

# HELECHOS DE LOS PÁRAMOS DE COSTA RICA

*David S. Barrington*

Department of Botany, 225 B Marsh Life Science Building  
University of Vermont, Burlington, VT 05405,  
Estados Unidos de América  
Correo electrónico: dbarring@zoo.uvm.edu

**RESUMEN.** Los páramos de Costa Rica albergan 25 géneros de pteridófitas con un total de 80 especies. Los géneros más ricos en especies son *Elaphoglossum*, con 12, y *Huperzia*, con nueve. Casi la mitad de las especies tiene una distribución amplia. Sin embargo, el 25% es endémica de los páramos de Costa Rica y Panamá, lo cual sugiere que estos páramos parecen formar un archipiélago oceánico, bastante cerca de sus fuentes como para migrar pero con alcance geográfico relativamente pequeño. Los géneros de plantas que comparten casi todas sus especies con los Andes –la región que contiene la mayor extensión de páramo a nivel mundial– forman un grupo prominente. Por cierto, una comparación entre la flora paramuna de Costa Rica y los Andes revela una gran similitud; la mayoría de los géneros son los mismos para ambas regiones. Sin embargo, también hay especies que tienen su origen en la zona alpina de México y Guatemala. Muchos de los helechos que se encuentran en los páramos tienen adaptaciones al frío y al fuego, como rizomas enterrados, hojas duras y rizadas y una cobertura de escamas. El único helecho arborescente presente, perteneciente al género *Blechnum*, tiene rizomas gruesos resistentes al impacto de los mismos factores. Solo mediante un mayor esfuerzo en investigación moderna sobre la filogenia y la especiación de los helechos de los páramos podemos entender el proceso de diversificación de los mismos en estos ambientes particulares.

**ABSTRACT.** The páramos of Costa Rica harbor 25 genera of pteridophytes with a total of 80 species. The most diverse genera are *Elaphoglossum* with 12 species and *Huperzia* with nine species. Almost half of the species have a broad distribution, but by contrast 25% are endemic to the páramos of Costa Rica and Panama. These percentages suggest that the Costa Rican-Panamanian páramo can be modeled as an oceanic archipelago that is relatively close to its source area for migration, but which has a small target area. The Andean element is prominent among the true páramo ferns, judging from the number that belongs to genera with mostly Andean species. Comparison of the Andean páramo ferns with those of Costa Rica reveals that the large majority of the genera are common in both regions. However, there are some species derived from the alpine zone of southern Mexico and Chiapas as well. Many of the páramo ferns found in Costa Rica have morphologies compatible with fire and cold, the key environmental variables in the páramo. For example, ferns often have deep-buried rhizomes,

thick, recurved leaf segments, and a heavy covering of scales. Similarly, the single tree-fern genus (*Blechnum*) has a thick trunk resistant to these same forces. Understanding of the process of diversification in these páramos will come only with much more modern work on the phylogeny and speciation of ferns that inhabit the particular paramo environment.

## Introducción

Al considerar todos los helechos del páramo de Costa Rica, decidimos restringir este trabajo a aquellas especies que tienen una presencia concentrada en este ecosistema. De esta manera, se trata de lograr una comprensión biogeográfica con base en la ecología de los helechos del páramo. Por eso mismo, se incluyen únicamente aquellos helechos de los cuales se sabe con certeza que crecen en el páramo (registros documentados). En este trabajo nos referimos a estas plantas como especies verdaderamente propias del páramo. Además, se tomaron en cuenta todas las especies que alcanzan el límite inferior del páramo a una altitud de 3.100 m –por sugerencia del primer editor de este libro– con base en la documentación brindada por Moran & Riba (1995).

En este último grupo de especies se presentan por lo menos tres tipos: 1) especies pioneras: plantas que sólo alcanzan una elevación mayor en sitios perturbados, como pastizales y laderas de caminos; 2) especies aparentemente propias del páramo: plantas de elevaciones mayores en los bosques montanos, que pueden crecer en sitios protegidos del páramo y específicamente dentro de los arbustos de los paramillos; y 3) especies accidentales: plantas que son comunes en los bosques montanos, pero que a veces también se presentan por encima de 3.100 m de altitud.

Parece que existen tres nichos ecológicos para las especies verdaderamente propias del páramo: 1) el de las plantas que a menudo se encuentran en sitios soleados del páramo herbáceo; 2) el de las plantas de los acantilados, tierra o piedra, bajo sombra o con una fuente de agua, y por lo tanto con menos problemas con desecación; y 3) plantas de sitios rocosos y secos, pero donde las plantas a menudo encuentran amparo para sus rizomas en rincones oscuros. Entre las especies aparentemente propias del páramo se ubica un cuarto grupo, el de las plantas epífitas sobre los arbustos del paramillo. Además, hay especialistas, como *Blechnum loxense*, que prefieren los pantanos, aunque no se limitan a ellos. Los límites entre estos grupos no están bien determinados, igual que no lo están los límites entre las comunidades naturales del páramo, pero las categorías definidas sirven en la búsqueda de interrelaciones en la morfología, la ecología y la geografía de las especies.

El páramo de Costa Rica se comporta como un archipiélago cuando se considera por aparte el grupo de los helechos verdaderamente propios del páramo. Utilizando como base la literatura sobre islas oceánicas formadas por grupos de helechos, podemos entender mejor la diversidad y procedencia de las especies presentes en el páramo costarricense. Esta literatura ofrece algunos axiomas para saber como estudiar

una flora en forma de archipiélago, incluyendo: 1) que los helechos constituyen un mayor porcentaje en este tipo de floras, 2) que los helechos tienen menos especies endémicas en este tipo de floras, 3) que los helechos con una amplia distribución constituyen un porcentaje mayor en este tipo de floras, y 4) que generalmente los helechos no se encuentran en una sola isla o parte del archipiélago, como es el caso de las angiospermas (Tryon 1970, A.R. Smith 1972, Wagner, com. pers., 1992). Para comprobar si la flora pteridofítica de los páramos de Costa Rica es parecida a la de un archipiélago, es necesario delinear el área.

Usando la curva de nivel de los 3.100 ms.n.m. como el límite del archipiélago que forma el páramo, podemos reconocer cinco islas paramunas de más de cuatro kilómetros (km) de largo: Cerro de la Muerte, Cerro Cuericí, Cerro Chirripó, Cerro Kámuk y Volcán Irazú. Las primeras tres islas (o cerros) están cerca una de la otra en la Cordillera de Talamanca: menos de 10 km separan el Cerro Chirripó del Cerro Cuericí. Tres pequeñas islas, parecidas a formaciones rocosas de páramo, se encuentran muy cerca de este grupo de islas. Las otras dos grandes islas están más aisladas: Kámuk, también en la Cordillera de Talamanca, se ubica unos 40 km al este del Cerro Chirripó, con una formación rocosa pequeña constituida por el Cerro Dúrika, a unos 25 km del Cerro Kámuk. A una distancia de 25 km al este de Kámuk, en la frontera con Panamá, está el Cerro Fábrega, con una serie de pequeños cerros a su alrededor. Por otro lado, en la Cordillera Volcánica Central, el volcán Irazú se encuentra unos 35 km al norte del Cerro de la Muerte. Entre el volcán Irazú y el Cerro Fábrega –los extremos noroeste y sureste de los páramos costarricenses– existe una distancia de 125 km. En general, estas islas resultan pequeñas como sitios para la colonización por parte de las especies. El mas grande de todos, el Cerro Chirripó, tiene un área de unos 120 km<sup>2</sup>, mientras que el área total por encima de 3.100 ms.n.m. alcanza unos 200 km<sup>2</sup>.

