

Observaciones preliminares sobre el habitat de *Coptopteryx brevipennis* Beier, 1958 en Ayacucho, Perú y notas sobre la biogeografía del género (Mantodea: Mantidae, Photininae)

Julio Rivera'

Sidney Novoa'

RESUMEN

RIVERA J, NOVOA S. 2006. Observaciones preliminares sobre el habitat de *Coptopteryx brevipennis* Beier, 1958 en Ayacucho, Perú y notas sobre la biogeografía del género (Mantodea: Mantidae, Photininae). Rev. perú. Entomol. 45- Se comenta el habitat de *Coptopteryx brevipennis* Beier, 1958, en base a observaciones de campo conducidas en el valle de La Compañía, Ayacucho, Perú. Se discute brevemente aspectos de la historia natural de esta especie, así como también la biogeografía del género en Sudamérica.

Palabras clave: Ayacucho, bosque seco, *Coptopteryx*, Mantodea, *Opuntia*, Perú.

SUMMARY

RIVERA J, NOVOA S. 2006. Preliminary observations on the habitat of *Coptopteryx brevipennis* Beier, 1958 in Ayacucho, Perú and notes on the biogeography of the genus (Mantodea: Mantidae, Photininae). Rev. perú. Entomol. 45.- The habitat of *Coptopteryx brevipennis* Beier, 1958 is discussed, based on field observations in the La Compañía valley in Ayacucho, Perú. Some aspects of the natural history of this species, as well as the biogeography of the genus in South America, are also briefly commented.

Key words: Ayacucho, *Coptopteryx*, dry forest, Mantodea, *Opuntia*, Perú.

Introducción

Coptopteryx Saussure, 1869, es uno de los géneros de Mantodea más diversificados de la región neotropical. Actualmente incluye 20 especies (EHRMANN 2002), la mayoría poco conocidas y distribuidas mayormente en la región austral de Sudamérica: sur de Bolivia, Argentina, Paraguay, Uruguay y extremo sur de Brasil (una especie ocurre en Chile, probablemente introducida). *Coptopteryx brevipennis* Beier, 1958 (Figura 1) es la única especie del género registrada para Perú. Fue descrita por BEIER (1958) a partir de un macho proveniente de la localidad de Huanta en el departamento de Ayacucho, a 2400 m de altitud. En la descripción original se hace referencia al habitat de *C. brevipennis* como "interandine xerotherme Hochsteppe mit dornigen Strauchern und Kakteen" ("estepa interandina xerotérmica de altura, con arbustos espinosos y cactáceas"). Esta referencia fue posteriormente citada por RIVERA (2003), quien además, a partir de reportes no publicados, mencionó que dicha especie ocurre en formaciones de *Opuntia* sp. ("tuna"), comunes en la región en cuestión.

A partir del interés de uno de los autores (SN) por el estudio de las interacciones entre cactáceas e insectos, nació la interrogante de si *C. brevipennis* realmente tenía a la tuna como habitat. Dicha incertidumbre surgió debido, en gran parte, a la ausencia de adaptaciones morfológicas obvias en *C. brevipennis* que sugiriesen una especialización a dicho habitat. Del mismo modo, no se conoce reportes de otras especies de mantodeos que habiten sobre cactáceas y, siendo las especies de *Opuntia* (en especial *O. ficus-indica*) de relativa importancia económica en el Perú (y otros países), esta supuesta asociación "cactus-mantodeo" (u otra similar) habría sido ya dada a conocer con anterioridad en la literatura. En el presente estudio reportamos información preliminar sobre el habitat de *C. brevipennis* a partir de algunas observaciones de campo conducidas en las localidades del valle de La Compañía, distrito de Pacaycasa, departamento de Ayacucho. Además, también damos a conocer algunos detalles de la historia natural de esta especie y comentamos brevemente algunos aspectos de la biogeografía del género *Coptopteryx*, importantes para comprender la presencia de *C. brevipennis* en Perú.

Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of Toronto. Correspondencia: Royal Ontario Museum, Department of Natural History (Entomology), 100 Queen's Park, Toronto ON, M5S 2C6, Canadá. E-mail: juliorOrom.on.ca
Calle Orejuelas 225, 3er Piso, Santiago de Surco, Lima-33, Perú. E-mail: sidneynovoa@yahoo.es

Material y métodos

Las observaciones se realizaron en el valle de La Compañía, que forma parte de la cuenca del Río Pongora, afluente del Río Cachi, sobre los 2200 m en el distrito de Pacaycasa, provincia de

Huamanga, departamento de Ayacucho (13°03'S, 74°15'W) (Figura 2). La temperatura media anual máxima es de 17°C y mínima de 12,8°C (ONERN 1976), con una precipitación anual máxima de hasta 100 mm (ATLAS REGIONAL DEL PERÚ 2004). La fisiografía actual (Figura 4) ocupa las laderas del flanco occidental y las paredes de los valles interandinos al sur de los 11°S (WEBERBAUER 1945). Según HOLDRIGE (1978) el área de estudio se encuentra clasificada en la zona de vida *estepa espinosa montano bajo sub-tropical (ee-mbs)*. El tipo de vegetación dominante corresponde al piso de cactáceas y arbustos espinosos, conformada por grandes extensiones boscosas de "tuna" *Opuntia ficus-indica*, y "huarango" *Acacia macracantha*. Sin embargo, otras especies pueden también encontrarse en gran número, como los cactus *Oreocereus doelzianus*, *Browningia hertlingiana*, *Echinopsis peruviana puquiensis*, *Corryocactus cuadrangularis*, *Cleistocactus morawetzianus*, *Opuntia inaequilateralis*, *O. pubescens* y *O. tunicata*; también están el "molle" *Schinus molle*, la "tara" *Caesalpinia spinosa*, el "algarrobo" *Prosopis chilensis*, *Passiflora foetida*, *Tillandsia palacea*, *T. latifolia*, *Cordia macrocephala*, *Dodonaea viscosa*, *Mirabilis expansa*, *Asclepias curassavica*, *Commelina fasciculata*, entre otras (CÁCERES 2001, NOVOA obs. pers.). Debido a la aridez de la zona, la actividad agrícola predominante es el cultivo de la tuna, de la cual se cosechan los frutos y se cultiva la "cochinilla del carmín", *Dactylopius coccus* Costa (Hemiptera: Coccidae) con fines comerciales.

Para verificar si *C. brevipennis* podría tener a *O. ficus-indica* como habitat, se realizó una inspección visual en 120 de estas plantas seleccionadas al azar, durante horas de la mañana, en dos visitas consecutivas al área de estudio, en diciembre 2004 y enero 2005. Se examinó todas las estructuras de las plantas seleccionadas con la finalidad de localizar mántidos adultos, ninfas y/u ootecas. Adicionalmente, y aprovechando del conocimiento local, se realizó entrevistas a los pobladores de la zona sobre la presencia y hábitos de este insecto.

El material recolectado durante este estudio se encuentran depositado en la colección del Museo de Entomología "Klaus Raven Buller", Universidad Nacional Agraria "La Molina" (UNALM), Lima, Perú. Datos sobre la distribución del género *Coptopteryx* fueron compilados de la literatura y de material depositado en el Museo de La Plata y Museo de Historia Natural "Bernardino Rivadavia", ambos en Argentina (La Plata y Buenos Aires, respectivamente).

