

Diversidad de Helechos (Monilophyta) en el Corredor del Bosque Nuboso, Baja Verapaz, Guatemala:

Distribución y Manejo de las Áreas Protegidas

Los bosques nubosos son ecosistemas biológicamente diversos y altamente amenazados. La principal estrategia de conservación de las especies en Guatemala es la creación de áreas protegidas y algunos corredores biológicos, aunque no se evalúa la eficacia de esta forma de manejo. Se estudió la diversidad de helechos (Monilophyta) en el Corredor del Bosque Nuboso, utilizando 80 parcelas distribuidas en ocho áreas protegidas. En cada parcela se registraron las especies de helechos presentes y los valores de siete variables ambientales: altitud, pendiente, orientación de la pendiente, área basal, altura del dosel, porcentaje de cobertura y densidad de árboles. Se encontraron 128 especies de helechos pertenecientes a 42 géneros y 18 familias, lo que equivale al 93% de las especies esperadas (Jacknife 2), y al 19.3% de las especies conocidas en Guatemala. Se reportan tres nuevos registros de especies para el país, la presencia de un helecho endémico local y varias especies amenazadas de extinción. La distribución de algunas especies se relacionó con algunas variables (altitud, área basal y densidad de árboles) y con la disposición espacial de las áreas protegidas (bosque nuboso y bosque caducifolio). Estas relaciones se interpretan como el efecto del borde y la cobertura vegetal dentro de las áreas protegidas (bosques, guamiles, reforestaciones y pastizales).

Abstract. Cloud forests are threatened ecosystems with high biodiversity. The establishment of protected areas and corridors is the main strategy to species conservancy in Guatemala, but the efficacy of this kind of management has not been tested. Fern (Monilophyta) diversity was assessed at Corredor del Bosque Nuboso using 80 vegetation plots placed in eight protected areas. Fern diversity and seven environment variables were recorded at each plot: altitude, slope, slope aspect, basal area, canopy height, coverage percentage and tree abundance. 128 species were recorded, arranged in 42 genera and 18 families, equivalent to 93% of predicted species (Jackknife 2) and 19.3% of Guatemalan known species. Three new records of species for the country, one endemic fern and several threatened species were reported. The distribution of some species was related to some environment variables (altitude and forest architecture) and with spatial placement of the protected areas (cloud forest and deciduous forest). These relationships are interpreted as edge and vegetal coverage effects inside the protected areas (forests, abandoned crop fields, reforestations and grasslands).

Jorge B. Jiménez Barrios / Investigador

Herbario USCG • CECON, Facultad de CC. QQ. y Farmacia, USAC,
Ave. Reforma 0-63 zona 10, Ciudad de Guatemala, 01010, Guatemala, Centroamérica.
jbjimenezbarrios@yahoo.com

Palabras clave: variables ambientales, nuevo registro, endemismo, especies amenazadas, cobertura vegetal.

INTRODUCCIÓN

Los bosques nubosos son complejos de vegetación en zonas caracterizadas por la presencia persistente de niebla en movimiento, en donde la humedad atmosférica se suma a la precipitación lluviosa normal como "lluvia horizontal" (Hamilton, 2001). Son ecosistemas ricos en especies de plantas y animales, entre estos, el quetzal, ave símbolo de Guatemala. Estos bosques se encuentran amenazados por la expansión de la agricultura, la minería, la tala de árboles para obtener madera y la extracción de plantas y animales (Islebe & Veliz, 2001; CECON, 2002).

En Baja Verapaz se han creado varias áreas protegidas (AP) que se incluyen dentro del Corredor del Bosque Nuboso (CBN). Este pretende dar continuidad al bosque nuboso de Purulhá con el bosque nuboso de Sierra de las Minas, para permitir el flujo entre individuos de las poblaciones de esas localidades y, de esa manera, mantener la diversidad de especies (Jiménez, 2008).

