

# Bosques de *Polylepis*

Michael Kessler

Albrecht-von-Haller-Institut für Pflanzenwissenschaften, Abteilung Systematische Botanik, Untere  
Karspüle 2, D-37073 Göttingen, Alemania  
email: mkessle2@uni-goettingen.de

## Abstract

*Polylepis* forests represent the natural vegetation in a large part of the Central Andes at elevations between 3,500 m and 4,400(-5,000) m. The approximately 28 species of the genus *Polylepis* inhabit a wide variety of habitats, from the upper limit of the humid cloud forests to the arid volcanoes of the Altiplano. However, thousands of years of human activities in the Andes have led to the destruction of over 95% of these forests, restricting them to special habitats and modifying the floristic and faunistic composition. The extreme environmental conditions (low temperatures, dry seasons) in the range of the *Polylepis* forests have favoured the evolution of plant species with useful characters such as tubers and chemical substances. Accordingly, more than one half of the plant species in these forests are used by the local inhabitants, although many of them are endangered due to the destruction of their habitat. The conservation and restoration of *Polylepis* forests within the scope of a general change in the land use practices of the high Andes are essential to maintain the ecosystem functionality in this densely inhabited region.

**Key words:** Rosaceae, *Polylepis*, Treeline, Medicinal plants, Tubers.

## Resumen

Los bosques de *Polylepis* representan la vegetación natural de una gran parte de los Andes centrales a altitudes entre 3.500 m y 4.400(-5.000) m. Las aproximadamente 28 especies del género ocupan una gran variedad de hábitats, desde el límite superior de los bosques de neblina hasta los volcanes áridos del Altiplano. Sin embargo, durante milenios las actividades humanas en los Andes han destruido a más del 95% de estos bosques, restringiéndolos a hábitats especiales y modificando su composición florística y faunística. Las extremas condiciones ambientales (temperaturas bajas, periodos secos) en el ámbito de los bosques de *Polylepis* han favorecido en la evolución de especies de plantas con propiedades útiles para el hombre, como p.e. tubérculos o sustancias químicas. Consecuentemente, más de la mitad de las especies de plantas en estos bosques es utilizada por los habitantes locales, aunque muchas de éstas están en peligro de extinción debido a la destrucción de su hábitat. La conservación y restauración de bosques de *Polylepis* - como parte de un cambio general de los métodos de uso de tierra de los Andes - son imprescindibles para mantener la viabilidad ecosistémica de esta región tan densamente poblada.

**Palabras clave:** Rosaceae, *Polylepis*, Línea de árboles, Plantas medicinales, Tubérculos.

## Introducción

Actualmente, a altitudes por encima de los (3.000-)3.500 m, la vegetación de los Andes centrales está dominada por zonas agrícolas, pastizales y zonas arbustivas. Los árboles son escasos y están mayormente representados por especies introducidas de los géneros *Eucalyptus* y *Pinus*. Los bosques naturales son aún más raros y están comúnmente restringidos a localidades especiales, como laderas rocosas o quebradas. Estos relictos de bosque son dominados por especies del género *Polylepis*, aunque en muchos lugares otras especies leñosas como *Buddleja*, *Clethra*, *Gynoxys*, *Podocarpus* o *Prumnopitys* también están presentes. Estos bosques representan uno de los ecosistemas más amenazados del mundo, pero al mismo tiempo cumplen un rol central en la ecología altoandina, como hábitat de muchas especies de plantas y animales y como importante fuente de recursos para los habitantes locales.