Las dos cordilleras (Talamanca y Volcánica Central) son importantes como posibles fuentes de helechos paramunos y como centros donde se originó la historia evolutiva del páramo costarricense. A una distancia de por lo menos 800 km al este del Cerro Kámuk se encuentra el macizo de los Andes, donde se encuentra la mayor extensión del páramo neotropical, fuente principal de la flora pteridofítica que emigró hacia los páramos de Costa Rica. De la misma manera, unos 800 km al noroeste del volcán Irazú –el área más noroccidental del archipiélago paramuno costarricense– se encuentra el macizo de Chiapas (México) y Guatemala, con sus “zacatonales” y flora alpina propia (ver, por ejemplo, Islebe & Kappelle, este libro). En este contexto, a nivel de islas, cerca de unos 4.000 km separan los páramos costarricenses de Hawaii, que con una superficie de 16.400 km<sup>2</sup> sirve como una de las fuentes más próximas, mientras que el grupo de islas llamado Tristan da Cunha, con solamente 130 km<sup>2</sup>, se ubica unos 3.200 km al este de la zona más cercana de Suramérica, y, por otro lado, las Islas Galápagos, con una superficie de 7.700 km<sup>2</sup>, se encuentran 1.000 km al oeste de la cordillera más próxima de Suramérica, a saber en Ecuador.

Datos sobre la distribución de los helechos sugieren que las distancias hasta de unos 500 km no representan grandes barreras para la migración de las esporas, mientras

que una distancia de 800 km todavía no es significativa (Tryon 1970). Por ejemplo, las Islas Galápagos sólo tienen una especie endémica. Únicamente los archipiélagos muy aislados, como Hawaii (71% especies endémicas) y Tristan da Cunha (37%), tienen una gran cantidad de especies endémicas (datos de A.R. Smith 1972).

Así, como archipiélago, el páramo costarricense está relativamente cerca del origen de las esporas de helechos que crecen en sitios andinos o en el macizo de Chiapas y Guatemala, aunque el área costarricense (*target*) que puede recibir las esporas es pequeña. Es probable que en Costa Rica el nivel de endemismo sea bajo, igual que en las islas Galápagos, aunque el tamaño de los páramos costarricenses pueda causar cierto nivel de aislamiento. Asimismo, las cortas distancias dentro de la región de los páramos de Costa Rica sugieren que los helechos no están restringidos al archipiélago paramuno.

### Metodología y resultados

Para tratar de responder la pregunta: ¿cuál es el origen de la flora de los páramos costarricenses?, se utilizaron los criterios antes mencionados y se elaboró una lista de los helechos presentes en ellos (Apéndice 1). Las fuentes de datos que fueron consultadas incluyeron la base de datos del Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio; Sistema de Información *Atta*, consulta de marzo de 2002), la Flora Mesoamericana (Moran y Riba 1995) y datos propios del autor (datos de campo: observaciones y recolecciones botánicas). Luego, se buscaron patrones consistentes en los tres juegos de datos para analizar la probabilidad del comportamiento de los páramos costarricenses como un archipiélago. Por lo mismo se consideró, para cada especie, el ambiente natural y la forma de vida, junto con su distribución geográfica. Después se registraron las preferencias ecológica y altitudinal de cada especie a partir del estudio de Moran y Riba (1995). Luego se calculó, para cada género, el número de especies consideradas: (a) verdaderamente propias del páramo y (b) especies aparentemente propias del páramo. Después, se asignó cada género a un grupo con base en su distribución fitogeográfica: los grupos de distribución amplia de la región maya (Guatemala-México) y de la región andina y las especies endémicas. El Cuadro 1 presenta los datos para toda la flora pteridofítica presente, tomando en cuenta estos parámetros.

A continuación se describe la morfología, la diversidad y la distribución de los 25 géneros pteridofíticos presentes en los páramos costarricenses.

#### *Asplenium*

Con 81 especies en Mesoamérica, *Asplenium* ocupa el tercer lugar en diversidad regional, después de *Thelypteris* y *Elaphoglossum*. Sin embargo, en los páramos solo se presentan tres especies, y usualmente están en sitios de sombra y abundancia de

Cuadro 1  
**Diversidad y distribución de las pteridófitas de los páramos de Costa Rica**

Género	FMA <sup>1</sup>	NA <sup>2</sup>	NR <sup>3</sup>	V <sup>4</sup>	P <sup>5</sup>	DA <sup>6</sup>	RM <sup>7</sup>	RA <sup>8</sup>	E <sup>9</sup>
<i>Asplenium</i>	81	3	4	0	3	3	0	0	0
<i>Athyrium</i>	3	1	33	1	0	1	0	0	0
<i>Blechnum</i>	27	3	11	2	1	0	1	2	0
<i>Campyloneurum</i>	18	2	11	0	2	2	0	0	0
<i>Ceradenia</i> GRAM	15	1	7	0	1	1	0	0	0
<i>Cheilanthes</i>	25	2	8	0	2	1	1	0	0
<i>Cystopteris</i>	2	1	50	0	1	1	0	0	0
<i>Dryopteris</i>	9	3	33	3	0	1	2	0	0
<i>Elaphoglossum</i>	118	12	10	7	5	5	3	3	1
<i>Eriosorus</i>	8	4	50	3	1	1	0	1	2
<i>Huperzia</i>	43	9	21	6	3	3	0	4	2
<i>Hymenophyllum</i>	29	5	17	0	5	5	0	0	0
<i>Hypolepis</i>	15	1	7	1	0	1	0	0	0
<i>Isoëtes</i>	5	1	20	1	0	0	0	0	1
<i>Jamesonia</i>	3	3	100	3	0	0	0	3	0
<i>Lellingeria</i> GRAM	19	2	11	1	1	1	0	0	1
<i>Lycopodium</i>	5	5	100	3	2	4	0	1	0
<i>Melpomene</i> GRAM	9	3	33	3	0	3	0	0	0
<i>Ophioglossum</i>	5	1	40	1	0	1	0	0	0
<i>Plagiogyria</i>	3	2	67	0	2	0	1	1	0
<i>Pleopeltis</i>	7	1	14	0	1	1	0	0	0
<i>Polypodium</i>	64	6	9	2	4	1	0	2	3
<i>Polystichum</i>	18	4	22	4	0	1	1	1	1
<i>Sticherus</i>	17	1	6	0	1	0	0	1	0
<i>Thelypteris</i>	133	4	3	3	1	0	1	1	2
Total absoluto	--	80	--	44	36	37	10	20	13
Total relativo (%)	--	100	--	55	45	46	13	24	16

1. FMA = número de especies en Mesoamérica, según la Flora Mesoamericana (Moran y Riba 1995)
2. NA = número absoluto de especies
3. NR = número relativo de especies (%)
4. V = especies verdaderamente propias del páramo
5. P = especies aparentemente propias del páramo
6. DA = especies con distribución amplia
7. RM = especies con distribución en la región maya
8. RA = especies con distribución en la región andina
9. E = especies endémicas

humedad, que se asemejan a sitios que se encuentran comúnmente en los bosques montanos. Dos nichos ecológicos presentan este tipo de características: (1) un nicho rico en flujos (corrientes) de agua, y (2) un nicho que incluye el hábitat de las orillas hondas y húmedas de quebradas y arroyos, donde *Asplenium* crece en conjunto con *Dryopteris nubigena*, entre otras. De las tres especies presentes, *A. monanthes* es la

más común, posiblemente debido a su reproducción apogámica. Las tres tienen una amplia distribución, por lo menos en toda América tropical, mientras que *Asplenium monanthes* se conoce de casi cualquier parte del mundo.

### *Athyrium*

*Athyrium filix-femina* (conocida como *A. dombeyi* por algunas autoridades) es un helecho de tamaño considerable, con hojas de hasta más de 60 cm de largo. Crece en matorrales y paramillos arbustivos de Costa Rica. Está estrechamente relacionada con plantas del mismo nombre de Norteamérica, aunque puede ser que éstas representen una especie aparte. Algo similar ocurre en *Cystopteris*. Especímenes identificados con este nombre han sido recolectados a través del mundo.

