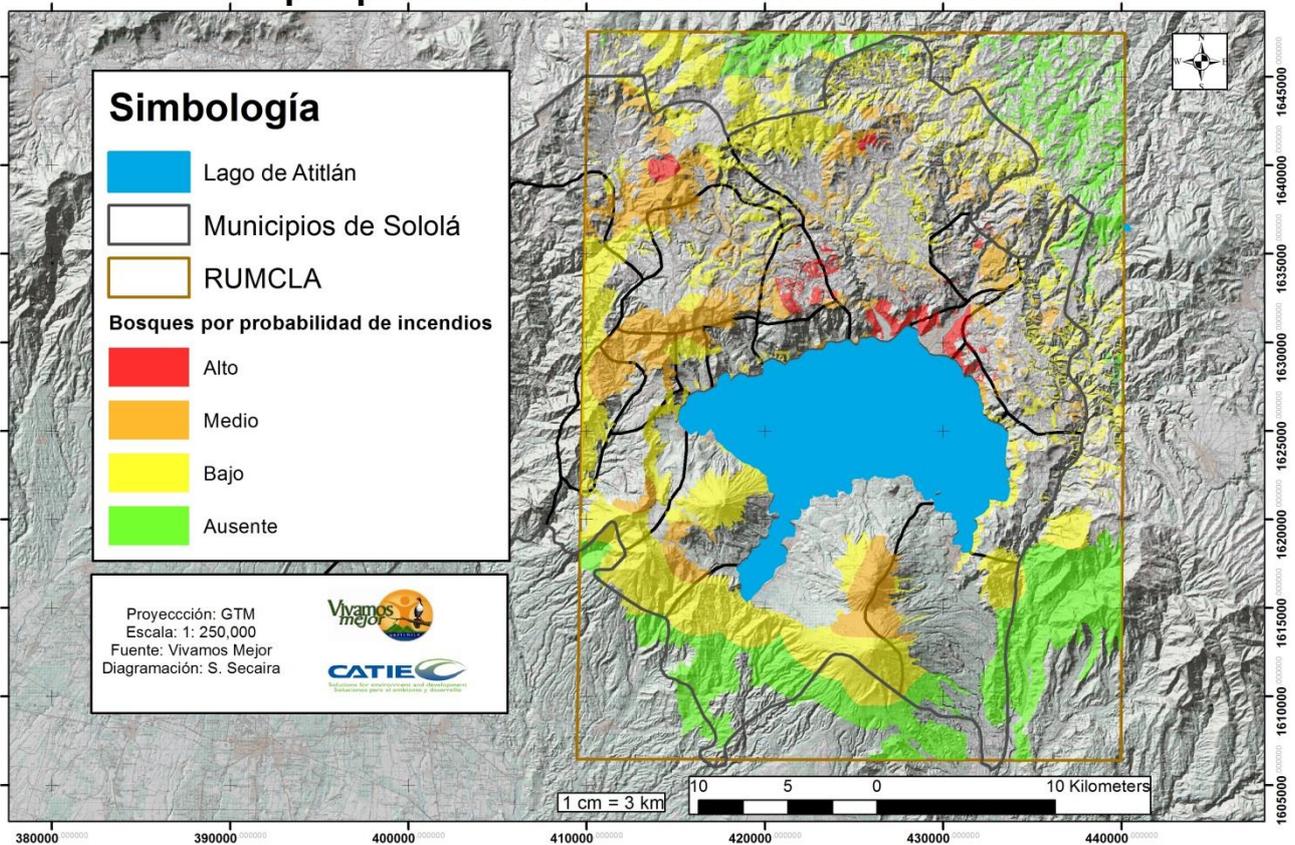


Figura 13. Clasificación de la cobertura forestal de la en la Reserva de Usos Múltiples de la Cuenca del Lago de Atitlán Guatemala según la probabilidad de ocurrencia de incendio

4. Discusión

El objetivo del presente estudio fue el de caracterizar el régimen de incendios en el área de la Reserva de Usos Múltiples de la Cuenca del Lago de Atitlán en el altiplano y la cadena volcánica de Guatemala. Utilizando las bases de datos sobre la ocurrencia de incendios de los últimos 20 años se describió el régimen de incendios del área protegida a través de diferentes parámetros incluyendo la frecuencia, la probabilidad de ocurrencia, el tamaño, la estacionalidad y el tipo de incendio. Se hizo la pregunta de si el régimen de incendios era distinto en los diferentes ecosistemas de la RUMCLA y se puso a prueba la hipótesis de que los incendios de mayor tamaño ocurren en los bosques muy húmedos latifoliados. Encontramos evidencia de que existen diferentes regímenes de incendio en los ecosistemas de la RUMCLA y que el tamaño promedio (hectáreas afectadas por el incendio) difiera entre los diferentes ecosistemas.

Fuente de ignición

En los últimos 20 años el 97,5 % de los incendios registrados en la RUMCLA han sido de origen antrópico. Únicamente tres incendios se reportan causados por una fuente de ignición natural tipo relámpagos. Se cuenta con evidencia de que en el altiplano guatemalteco el fuego ha sido parte de los medios de vida de las personas desde hace miles de años, representando la principal fuente de ignición de los incendios (Zizumbo *et ál.* 2012, Goldammer 2015, Harvey *et ál.* 2019). Por lo que, a pesar de la corta ventana espacio-temporal que representan 20 años en el paisaje, no hay razón por la cual suponer que la causa principal de los incendios en la RUMCLA haya cambiado. Esto implica que el régimen de incendios y sus efectos en la estructura, composición y funciones ecológicas de los ecosistemas actuales ha sido determinado por el hombre.

Régimen de incendios

Goldammer (2015) propone un modelo conceptual para la clasificación de diferentes ecosistemas subtropicales y tropicales en función del régimen de incendios que presentan. Utilizando gradientes de variables ecológicas y antrópicas propone siete categorías para describir diferentes comunidades vegetales y su régimen de incendios (Cuadro 3). Las comunidades vegetales en este marco conceptual no son estáticas, sino que son definidas por el régimen de incendios y, un cambio en los parámetros de este, puede implicar un cambio de la comunidad vegetal dentro de las categorías. Este marco conceptual resulta útil para la RUMCLA ya que considera a los humanos y al régimen de perturbación que estos ejercen, como parte integral del paisaje. Considerando que la mayoría de los incendios son por causas antrópicas, la frecuencia, tamaño y severidad de los incendios pueden variar año con año, implicando posibles cambios rápidos en las comunidades vegetales.

Cuadro 3. Tipos de régimen de incendios tropicales y subtropicales en relación a gradientes antrópicos y ecológicos (adaptado de Goldammer 2015)

Categoría	Comunidad vegetal	Ejemplos de ecosistema	Régimen de incendios	Densidad de población	Utilización de productos no maderables	Causa de incendios	Fragmentación del paisaje	Frecuencia del fuego	Clima	Actividad descomponedora	Especies xerófitas y pirófitas	Plantas exóticas	Diversidad de especies
I	Comunidad forestal natural	Selva lluviosa muy húmeda	Sin o casi sin incendios										
II	Comunidad forestal natural	Bosque montano, subalpino, coníferas o latifoliado	Intervalo de retorno prolongado, fuego de reemplazo de rodal	↑	↑	Natural	↑	↑	Muy húmedo	+	↑	↑	+
III	Comunidad forestal en equilibrio dinámico con incendios naturales	Bosque seco esclerófilo	Infrecuente, incendios superficiales de baja intensidad o de copa de alta intensidad										
IV	Comunidad forestal en equilibrio dinámico con incendios antrópicos	Bosque de pino, estacional, deciduo o semideciduo	Frecuente, intervalo de retorno corto, incendios superficiales de baja intensidad										
V	Comunidad forestal en degradación por incendios antrópicos	Bosque de pino, estacional, deciduo o semideciduo	Frecuente, intervalo de retorno corto, incendios superficiales y de copa de baja o alta intensidad										
VI	Sabana antropogénica	Sabana con gramíneas y árboles y arbustos dispersos	Frecuente, intervalo de retorno corto, incendios superficiales de baja o alta intensidad			Antropogénica <			Subhúmedo <				
VII	Sabana en degradación	Vegetación espaciada, combustible disperso	Intervalo de retorno largo, incendios superficiales de baja intensidad	+	+					-	+	+	-

Las variables ecológicas incluidas en el modelo de Goldammer (2015) incluyen clima, actividad descomponedora, presencia de especies pirófitas, presencia de especies exóticas y diversidad de especies. Las variables antrópicas consideradas son densidad de población humana, fragmentación del paisaje, utilización de recursos maderables y no maderables del bosque y frecuencia de incendios (Cuadro 3). Utilizando estas variables y considerando los mapas generados de los diferentes parámetros del régimen de incendios, las giras, las fotografías y las entrevistas realizadas en este trabajo, se hizo una propuesta de los diferentes regímenes de incendios en los diferentes ecosistemas de la RUMCLA resumida en las siguientes categorías 1) bosque muy húmedo

latifoliado ausente de incendios; 2) bosque muy húmedo latifoliado con incendios antrópicos infrecuentes; 3) bosque de pino, pino – encino, encino o latifoliado deciduo en equilibrio dinámico con incendios antrópicos; 4) bosque de pino, pino – encino, encino o latifoliado deciduo, en degradación por incendios antrópicos frecuentes y 5) sabana antrópica por incendios frecuentes.

Bosque muy húmedo latifoliado ausente de incendios

Los bosques muy húmedos latifoliados se encuentran en la zona sur de la RUMCLA (Figura 14) y corresponden a la categoría de selvas lluviosas en el marco conceptual de Goldammer (2015). Este ecosistema se ve fuertemente influenciado por la humedad del océano Pacífico, la cual ejerce un efecto de sombra lluvia en la cadena volcánica y montañas de la RUMCLA (Dix *et ál.* 2003, CONAP 2007). Este suele dividirse en lluvioso y nuboso; el primero se ubica en las partes más bajas, donde en promedio la precipitación vertical es mayor a la horizontal (Dix *et ál.* 2003, CONAP 2007) (Figura 14).

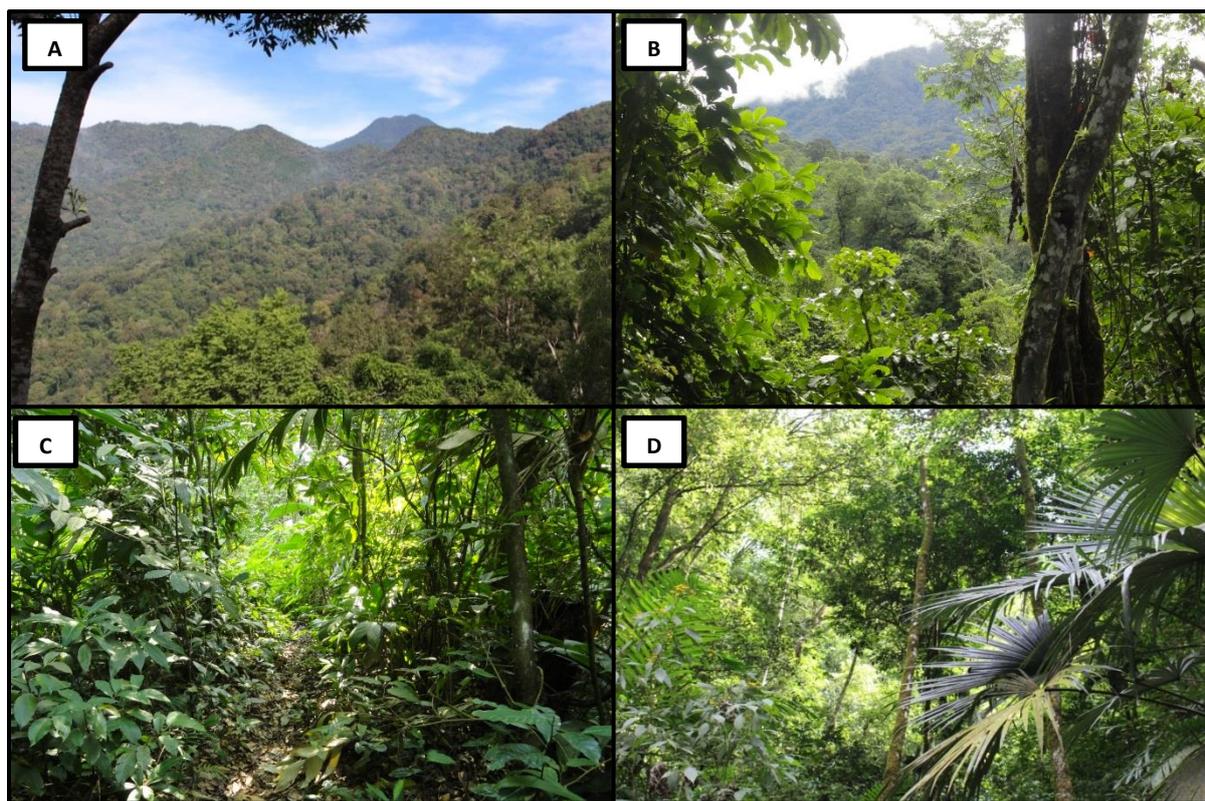


Figura 14. Bosque muy húmedo latifoliado ausente de incendios. A) Vista desde el Cerro Cabeza de Burro, B) Vista al volcán Pakisis, C y D) bosque camino a catarata Metzabal, todas en el Parque Regional Municipal Rey Tepepul, Santiago Atitlán, Sololá, Guatemala (Crédito: S. Secaira)

En los bosques muy húmedos latifoliados de la RUMCLA, los incendios no ocurren debido a que el combustible no posee las condiciones adecuadas para entrar en combustión (Bond *et ál.* 2005, Goldammer 2015). Esto se debe a la alta humedad generada por la precipitación vertical y horizontal (CONAP 2007), así como por las propias condiciones microclimáticas internas del bosque derivadas de su propia estructura. En el modelo conceptual de Goldammer (2015), este ecosistema pertenece a la categoría I (Cuadro 3), en los cuales los incendios están ausentes, y si ocurren, son por causas naturales, generalmente por relámpagos. Esto coincide con lo reportado para la RUMCLA, donde los bosques muy húmedos latifoliados ocurren en el lado sur, en pixeles

donde no existieron incendios (Figura 8), y para los cuales los pocos incendios registrados son por causa natural. Comparando con otros marcos conceptuales como el de Myers (2006), este ecosistema es equivalente a los ecosistemas independientes del fuego. En este las especies no poseen adaptaciones a los incendios.

Considerando el gradiente en las variables ecológicas (Cuadro 3), esta categoría incluye ecosistemas con condiciones climáticas muy húmedas donde existe una alta capacidad de descomposición de la materia orgánica; en términos de la composición de especies, esta se caracteriza por la ausencia de especies exóticas y pirrófitas; y en comparación con los ecosistemas de las demás categorías, los bosques muy húmedos latifoliados presentan la mayor diversidad biológica (Dix *et ál.* 2003, Monzón *et ál.* 2008, Goldammer 2015). Considerando el gradiente antrópico (Cuadro 3), el bosque muy húmedo latifoliado de la RUMCLA es el más íntegro ecológicamente. En él se encuentran los macizos forestales de mayor extensión (Figura 3 y 11), en las áreas de menor densidad de población y 1 aprovechamiento de recurso maderables y no maderables en comparación con los demás ecosistemas (CONAP 2007), concordando con las características propuestas por Goldammer (2015) para esta categoría I.

Bosque muy húmedo latifoliado con incendios antrópicos infrecuentes

La extracción insostenible de recursos forestales y no forestales, el avance de la frontera agrícola y la variación y cambio climático son factores que pueden cambiar las condiciones regionales y de micrositio de los bosques muy húmedos latifoliados de la RUMCLA, haciéndolos más propensos a la ocurrencia y propagación de incendios (Lavorel *et ál.* 2007, Brando *et ál.* 2014, Nobre *et ál.* 2016). A pesar de que la composición florística de los bosques muy húmedos latifoliados de los conos volcánicos, especialmente del lado de sotavento, es taxonómicamente distinta a la de los bosques muy húmedos latifoliados del pie de los volcanes del lado de barlovento, estos poseen la misma vulnerabilidad a los incendios debido a la ausencia de adaptaciones de las especies al fuego (Dix *et ál.* 2003, Myers 2006, Monzón *et ál.* 2008, CONAP 2007).

Aunque en la clasificación de Goldammer (2015) el bosque muy húmedo latifoliado de los conos volcánicos aún pertenecería a la categoría I, si consideramos las variables antrópicas, muestra mayor influencia de la actividad humana. Myers (2006) clasifica a este tipo de ecosistema como sensible al fuego debido a la falta de adaptaciones de las especies a los incendios. Esto puede implicar cambios drásticos en la estructura y composición del bosque debido a una alta mortalidad de individuos como consecuencia de un incendio. En la RUMCLA, estos son los ecosistemas donde los incendios representan la mayor amenaza, es decir, aquellos en donde ligeros cambios en la frecuencia de incendios puede tener efectos importantes en las funciones ecológicas y servicios ecosistémicos (Lavorel *et ál.* 2007).

