

Diversidad del género *Polylepis* (Rosaceae, Sanguisorbeae) en los Andes peruanos

Diversity of the genus *Polylepis* (Rosaceae, Sanguisorbeae) in the Peruvian Andes

Wilfredo Mendoza¹ y Asunción Cano^{1,2}

¹ Laboratorio de florística, Departamento de Dicotiledóneas, Museo de Historia Natural, Universidad Nacional Mayor de San Marcos (UNMSM), Av. Arenales 1256, Jesús María, Lima 11, Perú.

Email Wilfredo Mendoza: wilfredomen@gmail.com

² Instituto de Investigación de Ciencias Biológicas Antonio Raimondi (ICBAR), Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Mayor de San Marcos.

Resumen

El presente estudio brinda información sobre la diversidad de las especies peruanas de *Polylepis*. Se reporta 19 especies (más del 70% de las 27 registradas para toda el área Andina), convirtiéndose el Perú en el país con mayor diversidad de *Polylepis*, en comparación a Bolivia (13), Ecuador (7), Argentina (4), Colombia (3), Chile (2) y Venezuela (1). Estas especies se distribuyen en 19 departamentos, encontrándose la mayor cantidad en Cusco (10) y Ayacucho (8). La mayor diversidad de especies (15) se registró en los Andes del sur, considerándose ésta región como el probable centro de diversificación del género *Polylepis*. Con respecto a la distribución altitudinal, la mayor diversidad de especies (18) se encuentra entre los 3000 y 4000 m de altitud.

Palabras claves: *Polylepis*, diversidad, endémicas, distribución, Perú.

Abstract

This study provides information on the diversity of Peruvian species of *Polylepis*. Nineteen (19) species are reported here (more than 70% of the 27 species registered for the whole Andean region). As a result, Peru could be considered as the country with the largest diversity of *Polylepis* species, in comparison with Bolivia (13), Ecuador (7), Argentina (4), Colombia (3), Chile (2), and Venezuela (1). The species occur in 19 departments of Peru, with the majority of them in Cusco (10) and Ayacucho (8). Species diversity is mostly concentrated in the Peruvian southern Andes (15 species), with the region becoming the potential center of diversification of the genus *Polylepis*. Regarding their altitudinal distribution, the greatest diversity (18) is found between 3000 and 4000 m.

Keywords: *Polylepis*, diversity, endemics, distribution, Peru.

Presentado: 22/02/2011
Aceptado: 07/07/2010
Publicado online: 25/08/2011

Introducción

La familia Rosaceae comprende alrededor de 100 géneros y 3000 especies, con una distribución casi cosmopolita; es dividida en cuatro subfamilias y 15 tribus (Romoleroux 1992, 1996). La tribu Sanguisorbeae presenta 14 géneros de gran interés biogeográfico, porque están distribuidos casi en todos los continentes, la mayor diversidad y centro principal de diversificación, se encuentra en el hemisferio sur, donde los géneros *Polylepis*, *Tetraglochin*, *Margyricarpus* y *Acaena* representan a Sudamérica (Pérez De Paz 2004).

En los bosques montanos y altoandinos de la Cordillera de los Andes, desde Venezuela hasta el norte de Chile y Argentina, con una población extratropical en el noreste y centro de Argentina, se distribuye el género *Polylepis*; que incluye alrededor de 27 especies (Simpson 1979, Cabido & Acosta 1985, Kessler 1995, Romoleroux 1996, Mendoza 2005, 2010). Siendo principalmente árboles o arbustos que crecen sobre el límite superior de los bosques.

Existe gran interés ecológico, sistemático y biogeográfico por el género *Polylepis*, porque representa un sistema biológico único en los Andes, caracterizado por tener distribución restringida (Koeppke 1961, Servat et al. 2002).

La riqueza específica del género *Polylepis* para el Perú, fue difícil de precisar. Algunos autores estimaban entre 10 a 14 especies. Así para Bitter (1911), Macbride (1983) y Herrera (1943) reportan 12 especies, Simpson (1979) y Brako & Zarucchi (1993) 10 especies, Fjelsa & Kessler (1996) 11 especies, y Kessler & Schmidt-Lebuhn (2006) 14 especies.

Mendoza (2010) en la más reciente revisión para el Perú, estableció en 19 especies la riqueza específica del género *Polylepis*, el presente reporte es parte de este estudio y brindar información

sobre la distribución de la diversidad específica del género *Polylepis* para el Perú.