## Taxonomía y evolución del género *Polylepis*

El género *Polylepis* pertenece a la tribu Sanguisorbeae de la familia Rosaceae, que se caracteriza por una polinización anemófila y por sus frutos secos. *Polylepis* incluye entre 15 y 28 especies (Bitter 1911, Simpson 1979, Kessler 1995b, Kessler & Schmidt-Lebuhn 2005), en su mayoría árboles de 5-10 m altura, pero también con algunas especies comúnmente arbustivas (*P. microphylla*, *P. pepeii*, *P. tarapacana*, *P. tomentella* subsp. *nana*) y otras que llegan a superar los 25 m (*P. lanata*, *P. pautá*). Los análisis filogenéticos sugieren que *Polylepis* se desarrolló mediante poliploidización desde el género arbustivo y herbáceo *Acaena* (Kerr 2003) y que las especies filogenéticamente basales de *Polylepis* fueron árboles con hojas delgadas, 7-11 foliolos por hoja, corteza delgada e inflorescencias con abundantes flores (hasta más de 70) (Simpson 1986, Kerr 2003, Schmidt-Lebuhn *et al.* 2006, en prensa). La subsiguiente evolución del género fue en dirección a especies con hojas más gruesas, reducción del número de foliolos, desarrollo de una corteza más gruesa e inflorescencias reducidas con pocas flores. Todas estas son adaptaciones a los hábitats fríos y áridos de los altos Andes. Aunque no hay dataciones exactas, la orogenia andina relativamente reciente y la baja diferenciación genética de las especies sugieren que la evolución del género ha ocurrido en los pocos últimos millones de años (Simpson 1986, Kessler 1995a, Kerr 2003, Schmidt-Lebuhn *et al.* 2006, en prensa). Es muy probable, que la evolución del género haya sido dominada por las marcadas fluctuaciones climáticas durante el período pleistocénico, forzando a las especies a migrar repetidamente a localidad con condiciones ecológicas favorables, así como fragmentando las distribuciones de especies (Fjeldsá 1995, Kessler 1995a).

## Ecología de las especies de *Polylepis*

La variabilidad morfológica antes descrita es indicativa de la gran amplitud ecológica de las diferentes especies de *Polylepis* y de los bosques formados por ellas (Weberbauer 1945, Simpson 1986, Kessler 1995a). En regiones húmedas a lo largo de la vertiente andina oriental y en la vertiente occidental de Ecuador, la línea superior de bosques es naturalmente dominada con varias especies de *Polylepis*, arriba de los bosques de neblina conformados por *Weinmannia*, *Oreopanax*, *Clethra* y *Clusia*, entre otros. La transición entre ambos tipos de bosque se encuentra alrededor de 3.500 m, con una zona intermedia de 100-200 m de diferencia. Las especies de *Polylepis* en estos hábitats son los árboles *P. pautá* (Ecuador-Bolivia), *P. sericea* (Venezuela-Bolivia), *P. lanuginosa* (Ecuador), *P. multijuga* (Perú), *P. triacontandra* (Bolivia) y *P. lanata* (Bolivia), mientras que la especie parcialmente arbustiva *P. pepeii* forma la línea superior de bosques a 3.800-4.200 m en el sur de Perú y Bolivia (Figura 1). En hábitats también húmedos, pero usualmente algo menos expuestos a las lluvias de las vertientes andinas, se encuentran bosques de *P. reticulata* (Ecuador), *P. weberbaueri* (Ecuador-Perú), *P. racemosa* (Perú) y *P. incana* (Ecuador-Perú). Esta última especie también se extiende hacia hábitats algo más secos en los valles interandinos, donde además crecen *P. subsericans* (Perú) y las especies bolivianas *P. besseri*, *P. subtusalbida* y *P. pacensis* (Figura 2).

En el Ecuador, que no tiene amplias zonas áridas en los altos Andes (Luteyn 1999), la única especie de *Polylepis* adaptada a estos hábitats es *P. microphylla* en las laderas del Volcán Chimborazo (Romoleroux 1996). En el Perú, por el contrario, se encuentran *P. flavipila* y *P. rugulosa* en la vertiente andina occidental y en Bolivia los valles secos están habitados por *P. tomentella*. En el sur de Bolivia y norte de Argentina, los bosques boliviano-tucumanos subtropicales son habitados por *P. crista-galli* en zonas relativamente áridas y *P. neglecta*, *P.*



**Fig. 1:** Rodal relictual de *Polylepis pepeii* sobre una ladera rocosa a 4.000 m en el Valle de Zongo, Bolivia. Las laderas adyacentes están cubiertas por pastizales creados y mantenidos por quema y pastoreo. Foto M. Kessler.