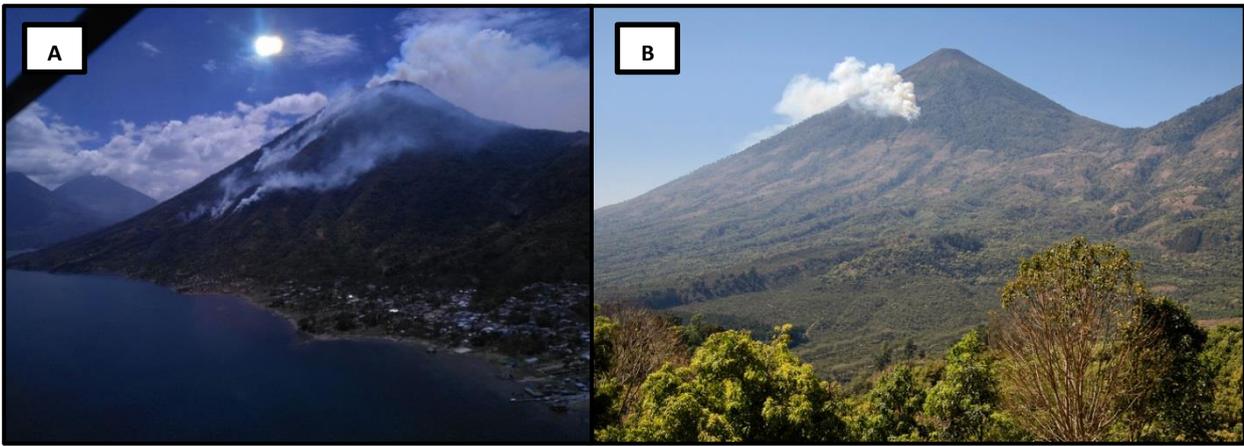


Figura 15. Bosque muy húmedo latifoliado con incendios antrópicos infrecuentes: A) Incendio antrópico en el bosque muy húmedo latifoliado en el Volcán San Pedro, B) Incendio en el volcán Atitlán (Crédito: E. Chavajay)

Bosque de pino, pino – encino, encino o latifoliado deciduo en equilibrio dinámico con incendios antrópicos

Los bosques de pino, pino - encino y encino se encuentran en su mayoría en la zona norte de la RUMCLA (Figura 6) y corresponden a la categoría IV de bosques de pino, semidecuidos y deciduos en equilibrio dinámico con incendios antrópicos superficiales de baja intensidad en el marco conceptual de Goldammer (2015). Este ecosistema se ve influenciado por el efecto de sombra lluvia que provoca la cadena volcánica, siendo menos húmedo que el bosque muy húmedo latifoliado por estar del lado de sotavento (Dix *et ál.* 2003, CONAP 2007).

En el altiplano, la composición florística corresponde a un mosaico de bosques dominados por pino y/o encino. En el plan maestro de la RUMCLA, corresponden a los bosques húmedos de pino – encino y en la depresión del lago a bosques de encinos y bosques latifoliados deciduos, típicos de bosque seco (Dix *et ál.* 2003, Veliz 2008, CONAP 2007).

A diferencia de las especies de los bosques muy húmedos latifoliado ausentes de incendios, las especies de este tipo de ecosistema presentan múltiples adaptaciones al fuego debido al régimen de incendio que experimentan (Myers 2006, Goldammer 2015). Este se caracteriza por una mayor frecuencia de incendios en su mayoría de tipo rastrero. Existe evidencia de que este tipo de ecosistema ha sido propenso a incendios desde hace miles de años (Zizumbo *et ál.* 2012, Harvey *et ál.* 2019), influenciando las proporciones en las que ocurren las especies de los géneros *Quercus* y *Pinus*, reportándose a *Pinus* como un género más adepto a los incendios (Harvey *et ál.* 2019).

Las adaptaciones de *Pinus* y *Quercus* para sobrevivir a incendios incluyen corteza gruesa (Pausas 2015), alta capacidad de rebrote (Pausas 1997, Clarke *et ál.* 2012) y características de rápida inflamabilidad pero de baja intensidad (Varner *et ál.* 2016). Estas adaptaciones les permite a las especies sobrevivir al fuego dentro de un umbral dado por relación con el intervalo de retorno de los incendios (Myers 2006, Goldammer 2015).

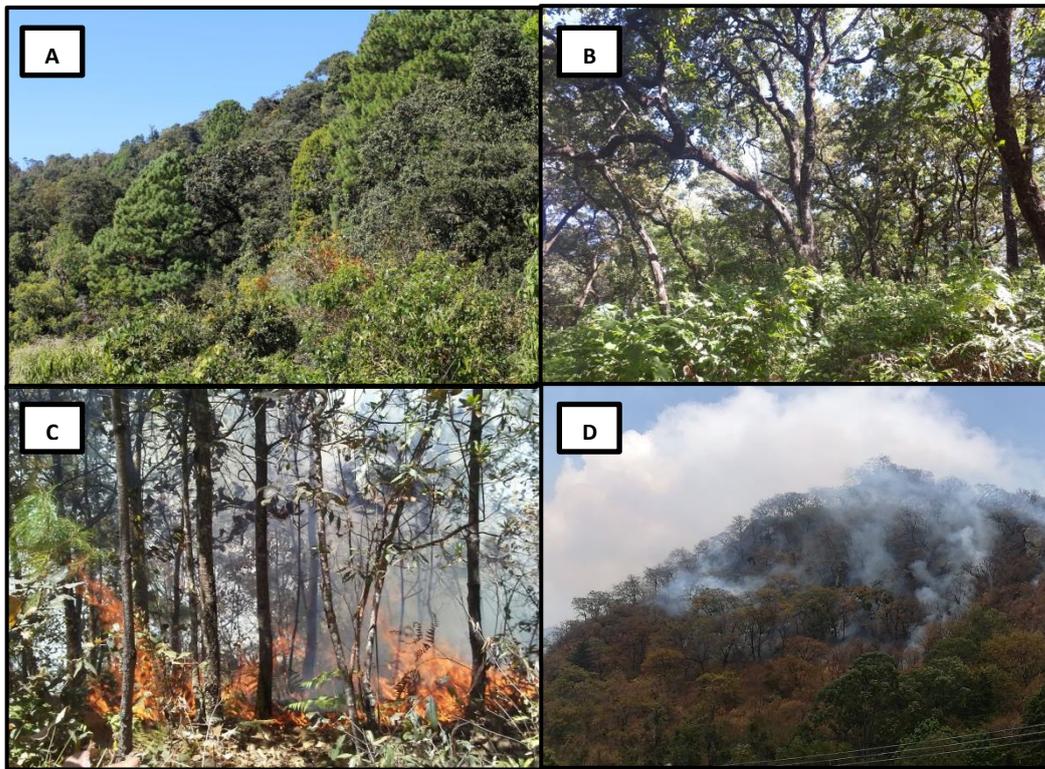


Figura 16. Bosques de pino, pino – encino o encino en equilibrio dinámico con incendios antrópicos: A) bosque semideciduo de pino – encino en Patún, Parque Regional Municipal Xiquichoy, Santa María Visitación, con un intervalo de retorno de incendio prolongado hasta más de 20 años; B) bosque deciduo de encino con intervalo de retorno de incendio de entre 5 y 10 años en Panajachel; C) incendio rastrero en bosque semideciduo de pino - encino; D) incendio rastrero en bosque deciduo de encino (Crédito: A, B S. Secaira; C y D E. Chavajay).

Estos ecosistemas se encuentran en un equilibrio dinámico con los incendios antrópicos, los cuales se caracterizan por ser superficiales y de baja intensidad, afectando únicamente al sotobosque (Monzón *et ál.* 2008). El intervalo de retorno de los incendios es suficientemente largo para que exista una regeneración y crecimiento de las especies. Dantas y Pausas (2013) proponen que existen dos estrategias principales para convivir con el fuego, un rápido crecimiento para alcanzar una rápida maduración reproductiva antes de que ocurra un incendio (“*lanky*”) o una rápida acumulación de grosor de corteza para la protección (“*corky*”). Algunos autores como Myers (2006) definen estos ecosistemas como dependientes del fuego, donde su rol es fundamental para mantener la estructura y composición de la biodiversidad. El fuego funciona como filtro ambiental, únicamente permitiendo la persistencia de especies con adaptaciones al fuego y eliminando a través de la combustión las especies intolerantes al fuego (Díaz y Cabido 2001, Chapin *et ál.* 2002, Mckenzie y Kennedy 2011).

Bosque de pino, pino – encino, encino o latifoliado deciduo en degradación por incendios antrópicos frecuentes

Este tipo de ecosistema corresponde a la categoría V según el marco conceptual de Goldammer (2015) (Cuadro 3). En esencia, son bosques de pino, pino – encino, encino o latifoliado deciduo, donde un aumento en la frecuencia de los incendios, derivado de un aumento de la intervención humana en el paisaje, resulta en la pérdida del equilibrio dinámico entre el bosque y los incendios que permitía un dosel continuo.

Estos son bosques con mayor fragmentación (Figuras 3 y 11), mayor presencia de especies pirrófitas y una menor capacidad de descomposición (Goldammer 2015) (Figura 17). En la RUMCLA estos corresponden a parches de bosque en una matriz de cultivos anuales y asentamientos humanos (CONAP 2007). En el mapa de frecuencia de incendios (Figura 8), estos ocurren en los pixeles con conteos de incendios más altos, con una frecuencia de incendios rastreros de entre 3 y 4 incendios por década.

Los bosques de pino, pino – encino, encino y latifoliado deciduo en degradación por incendios antrópicos frecuentes representan un estadio intermedio de un proceso de sabanización de los bosques. La degradación del ecosistema y el cambio en la composición taxonómica funcional es el resultado de un aumento en el régimen de perturbación derivado de la actividad humana (Goldammer 2015, Hoffmann *et ál.* 2003).

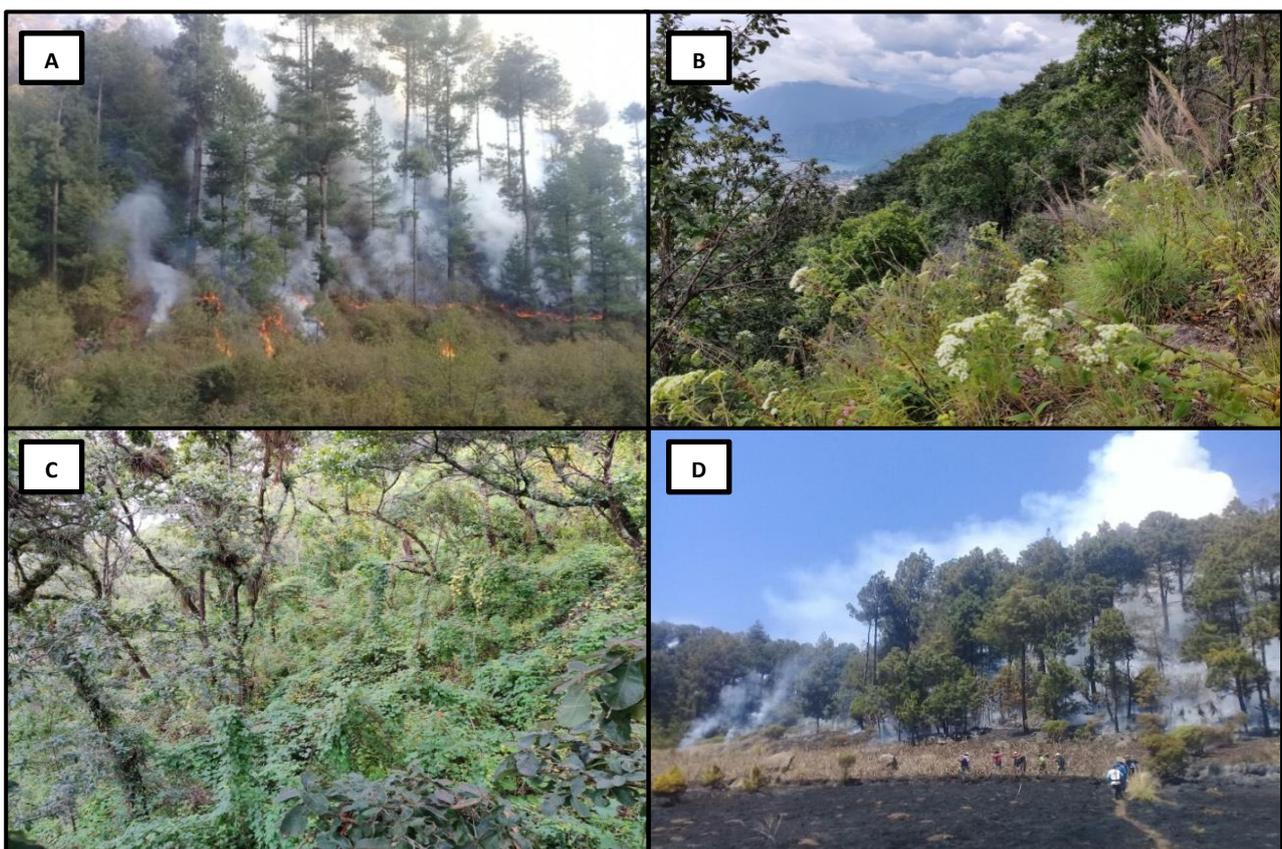


Figura 17. Bosque de pino, semidecuido o deciduo en degradación por incendios antrópicos: A) incendio rastro en bosque de pino; B) área con un aumento en la frecuencia de incendio, recambio de bosque en equilibrio a bosque en degradación, montaña de Panajachel; C) bosque deciduo de encino en proceso de degradación por un aumento en la frecuencia de incendio, Santa Catarina Palopó, D) incendio rastro en bosque de pino derivado de actividad agrícola (Crédito: A y D E. Chavajay; B y C S. Secaira)

Sabana antrópica por incendios frecuentes

Este tipo de comunidad vegetal es el resultado directo de la degradación de los bosques, en su mayoría por un aumento en la frecuencia de incendios de origen antrópico (Goldammer 2015) (Figura 18). Las sabanas antrópicas de la RUMCLA solían ser bosques de pino, pino – encino,

encino o latifoliados deciduos. Estas corresponden a la categoría VI en la clasificación de Goldammer (2015).

Las especies pirófitas dominan este tipo de comunidad vegetal (Hoffmann *et ál.* 2003, Goldammer 2015, Pausas *et ál.* 2017). La frecuencia de incendios puede ser casi anual (Figura 8) , reportándose hasta ocho incendios por década. La actividad descomponedora es baja al igual que su biodiversidad (Goldammer 2015). Los incendios ocurren donde existe amplia intervención humana, con alta densidad de asentamientos humanos (CONAP 2007).

Las especies arbóreas que sobreviven a este régimen de incendios invierten en cortezas gruesas (Pausas 2015), reportándose grosores hasta tres veces mayores que en árboles de bosques (Hoffmann *et ál.* 2003). Además, las especies poseen alta capacidad de rebrotar (Clarke *et ál.* 2012) y bancos de brotes subterráneos como mecanismos de resiliencia (Pausas *et ál.* 2018).

Comparado con las sabanas africanas, donde la herbívora junto con los incendios mantienen la estructura vegetal (Bond y Keeley 2005), las sabanas antrópicas de la RUMCLA son el resultado directo de la degradación de los bosques por aumentos en el régimen de incendio causados estrictamente por causas antrópicas. Considerando que las comunidades vegetales propuestas por Goldammer (2015) no son estáticas, sino que las define el régimen de incendio y que en esta área protegida se reportan bosques en equilibrio dinámico con incendios (existiendo el germoplasama *in situ*), no existe razón por la cual no suponer que a través de la supresión de incendios, se puede recuperar el bosque a través de la regeneración y la sucesión ecológica de la cobertura forestal.

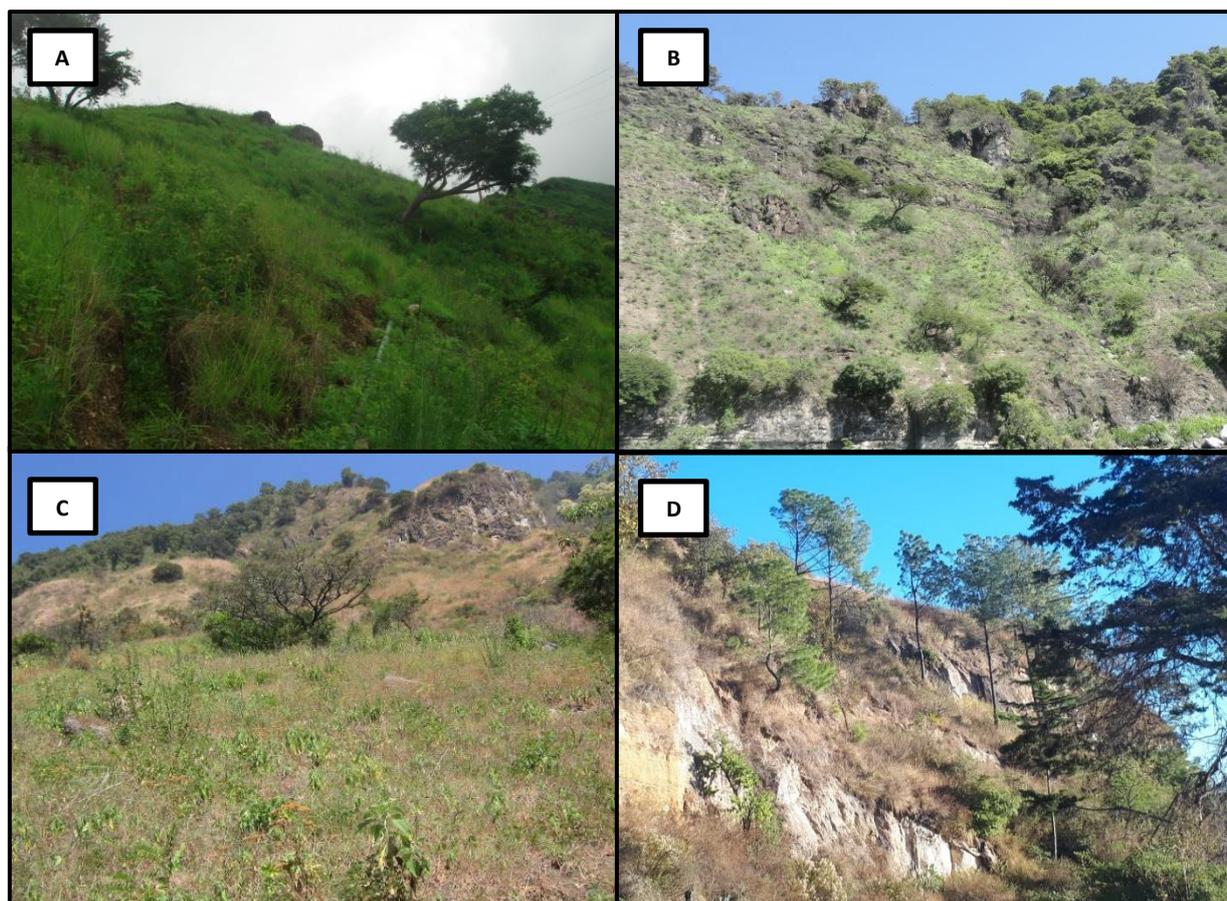


Figura 18. Sabana antrópica con intervalo de retorno de incendio corto: A) gramíneas y árboles dispersos en montañas de Santa Catarina Palopó con un intervalo de retorno de incendio casi anual;

B) montañas de Sololá a orillas del lago con intervalo de retorno de incendio corto; C) especies arbustivas y herbáceas, árboles dispersos de Leguminosae, montaña Peña de Oro en Panajachel; D) sabana antrópica de pino en Godínez (Crédito: S. Secaira)

El régimen de incendio en los ecosistemas de la RUMCLA

En la RUMCLA existe, a escala regional, un filtro ambiental relacionado a la precipitación y la altitud que explica el ensamble de las comunidades biológicas (Dix *et ál.* 2003, CONAP 2007, Díaz y Cabido 2001, Cornwell y Ackerly 2009). La topografía derivada de su origen geológico, y el efecto de sombra lluvia que genera la cadena volcánica sobre el altiplano y la depresión de la cuenca de Atitlán, son factores que limitan los ecosistemas (Chapin *et ál.* 2002). En la RUMCLA existen dos grandes comunidades vegetales limitadas por la humedad: los bosques latifoliados del lado de barlovento (lluviosos y nubosos) y los bosques de pino – encino, encino y latifoliados deciduos del lado de sotavento (Figura 3) (Dix *et ál.* 2003).