Área de estudio

El estudio se desarrolló en la Cordillera de los Andes del Perú, sobre los 1800 m de altitud, en el flanco oriental, hasta los 5100 m de altitud; abarcando principalmente la parte alta, tanto de la Cordillera Occidental, Oriental y de los valles interandinos de todo el territorio peruano, donde se encuentran establecidos los bosques de *Polylepis*. El estudio comprendió los departamentos (ordenados de norte a sur) de: Piura, Lambayeque, Cajamarca, Amazonas, La Libertad, San Martín, Ancash, Huánuco, Lima, Pasco, Junín, Huancavelica, Ayacucho, Apurímac, Cusco, Arequipa, Puno, Moquegua y Tacna.

Material y métodos

La información que se presenta es el producto de datos obtenidos por los autores desde hace más de 10 años (a partir de 1997), como resultado del estudio del género *Polylepis* para el Perú; alcanzándose a estudiar aproximadamente 429 ejemplares de *Polylepis*, ya sea por trabajo de campo o revisión de material de herbario.

Revisión de material de Herbario.- Se estudiaron todos los ejemplares de *Polylepis*, que se encuentran depositados en: Herbario de la Universidad Nacional de Cajamarca (CPUN), Herbario Cesar Vargas (CUZ), Field Museum of Chicago (F), Herbarium Arequipense (HUSA), Missouri Botanical Garden (MO), US National Arboretum Washington (NA) y Herbario San Marcos (USM).

Trabajo de Campo.- Se exploró los Andes de Perú, desde 1997, como parte del "Proyecto Queñual" (dirigido por Grace Servat), que estuvo orientado a la investigación, educación,

Tabla 1. Riqueza de especies del género *Polylepis* en los países de distribución y endemismo.

País	Especies	Endemismo
Perú	19	5
Bolivia	13	4
Ecuador	7	2
Argentina	4	1
Colombia	3	1
Chile	2	0
Venezuela	1	0

conservación y manejo de los bosques de *Polylepis* en el Perú. Este proyecto permitió realizar los estudios de campo de los bosques de *Polylepis* que se encuentran en los departamentos de Tacna, Puno, Arequipa, Cusco, Lima y Ancash. Posteriores exploraciones a otros departamentos donde se distribuye *Polylepis*, se realizaron con el apoyo de los proyectos desarrollados en el Laboratorio de Florística del Museo de Historia Natural (UNMSM).

Resultados

Diversidad.- Se registraron un total de 19 especies del género *Polylepis* para los Andes peruanos, que representa más del 70% de las 27 especies registradas en todos los Andes, superando a Bolivia que tiene el 40% y Ecuador el 25%. En los restantes países andinos, donde se distribuye este género está representado solamente de 14% a 3% (Tabla 1).

El centro de diversificación del género *Polylepis* serían los Andes del sur del Perú, donde se registran 15 especies. Mientras que podemos considerar los Andes del norte de Perú, como el centro de origen del género *Polylepis*, debido a que en esta región se han registrado a dos especies más primitivas, *P. multijuga* Pilger y *P. pautia* Hieron., la primera restringida solamente a este sector de los Andes.

Endemismo.- De todas las especies encontradas en el Perú, cinco se distribuyen solamente en los Andes peruanos: *Polylepis canoi* W. Mendoza, *P. flavipila* (Bitter) M. Kessler & Schmidt-Leb., *P. multijuga* Pilger, *P. racemosa* Ruiz & Pav. y *P. subsericans* J.F. Macbride, que representa el 26% del total de especies del género en el Perú.

Es importante indicar que cuatro especies no se encuentran en ninguna área protegida por el estado peruano: *P. incarum* (Bitter) M. Kessler & Schmidt-Leb., *P. lanata* (Kuntze) M. Kessler & Schmidt-Leb., *P. subsericans* J. F. Macbride y *P. triacanthandra* Bitter.

Diversidad a nivel de departamentos.- El análisis de la riqueza departamental de las especies de *Polylepis*, indica que el departamento con mayor riqueza es Cusco con 10 especies, seguido por Ayacucho con 8. Le siguen Ancash, Junín y Lima con 6, Apurímac con 5 y Puno con 4. En contraste, los que tienen menos diversidad son los departamentos de Amazonas y Piura con una sola especie.