Resultados

De las 240 plantas de *Opuntia ficus-indica* que fueron minuciosamente inspeccionadas,

en ninguna se halló un solo ejemplar de *C. brevipennis* o evidencia indirecta de estos insectos en dicho ambiente (i.e. ootecas). La búsqueda, sin embargo, fue redireccionada y enfocada hacia otras formaciones vegetales diferentes a los tunales. De acuerdo con los pobladores locales, *C. brevipennis* (especie conocida localmente como "arpero" o "arperito", por la creencia popular de que éstos suelen tocar el arpa por las noches) habitaba preferentemente sobre el "huarango" y el "molle". La primera es una especie arbórea muy abundante en la región, mientras la segunda ocurre en menor proporción. Así, el muestreo (inspección visual) se realizó sobre los huarangales ubicados en el área de estudio. A pesar de lo difícil que resultó inspeccionar los huarangales (debido a lo cerrado y espinoso de estas formaciones), fue al poco tiempo de iniciada la búsqueda sobre éstos que los primeros individuos de *C. brevipennis* fueron ubicados. Se recolectó en total cuatro hembras adultas y 10 ootecas, estas últimas resultando ser más fáciles de localizar que los insectos que las produjeron; de hecho, el número real de ootecas observadas fue largamente superior a las recolectadas, habiendo observado (hasta donde alcanzaba la vista) alrededor de 10-15 ootecas por árbol (se examinó apenas una veintena de huarangos). Por otro lado, la búsqueda sobre los molles no fue exitosa, ya que no se confirmó la ocurrencia de *C. brevipennis* sobre esta especie vegetal, quizá debido a la baja densidad de este árbol en la región y probablemente también por las resinas que esta especie contiene, que por lo general suelen tener un efecto repelente en los insectos.

Discusión

Habitat: A partir de las observaciones hechas, la tuna quedó del todo descartada como un habitat para *C. brevipennis*. De hecho, se constató lo poco conveniente de semejante ambiente para un mantodeo de las proporciones de *C. brevipennis* (cuyas hembras alcanzan los 6 cm de longitud). La superficie lisa y poco espinada de la tuna y su área en gran parte expuesta, difícilmente podría proveer de un espacio adecuado para un fácil desplazamiento, o lo suficientemente cubierto para evitar los depredadores. Del mismo modo, las tunas son lugar de percha para una variedad de aves insectívoras que fácilmente harían presa de este insecto. Dado que los tunales se encuentran ampliamente distribuidos en los lugares donde *C. brevipennis* ocurre, no es raro que algún ejemplar de este insecto pueda, incidentalmente, haber sido observado sobre éstos. Es posible que el testimonio recogido y citado luego por RIVERA (2003), haya estado basado en una de estas observaciones casuales.

Además, cabe recalcar aquí que *O. ficus-indica* no es nativa del Perú. Estudios recientes basados en evidencia molecular indican que *O. ficus-indica* es oriunda de Centro América o México (GRIFFITH 2004) y, si bien no se puede determinar con exactitud el año en que fue introducida en Perú, ya estaba presente en el país antes del siglo XVII (KIESLING 1998, GRANADOS & DUNIA 2003). Debido a su reciente introducción, el tiempo que *C. brevipennis* pudiese haber tenido para adaptarse exclusivamente a la tuna y establecer así una asociación con dicha planta, ha sido muy corto. Del mismo modo, los testimonios recogidos de los pobladores locales del valle de La Compañía, bastante familiarizados con la tuna y su entomofauna asociada, descartaron también la asociación entre esta planta y el insecto en cuestión. Por otro lado, y tal como los pobladores locales lo habían señalado, la preferencia (aunque quizá no exclusiva) de *C. brevipennis* por el huarango fue confirmada con observaciones *in situ*. Si bien el número de especímenes recolectados es bajo (debido principalmente a lo limitado del tiempo de colecta), el hecho de haber observado numerosas ootecas es especialmente significativo, ya que éste es un claro indicador de la preferencia de las hembras por este hábitat para la oviposición y desarrollo de las ninfas.