Debido a la falta de información biológica disponible sobre el CBN, se estudió la distribución de las especies de helechos y su relación con siete variables ambientales (VA): altitud, pendiente, orientación de la pendiente, área basal, altura del dosel, porcentaje de cobertura y densidad de árboles. Los helechos (Monilophyta según Pryer *et al.*, 2004) son plantas con tejido vascular, que no producen flores ni semillas y que se reproducen por esporas producidas en esporangios localizados en el envés de las hojas. Los helechos fueron escogidos por las siguientes razones: son plantas características de los bosques nubosos; son bien conocidos en estudios florísticos regionales; son fáciles de identificar; y son sensibles a las variaciones en la humedad y luz solar, por lo que pueden ser buenas especies indicadoras de cambio ambiental (Caro & O'Doherty, 1999). Las VA fueron elegidas asumiendo que, en gradientes altitudinales o geográficos cortos, son variables a pequeña escala las que influyen la distribución de las especies (Williams-Linera *et al.*, 2005).

Se utilizaron 80 parcelas circulares distribuidas uniformemente en las áreas protegidas, para que la muestra fuera más representativa, con unidades muestrales independientes entre sí (Jongman *et al.*, 1995). Se incrementó la lista de especies de helechos conocidos para la región. En lo que respecta a Guatemala, se agregaron tres nuevos registros. También se encontraron relaciones entre la distribución de las especies y algunas variables ambientales, que permiten analizar el manejo de la vegetación y su relación con la diversidad de especies en las AP.

MATERIALES Y MÉTODOS

El CBN se localiza entre 15.087° y 15.273° de latitud norte y entre 90.078° y 90.331° de longitud oeste. Tiene una extensión aproximada de 292.91 km², de los cuales el 12.4% se encuentra dentro de áreas protegidas (Jiménez, 2008). El área se divide en dos sectores: la Sierra de Chuacús al oeste y norte, y la Sierra de las Minas al sureste. La altitud mínima es de 450 msnm (parte baja

del río Panimá) y la máxima es de 2,340 msnm (cerro Quisís) (MAGA, 2001). En el CBN se encuentran parches grandes de bosque en la parte media y alta de las montañas. Estas zonas generalmente se mantienen cubiertas por nubes (Jiménez, 2008), producto de la humedad proveniente del Caribe (Wallace, 1997). Como ejemplo, en el Biotopo del Quetzal el clima es moderadamente fresco, muy húmedo, de tipo subtropical, con temperatura promedio de 18.1 °C, humedad relativa de 93.9% y precipitación anual promedio de 2,092 mm (CECON, 2002).

La colecta de datos en el campo se realizó durante el segundo semestre del año 2008, utilizando 80 parcelas circulares de 400 m² a 670 m de distancia entre sí, en número proporcional para cada AP (figura 1, tabla I). En cada parcela se midieron las siguientes variables: altitud (altímetro barométrico Konus ALT-20), pendiente (clinómetro de péndulo KonuStar 4075), orientación de la pendiente (brújula magnética KonuStar 4075), porcentaje de cobertura (densiómetro esférico Modelo-C de Robert E. Lemmon Forest Densimeters), área basal (cinta métrica), altura del dosel (método del hipsómetro de Christen modificado, Jiménez, 2008) y densidad de árboles. Se registraron las especies de helechos presentes dentro de cada parcela hasta 3 m de altura sobre el suelo. En los casos en que la identificación taxonómica en el campo no fue satisfactoria, se colectaron muestras para analizarlas en un herbario. En el Herbario USCG del CECON, USAC, se depositaron especímenes de respaldo para todas las especies reportadas.

El número de especies esperadas en el muestreo (tabla I, Jacknife 2 o de segundo orden) fue estimado utilizando el programa Estimates (Colwell, 2006). La influencia de las VA sobre la distribución de las especies de helechos fue examinada utilizando pruebas de correlación de Spearman, ordenación (escalamiento multidimensional no métrico) y modelos lineales generalizados (ningún resultado mostrado) utilizando el paquete vegan (Oksanen *et al.*, 2008) para el programa R (RDCT, 2008).

