



## DIVERSIDAD Y DISTRIBUCIÓN DEL GÉNERO *SALPICHROA* (SOLANACEAE), CON ÉNFASIS EN LOS ANDES PERUANOS

Paúl González<sup>1</sup>, Ana V. Basso<sup>2</sup>, Tiina Särkinen<sup>3</sup>, Segundo Leiva González<sup>4</sup>, Asunción Cano<sup>1,5</sup> & Gloria E. Barboza<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Laboratorio de Florística, Departamento de Dicotiledóneas, Museo de Historia Natural - Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Av. Arenales 1256, 11 Lima, Perú; pgonzalesarce@hotmail.com (autor corresponsal).

<sup>2</sup> Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (CONICET) y Facultad de Ciencias Químicas, Universidad Nacional de Córdoba, Casilla de Correo 495, 5000 Córdoba, Argentina

<sup>3</sup> Royal Botanic Garden Edinburgh, 20A Inverleith Row, EH3 5LR Edinburgh, United Kingdom.

<sup>4</sup> Museo de Historia Natural, Universidad Privada Antenor Orrego de Trujillo, Casilla de Correo 1075, Trujillo, Perú.

<sup>5</sup> Instituto de Investigación de Ciencias Biológicas Antonio Raimondi, Facultad de Ciencias Biológicas (UNMSM), Av. Germán Amezaga s.n., 11 Lima, Perú.

**Abstract.** González P.; A. V. Basso; T. Särkinen; S. Leiva González; A. Cano & G. E. Barboza. 2018. Diversity and distribution of *Salpichroa* (Solanaceae), with emphasis in the Peruvian Andes. *Darwiniana*, nueva serie 6(1): 24-34.

This study provides information on the diversity and distribution patterns of *Salpichroa* species along the Andes. We analyzed a database of 855 georeferenced herbarium collections, of a total of 1205 studied specimens, of which 99 % came from Peru, Ecuador, and Argentina. Twenty two species are recognized, of which 19 are found in Peru, the country with the greatest diversity of *Salpichroa*, compared to Bolivia (8), Ecuador (5), Argentina (4), Chile (3), Colombia (2), Venezuela (2), Uruguay (1), Paraguay (1), and Brazil (1). In general, *Salpichroa* is distributed between 30° N and 37° S, with the highest species richness between 7° S and 17° S in Peru. Within Peru, the highest concentration of species is found in the department of Cusco. The greatest species diversity is found between 3000-4000 m elevation on both the eastern and western slopes of the Andes. The high diversity of the genus in the Peruvian Andes is likely due to the high environmental heterogeneity and habitat diversity present in the area.

**Keywords.** Endemism; GIS; high elevation Andes; plant geography; South America; species diversity.

**Resumen.** González P.; A. V. Basso; T. Särkinen; S. Leiva González; A. Cano & G. E. Barboza. 2018. Diversidad y distribución del género *Salpichroa* (Solanaceae), con énfasis en los Andes peruanos. *Darwiniana*, nueva serie 6(1): 24-34.

El presente estudio brinda información sobre la diversidad y los patrones de distribución de las especies de *Salpichroa* a lo largo de los Andes. De un total de 1205 colecciones de herbario estudiadas, 855 fueron georreferenciadas y analizadas, de éstas, el 99 % provienen de Perú, Ecuador y Argentina. Se reconocen 22 especies de *Salpichroa*, de las cuales 19 se encuentran en el Perú, el país con mayor número de especies de ese género; le siguen Bolivia (8), Ecuador (5), Argentina (4), Chile (3), Colombia (2), Venezuela (2), Uruguay (1), Paraguay (1) y Brasil (1). En general, *Salpichroa* se distribuye entre 30° S y 37° S, con la mayor riqueza de especies entre 7° S y 17° S, en el Perú. En Perú, la mayor concentración de especies se encuentra en el departamento de Cusco. La mayor diversidad de especies se encuentra entre 3000-4000 m de elevación en las laderas oriental y occidental de los Andes. La alta diversidad del género en los Andes peruanos se debe probablemente a la amplia heterogeneidad ambiental y la diversidad de hábitats presentes en la zona.

**Palabras clave.** Altos Andes; especies endémicas; diversidad de especies; fitogeografía; GIS; Sudamérica.

## INTRODUCCIÓN

La familia Solanaceae es una de las más importantes económicamente y de mayor riqueza específica, con más de 2700 especies (Knapp, 2002; <http://solanaceaesource.org>). Si bien tiene una distribución cosmopolita, la mayoría de los géneros y especies son neotropicales (Knapp, 2002; Barboza et al., 2016), siendo *Nolana* L. f., *Iochroma* Benth., *Jaltomata* Schltld., *Deprea* Raf., *Capsicum* L., *Jaborosa* Juss., *Solanum* L. y *Salpichroa* Miers los géneros con mayor número de especies en América del Sur (D'Arcy, 1991; Hunziker, 2001; Barboza et al., 2016).

Uno de los géneros restringido a los Andes tropicales es *Salpichroa*, que crece en la Puna y Prepuna (sensu Cabrera, 1971) de la cordillera, desde Venezuela hasta la Argentina (Keel, 1984, 1993; Benítez de Rojas, 1997; Chiarini et al., 2007; Pereyra et al., 2007; Leiva González et al., 2016). El género incluye 22 especies y se caracteriza por incluir pequeños arbustos apoyantes con hojas ovadas o cordiformes, corolas péndulas, generalmente tubulosas y de color amarillento y bayas blanquecinas, verdosas o negruzcas (Keel, 1984; Hunziker, 2001).

Diversos estudios moleculares han puesto de manifiesto la estrecha relación filogenética de *Salpichroa* con el género monoespecífico *Nectouxia* Kunth, de México y el sur de Estados Unidos de América (Olmstead et al., 2008; Särkinen et al., 2013b, Moré et al., 2015), y se los reconoce como los únicos miembros del clado informal “Salpichroina”. Más recientemente, un análisis filogenético integral, que incluyó a *Nectouxia* y a todas las especies de *Salpichroa* (Carrizo García et al., 2018) muestra a *Nectouxia* dentro de *Salpichroa*, más precisamente, dentro del clado “Origanifolia”. Estos autores sostienen que ambos géneros deberían considerarse como uno, para evitar así que *Salpichroa* resulte parafilético. El nombre *Nectouxia* (1818) tiene prioridad nomenclatural frente a *Salpichroa* (1845), de modo que, el aceptar la fusión de ambos taxones generaría la necesidad de realizar numerosas transferencias y combinaciones. Para evitar esta situación, recientemente se ha propuesto la conservación de *Salpichroa* frente a *Nectouxia* (Barboza et al., 2016).

