

Informe final

Ecología evolutiva de las plantas de páramo del Ecuador

Identidad del investigador

Nombre y apellido:	Petr Sklenar
Fecha y lugar de nacimiento:	4 de Junio de 1970, Pardubice, República Checa
Nacionalidad:	Checa
Domicilio:	Jeseniova 103, 130 00 Praga, República Checa
Institución:	Departamento de Botánica, Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Carolina, Benátská 2, 128 01 Praga 2, República Checa
Número del pasaporte:	35203251

Descripción del proyecto

Nombre del proyecto

Ecología evolutiva de las plantas en el páramo del Ecuador

Permiso de Investigación Dirección Provincial de Loja

N° 042 – IC- FLO – DPL - MA

Investigadores

Dr. Petr Sklenar, PhD., profesor, Universidad Carolina, Praga, República Checa
Vojtěch Zeisek, M.Sc., estudiante de doctorado, Universidad Carolina, Praga, República Checa
Diana Vasquez, Bc., estudiante de maestría, Universidad Carolina, Praga, República Checa

Contrapartes y colaboradores nacionales

Dra. Katya Romoleroux, Ph.D., Herbario QCA, P.U.C.E, Quito.

Área de la investigación

Páramo de Antisana y Páramo de Cayambe, provincias Pichincha/Napo.
Carretera Cuenca-Molleturo, Páramo de Tinajillas, provincia Azuay
Laguna Pisayambo, Parque Nacional Llanganatis, provincia Tungurahua.
Cordillera Cordoncillo, Cordillera las Lagunillas, provincia Loja

Zona de trabajo

Provincia Pichincha/Napo: Páramo de Antisana (Reserva Ecológica Antisana), lados norte y occidental del volcano (alturas entre 3800 y 4600 m s.n.m.), alrededores de la Laguna Mica, páramo hacia el paso de Guamaní; Nevado Cayambe, a lo largo de la carretera hacia el refugio, lado sur y occidental del volcano, 4000-4500 m

Provincia Azuay: a lo largo de la carretera Cuenca-Molleturo, Cerro Amarillo, 3800-4400 m, paso Tinajillas en la carretera Cuenca-Loja, al sur de la ciudad Cumbe, 3400 m

Provincia Tungurahua: Parque Nacional Llanganatis, Laguna Pisayambo y lagunas hacia el Cerro Hermoso, 3800-4200 m

Provincia Loja: Laguna Negra, Cordillera las Lagunillas, 3400 m, Cordillera Cordoncillo, El Quingueado, a lo largo de la carretera desde Babes hacia 28 de Mayo, 3000 m

Objetivos

Lasiocephalus WILLD. ex SCHLTDL. (Asteraceae: Senecioneae) es un género andino de aprox. 30 especies, el cual está distribuido desde Venezuela hasta Bolivia con la mayor diversidad de especies en Ecuador (Cuatrecasas 1978, Luteyn 1999). El género incluye especies altoandinas que se caracterizan por la estructura del cálculo, número de las filárias, tamaño del capítulo, número de los flosculos y la presencia de tricomas apicales de las ramas del estilo (Cuatrecasas 1978). *Lasiocephalus* esta presente desde los bosques de montaña (generalmente pro encima de los 2500 m) hasta los lugares que colindan con las nieves perpetuas (ca. 4900 m). El género comprende dos formas básicas de crecimiento: i) enredaderas sufrutescentes con hojas amplias que se encuentran en el bosque montano, y ii) sufrutices erectos o ascendentes con hojas estrechas, subcoriaceas que ocurren en el páramo altoandino; la única excepción es la especie *L. mojandensis*, que es una hierba con hojas amplias y que crece en lugares pantanosos del páramo. Nuestras observaciones preliminares de las especies ecuatorianas confirman la idea de la evolución dentro del *Lasiocephalus* propuesta por Cuatrecasas (1978). Se observa un cambio más o menos gradual de la forma de hoja amplia en las especies del bosque hacia hojas estrechas y gruesas de las especies del páramo. Esta tendencia se puede atribuir a la adaptación a condiciones climáticas extremas (Cuatrecasas 1978). La filogenia molecular apoya esta teoría sobre la evolución del género *Lasiocephalus*, las evidencias disponibles sugieren que las trepadoras del bosque de montaña colonizaron el ambiente de páramo varias veces (Dušková et al. 2010). Las especies de *Lasiocephalus* tienen una distribución geográfica variable. Hay especies, como *Lasiocephalus ovatus*, que son ampliamente distribuidas a lo largo de las cordillera andinas mientras que las otras especies son distribuidas mucho más estrechamente, como *Lasiocephalus sodiroi* del Ecuador (Sklenář 2000, 2001). La biogeografía del género puede reflejar las

oscilaciones climáticas y cambios de la extensión del bosque montano y de los páramos durante el Pleistoceno.

El género *Valeriana* L. comprende alrededor de 250 especies distribuidas en regiones templadas del Hemisferio Norte y en los Andes de Suramérica. En Suramérica, *Valeriana* comprende unas 150 especies presentes en la mayoría de los casos en los hábitats montañosos altoandinos. El sector Andino constituye un centro secundario de diversificación del género (Eriksen 1989, Bell & Donoghue 2005). *Valeriana* colonizó el continente Suramericano dos veces desde América Central. La segunda colonización, que data entre 3.5-3.2 Mya, dió origen a la mayoría de los taxones Andinos, incluyendo alrededor de 60 especies de páramos y del bosque de montaña, muchas de ellas son endémicas y con distribución geográfica limitada (Eriksen 1989, Luteyn 1999, Bell & Donoghue 2005). Las especies de páramo del género *Valeriana* son monofiléticas y se caracterizan porque la radiación de las especies estuvo acompañada por una notable diversificación morfológica. Las *Valerianas* Andinas evolucionaron una extraordinaria variedad de formas de crecimiento, incluyendo hierbas arrosadas con hojas anchas y gruesas (*V. plantaginea*), rosetas acaulescentes (*V. rigida*), cojines y almohadas (*V. aretioides*, *V. niphobia*), arbustos erectos y prostrados (*V. buxifolia*, *V. microphylla*, and *V. hirtella*), arbolitos de hasta 4 m de altura (*V. arborea*), y enredaderas (*V. pavonii*). Esta alta diversidad de especies y de formas de vida son probablemente el resultado de una radiación a partir de ancestros de América del Norte (Bell & Donoghue, 2005). Se cree que fue precisamente la gran variedad de formas de crecimiento lo que le permitió al género *Valeriana* ocupar un amplio rango de hábitats incluyendo las turberas y los humedales altoandinos, pastizales semi-áridos, suelos desnudos y rocosos etc. (Sklenář 2000). Relaciones filogenéticas entre las especies así como entre las varias formas de vida no se han estudiado en detalle.

Nosotros realizamos investigaciones ecológicas basadas en la historia evolutiva de las plantas del páramo. El objetivo del proyecto fue estudiar las adaptaciones que permiten a las plantas sobrevivir y sostener poblaciones viables en el medio ambiente del páramo. Nosotros investigamos las relaciones entre la forma de crecimiento, la ecofisiología y la anatomía de las especies con su filogenia. Para eso elegimos dos géneros altoandinos, *Lasiocephalus*, representante del componente de origen tropical y *Valeriana*, representante del componente de origen templado. Los dos géneros cumplen los siguientes criterios: 1. Monofilia entre las especies de la alta montaña de acuerdo a los estudios filogenéticos (Bell & Donoghue 2005, Dušková et al. 2010); 2. Las especies de ambos géneros se encuentran desde los bosques de montaña hasta los páramos (Luteyn 1999, Sklenář 2000); 3. En ambos géneros encontramos una gran variedad de formas de crecimientos entre los cuáles se incluyen arbustos, enredaderas y hierbas.

Los temas que se trataron en el marco de la investigación fueron:

1. Polyploidización y evolución de las formas de crecimiento en el género *Valeriana*
2. Ecofisiología de *Lasiocephalus* y *Valeriana*
3. Anatomía vegetal de *Lasiocephalus* y *Valeriana*

En el proyecto participaron investigadores de la Universidad Carolina de Praga por parte de la República Checa, y del Herbario QCA de la Pontificia Universidad Católica de Quito, por parte de la República del Ecuador.

Investigaciones realizadas en el periodo 2010–2012

Objetivos

1. Polyploidización y evolución de las formas de crecimiento en el género *Valeriana*. Que relaciones existen entre las especies de páramo y las especies del bosque de montaña? Que tan diverso es el nivel de ploidía en las especies de alta montaña? Esta el nivel de ploidía correlacionada con las formas de crecimiento, las adaptaciones ecofisiológicas y la ecología?
2. Ecofisiología de *Lasiocephalus* y *Valeriana*. Representa la resistencia a las temperaturas de congelación una adaptación ecológica al ambiente de páramo?
3. Anatomía vegetal de *Lasiocephalus* y *Valeriana*. Representan las características anatómicas y morfológicas adaptaciones al medio ambiente de páramo?

Cronograma de trabajo

Inicio del proyecto – Noviembre 2010.

Trabajo de campo – coleccion de las muestras Noviembre–Diciembre 2010; Agosto–Septiembre 2011 (solo Colombia).

Trabajo en el herbario – determinación de las muestras de plantas, Agosto–Septiembre 2011, Agosto – Septiembre 2012.

Análisis morfológico y anatómico – 2011–2012.

Análisis de los datos: Octubre 2011 – Noviembre 2012.

Término del proyecto – Diciembre 2012.

Técnicas de muestreo

Las muestras de plantas se cortaron con una podadora (especies trepadoras) o sacaron del suelo con una pala (hierbas de roseta acaulescente, ascendentes, etc.) y cada una se marcó con el número único de colección. Las muestras se colectaron y procesaron de acuerdo a los procedimientos tradicionales usados en los herbarios. Las muestras de plantas se herborizaron en el herbario QCA. El material para los análisis morfológicos y anatómicos (hojas, flores y muestras de madera) se preservaron en alcohol al 70% y se transportó preservado en tubos de plástico. Por cada espécimen se colectó en promedio tres duplicados de herbario que se depositaron en el Herbario Nacional (QCNE), Herbario de la Universidad Católica (QCA) y Herbario de la Universidad Carolina (PRC). Los sitios de coleccion se marcaron con un GPS.

Polyploidización y evolución de las formas de crecimiento en el género *Valeriana*

Para estudiar la evolución de las formas de vida dentro de los dos géneros se utilizaron las regiones ITS matK y trnL-F. En estas regiones se acumulan cambios (mutaciones) en la secuencia de los nucleótidos que son transmitidos de generación en generación y por lo tanto este tipo de marcadores es adecuado para estudiar las relaciones filogenéticas entre las especies. De la base de datos internacional GenBank obtuvimos secuencias de 45 especies. El procedimiento se llevó a cabo en el laboratorio del Departamento de Botánica, Universidad Carolina de Praga en donde se encuentran disponibles todos los materiales y equipos requeridos. El análisis de los datos se realizó haciendo uso del criterio de parsimonia, el metodo de comparación externo, y se utilizó el programa PAUP 4.0 para descubrir las relaciones entre las especies de cada género.

La técnica de citometría de flujo (flow cytometry) fue utilizada para la detección a gran escala del nivel de ploidía (Suda et al. 2007). Nosotros estudiamos los patrones de variación en el nivel de ploidía a nivel de las especies y entre ellas. La citometría de flujo permite determinar el tamaño del genoma tanto en unidades relativas como absolutas. 19 individuos fueron analizados para la determinación del tamaño absoluto del genoma y 116 individuos para la determinación del tamaño relativo.

Ecofisiología de *Lasiocephalus* y *Valeriana*

Las plantas recolectadas en el páramo se pusieron en cajas de plástico y se transportaron a Quito. La resistencia al congelamiento se midió utilizando un congelador de uso comercial con un registrador de datos (Sklenář et al. 2010). Seis hojas se colocaron en el congelador con termocuplas cobre-constantan insertadas en el tejido. A través de las termocuplas se monitoreó la temperatura con los data loggers. Las hojas se aclimatizaron en el congelador a temperaturas entre 0°C y 2°C durante 25 minutos. Después, se procedió a bajar la temperatura hasta -22°C a una tasa de 5°C por hora. La formación de hielo en los tejidos es un proceso durante el cual se libera calor, por lo tanto se detectó como un incremento de la

temperatura (exoterma). La temperatura de daño Lt50 (el daño de la hoja que corresponde a un 50% de daño a 0°C) se determinó haciendo uso del método de conductividad (Prášil & Zámečník 1998). Seis hojas se colocaron en el congelador, se aclimatizaron 25 minutos a temperaturas 2-0°C y después la temperatura se bajó hasta -22°C a una tasa de 5°C por hora. Juegos de hojas se removieron del congelador en intervalos regulares (aproximadamente a 0°C, -4°C, -8°C, -12°C, -16°C, -22°C). Las hojas se colocaron en tubos de plástico de 10 ml y se añadió 5 ml de agua desionizada. Los tubos fueron agitados por una hora y después se dejaron quietos por otra hora. La conductividad de las muestras, proporcional al daño del tejido, se midió con un conductómetro y se comparó con la conductividad de la muestra de 0°C (Prášil & Zámečník 1998). La temperatura de daño Lt50 se determinó por el modelo logístico (Janáček & Prášil 1991). La determinación del mecanismo de resistencia a temperaturas congelantes se realizó comparando la temperatura de congelamiento con la temperatura de daño – diferencias significativas entre las dos temperaturas indican la tolerancia, diferencias no significativas indican la evitación. Para determinar si existen diferencias significativas entre la temperatura de congelamiento y la temperatura de daño se realizó prueba de t-test de medias.