Polylepis se encuentra distribuido en 19 departamentos, de los 24 departamentos del Perú (Tabla 2). No se ha registrado ninguna especie en los departamentos de Tumbes e Ica de la costa peruana; y en Loreto, Ucayali y Madre de Dios de la Amazonía peruana. Los departamentos de Cusco y Ayacucho, son los más diversos, porque cuentan con una gran diversidad

Tabla 2. Riqueza de especies del género *Polylepis*, en los departamentos de Perú.

Departamentos	Número de especies registradas
Cusco	10
Ayacucho	8
Ancash	6
Junín	6
Lima	6
Apurímac	5
Puno	4
Arequipa	3
Cajamarca	3
La Libertad	3
Tacna	3
Huánuco	2
Huancavelica	2
Lambayeque	2
Moquegua	2
Pasco	2
San Martín	2
Amazonas	1
Piura	1

de ecosistemas, que van desde las yungas (ceja de selva) en la vertiente oriental, valles interandinos, puna húmeda y seca. En cambio los departamentos, con menor número de especies, cuentan uno o dos de estos ecosistemas.

Distribución altitudinal.- El 94% (18) de las especies que se encuentran en el Perú, están concentradas en el rango altitudinal de 3000 a 4000 m, siendo *Polylepis subsericans* registrada a mayor altitud sobre los 5100 m (Mendoza 2005) para la Cordillera Vilcanota en Perú, y la especie registrada a menor altitud en Perú es *P. pautia* a tan solamente 1800 m, en la Cordillera de Accanacu en el departamento de Cusco (Tabla 3).

Discusión

Las variaciones en los registros del número de especies de *Polylepis* para el Perú, se debió principalmente al limitado trabajo de campo que realizaron los investigadores, quienes exploraron áreas restringidas de los Andes peruanos y basaron sus estudios principalmente en la revisión de especímenes, que se hallaban en los herbarios; además muchas especies sufrieron cambios en su estatus en los diferentes tratamientos (Mendoza 2010).

También era muy frecuente denominar varias especies del Perú como una sola, así a *P. weberbaueri*, *P. reticulata* y *P. microphylla* se nombraba como *P. weberbaueri*; a *P. flavipila* y *P. subsericans* se identificaba como *P. subsericans* y a *P. rugulosa*, *P. subtusalbida* y *P. lanata* se denominaba como *P. besseri*, esta última especie no se encuentra en el Perú, su distribución está limitada para Bolivia (Mendoza et al. 2010).

Posiblemente todas las especies llegan a producir híbridos debido a que muchas veces ocurren dos hasta tres especies en la misma localidad (Simpson 1979, Mendoza 2005). La hibridización en el género *Polylepis* es considerada común, observándose poblaciones híbridas en Bolivia y Ecuador (Simpson 1979,

Tabla 3. Lista de las especies de *Polylepis* reportadas para el Perú, con rangos altitudinales, distribución departamental (las abreviaturas usadas para los departamentos fueron tomados según Brako & Zarucchi 1993).

Especies	Altitud (m)	Departamento
<i>Polylepis canoi</i> W. Mendoza	3350 - 3400	AY, CU, JU
<i>Polylepis flavipila</i> (Bitter) M. Kessler & Schmidt-Leb.	3650 - 4100	HV, LI
<i>Polylepis incana</i> Humboldt, Bonpland & Kunth	3000 - 4200	AN, AP, AY, CU, HU, JU, LI, PA, PU
<i>Polylepis incarum</i> (Bitter) M. Kessler & Schmidt-Leb.	3100 - 4200	CU, PU
<i>Polylepis lanata</i> (Kuntze) M. Kessler & Schmidt-Leb.	2900 - 4100	AP, AY, CU
<i>Polylepis microphylla</i> (Wedd.) Bitter	3200 - 4000	AR, CU, LI
<i>Polylepis multijuga</i> Pilger	2200 - 3600	AM, CA, LA
<i>Polylepis pauta</i> Hieron.	1800 - 4000	AY, CU, JU, SM
<i>Polylepis pepeii</i> B.B. Simpson	3900 - 4500	AN, CU, PU, SM
<i>Polylepis racemosa</i> Ruiz & Pav.	2900 - 4000	AN, AP, AY, CA, CU, HU, JU, LI, LL, PA
<i>Polylepis reticulata</i> Hieron.	3350 - 4450	AN, JU, LI, LL
<i>Polylepis rugulosa</i> Bitter	3000 - 4600	AR, MO, TA
<i>Polylepis sericea</i> Wedd.	2000 - 4100	AN, CU, JU, LL
<i>Polylepis subsericans</i> J.F. Macbride	2900 - 5100	AP, AY, CU
<i>Polylepis subtusalbida</i> (Bitter) M. Kessler & Schmidt-Leb.	3000 - 4500	MO, TA
<i>Polylepis tarapacana</i> Philippi	4200 - 4800	TA
<i>Polylepis tomentella</i> Weddell	3500 - 4500	AP, AR, AY
<i>Polylepis triacontandra</i> Bitter	3500 - 3900	PU
<i>Polylepis weberbaueri</i> Pilger	2500 - 4200	AN, CA, LA, LI, PI