### *Blechnum*

Sin duda, *Blechnum* es el género de helechos mejor conocido del páramo, ya que es el único género de helechos arborescentes presente en la zona alpina. Junto con *Puya* (Bromeliaceae), *Blechnum* domina el grupo de plantas rosetas caulescentes del páramo, ocupando el nicho de *Espeletia*, una asterácea abundante en los páramos de Suramérica pero ausente de Costa Rica y Panamá. En los páramos costarricenses existen tres especies de *Blechnum*: todas tienen troncos gruesos (hasta 15 cm), pero solo dos (*B. loxense* y *B. buchtienii*) son arborescentes y pueden alcanzar 2 m de altura. Estas dos especies son típicas de las altas elevaciones y solamente bajan a sitios expuestos alrededor de los 2.400 ms.n.m., dentro de la zona altitudinal de los bosques de roble. Ambas alcanzan al menos 3.400 ms.n.m. en el páramo propiamente dicho; estas plantas prefieren sitios abiertos, como laderas y pantanos (ciénagas o turberas de altura), donde acompañan al género *Puya*. La tercera especie de este género (*B. falciforme*) no es arborescente pero sí tiene rizomas gruesos y puede bajar hasta altitudes de 1.100 ms.n.m.; a menudo alcanza el paramillo, donde crece a la sombra de los matorrales. Las dos especies arborescentes de *Blechnum* tienen afinidades andinas: ambas son comunes en los páramos de Colombia y Ecuador y alcanzan su límite más al sur en Bolivia. *Blechnum falciforme*, por otra parte, tiene una distribución que va desde México hasta Ecuador y parece tener su origen en el hemisferio norte.

### *Campyloneurum*

Aunque este género tiene su diversidad centrada en los Andes, alcanza altitudes muy elevadas, especialmente en la zona arbustiva y a las orillas de arroyos profundos; no es típico del páramo propiamente dicho en Costa Rica. Las dos especies presentes difieren en preferencia por sitios expuestos. Por ejemplo, *Campyloneurum densifolium* prefiere sitios terrestres, más soleados y más altos que *C. amphostenon*. Ambos se han encontrado a través de todo el neotrópico.

### *Cystopteris*

Una sola especie de *Cystopteris*, *C. fragilis*, ocupa sitios húmedos como las orillas de las quebradas del páramo costarricense. Las hojas de este helecho casi no presentan indumento. El epíteto de la especie, “*fragilis*”, se aplica a muchas plantas que se encuentran en varios sitios alrededor del mundo, pero existe suficiente variación en la morfología y el número de cromosomas como para no juntarlas todas en una sola especie. De tal manera que los individuos de Costa Rica muy bien pueden representar una especie local de Centroamérica.

### *Cheilanthes*

Este género, más conocido de zonas secas, tiene cierta presencia en el páramo propiamente dicho, por arriba de la zona arbustiva, donde crece en sitios de poca sombra en la vecindad de rocas y cerca de la presencia del bambú *Chusquea*, entre otras plantas de mayor tamaño. Dos especies de *Cheilanthes* casi no han sido registradas para los páramos, donde la esparcida *C. marginata* es más común que *C. hirsuta*, una especie mesoamericana. Es posible que las dos estén unidas por medio de híbridos o que conformen variedades dentro de una especie más ampliamente definida (Moran y Riba 1995).

### *Dryopteris*

Al subir hacia el páramo, *Dryopteris wallicheana* es una de las primeras especies de helechos que se observan, ya que su tamaño es considerable (con hojas de hasta 90 cm de largo) y se encuentra comúnmente en las laderas de los senderos que pasan por los bosques de roble (*Quercus*) hacia los páramos a mayor elevación (ver, por ejemplo, Kappelle & Gómez 1992). Sin embargo, esta especie sí se considera un elemento verdaderamente propio del páramo, ya que también ocupa sitios similares a los habitados por *Polystichum*. Igual que este último género, *Dryopteris wallicheana* tiende a presentarse en sitios altamente perturbados, como bordes de caminos y senderos. Prospera en sitios soleados, donde sus hojas se pueden poner pálidas. Luego, hay dos especies más en el páramo: *D. maxonii* y *D. nubigena*, que son más pequeñas, con hojas de hasta 45 cm de largo. Estos son helechos terrestres de lugares rocosos a mayores elevaciones. De estas dos, solamente *D. nubigena* se puede observar también en el bosque montano de robles. Esta especie crece también a las orillas de los arroyos y quebradas, bajo la sombra, junto con especies de los géneros *Asplenium* y *Polystichum*. Por su parte, *D. wallicheana* es una especie pantropical, por estar presente en casi todas las cordilleras del trópico, incluyendo las partes altas de Hawaia. Su reproducción apogámica –fenómeno que en el páramo sólo comparte con *Asplenium monanthes*– puede explicar su amplia distribución. Por último, las dos especies pequeñas de *Dryopteris* tienen una distribución mesoamericana y muestran una disyunción entre la Cordillera de Talamanca en Costa Rica y el macizo de Chiapas (México)-Guatemala.

### *Elaphoglossum*

*Elaphoglossum* es el género pteridofítico más rico en especies, con unas 12, que alcanzan por lo menos una altitud de 3.100 ms.n.m. en los páramos de Costa Rica. Siete de ellas se consideran verdaderamente alpinas y cinco son aparentemente paramunas. Hay otras seis especies que son accidentales pero no se incluyeron en el Cuadro 1. Considerando las especies verdaderamente propias del páramo, se puede notar que éstas tienden a desarrollar hojas pequeñas y pecíolos largos (40-60% del tamaño de la lámina). En estas especies verdaderamente propias del páramo se pueden distinguir dos grupos: (1) las especies de *Elaphoglossum* que carecen de filopodios pero muchas veces (dos de cada tres especies) tienen escamas subulatas e hidátodos; estas especies se comportan generalmente como epífitas, creciendo a menudo sobre las bases de arbustos como *Escallonia*; (2) las especies de *Elaphoglossum* con filopodios pero sin escamas subulatas ni hidátodos, que típicamente viven en sitios rocosos, como parches de páramo sin arbustos. Muchas veces, las especies del segundo grupo están cubiertas de escamas anchas, lo cual puede indicar una adaptación a episodios de frío o a la desecación por los fuertes rayos solares.

En los páramos de Costa Rica, el género *Elaphoglossum* mantiene una alta diversidad de especies, probablemente por razones biogeográficas, expresadas en grupos de especies verdaderamente propias del páramo y especies aparentemente propias, más las especies accidentales. Cinco de las 12 especies tienen una amplia distribución en todo el continente americano, mientras que, por otra parte, una es endémica de Costa Rica y Panamá. Aparte de estas, hay tres especies que se distribuyen en la región que va desde los páramos costarricenses hasta México, y otras tres que tienen una afinidad andina ya que se encuentran desde Costa Rica hasta los Andes septentrionales. Entre las especies verdaderamente propias del páramo, las que tienen escamas subulatas y carecen de filopodios mantienen relaciones con la región hacia el sur, mientras que las que no poseen escamas anchas pero sí tienen filopodios pertenecen al grupo del hemisferio norte.

### *Eriosorus*

*Eriosorus*, con unas 25 especies (Tryon 1970), es un género verdaderamente neotropical. A diferencia de *Jamesonia* –un género afín–, *Eriosorus* no está restringido a los páramos. Con al menos cinco especies en Costa Rica, este género es típico de sitios soleados en bosques nublados. Sin embargo, cuatro de las cinco especies suben hasta el páramo, donde son más comunes en los matorrales dominados por el bambú *Chusquea* y el arbolito *Escallonia*. En todas las especies, los rizomas rastreros están profundamente enterrados, así se protegen de la escarcha y el fuego. Entre las especies paramunas hay dos formas de vida: (1) la de mayor tamaño, con hojas enredaderas o escandentes e indeterminadas, comúnmente observada en sitios perturbados (*E. flexuosus*, *E. villosulus*); y (2) la de menor tamaño, con hojas erectas y determinadas



(*E. congestus*, *E. warscewiczii*). Scamman (1962) sugiere que *Eriosorus villosulus*, una especie endémica de Costa Rica, es posiblemente una variedad peluda de *E. flexuosus*, conocida de altas elevaciones, aunque se cree que otro factor (hibridación, poliploidía, etc.) también podría ofrecer una posible explicación.