RESULTADOS

Con base en el número de especies de helechos conocidos en Guatemala según la Flora Mesoamericana, se encontró el 19.3% de las especies, en un área correspondiente al 0.0027% del territorio nacional (área del CBN). Por su número de especies, las familias más importantes fueron Polypodiaceae (18 spp.), Grammitidaceae (Polypodiaceae-Grammitidae, 17 spp.), Pteridaceae (15 spp.), Hymenophyllaceae (14 spp.) y Dryopteridaceae (12 spp.).

Con ayuda del Dr. Robbin C. Moran, botánico experto en helechos de Mesoamérica y editor de la Flora Mesoamericana (Moran & Riba 1995), se confirmó la identidad de tres helechos que corresponden a nuevos registros para el país. En el caso de *Lellingeria phlegmaria* var. *phlegmaria* (J.Sm.) A.R. Sm. et R.C. Moran (J. Jiménez 920, USCG 34495), y de *Serpocaulon sessilifolium* (Desv.) A.R. Sm. (J. Jiménez 926, USCG 34445), el nuevo registro constituye el más septentrional desde Honduras y desde Costa Rica, respectivamente.

Trichomanes lucens Sw. (J. Jiménez 1011, USCG 34335) es una especie común hacia el sur de Costa Rica, pero poco conocida hacia el norte, y jamás había sido encontrada en Guatemala.

También se colectaron helechos poco conocidos en las colecciones de herbario por su baja abundancia en todas sus áreas de distribución, como *Micropolypodium basiattenuatum* (Jenman) A.R. Sm. y *Notholaena sulphurea* (Cav.) J. Sm. Fue posible explicar parcialmente (20–77% de la variación) la distribución de 15 especies por su relación con algunas de las VA (altitud, área basal, pendiente y porcentaje de cobertura). La altitud es la variable que presentó correlaciones más importantes con la riqueza de especies y con otras VA

DISCUSIÓN

La riqueza de especies es comparable a la reportada en Costa Rica por Watkins *et al.* (2006), quienes encontraron 294 especies de helechos y otros grupos afines en un intervalo altitudinal de 2,960 m, también en un paisaje heterogéneo. En el CBN el intervalo altitudinal abarcó 1,300 m. Si se elimina de la comparación la parcela de menor altitud, en Peña del Ángel, el intervalo altitudinal abarca 900 m y 116 especies, lo que equivale a una riqueza de especies similar o mayor a la encontrada en Costa Rica.