En el huarango, *C. brevipennis* tiene la oportunidad de confundirse más fácilmente con su entorno que sobre las tunas (Figura 5). Asimismo, las ootecas son también bastante crípticas y usualmente están colocadas ventralmente sobre las ramas. Aquellas son rectangulares, de color pardo oscuro y en uno de sus extremos destaca una proyección a manera de espina (Figura 6); en el extremo de esta proyección se encuentra la única abertura por donde todas las ninfas emergen (normalmente las ootecas de Mantodea muestran múltiples aberturas a lo largo del margen dorsal). Esta forma inusual de la ooteca es típica de *Coptopteryx*, así como también del cercanamente relacionado género *Brunneria* Scudder (ambos en Coptopterigini). No sabemos si la forma de la ooteca tiene como finalidad única hacerla menos aparente entre la vegetación (las ramas del huarango son espinosas) y así protegerla de los depredadores o si tiene alguna otra función adicional.

Biogeografía: *Coptopteryx* se encuentra ampliamente distribuido y diversificado en el sur de Sudamérica (Figura 3). En esta parte del continente, las diferentes especies están asociadas a hábitats semi-áridos. Específicamente, *Coptopteryx* se distribuye ampliamente en el Chaco y otros ecosistemas con fisonomías similares: monte, pastizal pampeano, bosque pampeano-puntano y parque mesopotámico; estos ecosistemas son, según

RABINOVICH & RAPOPORT (1975) combinaciones, en mayor o menor proporción, de bosques secos, sabanas y pastizales, y proveen de los hábitats adecuados para estos insectos (*Coptopteryx argentina*), sin embargo, puede ocurrir también en regiones más húmedas del norte de Argentina y Paraguay (RIVERA obs. pers.). Estas formaciones vegetales adaptadas a ambientes semi-áridos no están restringidas únicamente a la parte sur del continente. Ecosistemas ecológica y florísticamente similares ocurren también a todo lo largo del continente sudamericano, aunque de manera más esparcida y localizada (SARMIENTO 1975, BUCHER 1982). Así, es posible encontrar en ambos flancos de la Cordillera de los Andes y a distintas elevaciones, formaciones de bosque seco de extensión variable y de composición florística taxonómicamente similar, algunos incluso albergando endemismos únicos. En Perú, algunos ejemplos de estas formaciones se encuentran en los bosques secos de la costa norte (La Libertad, Piura y Tumbes), en los valles de los ríos Huancabamba-Chamaya (Cajamarca) y Marañón (Huánuco, La Libertad, Cajamarca y San Martín), en Ayacucho (en sus límites con los departamentos de Huancavelica, donde se encuentra nuestra área de estudio, y Apurímac) y en Apurímac, tanto al sur como al este de la ciudad de Abancay.

Comprender el origen de estas formaciones vegetales es crucial para entender por qué *C. brevipennis* ocurre tan al norte del centro de distribución primario del género. Según WEBB (1978), a mediados del Terciario los elementos florísticos de ambientes semi-áridos estaban más restringidos a la parte sur de Sudamérica pero migraron hacia el norte durante el Oligoceno (hace 34-29 millones de años - MA) al ser favorecidos por las condiciones climáticas más secas de aquel entonces (LÓPEZ 2003). A finales del Terciario, durante el Mioceno y Plioceno (hace 23-4 MA) dicha vegetación reemplazó buena parte del bosque tropical lluvioso (RAVEN & AXEROLD 1974), pero es hacia finales del Pleistoceno (hace 20 000-12 000 años) que estos ambientes semi-áridos alcanzaron su mayor amplitud y continuidad (PRADO & GIBBS 1993, PENNINGTON *et al.* 2000), en lo que se conoce como el "Arco Pleistocénico de Bosques Secos". Después de la última gran glaciación y ya durante el Holoceno temprano (hace 10 000-8 000 años), el clima se tornó húmedo y la vegetación adaptada a estas condiciones (bosque tropical lluvioso) comenzó a expandirse nuevamente (ADAMS & FAURE 1997). Consecuentemente, la vegetación xerofítica se retrajo, fragmentándose el Arco Pleistocénico de Bosques Secos y dejando atrás relictos que hasta hoy sobreviven en diferentes puntos a lo largo del continente (especialmente en los Andes), donde se mantienen gracias a condiciones

