
DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DE *Solanum* TUBEROSOS SILVESTRES DE MÉXICO Y SU RELACIÓN CON FACTORES DEL MEDIO

MARIO LUNA-CAVAZOS, ANGÉLICA ROMERO-MANZANARES
y EDMUNDO GARCÍA-MOYA

RESUMEN

El objetivo de este trabajo fue el análisis de los patrones de distribución de los taxones silvestres tuberosos de *Solanum* L. en México. Los registros totales de 27 taxones de papa silvestre, en 49 regiones naturales de México, fueron recopilados con base en recolectas, especímenes de herbario y bases de datos. Se describieron los patrones de distribución de los *Solanum* tuberosos, las áreas de distribución de las especies se clasificaron con two-way indicator species analysis (TWINSPAN) y luego fueron relacionadas con los promedios de nueve variables climáticas y geográficas mediante análisis canónico de correspondencia. Las provincias bio-

geográficas con mayor número de taxones son el Eje Volcánico, el Altiplano Sur y la Sierra Madre Oriental. La distribución de las especies se relaciona con un gradiente latitudinal asociado con la precipitación, donde especies propias de zonas secas del altiplano raramente exceden sus límites de distribución más allá del Eje Volcánico, y lo mismo ocurre en especies típicas de zonas más húmedas, de latitudes al sur de esta provincia. Sin embargo, casos notables corresponden a *S. stoloniferum*, *S. bulbocastanum*, *S. iopetalum* y *S. demissum*, las cuales se distribuyen al norte y al sur del Eje Volcánico, manifestando un alto potencial de dispersión.

Los estudios fitogeográficos son importantes para el análisis y la explicación de los patrones de distribución espacial y temporal de las especies vegetales, para la comprensión de los cambios en su distribución actual y pasada (Myers y Giller, 1988; Cox y Moore, 1993) y para determinar los factores del medio relacionados a esos patrones de distribución (Brown y Lomolino, 1998). Así, los grupos biológicos que presentan patrones de distribución comunes pueden ser ubicados en unidades biogeográficas concretas, las cuales podrían ser clasificadas y relacionadas a variables ambientales. Lo anterior permitiría el conocimiento para entender los límites climáticos de las especies o su potencial evolutivo (Weins *et al.*, 1986).

Los análisis biogeográficos se sustentan en métodos descriptivos junto con mapas de distribución de especies, pero también se han usado métodos multivariados de clasificación y ordenación (Kent, 2006), que consisten en el registro de taxones en unidades geográficas y la subsecuente relación con factores ambientales (McLaughlin, 1994; Birks, 2008). En México, métodos multivariados han sido usados para precisar los patrones de distribución de distintos taxones, tal como en los estudios de Kohlmann y Sánchez (1984) en *Bursera*, Nabhan (1990) en *Phaseolus* silvestres, y Martínez (1995), quien mediante clasificación y ordenación analizó la fitogeografía de las especies espontáneas de *Phaseolus* de México y Guatemala. En otros entornos,

Myklestad y Birks (1993) aplicaron métodos multivariados para analizar los patrones de distribución de *Salix* L. en Europa; Francisco-Ortega *et al.*, (1994), estudiaron la fitogeografía de *Chamaecytisus proliferus* (L.) Link., y Gómez-González *et al.*, (2004) analizaron el patrón biogeográfico de las especies de la tribu *Cytiseae* en la Península Ibérica, con el uso de procedimientos multivariados.

Las especies silvestres de papa pertenecen a la sección *Petota* Dumortier del género *Solanum* L., las cuales se distribuyen, de manera natural, desde el suroeste de los EEUU hasta el sur de Chile (Hijmans y Spooner, 2001; Hijmans *et al.*, 2002); con 27 taxones en México (Spooner *et al.*, 2004).

PALABRAS CLAVE / Fitogeografía / México / Ordenación / Papas Silvestres / *Solanum* /

Recibido: 03/09/2010. Modificado: 17/04/2011. Aceptado: 20/04/2012.

Mario Luna-Cavazos. Biólogo, Universidad Autónoma de Nuevo León, México. M.C., Colegio de Postgraduados (COLPOS), México. Doctor en Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Investigador, Colegio de Postgraduados, México. Dirección: Botánica, COLPOS, Campus Montecillo. Km 35.5 Carretera México-Texcoco, Montecillo, Texcoco, Estado de México. 56230. México. e-mail: mluna@colpos.mx

Angélica Romero-Manzanares. Bióloga, Universidad Autónoma del Estado de Morelos, México. M.C., COLPOS, México. Doctora en Ciencias, UNAM, México. Investigadora, COLPOS, México.

Edmundo García-Moya. Ingeniero Agrónomo, Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro, México. M.S., University of California, Riverside, EEUU. Ph.D., Oregon State University, EEUU. Profesor Investigador, COLPOS, México

TABLA I
NÚMERO DE REGISTROS TOTALES, NIVEL ALTITUDINAL Y PROVINCIAS
PRINCIPALES DONDE SE DISTRIBUYEN LAS ESPECIES DE *Solanum*
TUBEROSOS DE ESTE ESTUDIO

Especie	Acrónimo	Nº de registros	Altitud (msnm)	Provincias principales*
<i>S. agrimonifolium</i> Rydb.	agr	22	1400-2370	LACH, SOCO
<i>S. bulbocastanum</i> Dunal	blb	192	1030-3360	EV, SMS, LACH
<i>S. cardiophyllum</i> Lindl.	cph	132	1050-3070	EV, AS
<i>S. clarum</i> Correll	clr	4	1900-2100	SOCO
<i>S. demissum</i> Lindl.	dms	269	1200-3450	EV, SMS
<i>S. ehrenbergii</i> (Bitter) Rydb.	ehr	139	1100-2500	AS, EV
<i>S.x edinense</i> Berthault	edn	39	1860-3430	EV
<i>S. guerreroense</i> Correll	grr	2	1200-1300	SMS
<i>S. hintonii</i> Correll	hnt	5	1300-2160	EV
<i>S. hjertingii</i> Hawkes	hjt	34	1030-2570	AN, SMOR
<i>S. hougasii</i> Correll	hou	46	1070-2625	EV
<i>S. iopetalum</i> (Bitter) Hawkes	iop	158	1070-3360	EV, SMS
<i>S. jamesii</i> Torr.	jam	5	1525-2130	AN, AS
<i>S. lesteri</i> Hawkes & Hjert.	les	5	1740-2390	SMS
<i>S. morelliforme</i> Bitter & Münch	mrl	54	1050-2715	EV, SMOR, LACH
<i>S.x michoacanum</i> (Bitter) Rydb.	mch	10	1945-2160	EV
<i>S. oxycarpum</i> Schiede	oxc	41	1280-2545	SMOR, OAX
<i>S. pinnatisectum</i> Dunal	pnt	56	1150-2260	AS, EV
<i>S. polyadenium</i> Greenm.	pld	54	1070-2740	EV, SMOR
<i>S.x sambucinum</i> Rydb.	smb	21	1720-2370	AS, EV
<i>S. schenckii</i> Bitter	snk	22	1600-2715	SMS, EV
<i>S. stenophyllidium</i> Bitter	sph	68	1250-2725	SMOC, AN, AS
<i>S. stoloniferum</i> Schltdl.	sto	493	1070-3360	EV, SMOC, AN, AS
<i>S. tarnii</i> Hawkes & Hjert.	trn	12	1465-2175	SMOR, AS
<i>S. trifidum</i> Correll	trf	66	1070-2570	EV
<i>S.x vallis-mexici</i> Juz.	vll	20	2240-3020	EV
<i>S. verrucosum</i> Schltdl.	ver	260	1070-3430	EV, SMOR, AS

* Acrónimos de acuerdo con las provincias mencionadas en la Figura 3.

