

RELACIONES FENÉTICAS DE LAS ESPECIES Y TAXA INFRAESPECÍFICOS COLOMBIANOS DE *MYRICA* (MYRICACEAE)

CARLOS PARRA-O.

Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, A. A. 7495, Bogotá, Colombia.
carlospa@ciencias.ciencias.unal.edu.co

RESUMEN

Se presenta un estudio de taxonomía numérica de las especies del género *Myrica* en Colombia, en donde se emplearon análisis numéricos de agrupamiento de grupo par [con ligamiento promedio no ponderado (UPGMA)] y métodos de ordenación [análisis de componentes principales y análisis de coordenadas principales (Gower)], para establecer las relaciones fenéticas entre las especies y obtener los caracteres más determinantes para la delimitación y relación de las mismas. Se estudiaron un total de 47 caracteres morfológicos en 258 ejemplares de las cinco especies de *Myrica* presentes en Colombia, sometiendo 197 de ellos a los análisis numéricos. También se usó el análisis de componentes principales con los ejemplares de *Myrica parvifolia* y *Myrica pubescens* por aparte para analizar la presencia de taxones infraespecíficos. Se encontró la relación de similitud entre las cinco especies y se obtuvieron los caracteres que permiten sustentar esta relación. Se rehusan los criterios de Chevalier (1901) para delimitar taxones infraespecíficos a nivel de variedad de *M. parvifolia* y *M. pubescens*, y se propone que estas entidades deben ser ubicadas dentro de la sinonimia de estas especies.

Palabras clave: análisis multivariante, *Myrica*, Myricaceae, taxonomía numérica.

ABSTRACT

A study of numerical taxonomy in the species of *Myrica* in Colombia is presented. A cluster analysis with unweighted pair group method using arithmetic averages (UPGMA), and ordenation methods as the Principal Components analysis and the Principal Coordinates analysis (Gower) were used to establish the phenetic relations among the species and to obtain the most determinant characters in their delimitations. A total of 47 morphological characters were studied in 258 samples of the five Colombian *Myrica* species; 197 were submitted to numerical analysis. The Principal Components analysis was used with *Myrica parvifolia* and *Myrica pubescens* samples to analyze the presence of infraspecific taxa. A relation of similarity among the five species was established, and the most important characters to support these relationships were presented. Chevalier's criteria (1901) to delimit infraspecific taxa as varieties in *M. parvifolia* and *M. pubescens* were refused; these varieties are proposed to be placed in the synonymy of these species.

Key words: multivariate analysis, *Myrica*, Myricaceae, numerical taxonomy.

INTRODUCCIÓN

El género *Myrica* sensu Chevalier (Myricaceae) está compuesto por 45 especies aproximadamente, distribuidas en zonas subtropicales y tropicales de América, África y Asia (Macdonald, 1989). En Colombia existen pocos estudios sobre la taxonomía y sistemática del género, al que pertenece el ‘‘laurel de cera’’ (*Myrica pubescens* Humb. & Bonpl. ex Willd.). La única revisión que pretende esclarecer la taxonomía del género y sus especies con referencia a ejemplares colombianos es la escrita por Chevalier (1901), en donde delimita y describe especies y taxa infraespecíficos del género para el mundo; entre ellos, menciona los taxones que a su criterio representan la familia en el área de la América tropical y los países que la componen. Sin embargo, con el paso del tiempo esta información ha perdido vigencia debido a múltiples factores, siendo uno de los más importantes el descubrimiento de nuevos morfotipos y material interesante proveniente de zonas recientemente muestreadas en el país, inaccesibles para la época del trabajo realizado por Chevalier (1901).

La notable variabilidad intraespecífica que se presenta en este grupo de especies colombianas y el poco material estudiado por Chevalier (1901) y otros autores sobre las variedades que proponen existen dentro de *Myrica parvifolia* Benth. (*M. parvifolia* var. *obtusa* Benth., *M. parvifolia* var. *longipediculata* A. Chev., *M. parvifolia* var. *macrostachya* A. Chev. y *M. parvifolia* var. *lucens* A. Chev.) y de *Myrica pubescens* Willd. (*M. pubescens* var. *glandulosa* A. Chev., *M. pubescens* var. *tomentosa* A. Chev. y *M. pubescens* var. *interrupta* A. Chev.) descritas para Colombia (y otros países andinos) como tales, crean confusiones para realizar una positiva identificación y determinación de las especies y taxones infraespecíficos de *Myrica* presentes en Colombia.

El objetivo principal de este trabajo fue delimitar las especies colombianas del género *Myrica*, así como los posibles taxa infraespecíficos que se presenten dentro de estas mismas especies con base en sus características morfológicas. Además, se desea establecer relaciones fenéticas o de similitud entre estas especies y proporcionar los caracteres morfológicos

claves que contribuyen a sugerir este tipo de relación. También se pretende establecer la validez taxonómica de las categorías infraespecíficas descritas por Chevalier (1901) para *M. parvifolia* y *M. pubescens* en Colombia.

MATERIALES Y MÉTODOS

Carácteres. Se analizaron 47 caracteres y 99 estados de carácter, discriminados en 19 caracteres binarios, diez caracteres multiestado cualitativos y 18 caracteres cuantitativos (anexo 1).

Taxones. Para el desarrollo de los análisis se tomaron como muestra 197 ejemplares de las cinco especies de *Myrica* colombianas, discriminados de la siguiente manera: dos ejemplares de *M. cerifera* L., siete ejemplares de *M. funckii* A. Chev., 70 ejemplares de *M. parvifolia*, 93 ejemplares de *M. pubescens* y 25 ejemplares de *Myrica singularis* C. Parra-Osorio. Los ejemplares se tomaron de los siguientes herbarios colombianos: COL, CUVC, HUA, JAUM, MEDEL, PSO, Herbario de la Fundación Universitaria de Popayán ‘‘Alvaro Fernández Pérez’’ (HAFP) y Herbario de la Pontificia Universidad Javeriana en Santafé de Bogotá (HPUJ) (anexo 2).

Análisis. La evaluación de las variables (caracteres), los ejemplares y de la relación de las especies se realizó con métodos numéricos de agrupamiento y de ordenación. En este estudio se utilizaron métodos de análisis de agrupamientos de grupo par [con ligamiento promedio no ponderado (UPGMA) usando el coeficiente de distancia para datos mixtos de Gower (Digby & Kempton, 1987)] y métodos de ordenación como el análisis de componentes principales (con el coeficiente de correlación momento-producto) y el análisis de coordenadas principales (con el coeficiente de distancia taxonómica promedio) (Rohlf, 1993). Para ver detalles de los procedimientos numéricos se aconseja consultar a Sneath & Sokal (1973), Crisci & López (1983), Felsenstein (1983), Abbott et al. (1985), Digby & Kempton (1987) y Tabachnik & Fidell (1996). Los datos fueron analizados con relación a las siguientes tres matrices:

a) Matriz conformada por cinco especies (*M. cerifera*, *M. funckii*, *M. parvifolia*, *M. pubescens* y *M. singularis*) y 39 variables, que involucran todos los caracteres y estados de carácter estudiados para las especies (anexo 3). En el caso de las variables cuantitativas continuas, se estableció el promedio de los valores de todos los ejemplares estudiados para cada una de las especies. Esta matriz fue sometida al análisis de agrupamiento con ligamiento promedio no ponderado y a los métodos de ordenación de análisis de componentes principales y análisis de coordenadas principales.

b) Matriz con los ejemplares estudiados de *M. parvifolia*, conformada por 70 ejemplares discriminados en 38 estaminados y 32 pistilados, y 39 variables. Para esta matriz sólo se realizó el análisis de componentes principales.

c) Matriz con los ejemplares estudiados de *M. pubescens*, conformada por 91 individuos y 40 variables. Esta matriz fue sometida al análisis de componentes principales.

