

# ¿Dónde debemos colectar plantas en Guatemala?

Un análisis basado en los herbarios UVAL  
(Universidad del Valle de Guatemala) y el  
MO (Missouri Botanical Garden)<sup>1</sup>

Ana Lucrecia de MacVean  
Gerrit Davidse

## Resumen

Mesoamérica posee una alta diversidad biológica debido a su posición geográfica y reciente origen geológico. En Guatemala la UVG ha creado colecciones de referencia en respuesta a la necesidad de tener un lugar ordenado y seguro en donde depositar especímenes e información de la biodiversidad del país. El herbario cuenta con más de 25,000 especímenes y una base de datos con registros de las mismas, sin embargo hasta la fecha no se contaba con mapas de las áreas colectadas. Se presentan los resultados de la georeferenciación del herbario con lo que se logró hacer mapas de distribución de las plantas para visualizar en qué áreas se necesita canalizar esfuerzos para

nuevas expediciones botánicas. Se contó con información de plantas guatemaltecas albergadas en Missouri Botanical Garden para un total aproximado de 36,000 registros.

Se demuestra por medio de una serie de mapas que hay muchas áreas boscosas aún sin colectas. Entre las pobremente estudiadas están el norte de Petén, la cadena volcánica norte, Trifinio, Bis Cabá, norte de la Sierra de las Minas y las sierras de Cuchumatanes, María Tecún, Santa Cruz y Caral.

Se colocó en internet información de las plantas del herbario UVAL y se espera que grupos regionales de botánicos sean los principales usuarios. Es evidente que se deben involucrar otras organizaciones que cuenten con material guatemalteco

<sup>1</sup>Este trabajo es producto del Proyecto FODECYT 06-2004 y una colaboración del Herbario MO y UVAL. Las siguientes personas trabajaron o colaboraron en el proyecto: Gerrit Davidse, Robert E. Magill y Sandra Arango (MO), Ana Lucrecia de MacVean, Luis Furlán, Alejandra Reynoso, José Monzón, y Carmen María Mejía (UVAL).

para hacer más análisis. A la vez se deben realizar exploraciones botánicas en áreas poco colectadas aún con extensiones boscosas. De ésta manera se podrá tener mayor información posible para tomar medidas de conservación.

## Introducción

Alguna vez se ha preguntado ¿por qué hay tantas plantas diferentes en Guatemala? La razón de esto es que nuestro país tiene una posición geográfica entre dos grandes masas de tierra (Norte América y Sur América) lo cual hace que comparta elementos florísticos de ambas regiones (1, 2). Otra razón es el reciente origen geológico y su gradiente altitudinal que va desde el nivel del mar a 4,220 m del Volcán Tajumulco. Todo esto ha hecho posible tener una gama de ecosistemas para albergar una diversidad impresionante de plantas (Figura 1). En el Herbario del Instituto de Investigaciones (UVAL<sup>2</sup>) de la Universidad del Valle de Guatemala nos dedicamos a estudiar la flora guatemalteca. Una de las incertidumbres más grande con la que nos hemos enfrentado últimamente es

¿dónde debemos centrar esfuerzos para colectar plantas en Guatemala? Tenemos una colección de 20,000 plantas, pero ¿será que tenemos representada y conocemos a profundidad la flora de nuestro país? Este proyecto pretende contestar estas preguntas. De manera de divulgación el herbario también pretende dar a conocer las plantas de Guatemala por medio de una página de internet.

### • Colecciones de plantas guatemaltecas

Para estudiar la diversidad de un país es necesario tener colecciones en donde se encuentren depositados especímenes de las plantas a analizar. En Guatemala la Universidad del Valle de Guatemala ha creado colecciones de referencia tanto de flora como de fauna para tener un lugar ordenado y seguro en donde se encuentren especímenes depositados e información de la biodiversidad del país, accesibles al público. El herbario del Instituto de Investigaciones (UVAL) fue creado con el fin de mantener y desarrollar una colección de la flora guatemalteca como referencia para estudios fitoquímicos, ecológicos, etnobotánicos,



Figura 1. *Bomarea acutifolia*, Alstroemeriaceae; *Lockhartia* sp. Orchidaceae; *Aristolochia grandiflora*, Aristolochiaceae. —

<sup>2</sup>El herbario de la Universidad del Valle de Guatemala fue inscrito en 1974 en el Index Herbariorum con el acrónimo UVAL

etc. La colección cuenta con más de 20,000 especímenes en los grupos de algas, musgos, helechos, gimnospermas y angiospermas (Figura 2). Cuenta con una base de datos de 10,000 especímenes manejados bajo el sistema File Maker 7.0 para Macintosh. El herbario ha tenido énfasis en ciertas áreas de Guatemala, entre ellas, Sololá y sus volcanes, Petén, los Cuchumatanes, valle seco del Motagua y Sierra de las Minas.

Además de la colección de la Universidad del Valle de Guatemala (UVAL) existen otros herbarios que albergan plantas de Guatemala. Existen tres herbarios más en Guatemala (AGUAT, USCG, BIGU) con colecciones de plantas. También existen en el extranjero varias colecciones de especímenes guatemaltecos, siendo el Missouri Botanical Garden (MO) una de las más importantes; cuenta con más de 5,5 millones de especímenes de plantas y es el tercer herbario más grande en Estados Unidos de América (Figura 3). Una de



Figura 3. Uno de los cientos compactadores del herbario del Missouri Botanical Garden.