La riqueza de especies de *Salpichroa* ha sido difícil de precisar. Dunal (1852) realizó la primera monografía del género, donde propuso la identidad de 26 especies. Muchas de estas especies pasaron a sinonimia en una monografía posterior realizada por Keel (1984), quien propuso 15 especies y dos subespecies. Posteriormente, se describieron cuatro nuevas entidades (Keel, 1993; Pereyra et al., 2007; Leiva González et al., 2016; Leiva González et al., 2017). Actualmente, se está trabajando en una nueva circunscripción de *Salpichroa* (González et al. in prep.), llevando a cabo abundante trabajo de campo, en el contexto de la filogenia más recientemente publicada (Carrizo García et al., 2018). Al presente, la observación en campo de caracteres reproductivos, principalmente de las flores y de algunos rasgos diagnósticos del fruto, ha permitido lograr una mejor comprensión de los taxones ubicados bajo sinonimia y la rehabilitación de algunos de ellos. En esta actual revisión (González et al., in prep.) se consideran 19 especies de *Salpichroa* para el Perú, sobre un total de 22 especies para el género.

El uso de mapas para explicar los patrones de distribución de grupos de especies de Solanaceae se está acrecentando en los últimos años (Hijmans & Spooner, 2001; González, 2013; Särkinen et al., 2013a). Conjuntamente con las actualizaciones taxonómicas, el mapeo ha acarreado consigo algunas variaciones en los registros del número de especies para el Perú, y más aún cuando se estudian taxones con poblaciones muy restringidas como es el caso del género *Salpichroa*. El presente estudio tiene como objetivo describir y discutir la distribución geográfica de las especies del género *Salpichroa* en el territorio peruano e inferir las posibles causas de las mismas.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Área de estudio

El estudio se desarrolló a lo largo de la Cordillera de los Andes de Perú, entre los 1500 - 5100 m s. m. Entre los principales hábitats de *Salpichroa* se encuentran la vegetación de lomas en el desierto costero, el matorral en las vertientes occidentales y valles interandinos, los bosques relictos de la vertiente occidental, los bosques de *Polylepis* en la puna, el pajonal y el roquedal de puna, y los bosques montanos de la vertiente

oriental (Weberbauer, 1945; Gonzáles et al., obs. pers.). El estudio comprende los departamentos de Amazonas, Ancash, Apurímac, Arequipa, Ayacucho, Cajamarca, Cusco, Huancavelica, Huánuco, Junín, La Libertad, Lambayeque, Lima, Moquegua, Pasco, Piura, Puno, San Martín y Tacna.

### Datos de distribución

Los datos de distribución de las especies de *Salpichroa* fueron obtenidos de las etiquetas de ejemplares depositados en los herbarios AMAZ, BM, BR, C, COL, CORD, CPUN, CUZ, F, HUSA, HUT, G, GB, GH, GOET, HUPCH, K, LPB, MICH, MO, MOL, NBV, NY, P, S, SI, U, UC, US, USM, VEN, WAG (acrónimos según Thiers, 2017). La identificación de los ejemplares fue corroborada por P. Gonzáles, S. Leiva González y/o G. Barboza. Para cada reporte se consideraron el nombre de las especies y los datos de su respectiva etiqueta, incluyendo una descripción de la localidad de origen (localidades, ríos, caseríos, etc.), unidades administrativas (departamento, provincia y distrito) y coordenadas geográficas. Cuando los reportes no especificaban coordenadas geográficas, se les asignaron según las localidades de colecta. La asignación de coordenadas geográficas y el análisis de la base de datos se realizó con Google Earth, ArcView–GIS (Environmental Systems Research Institute, 1999) y el software DIVA–GIS (Hijmans et al., 2001). Algunas coordenadas de las etiquetas carecían de precisión o no coincidían con las unidades administrativas, por lo que fueron revisadas y modificadas siguiendo los procedimientos descritos por Hijmans et al. (1999).

### Análisis de la riqueza de especies

Para la elaboración de los mapas de riqueza de especies se emplearon grillas con celdas de tamaño  $3 \times 3$  km ( $0,01^\circ$ ) y una zona circular de 75 km ( $0,75^\circ$ ) de radio (Cressie, 1991; Bonham-Carter, 1994). De manera similar, para la elaboración de los mapas de número de colecciones analizadas se emplearon grillas con celdas de tamaño  $50 \times 50$  km ( $0,5^\circ$ ) y una zona circular de 50 km ( $0,5^\circ$ ) de radio. En ambos casos se utilizó el software DIVA–GIS version 1.4 (Hijmans et al., 2001). Para resumir los datos de distribución, las colecciones fueron agrupadas en distintas clases según intervalos altitudinales de 250 m; el número de especies por clases fue graficado.

## RESULTADOS

Las especies de *Salpichroa*, considerando a *Nectouxia formosa* Kunth como parte de este grupo de especies, hasta tanto se resuelva su situación nomenclatural (ver Introducción), están presentes en 12 países (Tabla 1). El 99 % de los registros provienen de Perú, Ecuador y Argentina. Perú tiene la mayor cantidad de especies (19) seguido por Bolivia (8), Ecuador (5), Argentina (4), Chile (3), Colombia (2), Venezuela (2), Uruguay (1), Paraguay (1), Brasil (1), México (1) y Estados Unidos de América (1).

El género incluye tres especies con amplia distribución: *Salpichroa organifolia* (Lam.) Baill., *S. tristis* Miers y *S. lehmannii* Dammer (Tabla 2).

**Tabla 1.** Número de colecciones de *Salpichroa* estudiadas y especies registradas por país.

País	Número de Colecciones	Número de Especies	Especies Endémicas	Colecciones/Especie
Argentina	307	4	0	77
Bolivia	205	8	1	26
Brasil	8	1	0	8
Chile	11	3	0	4
Colombia	14	2	0	7
Ecuador	111	5	1	22
EEUU	3	1	0	3
México	20	1	0	20
Paraguay	9	1	0	9
Perú	498	19	10	26
Uruguay	9	1	0	9
Venezuela	10	2	0	5

**Tabla 2.** Distribución de las especies de *Salpichroa* por países. **Ar**, Argentina; **Bo**, Bolivia; **Br**, Brasil; **Ch**, Chile; **Co**, Colombia; **Ec**, Ecuador; **Eu**, Estados Unidos; **Me**, México; **Pa**, Paraguay; **Pe**, Perú; **Ur**, Uruguay; **Ve**, Venezuela. \*, Endémico.