El signo (-) observado en la matriz básica de datos corresponde a caracteres cuyos estados no pudieron ser evaluados en la muestra estudiada. Los análisis numéricos de agrupamientos se desarrollaron con el programa de análisis multivariante SYNTAX Versión 5.02 (Podani 1993), y los análisis de ordenación con el programa de análisis multivariante NT-SYS Versión 1.8 (Rohlf 1993). Además, en los análisis numéricos de agrupamientos se calculó el coeficiente de correlación cofenética (Crisci & López 1983) entre las matrices de similitud y los dendrogramas como medida de distorsión entre ambos.

El análisis de componentes principales en los grupos 'b' y 'c' se llevó a cabo con los ejemplares de *M. pubescens* y *M. parvifolia* por separado, con el fin de observar el comportamiento de ejemplares y caracteres con relación a la existencia en Colombia de las variedades señaladas por Chevalier (1901) para cada una de estas especies. Las matrices 'b' y 'c' debido a su tamaño no son publicadas; sin embargo pueden ser adquiridas comunicándose a la dirección electrónica del autor de este artículo.

Algunas variables presentes en el anexo 1 no fueron tomadas en cuenta en las matrices 'b' y 'c', debido a que permanecen constantes al tomar estas dos especies por separado.

RESULTADOS

Análisis de agrupamientos

En el análisis de agrupamiento con ligamiento UPGMA (figura 1) sobre la matriz de las especies de *Myrica* colombianas, se observa en primera instancia la separación de *M. pubescens* (especie monoica) de las demás especies. Posteriormente, del grupo remanente (especies dioicas) se separa primero *M. cerifera* y queda un grupo formado por *M. singularis*, *M. parvifolia* y *M. funckii*. De este grupo se separa *M. singularis* resultando a un nivel más bajo de similitud un núcleo que contiene a las especies *M. parvifolia* y *M. funckii*. Entre estas dos especies se presenta el mayor grado de similitud fenética. *M. pubescens* es la especie más diferente de todas, al igual que *M. cerifera* con respecto al conjunto de las especies dioicas. El coeficiente de correlación cofenética calculado presentó un valor alto (0.849), lo cual sugiere una buena representación de los valores de la matriz de similitud con el dendrograma obtenido (Crisci & López, 1983).

Análisis de ordenación

En los resultados obtenidos con el análisis de componentes principales para el grupo 'a' (especies de *Myrica* colombianas) se observa el aislamiento de la mayoría de las especies entre sí, aunque *M. funckii* y *M. parvifolia* están más cercanas entre sí con relación al distanciamiento en que se encuentran de las demás especies (figura 2). El análisis obtenido muestra que los tres primeros componentes representan el 90% de la variación total.

El primer componente se presenta como un buen discriminante de la separación de *M. pubescens* de las demás especies de *Myrica* colombianas; los caracteres que más contribuyen al componente son: el tipo de ramificación (moderadamente ramificado), la longitud del pecíolo, la disposición del tomento en el pecíolo (en todo el pecíolo), la forma del limbo

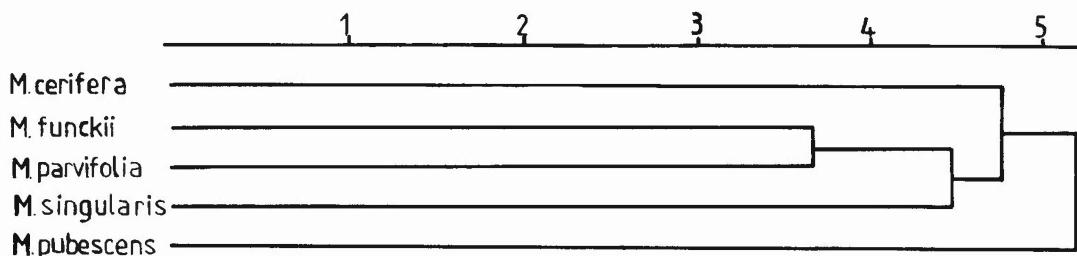


Figura 1. Análisis de ligamiento promedio no ponderado (UPGMA) de la relación de similitud entre las cinco especies de *Myrica* colombianas. La escala corresponde al valor de similitud general.

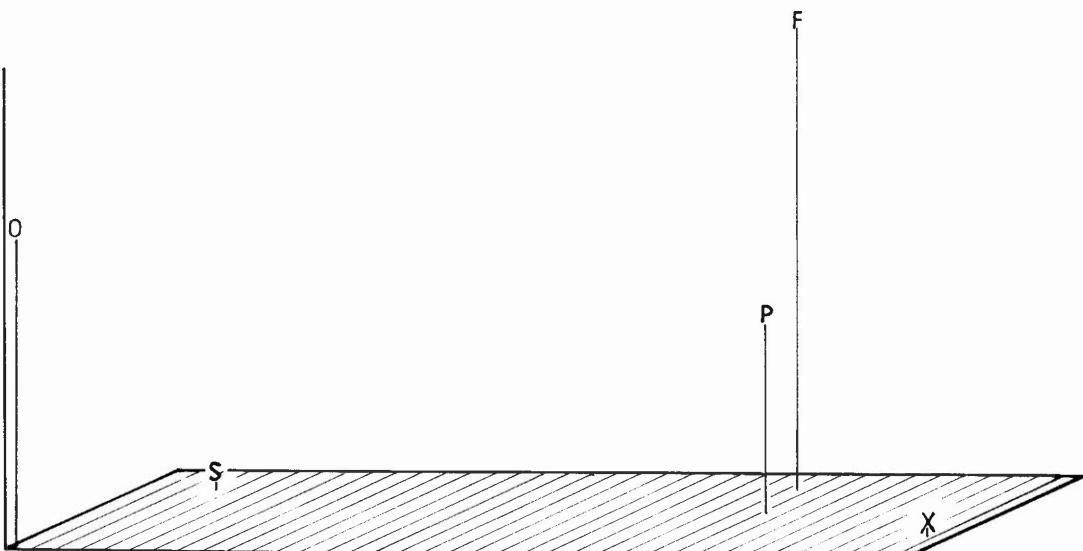


Figura 2. Análisis de componentes principales de las cinco especies de *Myrica* colombianas. *M. cerifera* (X), *M. funckii* (F), *M. parvifolia* (P), *M. pubescens* (0), *M. singularis* (S).

foliar (lanceolado), la forma de la base foliar (atenuada), la longitud del limbo foliar, la presencia de pubescencia en el limbo foliar, la distribución de la pubescencia en las nervaduras foliares (en la nervadura primaria, secundaria y terciaria de la haz y

en la primaria, secundaria y terciaria en el envés), el tipo de sexo del individuo (monoico), el tipo de sexo del amento (bisexual), la disposición de la pubescencia en las brácteas florales primarias (en toda la bráctea), la forma de la bráctea principal de

la flor masculina (triangular), la longitud del filamento estaminal, la forma de la bráctea principal femenina (lanceolada) y la presencia de indumento en las papillas del fruto.