1986, Kessler 1995, Romoleroux 1996), que podría conducir a procesos de especiación (Schmidt-Lebuhn et al. 2006). Incluso se descubrió casos de hibridación entre *Polylepis* y el género *Acaena* (Roulet 1981, Romoleroux 1996, Kerr 2003). En las poblaciones ecuatorianas, basado principalmente en el estudio de las relaciones morfológicas, se han observado altos niveles de hibridación (Segovia-Salcedo 2000), mientras que en el Perú no es muy frecuente observar poblaciones híbridas. Esto nos lleva a recomendar que los programas de reforestación, principalmente en las áreas protegidas por el estado peruano, eviten utilizar otras especies que no sean del mismo lugar para evitar la formación de híbridos; debido a que la hibridación reduce la tasa de reproducción, asimismo la habilidad de competir y detectar patógenos o depredadores (Levín et al. 1996, Rieseberg 1991, Soltis & Gitzendanner 1998, Segovia-Salcedo 2000), pudiendo causar el decrecimiento pasivo de las poblaciones, como ocurrió con dos poblaciones de *P. sericea* en Ecuador (Segovia 2000).

Los resultados de este trabajo indican que el Perú es el país con mayor riqueza y endemismo específico para el género *Polylepis*. Lo que podría atribuirse a la presencia de poliploidía dentro del género, proceso muy importante dentro de la diversificación de las especies (Quija-Lamina et al. 2010), sumado a la gran diversidad ecológica y climática que posee el territorio peruano, que está determinado principalmente por dos factores, la cordillera de los Andes y la corriente peruana, esta última modifica notablemente las condiciones térmicas y la precipitación pluvial en la costa y la vertiente occidental y la primera crea una gran diversidad de zonas ecológicas entre las estribaciones de los Andes: valles profundos, altiplanicies y grandes cumbres (Milla Batres 2002). La cordillera andina en el Perú está conformada por la cordillera occidental (muy árida) y oriental (muy húmeda) que corren casi paralelas y están divididas a su vez en valles longitudinales y transversales profundamente cortados de esta manera surgen los valles interandinos. Los bosques de *Polylepis* en el Perú están establecidos principalmente en la parte alta, tanto de la cordillera occidental, oriental y los valles interandinos de todo el territorio peruano.

Probablemente el género se origino en los Andes del norte del Perú, ya que esta región alberga dos de las especies consideradas más primitivas (*P. multijuga*, *P. pauta* y *P. lanuginosa*), por compartir varios caracteres morfológicos con *Acaena*, como la corteza bastante delgada, hojas grandes con numerosos folíolos, y una gran inflorescencia con muchas (hasta 80) flores (Kessler 1995, Fjeldsa & Kessler 1996); una de ellas restringida a este sector de los Andes (*Polylepis multijuga*); una vez desarrollada como árbol altoandino, pudo colonizar áreas de hábitats, que hasta ese momento se encontraban casi completamente desprovistos de árboles en el Pleistoceno; de donde se disperso a lo largo de los Andes hacia el norte y sur (Van Der Gammen & Cleef 1983, Troll 1959, 1968).

Los departamentos más diversos para el género *Polylepis* son Cusco y Ayacucho, estos se encuentran en la región considerada en el presente trabajo, como el centro de diversificación del género *Polylepis*. Es preciso indicar que la distribución departamental en el Perú, aunque útil, muestra limitantes desde la perspectiva biológica, ya que la división política no refleja una diferencia ambiental o histórica. Por tal motivo es necesario analizar la distribución natural (no reforestados) de las especies de *Polylepis*, basado en factores climáticos y edáficos, la que permitirá conocer más sobre la biogeografía del género.