El trabajo citológico de Tryon (1962, 1970) demostró que *Eriosorus* y *Jamesonia* comparten tanto la misma ploidía ( $n=87$ ) como el número menor de cromosomas; número que sugiere que ambos géneros son parte de un sólo linaje de "paleohexaploides". Tryon (1970) sugirió que las pequeñas y erectas especies de *Eriosorus* posiblemente son un producto de la interacción secundaria entre diferentes especies de *Eriosorus* (con la primera forma) y especies de *Jamesonia*. Sin embargo, Sánchez B. (2000) demostró que *Jamesonia* tienen varios orígenes de linajes dentro del género *Eriosorus*. De acuerdo con este lineamiento, las especies pequeñas y erectas de *Eriosorus* son especies hermanas divergentes, procedentes de varias especies de *Jamesonia*.

De hecho, la hibridación es un fenómeno común en el género *Eriosorus*. Tryon (1962) documentó dos híbridos entre especies costarricenses de *Eriosorus*: (1) el híbrido entre *Eriosorus warscewiczii* y *E. flexuosus* (originario del volcán Poás); y (2) el híbrido entre *Eriosorus congestus* y *E. glaberrimus* –el segundo ausente en los páramos– (originario de La Palma). Entre las cuatro especies de *Eriosorus* encontradas en los páramos de Costa Rica, dos (*E. congestus* y *E. villosulus*) son endémicas. Una tercera especie, *E. warscewiczii*, es cuasi-endémica, ya que fuera de Costa Rica sólo se conoce de un solo sitio en el sur de Colombia. La especie omitida, *E. flexuosus*, se ha encontrado en todas partes en el neotrópico y es común en toda la región desde el sur de México hasta Brasil, incluyendo la isla La Española. Además, es muy abundante en el norte de los Andes. *Eriosorus glaberrimus*, la única especie costarricense que no se ha encontrado en los páramos, merece un comentario especial: como especie escandente de bosques húmedos entre 1.200 y 2.300 ms.n.m., sólo se ha recolectado en Costa Rica y Nicaragua. Tryon (1970), con base en estudios comparativos de morfología, indicó que esta especie se deriva de un elemento que tuvo una mayor distribución en el pasado y no de especies que ocurren hoy día en Costa Rica.

### *Huperzia*

Taxonómicamente muy ligado al género *Lycopodium*, el género *Huperzia* incluye una serie de especies que son difíciles de identificar, ya que generalmente se parecen mucho unas a otras y existen numerosos híbridos. Se trata de unas espectaculares pteridófitas del páramo, que se destacan en los sitios soleados y expuestos. En el neotrópico se reconocen dos grupos ecológicos de *Huperzia*: (1) las especies colgantes y epifíticas de los bosques húmedos, y (2) las especies erectas, a menudo terrestres, de sitios soleados y perturbados. Al páramo propiamente dicho de Costa Rica sólo llegan especies del segundo grupo, seis en total. Tres de ellas son muy raras, pero las otras tres son características del páramo: *Huperzia attenuata*, *H. crassa* y *H. talamancana*, siendo este último el sinónimo de *H. saururus*, así reconocido por autoridades en el

pasado. Las tres últimas especies son pequeñas (hasta de unos 20 cm de alto), con ramas erectas cubiertas de pequeñas hojas imbricadas, que crecen en el páramo con un porte bajo, alejadas de arbustos y gramíneas. Estas tres especies difieren en tamaño, color, configuración de las hojas y espesor de los vástagos y se comportan como un solo grupo ecológico del páramo alto. Además, hay otras especies que aparentemente son propias del páramo pero no fueron incluidas en la lista de especies del páramo propiamente dicho, por falta de mayor información. Así, hay dos especies aparentemente propias del páramo, a saber: *H. hippuridea*, del bosque montano, que se ha encontrado solamente cerca del límite del bosque, y *H. subulata*, una epífita que crece cerca de los arbustos del paramillo. También existen dos especies pioneras: *H. reflexa* y *H. eversa*, que ocupan las orillas de los caminos a mayor elevación, pero generalmente no entran al verdadero páramo.

En Costa Rica, siete especies de *Huperzia* tienen también una distribución andina, mientras que dos son endémicas de este país, aunque poseen cierta afinidad con algunas especies comunes de los Andes.

### *Hymenophyllum*

Según Luteyn (1999), *Hymenophyllum* es un género muy prominente en los páramos neotropicales y ocupa el tercer lugar a nivel de diversidad específica. Sin embargo, este género no parece ser importante en el páramo costarricense, que cuenta con solo ocho especies. Todas ellas se encuentran a menudo en los bosques montanos nublados dominados por robles del género *Quercus* (Kappelle & Gómez 1992; Kappelle 1996) y pueden crecer en zonas donde domina el bambú *Chusquea*. En el páramo propiamente dicho, generalmente crecen a lo largo de las orillas de arroyos y quebradas. Hay unas cinco especies que son aparentemente propias del páramo y tres que se comportan como especies accidentales, según la clasificación aquí utilizada.

### *Hypolepis*

De este género, *Hypolepis bogotensis* es la única especie que se ha observado en el páramo. Es más común en sitios paramunos perturbados, como los bordes de los caminos. Tiene rizomas profundos y reptantes, que son resistentes al fuego y al frío. Esta especie se parece mucho a *Pteridium aquilinum*, aunque esta última no ha sido registrada en el páramo. *H. bogotensis* está presente en casi todo el neotrópico y tiene una distribución geográfica que va desde México hasta Perú. También se ha observado en Jamaica.

### *Isoëtes*

*Isoëtes storkii* es la única especie de este género que crece a elevaciones superiores a las de los bosques nublados de Costa Rica. Como muchas especies de *Isoëtes*, habita en sitios húmedos como charcos y pantanos, donde puede formar

grandes poblaciones. Tiene la forma de una roseta, con hojas que pueden alcanzar 45 cm en aguas profundas. Esta especie es endémica de Costa Rica. Hickey *et al.* (1989) hicieron un estudio genético de las poblaciones de esta especie en el volcán Poás, el Cerro de la Muerte y el Cerro Chirripó. Aunque las poblaciones parecían ser diferentes en sus características morfológicas debido a las diferencias en altitud, no se registraron variaciones genéticas, tal y como demostraron las isozimas. Con base en este resultado, Hickey *et al.* (1989) concluyeron que las poblaciones variaron solamente a nivel fenotípico.

### *Jamesonia*

*Jamesonia* es el único género de helechos que tiene una distribución casi exclusivamente paramuna: está casi ausente fuera de los páramos. En Costa Rica puede alcanzar micrositios a los 3.800 m de altitud, lo cual corresponde a la cima más alta de las montañas costarricenses, el Cerro Chirripó (3.819 m). Además, *Jamesonia* crece en varios tipos de sitios, desde los más secos a los más húmedos. Esta tolerancia ecológica sugiere que es un género resistente a la frecuente desecación del páramo.