Por su parte, los regímenes de perturbación como los incendios, derivados de la actividad humana en la RUMCLA, ejercen un filtro antrópico sobre las especies, el cual ayuda a explicar las comunidades bióticas a nivel local y de sitio (Mckenzie y Kennedy 2011, Cavender-Bares *et ál.* 2004, Goldammer 2015, Pausas 2015). Considerando este marco conceptual se puede esquematizar la relación entre los ecosistemas de la RUMCLA y el régimen de incendio, como se muestra en la Figura 19 y cuyas categorías corresponden a las propuestas por Goldammer (2015).

Por su ubicación respecto a las cuencas hidrográficas de la vertiente del Pacífico, el bosque muy húmedo latifoliado con ausencia de incendios del lado de barlovento de la cadena volcánica, es fundamental en los procesos ecológicos que mantienen el servicio de regulación del agua (Dix *et ál.* 2003, Gebrehiwot *et ál.* 2017). Estos ecosistemas son los más vulnerables a incendios en la RUMCLA, por lo que deben ser prioridad en los esfuerzos de conservación ante esta amenaza. Un incremento en eventos climáticos extremos como sequías, junto con un incremento en una extracción insostenible de recursos forestales y un cambio en el uso del suelo, pueden crear las condiciones adecuadas para la propagación de los incendios en ecosistemas previamente ausentes de incendio (Chapin *et ál.* 2002, Lavorel *et ál.* 2007). Debido a que las especies de estas comunidades no poseen adaptaciones al fuego (Myers 2006), un solo incendio puede causar una amplia mortalidad de árboles (Brando *et ál.* 2014), cambiando drásticamente la composición funcional de la comunidad vegetal y la contribución de la naturaleza a la sociedad (Lavorel *et ál.* 2007, Casanoves 2011, Díaz *et ál.* 2015, 2018). Como es de esperar, en estos ecosistemas la mortalidad de árboles ocurría en especies con corteza delgada debido al estrés térmico que implica los incendios (Barlow *et ál.* 2003). Más allá, la retroalimentación positiva entre incendios y condiciones climáticas extremas podrían aumentar la probabilidad de una muerte regresiva del bosque muy húmedo latifoliado (Brando *et ál.* 2014).

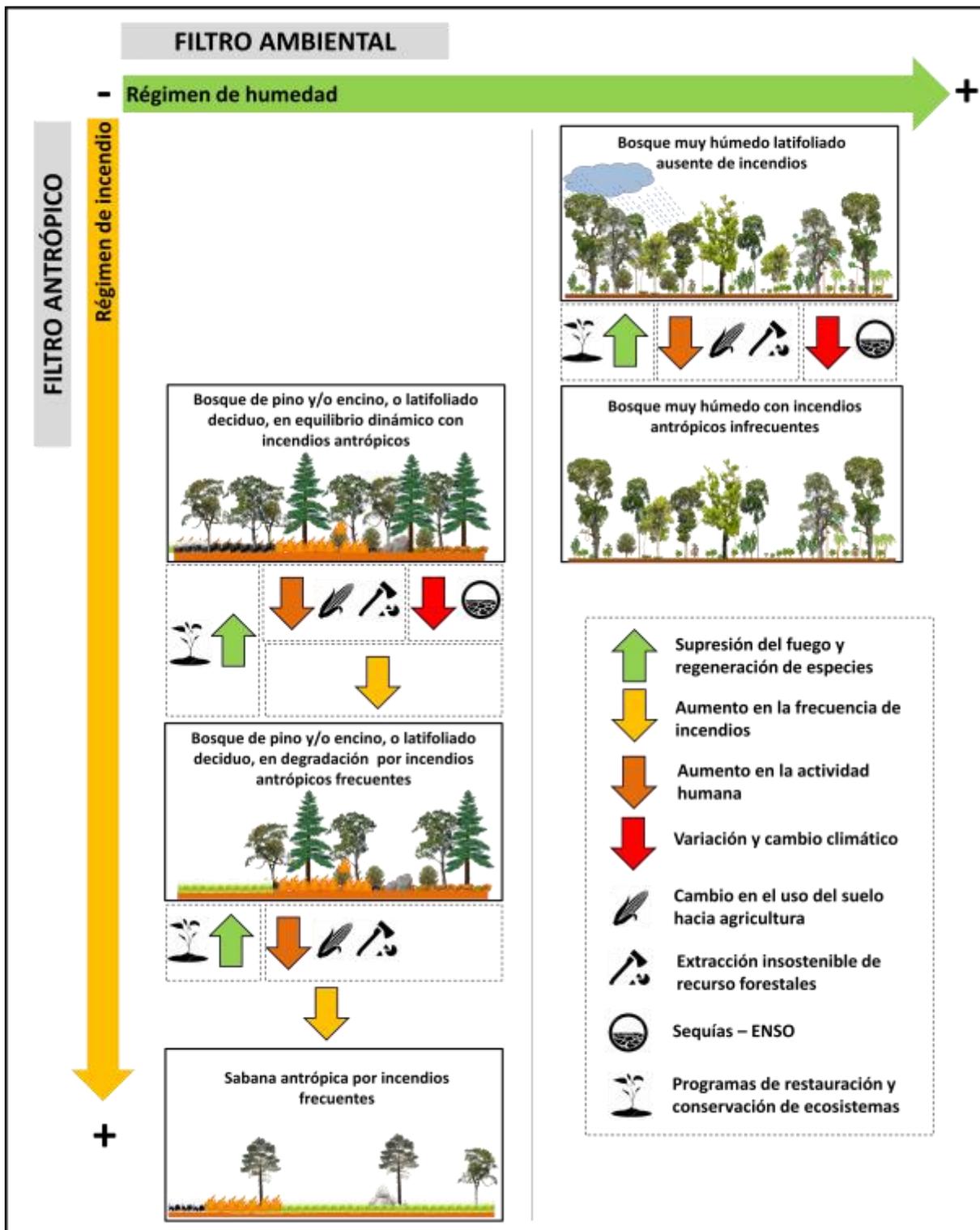


Figura 19. Esquematización de dinámica entre los ecosistemas de la Reserva de Usos Múltiples de la Cuenca del Lago de Atitlán y su régimen de incendio en función de un filtro ambiental y un filtro antrópico. Los colores de las flechas indican procesos antrópicos y ecológicos que suceden en la RUMCLA y la dirección indica los posibles cambios en las comunidades ecológicas entre las diferentes categorías propuestas por Goldammer (2015); los símbolos son ejemplo de los procesos antrópicos y ecológicos de la RUMCLA representados por las flechas (Crédito: S. Secaira).

Se considera al fuego como parte de los medios de vida de las personas desde hace miles años (Zizumbo *et ál.* 2012), y del cual deriva un filtro antrópico de régimen de incendio sobre las especies y comunidades bióticas (Díaz y Cabido 2001). Existe evidencia de que en el altiplano guatemalteco los géneros *Pinus* y *Quercus* han estado asociados a ecosistemas propensos a incendios (Harvey *et ál.* 2019). Estos géneros de árboles, dominantes en los bosques húmedos y subhúmedos de la RUMCLA, presentan múltiples adaptaciones al fuego (Pausas 1997, Clarke *et ál.* 2012, Pausas 2015).

Los bosques de pino, pino – encino y encino en equilibrio dinámico con incendios antrópicos son un reflejo de la capacidad de las especies de sobrevivir al fuego (Myers 2006, Goldammer 2015). En este tipo de ecosistema los incendios se caracterizan por ser en su mayoría rastros de baja o media intensidad. Las especies de encinos y pinos (y muchas otras), poseen corteza gruesa para sobrevivir a estos (Pausas 2015). Además, muchas especies de encino poseen alta capacidad de rebrotar de forma epicórmica y basal (Pausas 1997, Clarke *et ál.* 2012), y se presume pueden poseer bancos de brotes subterráneos (Pausas *et ál.* 2018). Estas adaptaciones, bajo un intervalo de retorno de incendio adecuado, permiten la continuidad del dosel en el espacio y el tiempo a través del recambio de individuos a pesar de los incendios. Bajo estas condiciones el fuego, más que un factor de degradación, funciona como un factor que controla la competencia entre especies, permitiendo la continuidad de especies adaptadas al fuego.

La degradación de los bosques de pino, pino – encino y encino resulta de un incremento en la frecuencia de los incendios y puede conducir a una sabanificación (Goldammer 2015). La forma en que se pierde el equilibrio dinámico refleja los diferentes umbrales y niveles de tolerancia de las especies a la combustión. Dichos umbrales son de importancia para conocer la frecuencia de incendios permisibles para mantener los bosques y medios de vida de las comunidades.

Se han identificado a los incendios como un factor que determina el límite entre bosques y sabanas (Hoffmann *et ál.* 2003). Las especies de sabana poseen corteza tres veces más gruesa que las de los bosques, y la altura de individuos reproductores en sabanas es hasta la mitad comparado con especies de bosques (Hoffmann *et ál.* 2003). Se ha demostrado que la mortalidad de árboles es baja en un incendio de intensidad intermedia cuando los árboles superan un grosor de corteza de 18 mm, y que disminuye de forma significativa al aumentar el diámetro, la altura y la densidad de la madera (Brando *et ál.* 2012). El grosor de la corteza está directamente relacionado con la capacidad de defensa (Paine *et ál.* 2010, Poorter *et ál.* 2014). Se han identificado dos estrategias de adaptación al fuego en los árboles: un crecimiento rápido o una rápida acumulación de corteza (Dantas y Pausas 2013). Existen estudios que demuestran que el efecto del fuego depende de las especies, la carga de combustibles y la fecha en que ocurren los incendios (Bravo *et ál.* 2014). En ecosistemas propensos a incendios, se ha relacionado la altura máxima y longevidad de las especies con el grosor de la corteza; especies longevas con mayor altura invierten más en corteza debido a que es más probable que ocurran incendios durante su desarrollo; mientras que especies de vida corta y estatura baja no invierten en corteza debido a la probabilidad de poder desarrollarse en intervalos sin retorno de incendio (Poorter *et ál.* 2014).

5. Conclusiones

- En el periodo 1999 - 2019 se registraron 894 incendios en la RUMCLA y Sololá; un equivalente a 7890,5 hectáreas de vegetación quemada.
- En la RUMCLA la mayor frecuencia de incendios se registra del lado norte, en los municipios de Panajachel, Sololá, Santa Catarina Palopó y San José Chacayá, alcanzando algunas áreas hasta ocho incendios por década; la menor frecuencia de incendios se registra al sur, en los municipios de San Lucas Tolimán, Santiago Atitlán, San Pedro La Laguna y San Juan La Laguna.
- En el bosque húmedo de pino – encino y el bosque subhúmedo de encino ocurren mayor número de incendios que en el bosque muy húmedo latifoliado. Sin embargo, cuando ocurren los incendios en este último, son en promedio de mayor tamaño comparado con los bosques húmedos y sub-húmedos.
- Se logró identificar en la RUMCLA comunidades vegetales con determinados regímenes de incendio: bosque muy húmedo latifoliado ausente de incendios; bosque muy húmedo latifoliado con incendios antrópicos infrecuentes; bosque de pino, pino – encino, encino o latifoliado deciduo en equilibrio dinámico con incendios antrópicos; bosque de pino, pino – encino, encino o latifoliado deciduo en degradación por incendios antrópicos frecuentes y sabana antrópica con incendios frecuentes.
- Debido a que un 97% de los incendios es por causa antrópica y que un aumento en la frecuencia de este régimen resulta en la degradación de los bosques, que pierden funciones y servicios ecosistémicos, en la RUMCLA debe ser prioridad la prevención contra los incendios.
- La relación entre los ecosistemas y el régimen de incendio en la RUMCLA puede ser explicado por filtros ambientales de régimen de humedad y filtros antrópicos de régimen de incendio.
- La sinergia entre la variación y el cambio climático, con la extracción de recursos forestales y no forestales y el cambio en el uso del suelo podrían cambiar el régimen de incendio y las comunidades asociadas, resultando en una sabanificación de los bosques y la pérdida de funciones y servicios ecosistémicos de importancia para el hombre.

6. Literatura citada

- Asner, GP; Knapp, DE; Anderson, CB; Martin, RE; Vaughn, N. 2016. Large-scale climatic and geophysical controls on the leaf economics spectrum. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 113(28):E4043-E4051. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.1604863113>.
- CATIE (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza). 2011. Valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos. Casanoves, F; Pla, L; Di Rienzo, J (eds.). Turrialba, s.e. 119 p.
- Catry, FX; Moreira, F; Pausas, JG; Fernandes, PM; Rego, F; Cardillo, E; Curt, T. 2012. Cork oak vulnerability to fire: The role of bark harvesting, tree characteristics and abiotic factors. *PLoS ONE* 7(6):1-9. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0039810>.
- Cavender-Bares, J; Ackerly, DD; Baum, DA; Bazzaz, FA. 2004. Phylogenetic overdispersion in Floridian oak communities. *American Naturalist* 163(6):823-843. DOI: <https://doi.org/10.1086/386375>.
- Cavender-Bares, J; Kitajima, K; Bazzaz, F. 2004. Multiple Trait Associations in Relation to Habitat Differentiation among 17 Floridian Oak Species multiple trait associations in relation to habitat differentiation among 17 floridian oak species. *Ecological Monographs* 74(4):635-662.
- Cavender-Bares, J; Reich, PB. 2012. Shocks to the system: Community assembly of the oak savanna in a 40-year fire frequency experiment. *Ecology* 93(8 SPEC. ISSUE):52-69.
- Chapin, S; Matson, P; Mooney, H. 2002. *Ecosystem Ecology*. Nueva York, Springer-Verlag New York, Inc. 398 p.
- Chave, J; Coomes, D; Jansen, S; Lewis, SL; Swenson, NG; Zanne, AE. 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters* 12(4):351-366. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01285.x>.
- CONAP (Consejo Nacional de Áreas Protegidas). 2007. Plan Maestro de la Reserva de Uso Múltiple Cuenca del Lago de Atitán 2007-2011. Ciudad de Guatemala, Guatemala, s.e.
- Contreras-Medina, R; Luna-Vega, I. 2007. Species richness, endemism and conservation of Mexican gymnosperms. *Biodiversity and Conservation* 16(6):1803-1821. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10531-006-9072-3>.
- Cornwell, WK; Ackerly, DD. 2009. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs* 79(1):109-126. DOI: <https://doi.org/10.1890/07-1134.1>.
- Dantas, VDL; Pausas, JG. 2013. The lanky and the corky: Fire-escape strategies in savanna woody species. *Journal of Ecology* 101(5):1265-1272. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12118>.

Díaz, S; Cabido, M. 2001. Vive la différence: Plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution* 16(11):646-655. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02283-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02283-2).

Díaz, S; Demissew, S; Carabias, J; Joly, C; Lonsdale, M; Ash, N; Larigauderie, A; Adhikari, JR; Arico, S; Báldi, A; Bartuska, A; Baste, IA; Bilgin, A; Brondizio, E; Chan, KMA; Figueroa, VE; Duraiappah, A; Fischer, M; Hill, R; Koetz, T; Leadley, P; Lyver, P; Mace, GM; Martin-Lopez, B; Okumura, M; Pacheco, D; Pascual, U; Pérez, ES; Reyers, B; Roth, E; Saito, O; Scholes, RJ; Sharma, N; Tallis, H; Thaman, R; Watson, R; Yahara, T; Hamid, ZA; Akosim, C; Al-Hafedh, Y; Allahverdiyev, R; Amankwah, E; Asah, TS; Asfaw, Z; Bartus, G; Brooks, AL; Caillaux, J; Dalle, G; Darnaedi, D; Driver, A; Erpul, G; Escobar-Eyzaguirre, P; Failler, P; Fouda, AMM; Fu, B; Gundimeda, H; Hashimoto, S; Homer, F; Lavorel, S; Lichtenstein, G; Mala, WA; Mandivenyi, W; Matczak, P; Mbizvo, C; Mehrdadi, M; Metzger, JP; Mikissa, JB; Moller, H; Mooney, HA; Mumby, P; Nagendra, H; Nesshover, C; Oteng-Yeboah, AA; Pataki, G; Roué, M; Rubis, J; Schultz, M; Smith, P; Sumaila, R; Takeuchi, K; Thomas, S; Verma, M; Yeo-Chang, Y; Zlatanova, D. 2015. The IPBES Conceptual Framework - connecting nature and people. *Current Opinion in Environmental Sustainability* 14:1-16. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.cosust.2014.11.002>.

Dix, M; Medinilla, O; Castellanos, E. 2003. Diagnóstico ecológico-social en la cuenca de atitlán. Ciudad de Guatemala, Guatemala.

Du, B; Ji, H; Peng, C; Liu, X; Liu, C. 2017. Altitudinal patterns of leaf stoichiometry and nutrient resorption in *Quercus variabilis* in the Baotianman Mountains, China. *Plant and Soil* 413(1-2):193-202. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11104-016-3093-9>.