Figura 2. Estudiantes consultando la colección del herbario de la Universidad del Valle de Guatemala.



sus prioridades durante décadas ha sido la flora neotropical (o sea de las regiones tropicales de las Américas). En los últimos años MO ha hecho esfuerzos inmensos para colocar todo el material de sus colecciones mesoamericanas a disposición pública. Prueba de esto es la útil y muy consultada base de datos TROPICOS (ver [www.mobot.org](http://www.mobot.org)), que contiene información de especímenes tropicales incluyendo Guatemala y el resto de área centroamericana.

## • Flora de Guatemala

Existen aproximadamente 18,000 especies en Mesoamérica y muchas especies aún están siendo descubiertas en esta región. De los dos volúmenes que se han publicado de Flora Mesoamericana se ha encontrado un 7% de especies nuevas para la ciencia (3). También se han examinado los patrones de endemismo y riqueza y se han encontrado dos áreas con aparente riqueza: Panamá/Costa Rica y Guatemala/Chiapas (3). Entre los ejemplos de familias diversas en Guatemala se pueden citar las Orchidaceae con más de 700 especies. Muchas plantas tienen en Centroamérica, incluyendo Guatemala, el límite sur o norte de su distribución geográfica (e.g. *Taxus*, *Pinus*, *Lonicera*, *Gunnera*, *Carpinus*, *Acer*, *Ostrya*, *Liquidambar*) (4). Además, Guatemala cuenta con un alto número de especies endémicas especialmente en áreas montañosas y volcánicas. Por ejemplo el departamento de Sololá cuenta con más de 1100 especies de plantas y de ellas 61 son endémicas (1) lo cual ilustra la diversidad en el país.

Varias instituciones internacionales (Global Biodiversity Information Facility, Global Taxonomy Initiative, Inter American Biodiversity Information Network) se han dado cuenta que se deben fortalecer a las instituciones que manejan colecciones de biodiversidad a nivel mundial ya que de esta manera se podrá tener material disponible en línea que ayude a determinar qué esfuerzos y en qué áreas se deben llevar a cabo estudios que fortalezcan la conservación de la biodiversidad. La Estrategia Global para la Conservación de Plantas enfatiza que a

pesar de los trabajos taxonómicos a nivel mundial aún se considera que se desconoce la biodiversidad de nuestro planeta y predice que aún hay miles de especies de flora por descubrir.

## • Sistemas de Información Geográfica

¿Cómo sabemos en dónde ya hemos colectado plantas en Guatemala? Pues la mejor manera es realizando mapas de las colectas del herbario. Con la ayuda de los sistemas de información geográfica (SIG) se puede capturar, guardar, analizar y desplegar información georeferenciada, o sea datos identificados de acuerdo a una localidad especificada por sus coordenadas en latitud y longitud. Estos sistemas se usan extensamente en investigaciones científicas, manejo de recursos y planificación. Para capturar información uno tiene opciones de digitalizar por medio de trazar mapas con el ratón (de la computadora) convertir información digital de mapas, utilizar geoposicionadores (GPS) o consultar con diccionarios geográficos internacionales para tener información de localidades particulares. Seguidamente, los datos que han sido capturados deben ser integrados o asociados a otros por medio de diversas capas para poder utilizarlos en análisis de múltiples variables. Por ejemplo se puede utilizar una capa de registros de agricultura y sobreponerla con otra capa de datos hidrográficos para predecir cuáles ríos tendrán escurrimiento de fertilizantes. Otro ejemplo sería utilizar una capa de puntos de acidez de suelo (pH) en conjunto con otra de isolíneas para tener información más completa sobre

el tipo de suelo en una zona establecida (5). De manera similar se puede tener una capa de los puntos de colecta de flora y contrastarla por ejemplo con una de las áreas protegidas del país. Esto nos dará indicios de qué tan bien conocemos nuestra flora y qué acciones debemos tomar para conservarla.

- Mapas de biodiversidad en Guatemala

En Guatemala hay ejemplos del uso de los sistemas de información geográfica que se han usado para hacer mapas de tipos de bosques o para cobertura vegetal. Actualmente se cuenta con un mapa de cobertura boscosa elaborado por la Universidad del Valle de Guatemala en colaboración con el Instituto Nacional de Bosques y el Ministerio de Agricultura. Sin embargo ha habido muy pocos esfuerzos para elaborar mapas de especies de flora y fauna debido a que no se tenían datos georeferenciados de especímenes de flora o fauna. En Guatemala existen varias colecciones de referencia que guardan colecciones importantes de la biodiversidad del país. Pero hay muy pocas que tienen bases de datos completas y ninguna cuenta con material georeferenciado en su totalidad. Producto del presente estudio se logró hacer mapas sobre especímenes de la flora guatemalteca de dos herbarios reconocidos (uno nacional y uno extranjero) y se tratará de analizar la distribución de colectas en Guatemala.

## Metodología

- Obtención de datos para mapas

Para llevar a cabo este proyecto se obtuvieron, en una hoja electrónica, los datos guatemaltecos de las bases de datos del Herbario de la Universidad del Valle de Guatemala (UVAL) y de Herbario del Missouri Botanical Garden (MO). Los datos de MO fueron obtenidos de la base TROPICOS en MO mientras que los datos de UVAL fueron depurados e integrados a la base de datos. Los datos fueron organizados por departamento en orden alfabético para su fácil manipulación. Los campos utilizados fueron: número de registro, nombre científico, colector, lugar de colecta (localidad), coordenadas divididas en grados, minutos y segundos en latitud y longitud.