Este género se caracteriza por tener numerosas hojas pequeñas y angostas, pinnadas y redondeadas, que le dan a la planta un aspecto muy similar al de Poaceae y Cyperaceae, familias graminoides comunes en los altos páramos. Los individuos de *Jamesonia* tienen rizomas cortos y rastreros que no están protegidos por escamas, pero se encuentran bien enterrados, lo cual les brinda protección contra el fuego y la escarcha. De las tres especies de *Jamesonia* de Costa Rica, *J. scammanae* es la más común y también la que alcanza mayor altitud. Esta especie tiene las hojas más angostas (ca. 0,4 mm de ancho), aglutinadas cuando jóvenes, lo cual sugiere una buena adaptación a la escarcha; esta morfología parece ser única entre los helechos del páramo.

Según A. F. Tryon (1962), el número cromosómico de *Jamesonia* es  $n=87$ . Tryon basó este dato en sus resultados del estudio de *Eriosorus scammanae* –nombre de la planta en aquél entonces– recolectada en el Cerro de la Muerte. Sin embargo, hasta la fecha la historia evolutiva de la poliploidía de este género –igual que la de *Eriosorus*– sigue siendo desconocida. Con base en el análisis de híbridos costarricenses entre *Jamesonia scammanae* y *Eriosorus warszewiczii*, el mismo autor confirmó también que existe una estrecha relación genética entre ambos géneros (A. F. Tryon 1970).

Con respecto a su distribución geográfica, las especies de *Jamesonia* son verdaderamente andinas. Un total de 19 especies se encuentran en la región que va desde Venezuela hasta Bolivia, mientras que solamente unas cuatro crecen fuera de los Andes. Tres de estas últimas se conocen de Costa Rica, la cuarta (*J. brasiliensis* Christ.) alcanza la Serra de Itatiaia en Brasil. Una de las especies costarricenses, *J. alstonii*, tiene una distribución disyunta y ocurre tanto en Costa Rica como en el volcán Tacaná en Chiapas, México. Este sitio mexicano representa tal vez el límite norte del linaje andino.

### *Lycopodium*

Este género pteridofítico, estrechamente relacionado con *Huperzia*, está presente con especies que tienen rizomas anchos y rastreros. Ocupa sitios prominentes en el páramo, a lo largo de los caminos y senderos y hasta en los claros. Se presenta en casi toda la parte de la cordillera, hasta elevaciones muy altas. En el páramo propiamente dicho se han observado al menos tres especies (*L. clavatum* var. *contiguum*, *L. magellanicum* y *L. thyoides*), las cuales crecen en conjunto con especies del género *Huperzia* de la misma familia. Todas las especies de *Lycopodium* tienen una amplia distribución a través de toda Latinoamérica. La especie *L. clavatum* var. *clavatum* es cosmopolita, ya que se encuentra en muchos lugares alrededor del mundo.

### *Melpomene*, *Lellingeria* y *Ceradenia*

Las especies de estos tres géneros pertenecen a la familia Grammitidaceae y se caracterizan por tener hábitos pequeños y esporas verdes. En el páramo de Costa Rica se han registrado unas seis especies de este grupo. *Melpomene* es el más común en sitios a altas elevaciones. En los páramos de la Cordillera de Talamanca está representado por tres especies. *Lellingeria*, por su parte, está presente con dos pequeñas especies epifíticas, las cuales poseen escamas clatradas e hidátodos, con ausencia de filopodia. Este género tiene su centro de diversidad en Costa Rica y Panamá, siendo *L. tmesipteris* endémica de esta región. Otras especies dentro de este grupo de gramitidáceas, como el común *Melpomene moniliformis*, ocupan sitios rocosos y soleados por encima de la zona arbustiva de los páramos. El tercer género, *Ceradenia*, generalmente no tiene una morfología epifítica, pero la única especie del páramo costarricense sí muestra un hábito epifítico y alcanza la zona arbustiva de este piso altitudinal. Por último, cinco de las seis especies de esta familia tienen una amplia distribución.

### *Ophioglossum*

*Ophioglossum crotalophoroides* es la única especie de este género en el páramo costarricense. Tiene una forma de vida muy particular: como especie terrestre con una sola hoja por arriba del suelo y su compacto *caudex* profundamente dentro del suelo, vive escondida dentro de las gramíneas en sitios húmedos y soleados, protegidos del frío y el fuego, como ciertas zonas perturbadas de tipo pastizal. *O. crotalophoroides* ocurre en un rango altitudinal muy amplio, en todo el neotrópico y en la caliente zona sureste de Estados Unidos. Además, aparentemente hay algunos registros de *O. engelmannii* para sitios perturbados en los páramos, pero estos resultan muy accidentales.

### *Plagiogyria*

Igual que *Polypodium* y *Pleopeltis*, el género *Plagiogyria* raramente alcanza la altitud del páramo. En realidad, *Plagiogyria* es un género de bosques montanos que prefiere la sombra. Tiene una limitada diversidad en el Nuevo Mundo, donde ocurre con un hábito terrestre. Es de gran tamaño, con hojas de hasta 1 m de largo, en los bosques de *Quercus* de Costa Rica (Kappelle & Gómez 1992). En el páramo busca sitios de sombra, bajo arbustos y cerca del límite superior de bosque. Una de las dos especies presentes, *P. semicordata*, se distribuye desde México hasta Costa Rica, mientras que la otra, *P. costaricensis*, crece en la región entre Costa Rica y Bolivia.

### *Pleopeltis* y *Polypodium*

Aparentemente, estos dos géneros muy raramente entran al páramo debido a su hábito epifítico. Cuando se encuentran especies de estos géneros, éstas se comportan como epífitas sobre arbustos en el paramillo o como individuos epilíticos sobre piedras húmedas bajo sombra, como muchas otras epífitas. Cinco de las siete especies de este grupo tienen láminas cubiertas de escamas peltadas. Tres de las siete son endémicas de la Cordillera de Talamanca, a saber, *Polypodium macrolepis*, *P. montigenum* y *P. myriolepis*, todas con láminas escamosas. Una de las especies escamosas, *P. murorum*, tiene una distribución amplia en Latinoamérica, mientras que la especie perteneciente al género *Pleopeltis* es verdaderamente pantropical. Entre las especies sin escamas sobre las láminas, aparece una, *P. ursipes*, que pertenece a un grupo muy diverso en México; y otra, *P. wiesbaueri*, que tiene afinidades con especies andinas.

### *Polystichum*

Este género comprende cuatro especies en el páramo de Costa Rica, si incluimos el género monotípico *Plecosorus* en *Polystichum*, como prefieren hacer varios autores (Tryon y Tryon 1982, Barrington 1995). Todas las especies son terrestres y tienen rizomas cortos y gruesos, usualmente poco ramificados. *Polystichum* es uno de los helechos más conspicuos, ya que tiene hojas de hasta 1 m de largo en el páramo propiamente dicho; sin embargo, no tiene tallos erectos como *Blechnum*. Los segmentos de las hojas de este helecho son muy sensibles al sol; en sitios muy iluminados las hojuelas son duras y rizadas, mientras que bajo la sombra son planas y delgadas. Las especies de *Polystichum* parecen prosperar en sitios claros, donde alcanzan grandes tamaños y llegan a ser fértiles. Se conocen híbridos entre tres de las especies presentes, por lo cual la identificación puede ser muy difícil.

Tres de las cuatro especies presentes tienen afinidades con los Andes en el sur. *Polystichum orbiculatum*, por ejemplo, se conoce y prominente en todas las partes de los Andes. Tiene una distribución disyunta en Costa Rica y en el volcán Tacaná en la frontera entre México y Guatemala. Por su parte, *P. lehmannii*, a veces conocido

como *P. montevidense* (Spr.) Rosenst., alcanza su límite norte en los páramos de Costa Rica. *P. talamancaum* es endémica de Costa Rica, donde parece haberse originado a raíz de una hibridación entre una raza diploide desconocida de *P. orbiculatum* y *P. concinnum*, especie endémica de los bosques de *Quercus* de Costa Rica y Panamá (Barrington 1990). La cuarta y última especie, *P. speciosissima*, se conoce desde México y Guatemala hasta Costa Rica y Panamá y parece pertenecer al diverso grupo de especies mexicanas (Little y Barrington, en prensa). Estudios de isozimas indican que en México existen por lo menos cuatro genotipos, pero en Costa Rica sólo se ha encontrado uno (Barrington, sin publ.); esto sugiere que la población costarricense puede haberse derivado recientemente del grupo presente en México.