México constituye un importante centro de variabilidad de especies silvestres de papa, las cuales han sido registradas en muchas regiones del país (Correll, 1962; Hawkes, 1990; Hijmans y Spooner, 2001; Spooner *et al.*, 2004). Los tubérculos de papas silvestres son de importancia económica pues desde tiempos antiguos han sido usados como alimento (Correll, 1962). En México, las especies de las cuales se tiene la certeza de que sus tubérculos son consumidos y comercializados son *S. cardiophyllum* y *S. ehrenbergii* (Luna-Cavazos y García-Moya, 1989; Hawkes, 1990; Villa-Vázquez y Rodríguez, 2010). Distintas especies de *Solanum* tuberosos mexicanos constituyen un reservorio de germoplasma potencialmente útil en programas de fitomejoramiento para la papa cultivada *S. tuberosum* L., pues en varias de ellas se han detectado características de resistencia a virus, hongos como el tizón tardío de la papa (*Phytophthora infestans* (Mont.) De Bary), a nemátodos como *Meloidogone* spp. y *Globodera pallida* Stone, al ataque de insectos como el escarabajo colorado de la papa (*Leptinotarsa decemlineata* Say) y áfidos (*Myzus persicae* Sulzer), así como tolerancia a condiciones climáticas extremas, ya sea heladas o altas temperaturas (Spooner

et al., 1991; Thieme *et al.*, 1997; Ramon y Hanneman, 2002).

Respecto a la distribución geográfica de las papas silvestres mexicanas, Hijmans y Spooner (2001) cuantificaron su distribución en México. En otros estudios, como los de Correll (1962), Hawkes (1966, 1978, 1990) y Spooner *et al.* (2004), se describe la taxonomía, así como la distribución geográfica y condiciones ecológicas generales donde existen estas especies; sin embargo, no existen estudios en los que se aborde la relación entre los patrones de distribución de las especies de papa silvestre mexicanas con los factores físicos de su entorno.

Dada la importancia de las especies tuberosas silvestres de *Solanum*, su estudio fitogeográfico permitiría la exploración de estos recursos vegetales potencialmente útiles, de los cuales es necesario conocer su distribución geográfica y condiciones ecológicas donde habitan como medio para su aprovechamiento sustentable. Así, el objetivo de este estudio fue el definir e interpretar, con base en un análisis numérico multivariable, los patrones de distribución de las especies tuberosas silvestres mexicanas de *Solanum* y relacionarlos con las condiciones de su entorno ecológico.

Materiales y Métodos

Recopilación de datos de distribución

El análisis de la distribución geográfica de los *Solanum* tuberosos de México se basó en la información de recolectas efectuadas por los autores, en los especímenes de papas silvestres depositados en los herbarios CHAPA, ENCB, IBUG, MEXU y LL (acrónimos según Holmgren *et al.*, 1990), y se consultaron las bases de datos para México contenidas en: www.diva-gis.org/docs/diva_ex1_data.zip; y Solanaceae Source (www.nhm.ac.uk). La muestra consistió de 2229 registros, de 27 taxones mexicanos (Tabla I) según Spooner *et al.* (2004), que contenían datos geográficos precisos. Dado que las papas silvestres mexicanas proliferan mayormente en las zonas altas del país, el estudio se restringe a recolectas documentadas por arriba de los 1000msnm. Las localidades cuyas coordenadas geográficas no estaban indicadas fueron georeferenciadas con base en los mapas de provincias, regiones y subregiones terrestres de México, escala 1:1000000 (Cuanalo *et al.*, 1989). Los datos de latitud y longitud, en grados decimales de cada recolecta, fueron usados conforme a los procedimientos de DIVA-GIS versión 7.1.7 (Hijmans *et al.*, 2005) para generar coberturas de puntos para cada taxón de *Solanum* considerado, las cuales se superpusieron en las unidades geográficas (UG) representadas por las regiones naturales de México (Cervantes-Zamora *et al.*, 1990), elaborando de esa manera los mapas de distribución y riqueza de especies.

Datos climáticos, topográficos y geográficos

Se registraron 10 variables, siete de las cuales fueron obtenidas a partir de *WorldClim Global Climate GIS database* (Hijmans *et al.*, 2004), para cada localidad. Las variables registradas fueron: altitud (msnm), temperatura (°C) media anual, media del trimestre más húmedo y media del trimestre más seco, precipitación (mm) anual, del trimestre más seco y del trimestre más cálido. Cada una de las variables se evaluó como el promedio de los valores en los n registros de localidades por cada taxon, en la respectiva UG. Las variables de latitud y longitud se incluyeron siguiendo este último procedimiento. Finalmente, con el uso de las variables de temperatura media anual y precipitación anual, fue elaborado un índice de aridez para cada UG (De Martonne, 1926).

Análisis multivariable de la distribución geográfica

El análisis cuantitativo se sustentó en el número de registros totales de

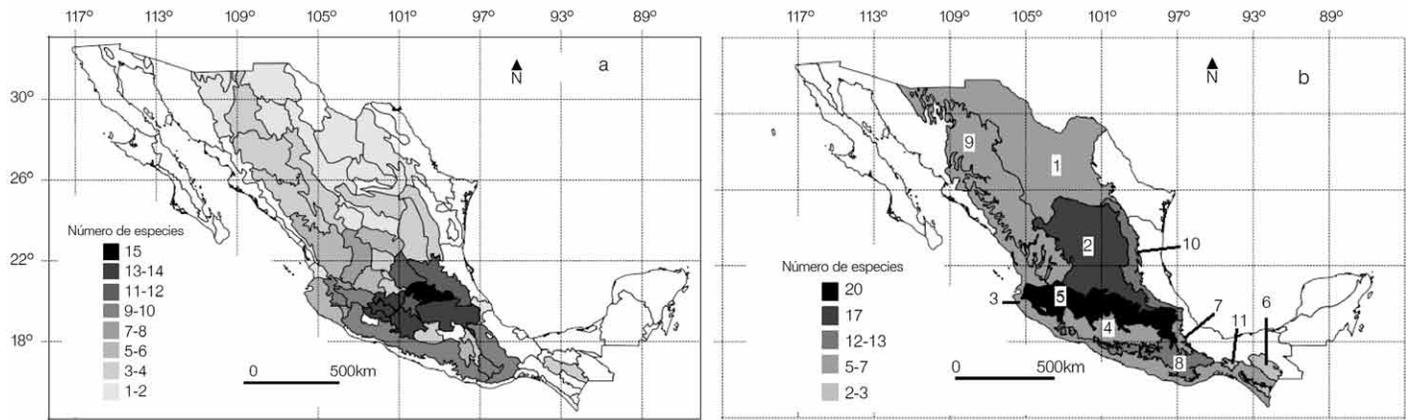


Figura 1. a: riqueza de especies de *Solanum tuberosum* en 49 regiones naturales de México, b: riqueza de especies de *Solanum tuberosum* en las provincias biogeográficas de México. 1: Altiplano Norte, 2: Altiplano Sur, 3: Costa del Pacífico, 4: Depresión del Balsas, 5: Eje Volcánico, 6: Los Altos de Chiapas, 7: Oaxaca, 8: Sierra Madre del Sur, 9: Sierra Madre Occidental, 10: Sierra Madre Oriental, 11: Soconusco.

cada taxón de *Solanum* en las UG (Tabla I). Con esta información se generó una matriz de datos de 27 taxones y 49 UG, siendo estas últimas las regiones donde se registró al menos un taxón de *Solanum*, lo que sirvió de base para efectuar los análisis multivariantes. Se aplicaron dos métodos complementarios con el propósito de establecer las similitudes en la distribución de los taxones y su relación con los factores del medio (Palmer, 1993), a saber: a) clasificación, para agrupar a las unidades geográficas y sus taxones característicos, y b) ordenación, para interpretar la distribución de los taxones en función de variables ambientales.