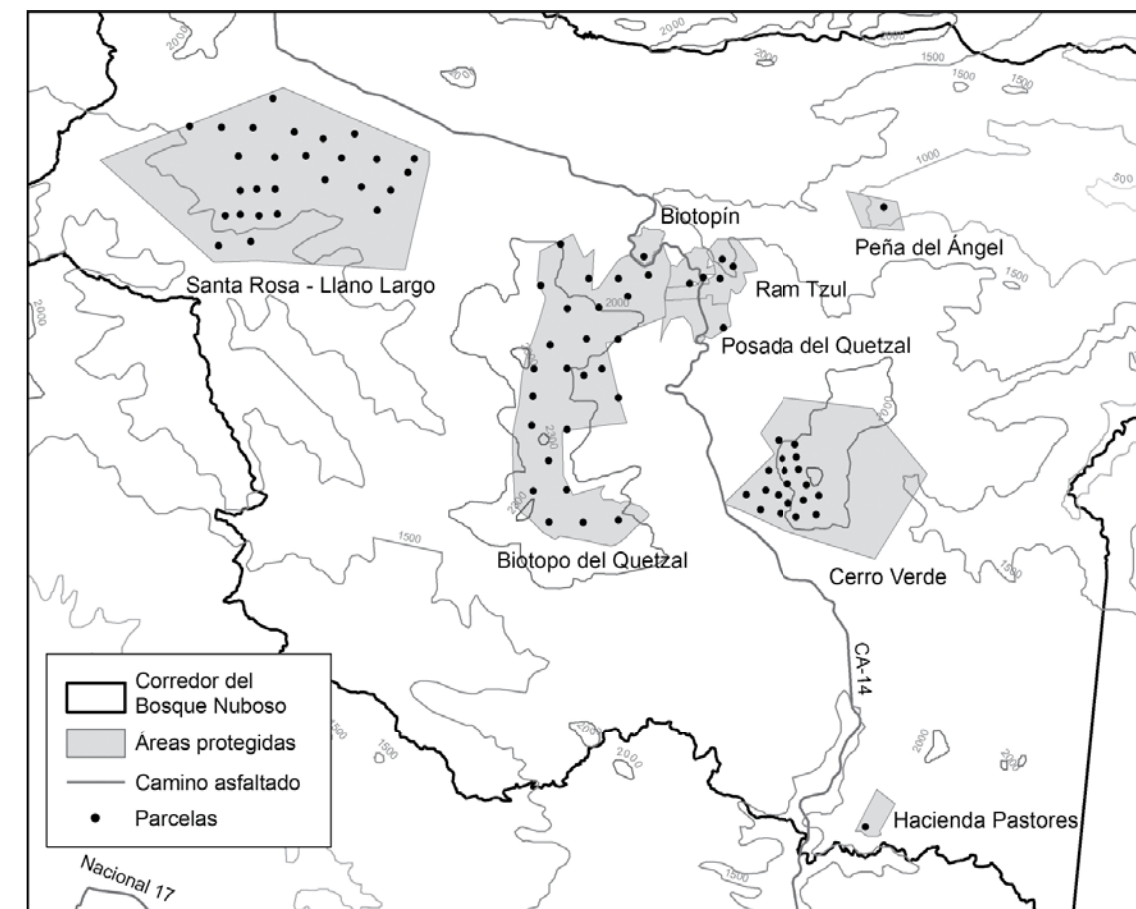


Figura 1. Mapa de la ubicación de las 80 parcelas de muestreo en el Corredor del Bosque Nuboso, Baja Verapaz, Guatemala (Fuente: Jiménez, 2008).

TABLA I

Riqueza observada (número de especies y porcentaje respecto al estimado), riqueza esperada (número estimado de especies) y número de parcelas ubicadas en cada área protegida del Corredor del Bosque Nuboso. Los datos nulos (-) son incalculables por el método, por contarse con una sola parcela. (Fuente: datos experimentales)

Área protegida	Riqueza observada		Riqueza esperada	Número de parcelas
	especies	%	Jacknife 2	
Biotopo del Quetzal	101	109	92	25
Posada del Quetzal	39	76	51	3
Ram Tzul	33	80	41	3
Cerro Verde	60	78	77	19
Santa Rosa - Llano Largo	27	75	36	27
Peña del Ángel	13	-	-	1
Biotopín	36	-	-	1
Total	128	93	138	80

La alta riqueza de especies en esta investigación se podría explicar por varios fenómenos, como la perturbación antropogénica intermedia (Whittaker *et al.*, 2001), u otros asociados a la elevación, como la productividad intermedia, la máxima humedad, y el efecto geométrico del dominio medio, el cual atribuye la alta riqueza al traslape de la distribución de varias especies (Colwell *et al.*, 2004; Cardelús *et al.*, 2006).

Se encontraron ocho especies de helechos arborescentes y subarborescentes, especies características de los bosques nubosos, y referidas como especies amenazadas de extinción (Veliz & Vargas, 2006). Estos helechos, junto a las especies endémicas y los nuevos registros para Guatemala, hacen de esta pequeña porción de territorio una importante zona de conservación de especies de helechos y posiblemente de otros grupos de organismos. Si se comparan con el Biotopo del Quetzal, considerado un ejemplo de bosque nuboso, las otras áreas protegidas presentan algunas especies exclusivas, y comparten solo la minoría de las especies. La alta diversidad se alcanza con la suma de las especies en las diferentes AP.