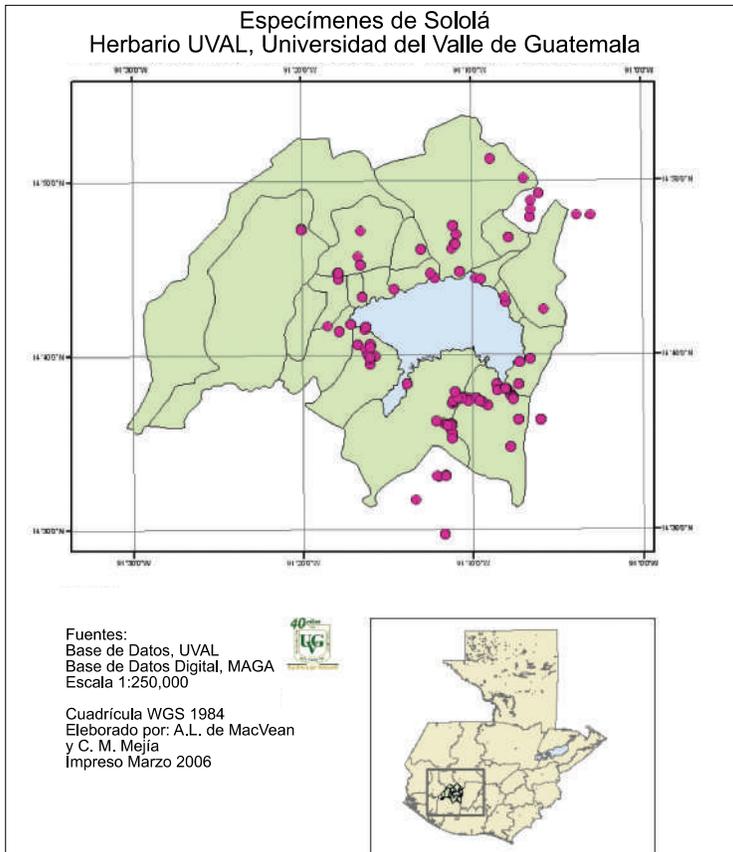
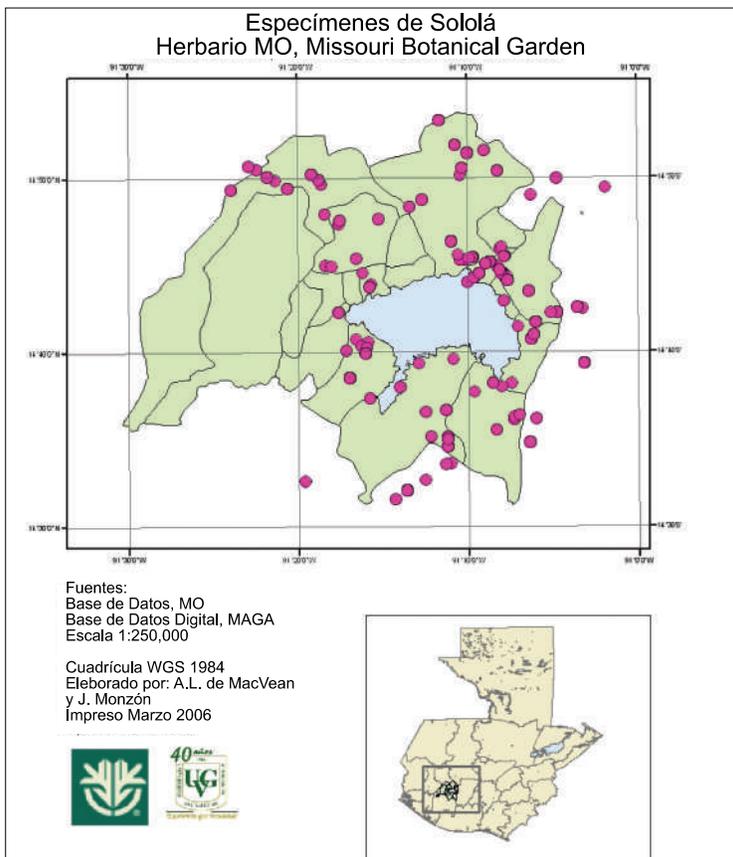
Luego de tener una base de datos conjunta y compatible entonces se empezó a hacer la búsqueda de las localidades exactas en grados, minutos y segundos. Para esto se utilizaron mapas de la República de Guatemala a escala 1:50,000 para encontrar localidades exactas de cada una de las localidades. Después de encontrar la localidad en un mapa se procedió a encontrarla en los mapas digitalizados del Ministerio de Agricultura, Ganadería y Alimentación. Al encontrar la localidad se procedió a leer las coordenadas y luego colocarlas en la hoja electrónica. Este proceso se repitió para 36,964 especímenes de MO y UVAL de todos los departamentos (Figura 4).

Figura 4. Proceso para obtener las coordenadas para cada espécimen. La localidad se busca en mapas de Guatemala 1:50000. Luego esta hoja cartográfica es buscada en la base de datos digital del MAGA de donde se obtiene las coordenadas exactas.