Gouveia, AC; Freitas, H. 2009. Modulation of leaf attributes and water use efficiency in *Quercus suber* along a rainfall gradient. *Trees - Structure and Function* 23(2):267-275. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00468-008-0274-z>.

Graves, SJ; Rifai, SW; Putz, FE. 2014. Outer bark thickness decreases more with height on stems of fire-resistant than fire-sensitive Floridian oaks (*Quercus* spp.; Fagaceae). *American Journal of Botany* 101(12):2183-2188. DOI: <https://doi.org/10.3732/ajb.1400412>.

Harvey, WJ; Nogué, S; Stansell, N; Petrokofsky, G; Steinman, B; Willis, KJ. 2019. The Legacy of Pre-Columbian Fire on the Pine-Oak Forests of Upland Guatemala (en línea). *Frontiers in Forests and Global Change* 2(July). DOI: <https://doi.org/10.3389/ffgc.2019.00034>.

Hipp, AL; Manos, PS; González-Rodríguez, A; Hahn, M; Kaproth, M; McVay, JD; Avalos, SV; Cavender-Bares, J. 2018. Sympatric parallel diversification of major oak clades in the Americas and the origins of Mexican species diversity. *New Phytologist* 217(1):439-452. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.14773>.

Krebs, P; Pezatti, GB; Mazzoleni, S; Talbot, LM; Conedera, M. 2010. Fire regime: History and definition of a key concept in disturbance ecology. *Theory in Biosciences* 129(1):53-69. DOI: <https://doi.org/10.1007/s12064-010-0082-z>.

Lawes, MJ; Midgley, JJ; Clarke, PJ. 2013. Costs and benefits of relative bark thickness in relation to fire damage: A savanna/forest contrast. *Journal of Ecology* 101(2):517-524. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12035>.

- Mckenzie, D; Kennedy, MC. 2011. The Landscape ecology of fire. Seattle, Springer Science & Business Media, vol.48. p. 48-6882-48-6882 DOI: <https://doi.org/10.5860/choice.48-6882>.
- Monzón, CM; Estuardo, A; Girón Solórzano, R. 2008. Evaluación De La Situación Del Fuego En El Altiplano Central De Guatemala. .
- Müller, CH. 1942. Central American Species of Quercus. Washington D. C., United States Government Printing Office.
- Myers, RL. 2006. Convivir con el fuego—Manteniendo los ecosistemas y los medios de subsistencia mediante el Manejo Integral del Fuego. Tallahassee, s.e.
- Oddi, F. 2018. Fire Regime Study. Wildfires and Wildland-Urban Interface (WUI) Fires. . Bariloche, Río Negro, Argentina, Springer, Cham. 12. p. DOI: https://doi.org/https://doi.org/10.1007/978-3-319-51727-8_73-1.
- Pausas, JG. 2015. Bark thickness and fire regime. *Functional Ecology* 29(3):315-327. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12372>.
- Pérez-Harguindeguy, N; Díaz, S; Garnier, E; Lavorel, S; Poorter, H; Jaureguiberry, P; Bret-Harte, MS; Cornwell, WK; Craine, JM; Gurvich, DE; Urcelay, C; Veneklaas, EJ; Reich, PB; Poorter, L; Wright, IJ; Ray, P; Enrico, L; Pausas, JG; de Vos, AC; Buchmann, N; Funes, G; Quétier, F; Hodgson, JG; Thompson, K; Morgan, HD; ter Steege, H; Sack, L; Blonder, B; Poschlod, P; Vaieretti, M V.; Conti, G; Staver, AC; Aquino, S; Cornelissen, JHC. 2013. Corrigendum to: New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61:167-234. DOI: https://doi.org/10.1071/bt12225_co.
- Pérez-Razmos, 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.
- Poorter, L; Mcneil, A; Hurtado, VH; Prins, HHT; Putz, FE. 2014. Bark traits and life-history strategies of tropical dry- and moist forest trees. *Functional Ecology* 28(1):232-242. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12158>.
- Projects, C; Green, A. 2007. Changing Biodiversity and Ecosystem Functioning. *Health (San Francisco)* :1-57.
- Quezada, ML; Rodas, L del R; Marroquín-Tintí, AA. 2016. Diversidad de encinos en Guatemala; una alternativa para bosques energéticos, seguridad alimentaria y mitigación al cambio climático. Fase I. Las Verapaces y Petén. Guatemala, s.e.
- Quintana-Ascencio, PF; Gonzalez-Espinosa, M. 1993. Afinidad fitogeográfica y papel sucesional de la flora leñosa de los bosques de pino-encino de los Altos de Chiapas, México. *Acta Botanica Mexicana* 21:43. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm21.1993.667>.
- Ramírez-Marcial, N; Ochoa-Gaona, S; Gonzalez-Espinosa, M; Quintana-Ascencio, PF. 1998. Análisis Florístico y Sucesional en la Estación Biológica Cerro Huitepec, Chiapas, México. *Acta Botanica Mexicana* 44:59-85.

- Rodas Duarte, L; Quezada, ML; Valencia, S; Marroquín, A; Hernández, BA; Martínez, JR. 2018. Encinos de Guatemala. Primera Ed. Rodas-Duarte, L; Quezada, ML (eds.). Ciudad de Guatemala, Guatemala, Universidad de San Carlos de Guatemala. 133 p.
- Salgado -Negreat, B. 2016. La Ecología Funcional como aproximación, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones. Primera ed. Humboldt, A von (ed.). Bogotá, s.e. 236 p.
- Sisó, S; Camarero, J; Gil-Pelegrín, E. 2001. Relationship between hydraulic resistance and leaf morphology in broadleaf *Quercus* species: A new interpretation of leaf lobation. *Trees - Structure and Function* 15(6):341-345. DOI: <https://doi.org/10.1007/s004680100110>.
- Standley, P; Steyermark, J. 1952. Flora de Guatemala. Chicago, Chicago Natural History Museum, vol.24. p. 14-21.
- Sun, X; Kang, H; Chen, HYH; Du, B; Yin, S; Zhou, X; Searle, EB; Liu, C. 2016. Phenotypic plasticity controls regional-scale variation in *Quercus variabilis* leaf $\delta^{13}C$. *Trees - Structure and Function* 30(4):1445-1453. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00468-016-1380-y>.
- Valencia-A., S. 2004. Diversidad del género *Quercus* (Fagaceae) en México. *Botanical Sciences* 75:33-53. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.1692>.
- Varner, JM; Kane, JM; Hiers, JK; Kreye, JK; Veldman, JW. 2016. Suites of fire-adapted traits of oaks in the Southeastern USA: Multiple strategies for persistence. *Fire Ecology* 12(2):48-64. DOI: <https://doi.org/10.4996/fireecology.1202048>.
- Westoby, M; Falster, DS; Moles, AT; Vesk, PA; Wright, IJ. 2002. Plant ecological strategies: Some Leading Dimensions of Variation Between Species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33:125-159. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150452>.
- Wigley, BJ; Slingsby, JA; Díaz, S; Bond, WJ; Fritz, H; Coetsee, C. 2016. Leaf traits of African woody savanna species across climate and soil fertility gradients: evidence for conservative versus acquisitive resource-use strategies. *Journal of Ecology* 104(5):1357-1369. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12598>.
- Wright, IJ; Ackerly, DD; Bongers, F; Harms, KE; Manriquez, GI; Ramos, MM; Mazer, SJ; Landau, HCM; Paz, H; Nigel, CA; Poorter, L; Silman, MR; Vriesendorp, CF; Webb, CO. 2007. Relationships Among Ecologically Important Dimensions of Plant Trait. *Annals of Botany* 99 (5):10003-1015. DOI: <https://doi.org/10.1093/aob/mcl066>.
- Zhu, Y; Kang, H; Xie, Q; Wang, Z; Yin, S; Liu, C. 2012. Pattern of leaf vein density and climate relationship of *Quercus variabilis* populations remains unchanged with environmental changes. *Trees - Structure and Function* 26(2):597-607. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00468-011-0624-0>.
- Zizumbo, D; Flores, A; Colunga, P. 2012. The Archaic Diet in Mesoamerica : Incentive for Milpa Development and Species Domestication 1. *Economic Botany* 66(4):328-343.

7. Anexos

Anexo 1. Taller participativo con guardarecursos realizado el 7 de noviembre 2019 en las oficinas de la Asociación Vivamos Mejor, Panajachel, Sololá, Guatemala



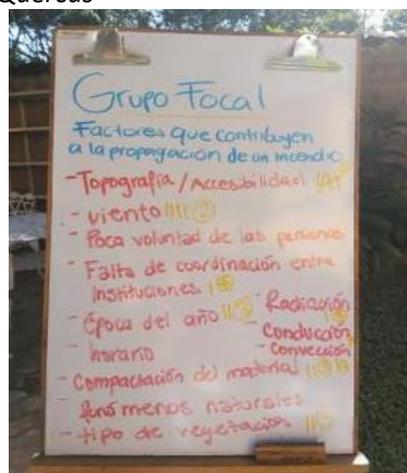
1. Presentación a guardarecursos sobre la ecología del paisaje del fuego en la RUMCLA



2. Explicación sobre la tesis "Régimen de incendio y los rasgos funcionales de *Quercus*"



3. Grupo focal para la determinación de factores que contribuyen a los incendios



4. Factores que contribuyen a la propagación de los incendios según guardarecursos



5. Instrucciones para la validación de la base de datos a través del mapeo de incendios

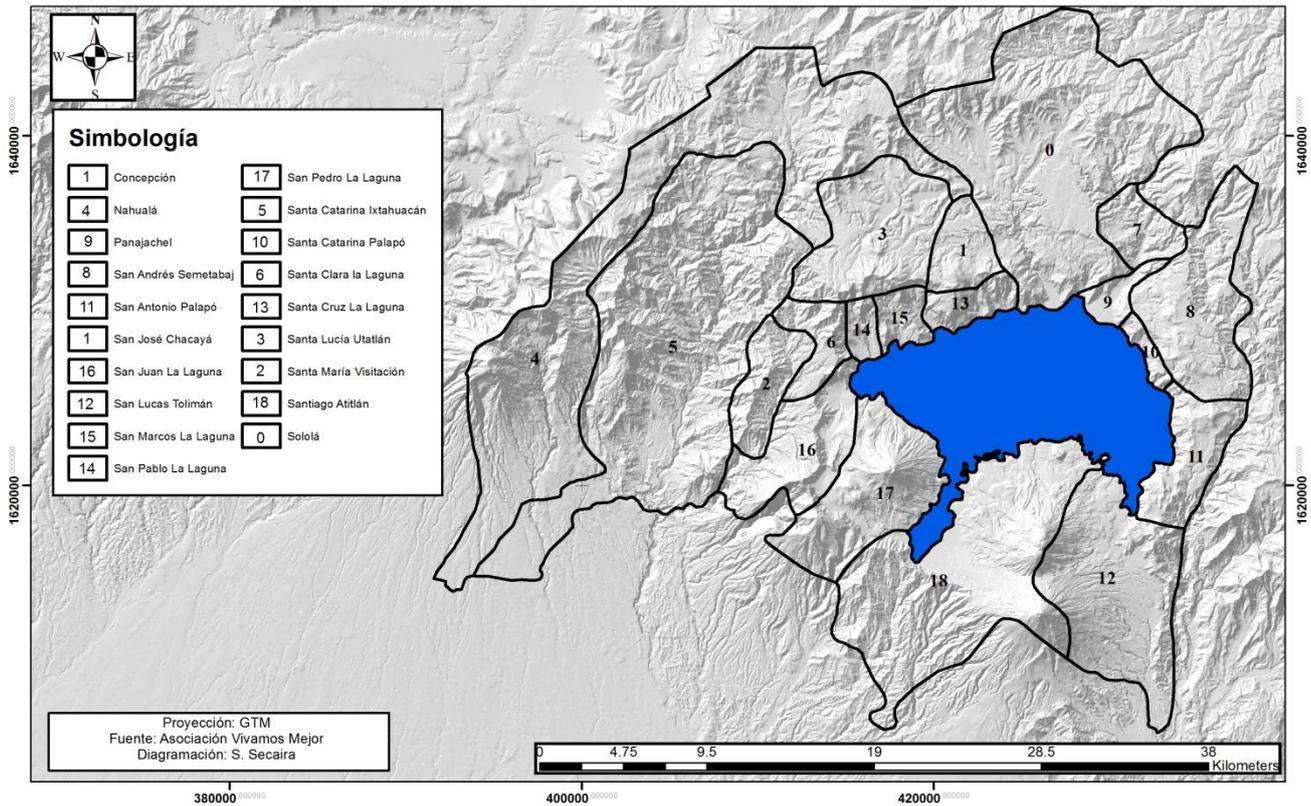


6. Mapeo de incendios por parte de guardarecursos de la RUMCLA

Anexo 2. Municipios del departamento de Sololá, Guatemala



Municipios del departamento de Sololá



Artículo II. Caracterización de los rasgos funcionales de respuesta a incendios de las especies que conforman el ensamble de *Quercus* en los ecosistemas de montaña de Guatemala

Resumen

En los bosques de montaña de Guatemala, donde los incendios representan el principal régimen de perturbación, el género *Quercus* ha sido identificado de importancia por su abundancia, frecuencia y dominancia, contribuyendo a los procesos ecológicos y servicios ecosistémicos que derivan de estos ecosistemas. Los incendios funcionan como un filtro ambiental y relacionado a estos, las plantas pueden exhibir rasgos funcionales de respuesta al fuego. Por esta razón, y tomando en cuenta que múltiples estudios demuestran que *Quercus* posee adaptaciones al fuego, es de esperar que el régimen de incendio sea un factor que explica el ensamble de este género en los ecosistemas de montaña de Guatemala. En el presente trabajo nos preguntamos cómo es la composición funcional del ensamble de especies de *Quercus* y cuál es la relación entre las especies de diferentes ecosistemas de la RUMCLA con el su régimen de incendio. Pusimos a prueba la hipótesis de que las especies de *Quercus* recaen en un espectro de economía foliar y de tallo, en el cual las especies que habitan en lugares con altos régimen de incendio poseen valores foliares conservativos y cortezas gruesas. Se encontró evidencia de que existe una relación entre las especies de *Quercus* y los diferentes ecosistemas y regímenes de incendio, y que el ensamble puede ser explicado por una estrategia de adaptación al fuego de las especies basada en un *trade off* entre área foliar específica y grosor de corteza.

Abstract

In the mountain forests of Guatemala fires are the main disturbance and *Quercus* has been identified as important because of its abundance, frequency and dominance: shaping the ecological processes and ecosystem services that derive from ecosystems. Fires function as an environmental filter and related to it, functional traits of fire response. For this reason and taking into account that multiple studies show that *Quercus* has many adaptations to fire, it is to be expected that the fire regime has been a factor that explains the assembly of this genus in the mountain ecosystems of Guatemala. We asked, what is the relationship between ecosystems, *Quercus* species and the fire regime? What is the functional composition of the species assemblage? and if the mean values of functional traits between species from different ecosystems and fire regimes differ. We tested the hypothesis that *Quercus* species fall on a spectrum of leaf economy, that species that inhabit places with high fire regimes have conservative leaf values and thick bark, and that there is a fire adaptation strategy that he explains the *Quercus* assemble. Evidence was found that there is a relationship between *Quercus* species and different ecosystems and fire regimes, and that the assembly can be explained by a fire adaptation strategy based on a tradeoff between specific leaf area and bark thickness.

Palabras claves: *Quercus*, rasgos funcionales, diversidad funcional, régimen de incendio, ecosistemas de montaña, Guatemala y RUMCLA.

1. Introducción

Geográficamente, el altiplano guatemalteco forma parte de la Sierra Madre de Chiapas, un sistema montañoso que se extiende desde el estado de Chiapas en México hasta Honduras y El Salvador, atravesando la cadena volcánica y montañas de Guatemala (Contreras-Medina y Luna-Vega 2006). En el altiplano guatemalteco se reconocen diferentes ecosistemas incluyendo el bosque muy húmedo latifoliado en las laderas de barlovento, el bosque húmedo de pino – encino del lado de sotavento, y el bosque sub-húmedo, muchas veces dominado por encinos, en las depresiones en el interior (Quintana-Ascencio y Gonzalez-Espinosa 1993, Ramírez-Marcial *et al.* 1998, Dix *et al.* 2003, Contreras-Medina y Luna-Vega 2007, Quezada *et al.* 2016, Rodas Duarte *et al.* 2018).

En estos ecosistemas el género *Quercus* ha sido identificado de importancia por su abundancia, frecuencia y dominancia (Müller 1942, Standley y Steyeramak 1952, Quezada *et al.* 2016). Este contribuye con servicios ecosistémicos de regulación (aumentar la infiltración, evitar la erosión, etc.), abastecimiento (leña, madera y forraje) y culturales (árboles emblemáticos en comunidades), los cuales son esenciales para los medios de vida de las comunidades rurales (Standley y Steyeramak 1952, Dix *et al.* 2003, Pérez-Razmos *et al.* 2014, Quezada *et al.* 2016). La amplia variabilidad interespecífica e intraespecífica de este género reflejada en su amplio rango de atributos, posee un efecto importante en las funciones ecológicas que determinan la contribución de la naturaleza para la sociedad (Casanoves *et al.* 2011, Chapin *et al.* 2002, Pérez-Razmos *et al.* 2014, Díaz *et al.* 2015).

Taxonómicamente el género *Quercus* se divide en dos secciones: *Quercus* y *Lobatae* o en dos subgéneros que, respectivamente, corresponden a *Lepidobalanus* y *Erythrobalanus*, y que son comúnmente conocidos como encinos blancos y encinos rojos o negros (Müller 1942, Standley y Steyeramak 1952, Cavender-Bares *et al.* 2004). Como ocurre en *Quercus*, las especies dentro y entre las secciones son simpátricas, ocupando todas en conjunto diferentes hábitats de una misma región (Pérez-Razmos *et al.* 2014, Hipp *et al.* 2018, Cavender-Bares *et al.* 2004). En el altiplano guatemalteco este grupo de árboles presenta adaptaciones a un espectro climático entre lo pluvial-seco y lo premontano-montano (Dix *et al.* 2003).