Es importante resaltar la heterogeneidad de los bosques en el CBN, no se trata de un bosque nuboso homogéneo. Esta heterogeneidad se reflejó en casi todas las variables consideradas en la investigación. El área se divide en dos zonas principales (figura 1): bosque caducifolio ubicado en Santa Rosa - Llano Largo hacia el noroeste y bosque nuboso hacia el centro y suroeste. Otras localidades aisladas exhibieron disimilitud respecto al bosque nuboso típico, como las de Peña del Ángel y Hacienda Pastores.

Se encontró correlación bien establecida entre la altitud, la riqueza de especies, el área basal y el porcentaje de cobertura. Para explicar este resultado, es necesario mencionar que el bosque caducifolio se encontraba en Santa Rosa - Llano Largo, entre 1,400 y 1,650 msnm, y que en relación con el bosque nuboso, presentaba árboles más dispersos, con troncos menos gruesos, menor porcentaje de cobertura (por las hojas que dejaban pasar la luz hasta el suelo del bosque) y menor cantidad de especies de helechos. El Biotopo del Quetzal podría ser el área con más especies de helechos en el CBN, al presentar mayor área y mayor rango altitudinal.

En el bosque nuboso verdadero se encontraron 103 especies de helechos. Un estudio en bosques nubosos de Chiapas también reportó la presencia de 103 especies de helechos (Williams-Linera *et al.*, 2005). La metodología demostró ser suficiente para registrar un alto porcentaje de las especies en este tipo de bosque. En el bosque nuboso, las especies más comunes fueron *Cyathea divergens* var. *tuerckheimii*, *Serpocaulon loriceum*, *Elaphoglossum peltatum*, *Alsophila salvinii* e *Hymenophyllum crassipetiolatum*. Estas especies se encontraron bajo diferentes valores de las VA, por lo que podrían ser designadas como las especies generalistas y características del bosque nuboso del CBN. Por el número de veces que aparecen en el estudio, las familias más importantes son: Grammitidaceae (Polypodiaceae-Grammitideae, 19%), Hymenophyllaceae (17%), Dryopteridaceae (16%) y Cyatheaceae (15%). Estas pueden ser las familias más representativas del bosque nuboso, lo cual concuerda con investigaciones realizadas en otros bosques nubosos de Meso-

américa (Williams-Linera *et al.*, 2005; Watkins *et al.*, 2006).

Las familias Grammitidaceae e Hymenophyllaceae presentan varios géneros y especies, además de ser comunes. Sin embargo, no logran formar parte de la vegetación dominante del bosque nuboso. Son plantas pequeñas, epífitas que pueblan densamente las ramas y troncos de los árboles, con lo que contribuyen a dar el aspecto propio del bosque nuboso. La familia Cyatheaceae, con tres de sus especies comúnmente distribuidas (*Cyathea divergens* var. *tuerckheimii*, *C. valdecrenata* y *Alsophila salvinii*), sí logra formar parte de la vegetación dominante en el sotobosque y en las pequeñas perturbaciones dentro y fuera del bosque, donde forman densas colonias y guamiles.

En los guamiles con diferente grado de desarrollo, muy húmedos, colindando directamente con grandes parches de bosque nuboso, se encontraron los helechos más comunes de familias propias del bosque nuboso, como Cyatheaceae, Grammitidaceae, Thelypteridaceae y Gleicheniaceae. Especies de *Thelypteris* y *Sticherus* se encontraron solamente a orillas de los senderos, a orillas del bosque o en perturbaciones recientes dentro del bosque.

En el bosque nuboso, se observaron algunas parcelas atípicas. En un pinar alto, con un sotobosque herbáceo de cerca de tres metros de alto creciendo sobre una pendiente casi vertical, aparentemente seco, se encontraron algunas especies parecidas a las del bosque caducifolio, como *Adiantum feei*, *Pteridium caudatum*, *Blechnum glandulosum*, *Pityrogramma ebenea* y *Polypodium sub-*

Melpomene anfractuosa rodeada de otros helechos (*Hymenophyllum polyanthos*), especies comunes del bosque nuboso en el Corredor del Bosque Nuboso de Baja Verapaz.