ESPECIE	Ar	Bo	Br	Ch	Co	Ec	Eu	Me	Pa	Pe	Ur	Ve
<i>Salpichroa amoena</i> Benoist		x								x		
<i>Salpichroa dependens</i> (Hook.) Miers										x*		
<i>Salpichroa didierana</i> Jaub.										x*		
<i>Salpichroa diffusa</i> Miers					x	x						x
<i>Salpichroa gayi</i> Benoist										x*		
<i>Salpichroa glandulosa</i> (Hook.) Miers		x								x		
<i>Salpichroa hirsuta</i> (Meyen) Miers		x								x		
<i>Salpichroa diffusa</i> var. <i>longiflora</i> Hicken										x*		
<i>Salpichroa lehmannii</i> Dammer	x	x		x		x				x		
<i>Salpichroa leucantha</i> Pereyra, Quip. & S. Leiva										x*		
<i>Salpichroa micrantha</i> Benoist										x*		
<i>Salpichroa microphylla</i> (Dunal) Keel										x*		
<i>Salpichroa organifolia</i> (Lam.) Baill.	x	x	x	x					x	x	x	
<i>Salpichroa proboscidea</i> Benoist										x*		
<i>Salpichroa ramosissima</i> Miers						x				x		
<i>Salpichroa salpoensis</i> S. Leiva										x*		
<i>Salpichroa scandens</i> Dammer	x	x		x						x		
<i>Salpichroa tenuiflora</i> Benoist						x*						
<i>Salpichroa tristis</i> Miers	x	x			x	x				x		x
<i>Salpichroa weberbaueri</i> Dammer										x*		
<i>Salpichroa weddellii</i> Benoist		x*										
<i>Salpichroa weigendii</i> S. Leiva, Jara & Barboza										x*		
<i>Nectouxia formosa</i> Kunth							x	x				

Las poblaciones silvestres de *S. organifolia* son las más ampliamente distribuidas desde el sur de Perú (Cusco) hasta Chile, Argentina, Uruguay, Paraguay y sur de Brasil (Río Grande do Sul y Santa Catarina) (Stehmann et al., 2015). Además, dado su comportamiento como maleza y a su cultivo como ornamental, se conoce actualmente a esta especie en muchos países fuera de Sudamérica, tales como Estados Unidos de América, México, Portugal, Inglaterra, Francia, Marruecos, Egipto y Australia (Barboza et al., 2016). Es de destacar que *S. organifolia* no es tan frecuente en Perú; a la fecha hay sólo dos registros de esta especie para el país, uno sin localidad precisa, y el otro procedente de la provincia de Acomayo, río Wilcamayu (Urubamba), en Cusco a 2900 m s. m. Si bien *S. organifolia* está muy difundida en otros continentes, en Sudamérica

no habita al norte del Perú; tampoco se cuenta con registros para América Central (D'Arcy, 1973; 2001; Gentry & Standley, 1974; Davidse et al., 2017) ni el Caribe (Liogier & Martorell, 2000).

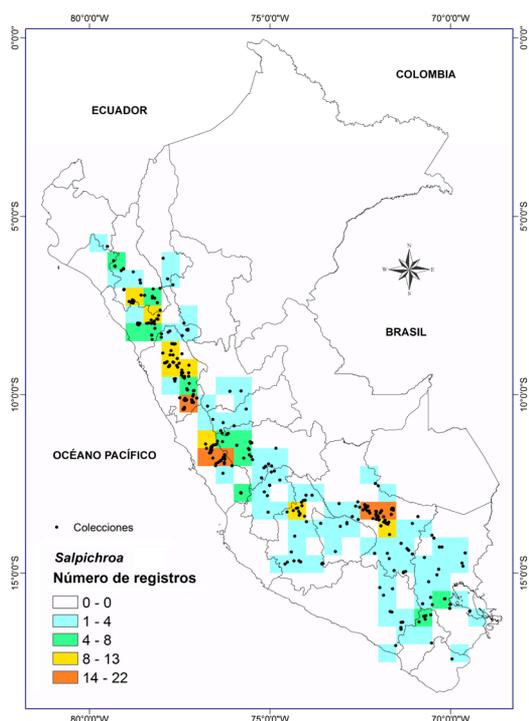
*Salpichroa tristis* es la segunda especie más ampliamente distribuida con dos poblaciones disyuntas: una en Argentina y Bolivia y la otra desde Perú hasta Venezuela, ambas poblaciones separadas ca. 500 km entre sí. En Perú, la mayoría de los registros corresponden a la zona norte (6-9° S) entre los 2400-3900 m s. m., a ambos lados de la cordillera de los Andes, en el matorral y en los bosques relictos de la vertiente occidental, pero también se ha reportado una población en la zona central-oriental, entre 3400-3900 m s. m. (11-12° S) habitando el matorral y la línea superior de bosque montano de la vertiente oriental.

*Salpichroa lehmannii* es la tercera especie con mayor distribución geográfica y habita de forma continua a lo largo de la cadena montañosa de los Andes desde Ecuador hasta el noroeste de la Argentina. En Perú está presente en todos los departamentos andinos entre los 3000-4800 m s. m., creciendo en el matorral, la vegetación de roquedal y el pajonal. Sin embargo, en el norte de Perú se han registrado algunas poblaciones a menores altitudes llegando hasta los 2100 m s. m. en áreas cercanas a la deflexión de Amotape-Huancabamba.

Las especies restantes tienen una distribución más restringida. *Salpichroa scandens* Dammer se distribuye en Argentina y Bolivia entre los 1900 y 3800 m s. m., y en el sur de Perú (Dpto. Ayacucho), donde se han registrado dos poblaciones aisladas en la zona de vegetación ribereña y al borde de campos de cultivo entre los 2700-3200 m s. m. *Salpichroa ramosissima* Miers, *S. glandulosa* (Hook.) Miers, *S. hirsuta* (Meyen) Miers y *S. amoena* Benoist se distribuyen en Perú y Bolivia. *Salpichroa ramosissima* crece desde el centro-oeste hasta el sur de Perú, y al oeste de Bolivia. En Perú habita en zonas andinas húmedas entre 2500-4000 m s. m., pero existen colecciones procedentes de la zona de vegetación de lomas de Islay, ca. 300 m s. m. (Quipuscoa et al., 2016); en Bolivia habita entre los 3000-3400 m s. m. *Salpichroa diffusa* Miers está ampliamente distribuida en Ecuador, con algunos pocos registros en Colombia y Venezuela.

Con respecto a los endemismos, once especies son endémicas del Perú, *Salpichroa weddellii* Benoist es endémica de Bolivia y *S. tenuiflora* Benoist de Ecuador (Tabla 2).