*australis* y *P. hieronymi* en zonas más húmedas, donde coexisten con *Alnus acuminata* y *Podocarpus parlatorei*. *Polylepis hieronymi* es única en el género al ser una especie arbórea pionera, que coloniza áreas abiertas y luego es superada por árboles de mayor porte como *Podocarpus* o *Juglans australis*, mientras que *P. australis* es la única especie del género que es decidua en la época invernal. La especie más estrictamente adaptada a condiciones climáticas desfavorables es *P. tarapacana*, que habita la cordillera volcánica occidental altiplánica a altitudes de (3.900-)4.400-5.000(-5.200)m desde el sur del Perú hasta el sur de Bolivia en regiones con tan solo 100-500 mm de precipitación media anual (Figura 3). En el Volcán Sajama (6.420 m), esta especie forma la vegetación leñosa más alta del mundo con algunos ejemplares enanos que llegan hasta los 5.200 m (Jordan 1980, 1983).

La separación ecológica de las especies de *Polylepis* no es perfecta, y en muchas localidades 2 ó 3 especies de *Polylepis* crecen una al lado de otra, aunque frecuentemente con ligeras diferencias ecológicas, p.e. en relación a la disponibilidad de agua en el suelo o a la

exposición a la radiación solar. En estos rodales mixtos, la hibridización entre las especies es muy común (Romoleroux 1996, Schmidt-Lebuhn *et al.* 2006, en prensa).

### Vegetación de los bosques de *Polylepis*

Aunque por definición las diferentes especies de *Polylepis* son los árboles dominantes en los bosques de *Polylepis*, hay un gran número de especies arbóreas y arbustivas asociadas con ellas (Kessler 1995a). Este número disminuye desde las zonas más bajas y húmedas hacia aquellas más altas y secas. Tal es el caso que *P. tarapacana* en efecto nunca coexiste con otra especie de árbol y solamente con algunos arbustos como *Baccharis* y *Mutisia*. En contraste, en los bosques de neblina los árboles de *Polylepis* se encuentran entremezclados con individuos de *Weinmannia*, *Clethra*, *Escallonia*, *Vallea stipularis*, *Citharexylum*, *Clusia* y *Oreopanax* con un sotobosque con numerosas especies de *Miconia*, *Brachyotum*, *Hesperomeles*, *Solanum*, *Saracha*, *Monnina*, *Berberis*, *Escallonia*, *Verbesina*, *Gynoxys*, *Barnadesia* y varias otras Asteraceae.



**Fig. 2:** Un bosque relativamente extenso y bien conservado de *Polylepis subtusalbida* en San Miguel, Bolivia. Las partes planas son mayormente utilizadas como áreas de cultivo, mientras que las laderas tienen un mosaico de bosques y pastizales antropogénicos. Foto M. Kessler.



**Fig. 3:** Arbolitos de *Polylepis tarapacana* en una ladera rocosa a 4.500 m en el extremo sudoeste de Bolivia. En esta zona árida y fría, los ejemplares de *P. tarapacana* no superan los 2 m. La gran cantidad de ramas y troncos demuestra que esta localidad no está sujeta a quemadas ni a extracción de leña. Foto M. Kessler.

Incluso especies trepadoras, como *Iochroma*, *Salpichroa* o *Mutisia* pueden ser comunes. En los bosques boliviano-tucumanos del centro y sur de Bolivia, las especies de *Polylepis* se encuentran en zonas relativamente húmedas con *Podocarpus parlatorei*, *Alnus acuminata*, *Juglans australis*, *Azara salicifolia*, *Ilex* sp., *Fagara coco*, *Prunus tucumanensis* y *Escallonia millegrana*, mientras que en las zonas más áridas crecen junto a *Lithraea ternifolia*, *Sebastiania brasiliensis*, *Myroxylon peruiferum*, *Schinus* spp., *Myrica pubescens* y *Dunalia brachyacantha*. En los valles aún más secos, bosques de *P. tomentella* se entremezclan con aquellos de *Prosopis*, *Acacia*, *Schinus* y *Echinopsis*.