Anatomía de *Lasiocephalus* y *Valeriana*

Para estimar la medida de adaptación de las plantas a las condiciones ambientales, se colectaron muestras de hojas para estudiar la anatomía y morfología de las mismas. De las muestras colectadas fueron preparados cortes con un micrótopo manual para análisis microscópicos. Los cortes fueron teñidos con Sudán 7B, tanto para la detección de componentes lípidos de las paredes celulares, como con HCl-Fluoroglucinol para la visualización de la lignina. También se utilizó tinción con azul toluidina y cortes sin tinción en combinación con autofluorescencia para verificar los tipos de paredes celulares.

Para la evaluación cuantitativa de los parámetros anatómicos seleccionados se hicieron preparaciones de material fundido en parafina. La estructura de la hoja, la organización (ancho de las células del parénquima de empalizada y parénquima esponjoso) y distribución de los respiraderos (densidad estomática), y las características seleccionadas de los tejidos vasculares (Figs. 1-3X) se evaluaron con el uso de análisis de imagen digital (Lucia, LIM, CZ).

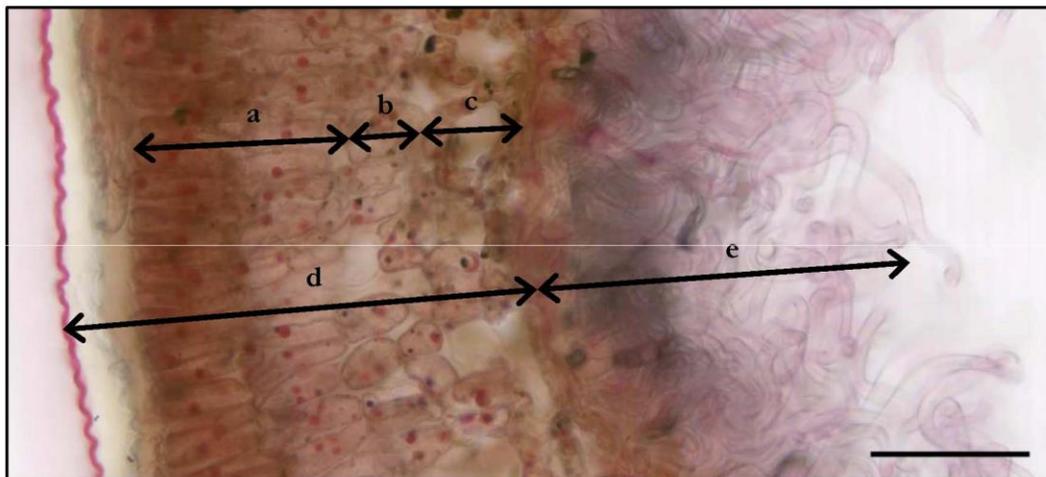


Fig. 1. Medidas de la sección transversal de la lámina: a – parénquima en empalizada, b – transición entre parénquima en empalizada y parénquima esponjoso, c – parénquima esponjoso, d – espesor de la hoja, e – espesor de las tricomas (escala 100 µm). En la microfotografía de la especie *Lasiocephalus ovatus*.



Fig. 2. Medidas de la sección transversal del tallo, el área de los elementos conductores en amarillo (escala 200 μm a la izquierda y 50 μm a la derecha). En la microfotografía de la especie *Lasiocephalus otophorus*.

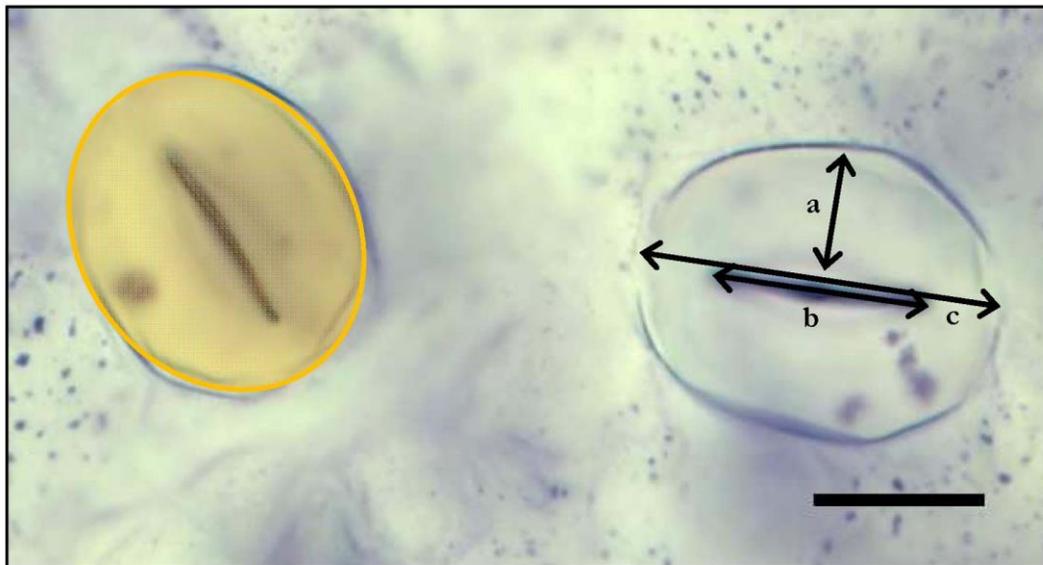


Fig. 3. Medidas del aparato estomático: largo (c) y ancho (a) del estoma y largo de la apertura estomática. En la microfotografía de la especie *Lasiocephalus heterophyllus*.

Resultados

Ployploidización y evolución de las formas de crecimiento en el género *Valeriana*

Las muestras de plantas se identificaron en el Herbario QCA de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador o en el Herbario QCNE del Museo Nacional en Quito, donde fueron respectivamente depositados los duplicados. Se colectaron nueve especies de *Lasiocephalus* y 16 especies de *Valeriana* (véase Tabla 1, Figs. 4-6). Al contrario del plan propuesto, las siguientes especies no fueron encontradas: *Lasiocephalus cuencanus* (Kunth) Cuatrec., *Valeriana rumicoides* Wedd., *V. cernua* B.Eriksen, *V. clematitis* Kunth, *V. convallarioides* (Schmale) B.B.Larsen, *V. pyramidalis* Kunth y *V. urticifolia* Kunth. Por otra parte, se colectaron muestras de plantas que en el herbario se identificaron como *Valeriana imbricata* y *V. henrici*. Dos muestras de *Valeriana* todavía no tienen identificación.

Tabla 1. Lista de especies colectadas en los páramos y bosques andinos del Ecuador.

Nombre de las especies	Número de muestras
<i>Lasiocephalus</i> cf. <i>pichinchensis</i> (Hieron.) Cuatrec.	1
<i>Lasiocephalus sodiroi</i> (Hieron.) Cuatrec.	1
<i>Lasiocephalus gargantanus</i> (Cuatrec.) Cuatrec.	1
<i>Lasiocephalus involucratus</i> (Kunth) Cuatrec.	2
<i>Lasiocephalus mojandensis</i> (Hieron.) Cuatrec.	1
<i>Lasiocephalus otophorus</i> (Wedd.) Cuatrec.	5
<i>Lasiocephalus ovatus</i> Schtdl.	2
<i>Lasiocephalus heterophyllus</i> (Kunth) Cuatrec.	1
<i>Senecio</i> (<i>Lasiocephalus</i>) <i>nivalis</i> (Kunth) Cuatrec.	1
<i>Valeriana adscendens</i> Turcz.	1
<i>Valeriana alypifolia</i> Kunth	1
<i>Valeriana aretioides</i> Kunth	1
<i>Valeriana bracteata</i> Benth.	4
<i>Valeriana imbricata</i>	1
<i>Valeriana henrici</i>	1
<i>Valeriana hirtella</i> Kunth	4
<i>Valeriana laurifolia</i> Kunth	2
<i>Valeriana microphylla</i> Kunth	18
<i>Valeriana niphobia</i> Briq.	1
<i>Valeriana plantaginea</i> Kunth	6
<i>Valeriana rigida</i> Ruiz & Pav.	5
<i>Valeriana secunda</i> B.Eriksen	1
<i>Valeriana tomentosa</i> Kunth	2
<i>Valeriana</i> cf. <i>pilosa</i> Wedd.	2
<i>Valeriana</i> sp.	2



Fig. 4. Diversidad de formas de crecimiento en especies de Valeriana de Ecuador y Colombia. *V. rigida* – especie arrossetada que ocurre comunmente en el páramo intervenido por pastoreo (arriba izq.), *V. henrici* – especie muy rara en Ecuador se le conoce solamente de una localidad en el Parque Nacional de Cajas entre 4350–4450 m s.n.m. (arriba der.), *V. plantaginea* – hierba arrossetada propia de los (super)páramos húmedos del Ecuador y Colombia (abajo izq.), *V. hirtella* – arbusto que crece a una altura de hasta 3 m (abajo centro), *V. microphylla* – arbusto paramuno común en todo el territorio ecuatoriano (abajo der.).



Fig. 5. Diversidad de formas de crecimiento en especies de *Valeriana* de Ecuador y Colombia. *V. laurifolia* – especie trepadora propia del bosque de montaña ecuatoriano (arriba izq.), *V. adscendens* – forma rosetas pequeñas y habita en lugares pantanosos y en los (super)páramos húmedos del Ecuador (arriba centro), *V. plantaginea* – ocurre en el páramo gramíneo (arriba der.), *V. bracteata* – especie arrosutada con hojas estrechas que crece sobre todo en lugares pantanosos a lo largo de los Andes ecuatorianos y colombianos (centro izq.), *V. imbricata* – subarbusto pequeño propio de los páramos del sur de Ecuador (abajo izq.), *V. sp.* – especie arrosutada que todavía no se ha identificado (abajo centro), *V. cf. pilosa* – especie paramuna representante del grupo de hierbas arrosutadas, esta especie es más común en Colombia que en Ecuador (abajo der.).



Fig. 6. *Valeriana arborea*, especie endémica de los (super)páramos de la Cordillera Colombiana Oriental. Forma arbustos o árboles de hasta 3–4 m de altura.

El trabajo de campo confirmó la existencia de incongruencias en el tratamiento taxonómico de la familia Valerianaceae, las cuales se deben principalmente a la falta de unificación de las clasificaciones taxonómicas producidas por los diferentes países paramunos. Por ejemplo, las especies herbáceas caulinas descritas como *V. plantaginea*, *V. tatamana*, y *V. vetasana* forman un complejo de taxones que a veces se presentan incluidos dentro del taxon *V. pubescens*. Cuando estas especies son estudiadas en todo el rango de su distribución geográfica, más que límites estrictos entre las especies se observa una variación gradual de caracteres morfológicos. La misma situación se presenta cuando se consideran otras formas de crecimiento, por ejemplo hierbas acaulescentes. En cuanto al número de especies esta forma de crecimiento es más diversa en Ecuador, entre ellas *V. bracteata* y *V. stenophylla* se extienden hasta el norte de Colombia, (Departamento de Antioquia). *Valeriana bracteata* es una especie muy variable que produce formas morfológicas distintas en varios páramos ecuatorianos y colombianos, pero visto desde la perspectiva de toda el área de distribución las diferencias morfológicas reflejan un cambio gradual. En el caso de *Valeriana stenophylla*, los especímenes del norte de Colombia reflejan por la morfología de sus flores y hojas a *V. convallaroides*, una especie endémica del sur de Ecuador – aún no se sabe si se trata de homoplasia o si es un resultado de la relación filogenética entre las especies. Investigaciones continúan para resolver algunos de estos problemas taxonómicos.

Incluyendo el material colectado por los investigadores en Ecuador, Colombia y Venezuela y el material de los herbarios (sobre todo Missouri Botanical Garden, EE.UU.) un total de 550 muestras de 45 especies andinas fueron estudiadas. De la base de datos GenBank y por la cortesía del dr. Charles D. Bell (EE.UU.) obtuvimos las secuencias de las mismas. De acuerdo a Bell & Donoghue (2005) las especies paramunas de *Valeriana* forman un grupo monofilético con varios casos de especies en el bosque de montaña que se derivaron de especies del páramo. Nosotros examinamos la distribución de las formas de crecimiento

dentro del género con énfasis especial a las relaciones filogenéticas entre las especies del páramo y las del bosque andino. Lastimosamente, por falta de resolución, nuestros resultados preliminares no pueden soportar ni refutar la hipótesis de Bell & Donoghue (2005). Aunque el árbol filogenético parece indicar que las hierbas acaulescentes sean la forma de crecimiento ancestral y las hierbas caulescentes y arbustos/árboles sean las formas derivadas (Fig. 7), todavía no podemos hacer conclusiones definitivas sobre la evolución de formas ecológicas y morfológicas. Sin embargo, los datos filogenéticos y datos geográficos en conjunto indican los siguientes patrones: 1. la forma de crecimiento de árbol y arbusto, la cual ocurre principalmente en los páramos de Venezuela, representa una forma de crecimiento derivada; 2. algunas especies trepadora, como por ejemplo *V. pavonii*, son derivadas de arbustos, 3. *V. arborea* de Colombia es filogenéticamente cercana a *V. rosaliana* de Venezuela, 4. *V. mutisiana*, un subarabusto, es filogenéticamente cercana a *V. microphylla* del Ecuador y sur de Colombia.