El segundo componente también se presenta como un buen discriminante, pero de la separación de *M. singularis* de las demás especies de *Myrica* colombianas, y los caracteres más importantes son: la forma de la hoja (obovada), el borde de la hoja (dentada o aserrado-dentada), la marcación de la venación en el envés foliar (muy marcada), la distribución de la pubescencia en las nervaduras foliares (en la nervadura primaria y secundarias de la haz y en la nervadura primaria y secundarias del envés), la distribución de la pubescencia en la bráctea principal de las flores (sólo en la línea dorsal del cuerpo bracteal, en las márgenes y en el ápice), el largo de la bráctea principal de las flores masculinas, la ausencia de pubescencia en la columna estaminal, el tamaño total del estambre, la longitud del raquis de la inflorescencia femenina, el número de brácteas por flor femenina (1 principal, más de 5 secundarias), el ancho de la bráctea principal femenina, la forma de la bráctea principal de las flores femeninas (triangular con expansiones laterales), la ausencia de indumento en el ovario, la longitud del ovario, el ancho y largo de las papillas del fruto y el diámetro de este.

El tercer componente es un buen discriminante de la separación de *M. cerifera* del resto de las especies colombianas de *Myrica*, y los caracteres más importantes para la separación son: la forma del limbo foliar (oblancoelado), la forma de la base foliar (largamente cuneiforme), la distribución de la pubescencia en las nervaduras foliares (pubescencia presente sólo en la nervadura primaria de la haz), la forma de la bráctea principal de la flor masculina (triangular con expansiones laterales), el ancho de la bráctea principal en las flores masculinas, la longitud de la columna estaminal y el diámetro del ovario (anexo 4).

En el análisis de coordenadas principales realizado con este mismo grupo se observan similares relaciones de las especies que las obtenidas con el análisis de componentes principales. Se separan bien entre sí *M. pubescens*, *M. singularis* y *M. cerifera*,

y conforman un pequeño grupo *M. parvifolia* y *M. funckii* (figura 3).

En resumen, en todos los análisis realizados se obtuvieron resultados muy similares en cuanto a la formación de los grupos y la relación de similitud entre las especies. *M. pubescens* se presenta como la especie más diferente entre todas las especies de *Myrica* colombianas, siempre separándose claramente del conjunto de especies dioicas (*M. cerifera*, *M. funckii*, *M. parvifolia* y *M. singularis*). Dentro de estas cuatro especies, *M. cerifera* siempre se separa de las restantes tres especies. *M. singularis* también se separa particularmente formando un claro y solitario grupo en todos los análisis, aunque a veces muestra relaciones de similitud con el grupo formado entre *M. parvifolia* y *M. funckii*. Las especies colombianas que presentan mayor similitud entre sí formando siempre un grupo diferenciable en todos los análisis son *M. parvifolia* y *M. funckii*. Una explicación para que esto suceda es que *M. funckii* es una especie que sólo posee dos caracteres que la permiten diferenciar de *M. parvifolia*, la forma de la hoja y la forma del fruto. Aunque son caracteres de peso para separar esta especie descrita por Chevalier (1901) de las otras especies colombianas de *Myrica*, los métodos numéricos al tener en cuenta la totalidad de las variables para realizar la formación de grupos ubican las dos especies dentro de un mismo espacio y no las segregan entre sí.

Categorías infraespecíficas en *M. parvifolia* y *M. pubescens*

En el análisis de componentes principales efectuado con los ejemplares de *M. parvifolia* se pretende establecer la presencia o no de grupos dentro del conjunto de ejemplares. Lo anterior nos permite confirmar si existe la presencia dentro de la especie de grupos, como habría de esperarse si existieran categorías infraespecíficas delimitadas por caracteres siempre correlacionados. El análisis permite observar la inexistencia de grupos claros y definidos dentro de la especie (figura 4). Los ejemplares analizados se presentan muy dispersos entre sí, la correlación de los caracteres es baja y los componentes no diferencian grupos dentro del análisis.

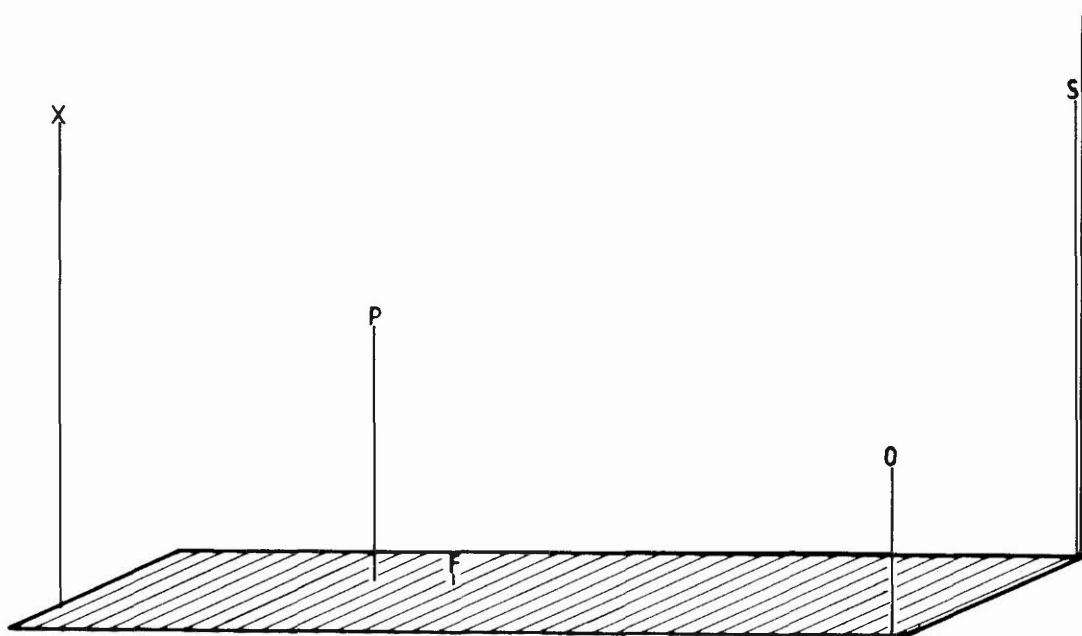


Figura 3. Análisis de coordenadas principales de las cinco especies de *Myrica* colombianas. *M. cerifera* (X), *M. funckii* (F), *M. parvifolia* (P), *M. pubescens* (0), *M. singularis* (S).

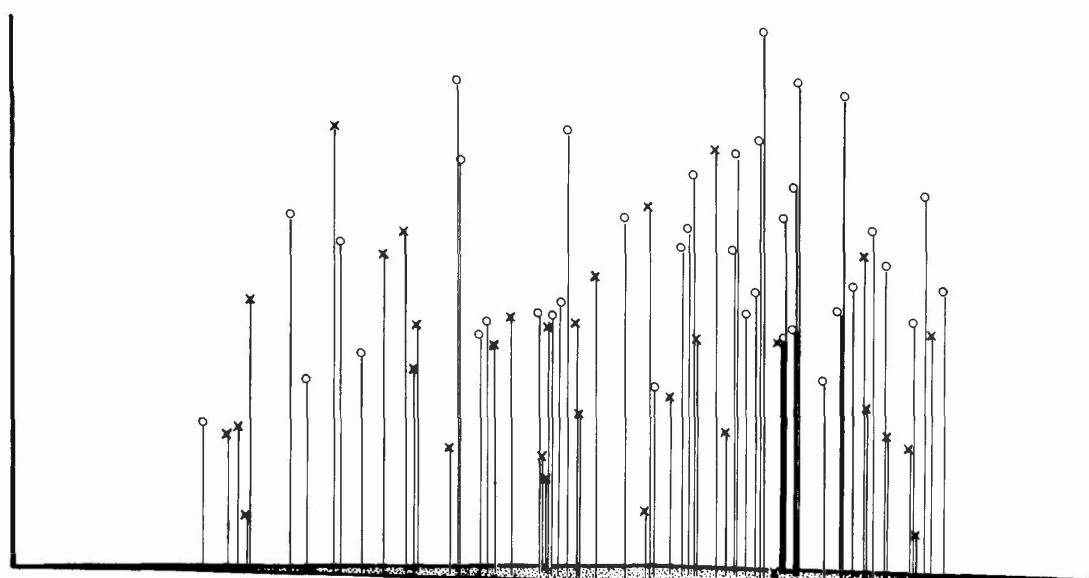


Figura 4. Análisis de componentes principales de los ejemplares de *M. parvifolia* analizados. Ejemplares estaminados (o); ejemplares pistillados (x).