Los factores ecológicos que determinan la distribución de las comunidades vegetales ha sido un tema central de la ecología desde su surgimiento (CATIE 2011). Algunos autores como Chapin *et al.* (2002) proponen que existen factores independientes de las comunidades ecológicas que las limitan y factores dependientes que las describen. Los factores dependientes incluyen diferentes regímenes de perturbación incluyendo aquellos derivados de la actividad humana. Por su parte, Cornwell y Ackerly (2009), proponen que los procesos que explican el ensamble de las comunidades se relacionan con el efecto de filtro que ejercen los hábitats en las especies, limitando el rango de atributos y que la partición de microsítios o recursos limita la coexistencia de especies.

Los incendios destacan entre las principales perturbaciones antropogénicas que afectan a los ecosistemas del altiplano y de la cadena volcánica de Guatemala (CONAP 2007, Monzón *et al.* 2008). Existe evidencia paleo-arqueológica que sugiere que desde hace 10 000 años las civilizaciones utilizaban el fuego en sus sistemas agrícolas a través de la práctica de roza, tumba y quema (Zizumbo *et al.* 2012). Harvey *et al.* (2019) proponen que por miles de años los asentamientos humanos en esta región han utilizado el fuego como parte de sus medios de vida, y

que los incendios derivados de estos han influenciado la composición de los ecosistemas cambiando la proporción de *Quercus* y *Pinus* en los bosques.

Al causar mortalidad de árboles, el fuego se considera como un filtro ambiental que selecciona rasgos funcionales de las especies vegetales que les permiten sobrevivir a los incendios (Díaz y Cabido 2001, Projects y Green 2007). Se ha evidenciado que en ecosistemas propensos a incendios las especies presentan rasgos funcionales relacionados a la protección contra el fuego, incluyendo el grosor de la corteza, la capacidad de rebrote y la alta inflamabilidad (Cornwell y Ackerly 2009, Graves *et ál.* 2014).

Debido a que los incendios representan un régimen de perturbación recurrente en los ecosistemas del altiplano y la cadena volcánica de Guatemala, y ya que el género *Quercus* representa un elemento importante en la composición de los bosques de esta región, es posible suponer que el fuego ha funcionado como un filtro ambiental sobre las especies de encino, seleccionando rasgos funcionales de respuesta al fuego que reflejan diferentes regímenes de incendio y que resulta en un espectro de estrategias de adaptación al fuego.

En el presente estudio caracterizamos los rasgos funcionales foliares y de tallo de especies de *Quercus* de diferentes ecosistemas de montaña de Guatemala y evaluamos la relación de estos con el régimen de incendio. Abordamos la hipótesis de que existen relaciones entre especies, ecosistemas y diferentes regímenes de incendio, y que esto se ve reflejado en tipos funcionales de árboles que demuestran un espectro de estrategias de adaptación al fuego que no necesariamente obedece a las relaciones filogenéticas entre especies.

2. Metodología

2.1. Especies de *Quercus*

Para este estudio se consideraron siete especies de *Quercus*: *Quercus acatenangensis*, *Q. benthamii*, *Q. crassifolia*, *Q. lancifolia*, *Q. peduncularis*, *Q. skinneri* y *Q. tristis*, de las cuales dos pertenecen a la sección *Quercus* y cinco a la sección *Lobatae* (Cuadro 2). Además, tres de estas especies se reportan en bosque muy húmedo latifoliado, dos en bosque húmedo de pino-encino y dos en bosque seco de encino (Cuadro4) (Quezada *et ál.* 2016).

Los árboles se ubicaron en un rango altitudinal entre los 1413 msnm y 2630 msnm, estando la mayoría entre los 2000 y 2300 msnm. Para cada árbol se obtuvo una muestra botánica que fue debidamente herborizada y almacenada en el herbario de la Universidad del Valle de Guatemala. En cada gira se visitaron diferentes paisajes, que variaron desde un mosaico de parches de bosque mezclado con cultivos de maíz (*Zea mays*), maxán (*Calathea* sp.), aguacate (*Persea americana*) y/o café (*Coffea arabica*); hasta grandes macizos de bosque continuo. Las asociaciones vegetales observadas en los sitios muestreados variaron entre bosques muy húmedos latifoliados, bosques húmedos de pino-encino y bosques secos de encino. Una vez en los sitios y cumplidos los requisitos mínimos de dap y distancia, los árboles fueron escogidos al azar. En la Figura 20 se muestra la ubicación geográfica de los árboles muestreados clasificados por especie.

Cuadro 4. Especies de *Quercus* seleccionadas para caracterizar los rasgos funcionales relacionados a incendios. Se proporciona su descripción taxonómica y su hábitat: ■ bosque muy húmedo latifoliado, ■ bosque húmedo de pino-encino, ■ bosque seco de encino (Quezada *et ál.* 2016)

Secc.	Especie	Características taxonómicas	Hábitat	Altitud (msnm)
Quercus (encinos blancos)	<i>Quercus lancifolia</i>	Corteza color gris claro, hojas coriáceas lanceoladas u oblanceoladas con margen mucronado hacia el ápice en $\frac{3}{4}$ partes de su longitud.	■	900 - 1700
	<i>Quercus peduncularis</i>	Corteza surcada gris oscuro con hojas gruesas y coriáceas, obovadas a oblanceoladas o elípticas, con el envés tomentoso.	■	1000 - 3000
Lobatae (encinos rojos)	<i>Quercus acatenangensis</i>	Hojas brillantes gruesas lanceoladas a elípticas, ápice agudo, base cuneada, margen entero o crispado, envés glabro o con domacios en las axilas.	■	1500 - 3300
	<i>Quercus benthamii</i>	Hojas delgadas, firmes y coriáceas; ápice agudo a atenuado-acuminado; margen entero; haz glabro y envés fulvo-tomentoso.	■	1500 - 2700
	<i>Quercus crassifolia</i>	Hojas grandes anchas y muy gruesas, coriáceas, el margen dentado y con puntas aristadas, el haz brillante, glabro y el envés cubierto por un tomento de color café	■	1500 - 2600
	<i>Quercus skinneri</i>	Hojas delgadas con margen aristado, hojas nunca fulvo-puberulentas	■	900 - 2100
	<i>Quercus tristis</i>	Hojas con pequeñas venas impresas y con el envés con la superficie ampulosa cuando están maduras	■	1000-2600

2.2. Rasgos funcionales

Los rasgos funcionales seleccionados correspondieron a un conjunto de rasgos foliares y de tallo que permiten evaluar la respuesta de las especies de *Quercus* al régimen de incendio del área de estudio (Cuadro 5) (Casanoves *et ál.* 2011, Salgado-Negret 2016). Para caracterizar los rasgos funcionales se seleccionaron siete individuos por especie, para un total de 49 árboles.

Cuadro 5. Rasgos funcionales de respuesta de los árboles de *Quercus* muestreados en la Reserva de Usos Múltiples de la Cuenca del Lago de Atitlán, Guatemala

Atributo	Rasgo funcional	Unidad	Descripción
Foliar	Área foliar (AF)	cm ²	Área proyectada de una hoja individual
	Área foliar específica (AFE)	cm ² /g	Relación entre el área foliar y el peso seco de la hoja
Tallo	Grosor de la corteza (GC)	mm	Parte del tallo exterior a la madera o xilema
	Densidad de la madera (DM)	g/cm ³	Materia (madera) ocupada en un determinado espacio

Se seleccionaron árboles separados por al menos 300 m de distancia, con un dap mínimo de 35 cm y cuya copa formara parte del dosel superior. Para cada uno de ellos, además de georeferenciar y tomar la altitud de su ubicación, se estimó su altura, área foliar (AF), el área foliar específica (AFE), el grosor de la corteza (GC) y la densidad de la madera (DM).

Los rasgos foliares fueron medidos según los protocolos descritos por Garnier *et ál.* (2001). Para la medición de estos rasgos se seleccionaron 20 hojas verdes al azar de cada individuo. stas correspondieron a hojas expuestas a la luz solar, completamente desarrolladas y que no presentaran señales de daños por herbívoros o patógenos. Las muestras colectadas en campo fueron trasladadas en bolsas herméticas hasta el laboratorio para la toma de datos, la cual se realizó el mismo día de la colecta. Para la medición de rasgos se consideró únicamente la lámina foliar. El área foliar se determinó utilizando el *software* de computadora ImageJ. Para esto se tomaron fotografías digitales a una distancia fija de las 20 hojas por cada árbol y se estimó el área foliar en cm². Para calcular el área foliar específica, las muestras se pesaron en fresco, se secaron al horno a 60⁰C durante 72 horas y luego fueron pesadas nuevamente. El área específica foliar se calculó dividiendo el área foliar entre el peso seco.

La cuantificación de densidad de la madera siguió los protocolos propuestos por Williamson y Wiemann (2010), incluyendo la colecta y el procesamiento de las muestras, así como la medición del rasgo. Por cada árbol-muestra se obtuvo un total de cuatro núcleos de madera para ser promediados. Cada muestra de madera se tomó a la altura del pecho (1,3 m) usando un barrenos de Pressler de 5,15 mm de diámetro y 25,5 cm de largo; inmediatamente después de ser colectadas fueron insertadas en una pajilla de plástico y selladas. El volumen de las muestras se estimó a través del método de desplazamiento de agua, en donde usando un probeta se introdujo la muestra usando un alfiler entomológico de volumen despreciable. En este método el agua desplazada equivale al volumen desplazado. Las muestras fueron secadas al horno a 80C durante 72 horas y luego pesadas. La densidad se calculó dividiendo el peso seco entre su volumen.

El grosor de la corteza se calculó utilizando un medidor de corteza. Por cada árbol se tomó un total de 5 muestras para ser promediadas y obtener un dato por árbol (Pérez-Harguindeguy *et ál.* 2013). La medición se realizó a la altura del pecho; para esto se introdujo la punta del medidor con fuerza hasta que este topara con el duramen. Se anotó los milímetros marcados por el medidor.

2.3. Régimen de incendio

Con la finalidad de relacionar los árboles, las especies y los rasgos funcionales con el régimen de incendio se determinaron variables relacionadas a los incendios ocurridos en la RUMCLA. Estas variables fueron determinadas utilizando las bases de datos sobre incendios del área protegida de los últimos 20 años y los sistemas de información geográficos. Las variables fueron la distancia media de cada árbol de *Quercus* muestreado a todos los incendios ocurridos en el período 1999 – 2019; la frecuencia de incendio del lugar donde se ubica el árbol considerando un tamaño de pixel de 1 km²; y la probabilidad de ocurrencia de incendio en la RUMCLA (Cuadro 6).

Cuadro 6. Variables sobre el régimen de incendio en la Reserva de Usos Múltiples de la Cuenca del Lago de Atitlán, Guatemala, consideradas para relacionar árboles, especies y rasgos funcionales con el régimen de incendio

Variables relacionadas a incendios	Tipo de variable	Método de determinación	Utilización de variable en este estudio
Distancia media de árbol muestreado a todos los incendios (DMI)	Cuantitativa continua	Matriz de distancias entre árboles muestreados y los puntos geográficos que representa los incendios en la RUMCLA en el periodo 1999 – 2019	Se considera como variable de respuesta para cada árbol muestreado
Frecuencia de incendios en un pixel de 1 km² del lugar donde ocurre el árbol muestreado (FI)	Cuantitativa discreta	Conteo de incendios del lugar donde se ubica el árbol de <i>Quercus</i> considerando una grilla con tamaño de grano de 1 km ²	Se considera como variable de respuesta para cada árbol muestreado
Probabilidad de ocurrencia de incendio en la RUMCLA	Cualitativa ordinal	Densidad de Kernel basada en puntos geográficos que representan los incendios en la RUMCLA en el periodo 1999 - 2019	Se considera como tratamiento para la comparación de rasgos funcionales entre árboles

2.4. Análisis de datos

Para conocer las diferencias en los atributos funcionales AF, AFE, GC y DM (Cuadro 5) entre las especies de *Quercus*, se realizó un análisis de varianza univariado (ANDEVA) al 95 % de confianza utilizando el dap como covariable. Los siete árboles muestreados por cada especie fueron considerados como réplicas. Además, usando como variable de respuesta la distancia media de los árboles a todos los incendios ocurridos en la RUMCLA y la frecuencia de incendios del lugar donde se ubicaron los árboles (Cuadro 4), se realizó un ANDEVA al 95% de confianza para conocer la relación entre las especies de *Quercus* con el régimen de incendio.

Las posibles relaciones entre los rasgos funcionales y las métricas de incendios fueron evaluadas a través de correlaciones de Pearson.

Para profundizar en la relación entre los valores de rasgos funcionales AF, AFE, DM y GC de los árboles y el régimen de incendio, independiente de su identidad taxonómica, se realizó un ANDEVA al 95% de confianza. Para esto se consideró la variable cualitativa ordinal sobre la ocurrencia de incendios en la RUMCLA (Cuadro 4) como tratamiento.

Utilizando estadística multivariada descriptiva se agruparon los árboles muestreados para crear grupos funcionales de árboles. Para ello se realizó un análisis de conglomerados jerárquico no supervisado usando el método de WARD para agrupar los árboles en función de los rasgos AF, AFE, DM y GC. Los valores de los rasgos fueron estandarizados y se usó la distancia Euclidea debido a la naturaleza cuantitativa de las variables. Se realizó un MANOVA para determinar si existía diferencia significativa entre los grupos.

Para reducir la dimensionalidad de las variables y observar la distribución de los árboles en el espacio multivariado de los rasgos, se realizó un análisis de componentes principales. Con esto se infirieron los posibles *trade-offs* entre rasgos funcionales de las especies. La información de la

membresía de los árboles a los grupos funcionales reconocidos en el análisis de conglomerados se sobrepuso en el *biplot* para visualizar la pertenencia de cada árbol a los grupos funcionales reconocidos y la relación de los rasgos con los grupos funcionales construidos.

3. Resultados

El valor promedio del dap de los 49 árboles muestreados fue de 61 cm, con un máximo de 144,5 cm que correspondió a un individuo de *Q. acatenangensis* y un mínimo de 35,4 cm que correspondió a un árbol de *Q. peduncularis*. La altura promedio de los árboles muestreados fue de 22 m, con una altura máxima de 37,8 m (*Q. skinneri*) y una mínima de 10,8 m (*Q. acatenangensis*).

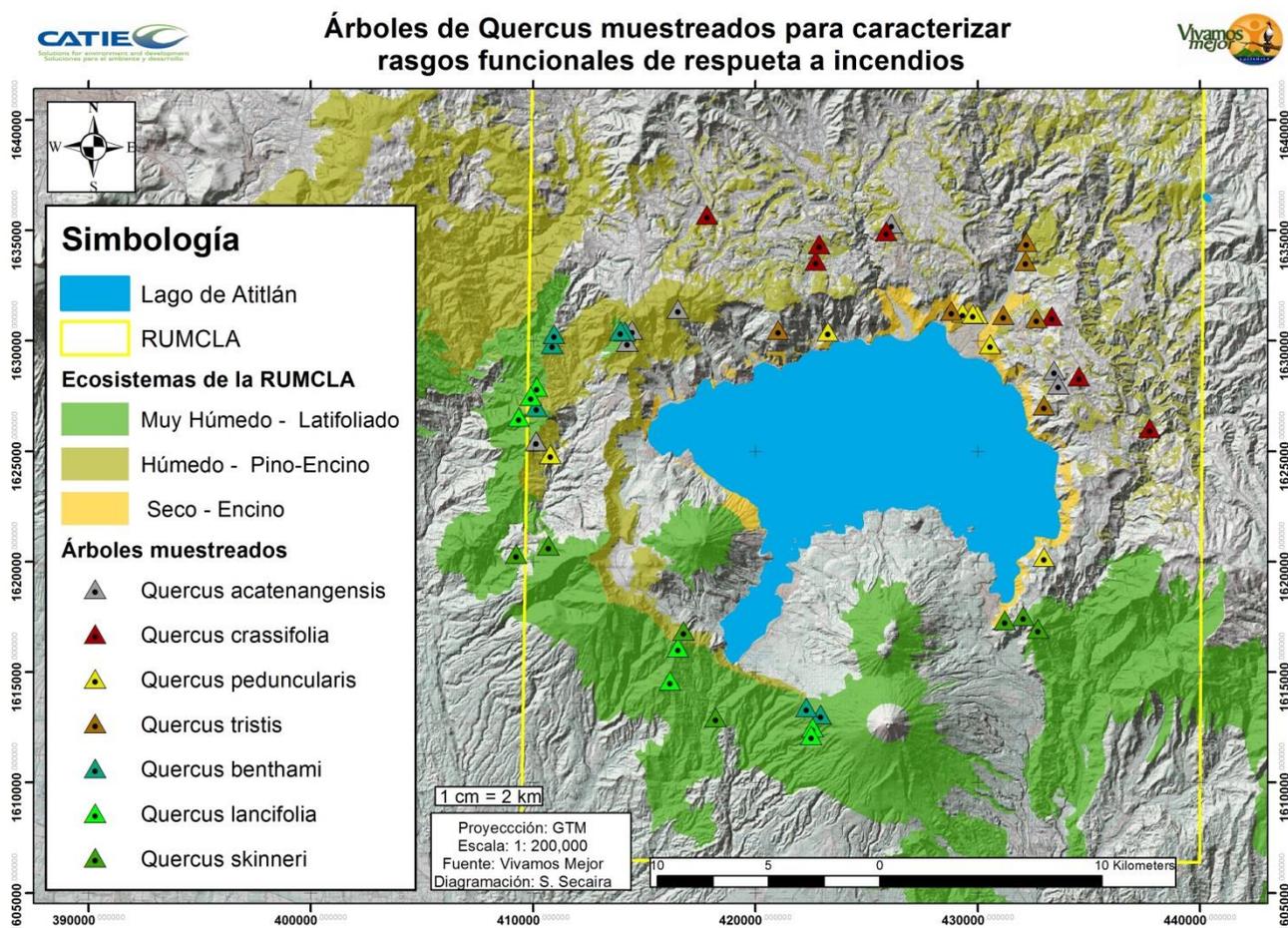


Figura 20. Árboles muestreados para la medición de rasgos funcionales relacionados a incendios forestales en la Reserva de Usos Múltiples de la Cuenca del Lago de Atitlán, Guatemala

Se compararon los valores de rasgos funcionales foliares y de tallo entre las especies usando un ANDEVA. Se encontraron diferencias significativas entre especies para todos los rasgos foliares y de tallo (Cuadro 7). La covariable dap no fue significativa.