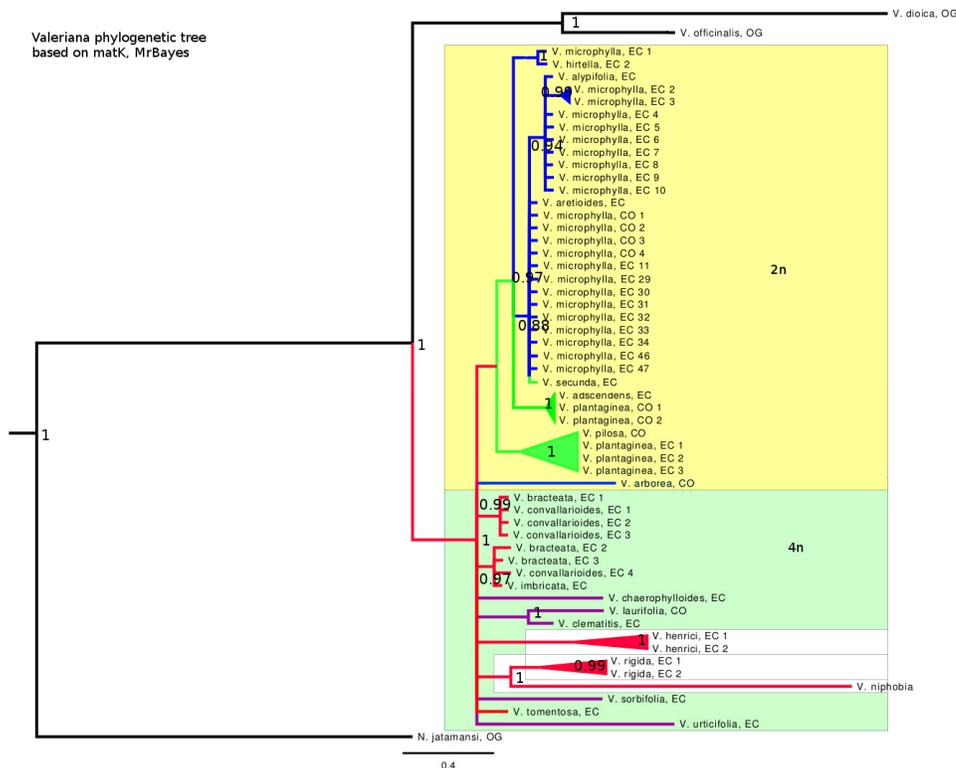


Fig. 7. Resultados preliminares de las relaciones filogenéticas entre las especies de *Valeriana* del páramo y del bosque de montaña; verde – hierbas caulescentes, azul – arbustos y árboles, rojo – hierbas acaulescentes, violeta – trepadoras.

Si bien nuestros resultados preliminares aún no nos permiten hacer conclusiones definitivas acerca de la evolución de las formas de crecimiento en *Valeriana*, podemos formular algunas implicaciones relacionadas a la evolución del tamaño del genoma. La poliploidización es un mecanismo evolutivo que ha tenido una gran importancia en la formación de la flora de los Andes (Winkworth et al. 2005, Abbott 2008). A pesar de eso, los poliploides han sido objeto de estudio únicamente en *Draba*, *Lasiocephalus* y *Oritrophium* (Jordon-Thaden & Koch 2008, Dušková et al. 2010). Nuestros resultados confirmaron los dos niveles de ploidía documentados hasta el día de hoy para las especies de *Valeriana* de América del Sur, $2n = 32$ y $2n = 64$ (Fig. 8) (Weberling et al. 1980, Xena de Enrech 1993). Nuestros resultados indican que las especies de hierbas caulescentes (*V. plantaginea*, *V. tatamana*, *V. vetasana*) y (sub)arbustos (*V. alypifolia*, *V. arborea*, *V. microphylla*) son diploides y las especies de hierbas acaulescentes (*V. aretioides*, *V. bracteata*, *V. convallarioides*) y trepadoras (*V. laurifolia*) son tetraploides. Los análisis citométricos también indican que

algunas especies diploides (*V. bracteata*, *V. microphylla*, *V. Plantaginea*, *V. triphylla*) presentan poblaciones triploides y diploides, y que poblaciones octoploides ocurren en *V. urticifolia* y *V. laurifolia*. Sin embargo, los resultados anteriores aún deben ser confirmados mediante la aplicación de métodos cariológicos. Finalmente, los resultados de los análisis citométricos sugieren que el proceso de hibridación ha jugado un papel importante en la evolución del género de *Valeriana* aumentando la diversidad del grupo.

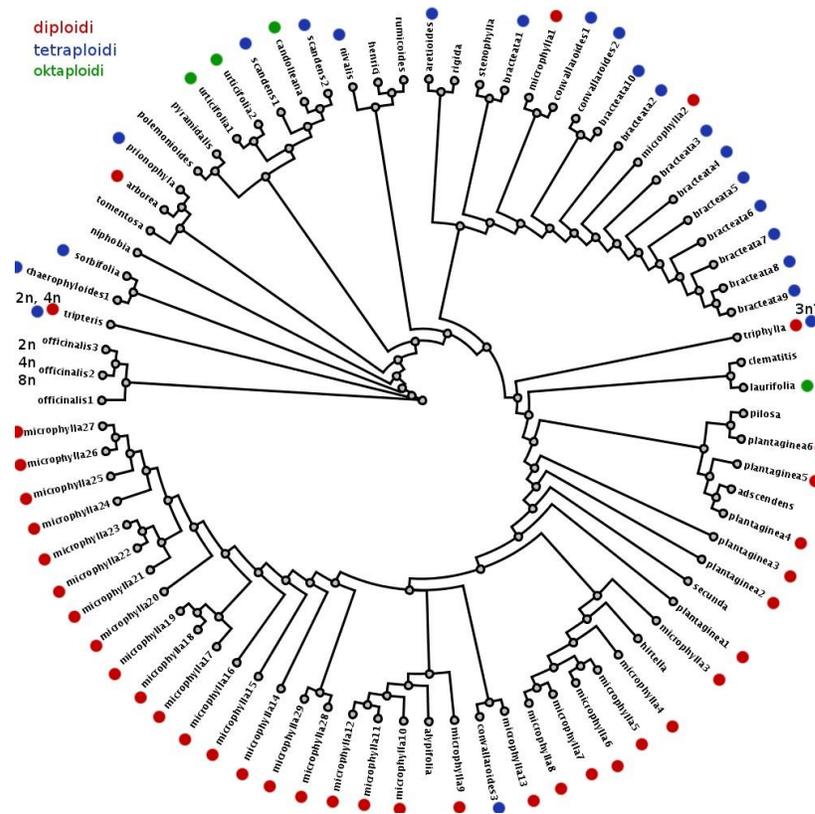
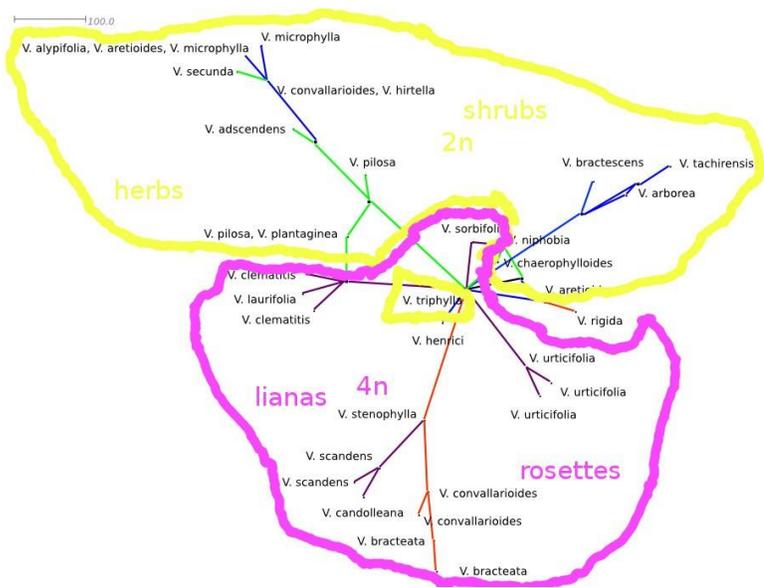


Fig. 8. Diferentes niveles de ploidía en especies de *Valeriana* de los Andes, diploides (rojo), tetraploides (azul) y octaploides (verde) En el diagrama están incluidas tanto especies como poblaciones.

Fig. 9. La red filogenética (median joining network) del género *Valeriana* utilizando el marcador matK muestra la diferenciación entre las especies diploides (2n, área amarillo) y tetraploides (4n, área rojo), y entre las formas de crecimiento (o formas de vida). Al contrario de patrón de la ploidia, no se puede ver ninguna estructura fitogeográfica entre las especies.



Aparentemente no existe una relación clara entre las diferentes formas de crecimiento, el nivel de ploidía y las relaciones filogenéticas entre las especies de *Valeriana* estudiadas, lo cual sugiere que la capacidad de las plantas de migrar a lo largo de los Andes no está relacionada con la forma de crecimiento y el tamaño del genoma (Fig. 9). Sin embargo, un claro patrón fitogeográfico se puede observar en *Valeriana microphylla*. En esta especie, las poblaciones del Norte de Ecuador son más cercanas a las poblaciones de Colombia y son bastante diferentes a las poblaciones del sur de Ecuador (Fig. 10). Este resultado corresponde a la división fitogeográfica del Ecuador propuesta por Jørgensen & León-Y. (1999).

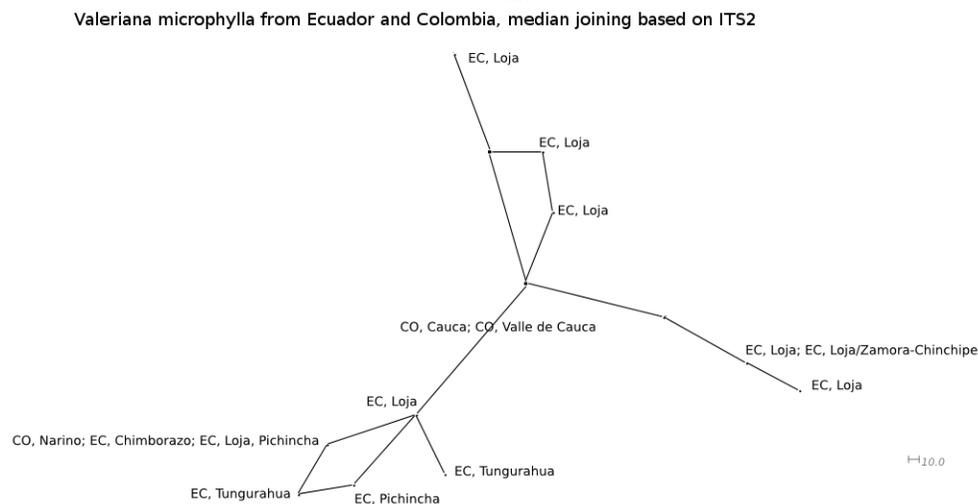


Fig. 10. Patrón fitogeográfico en *Valeriana microphylla*. En la red filogenética (median joining network) se puede observar la distinción entre las poblaciones de Colombia y del norte de Ecuador y las del Sur de Ecuador.

Ecofisiología de *Lasiocephalus* y *Valeriana*

En proyectos anteriores del investigador principal se confirmó que las especies del páramo del Ecuador presentan dos mecanismos de resistencia al congelamiento, el primer mecanismo, la evitación, se presenta en 49% de las especies mientras el segundo mecanismo, la tolerancia, se presenta en el 51% de las especies. El estudio de la resistencia al frío en los géneros *Lasiocephalus* y *Valeriana* concuerda con estos resultados (Tabla 2). *Valeriana microphylla* (arbustos xerofíticos) y *V. aretioides* (almohadillas) son las plantas más resistentes ya que sobreviven temperaturas de hasta -17°C . Por el contrario, las plantas menos resistentes son hierbas y trepadoras del género *Lasiocephalus*, en las cuales el daño causado por las temperaturas frías ocurre entre -6°C y -8°C . Las formas de crecimiento más comunes entre las especies analizadas, como arbustos, hierbas rosetas, y trepadoras, difieren significativamente en la temperatura de daño Lt_{50} (análisis de varianza, $H = 16.676$, $p < 0.01$, $df = 3$). Los arbustos difieren de las hierbas y marginalmente también de las rosetas.

En general, podemos afirmar que *Valeriana*, género de origen templado, es definitivamente más resistente al frío que *Lasiocephalus*, género de origen tropical. El promedio de la temperatura del daño Lt_{50} en *Valeriana* es -15.97°C mientras en *Lasiocephalus* es -11.34°C (Fig. 11).