Hoja de *Phlebodium pseudoaureum* (Calahuala) un helecho medicinal del Corredor del Bosque Nuboso de Baja Verapaz.



Trichomanes lucens un helecho que no había sido colectado antes en Guatemala. Un nuevo registro en el Corredor del Bosque Nuboso de Baja Verapaz.



petiolatum. Otra localidad atípica fue un terreno reforestado con pinos, que aunque era muy húmedo, estaba muy expuesto a la luz solar, y posiblemente era tratado mecánica o químicamente para favorecer el crecimiento exclusivo de los pinos. Aquí se encontraron solamente especies de helechos invasivos o que crecen a orillas de los caminos (Moran & Riba, 1995), las cuales son comunes y de amplia distribución, como *Pteridium caudatum*, *Pityrogramma ebenea*, *Phlebodium pseudoaureum* y *Thelypteris tuerckheimii*. En un rodal de cipreses altos, posiblemente un monocultivo creciendo desde hace varias décadas, donde no se encontró un sotobosque denso (posiblemente por la influencia alelopática de las coníferas), las especies de helechos encontradas fueron comunes y de amplia distribución, como *Adiantum feei*, *Nephrolepis pectinata* y *Pityrogramma ebenea*. Estas tres especies de helechos, comunes a las localidades atípicas,

no fueron encontradas en otros lugares del bosque nuboso.

Las reforestaciones con pinos o las plantaciones de estos pueden ser nocivas para la diversidad de helechos y posiblemente de otros taxones propios del bosque nuboso. Con las condiciones climáticas favorables de la zona, la mejor opción para la recuperación del bosque es la regeneración natural, que tomaría relativamente pocas décadas para albergar más especies de helechos y seguramente también de otros taxones propios del bosque nuboso.

En el bosque caducifolio se encontraron 27 especies de helechos. El bosque caducifolio presenta notablemente menos especies que el bosque nuboso, aproximadamente un tercio. Se encontraron solamente tres especies en común con el bosque nuboso: *Niphidium crassifolium*, *Phlebodium pseudoaureum*

y *Pteridium caudatum*. Estas especies son generalistas, y se encontraron en lugares perturbados del bosque nuboso. Las especies más comunes en el bosque caducifolio fueron *Pteridium caudatum*, *Asplenium aethiopicum* y *Phlebodium pseudoaureum*. Por el número de veces que aparecieron, las familias más importantes son Polypodiaceae (62%) y Pteridaceae (16%). Estas pueden ser las familias más representativas del bosque caducifolio, lo que concuerda con su afinidad fitogeográfica con los valles intermontanos semiáridos de Norteamérica (Gómez, 1982).

Las notables correlaciones de la altitud con el área basal y la riqueza de especies indican que mientras más se sube en las montañas del bosque nuboso, se encuentran bosques con árboles más gruesos y antiguos, y más especies de helechos. Esto es fácil de comprender, ya que las partes bajas y medias de las montañas son más propensas a las perturbaciones antropogénicas, como la tala de árboles, los incendios y la influencia de agroquímicos. Las parcelas a menores altitudes coinciden algunas veces con guamiles, los cuales presentan un área basal escasa y pocas especies de helechos.

La presencia de casi todas las especies se correlaciona con la altitud en mayor o menor grado. Esta variable, como se ha observado, se correlaciona con las que expresan las características estructurales del bosque, especialmente el área basal, la cual también puede estar afectada por el efecto de la matriz de

***Marattia excavata* un helecho grande y comestible del Corredor del Bosque Nuboso de Baja Verapaz.**

usos de la tierra (Arroyo-Rodríguez & Mandujano, 2008; Finegan & Bouroncle, 2008). Se propone entender estas relaciones como una asociación positiva de la riqueza de especies con los bosques maduros y secundarios antiguos bien conservados. También podría interpretarse que las áreas más grandes permiten evitar mejor el efecto del borde en las zonas más internas del área, y considerarse así una guía para el manejo de AP.