Los datos de distribución altitudinal, muestran que el intervalo en el que se desarrolla las especies de *Polylepis* en el Perú es muy amplio, ya que abarca desde los 1800 hasta los 5100 m de altitud; sin embargo, las especies (18) se presentan más frecuentemente entre los 3000 y 4000 m de altitud; lo mismo ocurre con las especies de *Polylepis* en Bolivia, el 100% (13) de las especies son frecuentes entre los 3000 y 4000 m, el registro a mayor altitud en comparación con el resto de los países donde ocurre el género *Polylepis*, se encuentra en Bolivia, en la localidad de Sajama sobre los 5200 m (*P. tarapacana*). Podemos también concluir que *Polylepis* tiene una amplia tolerancia ecológica, por distribuirse desde áreas muy húmedas (yungas), hasta las áreas xerofíticas (puna seca).

Agradecimientos

Nuestro agradecimiento a los curadores de los: Herbario de Missouri (MO), Field Museum of Natural History (F), Herbarium U.S. National Arboretum (Washington D.C. NA), Herbario de San Marcos (USM), Herbario de San Agustín de Arequipa (HUSA), Herbario de César Vargas de Cusco (CUZ) y Herbario de la Universidad Nacional de Cajamarca (CPUN). Asimismo, al Proyecto Queñual, al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONCYTEC) por financiar el estudio de los *Polylepis*; así como a la Universidad Nacional Mayor de San Marcos, por el financiamiento a los proyectos liderados por el segundo autor. A Mónica Arakaki y Rosa Vento por la revisión del abstract.