(anexo 5). Es necesario analizar los caracteres propuestos por Chevalier (1901) para definir las variedades de *M. parvifolia* presentes en Colombia. A continuación se enunciará el carácter que según Chevalier delimita las variedades propuestas y en seguida se comentará acerca de la validez de estos caracteres:

Myrica parvifolia var. *obtusa* Benth.

“... ápice redondeado, obtuso;...”

Myrica parvifolia var. *longipediculata* A. Chev.

“... pecíolo pubescente, que mide 5 mm de largo...”

Myrica parvifolia var. *macrostachya* A. Chev.

“... amentos femeninos con un raquis delgado, glabro, de 20 a 30 mm de largo, flores espaciadas, distantes las unas a las otras de 2/3 a 1.5 mm ...”

Myrica parvifolia var. *lucens* A. Chev.

“...superficie superior del limbo reticulada y muy reluciente, provista de glándulas muy numerosas, esparcidas de algunos pelos dispersos en el estado juvenil ...”

Dentro de *M. parvifolia*, el ápice foliar puede ser agudo, subagudo u obtuso y estos tres estados pueden presentarse incluso en las hojas de un mismo ejemplar y se presenta de forma más constante en algunas hojas nuevas provenientes de retoños. El pecíolo aunque casi siempre es pubescente en el canal dorsal y glabro en la parte ventral, algunas veces puede ser pubescente en su totalidad sobre todo si las hojas son jóvenes o provienen de retoños, pero no se correlaciona necesariamente con la longitud del pecíolo, el cual es un carácter muy variable dentro de esta especie. El raquis de la inflorescencia de *M. parvifolia* generalmente es glabro o presenta algunos pelos a lo largo de la estructura, y parece delgado sobre todo cuando su tamaño es tan largo como el registrado por Chevalier (1901) para esta variedad; sin embargo, la longitud del amento parece depender dentro de *M. parvifolia* (por lo menos en los ejemplares colombianos) del

desarrollo del mismo, es bastante variable y no se correlaciona con los caracteres mencionados.

La distancia entre las flores es otro carácter muy variable y se puede presentar en un mismo individuo amentos con flores considerablemente separadas y amentos con flores normalmente separadas. La cantidad de glándulas en limbo foliar tanto por la haz como por el envés no puede ser considerado como un carácter útil ni siquiera para diferenciar especies, puesto que las glándulas se presentan en número abundante en las hojas en la juventud y a medida que maduran y se hacen coriáceas se caen, dejando orificios visibles. En estado juvenil es común que las hojas (sobre todo provenientes de retoños) además de ser relucientes (por el número elevado de glándulas) presenten pubescencia en las nervaduras e incluso en el pecíolo, pero cuando maduran pierden el tono que poseían.

Las anteriores observaciones nos indican que los caracteres usados por Chevalier (1901) para delimitar estas variedades no pueden ser utilizados para este fin, puesto que corresponden a expresiones de la variabilidad morfológica propia y normal de *M. parvifolia* (la cual es bastante alta) y no presentan correlación entre sí, es decir, cuando uno de los caracteres propios de la variedad se presenta en un estado determinado el otro carácter puede o no encontrarse en el estado señalado por Chevalier. Incluso, se puede presentar (algunas veces) en un mismo individuo de *M. parvifolia* al mismo tiempo dos estados de un carácter, donde uno corresponde al señalado por Chevalier como propio de una variedad determinada y el otro es el opuesto (p.e., pecíolo totalmente pubescente vs. pecíolo pubescente sólo en el canal dorsal).

En el análisis de componentes principales efectuado con los ejemplares de *M. pubescens* se pretende establecer (al igual que con *M. parvifolia*) la presencia o no de grupos dentro del conjunto de ejemplares analizados. Si se llegaran a formar varios grupos bien delimitados entre los ejemplares de esta especie, los caracteres se correlacionarán aportando a la función discriminadora de los componentes, lo que nos permitiría comprobar la presencia de taxa

infraespecíficos bien diferenciados. Sin embargo, al contrario con lo que sucede con *M. parvifolia*, los ejemplares de *M. pubescens* sí se agrupan, pero todos están conformando un solitario y cohesivo grupo en un mismo nivel, segregando a dos o tres ejemplares que se separan aislados entre sí y alejados del gran grupo (figura 5). En el análisis efectuado se obtuvo una clara correlación entre casi todos

Al igual que en *M. parvifolia* es necesario analizar los caracteres puntuales propuestos por Chevalier (1901) para delimitar variedades de *M. pubescens* y cuya presencia establece en Colombia. A continuación se enunciará el carácter que según Chevalier delimita las variedades propuestas y en seguida se comentará acerca de la validez de estos caracteres:

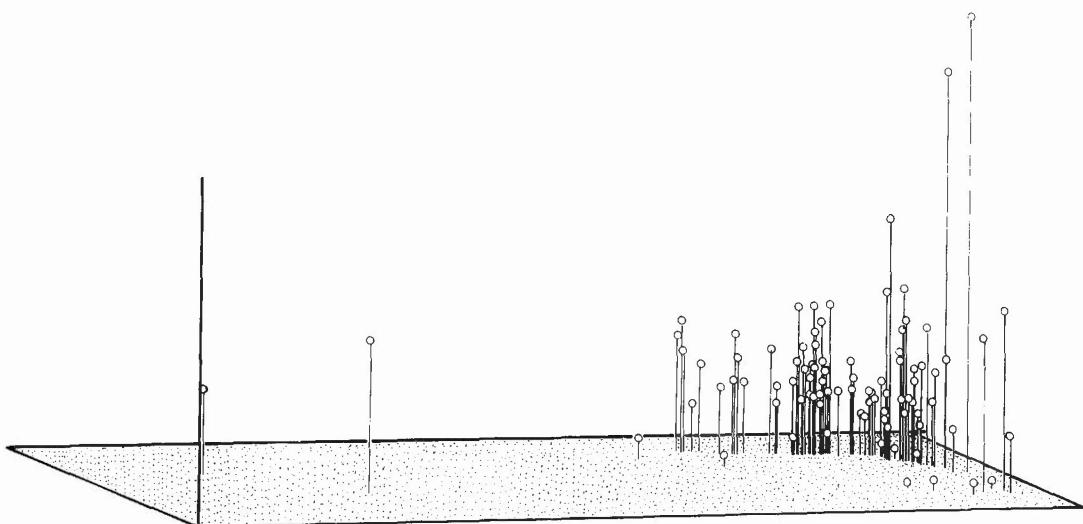


Figura 5. Análisis de componentes principales de los ejemplares de *M. pubescens* analizados.

los caracteres empleados, indicando así que *M. pubescens* posee características bien definidas y siempre presentes en sus individuos. A pesar de que la variación morfológica expresada por esta especie es alta, los análisis indican una cohesión dentro de la especie significativamente alta, lo que se traduce en la inexistencia de grupos con caracteres correlacionables dentro de la especie (por lo menos en la muestra de ejemplares colombianos estudiada). También se encontró que los valores de contribución de los caracteres a los componentes presentan valores de correlación en su mayoría bajos y son incapaces de presentarse como buenos discriminantes para la delimitación de grupos (anexo 6), debido a que tales grupos no existen.