La proporción del número de colecciones por especie es muy diferente entre los países (Tabla 1). Esta relación es alta en países con una riqueza específica moderada como Ecuador y Argentina o muy rica en especies como Perú y Bolivia, indicando que estos cuatro países han sido explorados con mucha intensidad y cuentan consecuentemente con numerosas colecciones de *Salpichroa*, en comparación con otros países de la región. La relación es muy baja en países como Brasil, Chile, Colombia, Estados Unidos de América, Paraguay, Uruguay y Venezuela debido a su baja riqueza específica.



**Fig. 1.** Número de colecciones de especies *Salpichroa* empleando una grilla con celdas de tamaño 50 × 50 km y una zona circular de radio 50 km. Figura en color en la versión en línea <http://www.ojs.darwin.edu.ar/index.php/darwiniana/article/view/763/753>

Los mapas de distribución, basados en grilla, muestran el número de colecciones (Fig. 1) y la riqueza de especies (Fig. 2). La riqueza de especies no está homogéneamente distribuida a lo largo del Perú, hay pocas áreas con muchas especies y muchas áreas con pocas especies (Fig. 2). El número de especies sigue un patrón muy similar con el número de colecciones, dando una correlación positiva entre el número de colecciones y la riqueza de especies por celda de la grilla (Figs. 1 y 2).

Cusco es el área de mayor riqueza de especies del Perú, seguido por áreas en los departamentos de Cajamarca, La Libertad, Ancash, Lima, Junín, Ayacucho, Puno y Moquegua (Fig. 2). Dicha distribución está relacionada con el número de colecciones disponibles (Figs. 1 y 2).

Las especies de *Salpichroa*, y considerando también a *Nectouxia formosa*, se distribuyen latitudinalmente entre los 30° N y 37° S, con una elevada riqueza de especies entre 7° S y 17° S, desde el norte del Perú en el departamento de Cajamarca, hasta el sur, entre Moquegua, Puno y Arequipa. Respecto a su localización longitudinal, se encuentran en las vertientes occidentales y orientales de los Andes desde Venezuela hasta el norte de Argentina. Hacia el sureste, una especie llega hasta Brasil, Paraguay y Uruguay (*S. organifolia*), y hacia el norte otra especie llega hasta México y el sur de Estados Unidos de América (*N. formosa*).

En Perú, las especies de *Salpichroa* habitan de forma continua entre los 1500 y 5100 m s. m.; el 79 % (15 especies) están concentradas entre los 3000 y los 4000 m s. m (Fig. 3).

*Salpichroa* se encuentra distribuido en 19 de los 24 departamentos del Perú (Tabla 3). No se ha registrado especies en los departamentos costeros de Tumbes e Ica, ni tampoco en Loreto, Ucayali y Madre de Dios, de la Amazonía peruana. Los departamentos de Cusco y Ancash son los de mayor riqueza específica de *Salpichroa*, probablemente porque cuentan con una gran diversidad de ecosistemas, que van desde la ceja de selva en la vertiente oriental (Cusco), hasta la vertiente occidental (Ancash), pasando por valles interandinos y la puna. La mayor cantidad de colecciones y de especies se encuentra en el departamento de Cusco (117 colecciones / 10 especies), seguido por Ancash (76/5), Lima (66/4), Cajamarca (46/4), Puno (34/4), La Libertad (35/5), Puno (34/4), Junín (30/6) y Ayacucho (28/6), los departamentos restantes tienen entre 1 y 14 registros y entre 1 y 3 especies (Tabla 3). Del total de las 19 especies que habitan en el Perú (Tabla 2), 11 se distribuyen solamente en los Andes peruanos, lo que representa el 58 % de las especies.

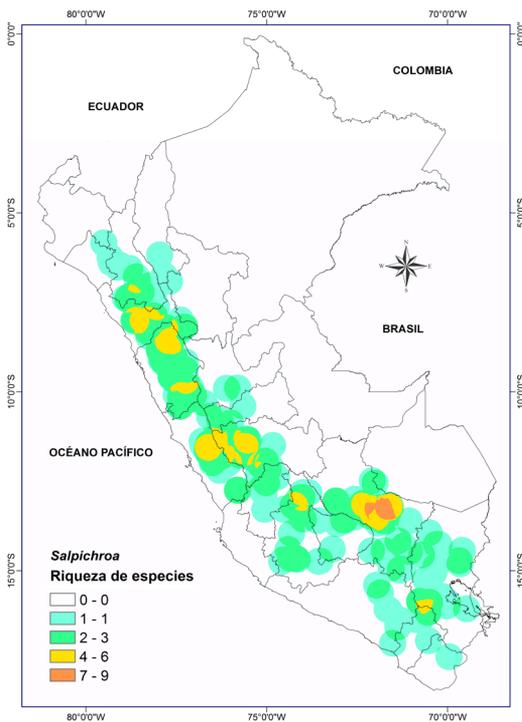


Fig. 2. Número de especies de *Salpichroa* empleando una grilla con celdas de tamaño 3 × 3 km (0.01°) y una zona circular de 75 km (0,75°) de radio. Figura en color en la versión en línea <http://www.ojs.darwin.edu.ar/index.php/darwiniana/article/view/763/753>

Tabla 3. Número de registros y de especies por departamento en el Perú.

Departamento	Colecciones	Nº Especies
Cusco	117	10
Ancash	76	5
Lima	66	4
Cajamarca	46	4
La Libertad	35	5
Puno	34	4
Junín	30	6
Ayacucho	28	6
Arequipa	14	2
Huancavelica	9	3
Apurímac	8	3
Moquegua	8	2
Pasco	5	2
Amazonas	3	1
Huánuco	3	3
Piura	3	2
Lambayeque	2	1
San Martín	1	1
Tacna	1	1