Las especies mostraron diferencias significativas en sus valores de área foliar, pero los patrones de diferencia no tuvieron relación con el bosque de origen. *Quercus crassifolia* (bosque húmedo de pino-encino) presentó las hojas más grandes mientras que *Q. lancifolia*, *Q. acatenangensis* y *Q.*

tristis, pertenecientes al bosque muy húmedo, húmedo y seco, respectivamente, presentaron las hojas más pequeñas.

Cuadro 7. Análisis de varianza univariado (ANDEVA) para la comparación de los rasgos funcionales entre especies: ■ bosque muy húmedo latifoliado, ■ bosque húmedo de pino-encino, ■ bosque seco de encino

Atributo		<i>Q. tristis</i>	<i>Q. peduncularis</i>	<i>Q. crassifolia</i>	<i>Q. acatenangensis</i>	<i>Q. benthamii</i>	<i>Q. lancifolia</i>	<i>Q. skinneri</i>	Prueba estadística	
									F-valor	P-valor
Foliar	Área foliar (AF; cm ²)	11,18 C	30,93 B	75,14 A	9,15 C	25,95 B	11,05 C	36,01 B	32,56	<0,001
	Área foliar específica (AFE; cm ² /g)	70,23 CD	65,83 D	51,88 E	67,89 D	84,21 B	79,93 BC	108,69 A	19,13	<0,001
Tallo	Densidad de madera (DM, g/cm ³)	0,68 ABC	0,67 ABC	0,63 BCD	0,60 D	0,62 CD	0,69 AB	0,69 A	2,90	<0,0185
	Grosor de corteza (GC; mm)	24,03 BC	22,00 C	25,89 B	32,57 A	9,14 D	9,09 D	8,86 D	59,00	<0,0001

En el caso del AFE, *Q. skinneri* mostró los valores más elevados, indicando que se encuentra en el extremo adquisitivo del espectro económico foliar de estas especies, con una media superior a los 100 cm²/g. Por el contrario, *Q. crassifolia* mostró los valores más bajos, indicando que se encuentra en el extremo conservativo con un valor promedio de cerca de 50 cm²/g. Considerando todas las especies y sus respectivos ecosistemas, se observó que las especies de bosque muy húmedo latifoliado (*Q. lancifolia*, *Q. skinneri* y *Q. benthamii*), presentaron los valores más altos de AFE asociados a un espectro más adquisitivo; mientras que las especies de bosques húmedos y secos presentan los valores más conservativos (*Q. tristis*, *Q. peduncularis*, *Q. acatenangensis* y *Q. crassifolia*).

En los rasgos funcionales de tallo también se observaron diferencias significativas en por lo menos una especie. En el caso del rasgo GC, las tres especies de bosques muy húmedos latifoliados (*Q. skinneri*, *Q. lancifolia* y *Q. benthamii*), presentaron cortezas significativamente más delgadas que las demás especies, en los tres casos con valores medios <10 mm. La especie con corteza más gruesa fue *Q. acatenangensis* seguida de *Q. crassifolia*, ambas de bosques húmedos de pino-encino. Las especies de bosque seco de encino (*Q. peduncularis* y *Q. tristis*), presentaron valores de grosor de corteza intermedios, la última con valores similares a *Q. crassifolia*. El rango de valores de DM no fue amplio, apreciándose diferencias significativas únicamente entre especies ubicadas en los extremos de este rango, en donde *Q. skinneri* presenta los valores de DM más altos y *Q. acatenangensis* los más bajos.

Existieron diferencias significativas entre especies con respecto a la distancia media a los incendios y la frecuencia de incendios en los últimos 20 años del lugar de los árboles de *Quercus* muestreados (Cuadro 8). Para ambos parámetros asociados al régimen de incendio se encontraron diferencias significativas entre especies (Cuadro 8). En promedio, las especies más lejanas a los incendios fueron *Q. lancifolia* y *Q. skinneri*, seguidas de *Q. benthamii*, las cuales corresponden a bosques muy húmedos latifoliados. No existió diferencia en la distancia media a incendios entre las especies *Q. acatenangensis*, *Q. crassifolia*, *Q. tristis* y *Q. peduncularis*; las primeras dos de bosques húmedos de pino – encino y las últimas dos de bosques secos de encinos. En el caso de la frecuencia de incendios se encontraron diferencias significativas entre la especie *Q. benthamii* y *Q. peduncularis*, *Q. tristis* y *Q. crassifolia* con un valor medio de 0,57 para *Q. benthamii* y entre 3,43 y 7,29 para las otras tres especies. Se puede apreciar que existe un rango en la frecuencia de incendios de los últimos 20 años entre las especies. De forma general, se muestra que en un extremo las especies de bosques muy húmedos latifoliados poseen la menor frecuencia de incendios, mientras que en el otro extremo las especies de bosque seco presentan la mayor frecuencia (Cuadro 8).

Cuadro 8. Análisis de varianza univariado (ANDEVA) para la comparación de métricas relacionadas al régimen de incendio entre especies: ■ bosque muy húmedo latifoliado, ■ bosque húmedo de pino-encino, ■ bosque seco de encino, Reserva de Usos Múltiples de la Cuenca del Lago de Atitlán, Guatemala

Atributo	<i>Q. tristis</i>	<i>Q. peduncularis</i>	<i>Q. crassifolia</i>	<i>Q. acatenangensis</i>	<i>Q. benthamii</i>	<i>Q. lancifolia</i>	<i>Q. skinneri</i>	Prueba estadística		
								F-valor	P – valor	
Régimen de incendio	Distancia media a un incendio (DMI, km)	12,96 _C	13,33 _C	12,96 _C	13,63 _C	16,56 _B	19,25 _A	20,01 _A	11,03	<0,001
	Frecuencia incendios en 20 años (FI, #/pixel)	3,43 _{AB}	7,29 _{AB}	4,14 _{AB}	1,57 _{BC}	0,57 _C	0,71 _{BC}	1,00 _{BC}	4,05	<0,0027

Se estimó el índice de correlación de Pearson entre todos los pares de variables de respuestas sobre los rasgos funcionales AF, AFE, DM, GC y las métricas sobre régimen de incendio DMI y FI de los árboles muestreados. Se encontraron correlaciones significativas únicamente entre DMI, GC y AFE. La distancia media de los árboles a los incendios (DMI) estuvo correlacionada negativamente con el grosor de la corteza y positivamente con el área específica foliar. Además, el GC mostró una correlación negativa con el AFE. De esta manera, los árboles más distantes en promedio a incendios poseen corteza delgada y hojas adquisitivas con altos valores de área foliar específica, y aquellos árboles más cercanos a incendios poseen corteza gruesa y hojas conservativas con valores de AFE más bajos (Cuadro9). En este cuadro únicamente se reportan las correlaciones significativas.

Cuadro 9. Índice de correlación de Pearson entre pares de variables

Atributos	DMI	GC	AFE
DMI	1		
GC	-0,66	1	
AFE	0,62	-0,59	1

Se profundizó en las relaciones entre el régimen de incendio y los rasgos funcionales foliares y de tallo de los árboles muestreados. Utilizando como tratamiento la variable cualitativa ordinal de ocurrencia de incendio, se compararon los valores de rasgos funcionales entre las categorías de ocurrencia de incendio alta, baja y media a través de un ANDEVA (Figura 21).

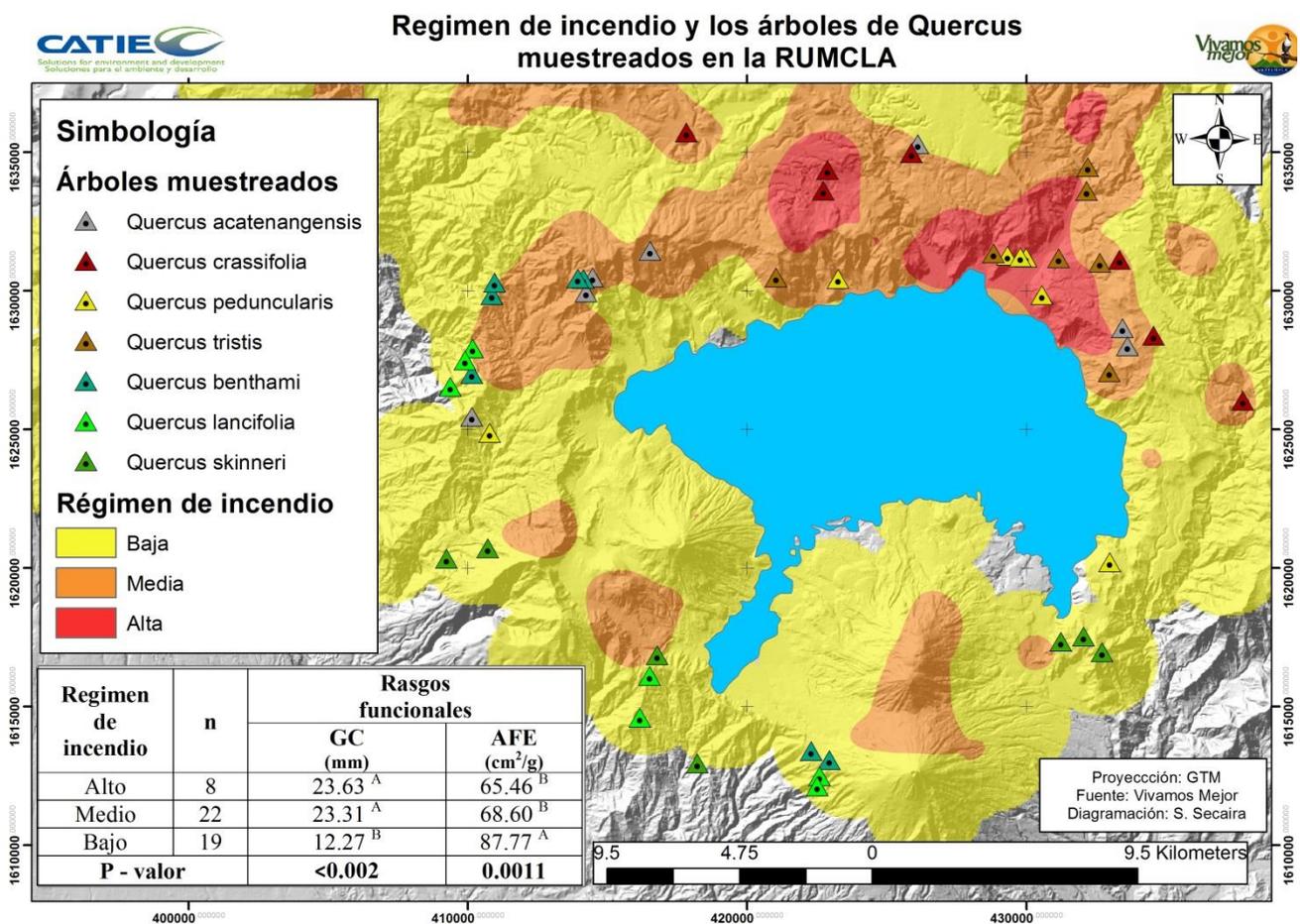


Figura 21. Mapa de probabilidad de ocurrencia de incendio y la comparación de rasgos entre los árboles muestreados de *Quercus* en cada categoría, Reserva de Usos Múltiples de la Cuenca del Lago de Atitlán, Guatemala. Únicamente se muestran los rasgos funcionales que presentaron diferencias significativas

Existió una diferencia significativa en el AFE y el GC de los árboles muestreados entre diferentes regímenes de incendio ($p=0,002$ y $p=0,0011$, respectivamente). Los árboles que se encuentran en área de régimen de incendio bajo poseen corteza delgada (12,27 mm) y los valores de AFE (87,77 cm²/g) más altos; mientras que los árboles en zonas de regímenes de incendio medio y alto presentan cortezas gruesas y bajos valores de AFE.

Utilizando estadística multivariada se agrupó a los árboles muestreados utilizando los rasgos AF, AFE, GC y DM. El dendrograma generado permitió identificar cinco tipos funcionales de árboles (Figura 22). Todos los grupos estuvieron compuestos por más de una especie. El primer grupo estuvo compuesto en su mayoría por árboles de *Q. acatenangensis*, especie propia de bosques húmedos de pino – encino, junto con un árbol de *Q. tristis*. Este grupo se caracteriza por valores altos de GC y AF (Figura 23). El segundo grupo estuvo compuesto por todos los árboles de la especie *Q. skinneri* y algunos de las especies *Q. benthamii* y *Q. lancifolia*. Estos son árboles con corteza delgada y altos valores de AFE que ocurren en bosques muy húmedos latifoliados. El tercer grupo estuvo compuesto exclusivamente por árboles de la especie *Q. crassifolia*. Este grupo se caracteriza por árboles con altos valores de GC y los valores más bajos y más altos de AFE y AF respectivamente, que ocurren en bosques húmedos de pino-encino. El cuarto grupo estuvo compuesto por todos los árboles de *Q. peduncularis*, y varios árboles de *Q. tristis* y *Q. acatenangensis*, además de un único árbol de *Q. crassifolia*. Este grupo se caracteriza por valores intermedios-altos de GC y valores intermedios-bajos de AFE. En su mayoría son especies típicas de bosque seco de encino y bosques de ecotono con el bosque húmedo de pino-encino. El quinto grupo se compuso por el resto de árboles de *Q. benthamii* y *Q. lancifolia*, ambas especies de bosques muy húmedos latifoliados. Este grupo se asemeja al dos, diferenciándose en valores ligeramente más altos en GC y menores en AFE. El análisis de varianza multivariado (MANOVA) indicó que los 5 grupos descritos muestran valores promedio de rasgos significativamente diferentes ($p=0,0001$).

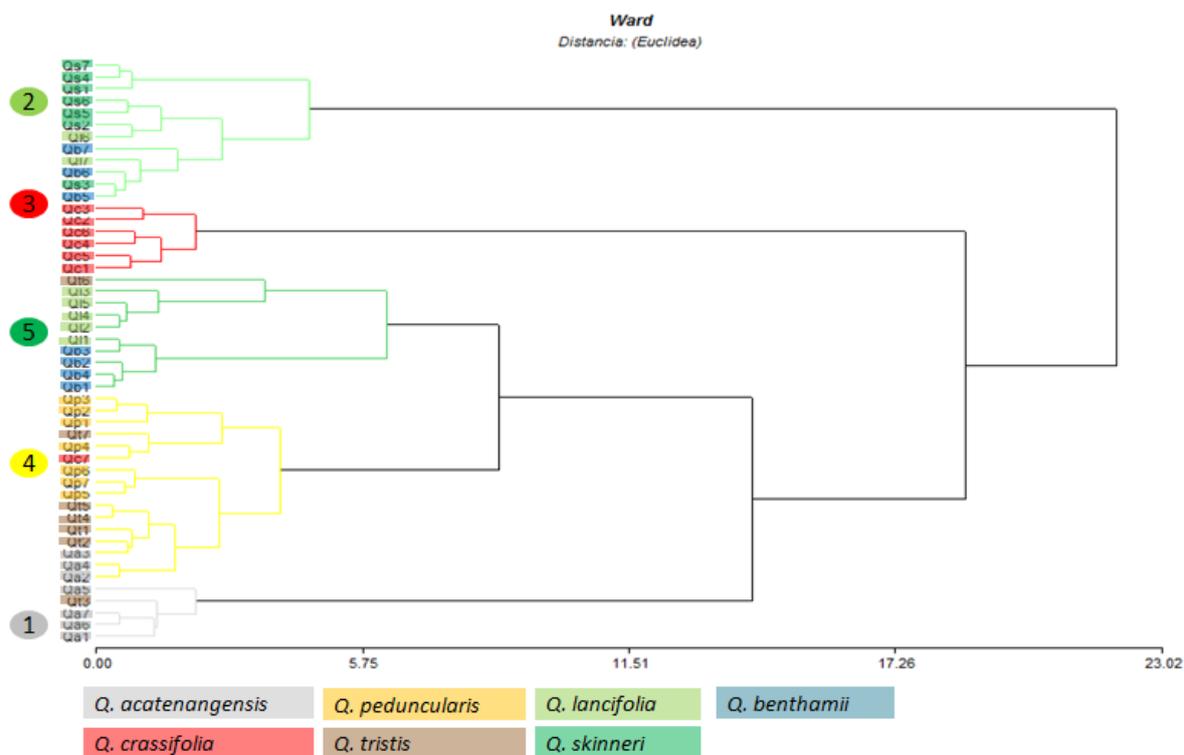


Figura 22. Dendrograma resultado del análisis de conglomerados para los 49 árboles muestreados a partir de los rasgos funcionales de área foliar, área específica foliar, grosor de corteza y densidad de madera, Reserva de Usos Múltiples de la Cuenca del Lago de Atitlán, Guatemala