Además de las especies leñosas mencionadas arriba, los bosques de *Polylepis* albergan un amplio rango de plantas herbáceas (Beck & García 1991, Seibert & Menhofer 1991, 1992, Hensen 1995). Ese es el caso sobre todo en las zonas semihúmedas a áridas, donde la estructura relativamente abierta de los bosques permite el desarrollo de una densa cubierta herbácea. Ésta está principalmente constituida por pastos de los géneros *Festuca*, *Calamagrostis*, *Stipa*, *Muhlenbergia* y *Agrostis*. Entre éstos, crecen numerosas compuestas de los géneros *Achyrocline*, *Baccharis*, *Belloa*, *Bidens*, *Conyza*, *Eupatorium*, *Gamochoaeta*, *Senecio*, *Stevia*, *Verbesina* y *Werneria*. Otras hierbas o pequeños arbustos se encuentran en los géneros *Asplenium*, *Bartsia*, *Berberis*, *Calceolaria*, *Gentianella*, *Lepidium*, *Oxalis*, *Plantago*, *Polystichum* y *Sisyrinchium*, entre muchos otros. Estas plantas son menos frecuentes en bosques húmedos, densos y oscuros, donde los pastos están casi totalmente ausentes y los helechos (*Polystichum*, *Asplenium*, entre otros) se vuelven relativamente comunes. Hacia condiciones más áridas, por otro lado, la vegetación herbácea se vuelve más abierta por la falta de agua.

Las plantas epífitas son raras en bosques de *Polylepis*, ya que las condiciones frías y áridas de estos bosques son en general perjudiciales para el desarrollo de estas plantas. Además, la corteza de *Polylepis* se desprende fácilmente, lo

que dificulta el establecimiento de epífitas. Solamente algunos bosques muy húmedos, sobre todo aquellos formados por *P. sericea*, *P. pauta* y *P. lanata*, tienen una buena cobertura epífita, constituida por musgos, bromeliáceas y algunos helechos (Figura 4).

### Ecología de los bosques de *Polylepis*

Las condiciones ecológicas de los bosques de *Polylepis* se pueden caracterizar principalmente en relación a condiciones de temperatura, humedad y suelos. Debido a su localización a grandes elevaciones en los Andes, los bosques de *Polylepis* están sujetos a amplias fluctuaciones diurnas de temperatura, comúnmente con diferencias de 20-30°C entre las temperaturas máximas del día y las heladas nocturnas. Estas fluctuaciones representan un estrés enorme para las plantas. Sobre todo a altitudes por encima de los 4.000 m, la gran mayoría de las especies muestra adaptaciones a temperaturas bajas. Estas pueden ser morfológicas como las gruesas cortezas de *Polylepis* y el crecimiento en cojines en *Azorella* o fisiológicas como la resistencia al congelamiento que también se observa en *Polylepis* (Goldstein *et al.* 1994, Körner 1999; Hoch & Körner 2005).

Las condiciones semiáridas a áridas de gran parte de los bosques de *Polylepis* también conllevan a adaptaciones especiales de las plantas. En la época seca, que coincide con la época relativamente más fría, muchas plantas se encuentran en estados inactivos, sobreviviendo como semillas (plantas anuales), bulbos o rizomas subterráneos (geófitos, incluyendo especies de *Solanum*, *Oxalis*, *Ullucus* y *Tropaeolum*) o al menos no mostrando crecimiento (muchos arbustos). Las plantas suculentas son raras en bosques de *Polylepis*, ya que las amplias reservas de agua de éstas son muy susceptibles al congelamiento. En el caso de *Polylepis*, el crecimiento vegetativo tiene lugar sobre todo en la época húmeda y relativamente caliente, mientras que la floración ocurre principalmente en la época seca y fría.



**Fig. 4:** Árboles de *P. lanata* cubiertos de bromeliáceas y helechos epífitos en un valle húmedo a 3.600 m en la Cordillera Cocapata, Bolivia. Foto M. Kessler.