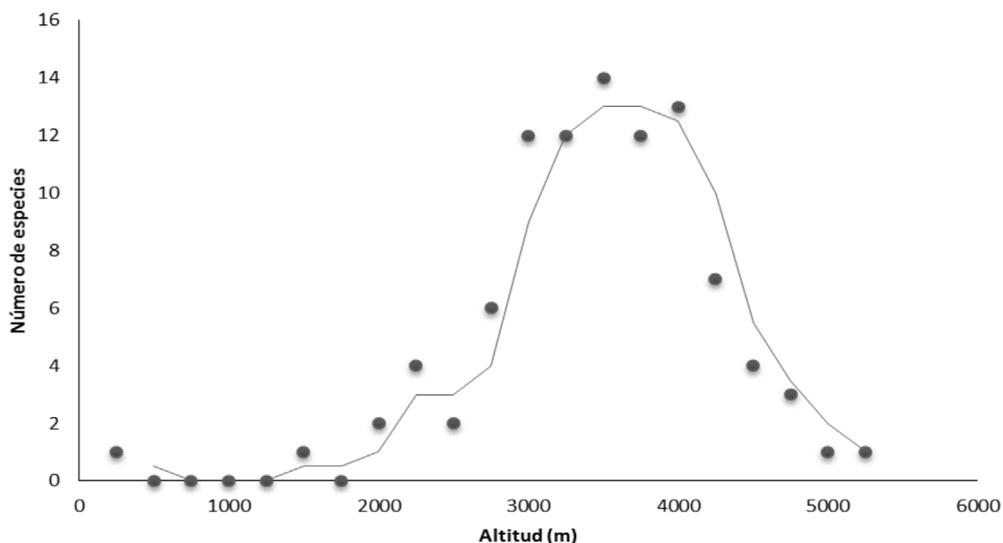


Fig. 3. Relación de la riqueza de especies con la altitud sobre el nivel del mar. Cada punto representa el número de especies observadas en rangos altitudinales de 250 m. La curva representa de la tendencia media.

## DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Los resultados de este trabajo indican que el Perú es el país con mayor riqueza y endemismo específico para el género *Salpichroa*. Esta situación podría atribuirse a la gran diversidad ecológica y climática que posee el territorio peruano, que está determinado principalmente por dos factores, la cordillera de los Andes y la corriente peruana.

La cordillera andina crea una gran diversidad de zonas ecológicas (Josse et al., 2009; Young et al., 2011) en tanto que la corriente peruana modifica notablemente las condiciones térmicas y la precipitación pluvial en la costa y la vertiente occidental (Milla Batres, 2002; Martínez et al., 2011).

*Salpichroa didierana* Jaub., *S. proboscidea* Benoist, *S. microphylla* (Dunal) Keel y *S. dependens* (Hook.) Miers son las únicas especies endémicas del Perú que ocurren en los hábitats de bosques nublados, en altitudes entre 3000 y 4000 m s. m. Estas especies prefieren hábitats muy húmedos como los bordes de quebradas cercanas a ríos. Presentan distribuciones muy localizadas y restringidas; sin embargo, existe una colección de *S. didierana* procedente de Cusco (Suelli E. 3136; CUZ, MO, USM) a 1500 m s. m., la cual abre la posibilidad de que la especie tengan una distribución más amplia.

Algunas especies de *Salpichroa* están confinadas a los valles interandinos, como *S. micrantha* Benoist en el valle del Apurímac-Cusco. Otro grupo de especies como *S. leucantha* Pereyra, Quip. & S. Leiva, *S. ramosissima*, *S. salpoensis* S. Leiva, *S. scandens* Dammer, *S. tristis* y *S. weberbaueri* Dammer, habitan principalmente en los matorrales de la vertiente occidental de los Andes, sobre los 1500 m s.m. y por debajo de los 4000 m s.m. Por su parte, *S. amoena* Benoist, *S. gayi* Benoist, *S. glandulosa* (Hook.) Miers, *S. hirsuta* (Meyen) Miers, *S. diffusa* var. *longiflora* Hicken y *S. lehmannii* Dammer habitan en la puna sobre los 3800 m s.m.

Una única especie de *Salpichroa*, *S. ramosissima*, se encuentra en las formaciones de lomas, hábitats únicos a lo largo de la costa del Pacífico de Perú y norte de Chile. Estas formaciones son pequeñas áreas de vegetación que ocurren como islas en un desierto hiperárido y continuo (Weberbauer, 1945). Aunque se trata de uno de los lugares más secos de la tierra, alberga un tipo extraordinario de vegetación y una alta diversidad de Solanaceae (Dillon, 2005). Se forman en las localidades cercanas a la costa donde la niebla que surge del océano proporciona suficiente humedad para la vegetación (Dillon & Rundel, 1990; Dillon, 1997, 2005; Dillon & Hoffmann, 1997). *Salpichroa ramosissima* habita esta zona con

poblaciones restringidas a las lomas del sur del Perú (Atiquipa). Este registro inusual puede haber resultado por una dispersión a larga distancia o influenciado por el intercambio florístico más acentuado en el llamado evento del Niño (Dillon, 2005).

Basso y Barboza (2013) reportaron a *Salpichroa ramosissima* para la flora argentina, a partir de dos colecciones provenientes de la provincia de Jujuy: *Fries 951* (CORD, P, S), de Alfarcito, y *Fries 951a* (S), de Yavi, esta última citada por Keel (1984). A partir del conocimiento adquirido en el campo, y luego de haber estudiado en profundidad estos materiales, podemos asegurar que corresponden a *S. lehmannii*; así, *S. ramosissima* queda excluida de la flora argentina.

Según Särkinen et al. (2013b), el ancestro de *Salpichroa* se habría originado hace 17-18 millones de años. En esa época los Andes tenían alturas un poco más bajas a las actuales, entre 2300-3500 m s.m. (Reynel et al., 2013), lo que podría haber permitido una migración de sur a norte del antecesor de *N. formosa*, con su consecuente aislamiento en América del Norte. Las especies actuales de *Salpichroa* se habrían originado hace siete millones de años, época en la cual la cordillera andina habría alcanzado elevaciones similares a las actuales (Allmendinger et al., 1997; Gregory-Wodzicki, 2000; Ehlers & Poulsen, 2009; Victor et al., 2004), pero sometida a cambios bruscos, producto de las glaciaciones (Simpson, 1975; Keel, 1984; Simpson & Todzia, 1990). El surgimiento de la cordillera de los Andes ha tenido un efecto importante en la evolución y biogeografía de las especies de *Salpichroa* al igual que en otros grupos taxonómicos (Gengler-Nowak, 2002; Doan, 2003; Hughes & Eastwood, 2006; Picard et al., 2008; Antonelli et al., 2009; Arakaki et al., 2011; Chaves et al., 2011; Sanín & Galeano, 2011). Por tanto, la cordillera de los Andes podría haber actuado como una barrera entre el oeste y este, y como una vía de migración entre norte y sur (González, 2013). Consideramos que el género *Salpichroa* se habría originado alrededor de la Oroclina Andina Central (CAO), ya que en el límite de Perú-Bolivia habitan las especies con caracteres plesiomórficos y hacia el norte las más apomórficas (Basso, 2016; Carrizo García et al., 2018); lo cual podría indicar una diversificación unidireccional hacia el norte. La barrera biogeográfica de migración más importante ha sido la deflexión de Amotape-Huancabamba la

cual probablemente haya contribuido al aislamiento geográfico de *S. diffusa* y *S. tenuiflora*, ambas endémicas de Ecuador. Los factores y modalidades de diversificación están relacionados con la especiación peripátrica, alopátrica (Barraclough & Vogler, 2000) y la diversificación de nicho (Ackerly, 2009), siendo todos ellos los principales factores que han contribuido a la conformación de la diversidad biológica de los Andes (Gengler-Nowak, 2002; Doan, 2003; Hughes & Eastwood, 2006; Antonelli et al. 2009; Arakaki et al., 2011; Chaves, et al. 2011; Sanín & Galeano, 2011; Jabaily & Sytsma, 2013).