Myrica pubescens var. *interrupta* A. Chev.

“... hojas coriáceas, lanceolado-oblongas, ápice obtuso, margen entera u ondulado – sinuada... amentos delgados, enteramente femeninos, de 25-50 mm de largo ..., con pocas flores... frutos jóvenes separados ... enteramente cubiertos cuando son jóvenes de una pubescencia blanca ...”

La textura coriácea de la hoja es común en *M. pubescens*; sin embargo es posible observar el carácter coriáceo más desarrollado en ejemplares provenientes de zonas más altas y frías (altura con relación a metros sobre el nivel del mar), o en muestras de retoños basales. El tamaño y la forma de la hoja varían normalmente dentro de esta especie debido a

la interferencia de varios factores como la posición dentro del cuerpo vegetal (hojas de retoños, hojas en ramas jóvenes u hojas en ramas viejas). En esta especie se presenta una variación en algunos ejemplares, la cual consiste en que algunos amentos presentan sólo flores femeninas, pero siempre se encuentran asociados con amentos bisexuales, en donde estos últimos son mayoría con relación a los primeros. El tamaño del amento en general es más grande cuando son amentos unisexuales, pero también pueden existir amentos bisexuales con estos tamaños. La cantidad de flores varía en casi todos los amentos, y cuando es un amento largo los espacios entre flor y flor son más amplios, pareciendo que hay menos flores (y cuando se desarrollan los frutos también parecen muy separados). El fruto en esta especie siempre es pubescente, y se observa blanquecino por la acumulación de cera en la progresiva maduración del mismo. Es posible que esta variedad descrita por Chevalier sea un híbrido entre *M. parvifolia* y *M. pubescens*. Los estados de carácter señalados por este autor para la base, el ápice, la margen foliar y el sexo del amento corresponden más a *M. parvifolia* Benth.

Myrica pubescens var. *glandulosa* A. Chev.

“...hojas grandes, de 50-120 mm de largo y de 12-30 mm de ancho. Limbo casi glabro por la haz y por el envés ... nervadura media del limbo en el envés muy saliente, con numerosas glándulas y con pocos pelos o glabra... frutos tomentosos al menos en estado juvenil, recubiertos de una capa de cera...”

El tamaño de la hoja es un carácter muy variable, y está determinado por fenómenos como los señalados para *Myrica pubescens* var. *interrupta*. La presencia de glándulas en las ramitas y en las hojas es un carácter constante en todos los individuos de *M. pubescens*. Algunas veces sí se presentan en las hojas, en las nervaduras y en las ramitas con una menor cantidad de pubescencia en general, pero no siempre están correlacionados entre sí y cuando lo están, son los únicos caracteres que varían teniendo en cuenta el número total de caracteres con peso para delimitar esta especie. El fruto en *M. pubescens* siempre es tomentoso. La capa de cera es una característica propia

no sólo de las especies colombianas de *Myrica*, sino de las especies pertenecientes a la sección *Cerophora* y de algunas especies incluidas en la sección *Faya* (Chevalier 1901).

Myrica pubescens var. *tomentosa* A. Chev.

“...ramitas muy tomentosas... nervaduras del limbo tomentosas velutinas, cubiertas de pelos por las dos superficies al menos en el estado adulto...”

La presencia de gran cantidad de tomento en las ramitas es bastante común dentro de los individuos de *M. pubescens*. En las nervaduras aunque el tomento no es necesariamente de tipo velutino, si se presenta normalmente pubescencia en las nervaduras del limbo foliar tanto en la haz como en el envés.

DISCUSIÓN

Es interesante notar que en general las especies colombianas de *Myrica* (exceptuando a *M. parvifolia* y *M. funckii*) son diferentes entre sí. Tanto en los análisis de grupos como en los métodos de ordenación siempre se observó la separación constante y exclusiva de *M. pubescens*, *M. singularis* y *M. cerifera* de las demás especies colombianas, conformando cada una grupos aislados y particulares. Por el contrario, *M. parvifolia* y *M. funckii* son dos especies muy similares fenéticamente hablando, y siempre se presentan unidas en un grupo cohesivo y bien diferenciado. Lo anterior se debe a que en realidad *M. funckii* tan sólo se diferencia de *M. parvifolia* por dos caracteres, la forma de la hoja y la forma del fruto. Aunque son caracteres de peso dentro de la taxonomía y morfología de las especies estudiadas, los métodos numéricos al tener en cuenta la totalidad de las variables para realizar la formación de grupos nos muestran que en realidad *M. funckii* es muy similar a *M. parvifolia*.

Una posible explicación al anterior fenómeno se podría encontrar en el origen y la biogeografía de las especies de *Myrica* en el continente americano. *M. pubescens* parece ser originaria de Centroamérica y probablemente alcanzó a entrar a Suramérica cuando se formó Panamá, conectando a la parte norte de América con la parte sur. *M. cerifera* proviene del norte de

América, pero seguramente su origen es más antiguo que el de *M. pubescens*, puesto que presenta una distribución más amplia en la parte norte de América y se encuentra en las islas caribeñas. Lo anterior nos explica en parte por qué *M. cerifera* y *M. pubescens* siempre se separan y permanecen aisladas de las demás especies de *Myrica* colombianas. Estas dos especies tuvieron un origen distinto (y posiblemente más temprano) geográficamente hablando que *M. parvifolia*, *M. funckii* y *M. singularis*, las cuales son endémicas de Suramérica. *M. pubescens* y *M. cerifera* por lo tanto han desarrollado a través del tiempo características morfológicas propias y particulares que se reflejan en su segregación particular en los análisis numéricos desarrollados. Y aunque se presente una alta variabilidad en ciertos caracteres morfológicos propios de cada una de estas dos especies, siempre conservan los caracteres morfológicos diagnósticos propios de sí mismas (sobre todo *M. pubescens*).

Es difícil proponer algunas hipótesis sobre el origen de *M. parvifolia*, *M. funckii* y *M. singularis* debido a que no se han realizado estudios biogeográficos o evolutivos de *Myrica* en Suramérica (y muy pocos o ninguno para el continente americano). Sin embargo, la evolución de *M. singularis* puede haber sido propiciada por algún tipo de aislamiento geográfico (especiación alopátrica) y es muy posible que por este motivo su distribución actual esté restringida a la zona suroccidental de Colombia y en algunas provincias de Ecuador (Parra-Osorio 1999). Un aspecto muy interesante es que esta especie también se encuentra en cierto rango altitudinal restringido, el cual es ampliamente superado por las otras especies de *Myrica* colombianas. Aunque no hay pruebas para sostener la siguiente afirmación, el origen de *M. singularis* podría provenir del aislamiento en una zona de alturas elevadas sobre el nivel del mar (2900 m o más). Pero si está claro con los análisis efectuados que *M. singularis* es una especie con interesantes y propias particularidades morfológicas, que la separan siempre del conjunto total de las especies de *Myrica* colombianas.