Clasificación por TWINSpan

Las áreas de distribución de papa silvestre fueron clasificadas con el uso de TWINSpan (Hill, 1979) para detectar los patrones generales en la distribución que puedan subsecuentemente ser relacionados con diferencias en el ambiente (Gauch y Whittaker, 1981). TWINSpan genera una jerarquía en el agrupamiento, en el cual se esperarían mayores diferencias en los primeros niveles de división, que posiblemente revelen los principales gradientes ambientales.

Análisis canónico de correspondencias (ACC)

Se aplicó ACC para relacionar las variables geográficas y del clima con los patrones de distribución geográfica de *Solanum*, de acuerdo con los procedimientos de ter Braak (1986); en este caso se relacionó la matriz de UG y especies con otra matriz elaborada con UG y variables ecológicas, con el propósito de examinar la importancia de esas variables para explicar los patrones de distribución de los *Solanum tuberosum*. La matriz final de UG y variables incluyó sólo nueve atributos del medio, ya

que un análisis previo de correlación simple indicó una alta correlación entre la precipitación y el índice de aridez, y esta última fue eliminada del análisis para evitar efectos de colinealidad. Las variables fueron estandarizadas por transformación logarítmica antes de proceder al análisis (McCune y Mefford, 1999). Para determinar la significación estadística del efecto de las variables ambientales, se hizo una prueba de permutación de Montecarlo incluida en el propio análisis de ACC. Los procedimientos TWINSpan y ACC fueron efectuados con el programa PC-ORD (McCune y Mefford, 1999).

Resultados

Distribución general y riqueza de especies

En la Figura 1a y b se muestra la distribución general de los taxones en las 49 regiones naturales y en las 11 provincias biogeográficas mexicanas catalogadas por CONABIO (1997) que contienen especies de *Solanum tuberosum*. La distribución abarca de 15° a 31°N y de 92° a 110°O, con una mayor riqueza en el Eje Volcánico y en la transición de esta provincia con el Altiplano Sur, ~20°N (Figura 2a). Las altitudes más comunes

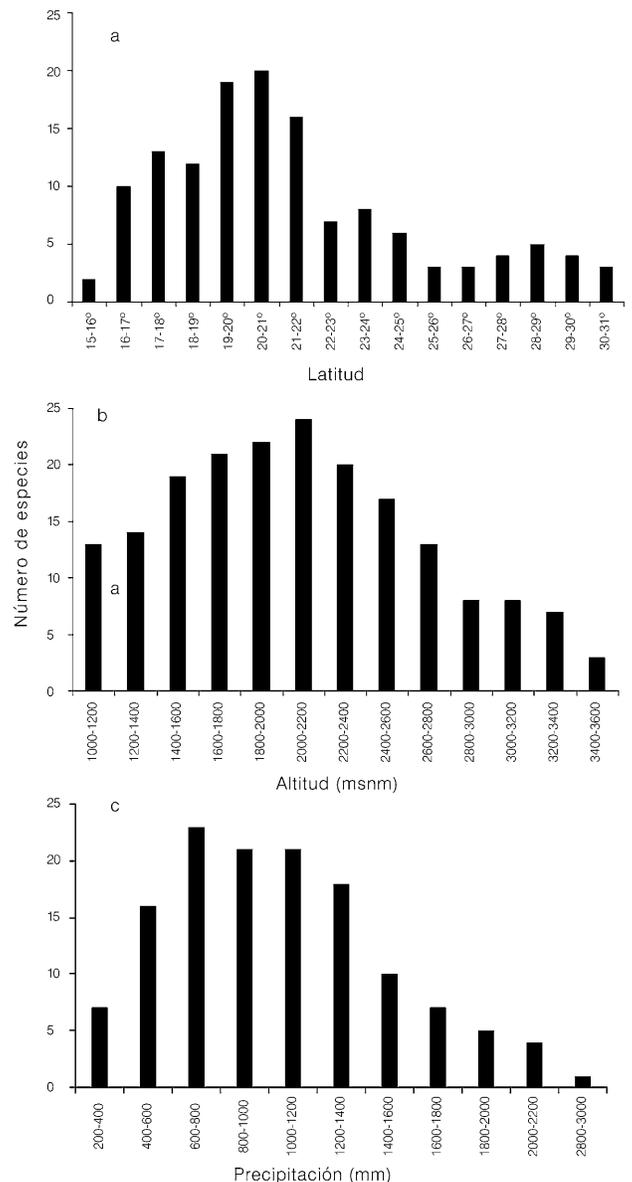


Figura 2. Número de especies de *Solanum tuberosum* con base en variables ecológicas. a: nivel latitudinal, b: nivel altitudinal, c: nivel de precipitación.

donde estos taxones ocurren son entre 1600 y 2400msnm (Figura 2b), en sitios con temperaturas medias anuales de 8,5 a 25,2°C y precipitación entre 600 y 1200mm (Figura 2c). Los *Solanum* tuberosos silvestres se encuentran frecuentemente en áreas de cultivo y en una variedad de tipos de vegetación que incluye el matorral desértico micrófilo, matorral desértico rosetófilo, matorral crasicaule, matorral submontano, mezquital, zacatal, el bosque de pino-encino, bosque de encino, bosque de oyamel, selva baja caducifolia y selva mediana subperennifolia.

El recuento de los taxones por provincia biogeográfica muestra que la mayor riqueza de especies se encuentra en las provincias Eje Volcánico (EV), Altiplano Sur (AS) y Sierra Madre del Sur (SMS) con 20, 17 y 13 taxones, respectivamente (Figura 1b). La distribución de los taxones en regiones naturales indica que en las denominadas Llanuras y Sierras de Querétaro e Hidalgo, Lagos y Volcanes del Anáhuac, Neovolcánica Tarasca y Depre-

sión del Balsas (DB), con 15, 14, 14 y 14 taxones cada una; éstas tienen la particularidad de ser regiones que en toda su extensión o

buna parte de ella pertenece a la provincia del EV y zonas adyacentes del sur del AS, occidente de la Sierra Madre Oriental (SMO) y norte de la DB. Otras regiones diversas son Sierras y Bajíos Michoacanos, perteneciente al EV y Karst Huasteco (KH) de la provincia SMO, con 13 y 12 taxones cada una, así como Sierras y Llanuras del Norte de Guanajuato, ubicada en el AS, y Mil Cumbres, localizada en el EV, ambas con 11 especies registradas.

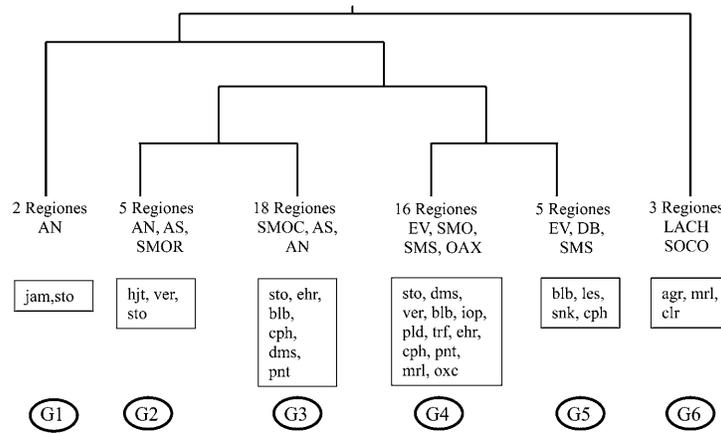


Figura 3. Clasificación por TWINSpan de las 49 regiones naturales donde se distribuyen los *Solanum* tuberosos silvestres de México. Se presenta el número de regiones por grupo y la provincia a la que pertenecen. AN: Altiplano Norte, AS: Altiplano Sur, DB: Depresión del Balsas, EV: Eje Volcánico, LACH: Los Altos de Chiapas, OAX: Oaxaca, SMS: Sierra Madre del Sur, SMOC: Sierra Madre Occidental, SMOR: Sierra Madre Oriental, SOCO: Soconusco. Los acrónimos en los recuadros se explican en la Tabla I, y corresponden con las especies características del respectivo grupo. Los números dentro de los óvalos indican los grupos formados por el análisis TWINSpan.