microclimáticas favorables. De acuerdo a PRADO & GIBBS (1993), las formaciones de bosque seco del Perú formaron también parte de esta flora que se expandió durante el Terciario. En dicho proceso, los Andes habrían jugado un papel predominante como ruta migratoria para esta flora en expansión (RAVEN & AXEROLD 1974, SARMIENTO 1975). Durante el Oligoceno, los Andes centrales aún no habían alcanzado la mitad de su elevación actual a la altura del altiplano (GREGORY-WODZICKI 2000) lo cual indudablemente favoreció de alguna manera las fases iniciales del proceso expansivo y posterior asentamiento de la flora xerofítica. Es probable que la población ancestral de *Coptopteryx* que dio origen a *C. brevipennis* haya alcanzado el área actual de distribución de esta especie en Ayacucho al desplazarse en dirección sur-norte junto con la vegetación que le servía de habitat. El aislamiento posterior habría favorecido la divergencia de la especie ancestral, dando así origen a *C. brevipennis*.

Esta hipótesis se basa en el hecho que el género *Acacia*, que constituye el habitat principal de *C. brevipennis* en Ayacucho, tiene sus orígenes en el sur de Sudamérica donde, al igual que otros elementos representativos del habitat en cuestión (e.g. *Prosopis*), están bien diversificados (como lo está también *Coptopteryx*). Como indica LÓPEZ (2003), la escasa diversificación de estos géneros al norte sería consecuencia de un arribo más reciente; lo mismo sería válido para *Coptopteryx*. También es importante recalcar que los Mantodea son organismos marcadamente sedentarios y bastante específicos en cuanto a requerimientos de habitat. En consecuencia, es poco probable que la población que dio origen a *C. brevipennis* haya llegado a la región en cuestión por otro medio que no sea a través de una franja continua de vegetación que además provea del soporte estructural y del habitat adecuado; dispersión a este nivel geográfico por migración a través de vuelo activo no sería una explicación apropiada debido a que las hembras de *Coptopteryx* carecen de alas y poseen tegminas extremadamente reducidas, lo cual las incapacita para el vuelo.

Análogamente, es probable que estudios futuros demuestren que *Coptopteryx* podría ocurrir más al norte (y sur) de Perú y aún en zonas áridas de Colombia y Venezuela. De hecho, se tuvo la oportunidad de examinar un único ejemplar de una especie no determinada de *Coptopteryx* (depositado en la colección del Museo de La Plata, Argentina) proveniente de Venezuela (localidad de Cumaná, que corresponde a un área de bosque seco). Aunque es necesario verificar este registro con especímenes adicionales, una distribución más amplia de *Coptopteryx* no sería particularmente sorprendente, ya que *Brunneria* (el género más cercanamente relacionado a *Coptopteryx*) comparte una distribución similar

en ecosistemas semi-áridos (aunque prefiere hábitats herbáceos más que arbóreos) y, recientemente, la ocurrencia de este género en Venezuela (CERDA 1997) y Colombia (AGUDELO & CHICA 2002) ha sido ya documentada.

Amenazas al ecosistema: Los valles interandinos son ecosistemas que se caracterizan por un clima cálido moderado y abundante radiación solar durante todo el año. Dichas condiciones climáticas, en adición al aislamiento geográfico, han permitido que estas regiones no solo sean ricas en endemismos, sino que también se hayan convertido en centros importantes de domesticación y explotación de especies vegetales y animales. Desafortunadamente, los bosques secos Ayacuchanos están siendo sujetos a una tala indiscriminada para la producción de leña y carbón vegetal. Esto, sumado a la creciente expansión tanto antrópica como natural de *O. ficus-indica* y la introducción de animales como la cabra doméstica, que se alimenta de los brotes jóvenes del huarango, constituyen amenazas serias a este ecosistema.