### *Sticherus*

*Sticherus revolutus*, conocida en muchas partes como *Gleichenia costaricensis*, es la única especie de la familia Gleicheniaceae que se ha encontrado en los páramos de la Cordillera de Talamanca. Es muy común en los bordes de los caminos, pero también aparece en el páramo propiamente dicho. Sus plantas son anchas y rastreras, con hojas indeterminadas. Ocupa sitios soleados, abiertos y perturbados, como las orillas y deslizamientos en el terreno. Es una especie andina que alcanza su límite noroeste en Costa Rica. Por otro lado, *Diplopterygium bancroftii*, una especie de la misma familia, puede alcanzar una elevación máxima de 3.100 ms.n.m., especialmente a lo largo de los caminos.

### *Thelypteris*

Hay tres especies de *Thelypteris* dentro del subgénero *Amauropelta* que crecen en los páramos y bosques montanos de Costa Rica. Todas pueden crecer en sitios perturbados en el páramo propiamente dicho, donde son más comunes en las orillas de arroyos y dentro de matorrales. Aunque las hojas pueden alcanzar unos 40-120 cm de largo, en el páramo se han observado pequeñas plantas aun fértiles. Una cuarta especie, *T. frigida*, también puede ocurrir en el páramo, pero es más notoria en el bosque montano. Entre las tres especies del páramo propiamente dicho, hay dos que son endémicas de Costa Rica y una que se ha encontrado en una gran parte del neotrópico, desde Guatemala hasta Bolivia.

## Discusión y conclusiones

Según los criterios aquí establecidos, en el páramo costarricense hay 25 géneros de pteridófitas (helechos y plantas afines), incluyendo un total de 80 especies, de las cuales 44 son verdaderamente paramunas y 36 son aparentemente propias del páramo (Cuadro 1). Los géneros más ricos en especies son *Elaphoglossum*, con 12, y *Huperzia*,

con nueve. En conjunto comprenden el 26% de la diversidad pteridofítica. Ocho de los 25 géneros abarcan el 61% (49 especies) de la diversidad que se presenta por arriba de la línea superior del bosque. Treinta y siete especies (46%) tienen una distribución amplia y cubren por lo menos la región entre México y Perú. Un total de 14 especies (18%) son endémicas de los altos páramos de Costa Rica y Panamá. Diez especies (13%) se distribuyen desde Costa Rica hacia el noroeste hasta México. Por otra parte, 20 especies (25%) tienen una distribución andina. En el caso de *Isoëtes storkii* –único caso estudiado– resulta que no hay diferenciación genética entre las poblaciones presentes en el páramo costarricense (Hickey *et al.* 1989).

Muchos helechos tienen los rizomas enterrados, lo cual es una excelente forma de adaptarse al fuego y al frío, dos importantes factores limitantes en el páramo. Las hojas de casi todas las especies son gruesas y tienen segmentos redondeados. Muchas especies, como las de *Polypodium* y *Elaphoglossum*, dos géneros muy diversos en el páramo, presentan indumentos gruesos por las escamas de las hojas. El único género de helechos arborescentes en el páramo, *Blechnum*, tiene un tronco cubierto por un grueso abrigo de escamas y pecíolos que resisten bien el fuego y el frío. No obstante, los daños por la escarcha son evidentes y comunes, especialmente por encima de 3.400 ms.n.m.

Entre los géneros verdaderamente paramunos, predominan los que tienen muchas especies con una distribución claramente andina (*Blechnum*, *Huperzia*, *Jamesonia* y *Polystichum*). En contraste, las especies que muestran una afinidad con la región maya (Guatemala, Chiapas-México) son tanto verdaderamente como aparentemente paramunas. No existe ningún género con todas o casi todas sus especies distribuidas hacia el norte. Por esta razón, se puede concluir que casi toda la flora pteridofítica del páramo costarricense viene del sur, es decir de los Andes suramericanos. Sin embargo, está claro que algunas especies, como *Polystichum speciosissimum*, vienen del norte hacia el páramo propiamente dicho de Costa Rica.

Al hacer una comparación con las floras conocidas de los archipiélagos oceánicos, se puede constatar que la flora paramuna costarricense, con el 16% de especies endémicas, tiene cierta evidencia de un aislamiento importante en su desarrollo histórico. El archipiélago alpino de los páramos costarricenses no está lejos de las fuentes de diversidad en los Andes y Guatemala, aunque sí abarca una superficie bastante reducida. La combinación de tales distancias con respecto a las fuentes y el reducido tamaño de los páramos costarricenses puede explicar el nivel de endemismo. Sin embargo, hasta ahora se ha ignorado la importancia del origen de las especies endémicas. Especies endémicas hermanas, por ejemplo, pueden encontrarse en los páramos de los Andes –que igualmente funcionan como verdaderos archipiélagos– y, a la vez, en bosques montanos de Costa Rica. Este fenómeno probablemente ocurre en las especies aparentemente paramunas, que muchas veces crecen como epífitas sobre los arbustos de los paramillos. No obstante, no tenemos datos filogenéticos para comprobar esta teoría. La diferenciación entre los páramos parece mínima, como se pronosticó para un archipiélago, con base en estudios del género *Isoëtes*.

Si nos preguntamos cuántos linajes llegaron al páramo costarricense y consideramos los géneros *Polystichum* y *Elaphoglossum*, parece que la historia evolutiva de la radiación hacia este páramo es bastante complicada. Hay diferentes linajes dentro de cada género, los cuales llegaron al páramo de Costa Rica desde el norte o el sur. Por ejemplo, en *Polystichum* hay linajes de diferente procedencia: uno mexicano (*P. speciosissimum*) y dos andinos (*P. orbiculatum* y *P. lehmannii*), estos últimos con diferentes perfiles morfológicos y de isozimas (Barrington, sin publ.). *Elaphoglossum* tiene por lo menos dos linajes que alcanzaron el páramo, el linaje con hidátodos y escamas clatrados y el linaje sin estas características (Moran *et al.* 2002).

Si comparamos la flora pteridofítica del páramo costarricense (datos de este estudio) con la flora de helechos y plantas afines para todo el páramo neotropical (Luteyn 1999), ¿qué podemos concluir? Resulta que tanto en Costa Rica como en el neotrópico en general, los géneros *Elaphoglossum* y *Huperzia* son los más especiosos. Los géneros *Eriosorus*, *Hymenophyllum*, *Jamesonia*, *Melpómene*, *Polypodium* y *Thelypteris* resultan importantes en ambos estudios (Cuadro 2). Solo *Isoëtes* está ausente del grupo de los 10 géneros más grandes de pteridófitas paramunas, registrados por Luteyn (1999). Es posible que el gran tamaño de las megasporas de *Isoëtes* dificulte su dispersión entre los Andes y Costa Rica, una idea apoyada por el endemismo de la única especie costarricense (Hickey *et al.* 1989). Por otro lado, los géneros más comunes de Costa Rica –*Polystichum*, *Dryopteris* y *Blechnum*– no parecen ser tan diversos en el neotrópico en general (Luteyn 1999). El número de especies de estos

Cuadro 2

### Diversidad de especies pteridofíticas por género para los páramos de Costa Rica en particular y para los páramos neotropicales en general

Costa Rica <sup>1</sup>		Neotrópico <sup>2</sup>	
Género	No. esp.	Género	No. esp.
<i>Elaphoglossum</i>	13	<i>Elaphoglossum</i>	65
<i>Huperzia</i>	9	<i>Huperzia</i>	60
<i>Polypodium</i>	6	<i>Hymenophyllum</i>	20
<i>Lycopodium</i>	5	<i>Isoëtes</i>	18
<i>Hymenophyllum</i>	5	<i>Jamesonia</i>	18
<i>Polystichum</i>	4	<i>Eriosorus</i>	14
<i>Thelypteris</i>	4	<i>Thelypteris</i>	13
<i>Eriosorus</i>	4	<i>Polypodium</i>	12
<i>Jamesonia</i>	3	<i>Melpomene</i>	11
<i>Blechnum</i>	3	<i>Asplenium</i>	10
<i>Melpomene</i>	3		
<i>Dryopteris</i>	3		
<i>Asplenium</i>	3		

1. Costa Rica: este estudio

2. Neotrópico: Luteyn (1999)



géneros es similar para Costa Rica y los Andes, aunque hay mucho más diversidad dentro de otros géneros en los Andes que en Costa Rica. De manera que este grupo comprende géneros con pocas especies distribuidas entre todos los páramos.