Clasificación por TWINSpan

Las 49 regiones naturales formaron seis grupos (G; Figura 3) y al ser ubicadas en las provincias biogeográficas de CONABIO (1997) y rela-

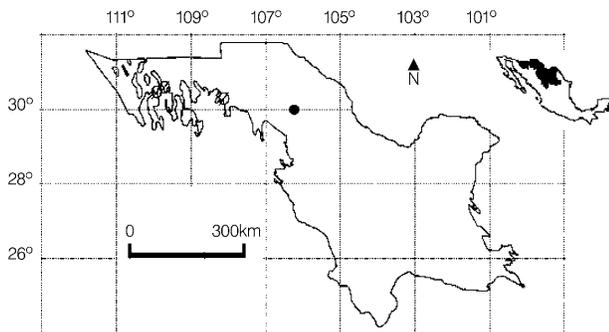


Figura 4. Distribución de las especies del grupo 1, derivado del análisis TWINSpan. ◊: *Solanum jamesii*, ●: *Solanum stoloniferum*.

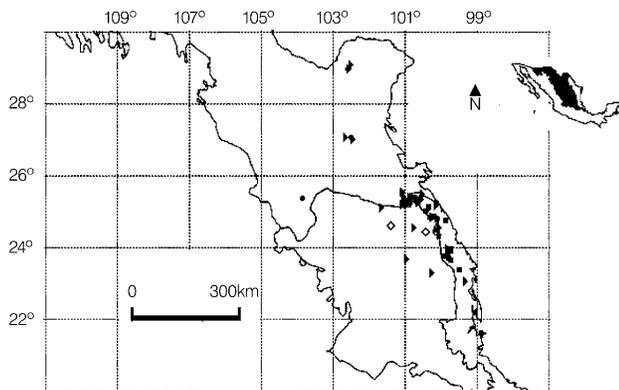


Figura 5. Distribución de las especies del grupo 2, derivado del análisis TWINSpan. ◊: *S. ehrenbergii*, ►: *S. hjertingii*, ●: *S. stoloniferum*, ■: *S. verrucosum*.

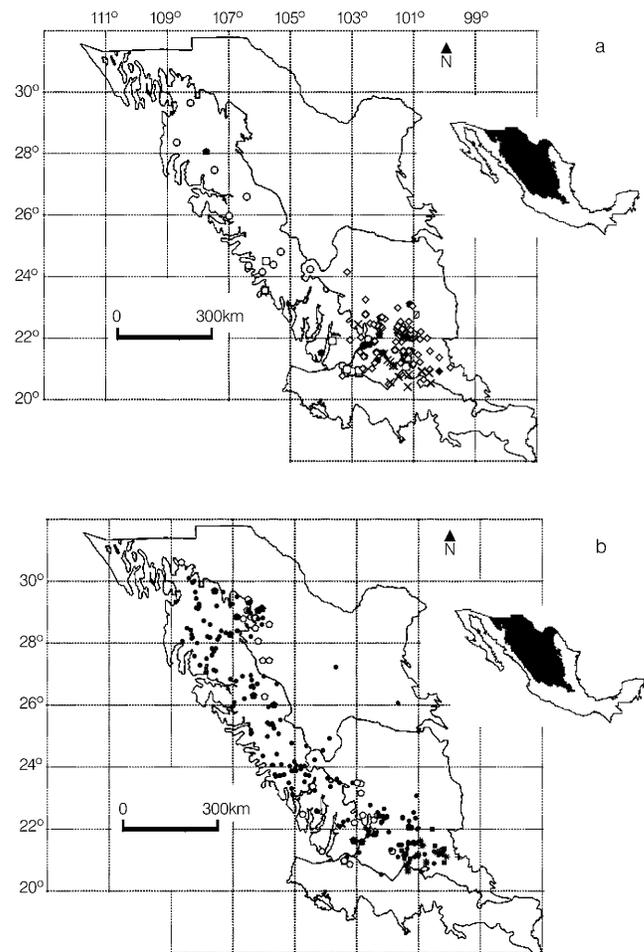


Figura 6. Distribución de las especies del grupo 3, derivado del análisis TWINSpan.

a. ◊: *S. bulbocastanum*, ●: *S. cardiophyllum*, ○: *S. demissum*, ◊: *S. ehrenbergii*, ◆: *S. iopetalum*, ◊: *S. jamesii*, ×: *S. pinnatisectum*.
b. +: *S. schenckii*, ◊: *S. stenophyllidium*, ●: *S. stoloniferum*, ■: *S. verrucosum*, *: *S. x edinense*, >: *S. x sambucinum*.

cionar los taxones característicos de esas regiones, mostraron la disposición siguiente. El G1 incluye dos regiones del Altiplano Norte (AN), caracterizadas por *Solanum jamesii* y *S. stoloniferum* (Figura 4). El G2 es formado por cinco regiones, donde *S. hjertingii*, *S. verrucosum* y *S. stoloniferum* son los taxones característicos (Figura 5). El G3 está constituido por 18 regiones localizadas principalmente en los límites de las provincias Sierra Madre Occidental (SMOC), AN y AS, donde *S. stoloniferum*, *S. ehrenbergii*, *S. bulbocastanum*, *S. cardiophyllum*, *S. demissum* y *S. pinnatisectum* son los taxones más frecuentes (Figura 6a y b). El G4 está formado por 16 regiones que relacionan las provincias EV, SMO, Sierra Madre del Sur (SMS) y Oaxaca (OAX), y las especies características de esa zona son *S. demissum* y *S. verrucosum* como principales, pero también *S. stoloniferum*, *S. bulbocastanum*, *S. iopetalum*, *S. polyadenium*, *S. trifidum* y *S. oxycarpum* son taxones comunes (Figura 7a y b). El G5 está representado por cinco regiones del EV, DB y SMS, cuyos taxones más frecuentes son *S. bulbocastanum*, *S. lesteri* y *S. schenckii* (Figura 8). Por último, el G6 incluye tres regiones del sur de México de las provincias Los Altos de Chiapas (LACH) y Soconusco (SOC), donde *S. agrimonifolium* es la especie más característica, con *S. morelliforme* como una especie común y *S. bulbocastanum* y *S. clarum* menos frecuentes (Figura 9).

Análisis canónico de correspondencia

Los primeros tres ejes del ACC explicaron, en conjunto, el 28,2% de la variación de los datos, con el 11,6, 9,4 y

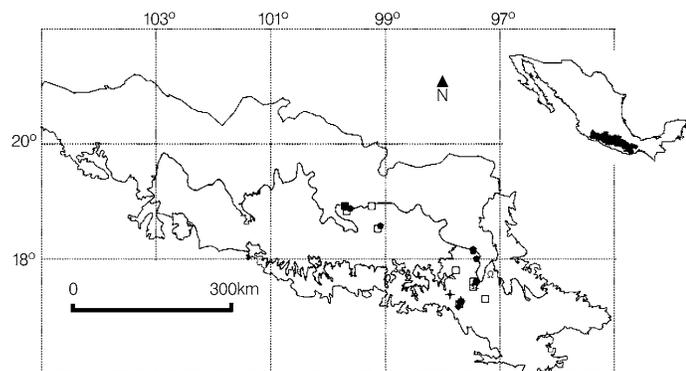


Figura 8. Distribución de las especies del grupo 5, derivado del análisis TWINSpan. □: *S. bulbocastanum*, ●: *S. cardiophyllum*, ◆: *S. iopetalum*, Ω: *S. lesteri*, +: *S. schenckii*, ●: *S. stoloniferum*.