Tabla 2. Formas de vida, temperatura de daño Lt50, temperatura de congelamiento (exoterma) ± error estándar y mecanismo de resistencia en las especies ecuatorianas y venezolanas de *Lasiocephalus* y *Valeriana*. A indica evitación del congelamiento por sobreenfriamiento, T indica tolerancia del congelamiento; n = 6 en la mayoría de casos. *Datos extraídos de Azócar (2006).

Especie	Forma de vida	Lt50 (°C)	Exoterma (°C)	Mecanismo
<i>Lasiocephalus gargantanus</i> (Cuatrec.) Cuatrec.	Hierba	-8.3±5.35	-11.4±2.5	A
<i>Lasiocephalus involucratus</i> (Kunth) Cuatrec.	Trepadora	-10.5±3.01	-8.4±2.14	A
<i>Lasiocephalus lingulatus</i> Schldl.	Hierba	-11.2±2.63	-11.8±3.02	A
<i>Lasiocephalus longipenicillatus</i> (Sch.Bip.) Cuatrec. *	Hierba	-6.3±0.5	-12.8±2.2	T
<i>Lasiocephalus mojandensis</i> (Hieron.) Cuatrec.	Hierba	-9.1±0.87	-7.0±1.58	T
<i>Lasiocephalus otophorus</i> (Wedd.) Cuatrec.	Hierba	-10.9±1.46	-11.0±2.19	A
<i>Lasiocephalus ovatus</i> Schldl.	Hierba	-15.3±2.67	-12.5±2.98	T
<i>Lasiocephalus patens</i> (Kunth) Cuatrec.	Trepadora	-8.0±2.7	-7.5±2.71	A
<i>Lasiocephalus sodiroi</i> (Hieron.) Cuatrec.	Hierba	-14.2±0	-15.7±1.24	A
<i>Valeriana adscendens</i> Turcz.	Roseta	-15.7±2.3	-9.6±2.61	T
<i>Valeriana aretioides</i> Kunth	Almohada	-17.2±1.34	-16.9±1.49	A
<i>Valeriana microphylla</i> Kunth	Arbusto	-16.9±0.55	-14.2±2.2	T
<i>Valeriana microphylla</i> Kunth	Trepadora	-16.7±0	-15.1±1.33	T
<i>Valeriana parviflora</i> (Trev.) Mieg.*	Arbusto	-13.1±0.4	-7.2±0.5	T
<i>Valeriana rigida</i> Ruiz & Pav.	Roseta	-14.5±0.46	-10.7±2.76	T

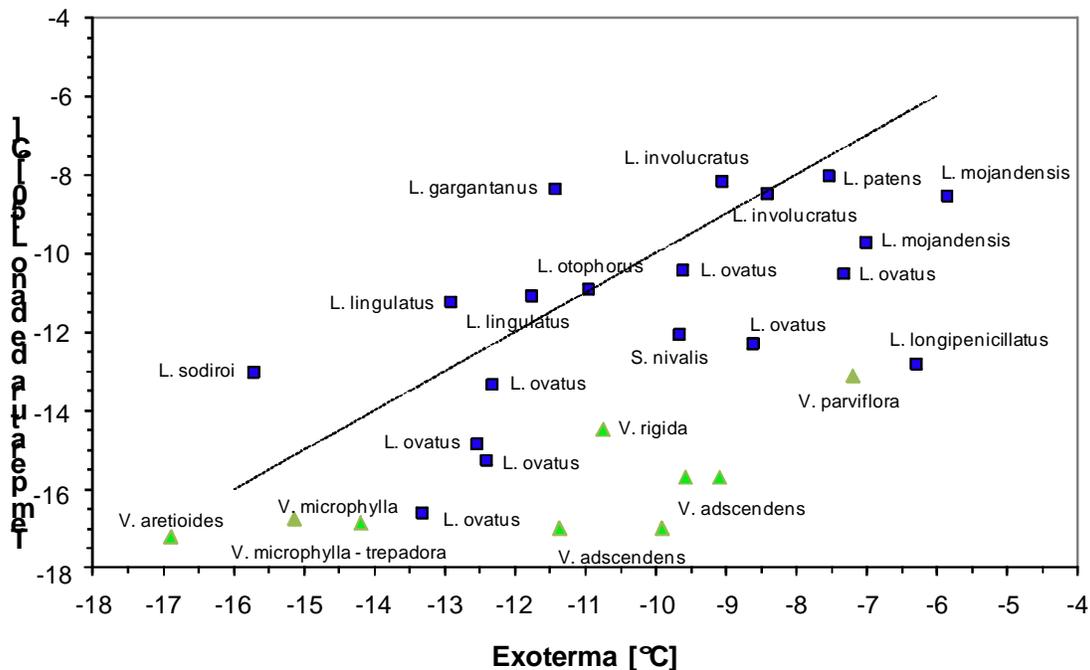


Fig. 11. Correlación entre la temperatura de daño Lt50 y la exoterma de las especies de los géneros *Lasiocephalus* (junto con *Senecio nivalis*; azul) y *Valeriana* (verde), en la cual se observa que las especies de *Valeriana* en general son más resistente al frío que las especies de *Lasiocephalus*.

Anatomía de *Lasiocephalus* y *Valeriana*

Hasta la fecha se logró terminar con análisis de las muestras de *Lasiocephalus* mientras el estudio de *Valeriana* sigue todavía en progreso.

Para el análisis anatómico del género *Lasiocephalus* se eligieron especies que crecen en diferente hábitat y en diferentes condiciones ecológicas – plantas trepadoras de bosque andino y subarbustos y hierbas ascendentes de páramo. En general, con excepción de *Lasiocephalus mojandensis* que crece en hábitats pantanosos del bosque andino y del páramo en Ecuador y Colombia, las especies del bosque se diferencian claramente de las especies del páramo tanto en términos de caracteres anatómicos como morfológicos.

Todas las especies presentan hojas de lámina simple, bifacial, hipoestomática, con la venación pinnada. Las especies paramunas se identifican por tener hojas “ericoides” – sus láminas son coriáceas, estrechas, la epidermis tiene pared celular robusta, la cutícula está bien definida en el lado adaxial, indumento es abundante por el envez, a menudo los márgenes son revolutos y el nervio medio prominente (Fig. 12). Por el contrario, las especies de bosque altoandino se caracterizan por tener hojas con láminas anchas, aplanadas, con los márgenes enteros y generalmente dentados, la hoja tiene los tejidos organizados en la manera típica bifacial, la superficie abaxial típicamente no está cubierta con tricomas.



Fig. 12. Contraste en la morfología y anatomía de las hojas de las especies de páramo y de bosque altoandino - las hojas de las especies de páramo son estrechas con el margen revuelto y con un denso indumento en el envez (*L. sodiroi* – arriba izquierda, *L. ovatus* – abajo izquierda) mientras las hojas de las especies del bosque altoandino son típicamente anchas, aplanadas y a menudo dentadas (*L. heterophyllus* – arriba derecha, *L. patens* – abajo derecha). La escala de las imágenes de arriba difiere y la escala de las imágenes de abajo es 200 μ m.

Las especies de páramo se diferencian significativamente de las especies del bosque en el tamaño foliar ($p < 0.05$). Las especies paramunas tienen hojas nanofilas, con el área foliar típicamente entre $0.5\text{--}2.0\text{ cm}^2$ (solo en la especie *L. lingulatus* es microfila con el tamaño de la lámina hasta 6 cm^2). La lámina de las especies del bosque andino es un orden de magnitud mas grande, típicamente las hojas son notofilas o hasta mesofilas como por ejemplo en la especie *L. heterophyllus* con hojas de hasta 75 cm^2 (Fig. 13).

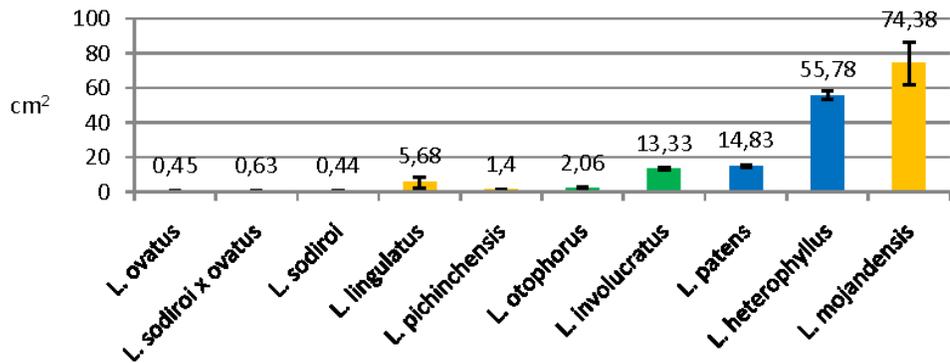


Fig. 13. Área foliar (cm²) de las especies de *Lasiocephalus* de bosque andino (azul), de las especies de subpáramo arbustivo (verde), y de las especies depáramo (amarillo). La especie *L. mojadensis* es particular y por tanto no es consistente con el patron general.

Por otro lado, aunque las especies de páramo se diferencian de las especies de bosque en el tamaño de la lámina foliar, como se explicó anteriormente, cuando se considera el grosor de la misma no se encuentran diferencias. Solo la lámina de *L. mojadensis* es significativamente mas gruesa que la de las otras especies ($p = 0.05$) (Fig. 14). Sin embargo, las especies de páramo difieren de las especies de bosque en la presencia de la capa de tricomas eglandulares en el lado abaxial (envez) de la hoja. En las especies paramunas los tricoblastos, células epidermales que producen los tricomas, son muy frecuentes. Los tricoblastos forman un indumento denso que no se presenta en las hojas aplanadas de las especies de bosque. Por eso existe una correlación significativa entre el tipo del hábitat y el espesor del indumento (coeficiente decorrelación de Spearman $\rho = 0.462$, $p < 0.05$). Además, en las especies paramunas los tricomas cubren los peciolo y los tallos.

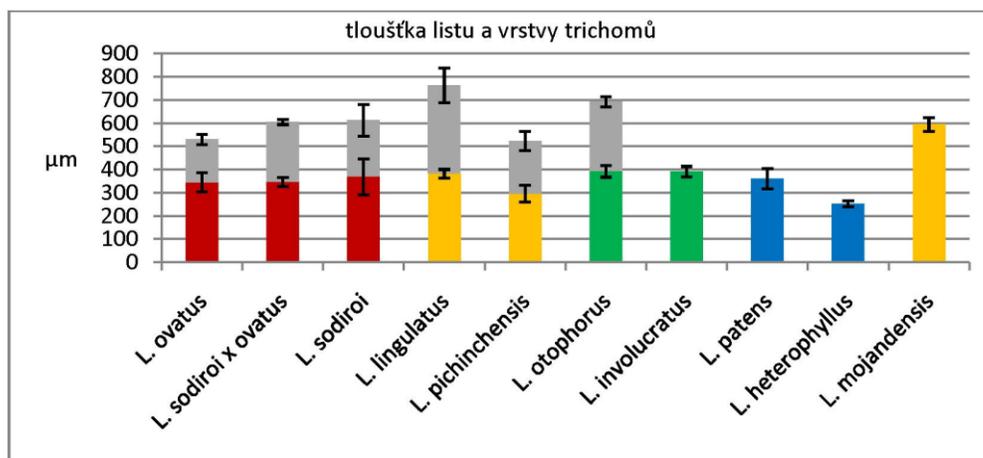


Fig. 14. Espesor de las hojas y de los tricomas (color gris) de especies de *Lasiocephalus* del bosque andino (azul), especies del subpáramo (verde), especies del páramo (amarillo) y especies del superpáramo (rojo). Se nota la ausencia de las tricomas en las especies del bosque andino.

En cuanto a la cutícula de la epidermis adaxial, nuestros resultados indican que está relacionada con el hábitat. Las especies paramunas producen una cutícula que es 3–4 veces más gruesa que en las especies de bosque (coeficiente de correlación de Spearman $\rho = 0.663$, $p < 0.05$) (Fig. 15-17). *Lasiocephalus otophorus* que típicamente crece en el subpáramo (y solamente en la Sierra Nevada del Cocuy de Colombia sube hasta el superpáramo, 4250 m) presenta una cutícula característica de las especies de páramo mientras en *L. mojandensis* la cutícula corresponde a las descritas en las especies de bosque. En cuanto a la cutícula de la epidermis abaxial (envez), también se identificó la relación con el hábitat pero es menos fuerte (coeficiente de correlación de Spearman $\rho = 0.504$, $p < 0.05$) (Fig. X). Es interesante, que la especie híbrida, *L. sodiroi* x *ovatus* presenta una cutícula abaxial mucho más delgada que la que se presenta en las especies de las cuales procede.

En *L. ovatus*, *L. sodiroi*, *L. sodiroi* x *ovatus*, *L. lingulatus*, *L. pichinchensis* y *L. otophorus* se observaron tricomas bien desarrollados con el protoplasma formado de materia inerte, el lumen relleno de aire, y la pared celular teñida de color rojo al igual que la cutícula. La reacción positiva indica la presencia de grasas que probablemente discontinúan el transporte apoplástico (Fig 15.).