Literatura Citada

- Bitter G. 1911. Revision del gattung *Polylepis*. Botanische Jahrbücher Für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie. 45:564-656.
- Brako L. & J.L. Zarucchi. 1993. Catálogo de las Angiospermas y Gimnospermas del Perú. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden. Volumen 45. 1286 pp.
- Cabido M. & A. Acosta. 1985. Estudio Fitosociológico en bosque de *Polylepis australis* Bitter: ("Tabaquillo") en las sierras de Córdoba. Argentina. Documents phytosociologiques. N.S. Vol. IX: 365-400.
- Fjeldsa J. & M. Kessler. 1996. Conserving The Biological Diversity Of *Polylepis* Woodlands of the Highland of Perú and Bolivia. A Contribution to Sustainable Natural Resource Management in the Andes, NORDECO, Copenhagen, Denmark. 250 pp.
- Galiano W. 1990. The flora of Yanacocha, a tropical high-Andean forest in Souther Perú. University of Missouri, St Louis. Department of Biology, St. Louis, EEUU. Tesis de Master. 243 pp.
- Herrera F.L. 1943. Sinopsis de las especies del género *Polylepis* (La Queuña). Boletín del Museo de Historia Natural "Javier Prado". Año VII. (26 y 27):219-228.
- Kerr M.S. 2003. A Phylogenetic and biogeographic analysis of *Sanguisorbeae* (Rosaceae) with emphasis on the Pleistocene radiation of the High Andean genus *Polylepis*. PhD thesis, University of Maryland. 191 pp.
- Kessler M. 1995. *Polylepis* Walder Bolivians: Taxa Okologie, Verbreitung and Geschichte. Dissertationes Botanicae 246. J. Cramer. Berlin, Stuttgart. 303 pp.
- Kessle M. & A.N. Schmidt-Lebuhn. 2006. Taxonomical and distributional notes on *Polylepis* (Rosaceae). Org. Divers. Evol. 6, Electr. Suppl. 1:1-10.
- Koepcke M. 1961. Birds of the western slope of the Andes of Peru. American Museum Novitates. 2028: 1-31.
- Levin D.A.; J. Francisco-Ortega & R.K. Jansen. 1996. Hybridization and the extinction of rare plant species. Conservation Biology 10(1): 10-16.
- Macbride J.F. 1938. Flora of Perú. Volumen XIII, parte II. Botanical Series. Field Museum Natural History: 1036-1119.
- Mendoza W. 2005. Especie nueva de *Polylepis* (Rosaceae) de la cordillera Vilcabamba (Cusco, Perú). Rev. Peru. Biol. 12(1): 103-106.
- Mendoza W. 2010. Taxonomía y distribución de las especies peruanas de *Polylepis* Ruiz & Pav. (Rosaceae, Magnoliopsida). Tesis de Magister. UNMSM. Lima-Perú. 125 pp.
- Mendoza W., A. Cano & R. Vento. 2010. Bosques de *Polylepis* de la Reserva Nacional de Salinas y Aguada Blanca, Arequipa y Moquegua, Perú. Pp. 167-173. En H. Zeballos, J. A. Ochoa & E. Lopez (Eds): Biodiversidad de la Reserva Nacional de Salinas y Aguada Blanca. DESCO, PROFONANPE, SERNANP. 313 P.
- Milla Batres C. (ed.) 2002. Enciclopedia temática del Perú. La Flora Peruana. Tomo II. Lima: Editorial Milla Batres, (Impreso en Colombia) 220 pp.
- Pérez de Paz J. 2004. Rosaceae-Sanguisorbae de Macaronesia: género *Marcetella*, *Bencomia* y *Dendriopterium*. Palinología, Biogeografía, Sistema Sexual y Filogenia. Bot. Macaronesica 25: 95-126.
- Quija-Lamina P., M.C. Segovia-Salcedo; M. Jadán & K. Proaño. 2010. Estandarización de la metodología para el conteo cromosómico en especies del género *Polylepis* en el Ecuador. Revista Ecuatoriana de de Medicina y Ciencias Biológicas. Vol. XXXI Número 1 y 2: 33-49.
- Riesenberg L.H. 1991. Hybridization in rare plants: insight from case studies in *Cercocarpus* and *Helianthus*. Pp. 171-181 en Falk, D.A & K.E. Holsinger (eds.) Genetics and Conservations of Rare Plants, Oxford University Press, New York 283 pp.
- Romoleroux K. 1996. Rosaceae. Pp 71-89 in Harling G. & L. Anderson (eds.) Flora of Ecuador 56. Göteborg University. 151 pp.
- Romoleroux, K. 1992. Rosaceae in the Páramo of Ecuador. In Balslev H. & J.L. Luteyn (eds.) Páramo: An Andean Ecosystem under Human Influence: 85-94.
- Roulet M. 1981. Contribution á l'étude du genre *Acaena* L. (Rosaceae) dans les Andes Argentines et Chiliennes. Bulletin de la Société Neuchâteloise de Sciences Naturelles 104: 145-151.
- Schmidt-Lebuhn A.N., M. Kessler & M. Kumar. 2006. Promiscuity in the Andes: species relationships in *Polylepis* (Rosaceae, Sanguisorbeae) based on AFLP and morphology. Systematic Botany, 31(3): pp. 547-559.
- Segovia-Salcedo M.C. 2000. Estudios fenéticos de *Polylepis* Ruiz & Pavón en tres áreas de diversificación en Ecuador. En Freire A. & D.A. Nelly (eds.). Memorias del Tercer Congreso Ecuatoriano de Botánica: 40-66.
- Servat P.G., W. Mendoza & J.A. Ochoa. 2002. Flora y Fauna de cuatro bosque de *Polylepis* (Rosaceae) en la Cordillera del Vilcanota (Cusco, Perú). Ecología Aplicada, 1(1): 25-35.
- Simpson B.B. 1979. A revisión of the genus *Polylepis* (Rosaceae: Sanguisorbae). Smithsonian Contributions to Botany. 43:1-61.
- Simpson B.B. 1986. Speciation and specialization of *Polylepis* in the Andes. Pp.304-315 en Vuilleumier, F. & M. Monasterio (eds.) High Tropical Biogeography, Oxford University Press, Oxford 671 pp.
- Soltis S.P. & M.A. Gitzendanner. 1998. Molecular Systematics and the conservation of rare species. Conservation Biology 13 (4): 471-483.
- Troll C. 1959. Die tropische Gebirge. Bonner geographische Abhandlungen. 25: 1-19.
- Troll C. 1968. The Cordilleras of the Tropical Americas. Coll. Geogr. 9.
- Van Der Hammet T. & A.M. Cleef. 1983. Datos para la historia de la flora andina. Revista Chilena de Historia Natural. 56: 97-107.