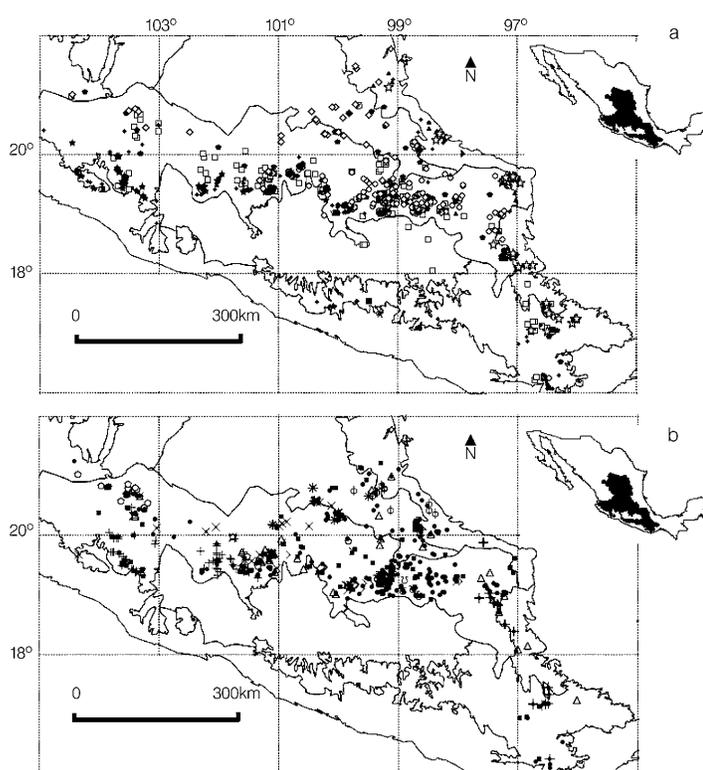


Figura 7. Distribución de las especies del grupo 4, derivado del análisis TWINSpan.

a. □: *S. bulbocastanum*, ●: *S. cardiophyllum*, ○: *S. demissum*, ◇: *S. ehrenbergii*, X: *S. guerreroense*, ∇: *S. hintonii*, ►: *S. hjertingii*, ★: *S. hougasii*, ◆: *S. iopetalum*, ◊: *S. jamesii*, Ω: *S. lesteri*, ▲: *S. morelliforme*, ☆: *S. oxycarpum*.
b. ×: *S. pinnatisectum*, △: *S. polyadenium*, +: *S. schenckii*, ○: *S. stenophyllidium*, ●: *S. stoloniferum*, ◊: *S. tarnii*, +: *S. trifidum*, ■: *S. verrucosum*, >: *S. x edinense*, ▲: *S. x michoacanum*, *: *S. x sambucinum*, ∩: *S. x vallis-mexicis*.

7,3% respectivamente. La importancia relativa de las variables ambientales en la ordenación, es mostrada en la Figura 10 y en la Tabla II.

El primer eje se relaciona con longitud geográfica, donde en el extremo derecho del eje se sitúan regiones naturales y taxones de LACH y SOC, ubicadas alrededor de 92 y 93°O y con alta precipitación, cuyo promedio es de 1350mm. Están representadas por especies tales como *S. agrimonifolium* y *S. clarum*. Enseguida se ubica un conjunto de regiones del oriente de EV, SMOR, SMS y OAX, localizadas entre 97 y 100°O, con promedios de precipitación de 990mm; estas regiones están representadas por *S. lesteri*, *S. schenckii*, *S. oxycarpum* y *S. morelliforme* como las más comunes. Luego se encuentra un grupo de regiones del occidente de EV y siguiendo la di-

rección del gradiente, se ubican regiones pertenecientes a AN, AS y SMOC, localizadas entre 102 y 106°O, con 540mm, en promedio, de precipitación; este conjunto es caracterizado por especies comunes del centro de México como *S. stoloniferum*, *S. bulbocastanum*, *S. demissum*, *S. cardiophyllum*, *S. ehrenbergii* y *S. iopetalum* entre las más frecuentes. El segundo eje está relacionado principalmente con gradientes latitudinal y de precipitación, pues diferencian básicamente UGs y especies propias de zonas secas pertenecientes a AN y el norte de SMOC, caracterizadas por especies tales como *S. hjertingii*, *S. jamesii*, *S. stenophyllidium* y *S. ehrenbergii*, para en seguida continuar hacia regiones de AS y su transición a EV; en el extremo superior de este eje se ubican UGs del EV, así como de SMOR y SMS, caracterizadas por las especies *S. hougasii*, *S. trifidum*, *S. michoacanum*, *S. guerreroense*, *S. polyadenium* y *S. iopetalum* entre las más comunes.

Discusión

El análisis descriptivo de la distribución de las papas silvestres en México ha permitido visualizar la amplitud de distribución de esas especies. Los mapas

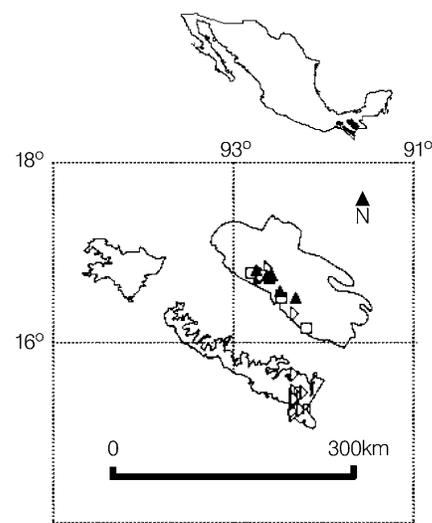


Figura 9. Distribución de las especies del grupo 6, derivado del análisis TWINSpan. ▷: *S. agrimonifolium*, □: *S. bulbocastanum*, II: *S. clarum*, ▲: *S. morelliforme*.

de distribución permitieron identificar que las UG del centro de México contienen la mayor riqueza de especies de *Solanum* tuberosos, lo cual fue reportado por Hijmans y Spooner (2001), quienes mencionan una riqueza de especies particularmente alta en la región montañosa del centro de México, alrededor de los 20°N. La diversidad en esa zona está relacionada con un alto número de especies poliploides, pues de acuerdo con Hijmans *et al.* (2007) los cinco niveles de ploidía reconocidos en las papas silvestres coocurren allí, en un área de 100km². La provincia SMOC es también una región importante de riqueza de papas silvestres, al igual que para otras especies como el caso de *Phaseolus* silvestres referido por Nabhan (1990).

La ordenación de los sitios y especies mostró un patrón de distribución latitudinal asociado con la precipitación. Aun cuando los resultados de la ordenación muestran un relativamente bajo porcentaje de variación explicada (28,2%), ter Braak (1990) menciona que los datos de abundancia o de presencia-ausencia producen porcentajes bajos de varianza, ya que éstos son bastante heterogéneos. El mismo autor, al igual que Peck (2010), concuerdan en que un análisis de ordenación que explica sólo un bajo porcentaje de varianza puede ser bastante informativo. Esto pudo ser corroborado por las pruebas de permutación de Montecarlo efectuadas, que resultaron significativas ($p=0,01$) entre la relación especies-ambiente y los ejes de ordenación, lo que indicaría, de acuerdo con Peck (2010), que los patrones de distribución de las especies de *Solanum* se encuentran significativamente relacionados con las variables ecológicas estudiadas. También pudo observarse la relación entre las UG de distintas provincias fisiográficas que mantienen cercanía entre ellas, caso específico de AN-AS, AN-SMOC o AS-SMOC y las regiones naturales del EV; es de notar también que algunas regiones naturales de SMS y OAX son más cercanas con aquellas del sur y sureste del EV. En el extremo positivo del eje uno de ordenación se ubicaron las provincias del sur de México correspondientes a LACH y SOC. Es probable que la cercanía geográfica entre las regiones de los distintos agrupamientos observados sea un indicio de condiciones climáticas comunes que favorecen la dispersión de taxones entre ellas; así, un conjunto característico en el patrón de distribución de *Solanum* lo constituyó el formado por regiones naturales pertenecientes entre