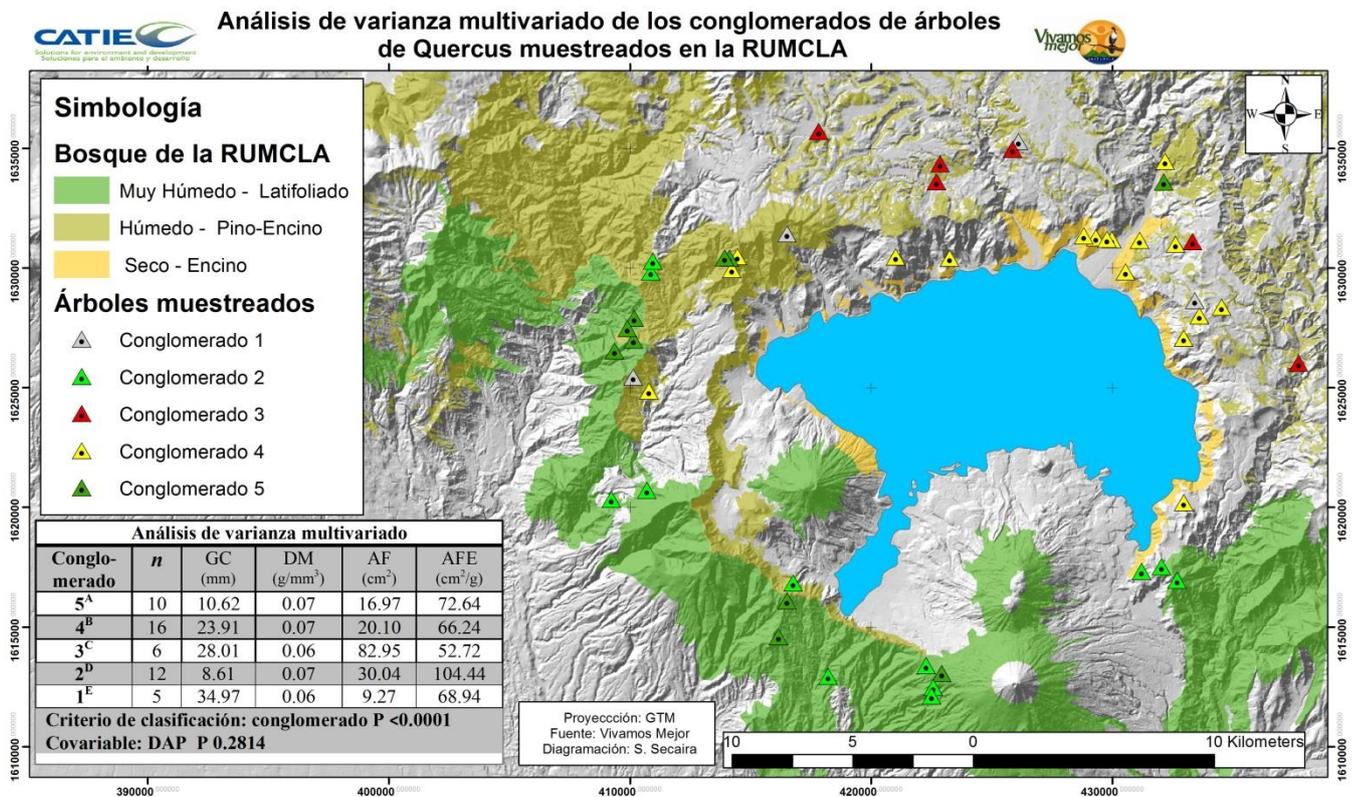


Figura 23. Ecosistemas de la Reserva de Usos Múltiples de la Cuenca del Lago de Atitlán, Guatemala y los árboles muestreados clasificados por conglomerado; un MANOVA de los valores de rasgos de los conglomerados (Figura 22) de árboles muestreados

A través de un análisis de componentes principales (PCA) se ordenaron los árboles en el espacio multivariado de los rasgos funcionales con la finalidad de profundizar en la estructura de los datos y dilucidar posibles *trade-offs* entre árboles. El PCA explicó el 70% de la varianza en la estructura de los datos en los primeros dos ejes (Figura 24).

El CP 1 (46%) representa un espectro de estrategias que va de árboles de madera densa, AFE alta y GC delgada, propios de bosque muy húmedos latifoliados, a árboles de madera menos densa, AFE bajo y corteza gruesa, correspondientes a especies de bosque húmedo de pino – encino (Figura 24) Este espectro sugiere que la densidad de la madera y el área foliar específica están relacionados de forma positiva. Así mismo, estos dos rasgos funcionales están relacionados de forma negativa con el grosor de corteza. El CP 2 (24%) se interpreta como un espectro secundario que explica principalmente la variabilidad en el área foliar de los árboles (Figura 24)

Los árboles de las especies *Quercus skinneri*, *Q. benthamii* y *Q. lancifolia*, característicos de bosques muy húmedos latifoliados y en su mayoría representados en los grupos funcionales 2 y 5, se caracterizaron por valores bajos de grosor de corteza y valores altos de área foliar específica y densidad de madera y se ubican sobre los valores negativos del CP1. Por el contrario, los árboles de *Q. acatenangensis* y *Q. crassifolia*, característicos de bosques húmedos de pino-encino y que en su mayoría conforman los grupos funcionales 1 y 3, se caracterizaron por altos grosores de corteza y bajos valores de área foliar específica y densidad de madera, ubicándose sobre los valores positivos del CP1. Sin embargo, sobre el CP2 es posible diferenciar ambas especies en relación al tamaño del área foliar; *Q. crassifolia*, sobre valores positivos del CP2, con hojas más grandes, y *Q. acatenangensis* sobre valores positivos del CP2 con hojas más pequeñas. En el espectro formado

por los rasgos funcionales AFE, DM y GR de *Q. tristis* y *Q. peduncularis* presentan valores intermedios; estas especies forman parte de bosques secos dominados por encinos.

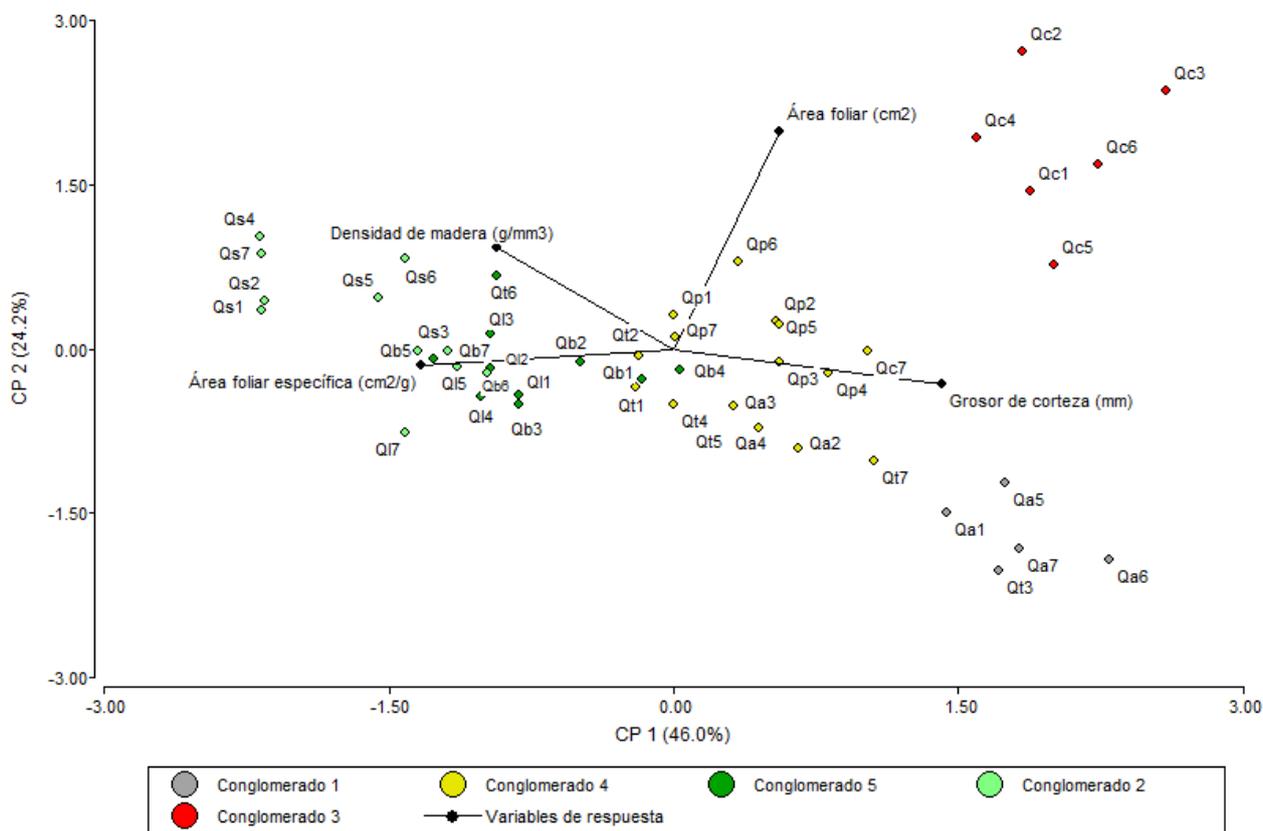


Figura 24. Análisis de componentes principales de los árboles muestreados en función de sus rasgos funcionales. La inicial de cada árbol denota su identificación taxonómica y el número respectivo de muestra. Los diferentes colores denotan el grupo funcional al que pertenecen según el análisis de conglomerados (Figura 22).

4. Discusión

El objetivo del presente estudio fue caracterizar rasgos funcionales de respuesta a incendios en siete especies de *Quercus* de diferentes ecosistemas de montaña del altiplano guatemalteco y relacionarlos con el régimen de incendio. Utilizando los árboles como unidad de muestreo, se midieron rasgos funcionales foliares y de tallo y se determinaron métricas sobre el régimen de incendio donde estos ocurren. Se encontraron relaciones significativas entre los rasgos de las especies, los ecosistemas y el régimen de incendio, y se apoya la hipótesis de que el régimen de incendios, a pesar de ser de origen antrópico, ha funcionado como filtro ambiental, seleccionando en las especies de *Quercus* rasgos funcionales de protección que no necesariamente obedecen a relaciones filogenéticas.

***Quercus* en los ecosistemas de montaña de Guatemala**

Quercus es un género de amplia distribución en el hemisferio norte del planeta con más de 400 especies y que forma parte importante de la composición florística de múltiples ecosistemas (Valencia-A. 2004). En Guatemala, desde los primeros estudios botánicos, se ha mencionado a *Quercus* como un género altamente diverso en los bosques del país (Müller 1942, Standley y Steyermark 1952). El área de estudio no es la excepción, encontrándose múltiples especies en una región geográfica relativamente pequeña, en especial en lugares con rápido recambio de especies entre ecosistemas (Quezada *et ál.* 2016). A pesar de que la taxonomía ha cambiado a través del tiempo con modificaciones en el nombre científico (Valencia-A. 2004, Quezada *et ál.* 2016), la mayoría de las especies consideradas en este estudio fueron identificadas de forma contundente según las descripciones botánicas.

La distribución geográfica de *Quercus* en los diferentes ecosistemas del área de estudio coincidió con lo reportado por Cavender-Bares *et ál.* (2004), Valencia-A. (2004), Pérez-Razmos *et ál.* (2014), Hipp *et ál.* (2018). A pesar de que cada especie ocurre de forma casi exclusiva en cada ecosistema, especies de diferentes ecosistemas se traslapan en ecotonos. En el área de estudio este género abarca un amplio espectro de condiciones climáticas desde lo muy húmedo hasta lo subhúmedo. En la fase de campo se logró discriminar hasta nueve especies diferentes en 1 km² en una región de ecotono abrupto entre ecosistemas. Así mismo, las especies de diferentes secciones taxonómicas (*Lobatae* y *Quercus*) poseen distribución simpátrica en diferentes ecosistemas. En los bosques muy húmedos latifoliados ocurrieron las especies *Q. skinneri* (Secc. *Quercus*), *Q. benthamii* (Secc. *Quercus*) y *Q. lancifolia* (Secc. *Lobatae*). En los bosques de encinos en áreas sub-húmedas cohabitan *Q. tristis* (Secc. *Quercus*) y *Q. peduncularis* (Secc. *Lobatae*). En los bosques de pino – encino, húmedos en su mayoría, ocurrieron las especies *Q. acatenangensis* (Secc. *Quercus*), *Q. crassifolia* (Secc. *Quercus*) y *Q. rugosa* (Secc. *Lobatae*); aunque esta última especie no fue considerada en este estudio.

Por ocurrir en múltiples gradientes biofísicos, *Quercus* ha sido ampliamente estudiado para comprender los ensambles vegetales de comunidades ecológicas (Sisó *et ál.* 2001, Cavender-Bares *et ál.* 2004, Gouveia y Freitas 2009, Sun *et ál.* 2016, Du *et ál.* 2017). Algunos de estos estudios abordan el efecto del régimen de fuego sobre el ensamble de *Quercus* (Cavender-Bares *et ál.* 2004). Sin embargo, no se encontraron estudios que incluyeran las especies consideradas en esta investigación, por lo que el presente estudio contribuye al conocimiento sobre cómo el régimen de incendio contribuye en explicar el ensamble de *Quercus* en los ecosistemas del altiplano y la cadena volcánica de Guatemala; apoyando también a la planificación para la conservación del área protegida, al brindar un marco conceptual para considerar a la ecología del fuego en esta tarea (Myers 2006).

Rasgos funcionales de *Quercus* en los ecosistemas de montaña

El estudio demostró que las especies de *Quercus* en los ecosistemas de montaña de Guatemala presentan diferencias significativas en los rasgos funcionales evaluados, llegando a reflejar la pertenencia de las especies a los ecosistemas en las que estas se distribuyen. Las diferencias entre especies y ecosistemas variaron según el rasgo evaluado. Por ejemplo, el tamaño de las hojas de las especies de *Quercus* varía entre grande (*Q. crassifolia*), mediano (*Q. peduncularis*, *Q. skinneri* y *Q. benthamii*) y pequeño (*Q. tristis* y *Q. lancifolia*); sin embargo, no existe correspondencia entre el

área foliar de las especies y los ecosistemas donde estas ocurren, de manera que el rasgo funcional de tamaño de las hojas en *Quercus* no parece ser explicado por el filtro ambiental asociado al ecosistema como proponen Cornwell y Ackerly (2009).

Las diferencias observadas en los valores de AFE de las especies de *Quercus* evaluadas indican, en cambio, que existe un espectro de economía foliar que refleja las estrategias de uso de recursos de los árboles en las diferentes comunidades o tipos de bosque presentes (Asner *et ál.* 2016). Considerando los espectros foliares globales en los que se reconoce un *trade-off* entre la adquisición de recursos y las estrategias de almacenamiento resumido en estrategias adquisitivas y conservativas (Wigley *et ál.* 2016), las especies del género *Quercus* en general caen dentro de la categoría de estrategias conservativas debido a rasgos de AFE con bajos valores. A pesar de ello, entre las especies evaluadas se observó un espectro de valores de AFE que variaron desde 50 cm²/g, los más conservativos, hasta mayores a 100 cm²/g, los más adquisitivos, valores que respectivamente concuerdan con árboles de especies de lugares muy húmedos y especies de bosques húmedos y subhúmedos. Con base en lo anterior, y a diferencia del AF, los resultados de este estudio muestran que existen diferencias significativas en el valor de AFE entre especies que sugieren la existencia de un filtro ambiental asociado a los ecosistemas a lo largo de un gradiente de humedad (Díaz y Cabido 2001, Cornwell y Ackerly 2009, Wigley *et ál.* 2016).

Los valores de densidad de madera para el género fueron similares a lo esperado según la literatura (Cavender-Bares *et ál.* 2004, Chave *et ál.* 2009), con valores entre 0,60 g/cm³ y 0,70 g/cm³; valores que corresponden a regiones subtropicales como el área de estudio. Sin embargo, a pesar de que existieron diferencias significativas entre las especies ($p=0,0187$), la variación fue sutil ($F=2,90$), apreciándose esta únicamente en los extremos (*Q. skinneri* con 0,69 g/cm³ y *Q. acatenangensis* con 0,60 g/cm³), sin reflejar diferencias de pertenencia de las especies a un ecosistema o clado particular. Al igual que con los rasgos foliares, se ha propuesto que los rasgos de tallo pueden ser definidos en un espectro de economía de la madera, en el que existe un *trade-off* entre funciones ecológicas de resistencia a embolismo, eficiencia en conducción y soporte mecánico (Chave *et ál.* 2009). Sin embargo, por la diferencia sutil en la DM y los pocos rasgos de madera considerados en este estudio, no se logra indagar sobre la aplicabilidad de este espectro para *Quercus* en el área de estudio.

El GC fue el rasgo funcional que presentó las diferencias más significativas entre las especies de *Quercus* en el área de estudio ($P = 0,0001$, $F = 59,00$), y que además reflejaron de manera evidente el ecosistema de donde proceden. Los bosques muy húmedos latifoliados presentaron las cortezas más delgadas (*Q. lancifolia*, *Q. skinneri* y *Q. benthamii*), los bosques sub-húmedos de encino los valores intermedios (*Q. tristis* y *Q. peduncularis*) y los de bosque húmedo de pino-encino las cortezas más gruesas (*Q. acatenangensis* y *Q. crassifolia*). Esto concuerda con Myers (2006) y su clasificación de los ecosistemas en función de su relación con los incendios y las adaptaciones de las especies presentes. Las especies de ecosistemas sensibles al fuego (bosque muy húmedo latifoliado) presentan pocas adaptaciones al fuego; en estos ecosistemas los incendios son infrecuentes por lo que se considera que esta perturbación no ha funcionado como filtro ambiental (Myers 2006, Díaz y Cabido 2001); mientras que especies de bosques dependientes del fuego (bosque húmedo de pino-encino) presentan adaptaciones a los incendios, implicando un filtro ambiental debido al régimen de perturbación que implican los incendios (Myers 2006, Díaz y Cabido 2001).

Correlación entre rasgos funcionales y el régimen de incendios

Se comprende al régimen de incendios como los patrones espacio – temporales que ejercen los incendios en los paisajes (Oddi 2018, Mckenzie y Kennedy 2011). Para describirlos se utilizan parámetros en función al objetivo en cuestión y la disponibilidad de datos (Krebs *et ál.* 2010). En el presente estudio, a cada árbol de *Quercus* muestreado se le asoció dos métricas sobre el régimen de incendio: la distancia media a todos los incendios ocurridos en el periodo 1999 – 2019 y la frecuencia de incendio en el área utilizando un pixel 1 km² (Cuadro 6). Se observaron diferencias significativas entre especies con respecto a estas métricas, así como una clara relación con el ecosistema de procedencia de cada especie.

La correlación entre rasgos funcionales ha sido utilizada como una forma de identificar estrategias de sobrevivencia ante gradientes ambientales (Cornwell y Ackerly 2009). A pesar de que estudios han correlacionado la densidad de la madera con el área foliar demostrando una relación negativa, (Wright *et ál.* 2007), esto no se apoya en el presente estudio pues no encontramos correlación entre la DM y el AF. Sin embargo, se concuerda con este mismo estudio en que no se encontró correlación entre AFE y DM.