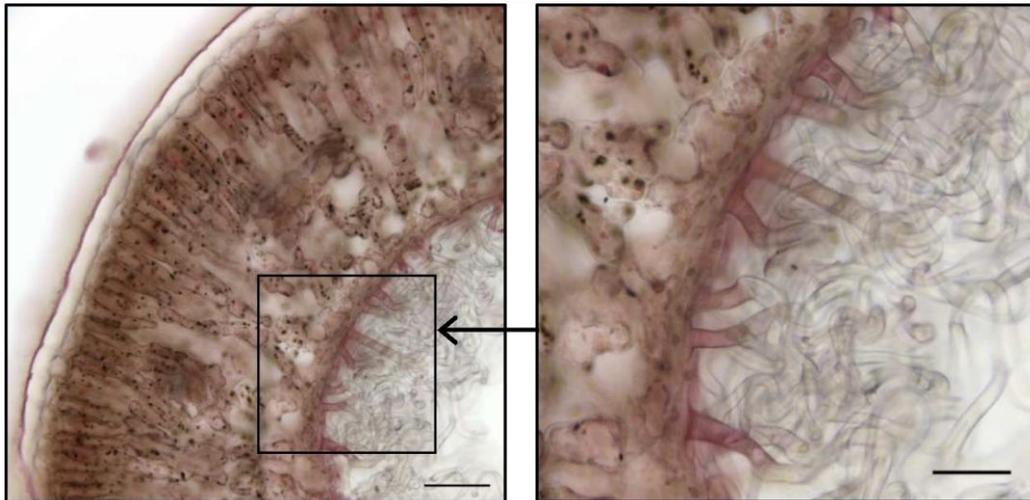


Fig. 15. La reacción positiva de las tricomas de *L. sodiroi* a sudán, las paredes celulares se tiñen de color rojo que indica la presencia de grasas.

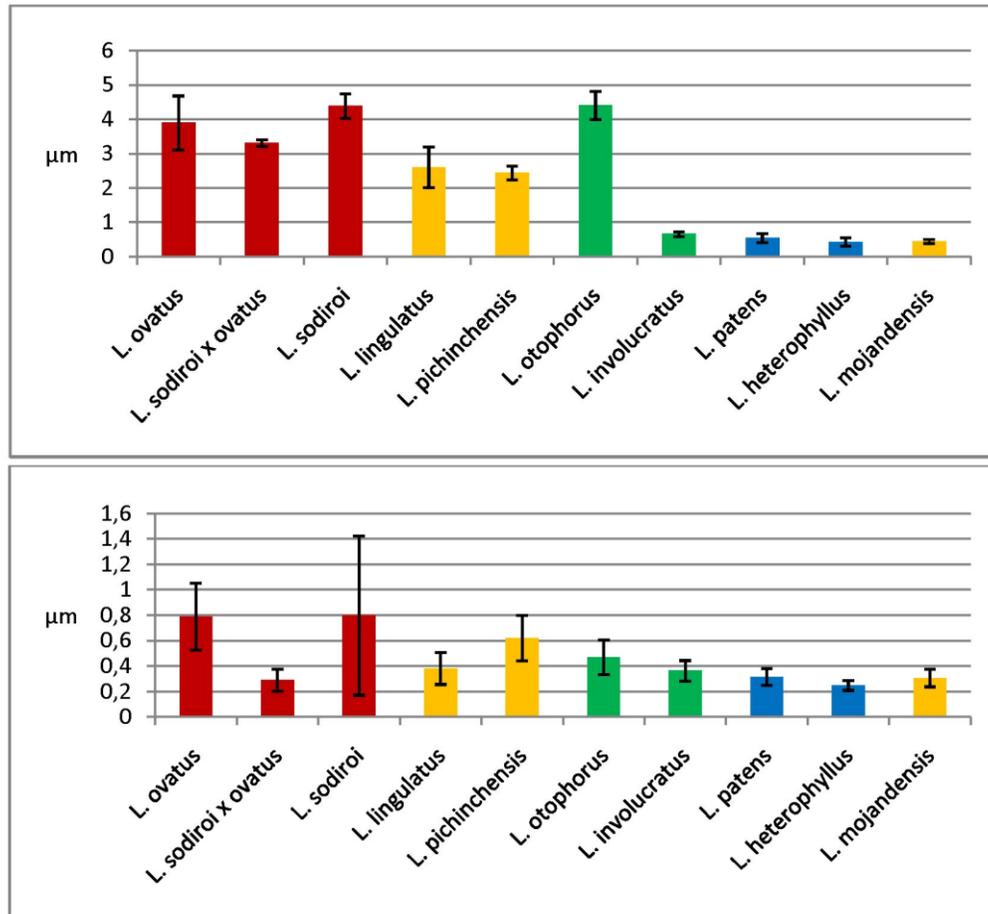


Fig. X. Espesor de la cutícula de la parte adaxial (arriba) y abaxial (abajo) de hojas de especies de *Lasiocephalus* de bosque andino (azul), especies de subpáramo (verde), especies de páramo (amarillo) y especies de superpáramo (rojo).



Fig. 17. Detalle de la epidermis adaxial de las especies *L. sodiroi* (izquierda) y *L. heterophyllus* (derecha) a una escala de 50 µm.

El espesor de la pared de las células epidermales del lado adaxial corresponde al tipo de los hábitats de las especies (coeficiente de correlación de Spearman $\rho = 0.826$, $p < 0.05$) (Fig. 18). Las especies paramunas producen células con la pared hasta cuatro veces más gruesa que las especies del bosque andino.

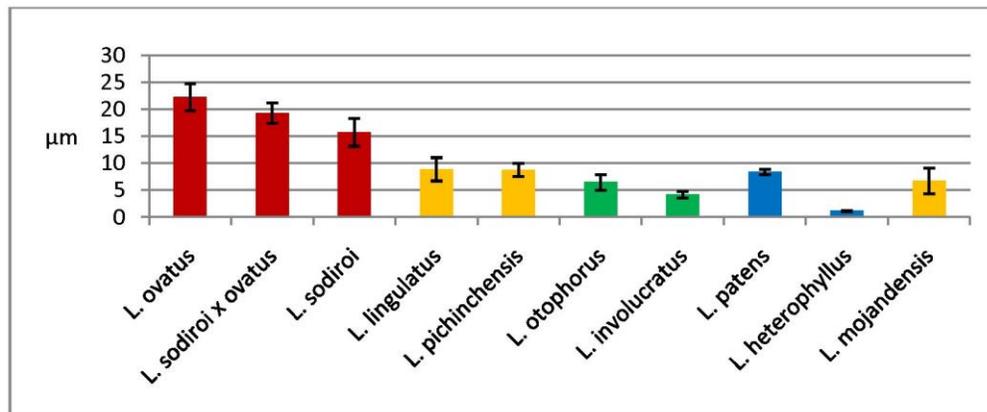


Fig. 18. Espesor de la pared de las células de la epidermis adaxial de las hojas, el cual es significativamente diferente entre las especies de *Lasiocephalus* del bosque andino (azul), especies del subpáramo (verde), especies del páramo (amarillo) y especies del superpáramo (rojo) ($p < 0.05$).

El mesófilo de las láminas foliares está bien diferenciado en parénquima empalizado y parénquima esponjoso. En todas las especies analizadas el parénquima empalizado forma dos corredores de células bien alargadas. El cociente del parénquima empalizado y esponjoso no difiere entre las especies y por lo tanto no hay correlación con el tipo de hábitats (coeficiente de correlación de Spearman $\rho = 0.283$, $p > 0.05$) (Fig. 19).

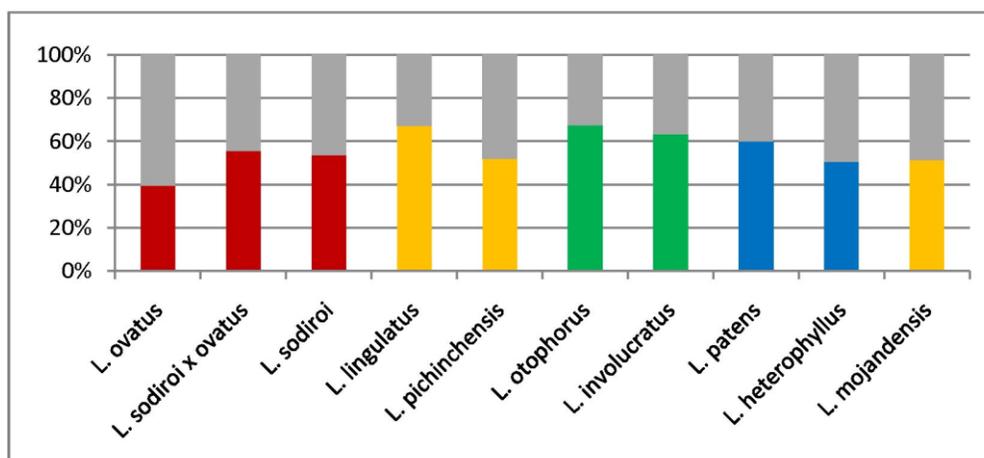


Fig.19. El cociente del parénquima empalizado y esponjoso de hojas de especies de *Lasiocephalus* no difiere entre las especies del bosque andino (azul), especies del subpáramo (verde), especies del páramo (amarillo) y especies del superpáramo (rojo) ($p > 0.05$).

Todas las especies estudiadas son hipoestomáticas con los estomas situadas en el lado abaxial de la hoja (Fig. 20). El área del estoma corresponde al tipo de hábitat (Fig. 21), la correlación es significativa

(coeficiente de correlación de Spearman $\rho = 0.615$, $p < 0.05$). Con respecto al tamaño de los estomas, las especies de páramo producen estomas mas pequeños que especies de otros tipos de hábitats.

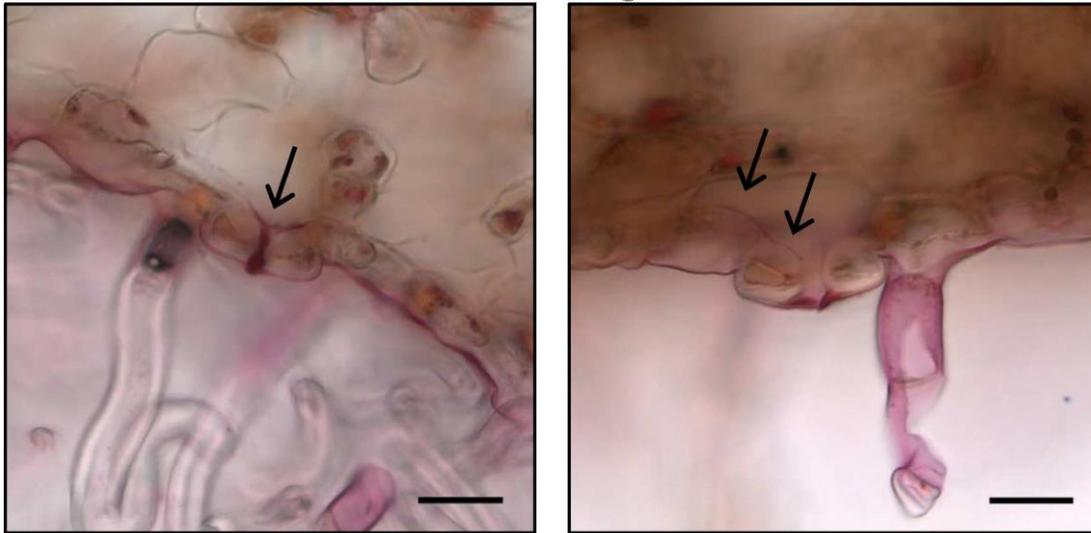


Fig. 20. Estomas en vista transversal, situados en el lado abaxial de la hoja de las especies *L. ovatus* (izquierda) y *L. lingulatus* (derecha) a una escala de 20 μm .

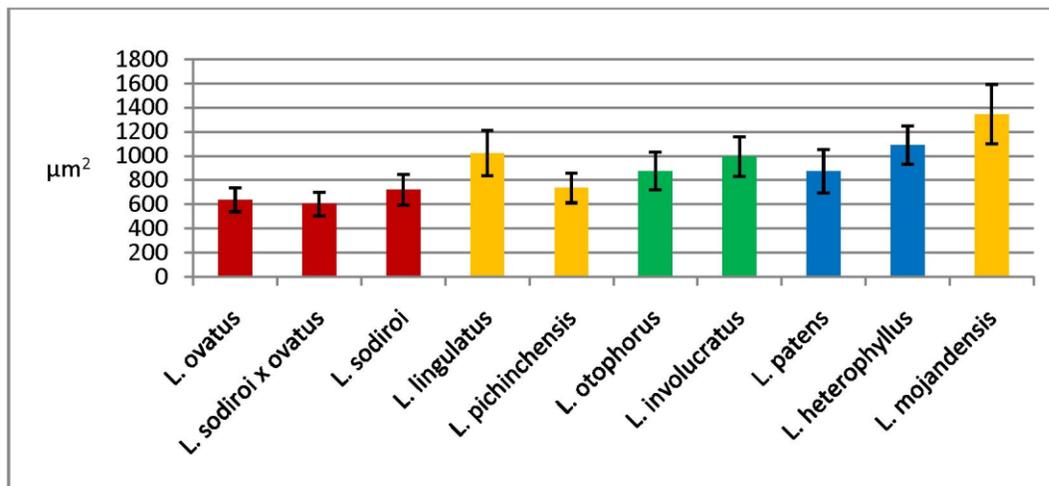


Fig. 21. El área del estoma de las especies de *Lasiocephalus* difiere entre las especies de varios tipos de hábitats ($p < 0.05$); especies del bosque andino (azul), especies del subpáramo (verde), especies del páramo (amarillo) y especies del superpáramo (rojo).