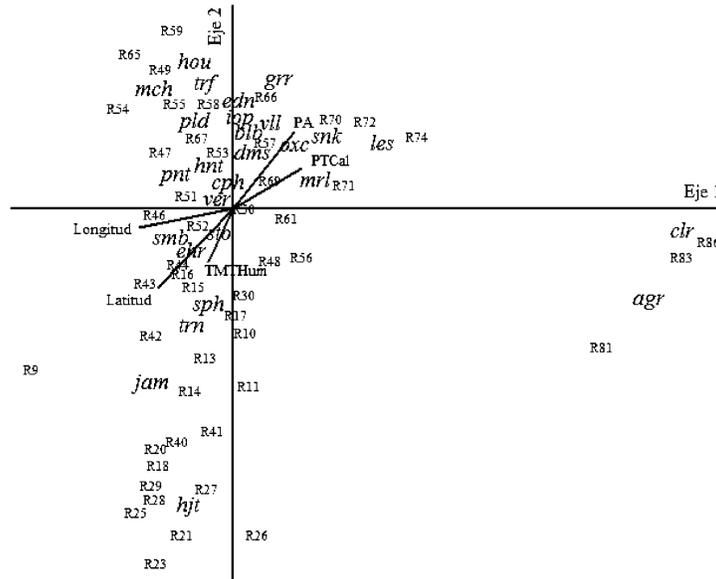


Figura 10. Análisis canónico de correspondencia de la relación entre las 49 regiones naturales estudiadas y especies, con las variables que mejor explicaron los patrones de distribución de *Solanum* tuberosos silvestres de México. Los acrónimos de las especies corresponden con aquellos de la Tabla I. R1 a R86 son los números originales de las regiones delimitadas en Cervantes-Zamora *et al.* (1990). PA: precipitación anual, PTCal: precipitación del trimestre cálido, TMTHum: temperatura media del trimestre húmedo.

AS-SMOC, semejante a lo observado por Martínez (1995) al analizar la distribución geográfica de *Phaseolus* silvestres mexicanos. Es notable el conjunto formado por las regiones naturales pertenecientes a AS y EV, lo cual puede ser considerado como una zona de transición, importante en el sentido fitogeográfico, ya que son zonas de convergencia de distintas condiciones de clima donde entran en contacto elementos bióticos con historias evolutivas diferentes (Escalante, 2009).

Algunas regiones de EV y el sur de SMOR, fueron más cercanas a regiones de SMS, y esta última más relacionada con OAX, lo que indica que comparten un mayor

TABLA II
CORRELACIONES ENTRE LAS NUEVE VARIABLES AMBIENTALES Y LOS EJES DE ORDENACIÓN, DERIVADAS DEL ANÁLISIS CANÓNICO DE CORRESPONDENCIA

Variable	Eje 1	Eje 2	Eje 3
Latitud	-0,644	-0,670	0,150
Longitud	-0,799	-0,157	0,236
Altitud	0,090	0,256	-0,438
TMA	-0,048	-0,075	0,175
TMTH	-0,213	-0,448	0,308
TMTS	-0,025	0,166	0,364
PA	0,517	0,649	-0,063
PTS	0,280	-0,159	-0,131
PTC	0,583	0,335	0,093

TMA: temperatura media anual, TMTH: temperatura media del trimestre húmedo, TMTS: temperatura media del trimestre seco, PA: precipitación anual, PTS: precipitación del trimestre seco, PTC: precipitación del trimestre cálido.

número de especies entre ellas. De acuerdo con Martínez (1995), EV y SMS formaron un corredor biológico de dispersión de especies de *Phaseolus*. Finalmente, un conjunto que mostró la menor semejanza con el resto de las UG es el formado por regiones de las provincias LACH y SOC, ubicadas al sur de México. De acuerdo con Tuomisto *et al.* (2003) y Soininen *et al.* (2007), la semejanza biológica entre localidades decrece con la distancia geográfica, lo cual probablemente explica la poca relación de las regiones naturales del sur de México, con el resto de las UG, y la mayor relación entre regiones y provincias geográficamente cercanas. Soininen *et al.*, (2007) agregan que la disminución en la semejanza florística entre sitios se relaciona con diferencias en el entorno ecológico que limitan la capacidad de las especies para prosperar en diferentes condiciones ambientales, como lo corroboran Gilbert y Lechowicz (2004). Sin embargo, aún cuando los ambientes de las diferentes localidades puedan ser relativamente homogéneos, como puede ser el caso de las condiciones de AN y AS, las diferencias en la flora de papas silvestres entre las UG de esas provincias puede estar condicionada por la capacidad de dispersión de las especies, ya que cuando ésta es limitada, ocasionaría una disminución de la semejanza entre ellas (Hubell, 2001).

Es importante el agrupamiento de especies según su presencia en las UG, pues de acuerdo con Jardine (1972), la concordancia en la distribución geográfica permite configurar centros de especiación y dispersión de taxones; un razonamiento relevante en el caso de EV, donde se concentra un mayor número de especies de *Solanum* tuberosos, que hacen de esta provincia biogeográfica un centro de diversidad de papas silvestres.

Varias especies son altamente endémicas pues restringen su distribución a una sola UG, como es el caso de *Solanum clarum*, *S. guerreroense*, *S. hintonii*, *S. lesteri* y *S. x michoacanum*. Al respecto, Rzedowski (1993) menciona que en México el endemismo de la flora se concentra principalmente en regiones de clima seco, pero, en el caso de los *Solanum* tuberosos, estos habitan en climas templados a húmedos, por lo que es probable que la limitante en la distribución de esas especies se debe a otro tipo de factores, quizá la capacidad de dispersión, o la especificidad a condiciones edáficas. Sin embargo, en el caso de EV, debe

considerarse que esta importante provincia biogeográfica es de formación relativamente reciente ya que su configuración actual finalizó en el Holoceno (Morrone, 2005) y ha constituido un evento vicariante importante para muchos taxones (Marshall y Liebher, 2000). Así, el notable endemismo de *Solanum tuberosum* en ese entorno se debe posiblemente a que esos taxones aún no alcanzan su máxima capacidad de dispersión o de colonización hacia nuevos hábitat. La identificación de las áreas de endemismo es importante para documentar los patrones de diversidad biológica (Morrone y Espinosa, 1998) con el fin de implementar mecanismos de conservación y uso sustentable de especies útiles.

Diversas especies de papa silvestre, tales como *S. stoloniferum*, *S. bulbocastanum*, y *S. demissum*, presentan distribución al norte y al sur de EV, quizá porque esas especies son tolerantes a los diversos microclimas de esta provincia, en la cual inciden climas secos del norte y otros más húmedos del sur de México (Ferrusquía-Villafranca, 1993). Esas condiciones de clima probablemente favorecen la creación de diversos hábitat que facilitan la dispersión de las especies mencionadas. En adición a lo anterior, Rzedowski (1978) menciona que EV contiene elementos de la flora del norte y del sur de México, lo que incrementa la diversidad de esa provincia fisiográfica. Otras especies extienden su área de distribución más allá de las fronteras norte y sur de México. En el primer caso, *S. jamesii*, se distribuye desde el suroeste de EEUU hasta el centro y norte de México. En el segundo caso, *S. demissum*, *S. bulbocastanum* y *S. clarum*, se encuentran hasta Guatemala, mientras que *S. agrimonifolium* y *S. morelliforme* se localizan hasta Honduras (Spooner y Hijmans, 2001), lo cual posiblemente significa que presentan potencial para dispersión a larga distancia de semillas que dan como resultado colonizaciones exitosas (Spooner *et al.*, 1995). *S. agrimonifolium* y *S. oxycarpum* son los únicos dos representantes, de 40 taxones, de la serie *Conicibaccata* (Hawkes, 1990) encontrados en México; dicho grupo tiene una distribución principalmente en Sudamérica, desde Colombia y Venezuela hasta Bolivia. De acuerdo con Morrone (2005), la formación del Istmo de Panamá en el Plioceno permitió la dispersión biótica entre América Central y del Sur, lo cual permite comprender como pudieron llegar elementos bióticos neotropicales de América del Sur a México, un hecho que Rzedowski (1978) documentó al describir los posibles orígenes de la flora mexicana. Este autor describió un componente florístico meridional que incluye taxones neotropicales relacionados con elementos centroamericanos y sudamericanos que constituyen el mayor porcentaje de la flora del país. La re-

lación fitogeográfica que *S. agrimonifolium* mantiene con *S. clarum* se debe probablemente a su afinidad por ambientes húmedos donde ambas coexisten; ya que, como lo mencionan Gómez-González *et al.* (2004), el agrupamiento estrecho entre taxones indica respuestas semejantes a factores ecológicos que determinan su distribución.