Se ha encontrado evidencia de que el área basal de especies de bosque maduro y la riqueza de especies vegetales están relacionadas positivamente con el tamaño del parche de bosque, mientras que el área basal de especies de bosque secundario está relacionada negativamente con este (Arroyo-Rodríguez & Mandujano, 2008). Es más probable que el efecto del borde y de la matriz de usos de la tierra afecte a los parches más pequeños, provocando el incremento en la tasa de mortalidad y daño en árboles grandes, y aumentando la tasa de sustitución de especies de bosque maduro por especies de bosque secundario (Finegan & Bouroncle, 2008). En estos escenarios, las especies de helechos podrían funcionar como indicadores en diferentes estrategias de manejo del paisaje, al estar asociadas a las características de la arquitectura del bosque o al efecto de borde en los parches de bosque.

En el CBN, la estrategia de conservación apoyada en el manejo de áreas protegidas podría rendir buenos resultados conservando las especies de helechos. Las áreas más grandes albergan especies raras propias de los bosques maduros. Por ello, al distribuirse las especies en más de un área protegida del

corredor, posiblemente se mantiene el flujo genético entre las poblaciones. Es importante plantear escenarios realistas que consideren la complejidad del paisaje fragmentado, las necesidades sociales, el cambio climático y las oportunidades de conservación, lo que permitirá implementar mejores estrategias de manejo.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Centro de Estudios Conservacionistas de la USAC, al proyecto JADE y al Grupo Gestor del Corredor Biológico del Bosque Nuboso, por facilitarme económica e institucionalmente la realización de esta investigación; a Robbin C. Moran, por su apoyo en la identificación taxonómica de los especímenes; al Herbario USCG, por el préstamo de instalaciones y bibliografía para desarrollar la parte taxonómica de este trabajo; a Rosario Rodas y al revisor anónimo de esta revista, por la revisión de este documento y las sugerencias aportadas para hacerlo más entendible.

Fotos de este artículo, por Jorge Jiménez, Herbario USCG, CECON, USAC.



***Serpocaulon sessilifolium* un helecho que no había sido colectado antes en Guatemala. Un nuevo registro en el Corredor del Bosque Nuboso de Baja Verapaz.**