Sobre la base del árbol filogenético propuesto por Carrizo García et al. (2018) y del presente estudio de los patrones de distribución de las especies de *Salpichroa*, se proponen cuatro centros de diversificación del género: el primero coincide con el probable centro de origen, ubicado entre Perú, Bolivia y Argentina, donde se habrían originado *Salpichroa scandens*, *S. lehmannii* y *S. organifolia*, cuyo antecesor habría tenido una distribución más amplia, y que también habría originado a *N. formosa* (endémica de México y el sur de Estados Unidos); en Argentina y Bolivia las poblaciones de *S. scandens*, *S. lehmannii* y *S. organifolia* están separadas por menos de 50 km. Un segundo evento de especiación habría ocurrido entre Ecuador y Perú, donde se habría originado *S. leucantha*, *S. salpoensis* y *S. tenuiflora*; las poblaciones de *S. leucantha* y *S. salpoensis* habitan en simpatria. El tercer evento de especiación y diversificación se habría dado en las áreas cercanas al nodo de Vilcanota (Cusco) dando origen a *S. didierana*, *S. diffusa* var. *longiflora* y *S. gayi*; las poblaciones de las dos últimas se encuentran muy próximas entre sí (ca. 10 km). Esta zona coincide con el área de mayor diversidad de especies endémicas del Perú (Knapp et al., 2007) y representa, por lo tanto, una zona prioritaria para su conservación. Finalmente, el cuarto evento de especiación y diversificación habría ocurrido en el altiplano peruano-boliviano, dando origen a *S. glandulosa*, *S. weddellii* y *S. hirsuta*, cuyo antecesor también habría originado a *S. micrantha* (restringida a los valles interandinos en Cusco), *S. proboscidea* (restringido a la vertiente oriental en Cusco), y *S. ramosissima* la cual habría encontrado hábitats más adecuados hacia el noroeste entre los grados 6° y 15° Sur.

Algunas especies han logrado alcanzar grandes altitudes (ca. 5000 m s. m.), esta colonización se habría dado en dos eventos independientes (Carrizo García et al. 2018). El primero estaría relacionado con el origen de *S. lehmannii*. Esta especie tendría mucho más tiempo de existencia, lo cual le habría permitido alcanzar su amplia distribución y mayor abundancia. El segundo evento estaría relacionado con el origen de *S. glandulosa* y *S. hirsuta*; esta última restringida a la zona altiplánica peruano-boliviano.

En conclusión, la diversificación de *Salpichroa* y la distribución geográfica de sus especies se debe, probablemente, al levantamiento de los Andes y a la aparición de microhábitats y microclimas. De este modo, podría considerarse a *Salpichroa* como un género de origen andino, al igual que la mayoría de plantas vasculares que habitan en los Andes tropicales (Hughes & Eastwood, 2006; Arakaki et al., 2011; Sanín & Galeano, 2011; Jabaily & Sytsma, 2013). Debido a que la riqueza específica observada en este estudio está claramente correlacionada con la densidad de recolección, sería útil realizar un análisis posterior, utilizando modelos de distribución de especies que tengan en cuenta el sesgo de recolección (Guisan et al., 2006). Este análisis, en combinación con una datación de la filogenia molecular, permitiría una comprensión más profunda de los patrones de distribución en el espacio geográfico y ecológico a través del tiempo, para comprender completamente el efecto de la elevación andina en la historia de diversificación de este género.

## AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a los curadores de todos los herbarios que hemos consultado durante esta investigación. Un agradecimiento muy especial para Sandra Knapp, Ana C. Ibañez, Andrea Cocucci, por el apoyo y buena disposición durante el trabajo de campo. PG agradece a Eduardo Navarro, Helen Castillo, Susy Castillo, Marco Cueva, Huber Trinidad, Roxana Castañeda y Rocío Deanna por poner a disposición sus colecciones de *Salpichroa*. Este trabajo fue posible gracias a la financiación recibida de Secyt-UNC, CONICET, MINCyT de Argentina y CONCYTEC de Perú en el marco del Acuerdo de Cooperación Científica y Tecnológica del Proyecto de Investigación Binacional entre Perú y Argentina, a quienes expresamos nuestro reconocimiento.

## BIBLIOGRAFÍA

- Ackerly, D. 2009. Conservatism and diversification of plant functional traits: Evolutionary rates versus phylogenetic signal. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106(2): 19699-19706. DOI: 10.1073/pnas.0901635106
- Allmendinger, R. W.; T. E. Jordan, S. M. Kay & B. L. Isacks. 1997. The evolution of the Altiplano-Puna plateau of the Central Andes. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 25(1): 139-174. DOI: 10.1146/annurev.earth.25.1.139
- Antonelli, A.; J. A. A. Nylander, C. Persson & I. Sanmartín. 2009. Tracing the impact of the Andean uplift on Neotropical plant evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106(24): 9749-9754. DOI: 10.1073/pnas.0811421106
- Arakaki, M.; P. A. Cristin, R. Nyffeler, A. Lendel, R. M. Ogburn, E. Spriggs, M. J. Moore & E. J. Edwards. 2011. Contemporaneous and recent radiations of the world's major succulent plant lineages. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 108(20): 8379-8384. DOI: 10.1073/pnas.1100628108
- Barboza, G. E.; R. Deanna & P. Gonzáles. 2016. Proposal to conserve *Salpichroa* (Solanaceae) against *Nectouxia*. *Taxon* 65(6): 1433-1434.
- Barracough, T. G. & A. P. Vogler. 2000. Detecting the geographical pattern of speciation from species-level phylogenies. *The American Naturalist* 155: 419-434.
- Basso, A. V. 2016. Estudio químico y sistemático de especies pertenecientes al género *Salpichroa* (Solanaceae). Tesis Doctoral. Universidad Nacional de Córdoba, Facultad de Ciencias Químicas.
- Basso, A. V. & G. E. Barboza. 2013. *Salpichroa*, en G. E. Barboza (coord.). Solanaceae, *Flora Argentina* 13: 311-315. IBODA-IMBIV, CONICET.
- Benítez de Rojas, C. E. 1997. Diversidad de las Solanaceae en los Andes de Venezuela. *Acta Botánica Venezolánica* 20(1): 81-92.
- Bonham-Carter, G. 1994. *Geographic information systems for geoscientists. Modelling with GIS. Computer Methods in the Geosciences*. London: Pergamon, Elsevier.
- Cabrera, A. L. 1971. Fitogeografía de la República Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 14: 1-42.
- Carrizo García, C.; A. V. Basso, S. Leiva, P. Gonzáles & G. E. Barboza. 2018. Unraveling the phylogenetic relationships of *Nectouxia* (Solanaceae): its position relative to *Salpichroa*. *Plant Systematics and Evolution* 304: 177-183. DOI: 10.1007/s00606-017-1460-5