Aunque no se ha podido determinar con exactitud, es muy probable que *Coptopteryx brevipennis* sea una especie endémica de los bosques secos de Ayacucho. Si bien es aun una especie relativamente común en la zona, mayores estudios sobre el estado de sus poblaciones deben ser conducidos para prevenir su desaparición futura.

Conclusiones

Como resultado de nuestras observaciones, se estableció que en el valle de La Compañía, Ayacucho, *C. brevipennis* tiene como habitat preferente a *Acacia macracantha* "huarango" y no a *Opuntia ficus-indica* "tuna", como había sido sugerido previamente. Del mismo modo, es muy probable que la presencia de esta especie en Ayacucho, tan al norte del centro de diversidad (y posible origen) del género, esté relacionada a los cambios climáticos del Terciario-Pleistoceno, que favorecieron la dispersión de la especie ancestral que dio origen a *C. brevipennis*, desde el sur de Sudamérica hacia el norte. Mayores estudios sobre la distribución de *Coptopteryx* podrían proveer de nuevos datos para la verificación de hipótesis concernientes a la biogeografía histórica y distribución de los ecosistemas de zonas áridas de Sudamérica.

Si bien los datos aquí presentados son preliminares, los autores esperan que este reporte sirva de estímulo a estudiantes locales para conducir estudios más detallados sobre el estado de las poblaciones de *C. brevipennis* en Ayacucho, así como también de otros aspectos de su ecología y biología, los cuales permanecen desconocidos.

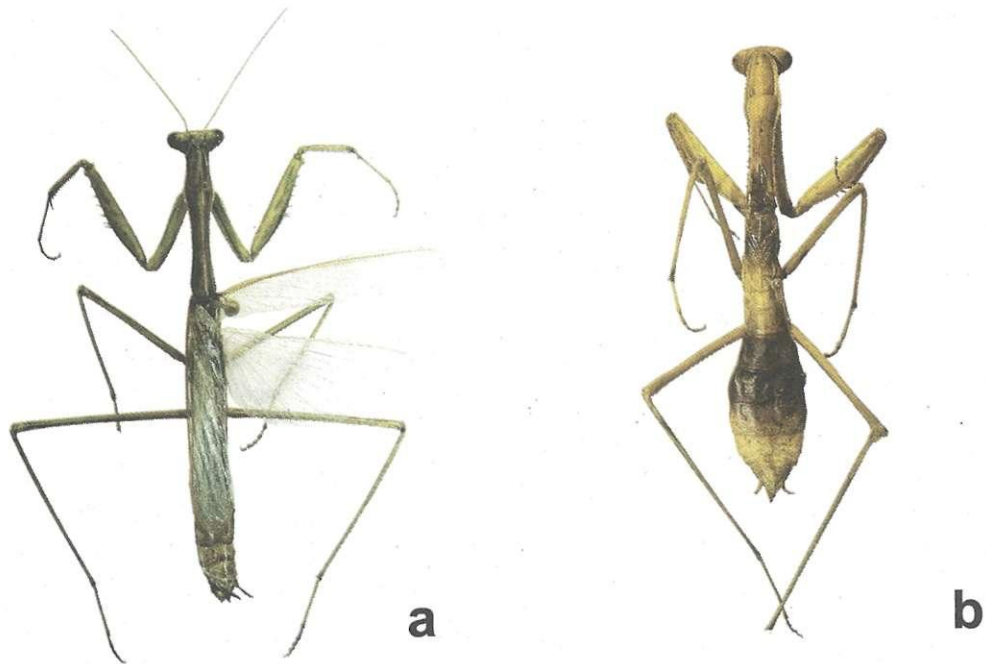


FIGURA 1.- *Coptopteryx brevipennis*. a) macho, b) hembra.