- Elaboración de mapas

Después de tener la información con latitud y longitud de los 36,964 especímenes, se procedió a revisar todos los datos y depurar localidades inexactas para cada departamento. Personal del herbario fue entrenado para utilizar el programa ARCGis (®Esri) y así llevar a cabo los mapas de cada departamento. La información de cada departamento fue transformada e importada al programa ARCGis para la elaboración de mapas. Se realizó un mapa para cada departamento para los datos de UVAL y MO (Gráfica 1).



Gráfica 1.  
 Mapas realizados para el departamento de Sololá con datos de colecta de MO y UVAL. Los puntos rojos son colectas de plantas en esa localidad.

Los datos ya georeferenciados son utilizados para la elaboración de mapas de distribución de especies a nivel nacional. Del laboratorio de sistemas de información geográfica de la UVG se obtuvieron las capas adecuadas para sobreponer a los datos brutos de los especímenes de los herbarios. Las capas empleadas fueron cobertura boscosa, carreteras y ríos principales, áreas protegidas, cuerpos de agua, departamentos y municipios. Los mapas elaborados se encuentran en los resultados.

## Resultados

Como resultados de este proyecto se tienen tres componentes:

1. Georeferenciación de especímenes de MO y UVAL,
2. Mapeo de distribución de especímenes y
3. Elaboración de la página web del herbario UVAL. Estos se detallan a continuación.

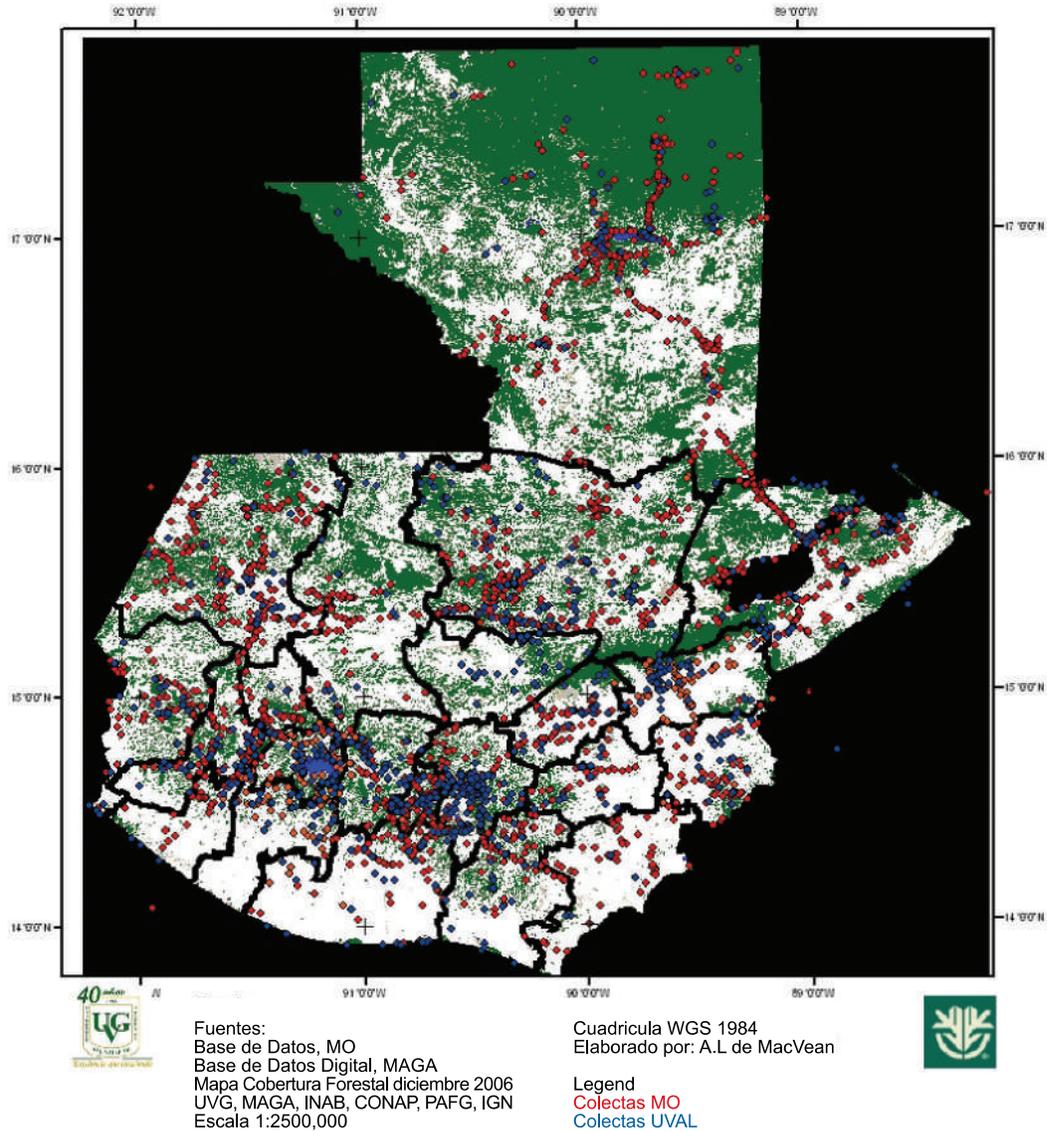
### • Georeferenciación de especímenes de UVAL y MO