LITERATURA CITADA

- **Arroyo-Rodríguez V. & Mandujano S.** (2008) Efectos de la fragmentación sobre la composición y la estructura de un bosque tropical lluvioso mexicano. pp.179–196 pp. (En Harvey C. A. & Sáenz J. C. eds. Evaluación y conservación de la biodiversidad en paisajes fragmentados de Mesoamérica. Costa Rica: INBio, 2008. 620 pp.)
- **Cardelús C., Colwell R. & Watkins J.** (2006) Vascular epiphyte distribution patterns: explaining the mid-elevation richness peak. *Journal of Ecology* 94: 144–156 pp.
- **Caro M. T. & O’Doherty G. O.** (1999) On the use of surrogate species in conservation biology. *Conservation Biology* 13:27–29 pp.
- **Centro de Estudios Conservacionistas, CECON.** (2002) Plan Maestro 2000-2004, Biotopo Universitario para la Conservación del Quetzal “Mario Dary Rivera”. Guatemala: Universidad de San Carlos (Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia). 48 pp.
- **Colwell R. K.** (2006) EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Versión 8. Disponible en: <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>.
- **Colwell R., Rahbek C. & Gotelli N.** (2004) The mid-domain effect and species richness patterns: What have we learned so far? *The American Naturalist* 163(3): 1–23 pp.
- **Finegan B. & Bouroncle C.** (2008) Patrones de fragmentación de los bosques de tierras bajas, su impacto en las comunidades y especies vegetales y propuestas para su mitigación. pp.139–178 pp. (En Harvey C. A. & Sáenz J. C. eds. Evaluación y conservación de la biodiversidad en paisajes fragmentados de Mesoamérica. Costa Rica: INBio, 2008. 620 pp.)
- **Gómez L.D.** (1982) The origin of the pteridophyte flora of Central America. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 69: 548–556 pp.
- **Hamilton L. S.** (2001) Una campaña por los bosques nublados: ecosistemas únicos y valiosos en peligro. 41–50 pp. (En Kapelle M. & Brown A. D. eds. Bosques Nublados del Neotrópico. Costa Rica: INBio, 2001. 704 pp.)
- **Islebe G. & Véliz M.** (2001) Guatemala. 231–241 pp. (En Kapelle M. & Brown A. D. eds. Bosques Nublados del Neotrópico. Costa Rica: INBio, 2001. 704 pp.)
- **Jiménez J.** (2008) Informe final de Ejercicio Profesional Supervisado. Guatemala: Universidad de San Carlos (Ejercicio Profesional Supervisado, Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia). 62 pp.
- **Kindt R. & Coe R.** (2005) Tree diversity analysis: A manual and software for common statistical methods for ecological and biodiversity studies. Nairobi: World Agroforestry Centre. 203 pp.
- **Ministerio de Agricultura, Ganadería y Alimentación. MAGA.** (2001) Base de datos digital de la República de Guatemala a escala 1:250,000. Guatemala: MAGA.
- **Moran R. C. & Riba R.** (1995) Vol 1. Psilotaceae a Salviniaceae. 470 pp. (En Davidse G., Sousa M. & Knapp S. eds. Flora Mesoamericana. México: Universidad Autónoma de México, 1995).
- **Oksanen J., Kindt R., Legendre P., O’Hara B., Simpson G. L., Solymos P et al.** (2008) vegan: Community Ecology Package. Versión 1.15-1. Disponible en: <http://vegan.r-forge.r-project.org>.
- **Pryer K. M., Schuettpelz E., Wolf P. G., Schneider H., Smith A. R. & Cranfill R.** (2004) Phylogeny and evolution of ferns (monilophytes) with a focus on the early leptosporangiate divergences. *American Journal of Botany* 91:1582–1598 pp.
- **R Development Core Team, RDCT.** (2008) R: A language and environment for statistical computing. Versión 2.8.1. Austria: R Foundation for Statistical Computing. Disponible en: <http://www.r-project.org>.
- **Stolze R.** (1976) Ferns and fern allies of Guatemala. Part I. Ophioglossaceae through Cyatheaceae. *Fieldiana Botany* 39:1–130 pp.
- **Stolze R.** (1981) Ferns and fern allies of Guatemala. Part II. Polypodiaceae. *Fieldiana Botany* 6:1–522 pp.
- **Stolze R.** (1983) Ferns and fern allies of Guatemala. Part III. Marsileaceae, Salviniaceae and the fern allies. *Fieldiana Botany* 12:1–91 pp.
- **Veliz M. & Vargas J.** (2006) Helechos arborescentes de Guatemala. Guatemala: USAC. 94pp.
- **Wallace D. R.** (1997) Central American landscapes. 72–96 pp. (En Coates A. G. ed. Central America, a natural and cultural history. EE.UU.: Yale University Press, 1997. 294 pp.)
- **Watkins J. E., Cardelús C., Colwell R. K. & Moran R. C.** (2006) Species richness and distribution of ferns along an elevational gradient in Costa Rica. *American Journal of Botany* 93(1):73–83 pp.
- **Whittaker R. J., Willis K. J. & Field R.** (2001) Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography* 28(4):453–470 pp.
- **Williams-Linera G., Palacios-Ríos M. & Henández-Gómez R.** (2005) Fern richness, tree species surrogacy and fragment complementarity in a Mexican tropical montane cloud forest. *Biodiversity and Conservation* 14:119–133 pp.