Esto probablemente es una adaptación a una eficiente polinización por viento en la época seca y tiene efectos en las semillas que llegan a estar maduras al comienzo de la época de lluvias para aprovechar al máximo las condiciones favorables. Muchas especies de arbustos y hierbas también florecen en la época seca, aunque el máximo de floración es claramente en la época húmeda. Las adaptaciones de las plantas a condiciones climáticas extremas desde luego son más importantes en bosques localizados a altas elevaciones y en zonas secas, mientras que están menos afectados los bosques a elevaciones menores y con mayor humedad.

Además de las condiciones climáticas, en muchas zonas altoandinas existen condiciones de suelo desfavorables debido a que las bajas temperaturas y aridez limitan a la descomposición de la materia orgánica y el reciclaje de nutrientes. Sobre todo nitrógeno y fósforo parecen ser los factores limitantes para el desarrollo de las plantas (Beck & Ellenberg 1977, Geyger 1985). En combinación con las

condiciones climáticas, esta falta de nutrientes favorece al desarrollo de hojas coriáceas, espinas y/o compuestos químicos que protegen contra la herbivoría, como fenoles o aceites aromáticos.

Como resultado de estas adaptaciones, la flora de los bosques de *Polylepis* incluye una gran variedad de especies con características que las hace útiles para el hombre, como p.e. plantas tuberosas (papas, oca, ullucu, mashua) o con propiedades medicinales como especies de *Minthostachys*, *Satureja* y *Baccharis* (Cárdenas 1989, Beck 1998). En una comunidad rural en el departamento de Cochabamba (Bolivia) el 56% de las 204 especies de plantas que crece en los bosques de *Polylepis* es utilizado como plantas medicinales, en muchos casos combinando varias especies para optimizar su función (Hensen 1991). Más de un tercio de estas especies medicinales están restringidas al hábitat de bosques de *Polylepis*. Otras especies son utilizadas como alimento o para ritos religiosos. Además, muchas de

las especies de plantas en los bosques de *Polylepis*, incluyendo las ramas de los mismos árboles, son consideradas como plantas forrajeras de alto valor, mientras que muchas especies de los pastizales aledaños son consumidas por el ganado, pero son de baja calidad nutricional.

### Distribución y conservación

La distribución actual de los bosques de *Polylepis* es muy local. Existen algunas zonas con bosques relativamente extensivos, p.e. en la Cordillera Blanca en el Perú, pero en su gran mayoría los bosques son pequeños rodales restringidos a laderas rocosas y quebradas o matorrales abiertos en laderas montañosas (Figura 1). Hasta hace pocas décadas, este patrón de distribución fue considerado como natural, interpretando laderas rocosas y quebradas como microhábitats favorables para el desarrollo de *Polylepis* (Weberbauer 1911, Troll 1929, Koepcke 1961, Simpson 1979, 1986). Sin embargo, estudios recientes demuestran que esta distribución es mayormente el resultado de miles de años de actividades humanas en los altos Andes (Kessler 2002). Sobre todo la frecuente quema de los pastizales, hoy en día efectuada para mejorar los pastizales y originalmente quizás utilizada como parte de las prácticas de cacería, reduce la cobertura boscosa (Kessler & Driesch 1993). Aunque los árboles maduros de *Polylepis* comúnmente sobreviven a las quemaduras de los pastos que crecen debajo de los árboles, este no es el caso de las plántulas y árboles juveniles de *Polylepis*, los cuales mueren. Como resultado de quemaduras frecuentes, la regeneración de los bosques está por lo tanto restringida y en el trascurso del tiempo los bosques desaparecen (Kessler & Driesch 1993) (Figura 4). La quema también influye la composición del resto de la vegetación, favoreciendo a especies cuya morfología protege a los centros vegetativos (yemas) mediante densas capas de hojas o partes vegetativas subterráneas (Lægaard 1992). La