- Chaves J. A.; J. T. Weir & T. B. Smith. 2011. Diversification in *Adelomyia* hummingbirds follows Andean uplift. *Molecular Ecology* 20: 4564-4576. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2011.05304.x
- Chiarini, F.; G. E. Barboza & A. Marticorena. 2007. Novedades en *Solanum* y *Salpichroa* (Solanaceae) para Sudamérica austral. *Gayana Botánica* 64(1): 46-59. DOI: 10.4067/S0717-66432007000100006
- Cressie, N. A. C. 1991. *Statistics for spatial data*. New York: John Wiley & Sons.
- D'Arcy, W. G. 1973. Solanaceae, en R. E. Woodson, Jr. & R. W. Schery (eds.), *Flora of Panamá. Annals of the Missouri Botanical Garden* 60: 573-780.
- D'Arcy, W. G. 1991. The Solanaceae since 1976, with a review of its biogeography, en J. G. Hawkes, R. N. Lester, M. Nee & N. Estrada-R (eds.), *Solanaceae III: Taxonomy, chemistry and evolution*, pp. 75-137. Kew: The Royal Botanical Garden.
- D'Arcy, W. G. 2001. Solanaceae, en W. D. Stevens, C. Ulloa, A. Pool & O. M. Montiel (eds.), *Flora de Nicaragua. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 85: 2376-2424.
- Davide, G.; M. Sousa Sánchez, S. Knapp & F. Chiang Cabrera. 2017. Solanaceae a Caprifoliaceae, en G. Davide, M. Sousa Sánchez, S. Knapp & F. Chiang Cabrera (eds.), *Flora Mesoamericana*, vol. 5 (online). <http://www.tropicos.org/Name/42000282> [Consulta: julio 2017].
- Dillon, M. O. 1997. Lomas formations-Peru, en S. D. Davis, V. H. Heywood, O. Herrera McBryde, J. Villa-Lobos & A. C. Hamilton (eds.), *Centres of plant diversity, a guide and strategy for their conservation*, pp. 519-527. Oxford: WWF, Information Press.
- Dillon, M. O. 2005. Solanaceae of the lomas formations of coastal Peru and Chile. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 104: 131-155.
- Dillon, M. O. & A. E. Hoffmann-J. 1997. Lomas formations of the Atacama Desert, northern Chile, en S. D. Davis, V. H. Heywood, O. Herrera-McBryde, J. Villa-Lobos & A. C. Hamilton (eds.), *Centres of plant diversity, a guide and strategy for their conservation*, pp. 528-535. Oxford: WWF, Information Press.
- Dillon, M. O. & P. W. Rundel. 1990. The botanical response of the Atacama and Peruvian Desert flora to the 1982-83 El Niño event, en P. W. Glynn (ed.), *Global Ecological Consequences of the 1982-83 El Niño-Southern Oscillation*, pp. 487-504. New York: Elsevier Science Publishers.
- Doan, T. 2003. A south to north biogeographic hypothesis for Andean speciation: evidence from the lizard genus *Proctoporus* (Reptilia, Gymnophthalmidae). *Journal of Biogeography* 30: 361-374.
- Dunal, M. F. 1852. Solanaceae, en A. P. de Candolle (ed.), *Prodromus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis* 13(1): 471-476.
- Ehlers, T. A. & C. J. Poulsen. 2009. Influence of Andean uplift on climate and paleoaltimetry estimates. *Earth and Planetary Science Letters* 281: 238-248.
- Environmental systems research institute. 1999. ArcView-GIS 3.1. Environmental Systems Research Institute, Redlands, California, USA.
- Gengler-Nowak, K. 2002. Reconstruction of the Biogeographical History of Malesherbiaceae. *The Botanical Review* 68(1): 171-188.
- Gentry, J. L. & P. C. Standley. 1974. Solanaceae, en J. L. Gentry & P. C. Standley (eds.), *Flora of Guatemala. Fieldiana, Bot.* 24 (10): 1-151.
- González, P. 2013. Distribución geográfica de los tomates silvestres (*Solanum* L. sect. *Lycopersicon* (Mill.) Wettst.: Solanaceae). *Arnaldoa* 20(2): 301-3014.
- Gregory-Wodzicki, K. M. 2000. Uplift history of the Central and Northern Andes: A review. *Geological Society of America Bulletin* 112(7): 1091-1105.
- Guisan, A.; O. Broennimann, R. Engler, M. Vust, N. G. Yoccoz, A. Lehmann & N. E. Zimmerman. 2006. Using niche-based models to improve the sampling of rare species. *Conservation Biology* 20(2): 501-511. DOI: 10.1111/j.1523-1739.2006.00354.x
- Hijmans, R. & D. M. Spooner. 2001. Geographic distribution of wild potato species. *American Journal of Botany* 88(11): 2101-2112.
- Hijmans, R.; M. Cruz, E. Rojas & L. Guarino. 2001. DIVA-GIS, version 1.4. *A geographic information system for the management and analysis of genetic resources data*. Lima: International Potato Center and International Plant Genetic Resources Institute.
- Hijmans, R.; M. Schreuder, J. De la Cruz & L. Guarino. 1999. Using GIS to check co-ordinates of germplasm accessions. *Genetic Resources and Crop Evolution* 46: 291-296.
- Hughes, C. & R. Eastwood. 2006. Island radiation on a continental scale: Exceptional rates of plant diversification after uplift of the Andes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103(27): 10334-10339. DOI: 10.1073/pnas.0601928103
- Hunziker, A. T. 2001. Genera Solanacearum: the genera of Solanaceae illustrated, arranged according to a new system. Ruggell: Gantner Verlag.
- Jabaily, R. S. & K. J. Sysma. 2013. Historical biogeography and life-history evolution of Andean *Puya* (Bromeliaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 171(1): 201-224. DOI: 10.1111/j.1095-8339.2012.01307.x