Se ha demostrado que los incendios funcionan como un filtro ambiental, seleccionando atributos de rasgos funcionales (Dantas y Pausas 2013, Catry *et ál.* 2012, Varner *et ál.* 2016). Múltiples estudios soportan la idea de que existe una clara relación entre el régimen de incendio y los valores del grosor de corteza (Cavender-Bares y Reich 2012, Lawes *et ál.* 2013, Poorter *et ál.* 2014, Pausas 2015). Esta investigación concuerda con estos resultados, demostrando que existe una diferencia significativa en los rasgos de los árboles que habitan en diferentes regímenes de incendio, de manera que árboles en regímenes de incendio alto y medio tienen cortezas más gruesas que aquellos que habitan en regímenes de incendio bajo. Aunque se encontró que árboles de régimen de incendio bajo tienen AFE más alta que aquellos de categorías de regímenes de incendio media y baja, no encontramos estudios que relacionen el AFE con diferentes regímenes de incendio.

La correlación encontrada entre el GC, el AFE y la DMI respalda la hipótesis de que existe un espectro de estrategias de adaptación al fuego en el ensamble de *Quercus* de los ecosistemas de montaña y cadena volcánica de Guatemala. La correlación negativa entre GC y AFE, la correlación positiva entre AFE y DMI, y la correlación negativa entre GC y DMI (Cuadro 9), demuestra que los árboles distantes a incendios poseen corteza delgada y altos valores de área foliar específica (adquisitivos); mientras que los árboles cercanos a incendios poseen corteza gruesa y bajos valores de área foliar específica (conservativos).

Ensamble de *Quercus* en las montañas y cadena volcánica de Guatemala

Se ha propuesto que cuando los rasgos funcionales de plantas están correlacionados, pueden constituir una estrategia ecológica (Wright *et ál.* 2007). Al conocer e identificar estas dimensiones, se puede conocer las razones de por qué estas combinaciones son favorecidas y que *trade-offs* existen entre los rasgos funcionales a lo largo de gradientes ambientales (Westoby *et ál.* 2002, Wright *et ál.* 2007). Más allá, Cavender-Bares *et ál.* 2004 proponen que el género *Quercus* se especializa a diferentes nichos ecológicos a través de un *trade-off* entre rasgos funcionales. En el presente estudio proponemos que en los ecosistemas de montaña de Guatemala existe un espectro

de estrategias en *Quercus* de adaptación al fuego basado en rasgos funcionales de GC y AFE y que estos no responden a relaciones interespecíficas.

Se propone que el ensamble de *Quercus* en el área de estudio es el resultado no sólo de un filtro climático, como el esperado por múltiples estudios (Zhu *et ál.* 2012), sino que el régimen de incendio explica patrones de rasgos funcionales en un espectro. Existe un *trade-off* entre AFE y GC en las especies de *Quercus* a lo largo de un gradiente de régimen de incendios como el mostrado en el CP1 (Figura 24) y el ANDEVA (Figura 21). A mayor régimen de incendios, mayor el grosor de la corteza y menor el área foliar específica. Esto concuerda con lo propuesto por Pausas (2015), donde a mayor grosor de corteza, mayor el régimen de incendios.

Los tipos funcionales de plantas lo componen grupos de especies que muestran respuestas similares al ambiente y poseen efectos similares en el efecto de los ecosistemas. La agrupación de estas se basa en atributos comunes y no necesariamente en relaciones filogenéticas (Díaz y Cabido 2001). Esto concordó con lo encontrado en este estudio debido a que la agrupación de árboles en el dendrograma (Figura 22) no fue exclusiva por especie, y mucho menos por sección. Lo observado en campo en este estudio refleja los resultados propuestos por Hipp *et ál.* (2018), que muestran que ha existido una diversificación simpátrica paralela de diferentes clados de *Quercus* en diferentes ecosistemas. Derivado de esto y considerando que los incendios son un régimen de perturbación importante para las montañas de Mesoamérica que han existido por miles de años (Myers 2006, Monzón *et ál.* 2008), se hace la pregunta de si el fuego no es una factor que ha contribuido con esta diversificación a pesar de ser un régimen de perturbación antrópico.

5. Conclusiones

En los ecosistemas de montaña de Guatemala, el género *Quercus* posee un espectro de estrategias de adaptación al fuego, existiendo un *trade – off* entre rasgos el área foliar específica y el grosor de corteza; en áreas con mayor régimen de incendios las especies presentan corteza gruesa y bajos valores de área foliar específica, reflejando valores conservativos.

Las especies de *Quercus* adaptadas a incendios en los ecosistemas de montañas de Guatemala incluyen *Q. crassifolia*, *Q. acatenangensis*, *Q. tristis* y *Q. peduncularis*; mientras que las especies *Q. skinneri*, *Q. benthamii* y *Q. lancifolia* no poseen adaptaciones al fuego.

Existió diferencia en rasgos foliares y de tallo entre las especies de *Quercus* estudiadas. La diferencia significativa más marcada correspondió al GC y al AF; mientras que la diferencias en la densidad de la madera fue sutil.

Las diferencias significativas entre las especies de los rasgos funcionales AFE y GC coincidieron con los ecosistemas donde habitan las especies; el área foliar, a pesar de mostrar diferencia significativa entre especies, no reflejó patrones ambientales.

Existe distribución simpátrica de las especies de *Quercus* de diferentes secciones taxonómicas (*Quercus* y *Lobatae*) en los diferentes ecosistemas.

6. Literatura citada

- Asner, GP; Knapp, DE; Anderson, CB; Martin, RE; Vaughn, N. 2016. Large-scale climatic and geophysical controls on the leaf economics spectrum. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 113(28):E4043-E4051. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.1604863113>.
- CATIE (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza). 2011. Valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos. Casanoves, F; Pla, L; Di Rienzo, J (eds.). Turrialba, s.e. 119 p.
- Catry, FX; Moreira, F; Pausas, JG; Fernandes, PM; Rego, F; Cardillo, E; Curt, T. 2012. Cork oak vulnerability to fire: The role of bark harvesting, tree characteristics and abiotic factors. *PLoS ONE* 7(6):1-9. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0039810>.
- Cavender-Bares, J; Ackerly, DD; Baum, DA; Bazzaz, FA. 2004. Phylogenetic overdispersion in Floridian oak communities. *American Naturalist* 163(6):823-843. DOI: <https://doi.org/10.1086/386375>.
- Cavender-Bares, J; Kitajima, K; Bazzaz, F. 2004. Multiple Trait Associations in Relation to Habitat Differentiation among 17 Floridian Oak Species multiple trait associations in relation to habitat differentiation among 17 floridian oak species. *Ecological Monographs* 74(4):635-662.
- Cavender-Bares, J; Reich, PB. 2012. Shocks to the system: Community assembly of the oak savanna in a 40-year fire frequency experiment. *Ecology* 93(8 SPEC. ISSUE):52-69.
- Chapin, S; Matson, P; Mooney, H. 2002. *Ecosystem Ecology*. Nueva York, Springer-Verlag New York, Inc. 398 p.
- Chave, J; Coomes, D; Jansen, S; Lewis, SL; Swenson, NG; Zanne, AE. 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters* 12(4):351-366. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01285.x>.
- CONAP (Consejo Nacional de Áreas Protegidas). 2007. Plan Maestro de la Reserva de Uso Múltiple Cuenca del Lago de Atitán 2007-2011. Ciudad de Guatemala, Guatemala, s.e.
- Contreras-Medina, R; Luna-Vega, I. 2007. Species richness, endemism and conservation of Mexican gymnosperms. *Biodiversity and Conservation* 16(6):1803-1821. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10531-006-9072-3>.
- Cornwell, WK; Ackerly, DD. 2009. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs* 79(1):109-126. DOI: <https://doi.org/10.1890/07-1134.1>.
- Dantas, VDL; Pausas, JG. 2013. The lanky and the corky: Fire-escape strategies in savanna woody species. *Journal of Ecology* 101(5):1265-1272. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12118>.

Díaz, S; Cabido, M. 2001. Vive la différence: Plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution* 16(11):646-655. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02283-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02283-2).

Díaz, S; Demissew, S; Carabias, J; Joly, C; Lonsdale, M; Ash, N; Larigauderie, A; Adhikari, JR; Arico, S; Báldi, A; Bartuska, A; Baste, IA; Bilgin, A; Brondizio, E; Chan, KMA; Figueroa, VE; Duraiappah, A; Fischer, M; Hill, R; Koetz, T; Leadley, P; Lyver, P; Mace, GM; Martin-Lopez, B; Okumura, M; Pacheco, D; Pascual, U; Pérez, ES; Reyers, B; Roth, E; Saito, O; Scholes, RJ; Sharma, N; Tallis, H; Thaman, R; Watson, R; Yahara, T; Hamid, ZA; Akosim, C; Al-Hafedh, Y; Allahverdiyev, R; Amankwah, E; Asah, TS; Asfaw, Z; Bartus, G; Brooks, AL; Caillaux, J; Dalle, G; Darnaedi, D; Driver, A; Erpul, G; Escobar-Eyzaguirre, P; Failler, P; Fouda, AMM; Fu, B; Gundimeda, H; Hashimoto, S; Homer, F; Lavorel, S; Lichtenstein, G; Mala, WA; Mandivenyi, W; Matczak, P; Mbizvo, C; Mehrdadi, M; Metzger, JP; Mikissa, JB; Moller, H; Mooney, HA; Mumby, P; Nagendra, H; Nesshover, C; Oteng-Yeboah, AA; Pataki, G; Roué, M; Rubis, J; Schultz, M; Smith, P; Sumaila, R; Takeuchi, K; Thomas, S; Verma, M; Yeo-Chang, Y; Zlatanova, D. 2015. The IPBES Conceptual Framework - connecting nature and people. *Current Opinion in Environmental Sustainability* 14:1-16. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.cosust.2014.11.002>.

Dix, M; Medinilla, O; Castellanos, E. 2003. Diagnóstico ecológico-social en la cuenca de atitlán. Ciudad de Guatemala, Guatemala.

Du, B; Ji, H; Peng, C; Liu, X; Liu, C. 2017. Altitudinal patterns of leaf stoichiometry and nutrient resorption in *Quercus variabilis* in the Baotianman Mountains, China. *Plant and Soil* 413(1-2):193-202. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11104-016-3093-9>.

Gouveia, AC; Freitas, H. 2009. Modulation of leaf attributes and water use efficiency in *Quercus suber* along a rainfall gradient. *Trees - Structure and Function* 23(2):267-275. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00468-008-0274-z>.

Graves, SJ; Rifai, SW; Putz, FE. 2014. Outer bark thickness decreases more with height on stems of fire-resistant than fire-sensitive Floridian oaks (*Quercus* spp.; Fagaceae). *American Journal of Botany* 101(12):2183-2188. DOI: <https://doi.org/10.3732/ajb.1400412>.

Harvey, WJ; Nogué, S; Stansell, N; Petrokofsky, G; Steinman, B; Willis, KJ. 2019. The Legacy of Pre-Columbian Fire on the Pine-Oak Forests of Upland Guatemala (en línea). *Frontiers in Forests and Global Change* 2(July). DOI: <https://doi.org/10.3389/ffgc.2019.00034>.

Hipp, AL; Manos, PS; González-Rodríguez, A; Hahn, M; Kaproth, M; McVay, JD; Avalos, SV; Cavender-Bares, J. 2018. Sympatric parallel diversification of major oak clades in the Americas and the origins of Mexican species diversity. *New Phytologist* 217(1):439-452. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.14773>.

Krebs, P; Pezzatti, GB; Mazzoleni, S; Talbot, LM; Conedera, M. 2010. Fire regime: History and definition of a key concept in disturbance ecology. *Theory in Biosciences* 129(1):53-69. DOI: <https://doi.org/10.1007/s12064-010-0082-z>.

Lawes, MJ; Midgley, JJ; Clarke, PJ. 2013. Costs and benefits of relative bark thickness in relation to fire damage: A savanna/forest contrast. *Journal of Ecology* 101(2):517-524. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12035>.

- Mckenzie, D; Kennedy, MC. 2011. The Landscape ecology of fire. Seattle, Springer Science & Business Media, vol.48. p. 48-6882-48-6882 DOI: <https://doi.org/10.5860/choice.48-6882>.
- Monzón, CM; Estuardo, A; Girón Solórzano, R. 2008. Evaluación De La Situación Del Fuego En El Altiplano Central De Guatemala. .
- Müller, CH. 1942. Central American Species of Quercus. Washington D. C., United States Government Printing Office.
- Myers, RL. 2006. Convivir con el fuego—Manteniendo los ecosistemas y los medios de subsistencia mediante el Manejo Integral del Fuego. Tallahassee, s.e.
- Oddi, F. 2018. Fire Regime Study. Wildfires and Wildland-Urban Interface (WUI) Fires. . Bariloche, Río Negro, Argentina, Springer, Cham. 12. p. DOI: https://doi.org/https://doi.org/10.1007/978-3-319-51727-8_73-1.
- Pausas, JG. 2015. Bark thickness and fire regime. *Functional Ecology* 29(3):315-327. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12372>.
- Pérez-Harguindeguy, N; Díaz, S; Garnier, E; Lavorel, S; Poorter, H; Jaureguiberry, P; Bret-Harte, MS; Cornwell, WK; Craine, JM; Gurvich, DE; Urcelay, C; Veneklaas, EJ; Reich, PB; Poorter, L; Wright, IJ; Ray, P; Enrico, L; Pausas, JG; de Vos, AC; Buchmann, N; Funes, G; Quétier, F; Hodgson, JG; Thompson, K; Morgan, HD; ter Steege, H; Sack, L; Blonder, B; Poschlod, P; Vaieretti, M V.; Conti, G; Staver, AC; Aquino, S; Cornelissen, JHC. 2013. Corrigendum to: New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61:167-234. DOI: https://doi.org/10.1071/bt12225_co.
- Pérez-Razmos, 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.
- Poorter, L; Mcneil, A; Hurtado, VH; Prins, HHT; Putz, FE. 2014. Bark traits and life-history strategies of tropical dry- and moist forest trees. *Functional Ecology* 28(1):232-242. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12158>.
- Projects, C; Green, A. 2007. Changing Biodiversity and Ecosystem Functioning. *Health* (San Francisco) :1-57.
- Quezada, ML; Rodas, L del R; Marroquín-Tintí, AA. 2016. Diversidad de encinos en Guatemala; una alternativa para bosques energéticos, seguridad alimentaria y mitigación al cambio climático. Fase I. Las Verapaces y Petén. Guatemala, s.e.
- Quintana-Ascencio, PF; Gonzalez-Espinosa, M. 1993. Afinidad fitogeográfica y papel sucesional de la flora leñosa de los bosques de pino-encino de los Altos de Chiapas, México. *Acta Botanica Mexicana* 21:43. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm21.1993.667>.
- Ramírez-Marcial, N; Ochoa-Gaona, S; Gonzalez-Espinosa, M; Quintana-Ascencio, PF. 1998. Análisis Florístico y Sucesional en la Estación Biológica Cerro Huitepec, Chiapas, México. *Acta Botanica Mexicana* 44:59-85.

- Rodas Duarte, L; Quezada, ML; Valencia, S; Marroquín, A; Hernández, BA; Martínez, JR. 2018. Encinos de Guatemala. Primera Ed. Rodas-Duarte, L; Quezada, ML (eds.). Ciudad de Guatemala, Guatemala, Universidad de San Carlos de Guatemala. 133 p.
- Salgado -Negreat, B. 2016. La Ecología Funcional como aproximación, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones. Primera ed. Humboldt, A von (ed.). Bogotá, s.e. 236 p.
- Sisó, S; Camarero, J; Gil-Pelegrín, E. 2001. Relationship between hydraulic resistance and leaf morphology in broadleaf *Quercus* species: A new interpretation of leaf lobation. *Trees - Structure and Function* 15(6):341-345. DOI: <https://doi.org/10.1007/s004680100110>.
- Standley, P; Steyermark, J. 1952. Flora de Guatemala. Chicago, Chicago Natural History Museum, vol.24. p. 14-21.
- Sun, X; Kang, H; Chen, HYH; Du, B; Yin, S; Zhou, X; Searle, EB; Liu, C. 2016. Phenotypic plasticity controls regional-scale variation in *Quercus variabilis* leaf $\delta^{13}C$. *Trees - Structure and Function* 30(4):1445-1453. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00468-016-1380-y>.
- Valencia-A., S. 2004. Diversidad del género *Quercus* (Fagaceae) en México. *Botanical Sciences* 75:33-53. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.1692>.
- Varner, JM; Kane, JM; Hiers, JK; Kreye, JK; Veldman, JW. 2016. Suites of fire-adapted traits of oaks in the Southeastern USA: Multiple strategies for persistence. *Fire Ecology* 12(2):48-64. DOI: <https://doi.org/10.4996/fireecology.1202048>.
- Westoby, M; Falster, DS; Moles, AT; Vesk, PA; Wright, IJ. 2002. Plant ecological strategies: Some Leading Dimensions of Variation Between Species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33:125-159. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150452>.
- Wigley, BJ; Slingsby, JA; Díaz, S; Bond, WJ; Fritz, H; Coetsee, C. 2016. Leaf traits of African woody savanna species across climate and soil fertility gradients: evidence for conservative versus acquisitive resource-use strategies. *Journal of Ecology* 104(5):1357-1369. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12598>.
- Wright, IJ; Ackerly, DD; Bongers, F; Harms, KE; Manriquez, GI; Ramos, MM; Mazer, SJ; Landau, HCM; Paz, H; Nigel, CA; Poorter, L; Silman, MR; Vriesendorp, CF; Webb, CO. 2007. Relationships Among Ecologically Important Dimensions of Plant Trait. *Annals of Botany* 99 (5):10003-1015. DOI: <https://doi.org/10.1093/aob/mcl066>.
- Zhu, Y; Kang, H; Xie, Q; Wang, Z; Yin, S; Liu, C. 2012. Pattern of leaf vein density and climate relationship of *Quercus variabilis* populations remains unchanged with environmental changes. *Trees - Structure and Function* 26(2):597-607. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00468-011-0624-0>.
- Zizumbo, D; Flores, A; Colunga, P. 2012. The Archaic Diet in Mesoamerica : Incentive for Milpa Development and Species Domestication 1. *Economic Botany* 66(4):328-343.