Con respecto a la densidad estomática puede observarse una correlación negativa con el tamaño del estoma. Las especies paramunas presentan mayores densidades en comparación con especies de otros tipos de hábitats (Figs. 22-23), la correlación es significativa (coeficiente de correlación de Spearman $\rho = 0.678$, $p < 0.05$).

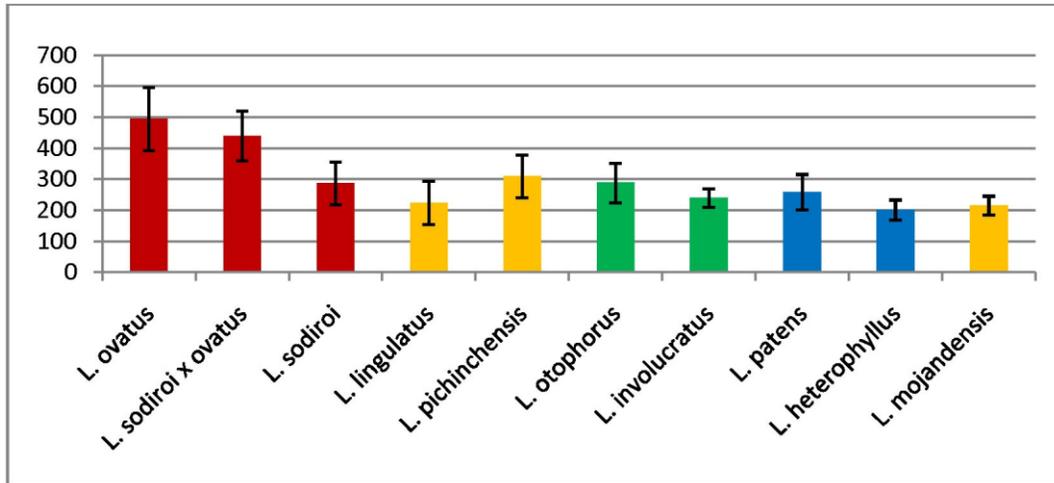


Fig. 22. Densidad estomática (numero de estomas por mm² de la superficie de la hoja) de las especies de *Lasioccephalus*, difiere entre las especies de varios tipos de hábitats ($p < 0.05$); especies del bosque andino (azul), especies del subpáramo (verde), especies del páramo (amarillo) y especies del superpáramo (rojo).

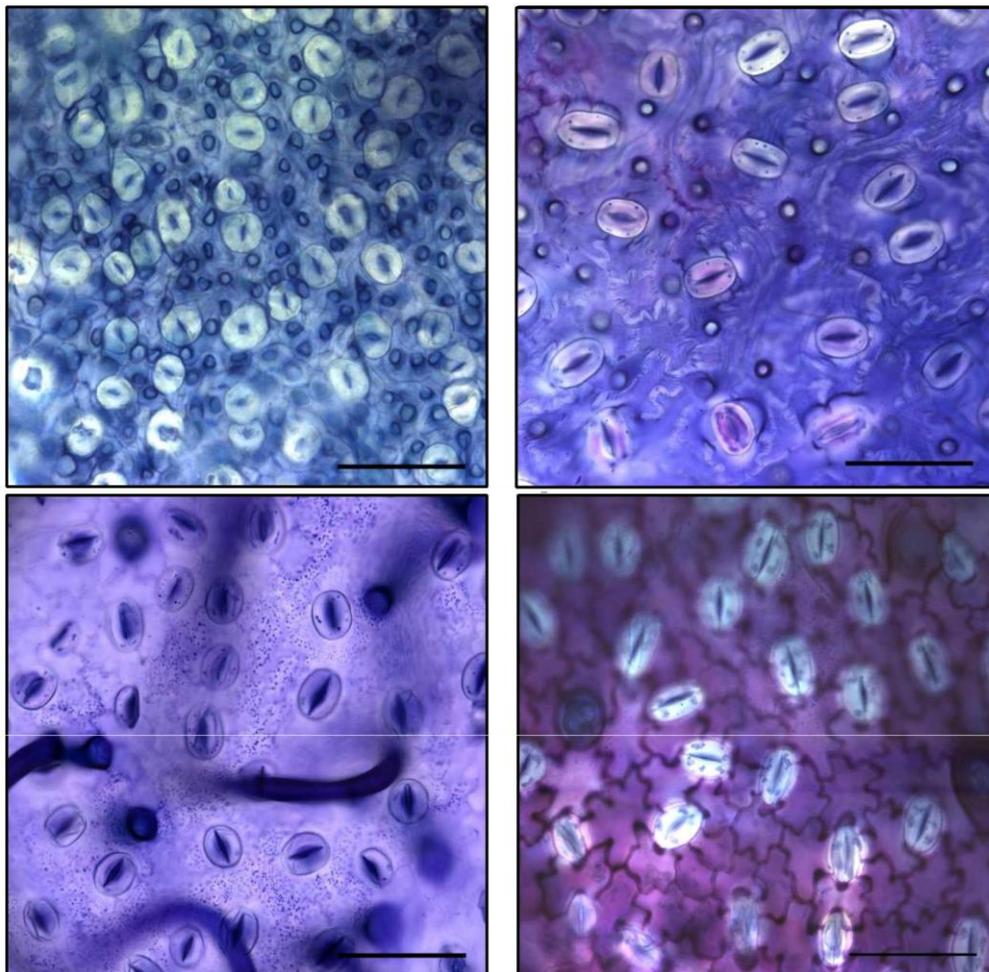


Fig. 23. Densidad estomática de las especies *L. ovatus* (arriba izquierda) y *L. lingulatus* (arriba derecha), *L. involucratus* (abajo izquierda) y *L. patens* (abajo derecha); la escala es 100 μ m.

A continuación se presentan algunos resultados preliminares del estudio anatómico de los tallos, el cual todavía está en progreso. En todas las especies estudiadas todos los tallos presentaron la misma organización anatómica idéntica. – por debajo de la epidermis se encuentra el corcho primario, sigue el floema secundario, el cambium y después se encuentran el xilema secundario y el cilindro central. El crecimiento secundario de los tallos es abundante en todas las especies. En cuanto al tamaño de los elementos vasculares, las especies paramunas tienen elementos de vasos mucho más angostos que las especies del bosque andino (Fig. 24). En el tallo de las especies paramunas elementos vasculares grandes no son evidentes con alta frecuencia. Los tejidos que cubren la superficie – el corcho – están muy bien desarrollados. El tallo de las lianas del bosque andino está en su mayoría formado por tejidos secundarios. El xilema contiene abundantes elementos traqueales amplios.

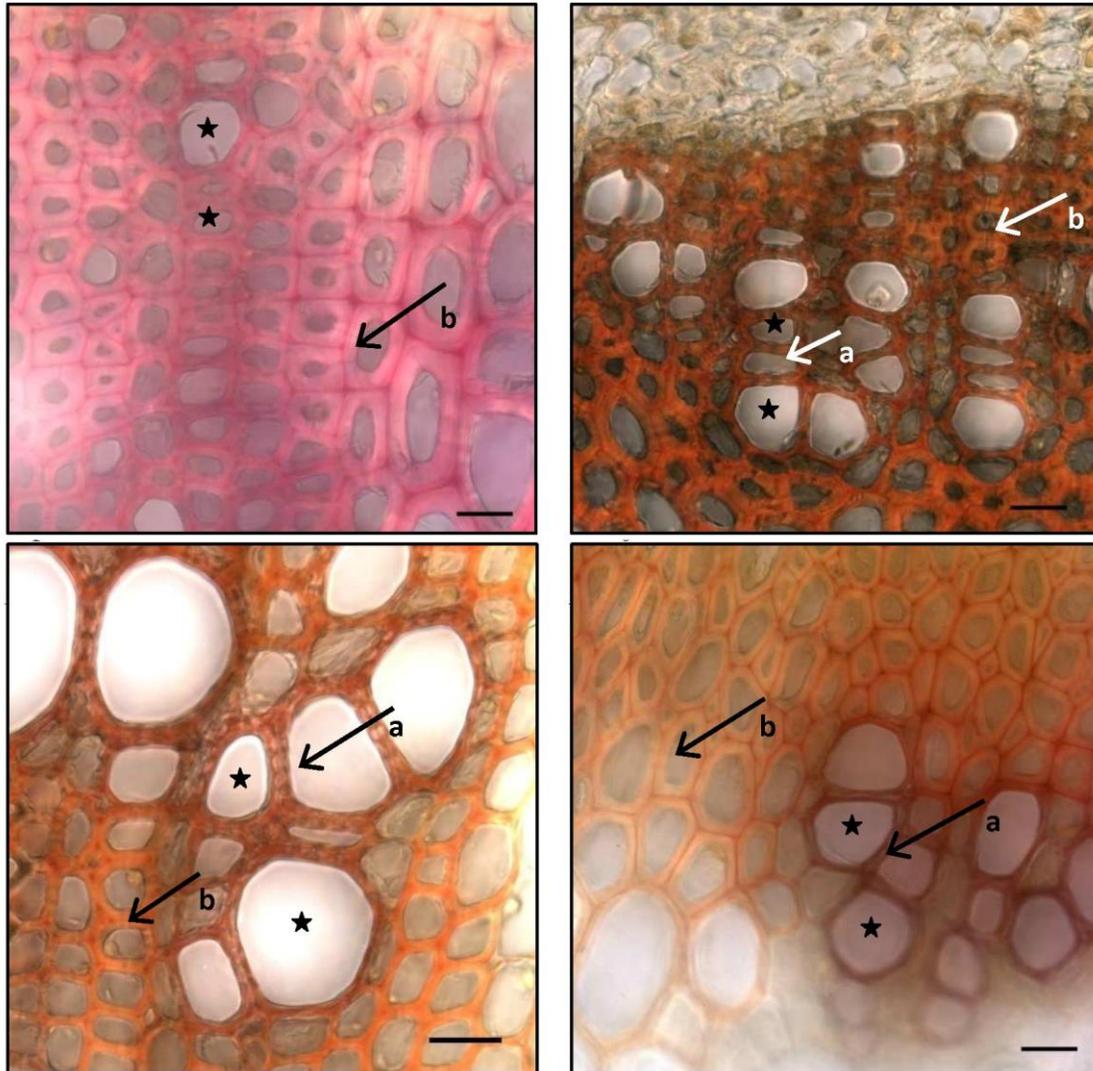


Fig. 24. Cortes transversales de los tallos de *L. ovatus* (arriba izquierda), *L. otophorus* (arriba derecha), *L. patens* (abajo izquierda) y *L. mojandensis* (abajo derecha). Las estrellas indican elementos vasculares y las flechas indican dos tipos de placas de perforaciones (a – perforación doble, b – perforación simple); la escala es 20 μ m.

Las forma de crecimiento de *Lasiocephalus ovatus* y *L. sodiroi* representan la forma de vida típica del (super)páramo - hierbas ascendentes con base semileñosa y con la superficie de la parte inferior de la hoja cubierta fuertemente con pelos. Las hojas son revolutas – el margen se curva hacia abajo y determina una cavidad tapizada con indumento denso que rodea los estomas (Mora-Osejo et al. 1994). Debido a la ubicación de los estomas en la parte tomentosa de la hoja, la planta puede aumentar la presión de la capa límite y reducir las pérdidas de agua por transpiración. La cara adaxial de la hoja está cubierta por una epidermis con las paredes celulares engrosadas y una cutícula muy bien desarrollada. El tallo veloso (por ejemplo en *Lasiocephalus ovatus*) junto con la base de la hoja forma un manto que puede servir como una adaptación para evitar los cambios rápidos de temperatura, por ejemplo durante el amanecer. Al contrario, especies como *Lasiocephalus patens* y *L. involucratus* representan un tipo diferente con respecto a sus hábitat y ecología. Son lianas del bosque altoandino que entran en el subpáramo arbustivo. En el tallo de las lianas se encuentran tejidos secundarios, los cuales en muchas ocasiones presentan elementos vasculares más amplios – posiblemente, debido a problemas de la conducción, cavitación y embolismo, los amplios elementos vasculares determinan el límite de distribución altitudinal de estas especies. La hoja no presenta patrones xerofíticos y falta la cobertura de los tricomas en la parte abaxial (la que contiene los estomas).