Debe considerarse también que la distribución de algunas especies como *S. cardiophyllum* y *S. ehrenbergii* se relacione con el factor humano, pues ambos taxones son favorecidos y auspiciados debido a sus tubérculos comestibles, siendo frecuentemente transportados hacia diferentes áreas de cultivo para su propagación (Luna-Cavazos y García Moya, 1989), o bien son cultivados (Villa-Vázquez y Rodríguez, 2010). Lo anterior coincide con lo ocurrido con otras Solanáceas, como es el caso de *Datura innoxia* (Luna-Cavazos, 2001) especie frecuentemente auspiciada en comunidades rurales por su uso en medicina tradicional. Consideramos que los patrones de distribución analizados en este estudio y su relación con factores del medio contribuyen a comprender la fitogeografía de este grupo de plantas mexicanas y aportan elementos para favorecer su aprovechamiento racional y conservación.

REFERENCIAS

- Birks HJB (2008) Ordination -an ever-expanding toolkit for ecologists? *Bull. Br. Ecol. Soc.* 39: 31-33.
- Brown HB, Lomolino MV (1998) *Biogeography*. 2nd ed. Sinauer. Sunderland, MA, EEUU. 560 pp.
- Cervantes-Zamora Y, Cornejo-Olguin SL, Lucero-Márquez R, Espinosa-Rodríguez JM, Miranda-Viquez E, Pineda-Velázquez A (1990) Clasificación de regiones naturales de México. IV.10.2. *Atlas Nacional de México*. Vol.II. Escala 1:4000000. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.
- CONABIO (1997) *Provincias Biogeográficas de México*. Escala 1:4000000. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D.F.
- Correll DS (1962) *The Potato and its Wild Relatives*. Texas Research Foundation. Renner, TX, EEUU. 606 pp.
- Cox CB, Moore PD (1993) *Biogeography: an Ecological and Evolutionary Approach*. Blackwell. Oxford, RU. 234 pp.
- Cuanalo H, Ojeda E, Santos A, Ortiz CA (1989) *Provincias, Regiones y Subregiones Terrestres de México*. Colegio de Postgraduados. Chapingo, México. 624 pp.
- De Martonne E (1926) Aréisme et indices d'aridité. *Compt. Rend. Acad. Sci. Par.* 182: 1395-1398.
- Escalante T (2009) Un ensayo sobre regionalización geográfica. *Rev. Mex. Biodiv.* 80: 551-560.
- Ferrusquía-Villafranca I (1993) Geology of Mexico: A synopsis. En Ramamoorthy TP, Bye R, Lot A, Fa J (Eds.) *Biological Diversity of Mexico, Origins and Distribution*. Oxford University Press. Nueva York, EEUU. pp. 3-107.
- Francisco-Ortega J, Jackson MT, Santos-Guerra A, Fernández-Galván M, Ford-Lloyd BV (1994) The phytoecography of the *Chamaecytisus proliiferus* (L. fil.) Link (Fabaceae: Genistae) com-

- plex in the Canary Islands: a multivariate analysis. *Vegetatio* 110: 1-17.
- Gauch HG, Whittaker RH (1981) Hierarchical classification of community data. *J. Ecol.* 69: 537-557.
- Gilbert B, Lechowicz MJ (2004) Neutrality, niches and dispersal in a temperate forest understory. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 101: 7651-7656.
- Gómez-González S, Cavieres LA, Teneb EA, Arroyo J (2004) Biogeographical analysis of species of the tribe *Cytiseae* (Fabaceae) in the Iberian Peninsula and Balearic Islands. *J. Biogeogr.* 31: 1659-1671.
- Hawkes JG (1966) Modern taxonomic work on the *Solanum* species of Mexico and adjacent countries. *Am. Potato J.* 43: 81-103.
- Hawkes JG (1978) Biosystematics of the potato. En Harris PM (Ed.) *The Potato Crop*. Chapman & Hall. Londres, RU. pp. 15-69.
- Hawkes JG (1990) *The Potato: Evolution, Biodiversity And Genetic Resources*. Belhaven Press. Oxford, RU. 259 pp.
- Hijmans RJ, Spooner DM (2001) Geographic distribution of wild potato species. *Am. J. Bot.* 88: 2101-2112.
- Hijmans RJ, Spooner DM, Salas AR, Guarino A, De la Cruz J (2002) *Atlas of Wild Potatoes*. Systematic and Ecogeographic Studies on Crop Gene pools. International Plant Genetic Resources Institute # 10. Roma, Italia. 129 pp.
- Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A (2004) *The WorldClim Interpolated Global Terrestrial Climate Surfaces*. Version 1.3 Computer program available at <http://biogeob.berkeley.edu/> (Cons. 07/2009).
- Hijmans RJ, Guarino L, Jarvis A, O'Brien R, Mathur P, Bussink C, Cruz M, Barrantes I, Rojas E (2005) *DIVA-GIS A Geographic Information System for the Management and Analysis of Genetic Resources Data*. Version 7.1.7. International Potato Center and International Plant Genetic Resources Institute. Lima, Peru.
- Hijmans RJ, Gravilenko T, Stephenson S, Bamberg J, Salas A, Spooner DM (2007) Geographical and environmental range expansion through polyploidy in wild potatoes (*Solanum* section *Petota*). *Global Ecol. Biogeogr.* 16: 485-495.
- Hill MO (1979) TWINSPLAN. A Fortran Program for Arranging Multivariate Data in an Ordered Two-Way Table by Classification of the Individuals and Attributes. Cornell University. Ithaca, NY, EEUU.
- Holmgren PK, Holmgren NH, Barbett LC (1990) *Index Herbariorum. Part I: The Herbaria of the World*. New York Botanical Garden. Nueva York, EEUU. 693 pp.
- Hubbell SP (2001) *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press. Princeton, NJ, EEUU. 448 pp.
- Jardine N (1972) Computational methods in the study of plant distributions. En Valentine DH (Ed.) *Taxonomy, Phytogeography and Evolution*. Academic Press. Londres, RU. pp. 381-393.
- Kent M (2006) Numerical classification and ordination methods in biogeography. *Progr. Phys. Geogr.* 30: 399-408.
- Kohlmann B, Sánchez S (1984) Estudio aerográfico del género *Bursera* Jacq. ex L. (Burseraceae) en México: una síntesis de métodos. En Ezcurra E, Equihua M, Kohlmann B, Sánchez-Colón S (Eds.) *Métodos Cuantitativos en la Biogeografía*, Publicación N° 12. Instituto de Ecología, A.C. México, D.F. pp. 41-120.
- Luna-Cavazos M (2001) *Variación y Domesticación de Datura metel L. (Solanaceae)*. Tesis. Universidad Nacional Autónoma de México. 190 pp.
- Luna-Cavazos M, García-Moya E (1989) Recopilación del conocimiento empírico de papas ar-