Se georeferenciaron 26,822 especímenes de Missouri Botanical Garden (MO) y 10,142 especímenes del Herbario de la Universidad del Valle de Guatemala (UVAL) para un total de 36,964 especímenes guatemaltecos. Toda la información de MO se encuentra disponible en las bases de datos de Missouri Botanical Garden [www.mobot.org](http://www.mobot.org) (MO) (6). La información de la Universidad del Valle de Guatemala está disponible dentro del portal [www.uvg.edu.gt](http://www.uvg.edu.gt) (UVAL) bajo Instituto de Investigaciones, Herbario UVAL bajo el menú de proyecto georeferenciación. [www.edu.gt/instituto/herbario](http://www.edu.gt/instituto/herbario) o directamente en [www.herbario.uvg.edu.gt](http://www.herbario.uvg.edu.gt). Aquí se encuentran los links para acceder a otros sitios de interés (7). Toda la información está protegida con derechos de autor ya que ha sido recopilada a través de varios años por la Universidad del Valle de Guatemala.

### • Mapeo de distribución de especímenes

Se elaboraron mapas de la distribución de los especímenes de MO y UVAL en el país en general y se contrastó con cobertura de vegetación, con áreas protegidas y con caminos principales para poder hacer análisis de dónde se necesitan centrar los esfuerzos de colecta (Gráficas de 2 a 4).

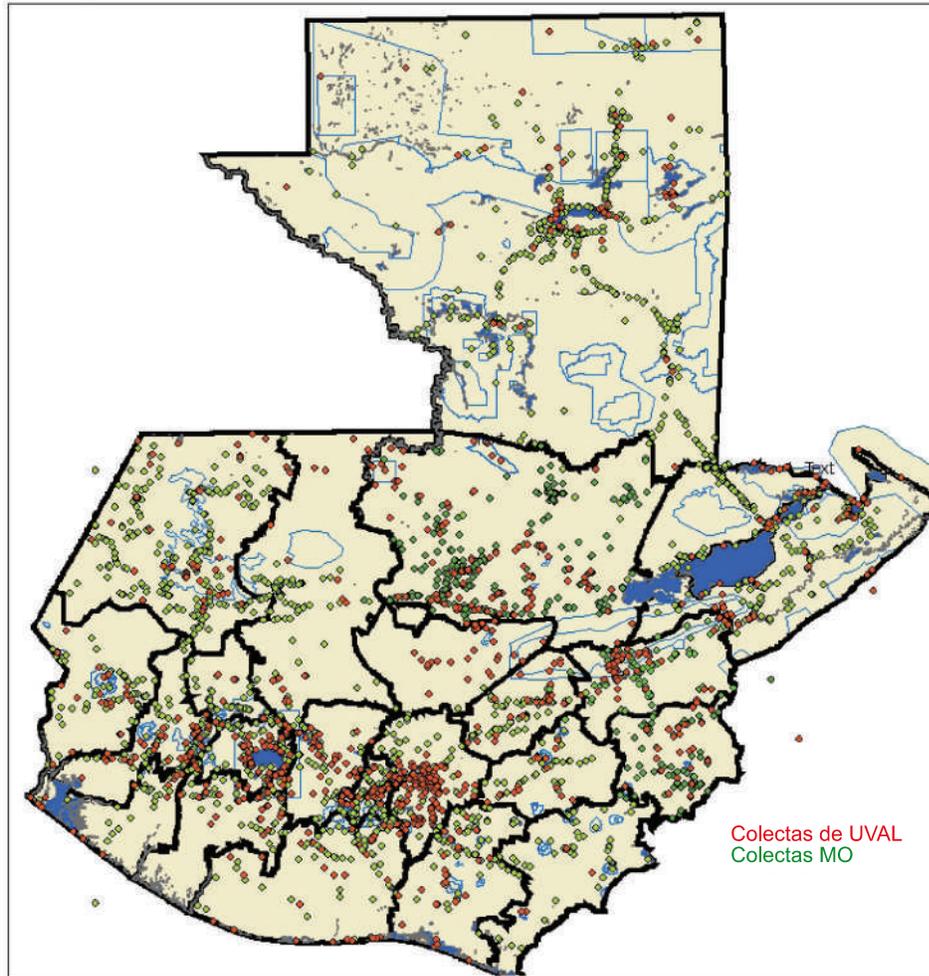
Especímenes de plantas de Guatemala  
 Herbario UVAL, Universidad del Valle de Guatemala  
 Herbario MO, Missouri Botanical Garden



Gráfica 2.

Mapa de colectas de Herbarios UVAL y MO en bosques en Guatemala. En verde las áreas boscosas de Guatemala. Los puntos rojos representan colectas de UVAL y los azules MO.

Colectas en áreas protegidas de Guatemala  
 Herbario UVAL, Universidad del Valle de Guatemala  
 Herbario MO, Missori Botanical Garden