influencia del fuego es intensificada por el pastoreo, que en muchas partes de los Andes es efectuado con densidades de ganado muy superiores a la capacidad sostenible del ecosistema. Finalmente, al menos localmente, la extracción directa de leña sea para el consumo local o para la producción de carbón vegetal, así como la destrucción directa de bosques para establecer áreas de cultivo, jugaron un papel en la destrucción de los bosques de *Polylepis* (Figura 5). Como resultado de este proceso, que probablemente comenzó hace miles de años pero que sin duda se intensificó desde la Conquista, se calcula que un 98% de los bosques de *Polylepis* han desaparecido en el Perú (Fjeldsã & Kessler 1996). En Bolivia, los Andes orientales han perdido más del 99% de los bosques de *Polylepis*, mientras que en la Cordillera Occidental aún permace alrededor del 50% de los bosques de *Polylepis*, como resultado de la extrema aridez que crea una vegetación herbácea tan abierta que la quema es imposible y el pastoreo es muy extensivo.

Como consecuencia de la destrucción de la gran mayoría de los bosques de *Polylepis*, es difícil establecer con certeza su distribución natural potencial y los factores ecológicos que los determinan. No cabe duda que el límite superior determinado por temperaturas bajas, pero el mecanismo ecofisiológico involucrado aún no es conocido (Kessler 1995a, Körner 1999, Hoch & Körner 2005). Aún menos se sabe acerca de las áreas naturalmente no boscosas dentro del rango altitudinal de estos bosques. Experimentos de trasplante sugieren que los árboles son muy susceptibles a condiciones de suelo salobres o al agua estancada (Kessler 1995a). Como consecuencia, es de esperarse que grandes planicies altoandinas, que frecuentemente tienen suelos salobres o que están inundados al menos en la época de lluvias, siempre estuvieron libres de bosques de *Polylepis*. Esto sobre todo se refiere al Altiplano desde el centro del Perú hasta Bolivia.

En contraste, los efectos detrimentales de la destrucción de los bosques de *Polylepis* son



**Fig. 5:** Un bosque extremadamente degradado de *Polylepis subtusalbida* cerca de Cochabamba, Bolivia. Debido a la quema y el pastoreo intensivo, no hay regeneración de árboles y una fuerte erosión de suelo. Foto R. Bode.

muy claros. El efecto más obvio para la población humana es la escasez de leña, un problema epidémico en gran parte de los altos Andes y de plantas alimenticias y medicinales naturales. Debido al crecimiento tortuoso de los árboles, su madera no es ampliamente utilizada para la construcción, aunque regionalmente se construyen cercos o techos de pequeñas construcciones en base a la madera de *Polylepis*, aunque también ocasionalmente se ven varias iglesias y construcciones municipales viejas de pueblos altiplánicos de Bolivia que utilizaron troncos gruesos de *Polylepis*. Menos visible, pero a largo plazo aún más importante, es la degradación de los ecosistemas, incluyendo mayor erosión y menor captación de agua durante la época de lluvias. Este último efecto es particularmente importante para las áreas agrícolas en los valles a altitudes menores que dependen del agua proveniente de las montañas altas (Fjeldså & Kessler 1996, 2004). Los bosques de *Polylepis*

además representan hábitats naturales de una gran variedad de mamíferos, aves e insectos, incluyendo a algunas de las especies de aves más raras del mundo (Fjeldså 1995, Fjeldså *et al.* 1999). Muchas de estas especies tienen distribuciones geográficas muy restringidas, posiblemente como resultado de fluctuaciones climáticas en el Pleistoceno y de estabilidad ecológica local elevada en los centros de endemismo (Fjeldså *et al.* 1999).