El análisis anatómico del género *Lasiocephalus*, en el cual se incluyeron especies de varios tipos de hábitats y condiciones ecológicas, indica que cada grupo de las especies exhibe una serie de caracteres morfológicos y anatómicos que les permiten mantenerse en el ambiente estresante. Las características anatómicas y morfológicas de las plantas del páramo, como por ejemplo la pubescencia y las hojas coriáceas (también en las especies de *Lasiocephalus* y *Valeriana* presentes en el páramo), han sido interpretadas algunas veces como adaptaciones para prevenir el estrés por la sequía (Heilborn 1925). Sin embargo la selección hacia la xeromorfía en un ambiente húmedo como el del páramo es dudosa (Espinosa 1932, Carlquist 1994). Algunos caracteres morfológicos y anatómicos de las plantas del páramo, como son el tamaño celular, el tamaño de los espacios intercelulares y la presencia de ciertas sustancias, están relacionados con la resistencia al frío (Sklenář et al. 2010, 2012). Posiblemente la presencia de temperaturas bajas es un factor importante que ha llevado a la evolución de ciertos caracteres morfológicos y anatómicos.

Literatura citada

- Abbott R.J. 2008. History, evolution and future of arctic and alpine flora: overview. *Plant Ecol. & Divers.* 1: 129–133.
- Azócar D.C.J. 2006. Relación entre Anatomía Foliar, Forma de Vida y Mecanismos de Resistencia a Temperaturas Congelantes en Diferentes Especies en el Páramo de Piedras Blancas. MSc. Thesis, Universidad de los Andes, Mérida.
- Bell C.D. & Donoghue M.J. 2005. Phylogeny and biogeography of Valerianaceae (Dispacales) with special reference to the South American valerians. *Organisms, Diversity & Evolution* 5: 147–159.
- Carlquist S. 1994. Anatomy of tropical alpine plants. In: Rundel P. W., Smith A. P. & Meinzer F. C. (eds.) *Tropical Alpine Environment*, pp. 111–128. Cambridge.
- Cuatrecasas J. 1978. Studies in Neotropical Senecioneae, Compositae I. Reinstatement of genus *Lasiocephalus*. *Phytologia* 40: 307–312.
- Dušková E., Kolář F., Sklenář P., Kubešová M., Rauchová J., Fér T., Suda J. & Marhold K. 2010. Genome size correlates to growth forms, habitat and phylogeny in the Andean genus *Lasiocephalus*. *Preslia* 82: 127–148.
- Eriksen B. 1989. Valerianaceae. In: Harling G. & L. Andersson (eds.) *Flora of Ecuador*, vol. 34, pp. 1–59.
- Espinosa R. 1932. Ökologische Studien über die Kordillerenpflanzen. *Bot. Jahrb.* 65: 120–211.
- Heilborn O. 1925. Contributions to the ecology of the Ecuadorian páramos with special reference to cushion-plants and osmotic pressure. *Svensk Bot. Tidsk.* 19: 153–170.
- Janáček J. & Prášil I. 1991. Quantification of Plant frost injury by nonlinear fitting of an S-Shaped function. *CryoLetters* 12: 47–52.
- Jørgensen P.M. & León-Y. S. 1999. Catalogue of the vascular plants of Ecuador. *Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Garden* 75: 1–1181.
- Luteyn, J. L. 1999. Páramos: a checklist of plant diversity, geographical distribution, and botanical literature. New York Botanical Garden Press.
- Mora-Osejo L.E., Lozano N.B. & Gutiérrez B.C. 1994. Anatomía foliar de plantas del páramo. In: Mora-Osejo L.E. & Strum H. (eds) *Estudios Ecologicos del Páramo y del Bosque Altoandino, Cordillera Oriental de Colombia*, Tomo I, pp: 257-348.

- Prášil I. & Zámečník J. 1998. The use of a conductivity measurement method for assessing freezing injury. I. Influence of leakage time, segment number, size and shape in a sample on evaluation of the degree of injury. *Environmental and Experimental Botany* 40: 1–10.
- Rundel P.W., Smith A.P. & Meinzer F.C. (eds.) 1994. *Tropical Alpine Environment: Plant Form and Function*. Cambridge University Press.
- Sklenar P. 2000. Vegetation ecology and phytogeography of Ecuadorian superpáramos. Ph.D. tesis, Universidad Carolina, Praga.
- Sklenář P. 2001. Notes on taxonomy, distribution and ecology of Ecuadorian high páramo Asteraceae, tribe Senecioneae. *Compositae Newsletter* 36: 1–8.
- Sklenář P., Kučerová A., Macek P. & Macková J. 2010. Does plant height determine the freezing resistance in the páramo plants? *Austral Ecol.* 35: 929–934.
- Sklenář P., Kučerová A., Macek P. & Macková J. 2012. The frost resistance mechanism in neotropical alpine plants is related to geographic origin. *New Zealand Journal of Botany*, accepted, May-2012.
- Suda J, Weiß-Schneeweiß H, Tribsch A, Schneeweiß G, Trávníček P, Schönschwetter P. 2007. Complex distribution patterns of di-, tetra- and hexaploid cytotypes in the European high mountain plant *Senecio carnolicus* Willd. (Asteraceae). *Am. J. Bot.* 94: 1391–1401.
- Weberling D., Weberling F. Schmiddorn M., Lorcher H. & Necker C. 1980. In Löwe A. (ed.) *Chromosome number reports LXVIII Taxon* 29:537–538
- Winkworth R.C., S.J. Wagstaff, D. Glenny & P.J. Lockhart. 2005. Evolution of the New Zealand mountain flora: Origins, diversification and dispersal. *Organisms, Divers. & Evol.* 5: 237–247.
- Xena de Enrech N. 1993. Contribución al estudio del género *Valeriana* L. en Venezuela. *Acta Bot. Venez.* 16: 105–136.

Apéndice 1: Cortes transversales de las especies analizadas.

L. ovatus



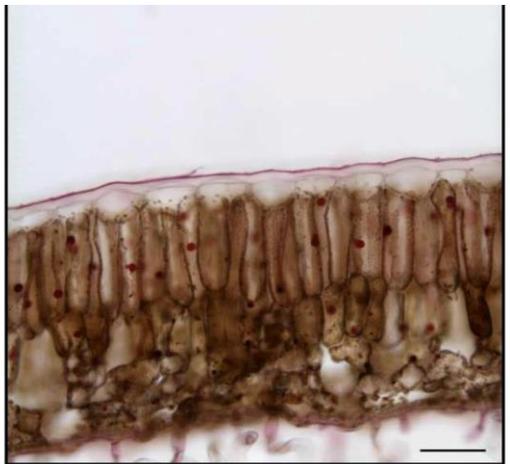
L. sodiroi x ovatus



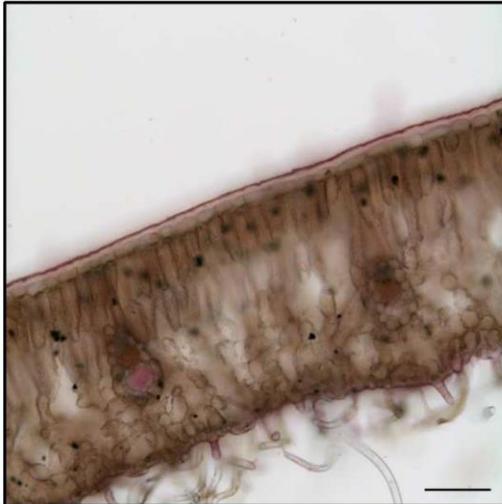
L. sodiroi



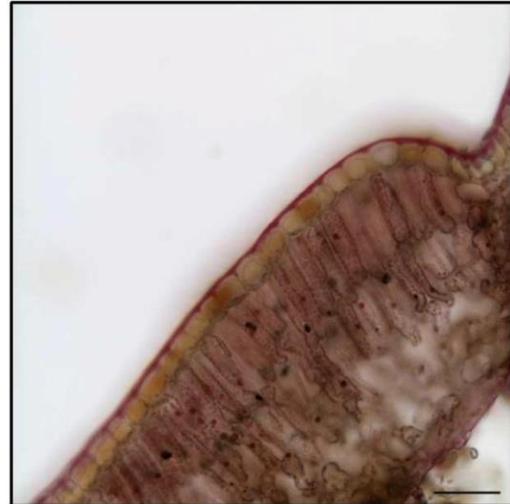
L.



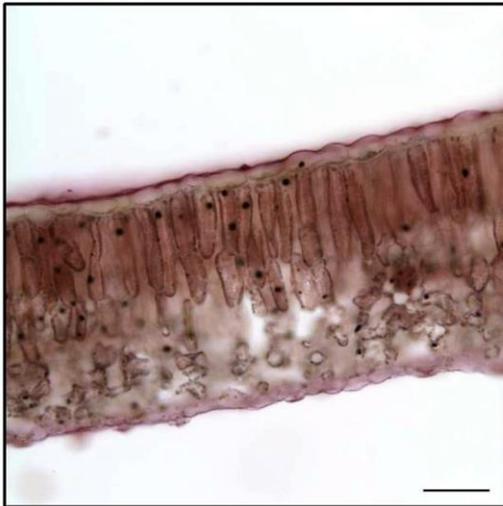
L.



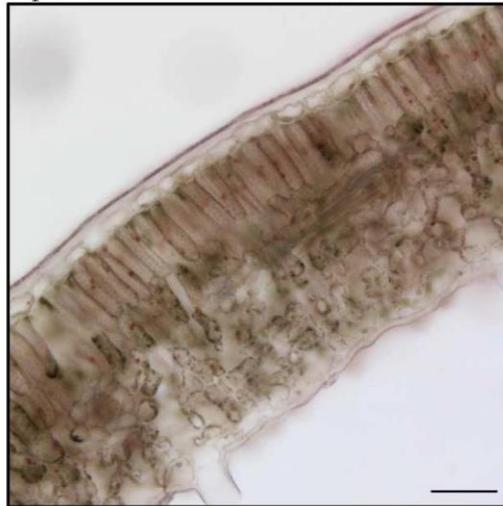
L.



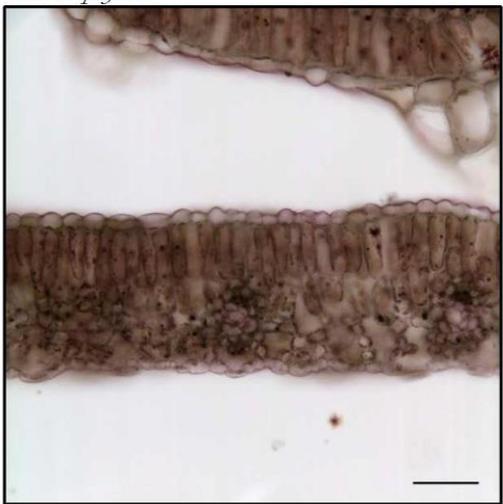
L. involucratus



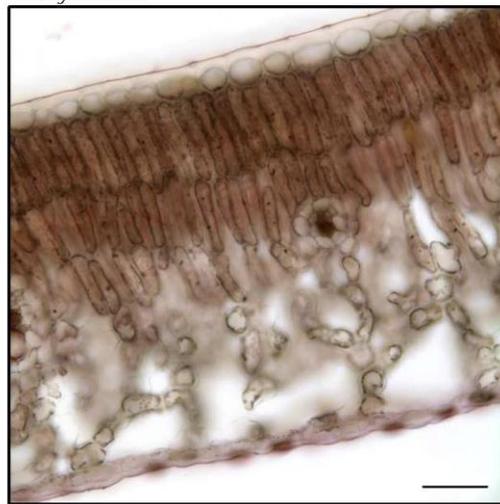
L. s



L. heterophyllus



L. mojandensis

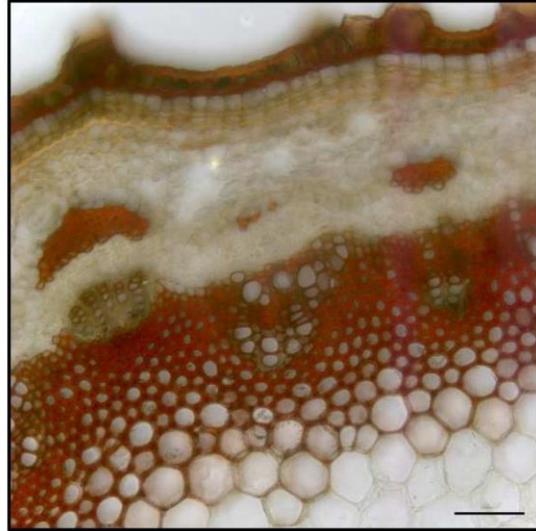


Apéndice 2: Cortes transversales de los talos de las especies analizadas.

L. ovatus



L. otophorus



L.