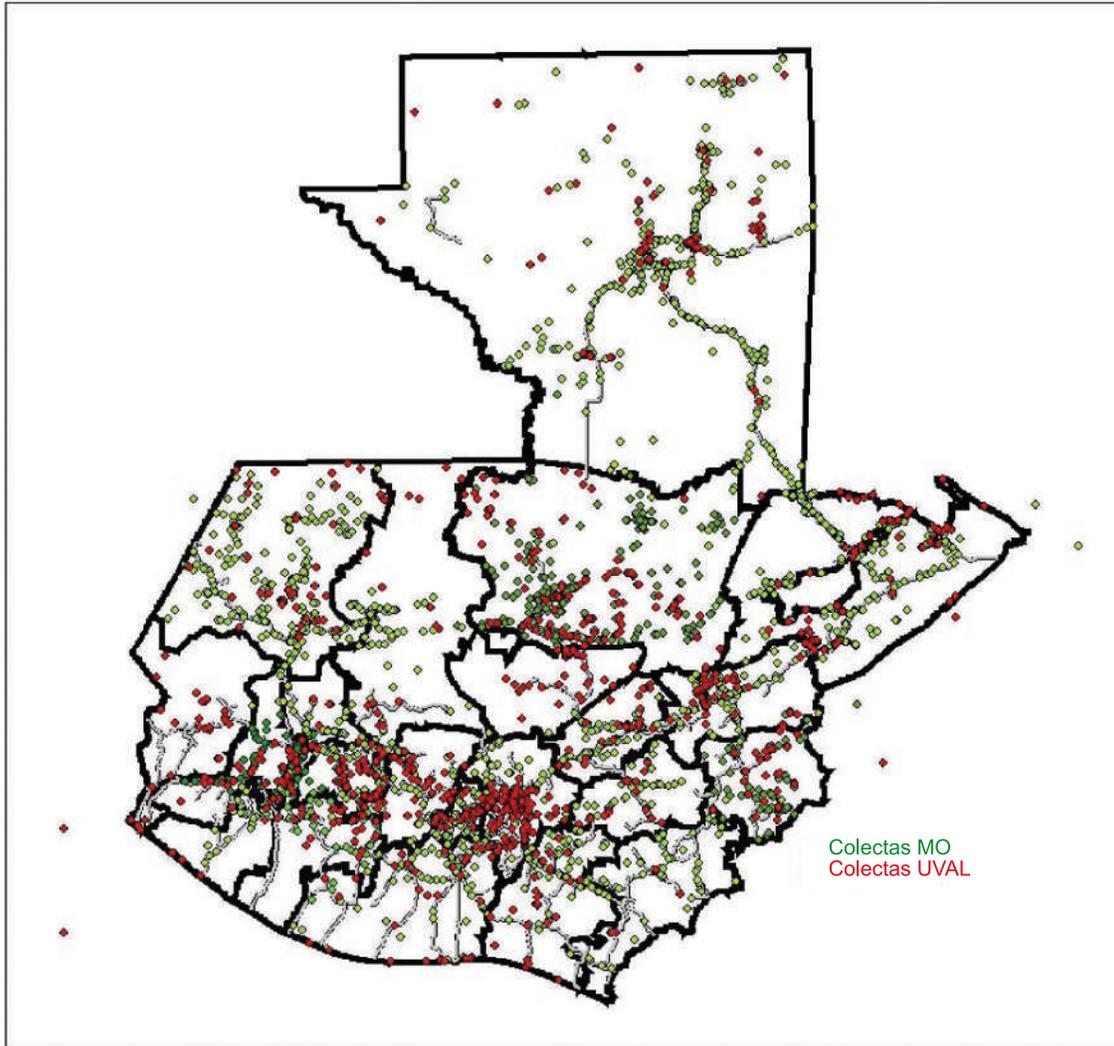


Fuentes:  
 Base de Datos, Herbarios UVAL y MO  
 Base de Datos Digital, MAGA  
 Base de Datos, CONAP  
 Escala 1:250,000

Cuadrícula WGS 1984  
 Elaborado por: A.L. de MacVean  
 Impreso Junio 2006



Gráfica 3.  
 Mapa de colectas de Herbario UVAL y MO en áreas protegidas de Guatemala. Las líneas azules encierran las áreas protegidas del país según CONAP, 2006. Los puntos rojos representan colectas de UVAL y los verdes MO.



Gráfica 4.  
Mapa de colectas de Herbario UVAL y MO contrastando con las principales carreteras de Guatemala. Los puntos rojos representan colectas de UVAL y los verdes MO.

- Página de Internet del herbario

La página web fue elaborada por el personal del Departamento de Tecnologías Interactivas de la UVG con lineamientos y material elaborado por el personal del Herbario. Cuenta con varias subpáginas que describen las actividades del herbario e incluye además links con las siguientes instituciones: *Index Herbariorum*, Missouri Botanical Garden, Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología. Cuenta con vínculos a contactos tanto de personas así como PDFs de las publicaciones más relevantes del Herbario UVAL. Para consultar los especímenes, el herbario cuenta con un buscador que muestra datos de colecta así como un mapa de Guatemala con los puntos georeferenciados.. (ver Figuras 5 a 8).



Figura 5. Acceso a la base de datos del herbario UVAL. Se incluye un buscador en donde el usuario incluye el nombre científico de la planta que desea buscar. En este ejemplo se usa *Dorstenia contrajerva* L.