- venses (*Solanum* L.) del altiplano Potosino-Zacatecano. *Acta Bot. Mex.* 8: 1-13.
- Marshall CJ, Liebherr JK (2000) Cladistic biogeography of the Mexican transition zone. *J. Biogeogr.* 27: 203-216.
- Martínez JV (1995) *Fitogeografía de los Taxones Silvestres de Phaseolus en México y Guatemala*. Tesis. Colegio de Postgraduados. Montecillo, México. 226 pp.
- McCune B, Mefford MJ (1999) *PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data*. Version 4. MjM Software Design. Glendeden Beach, OR, EEUU. 237 pp.
- McLaughlin SP (1994) Floristic plant geography: the classification of floristic areas and floristic elements. *Progr. Phys. Geogr.* 18: 185-208.
- Morrone JJ (2005) Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Rev. Mex. Biodiv.* 76: 207-252.
- Morrone JJ, Espinosa D (1998) La relevancia de los atlas biogeográficos para la conservación de la biodiversidad mexicana. *Ciencia (México)* 49: 12-16.
- Myers AA, Giller PS (1988) Process, pattern and scale in biogeography. En Myers AA, Giller PS (Eds.) *Analytical Biogeography*. Chapman & Hall. Londres, RU. pp. 3-12.
- Myklestad A, Birks HJB (1993) A numerical analysis of the distribution patterns of *Salix* L. species in Europe. *J. Biogeogr.* 20: 1-32.
- Nabhan GP (1990) *Wild Phaseolus Ecography in the Sierra Madre Occidental, Mexico: Areographic Techniques for Targeting and Conserving Species Diversity*. Systematic and Ecogeographic Studies on Crop Gene Pools # 5. International Board for Plant Genetic Resources. Roma, Italia. 35 pp.
- Palmer MW (1993) Putting things in even better order: the advantages of canonical correspondence analysis. *Ecology* 74: 2215-2230.
- Peck JE (2010) *Multivariate Analysis for Community Ecologists: Step-by-Step Using PC-ORD*. MjM Software Design. Glendeden Beach, OR, EEUU. 162 pp.
- Ramon M, Hanneman RE Jr (2002) Introgression of resistance to late blight (*Phytophthora infestans*) from *Solanum pinnatisectum* into *S. tuberosum* using embryo rescue and double pollination. *Euphytica* 127: 421-435.
- Rzedowski J (1978) *Vegetación de México*. Limusa, México. 432 p.
- Rzedowski J (1993) Diversity and origins of the phanerogamic flora of Mexico. En Ramamoorthy TP, Bye R, Lot A, Fa J (Eds.) *Biological Diversity of Mexico, Origins and Distribution*. Oxford University Press. Nueva York, EEUU. pp. 129-144.
- Soininen J, McDonald R, Hillebrand H (2007) The distance decay of similarity in ecological communities. *Ecography* 30: 3-12.
- Solanaceae Source (<http://www.nhm.ac.uk>)
- Spooner DM, Hijmans RJ (2001) Potato systematic and germplasm collecting, 1989-2000. *Am. J. Potato Res.* 78: 237-268.
- Spooner DM, Bamberg J, Hjerting JP, Gómez J (1991) Mexico, 1988 potato germplasm collecting expedition and utility of the Mexican potato species. *Am. Potato J.* 68: 29-43.
- Spooner DM, van den Berg RG, Bamberg J (1995) Examination of species boundaries of *Solanum* series *Demissa* and potentially related species in series *Acaulia* and series *Tuberosa* (sect *Petota*). *System. Bot.* 20: 295-314.
- Spooner DM, van den Berg RG, Rodríguez A, Bamberg J, Hijmans RJ, Lara-Cabrera SI (2004) Wild potatoes (*Solanum* section *Petota*) of North and Central America. *System. Bot. Monogr.* 68: 1-209.
- ter Braak CJF (1986) Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* 67: 1167-1179.
- ter Braak CJF (1990) *Update notes: CANOCO Version 3.10*. Agricultural Mathematics Group. Wageningen, Holanda. 36 pp.
- Thieme R, Darso U, Gavrilenko T, Dorokhov D, Tiemann H (1997) Production of somatic hybrids between *S. tuberosum* L. and late blight resistant Mexican wild potato species. *Euphytica* 97: 189-200.
- Tuomisto HK, Ruokolainen M, Yli-Halla M (2003) Dispersal, environmental, and floristic variation of western Amazonian forest. *Science* 299: 241-244.
- Villa-Vázquez JL, Rodríguez A (2010) Hallazgo de papas silvestres (*Solanum cardiophyllum* Lindl., *S. ehrenbergii* (Bitter) Rydb. y *S. stoloniferum* Schldt.) cultivadas en Jalisco, México. *Rev. Fitoec. Mex.* 33: 85-88.
- Weins JA, Addicott JF, Case TJ, Diamond J (1986) Overview: the importance of spatial and temporal scale in ecological investigations. En Diamond J, Case TJ (Eds.) *Community Ecology*. Harper & Row. Nueva York, EEUU. pp. 145-153.

GEOGRAPHIC DISTRIBUTION OF THE MEXICAN WILD TUBER-BEARING *Solanum*, AND ITS RELATIONSHIP WITH ENVIRONMENTAL FACTORS

Mario Luna-Cavazos, Angélica Romero-Manzanares and Edmundo García-Moya

SUMMARY

The aim of this study was to analyze the distribution patterns of the wild tuber-bearing *Solanum* L. in Mexico. Total records of 27 wild potato taxa in 49 natural regions of Mexico, were compiled, based on collection, herbarium specimens and databases. The distribution patterns of tuber-bearing *Solanum* were described; the areas of *Solanum*'s distribution were classified by using two-way indicator species analysis (TWINSpan) and then, they were related to nine climatic and geographic variables by mean of canonical correspondence analysis. The biogeographic provinces with the highest

number of taxa are Eje Volcánico, Altiplano Sur, and Sierra Madre Oriental. The species distribution is related to a latitudinal gradient associated with precipitation. Species thriving in dry areas from the Altiplano Sur rarely exceed their limits of distribution beyond the Eje Volcánico region, and the same occurs in species typical of wet areas at latitudes south of this province. However, notable cases correspond to *S. stoloniferum*, *S. bulbocastanum*, *S. iopetalum*, and *S. demissum*, which distribute both north and south of the Eje Volcánico, showing a high potential for dispersal.

DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA DE *Solanum* TUBEROSOS SILVESTRES DO MÉXICO E SUA RELAÇÃO COM FATORES DO ENTORNO

Mario Luna-Cavazos, Angélica Romero-Manzanares e Edmundo García-Moya

RESUMO

O objetivo deste trabalho foi a análise dos padrões de distribuição dos táxons silvestres tuberosos de *Solanum* L. no México. Os registros totais de 27 táxons de batata silvestre, em 49 regiões naturais do México, foram recopilados com base em coletas, espécimes de herbário e bases de dados. Descreveram-se os padrões de distribuição dos *Solanum* tuberosos, as áreas de distribuição das espécies se classificaram com two-way indicator species analysis (TWINSpan) e logo foram relacionadas com as médias de nove variáveis climáticas e geográficas mediante análise canônica de correspondência. As províncias biogeográficas

com maior número de táxons são o Eixo Vulcânico, o Altiplano Sul e a Sierra Madre Oriental. A distribuição das espécies se relaciona com uma gradiente latitudinal associada com a precipitação, onde espécies próprias de áreas secas do altiplano raramente excedem seus limites de distribuição além do Eixo Vulcânico, e o mesmo ocorre em espécies típicas de áreas mais úmidas, de latitudes ao sul desta província. No entanto, casos notáveis correspondem a *S. stoloniferum*, *S. bulbocastanum*, *S. iopetalum* e *S. demissum*, as quais se distribuem ao norte e ao sul do Eixo Vulcânico, manifestando um alto potencial de dispersão.