FIGURA 2.- Mapa mostrando el área de estudio. Huanta es la localidad tipo de *C brevipennis*.



FIGURA 3.- Distribución de *Coptopteryx* en Sudamérica (en base a la literatura y material en museos).

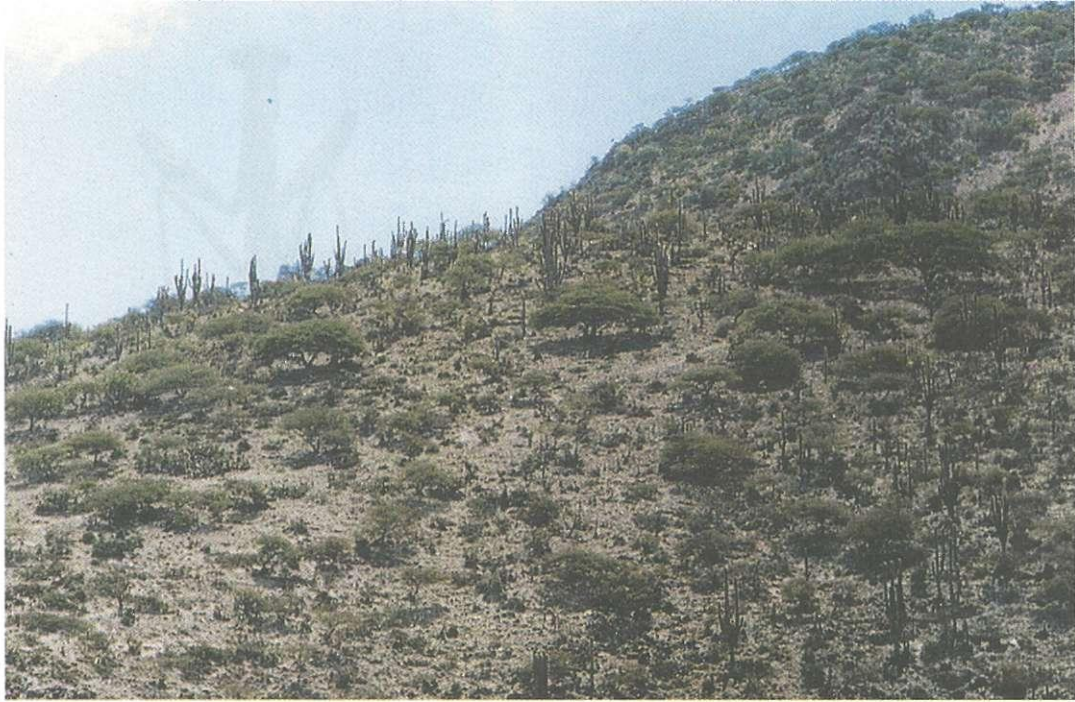


FIGURA 4.- Vista del área de estudio y hábitat de *Coptopteryx brevipennis*. *Acacia macracantha* es la especie arbórea dominante.



FIGURA 5.- *Coptopteryx brevipennis* (hemb a) sobre *Acacia macracantha*.



FIGURA 6.- Ootecas de *Coptopteryx brevipennis*. Notar la proyección apical a manera de espina.

Agradecimientos.- Agradecemos a DIEGO DE LA BARRA por su ayuda en la recolección del material, a MICHAEL VEGA por su colaboración en la identificación de algunas especies vegetales, a JUAN VALQUI por su ayuda con los textos en alemán, y a REYNALDO LINARES por sus comentarios. El agradecimiento se extiende a CLORINDA VERGARA (Museo de Entomología "Klaus Raven Buller", UNALM), a NORMA DÍAZ (Museo de La Plata) y AXEL BACHMANN (Museo de Historia Natural "Bernardino Rivadavia") por permitirnos el acceso al material bajo sus cuidados. Finalmente, un especial agradecimiento a los pobladores del valle de La Compañía por la valiosa información brindada y su gran hospitalidad.