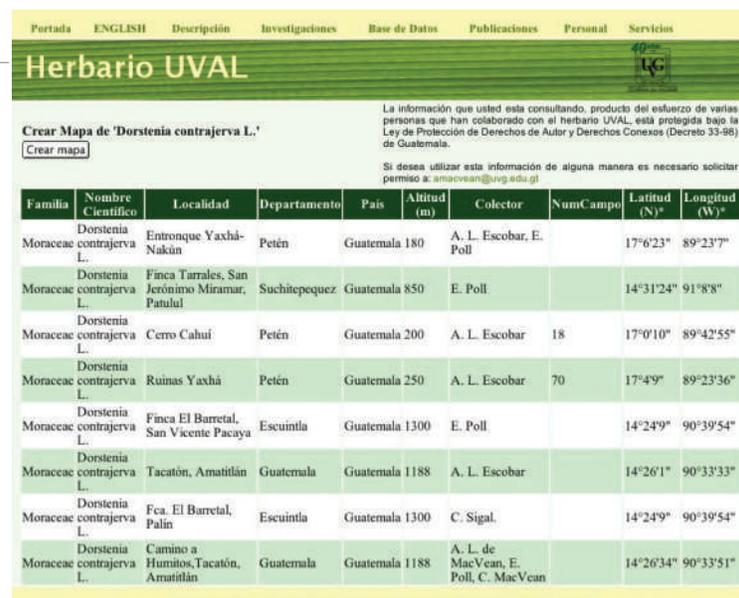


Figura 6. Datos de colecta de *Dorstenia contrajerva* L. En la esquina superior izquierda se da la opción de crear un mapa de distribución (ver siguiente Figura).



Figura 7. Mapa de distribución de los especímenes encontrados en la colección UVAL de la especie buscada, *Dorstenia contrajerva* L. Los puntos rojos representan las colectas de dicha especie en Guatemala.

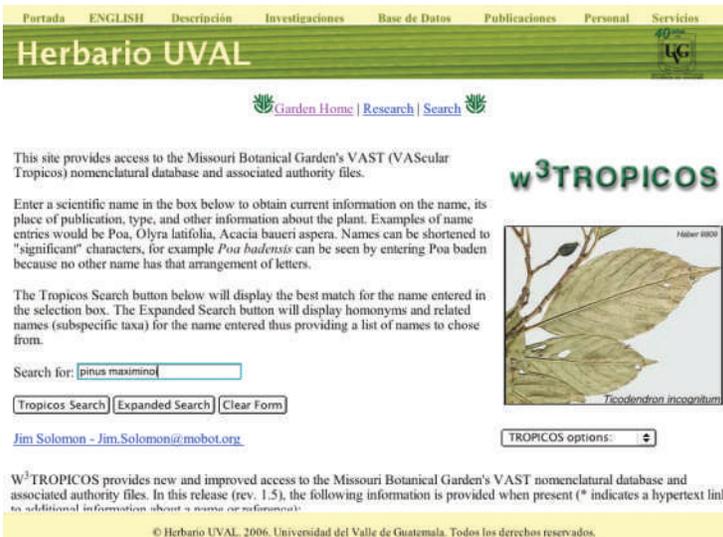


Figura 8. Link a Tropicos, Missouri Botanical Garden. De no encontrarse la especie en nuestra base de datos, se provee un link a la base de datos de Missouri Botanical Garden para hacer más búsquedas. Esta es una búsqueda de *Pinus maximinoi*.

## Discusión

Los mapas de distribución de especímenes se llevaron a cabo por departamento para facilitar búsquedas ordenadas geográficamente. Se contrastaron en un mismo mapa en distintos colores las colectas de Missouri Botanical Garden (MO) y las de Universidad del Valle de Guatemala (UVAL). Se pueden observar (Gráficas 2 y 3) que los departamentos con más colectas son Alta Verapaz, Guatemala, Izabal, Zacapa y Huehuetenango pero que aún en estos hace falta mucho por ser colectados en su totalidad sobre todo en áreas boscosas. Los departamentos menos colectados son Quiché, Totonicapán, El Progreso, Jalapa, Jutiapa y partes de Huehuetenango.

El mapa de cobertura vegetal de Guatemala elaborado por el Instituto Nacional de Bosques, la Universidad del Valle de Guatemala y el Consejo Nacional de Áreas Protegidas en 2001 indica que el 41.7% del territorio nacional actualmente tiene áreas boscosas. Según el mapa elaborado y las colectas que sean han realizado en el país (ver Figura 2) se puede indicar que existen aún muchas áreas boscosas que no han sido visitadas por UVAL y MO. Las áreas incluyen el norte de Petén, Lacandón, Laguna del Tigre, Mirador, Río Azul, las cuales han sido inaccesible por mucho tiempo y en las que existen problemas de seguridad. La Sierra de las Minas ha sido estudiada solamente en la parte cercana a Acasaguastlán pero toda la parte de la vertiente hacia el norte no ha sido explorada; también el área de Chelemjá es importante por ser un bosque nuboso. La parte de las Montañas Mayas merece atención ya que no han tenido muchas colectas.

En el occidente se nota que Quiché ha tenido muy poco estudio al igual que la mayoría de los conos volcánicos de la parte norte de la Sierra Madre, que incluye a los volcanes Tacaná, Tajumulco, Santa María y Santiaguito entre otros. Los Cuchumatanes requieren de más esfuerzos de colecta en el norte, frontera con Chiapas y partes arriba de los 2,500msnm. También en las partes secas de Nentón así como las más húmedas en Yalambojoch a Barillas. La parte del macizo de María Tecún en Totonicapán es un área de interés para los bosques de coníferas que no han sido muy explorados. En el este los volcanes tampoco han sido explorados, en particular Tecuanburro y los macizos pequeños que aún cuentan con remanentes de bosques. La Unión, Zacapa, la Sierra Caral y el Trifinio son áreas en donde ha habido muy poca exploración pero cuyos bosques nubosos aún están en buenas condiciones y donde se presume pueda haber especies de interés botánico. Las partes secas de Santa Rosa y Jutiapa tampoco han sido muy exploradas al igual que la zona de la Fragua, /El Progreso y Zacapa. Estos bosques secos albergan importantes especies endémicas sobre todo en familias de plantas suculentas.