Aunque la anterior discusión biogeográfica pueda ser criticada como proveniente de un relato dispersalista

y sin prueba de hipótesis, no existen análisis cladísticos para la familia, los géneros, o las secciones y subsecciones delimitadas por Chevalier (1901) que permitan enfocar la discusión con una perspectiva biogeográfica vicariante. De hecho se considera que el origen de *Myrica* en Suramérica es holártico, es decir, provino del norte (Norteamérica) por dispersión cuando se formó Panamá (Van der Hammen & Cleef 1983).

Por otra parte, este estudio demuestra que los criterios empleados por Chevalier (1901) para identificar y determinar taxonómicamente taxa infraespecíficos de *M. parvifolia* y *M. pubescens* para Colombia no son válidos, y se deben relegar estas variedades propuestas por el autor para las dos especies a la sinonimia. Es necesario aclarar que *M. pubescens* var. *glandulosa* y *M. pubescens* var. *tomentosa* fueron descritas por Chevalier no sólo para Colombia, sino con base en material de Perú, Bolivia y Ecuador. Por lo tanto, para considerar estas dos variedades como sinónimos de *M. pubescens* Willd. hay que examinar una muestra más grande de esta especie, proveniente de estos tres países.

Es interesante anotar que Killick (1969) en su revisión de las especies surafricanas de *Myrica* también rechaza variedades propuestas por Chevalier para las especies *M. quercifolia* L. y *M. cordifolia* L. (y por otros autores anteriores a Chevalier), y reduce las diecinueve especies que se pensaban existían en Suráfrica a nueve. Macdonald (1989) también desestima el valor taxonómico de las variedades en algunas especies de *Myrica*, y considera que esto se debe a la mala interpretación del rango de variación morfológica que presentan estas especies. Este último aspecto es muy importante, y vale la pena resaltar el hecho de que al realizar un estudio de las características morfológicas de especies de *Myrica* que posean una amplia distribución geográfica, es necesario tener muy en cuenta la alta variación intraespecífica como un factor más o menos normal dentro de los caracteres y estados de carácter propios de la morfología de las especies. No se quiere decir con esto que haya que subvalorar la variación morfológica de ciertos caracteres en *Myrica*, sino

que la variación de estos mismos caracteres no implica muchas veces diferencias por sí mismas tan pronunciadas que permitan delimitar taxones por debajo de la categoría específica. Es por esto necesario colectar una muestra amplia de ejemplares de las especies de *Myrica* que se vayan a estudiar, y observar si es posible los individuos en campo, para identificar ciertas variaciones a nivel vegetativo que difícilmente son asociadas o descubiertas con tan sólo examinar el material de herbario.

AGRADECIMIENTOS

Al Jardín Botánico de Santafé de Bogotá "José Celestino Mutis" por la financiación de la totalidad de este trabajo en el año de 1997. A Henry Yesid Bernal de la Pontificia Universidad Javeriana por sus comentarios, sugerencias y discusiones acerca de los diferentes aspectos de esta investigación. A Manuel Ruiz-García de la Pontificia Universidad Javeriana por sus comentarios acerca de algunos de los análisis numéricos desarrollados. Al Instituto de Ciencias Naturales - Universidad Nacional de Colombia por permitir usar como base para este estudio la colección del Herbario Nacional Colombiano (COL). A los curadores y personal de herbario de COL, CUVIC, HAFP, HPUJ, HUA, JAUM, MEDEL y PSO por permitir el acceso a las colecciones de *Myrica* allí depositadas. Al Sistema Especial Administrativo de la Unidad de Parques Nacionales Naturales por autorizar las colecciones de ejemplares de *Myrica* en determinadas zonas del Parque Nacional Natural Puracé y prestar su colaboración en diversos aspectos de la fase de campo. A Jorge Parra por la ayuda con los detalles técnicos de manejo de algunos de los programas. A Rafael Miranda, cuyas acertadas críticas y sugerencias contribuyeron a mejorar la versión final de este manuscrito.

LITERATURA CITADA

- ABBOTT, L., F. BISBY & D. ROGERS. 1985. *Taxonomic Analysis in Biology*. Columbia University Press, Nueva York.
- CHEVALIER, A. 1901. *Monographie des Myricacées*. Mem. Soc. Natl. Sci. Nat. Math. Cherbourg 32. Imprimiere Emile Le Maout, 25, Rue Tour-Carrée.
- CRISCI, J. & M. LÓPEZ. 1983. *Introducción a la teoría y práctica de la taxonomía numérica*. Monografía Nro. 26, OEA, Washington.
- DIGBY, P. & R. KEMPTON. 1987. *Multivariate analysis of ecological communities*. Chapman & Hall ed., Londres.
- FELSENSTEIN, J. 1983. *Numerical Taxonomy*. Springer-Verlag Berlin, Berlín
- KILICK, D. 1969. The South African species of *Myrica*. Bothalia 10: 5-17.
- MACDONALD, A. 1989. The morphology and relationships of the Myricaceae. Pages 147-165 en: P. Crane & S. Balckmore (eds.). *Evolution, Systematics, and Fossil History of the Hamamelidae, Volume 2: 'Higher' Hamamelidae*. Special Volume No. 40 B. The Systematics Association. Clarendon Press, Oxford.
- PARRA-OSORIO, C. 1999. *Myrica singularis*, un nombre nuevo para *Alchornea cerifera*. Caldasia 21: 5-9.
- PODANI, J. 1993. *SYNTAX-*pc*. Computer Program for Multivariate Data Analysis in Ecology and Systematics. Program and user's guide*. Scientia Publishing, Budapest.
- ROHLF, J. 1993. *NTSYS-*pc*. Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System. Program and user's guide*. Applied Biostatistics Inc. Exeter Software, Setauket, Nueva York.
- SNEATH, P. & R. SOKAL. 1973. *Numerical Taxonomy*. W.H. Freeman and Company. San Francisco.
- TABACHICK, B. & L. FIDELL. 1996. *Using multivariate statistics*. Third Edition. Harper Collins College Publishers, Nueva York.
- VAN DER HAMMEN, T. & A. CLEEF. 1983. Datos para la Historia de la Flora Andina. Revista Chilena de Historia Natural 56: 97-107.

Anexo 1. Lista de caracteres, estados de carácter y su respectiva codificación para los análisis de grupos y de ordenación realizados. Las abreviaturas en los paréntesis luego de cada carácter corresponden a las convenciones usadas en el anexo 3, 4, 5 y 6.