En las últimas décadas, se observa un incremento de la concientización de la población, tanto de los habitantes rurales como de actores políticos a nivel nacional, reconociendo la necesidad de proteger e incluso restaurar los ecosistemas de bosques de *Polylepis* (Fjeldså & Kessler 1996, 2004). Esto tiene lugar tanto en áreas protegidas como en el marco de programas de reforestación (Figura 6). Sin embargo, los pasos tomados hasta el presente son mínimos comparados con los problemas y se requerirá de esfuerzos notables para frenar



**Fig. 6:** Preparación de lugares de cultivo para papas en un bosque de *Polylepis subtusalbida* cerca de Cochabamba, Bolivia. Foto R. Bode.

la continua degradación de los hábitats de los altos Andes. En su última consecuencia, esto requiere cambios drásticos de las prácticas de uso de la tierra, sobre todo restringiendo el uso de uemas y una separación clara entre áreas de cultivo y de pastoreo, ya que ambas tienen que ser manejadas de manera muy diferente para su óptimo desarrollo. Tales cambios tienen que ser apoyados por los actores nacionales e internacionales a todos los niveles de decisión y representan uno de los grandes retos para las próximas décadas.

### Referencias

- Beck, S. G. 1998. Floristic inventory of Bolivia - An indispensable contribution to sustainable development. pp 243-268. En: W. Barthlott & M. Winiger (eds). Biodiversity. A Challenge for Development Research and Policy. Springer-Verlag, Berlin.
- Beck, S. G. & H. Ellenberg. 1977. Entwicklungsmöglichkeiten im Andenhochland in ökologischer Sicht. Göttingen.
- Beck, S. G. & E. García. 1991. Flora y vegetación en los diferentes pisos altitudinales. p. 65-108. En: E. Forno & M. Baudoin (eds). Historia Natural de un Valle de Los Andes: La Paz. Instituto de Ecología, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz.
- Bitter, G. 1911. Revision der Gattung *Polylepis*. Bot. Jahrb. Syst. 45: 564-656.
- Cárdenas, M. 1989. Manual de plantas económicas de Bolivia. 2nd ed. Los Amigos del Libro, La Paz.
- Fjeldsâ, J. 1995. Geographical patterns of neoendemic and relict species of Andean forest birds: the significance of ecological stability areas. pp. 89-102. En: S. P. Churchill, H. Balslev, E. Forereo & J. L. Luteyn (eds). Biodiversity and conservation of Neotropical montane forests. New York Botanical Gardens, Bronx.
- Fjeldsâ, J. & M. Kessler. 1996. Conserving the biological diversity of *Polylepis* woodlands of the highlands of Peru and Bolivia: A contribution to sustainable natural resource management in the Andes. NORDECO, Copenhagen. 250 p.