Se quiso también conocer cuáles han sido los esfuerzos de colecta de estos dos herbarios en las áreas protegidas del país. Se puede observar de la gráfica 3 que las áreas protegidas más colectadas son Yaxhá, Biosfera maya sur, Sierra de las Minas por Acasaguastlán, los volcanes en Suchitepéquez/Sololá, Biotopo El Quetzal pero aún estas colectas son limitadas ya que no abarcan la mayor

parte de las mismas. Por otro lado hay algunas áreas protegidas que no tienen casi ninguna o son nulas las colectas y estas incluyen Laguna del Tigre, Lacandón, Mirador, Dos Lagunas, Río Azul, Quiché, Sierra de las Minas vertiente Norte, Bisís Cabá, Cadena Volcánica Norte, Sierra de Santa Cruz, El Trifinio.

Al realizar los mapas de colectas se observó una secuencia en las colectas por lo cual se elaboró un mapa para contrastar en dónde se encuentran los caminos asfaltados principales (Gráfica 4) y se vio que muchas de las colectas son llevadas a cabo muy cerca de las carreteras principales de Guatemala. Se deben hacer esfuerzos de logística y financieros para llegar a zonas más inaccesibles en busca de material botánico de interés en los bosques aún en buen estado.

Para poder conocer la flora guatemalteca en su totalidad es necesario emprender varias exploraciones botánicas a bosques aún no colectados como los que se han logrado identificar por medio de mapeo de colecciones de especímenes de herbario. Se debe buscar la manera de tener información que incluya otros herbarios del país y del extranjero que tengan datos de colectas de Guatemala para tener una visión más completa de los esfuerzos que se han llevado a cabo y los que faltan por hacer. Este proyecto marca un primer paso hacia lograr este objetivo. Los esfuerzos por conseguir fondos deben estar guiados a estas áreas boscosas identificadas antes de que éstos desaparezcan. Se debe tratar de crear alianzas con organizaciones que trabajen en estas zonas y así llevar a cabo en conjunto no sólo la exploración sino la conservación de áreas prioritarias. Además se deben emplear esfuerzos para la capacitación de botánicos en el tema de uso de sistemas de información geográfica para análisis de biodiversidad.

Existen ya trabajos que demuestran la importancia de estos estudios para el entendimiento de especies, poblaciones, bosques, endemismos a manera de fundamentar mejor las acciones para la conservación de recursos florísticos (8 y 9). Deseamos enfatizar que el herbario UVAL es el primer herbario en Guatemala en tener su información disponible en internet y con capacidad de mapeo de sus especímenes. Se espera que otros herbarios centramericanos en un futuro próximo cuenten con información digital de este tipo.

## Agradecimientos

Agradecemos a , del Missouri Botanical Garden propiciar la colaboración UVAL-MO. A la Secretaría de Ciencia y Tecnología (SENACYT) que a través de la línea FODECYT dio apoyo financiero para llevar a cabo este proyecto. A Edwin Castellanos y a Jorge Roldán quienes muy amablemente nos prestaron el programa ArcGis para llevar a cabo los mapas. A María Renée Álvarez gracias por su ayuda en el herbario.



Ana Lucrecia de MacVean  
amacvean@uvg.edu.gt

Curadora Herbario UVAL del  
Instituto de Investigaciones de  
la Universidad del Valle de  
Guatemala



Gerrit Davidse  
gerrit.davidse@mobot.org

Investigador y Editor Flora  
Mesoamericana Herbario MO,  
Missouri Botanical Garden

## Bibliografía

1. MacVean, A. L. *Plantas útiles de Sololá*. Universidad del Valle de Guatemala. 2006. 222 p.
2. MacVean, C., J. C. Schuster y E. B. Cano. *Adaptive radiation in the tropics: Entomology at the Universidad del Valle de Guatemala*. *American Entomologist*. 47(3): 138-144. 2001.
3. Knapp S. y G. Davidse. *Flora of Guatemala revisited*. In: Cano, E. (ed.) *Biodiversidad de Guatemala*, v. 1. Universidad del Valle de Guatemala. 2006. 674 p.
4. Webster, G. L. *The panorama of neotropical cloud forests*. In: Churchill, S. (ed.) *Biodiversity and Conservation of neotropical montane forests*. New York Botanical Garden, NY. 1995
5. U. S. Geological Service. *Geographic Information Systems*. Poster Presentation. <http://erg.usgs.gov>. 2004.
6. Tropicos. Missouri Botanical Garden. <http://www.mobot.org>. 2007
7. Universidad del Valle de Guatemala. *Base de datos, Herbario UVAL*. <http://herbario.uvg.edu.gt>. 2007.
8. Stevens, D. W. y O. M. Montiel. *Diversidad, fitogeografía, y estado de conservación de las Asclepiadaceae en Guatemala*. In: Cano, E. *Biodiversidad de Guatemala*. Universidad del Valle de Guatemala. 2006. 674 p.
9. Van Der Werff H. & T. Consiglio. *Distribution and conservation significance of endemic species of flowering plants in Perú*. *Biodiversity and Conservation* 13: 1699-1713, 2004.