L. mojandensis



Apéndice 3: Lista de los especímenes colectados en el periodo 2010–2012

Familia	Especies	Provincia	Localidad	Fecha	Altura	Latituda	Longituda
Asteraceae	Lasiocephalus cf. pichinchensis	Tungurahua	Parque Nacional Llanganatis, slopes above laguna at the western side of Cerro Hermoso	3-Dec-2010	4070 m	S1 13 20.6	W78 17 38.5
Asteraceae	Lasiocephalus gargantanus	Tungurahua	Parque Nacional Llanganatis, slope above the "cirque" at the western side of Cerro Hermoso	3-Dec-2010	4120 m	S1 13 23.8	W78 17 40.7
Asteraceae	Lasiocephalus heterophyllus	Azuay	Along the road between Sta. Rosa and Joagshi	19-Nov-2010	2840 m	S2 21 47.5	W78 58 12.1
Asteraceae	Lasiocephalus involucratus	Canar	Paved secondary road from Canar to asphalted road Azogues-Pindilig	22-Nov-2010	3600 m	S2 38 41.4	W78 46 45.7
Asteraceae	Lasiocephalus involucratus	Tungurahua	Parque Nacional Llanganatis, near laguna at the western side of Cerro Hermoso	3-Dec-2010	3870 m	S1 13 51.0	W78 18 04.5
Asteraceae	Lasiocephalus mojandensis	Tungurahua	Parque Nacional Llanganatis, laguna at the western side of Cerro Hermoso	3-Dec-2010	3900 m	S1 13 55.4	W78 18 04.3
Asteraceae	Lasiocephalus otophorus	Azuay	Paramo de Matanga, road Sigsig-Gualaquiza, turn-off towards the military antennas before the pass	19-Nov-2010	3465 m	S3 11 05.6	W78 47 06.0
Asteraceae	Lasiocephalus otophorus	Azuay	Parque Nacional Cajas, along road above Soldados	21-Nov-2010	4180 m	S2 54 16.7	W79 17 20.2
Asteraceae	Lasiocephalus otophorus	Azuay	Parque Nacional Cajas, along Laguna Toreadora	22-Nov-2010	3900 m	S2 46 51.3	W79 13 35.1
Asteraceae	Lasiocephalus otophorus	Canar	Paved secondary road from Canar to asphalted road Azogues-Pindilig	22-Nov-2010	3600 m	S2 38 41.4	W78 46 45.7
Asteraceae	Lasiocephalus otophorus	Tungurahua	Parque Nacional Llanganatis, near laguna at the western side of Cerro Hermoso	3-Dec-2010	3870 m	S1 13 51.0	W78 18 04.5
Asteraceae	Lasiocephalus ovatus	Tungurahua	Parque Nacional Llanganatis, flat bottom of a "cirque" at the western side of Cerro Hermoso	3-Dec-2010	4070 m	S1 13 19.1	W78 17 33.8
Asteraceae	Lasiocephalus ovatus	Tungurahua	Parque Nacional Llanganatis, slope on the western side of Cerro Hermoso	3-Dec-2010	4220 m	S1 13 29.4	W78 17 34.5
Asteraceae	Lasiocephalus sodiroi	Azuay	Parque Nacional Cajas, along Laguna Toreadora	22-Nov-2010	3900 m	S2 46 51.3	W79 13 35.1
Asteraceae	Lasiocephalus sp.	Tungurahua	Parque Nacional Llanganatis, near laguna at the western side of Cerro Hermoso	3-Dec-2010	3870 m	S1 13 51.0	W78 18 04.5
Valerianaceae	Valeriana	Azuay	Paramo de Matanga, road Sigsig-Gualaquiza, turn-off towards the military antennas before the pass	19-Nov-2010	3465 m	S3 11 05.6	W78 47 06.0
Valerianaceae	Valeriana	Canar	Paved secondary road from Canar to asphalted road Azogues-Pindilig	22-Nov-2010	3600 m	S2 38 41.4	W78 46 45.7
Valerianaceae	Valeriana adscendens	Chimborazo	Parque Nacional Sangay, paramo above Laguna Magtayan and mountain ridge of Achipungu	23-Nov-2010	4200 m	S2 13 55.7	W78 33 14.4
Valerianaceae	Valeriana alypifolia	Chimborazo	Parque Nacional Sangay, mountain ridge leading to Achipungu, above Laguna Magtayan	23-Nov-2010	4395 m	S2 13 43.6	W78 33 19.8
Valerianaceae	Valeriana aretioides	Chimborazo	Parámo de Cerro Shilile, ca 11 km west of Guamote, around the summit of cerro Lalangusu (4294 m)	24-Nov-2010	4255 m	S1 56 59.5	W78 48 42.9
Valerianaceae	Valeriana bracteata	Loja	Cordillera Cordoncillo, El Quingueado (IGM map Saraguro) along road (under construction) from Babes (ca 2 km east of Urdaneta) towards 28 de Mayo	20-Nov-2010	3170 m	S3 34 46.5	W79 06 33.1

Valerianaceae	Valeriana bracteata	Azuay	Parque Nacional Cajas, along road above Soldados	21-Nov-2010	4120 m	S2 54 16	W79 17 20
Valerianaceae	Valeriana bracteata	Chimborazo	Parque Nacional Sangay, mountain ridge leading to Achipungu, above Laguna Magtayan	23-Nov-2010	4395 m	S2 13 43.6	W78 33 19.8
Valerianaceae	Valeriana bracteata	Tungurahua	Parque Nacional Llanganatis, slopes above laguna at the western side of Cerro Hermoso	3-Dec-2010	4090 m	S1 13 38.2	W78 17 55.5
Valerianaceae	Valeriana cf. pilosa	Chimborazo	Parque Nacional Sangay, trail above Laguna Magtayan towards ridge of Achipungu	23-Nov-2010	4030 m	S2 13 51.7	W78 34 03.3
Valerianaceae	Valeriana cf. pilosa	Chimborazo	Parque Nacional Sangay, mountain ridge leading to Achipungu, above Laguna Magtayan	23-Nov-2010	4395 m	S2 13 43.6	W78 33 19.8
Valerianaceae	Valeriana henrici	Azuay	Parque Nacional Cajas, above road Cuenca-Molleturo	21-Nov-2010	4440 m	S2 45 36.0	W79 14 46.3
Valerianaceae	Valeriana hirtella	Azuay	Tinajillas pass, road Cuenca-Loja, south of Cumbe	20-Nov-2010	3435 m	S3 11 32.2	W79 01 21.6
Valerianaceae	Valeriana hirtella	Azuay	Road from Cuenca to Soldados	21-Nov-2010	2980 m	S2 56 55.8	W79 10 00.0
Valerianaceae	Valeriana hirtella	Azuay	Parque Nacional Cajas, along road above Soldados	21-Nov-2010	3670 m	S2 55 47.2	W79 15 15.8
Valerianaceae	Valeriana hirtella	Azuay	Parque Nacional Cajas, along Laguna Toreadora Cordillera Cordoncillo, El Quingueado (IGM map Saraguro) along road (under construction) from Babes (ca 2 km east of Urdaneta) towards 28 de Mayo	22-Nov-2010	3900 m	S2 46 51.3	W79 13 35.1
Valerianaceae	Valeriana imbricata	Loja	Paramo de Urbina, managed grasslands along the road	20-Nov-2010	3170 m	S3 34 46.5	W79 06 33.1
Valerianaceae	Valeriana microphylla	Azuay	Ambato-Riobamba	19-Nov-2010	3525 m	S1 28 20.5	W78 41 39.4
Valerianaceae	Valeriana microphylla	Azuay	Paramo de Matanga, road Sigsig-Gualaquiza, turn-off towards the military antennas before the pass	19-Nov-2010	3465 m	S3 11 05.6	W78 47 06.0
Valerianaceae	Valeriana microphylla	Azuay	Tinajillas pass, road Cuenca-Loja, south of Cumbe	20-Nov-2010	3435 m	S3 11 32.2	W79 01 21.6
Valerianaceae	Valeriana microphylla	Loja	Road (under construction) from Babes (ca 2 km east of Urdaneta) towards 28 de Mayo	20-Nov-2010	2955 m	S3 35 30.1	W79 08 14.7
Valerianaceae	Valeriana microphylla	Azuay	Parque Nacional Cajas, along road above Soldados	21-Nov-2010	3860 m	S2 54 32.1	W79 15 58.0
Valerianaceae	Valeriana microphylla	Canar	Paved secondary road from Canar to asphalted road Azogues-Pindilig	22-Nov-2010	3600 m	S2 38 41.4	W78 46 45.7
Valerianaceae	Valeriana microphylla	Chimborazo	Parque Nacional Sangay, mountain ridge leading to Achipungu, above Laguna Magtayan	23-Nov-2010	4310 m	S2 13 50.7	W78 33 23.1
Valerianaceae	Valeriana microphylla	Chimborazo	Paramo de Cerro Shilile, ca 11 km west of Guamote, around the summit of cerro Lalangusu (4294 m)	24-Nov-2010	4255 m	S1 56 59.5	W78 48 42.9
Valerianaceae	Valeriana microphylla	Tungurahua	Parque Nacional Llanganatis, slope above the "cirque" at the western side of Cerro Hermoso	3-Dec-2010	4120 m	S1 13 23.8	W78 17 40.7
Valerianaceae	Valeriana microphylla	Tungurahua	Parque Nacional Llanganatis, slope on the south-western side of Cerro Hermoso	4-Dec-2010	4060 m	S1 14 06.1	W78 17 47.1
Valerianaceae	Valeriana microphylla	Tungurahua	Parque Nacional Llanganatis, summit ridge on the south-western side of Cerro Hermoso	4-Dec-2010	4430 m	S1 13 34.7	W78 17 07.4
Valerianaceae	Valeriana microphylla	Tungurahua	Parque Nacional Llanganatis, near laguna at the western side of Cerro Hermoso	4-Dec-2010	3870 m	S1 13 51.0	W78 18 04.5
Valerianaceae	Valeriana microphylla	Pichincha	Iliniza, grassland over little parking, close to creek	5-Dec-2010	4282 m	S 0 38 30	W 78 41 59
Valerianaceae	Valeriana microphylla	Pichincha	Rucu Pichincha, along turistic trail from top with antennas to telefery	8-Dec-2010	3830 m	S 0 10 02	W 78 31 28

Valerianaceae	Valeriana microphylla	Pichincha	Antisana, along the way used by scientist goint to upper parts of vulcano	8-Dec-2010	4300 m	S0 29 0	W7811 52
Valerianaceae	Valeriana microphylla	Pichincha	Cayambe, along the road from the town Cayambe to the vulcano	1-Dec-2010	4364 m	S 0 00 24	W 78 01 15
Valerianaceae	Valeriana microphylla	Pichincha	Cotacachi, along the turistic road from the entrance to the area to the ridge	2-Dec-2010	3484 m	N 0 18 58	W 78 21 26
Valerianaceae	Valeriana microphylla	Pichincha	Cotacachi, ridge part around antennas	2-Dec-2010	3974 m	N 019 50	W 78 20 19
Valerianaceae	Valeriana niphobia	Azuay	Parque Nacional Cajas, along road above Soldados	21-Nov-2010	4010 m	S2 54 31.0	W79 16 58.3
Valerianaceae	Valeriana plantaginea	Azuay	Parque Nacional Cajas, along road above Soldados	21-Nov-2010	4120 m	S2 54 16	W79 17 20
Valerianaceae	Valeriana plantaginea	Chimborazo	Parque Nacional Sangay, mountain ridge leading to Achipungu, above Laguna Magtayan	23-Nov-2010	4395 m	S2 13 43.6	W78 33 19.8
Valerianaceae	Valeriana plantaginea	Chimborazo	Paramo de Chanlor, ca 16 km to the west of Guamote	24-Nov-2010	4290 m	S1 56 07	W78 50 20.2
Valerianaceae	Valeriana plantaginea	Tungurahua	Parque Nacional Llanganatis, trail from Paramo Jaramillo to Cerro Hermoso	5-Dec-2010	4020 m	S1 12	W78 19
Valerianaceae	Valeriana plantaginea	Pichincha	Laguna Mica, in the deep narrow creek close to the dam	9-Dec-2010	4000 m	S0 32 11.4	W78 13 37.6
Valerianaceae	Valeriana plantaginea	Pichincha	Cayambe, in the upper part around small water-fall over road	1-Dec-2010	4364 m	S 0 00 24	W 78 01 15
Valerianaceae	Valeriana rigida	Azuay	Parque Nacional Cajas, along road above Soldados	21-Nov-2010	3860 m	S2 54 32.1	W79 15 58.0
Valerianaceae	Valeriana rigida	Pichincha	Iliniza, grassland over little parking, close to creek	5-Dec-2010	4282 m	S 0 38 30	W 78 41 59
Valerianaceae	Valeriana rigida	Pichincha	Rucu Pichincha, along turistic trail from top with antennas to telefery	8-Dec-2010	4160 m	S 0 09 45	W 7832 48
Valerianaceae	Valeriana rigida	Pichincha	Antisana, plato under slope to upper parts	8-Dec-2010	4528 m	S 0 28 51	W 78 10 09
Valerianaceae	Valeriana rigida	Pichincha	Cayambe, along the road from the town Cayambe to the vulcano	1-Dec-2010	4049 m	S 0 00 51	W 78 02 29
Valerianaceae	Valeriana secunda	Azuay	Parque Nacional Cajas, above road Cuenca-Molleturo	21-Nov-2010	4300 m	S2 46 10.6	W79 14 35.9
Valerianaceae	Valeriana tomentosa	Azuay	Road from Cuenca to Soldados	21-Nov-2010	2980 m	S2 56 55.8	W79 10 00.0
Valerianaceae	Valeriana tomentosa	Canar	Paved secondary road from Canar to asphalted road Azogues-Pindilig	22-Nov-2010	3600 m	S2 38 41.4	W78 46 45.7