- Fjeldså, J. & M. Kessler. 2004. Conservación de la biodiversidad de los bosques de *Polylepis* de las tierras altas de Bolivia. Una contribución al manejo sostenible en los Andes. DIVA Technical Report 11. Editorial FAN. Santa Cruz de la Sierra. 214 p.
- Fjeldså, J., E. Lambin & B. Mertens. 1999. Correlation between endemism and local ecoclimatic stability documented by comparing Andean bird distributions and remotely sensed land surface data. *Ecography* 22: 63-78.
- Geyger, E. 1985. Untersuchungen zum Wasserhaushalt der Vegetation im nordwestargentinischen Andenhochland. *Dissertationes Botanicae* 88: 1-134.
- Goldstein, G., Meinzer, F. & F. Rada. 1994. Environmental biology of a tropical treeline species, *Polylepis sericea*. pp. 129-149. En: P. W. Rundel, A. P. Smith & F. C. Meinzer (eds). *Tropical alpine environments: Plants form and function*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hensen, I. 1991. La flora de la comunidad de Chorojo, su uso, taxonomía científica y vernacular. AGRUCO, Cochabamba. 26 p.
- Hensen, I. 1995. Die Vegetation von *Polylepis*-Wäldern der Ostkordillere Boliviens. *Phytocoenologia* 25: 235-277.
- Hoch, G. & C. Körner. 2005. Growth, demography and carbon relations of *Polylepis* trees at the world's highest treeline. *Functional Ecology* 19: 941-951.
- Jordan, E. 1980. Das durch Wärmemangel und Trockenheit begrenzte Auftreten von *Polylepis* am Sajama Boliviens mit dem höchsten *Polylepis*-Gebüschvorkommen der Erde. *Deutscher Geographentag*. 42: 303-305.
- Jordan, E. 1983. Die Verbreitung von *Polylepis*-Beständen in der Westkordillere Boliviens. *Tuexenia* 3: 101-116.
- Kerr, M. 2003. A phylogenetic and biogeographic analysis of the Sanguisorbeae (Rosaceae) with emphasis on the pleistocene radiation of the high Andean genus *Polylepis*. PhD thesis, Univ. Maryland, Maryland. 189 p.
- Kessler, M. 1995a. *Polylepis*-Wälder Boliviens: Taxa, Ökologie, Verbreitung und Geschichte. *Dissertationes Botanicae* 246, J. Cramer, Berlin. 303 p.
- Kessler, M. 1995b. The genus *Polylepis* (Rosaceae) in Bolivia. *Candollea* 42: 31-71.
- Kessler, M. 2002. The „*Polylepis* problem“: Where do we stand? *Ecotropica* 8: 97-110.
- Kessler, M. & P. Driesch. 1993. Causas e historia de la destrucción de bosques altoandinos en Bolivia. *Ecología en Bolivia* 21:1-18.
- Kessler, M. & A. N. Schmidt-Lebuhn. 2005. Taxonomic and distributional notes on *Polylepis* (Rosaceae). *Organisms, Diversity and Evolution* 6: 67-70.
- Koepcke, H.-W. 1961. Synökologische Studien and der Westseite der peruanischen Anden. *Bonner Geographische Abhandlungen* 29, Bonn.
- Körner, Ch. 1999. *Alpine Plant Life: functional plant ecology of high mountain ecosystems*. Springer, Berlin, Heidelberg, Nueva York.
- Lægaard, S. 1992. Influence of fire in the grass paramo vegetation of Ecuador. pp. 151-170. En: H. Balslev & J. L. Luteyn (eds). *Páramo. An Andean ecosystem under human influence*. Academic Press, Londres.
- Luteyn, J. L. 1999. Páramos - a checklist of plant diversity, geographical distribution, and botanical literature. *The New Botanical Garden, Nueva York*. 278 p.
- Romoleroux K. 1996. Rosaceae. En: G. Harling & L. Andersson (eds). *Flora of Ecuador* 56: 1-152.
- Schmidt-Lebuhn, A. N., Kessler, M. & M. Kumar. 2006. Promiscuity in the Andes: a phylogenetic analysis of the genus *Polylepis* (Rosaceae) based on morphology and AFLP data. *Systematic Botany* 31: 547-559.
- Schmidt-Lebuhn, A.N., M. Kessler & P. Seltmann. En prensa. Consequences of wind pollination in an Andean Rosaceae: genetic structure and patterns of species distribution in *Polylepis* Ruiz & Pav. *Plant Systematics and Evolution*.
- Seibert, P. & X. Menhofer. 1991. Die Vegetation des Wohngebietes der Kallawaya und des Hochlandes von Ulla-Ulla in den bolivianischen Anden. I. *Phytocoenologia* 20: 145-276.
- Seibert, P. & X. Menhofer. 1992. Die Vegetation des Wohngebietes der Kallawaya und des Hochlandes von Ulla-Ulla in den bolivianischen Anden. II. *Phytocoenologia* 20: 289-438.
- Simpson, B. B. 1979. A revision of the genus *Polylepis* (Rosaceae: Sanguisorbeae). *Smithsonian Contr. Bot.* 43: 1-62.

- Simpson, B. B. 1986. Speciation and specialization of *Polylepis* in the Andes. pp. 304-316 En: F. Vuillemier & M. Monasterio (eds). High Altitude Tropical Biogeography. Oxford University Press, Nueva York.
- Troll, C. 1929. Die Cordillera Real. Zeitschrift der Gesellschaft für Erdkunde zu Berlin 7/8: 279-312.
- Weberbauer, A. 1911. Die Pflanzenwelt der peruanischen Anden. Die Vegetation der Erde 12, Leipzig.
- Weberbauer, A. 1945. El mundo vegetal de los Andes peruanos. Ministerio de Agricultura, Lima. 776 p.