- 1) HÁBITO (Hábito): Árbol o arbolito (1); arbusto (2).
- 2) TIPO DE RAMIFICACIÓN (Tipo ramific): Poco ramificado (1); moderadamente ramificado (2); profusamente ramificado (3).
- 3) INDUMENTO EN LAS RAMITAS (RAMULAS) (p/a tom ram): Ausencia o muy pocos (0); presencia (1).
- 4) LONGITUD DEL PECÍOLO (long. Pecíol): valores en centímetros con decimales.
- 5) DISPOSICIÓN DEL TOMENTO EN EL PECÍOLO (Dis.Tom pec): Sólo en el canal dorsal (1); en todo el pecíolo (2).
- 6) FORMA DEL LIMBO FOLIAR (forma lf tot): Lanceolado o anchamente lanceolado (1); elíptico alargado (2); elíptico angosto (3); oblongo o elíptico-oblongo (4); oblanceolado (5); obovado o elíptico-obovado (6).
- 7) LONGITUD TOTAL DEL LIMBO FOLIAR (long. Limbo): Valores en centímetros con decimales.
- 8) ANCHO DEL LIMBO FOLIAR (En la parte más ancha) (ancho limbo): Valores en centímetros con decimales.
- 9) FORMA DE LA BASE FOLIAR (forma bf tot): Atenuada o ligeramente atenuada (1); aguda o cuneiforme (2); largamente cuneiforme (3).
- 10) FORMA DEL ÁPICE FOLIAR (forma ap fol): Agudo (1); obtuso o casi obtuso (2).
- 11) TIPO DEL BORDE DE LA HOJA (borde h tot): Aserrado o ligeramente aserrado (1); entero-irregular (2); dentado o dentado-aserrado (3).
- 12) PUBESCENCIA EN EL LIMBO FOLIAR (por el envés) (p/a pub limb): Ausencia (0); presencia (1).
- 13) DISTRIBUCIÓN DE LA PUBESCENCIA EN LA NERVIACIÓN FOLIAR (distr pub tot): Sólo en la nervadura primaria de la haz (1); en las nervaduras primarias de la haz y primaria del envés (2); en las nervaduras primaria de la haz, y primaria y secundarias del envés (3); en las nervaduras primaria y secundarias de la haz, y en la primaria del envés (4); en las nervaduras primaria y secundarias de la haz, y en la primaria y las secundarias del envés (5); en las nervaduras primaria y secundarias de la haz, y en la primaria, secundarias y terciarias del envés (6); en las nervaduras primaria, secundarias y terciarias de la haz y en la primaria, secundarias y terciarias del envés (7).
- 14) PROMINENCIA DE LA VENACIÓN SECUNDARIA EN EL ENVÉS FOLIAR (marc. Venac): Poca o escasa (1); moderada (2); muy visible (3).
- 15) TIPO DE SEXO DEL INDIVIDUO (tipo sex ind): Monoico (1); dioico (2).
- 16) TIPO DE SEXO DEL AMENTO (tipo sex am): Unisexual (1); bisexual (2).
- 17) TRIECIA (p/a triecia): Ausencia (0); presencia (1).
- 18) TIPO DE RAMIFICACIÓN DE LOS AMENTOS (Tip ramif am): Simples (1); simples y compuestos (2).
- 19) LONGITUD DEL RAQUIS DEL AMENTO (long. raq ifl): Valores en centímetros con decimales.
- 20) PUBESCENCIA EN EL RAQUIS DEL AMENTO (p/a pub rq ifl): Ausencia (0); presencia (1).
- 21) NÚMERO DE BRÁCTEAS POR FLOR ESTAMINADA (No. Br fl ma): 1 principal, 2-3 secundarias (1); 1 principal, 4-5 secundarias (2).
- 22) NÚMERO DE BRÁCTEAS POR FLOR PISTILADA (No. Br fl hem): 1 principal, 2-3 secundarias (1); 1 principal, 4-5 secundarias (2); 1 principal, más de 5 secundarias (3).
- 23) FORMA DE LA BRÁCTEA PRINCIPAL (ESTAMINADA) (forma bretm): Triangular con expansiones laterales (1); triangular (2); lanceolada (3); romboidal (4).
- 24) FORMA DE LA BRÁCTEA PRINCIPAL (PISTILADA) (forma breth): Romboidal con aristas redondeadas (1); triangular con expansiones laterales (2); triangular (3); lanceolada (4); romboidal (5); triangular ancha (6).
- 25) LARGO DE LA BRÁCTEA PRINCIPAL (ESTAMINADA) (Larg br c ma): Valores en centímetros con decimales.
- 26) ANCHO DE LA BRÁCTEA PRINCIPAL (ESTAMINADA) (Anc br c ma): Valores en centímetros con decimales.
- 27) LARGO DE LA BRÁCTEA PRINCIPAL (PISTILADA) (larg br c fem): Valores en centímetros con decimales.

- 28) ANCHO DE LA BRÁCTEA PRINCIPAL (PISTILADA) (anc br c fem): Valores en centímetros con decimales.
- 29) DISPOSICIÓN DE LA PUBESCENCIA EN LA BRÁCTEA PRINCIPAL (pub br tot): Sólo en las márgenes (1); en las márgenes y ápice (2); en la línea dorsal del cuerpo bracteal, en las márgenes y el ápice (3); en toda la bráctea (en la totalidad del cuerpo dorsal, en el ápice y en las márgenes) (4).
- 30) LONGITUD DE LA COLUMNA ESTAMINAL (long col es): Valores en centímetros con decimales.
- 31) P/A DE PUBESCENCIA EN LA COLUMNA ESTAMINAL (p/a pub c es): Ausencia (0); presencia (1).
- 32) P/A DE GLÁNDULAS EN LA COLUMNA ESTAMINAL (p/a gl col es): Ausencia (0); presencia (1).
- 33) TAMAÑO TOTAL DEL ESTAMBRE (tam tot est): Valores en centímetros con decimales.
- 34) LONGITUD DEL FILAMENTO ESTAMINAL (long fil est): Valores en centímetros con decimales.
- 35) P/A DE PUBESCENCIA EN EL OVARIO (p/a ind ovar): Ausencia (0); presencia (1).
- 36) P/A DE GLÁNDULAS EN EL OVARIO (p/a gl ovar): Ausencia (0); presencia (1).
- 37) DIÁMETRO DEL OVARIO (Diam ovario): Valores en centímetros con decimales.
- 38) LONGITUD DEL OVARIO (Long ovario): Valores en centímetros con decimales.
- 39) LONGITUD PROMEDIO DE LA RAMA DEL ESTIGMA (Lon ram est): Valores en centímetros con decimales.
- 40) P/A DE PELOS O GLÁNDULAS EN LA RAMA DEL ESTIGMA (p/a p o gl es): Ausencia (0); presencia (1).
- 41) FORMA DEL FRUTO (forma fruto): Esférico u ovalado (1); ovoide (2).
- 42) ANCHO PROMEDIO DE LAS PAPILAS DEL FRUTO (anch pap fr): Valores en centímetros con decimales.
- 43) LARGO PROMEDIO DE LAS PAPILAS DEL FRUTO (larg pap fr): Valores en centímetros con decimales.
- 44) P/A DE PUBESCENCIA EN LAS PAPILAS DEL FRUTO (p/a ind pap fr): Ausencia (0); presencia (1).
- 45) P/A DE GLÁNDULAS EN LAS PAPILAS DEL FRUTO (p/a gl pap fr): Ausencia (0); presencia (1).
- 46) DIÁMETRO DEL FRUTO (diam fruto): Valores en centímetros con decimales.
- 47) TAMAÑO DE LA CAVIDAD DE LA SEMILLA (tam cav sem): Valores en centímetros con decimales.

Anexo 2. Lista de los ejemplares estudiados. Los acrónimos entre paréntesis corresponden a los herbarios consultados. En *M. parvifolia* los sufijos 'm' y 'h' indican si es un ejemplar estaminado o pistilado, respectivamente.

M. cerifera L.

J. M. Idrobo 11635 (COL); *Jerry Freeman* 64 (COL).

M. funckii A. Chev.

A. Cleef 10021 (COL); *Huertas y Camargo* 6941 (COL); *R. Jaramillo-Mejía et al.* 886 (COL); *S. Espinal & E. Montenegro* 1489 (COL); *S. Espinal & E. Montenegro* 1584 (COL); *C. Saravia* 4495 (COL); *A. Espinosa s/n* (COL).