Literatura

- Adams J, Faure H. 1997. Preliminary vegetation maps of the world since the last glacial maximum: an aid to archaeological understanding. *J. arch. Sci.* 24: 623-647.
- Agudelo A, Chica L. 2002. Una nueva especie de *Brunneria* Saussure, 1869 de Colombia (Mantodea: Vatiidae: Photininae). *Bol. cient. Mus. Univ. Caldas* 6: 83-83.
- Atlas Regional del Perú. 2004. Ayacucho. Tomo 19. Lima, Editorial Peisa.
- Beier M. 1958. Über neue und bekannte Mantiden aus Perú. *Neotropica* 4:51-57.
- Bucher EH. 1982. Chaco and Caatinga - South American arid savannas, woodlands and thickets, pp. 68-79. In: Huntley, BJ, Walker BH, eds., *Ecology of tropical savannas* Berlín, Springer-Verlag.
- Cáceres F. 2001. Excursión botánica al trapecio andino. *Quepo*. 15: 84-94.
- Cerda FJ. 1997. Mantodea de Venezuela. Géneros y lista preliminar de especies. Parte V. Familia Mantidae (Subfamilia Photininae). *Bol. Ent. venez. (N.S.)* 12(1): 33-42.
- Ehrmann R. 2002. *Mantodea, Gottesanbeterinnen der Welt*. Berlin, Natur- und Tier-Verlag.
- Granados D, Dunia A. 2003. El nopal, historia, fisiología, genética e importancia frutícola. México, Editorial Trillas.
- Gregory-Wodzicki KM. 2000. Uplift history of the central and northern Andes: A review. *Bull. geol. Soc. Amer.* 112:1091-1105.
- Griffith P. 2004. The origins of an important cactus crop, *Opuntia ficus-indica* (Cactaceae): new molecular evidence. *Amer. J. Bot.* 91(11): 1915-1921.
- Holdridge L. 1978. *Ecología basada en zonas de vida*. San José, TICA.
- Kiesling R. 1998. Origen, domesticación y distribución de *Opuntia ficus-indica*. *J. prof. Assoc. Cactus Dev.* 3. [www.jpacd.org/contents1998.htm]
- López RP. 2003. Phytogeographical relations of the Andean dry valleys of Bolivia. *J. Biogeogr.* 30: 1659-1668.
- ONERN (Oficina Nacional de Evaluación de Recursos Naturales. 1976. Mapa ecológico del Perú: Guía Explicativa. Lima, ONERN.
- Pennington RT, Prado DE, Pendry CA. 2000. Neotropical seasonally dry forest and Quaternary vegetation change. *J. Biogeogr.* 27: 261-273.
- Prado DE, Gibbs PE. 1993. Patterns of species distribution in the dry seasonal forests of tropical South America. *Ann. Miss. bot. Garden* 80: 902-927.
- Rabinovich J, Rapoport E. 1975. Geographical variation of diversity in Argentina passerine birds. *J. Biogeogr.* 2: 141-157.
- Raven PH, Axelrod DI. 1974. Angiosperm biogeography and past continental movements. *Ann. Miss. bot. Garden* 61: 539-673.
- Rivera J. 2003. Apuntes sobre algunas especies de Photininae de Perú, incluyendo la descripción de una nueva especie de *Orthoderella* Giglio-Tos, 1897 (Dictyoptera: Mantodea: Mantidae). *Rev. per. Ent.* 43: 7-12.
- Sarmiento G. 1975. The plant formations of South America and their floristic connections. *J. Biogeogr.* 2: 233-251.
- Weberbauer A. 1945. *El mundo vegetal de los Andes peruanos: Estudio Fitogeográfico*. Lima, Ministerio de Agricultura.
- Webb SD. 1978. A history of savanna vertebrates in the New World. Part II: South America and the great interchange. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 9:393-426.