Queda pendiente la pregunta, ¿cuáles son nuestras prioridades en el estudio de las pteridófitas del páramo costarricense?. Se pueden indicar dos líneas de investigación para intentar cubrir los vacíos actuales en nuestro conocimiento de los helechos y plantas afines de este ecosistema: la línea filogenética y la línea ecológica. Se requiere un mayor esfuerzo para entender la filogenia y el proceso de especiación dentro de los géneros. Sobre los géneros mejor estudiados (*Elaphoglossum*, *Jamesonia* y *Polystichum*), sabemos un poco más sobre la divergencia y la hibridación, pero no es suficiente. En el campo ecológico es urgente estudiar los nichos que los helechos y plantas afines ocupan, con el propósito de comparar especies hermanas. Solo teniendo datos confiables en las áreas de la geografía, la ecología y la filogenia podremos entender mejor la historia evolutiva de la diversificación de las especies en los páramos costarricenses.

## Referencias

- Barrington, D.S. 1990. Hybridization and allopolyploidy in Central American *Polystichum*: cytological and isozyme documentation. *Annals Missouri Botanical Garden* 77: 297-305.
- Barrington, D.S. & D.P. Little. Major evolutionary events in the origin and diversification of the fern genus *Polystichum* (Dryopteridaceae). *American Journal of Botany*. *En prensa / In press*
- Hickey, R.J., W.C. Taylor & N.T. Lübke. 1989. The species concept in Pteridophyta with special reference to *Isoetes*. *American Fern Journal* 79: 78-89.
- Kappelle, M. 1996. Los Bosques de Roble (*Quercus*) de la Cordillera de Talamanca, Costa Rica: Biodiversidad, Ecología, Conservación y Desarrollo. Universidad de Amsterdam-Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio). Amsterdam, Santo Domingo de Heredia, CR. 336 pp.
- Kappelle, M. & L.D. Gómez. 1992. Distribution and diversity of montane pteridophytes of the Chirripó National Park, Costa Rica. *Brenesia* 37: 67-77.
- Luteyn, J.L. 1999a. Páramos: A Checklist of Plant Diversity, Geographic Distribution and Botanical Literature. *Memoirs of The New York Botanical Garden* 84: 1-278.
- Moran, R.C. & R. Riba (eds.). 1995. *Flora Mesoamericana*. Vol. 1, Pteridophyta. British Museum. London.
- Moran, R.C. et al. 2002. The genus *Elaphoglossum*. New York Botanical Garden. Bronx, NY. [http://www.nybg.org/bsci/res/moran/elaphoglossum\\_evolution.html](http://www.nybg.org/bsci/res/moran/elaphoglossum_evolution.html)
- Sánchez, P. 2000. Phylogenetics and biogeography of an Andean fern radiation: The *Jamesonia-Eriosorus* complex. Tesis de Doctorado. Universidad de California. Berkeley, CA.
- Scamman, E. 1962. The genus *Eriosorus* in Costa Rica. *Contributions Gray Herbarium, Harvard University* 191: 81-89.
- Smith, A.R. 1972. Comparison of fern and flowering plant distributions with some evolutionary interpretations for ferns. *Biotropica* 4(1): 4-9.
- Tryon, A.F. 1962. A monograph of the fern genus *Jamesonia*. *Contributions of the Gray Herbarium, Harvard University*. 191: 109-197.

- Tryon, A.F. 1970. A monograph of the fern genus *Eriosorus*. Contributions Gray Herbarium, Harvard University 200: 54-189.
- Tryon, R.M. 1970. Development and evolution of fern floras of oceanic islands. *Biotropica* 2(2): 76-84.
- Tryon, R.M. & A.F. Tryon. 1982. Ferns and allied plants with special reference to tropical America. Springer. New York.
- Wagner, W.H. Jr. & F.S. Wagner. 1992. Preliminary checklists and keys to Hawaiian Pteridophytes. Mimeografiado.

## Apéndice

## Especies de pteridófitas registradas para el páramo de Costa Rica

Familia			
Género			
Especie	Rango altitudinal y geográfico <sup>1,2</sup>		C <sup>3</sup>
Aspleniaceae			
<i>Asplenium</i>			
<i>A. castaneum</i> Schldtl. et Cham.	2.000-4.000, de México a Chile		2
<i>A. polyphyllum</i> Bertol.	2.000-3.500, de México a Bolivia		2
<i>A. monanthes</i> L.	1.300-3.400, amplia		2
Blechnaceae			
<i>Blechnum</i>			
<i>B. buchtienii</i> Rosenst.	2.400-3.200, de Costa Rica a Bolivia		1
<i>B. falciforme</i> (Liebm.) C. Chr.	1.100-3.200, de México a Ecuador		2
<i>B. loxense</i> (Kunth) Hook. ex Salomon	2.800-3.400, de Costa Rica a Bolivia		1
Dennstaedtiaceae			
<i>Hypolepis</i>			
<i>H. bogotensis</i> H. Karst.	2.600-3.300, América tropical		1
Dryopteridaceae			
<i>Dryopteris</i>			
<i>D. maxonii</i> Underw. et C. Chr.	3.100-3.100, México y Mesoamérica		1
<i>D. nubigena</i> Maxon et C.V. Morton	2.600-3.500, México y Mesoamérica		1
<i>D. wallichiana</i> (Spreng.) Hyl.	1.900-3.800, amplia		1
<i>Polystichum</i>			
<i>P. lehmannii</i> Hieron.	3.200-3.300, de Costa Rica a Bolivia		1
<i>P. orbiculatum</i> (Desv.) Rémy & Fée in Gay	3.100-4.200, de México (sur) a Bolivia		1
<i>P. speciosissimum</i> (A. Braun ex Kunze)			
Tryon & Tryon	2.500-3.500, Mesoamérica		1
<i>P. talamancanum</i> Barr.	3.100-3.400, endémica para CR y P		1
Gleicheniaceae			
<i>Sticherus</i>			
<i>S. revolutus</i> (Kunth) Ching	2.000-3.000, de Costa Rica a Bolivia		2