- Josse, C.; F. Cuesta, G. Navarro, V. Barrena, E. Cabrera, E. Chacón-Moreno, W. Ferreira, M. Peralvo, J. Saito & A. Tovar. 2009. *Ecosistemas de los Andes del norte y centro. Bolivia, Colombia, Ecuador, Perú y Venezuela*. Lima: Secretaría General de la Comunidad Andina, Programa Regional ECOBONA-Intercooperation, CONDESAN-Proyecto Páramo Andino.
- Keel, S. H. K. 1984. A revision of the genus *Salpichroa* (Solanaceae). Ph. D. diss. The city University of New York.
- Keel, S. H. K. 1993. A new species and a new combination in *Salpichroa* (Solanaceae). *Novon* 3(1): 46. DOI: 10.2307/3391418
- Knapp, S. 2002. Floral diversity and evolution in the Solanaceae, en Q. C. B. Cronk, R. M. Bateman & J. A. Hawkins (eds.), *Developmental Genetics and Plant Evolution*, pp. 267-297. London: Taylor & Francis.
- Knapp, S.; D. M. Spooner & B. León. 2007. Solanaceae endémicas del Perú, en B. León, J. E. Roque, C. U. Ulloa Ulloa, N. G. Pitman & A. Cano (eds.), Libro rojo de las plantas endémicas del Perú. *Revista Peruana de Biología* 13: 612-643.
- Leiva González, S.; P. González, G. E. Barboza & J. Jara. 2016. *Salpichroa salpoensis* (Solanaceae): una nueva especie del Norte de Perú. *Arnaldoa* 23(2): 433-442.
- Leiva González, S.; J. Jara & G. E. Barboza. 2017. *Salpichroa weigendii* (Solanaceae): una nueva especie de la región Huánuco, Perú. *Arnaldoa* 24(1): 35-44.
- Liogier, A. H. & L. F. Martorell. 2000. *Flora of Puerto Rico and adjacent islands: A systematic synopsis*. Río Piedras: Editorial de la Universidad de Puerto Rico.
- Martínez, R.; D. Ruiz, M. Andrade, L. Blacutt, D. Pabón, E. Jaimes, G. León, M. Villacís, J. Quintana, E. Montealegre & C. Euscátegui. 2011. Synthesis of the climate of the tropical Andes, en S. K. Herzog, R. Martínez, P. M. Jørgensen & H. Tiessen (eds.), *Climate change and biodiversity in the tropical Andes*, pp 97-109. São José dos Campos & Paris: IAI-Inter-American Institute for Global Change Research.
- Milla Batres, C. (ed.) 2002. *Enciclopedia temática del Perú. La Flora Peruana*. Lima: Editorial Milla Batres.
- Moré, M.; A. Cocucci, A. Sêrsic & G. E. Barboza. 2015. Phylogeny and floral trait evolution in *Jaborosa* (Solanaceae). *Taxon* 64(3): 523-534. DOI: 10.12705/643.8
- Olmstead, R. G.; L. Bohs, H. A. Migid, E. Santiago-Valentin, V. F. García & S. M. Collier 2008. A molecular phylogeny of the Solanaceae. *Taxon* 57(4): 1159-1181.
- Pereyra, E.; K. Lezama, S. Cruz, V. Quipuscoa & S. Leiva. 2007. *Salpichroa leucantha* (Solanaceae) una nueva especie del Departamento La Libertad, Perú. *Arnaldoa* 14: 53-59.
- Picard, D.; T. Sempere & O. Plantard. 2008. Direction and timing of uplift propagation in the Peruvian Andes deduced from molecular phylogenetics of highland biotaxa. *Earth and Planetary Science Letters* 271: 326-336.
- Quipuscoa, V.; C. Tejada, C. Fernández, A. Pauca, K. Durand & M. O. Dillon. 2016. Diversidad de plantas vasculares de las lomas de Yuta, provincia de Islay, Arequipa, Perú, 2016. *Arnaldoa* 23(2): 517-546. DOI: 10.22497/arnaldoa.232.23207
- Reynel, C.; R. T. Pennington & T. Särkinen. 2013. *Cómo se formó la diversidad ecológica del Perú*. Lima: Edición de los autores.
- Sanín, M. J. & G. Galeano. 2011. A revision of the Andean wax palms, *Ceroxylon* (Arecaceae). *Phytotaxa* 34: 1-64.
- Särkinen, T.; P. González & S. Knapp. 2013a. Distribution models and species discovery: the story of a new *Solanum* species from the Peruvian Andes. *PhytoKeys* 31: 1-20. DOI: 10.3897/phytokeys.31.6312
- Särkinen, T.; L. Bohs, R. G. Olmstead & S. Knapp. 2013b. A phylogenetic framework for evolutionary study of the nightshades (Solanaceae): a dated 1000-tip tree. *BMC Evolutionary Biology*. 13: 214. DOI: 10.1186/1471-2148-13-214
- Simpson, B. B. 1975. Pleistocene changes in the flora of the high Tropical Andes. *Paleobiology* 1(3): 273-294.
- Simpson, B. B. & C. A. Todzia. 1990. Patterns and processes in the development of the high Andean flora. *American Journal of Botany* 77(11): 1419-1432. DOI: 10.2307/2444752
- Stehmann, J. R.; L. A. Mentz, M. F. Agra, M. Vignoli-Silva, L. Giacomini, I. M. C. Rodrigues. 2015. Solanaceae. Lista de espécies da flora do Brasil (online). <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB102394> [Consulta julio 2017].
- Thiers, B. [De actualización constante, consulta 2018] Index Herbariorum: a global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. <http://sweetgum.nybg.org/ih>
- Victor, P.; O. Oncken & J. Glodny. 2004. Uplift of the western Altiplano plateau: Evidence from the Precordillera between 20° and 21° S (northern Chile). *Tectonics* 23(4): TC4004. DOI: 10.1029/2003TC001519
- Weberbauer, A. 1945. *El Mundo Vegetal de Los Andes Peruanos*. Lima: Ministerio de Agricultura.
- Young, B. E.; K. R. Young & C. Josse. 2011. Vulnerability of tropical Andean ecosystems to climate change, en S. K. Herzog, R. Martínez, P. M. Jørgensen & H. Tiessen (eds.), *Climate change and biodiversity in the tropical Andes*, pp 170-181. São José dos Campos & Paris: IAI-Inter-American Institute for Global Change Research.