**Familia**

Género	Especie	Rango altitudinal y geográfico <sup>1,2</sup>	C <sup>3</sup>
<i>Ceradenia</i>			
	<i>C. nubigena</i> (Maxon) L.E. Bishop	1.500-3.400, Costa Rica y Jamaica	2
<i>Lellingeria</i>			
	<i>L. myosuroides</i> (Sw.) A.R. Sm. & R.C. Moran	2.500-3.300, amplia	1
	<i>L. tmesipteris</i> (Copel.) A.R. Sm. & R.C. Moran	2.700-3.300, endémica para CR	2
<i>Melpomene</i>			
	<i>M. flabelliformis</i> (Poir.) A.R. Sm. & R.C. Moran	2.100-3.400, amplia	1
	<i>M. moniliformis</i> (Lag. ex Sw.) Proctor	2.000-3.600, América tropical	1
	<i>M. pilosissima</i> (M. Martens & Galeotti) A.R. Sm. & R.C. Moran	2.700-3.600, América tropical	1
<b>Hymenophyllaceae</b>			
<i>Hymenophyllum</i>			
	<i>H. crassipetiolatum</i> Stolze	1.400-3.400, México y Mesoamérica	2
	<i>H. myriocarpum</i> Hook.	500-3.400, de México a Bolivia	2
	<i>H. tegularis</i> (Desv.) Proctor & Lourteig	2.100-3.200, América tropical	2
	<i>H. tumbridgensis</i> (L.) Sm.	2.000-3.200, amplia	2
	<i>H. undulatum</i> (Sw.) Sw.	1.200-3.300, América tropical	2
<b>Isoëtaceae</b>			
<i>Isoëtes</i>			
	<i>I. storkii</i> T.C. Palmer	3.000-3.800, endémica para CR	1
<b>Lomariopsidaceae</b>			
<i>Elaphoglossum</i>			
	<i>E. affine</i> (M. Martens & Galeotti) T. Moore	2.500-3.600, de México a Venezuela	1
	<i>E. atosquamatum</i> Mickel	2.400-4.200, Costa Rica y Colombia	1
	<i>E. conspersum</i> H. Christ	2.000-3.300, endémica para CR	1
	<i>E. fournieranum</i> L.D. Gómez	2600-3400, endémica para CR	1
	<i>E. gratum</i> (Fée) T. Moore	2900-3400, México y Guatemala	2
	<i>E. hoffmannii</i> (Mett. ex Kuhn) H. Christ	1000-3400, de Costa Rica a VEN	2
	<i>E. leporinum</i> L.D. Gómez	2500-3600, México y Mesoamérica	1
	<i>E. lindenii</i> (Bory ex Fée) T. Moore	2000-3600, de México a Chile	?
	<i>E. matthewsii</i> (Fée) T. Moore	3300-3600, de México a Chile	2
	<i>E. minutum</i> (Pohl ex Fée) T. Moore	2000-3500, América tropical	?
	<i>E. pilosius</i> Mickel	3000-3600, de Costa Rica a Perú	1
	<i>E. squamipes</i> (Hook.) T. Moore	1500-3200, de México a Brasil	2
<b>Lycopodiaceae</b>			
<i>Huperzia</i>			
	<i>H. attenuata</i> (Spring.) Trevis	3000-3900, de Costa Rica a Perú	1
	<i>H. brevifolia</i> (Grev. & Hook.) Holub	3500-3600, de Costa Rica a Perú	1
	<i>H. crassa</i> (Humb. & Bonpl. ex Willd.) Rothm.	2500-3500, América tropical	1
	<i>H. chiricana</i> (Maxon) Holub	3400-3400, endémica para CR	1

---

**Familia**

Género			
Especie		Rango altitudinal y geográfico <sup>1,2</sup>	C <sup>3</sup>
<i>H. hippuridea</i> (H. Christ) Holub		2400-3600, de Costa Rica a Perú	2
<i>H. pflanzii</i> (Nessel) Rolleri & Deferrari		3100-3200, de Costa Rica a Bolivia	1
<i>H. reflexa</i> var. <i>reflexa</i> (Lam.) Trevis		900-3400, América tropical	2
<i>H. subulata</i> (Desv. ex Poir.) Holub		1900-3200, de Mesoamérica a Perú	2
<i>H. talamancana</i> B. Øllg.		3000-3000, endémica para CR	1
<i>Lycopodium</i>			
<i>L. clavatum</i> L. ssp. <i>clavatum</i>		1000-3800, amplia	2
<i>L. clavatum</i> L. ssp. <i>continguum</i> (Klotzsch)			
B. Øllg. in Harling & L. Anderson		2600-3800, de Costa Rica a Perú	1
<i>L. jussiaei</i> Desv. ex Poir. in Lam.		1700-3700, América tropical	2
<i>L. magellanicum</i> (P. Beauv.) Sw.		3300-3800, América tropical	1
<i>L. thyooides</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.		2000-3400, de México a Argentina	1
Ophioglossaceae			
<i>Ophioglossum</i>			
<i>O. crotalophoroides</i> Walter		50-3400, EEUU sudeste y América tropical	1
Plagiogyriaceae			
<i>Plagiogyria</i>			
<i>P. costaricensis</i> Mett. ex Kuhn		2400-3100, de Costa Rica a Bolivia	2
<i>P. semicordata</i> (C. Presl) H. Christ		2300-3200, México y Guatemala	2
Polypodiaceae			
<i>Campyloneurum</i>			
<i>C. amphostenon</i> (Kunze ex Klotzsch) Fée		1500-3500, América tropical	2
<i>C. densifolium</i> (Hieron.) Lellinger		2000-4000, América tropical	2
<i>Pleopeltis</i>			
<i>P. macrocarpa</i> (Bory ex Willd.) Kaulf. var. <i>macrocarpa</i>		900-3800, amplia	2
<i>Polypodium</i>			
Grupo dulce			
<i>P. ursipes</i> Moritz ex C. Chr.		2000-3400, de El Salvador a VEN	1
Grupo loriceum			
<i>P. wiesbaueri</i> Sodiro		2400-3400, de CR a Ecuador	2
Grupo polypodioides			
<i>P. macrolepis</i> Maxon		2000-3300, endémica para CR y P	2
<i>P. montigenum</i> Maxon		1800-3100, endémica para CR y P	2
<i>P. murorum</i> Hook.		2700-3400, América tropical	1
<i>P. myriolepis</i> H. Christ		1100?-3300, endémica para CR y P	2
Pteridaceae			
<i>Cheilanthes</i>			
<i>C. marginata</i> Kunth in HBK		1500-3500, América tropical	2

**Familia**

Género		Rango altitudinal y geográfico <sup>1,2</sup>	C <sup>3</sup>
Especie			
<i>C. hirsuta</i> Link		2500-3500, México y Mesoamérica	2
<i>Eriosorus</i>			
<i>E. congestus</i> (H. Christ) Copel.		1300-3300, endémica para CR	1
<i>E. flexuosus</i> (Kunth) Copel.		900-3300, América tropical	2
<i>E. villosulus</i> (Maxon) Scamman		2700-3500, endémica para CR	1
<i>E. warszewiczii</i> (Mett.) Copel.		2300-3400, Costa Rica y Colombia	1
<i>Jamesonia</i>			
<i>J. alstonii</i> A.F. Tryon		3300-3600, de México a Bolivia	1
<i>J. rotundifolia</i> Fée		2700-3500, Costa Rica y Colombia	1
<i>J. scammanae</i> A.F. Tryon		3000-3800, de Costa Rica a Bolivia	1
<b>Thelypteridaceae</b>			
<i>Thelypteris</i>			
<i>T. caucaensis</i> (Hieron.) Alston		2500-3400, de Guatemala a Bolivia	1
<i>T. delasotae</i> A.R. Sm. & Lellinger		2000-3200, endémica para CR	1
<i>T. frigida</i> (H. Christ) A.R. Sm. & Lellinger		1800-3300, Mesoamérica y VEN	2
<i>T. gomeziana</i> A.R. Sm. & Lellinger		2900-3600, endémica para CR	1
<b>Woodsiaceae</b>			
<i>Athyrium</i>			
<i>A. dombeyi</i> Desv.		1300-3500, amplia	1
<i>Cystopteris</i>			
<i>C. fragilis</i> (L.) Bernh.		1200-3800, amplia	2

1. Rango altitudinal según Moran y Riba (1985)

2. Distribución: CR = Costa Rica; EEUU = Estados Unidos de América; P = Panamá; VEN = Venezuela

3. Códigos: 1 = especies verdaderamente propias del páramo; 2 = especies aparentemente propias del páramo