M. parvifolia Benth.

J. Cuatrecasas y H. G. Barriga 10072 (COL) (m); *E. L. Little, Jr.* 9205 (COL) (m); *H. García Barriga* 12635 (COL) (h); *J. Cuatrecasas et al.* 1273 (COL) (h); *J. L. Luteyn et al.* 7673 (COL) (m); *J. Cuatrecasas* 5055 (hembra) (COL) (h); *J. Cuatrecasas* 5055 (macho) (COL) (m); *S. Salamanca & A.M. Cleef* SS 569 (COL) (m); *H. García-Barriga* 19383 (COL) (h); *C. Saravia & H. Cardozo* 3118 (COL) (h); *J.M. Idrobo* No. 352 (COL) (m); *J. Betancur et al.* 2700 (COL) (h); *M. L. Grant & F.R. Fosberg* 9230 (COL) (h); *R. Sánchez & A. Paredes* 1382 (COL) (m); *L. E. Gutiérrez* 198 (COL) (m); *H. García-Barriga* 8069 (COL) (h); *O. Haught* 5960 (COL) (m); *H. García-Barriga* 20108 (COL) (h); *J.M. Idrobo et al.* 353 (COL) (m); *F.J. Hermann* 11266 (COL) (h); *G. Smith et al.* 1032 (COL) (m); *J. Betancur et al.* 5495 (COL) (m); *J. H. Torres et al.* 1809 (COL) (m); *G. Gutiérrez V. & R. Jaramillo M.* 241 (COL) (m); *J.G. Ramírez* 18 (COL) (h); *J. L. Luteyn & M. Lebrón-Luteyn* 7730 (COL) (m); *G. Smith et al.* 1031 (COL) (h); *M. Scheneider* 455-A (COL) (m); *H. Bernal M. & G. Chavarro* 311 (COL) (h); *Espin & Montenegro* 1489 (PSO) (m); *B. R. Ramírez P. & J. A. Cuayal M.* 4593 (PSO) (m); *A. Gentry et al.* 64605 (PSO) (h); *O. de Benavides* 4571 (PSO) (m); *O. de Benavides* 6935 (PSO) (m); *R. Guarín M.* 257 (PSO) (h); *B. R. Ramírez P. & J. A. Cuayal M.* 4609 (PSO) (h); *O. S. de Benavides* 2053 (PSO) (m); *H. G. Barclay* 4608 (COL) (h); *S. Espinal T.* 1124 (COL) (m); *J.L. Fernández-Alonso et al.* JLF 14320 (COL) (m); *A. Gentry et al.* 30466 (COL) (m); *Huertas & Camargo* 293 (COL) (h); *C. Saravia* 4234 (COL) (h); *D. Hartman* 286 (CUVC) (h); *R. Callejas* 10063 (HUA) (h); *R. Callejas et al.* 11155 (HUA) (m); *R. Callejas et al.* 11653 (HUA) (h); *L. A. de Escobar & O. S. de Benavides* 2924 (HUA) (m); *R. Fonnegra et al.* 5987 (HUA) (m); *M. E. Fernández et al.* 263 (MEDEL)

(h); *S. Espinal & C. Pérez* 464 (MEDEL) (m); *C. A. Parra O.* CAP-039 (HPUJ) (m); *C. A. Parra O.* CAP-040 (HPUJ) (m); *C. A. Parra O.* CAP-041 (HPUJ) (h); *C. A. Parra O.* CAP-073 (COL) (m); *C. A. Parra O.* CAP-074 (COL) (h); *C. A. Parra O.* CAP-075 (HPUJ) (m); *C. A. Parra O.* CAP-076 (COL) (h); *C. A. Parra O.* CAP-078 (COL) (m); *C. A. Parra O.* CAP-079 (COL) (h); *C. A. Parra O.* CAP-080 (COL) (h); *C. A. Parra O.* CAP-081 (COL) (m); *C. A. Parra O.* CAP-082 (COL) (m); *C. A. Parra O.* CAP-090 (COL) (h); *C. A. Parra O.* CAP-096 (COL) (m); *C. A. Parra O.* CAP-103 (HPUJ) (h); *C. A. Parra O.* CAP-105 (COL) (m); *C. A. Parra O. & S. Cortés* CAP-123 (COL) (m); *C. A. Parra O. & S. Cortés* CAP-124 (COL) (h); *C. A. Parra O. & W. Rodríguez* CAP-132 (COL) (h).

M. pubescens Humb. & Bonpl. ex Willd.

M. de Fraume & A. Gallego 468 (COL); *Pérez Arbeláez & J. Cuatrecasas* 5825 (COL); *M. Scheneider* 892 (COL); *S. Espinal & E. Montenegro* 1566 (COL); *D.D. Soejarto et al.* 3039 (COL); *G. Lozano C.* 3700 (COL); *A. Gentry & H. León* 20305 (COL); *L. A. Camargo & A. Londoño* 7331 (COL); *G. Lozano et al.* GL 6527 (COL); *C. Barbosa et al.* CB 8651 (COL); *F. González et al.* FG 2816 (COL); *A. S. Barclay & P. Juajibioy* 3798 (COL); *H. García Barriga & R. Jaramillo M.* 20751 (COL); *C. Sandeman* 5617 (COL); *M.P. Galeano* 115 (COL); *S. Díaz Piedrahita & R. Jaramillo M.* 2203 (COL); *L. Uribe Uribe* 1576 (COL); *O. Rangel* 5399 (COL); *A. Salama et al.* No. 182 (COL); *M.P. Galeano & R. Bernal* (COL); *R. H. Warner* 8 (COL); *G. Arbeláez S. et al.* 2838 (COL); *R. Jaramillo M. et al.* 5299 A (COL); *R. Jaramillo M. et al.* 6520 (COL); *J. L. Zarucchi & D. Cárdenas* 4376 (COL); *A. Gentry et al.* 34738 (COL); *M. C. Vélez et al.* 1315 (COL); *A.H.G. Alston* 8039 (COL); *B. R. Ramírez & A. L. Jojoa B.* 6086 (PSO); *E. Hernández et al.* 176 (PSO); *P. Pinto E. et al.* 1769 (PSO); *D. D. Soejarto* 988 (PSO); *M. L. Bristol* 748 (PSO); *J. Rivera C.* 809 (PSO); *O. de Benavides* 7442 (PSO); *Olga S. de Benavides & J. Riascos* 039 (PSO); *B. R. Ramírez P.* 2476 (PSO); *O. S. de Benavides* 2734 (PSO); *G. López Jurado & J. Riascos* 560 (PSO); *P. Cerón* 0021 (HAFP); *Y. Hoyos et al.* 1 (HAFP); *S. I. Fernández & L. P. Holguín* 131 (HAFP); *M. Ordóñez* 029 (HAFP); *W. Debia* 722 (COL); *E. Forero et al.* 3607 (COL); *M. C. Vélez et al.* 1421 (COL); *E. Pérez Arbeláez & J. Cuatrecasas* 6275 (COL); *J. L. Zarucchi & Beatriz*

Echeverry 4687 (COL); *A. Fernández & L. E. Mora* 1231 (COL); *J.M. Idrobo et al.* 10332 (COL); *J. Idrobo et al.* 10332 (COL); *P. Franco et al.* 2989 (COL); *A. S. Barclay et al.* 3252 (COL); *M. L. Grant & F.R. Fosberg* 9199 (COL); *T. C. Plowman & D. Vaughan* 5235 (COL); *S. Díaz P. et al.* 508 (COL); *E. P. Arbeláez & G. Valencia* 4688 (COL); *W. B. Drew* E-778 (COL); *F. Sarmiento* 1819 (COL); *J. Cuatrecasas & R. Romero* *Castañeda* 25348 (COL); *G. Lozano C. et al.* 2609 (COL); *J. Cuatrecasas* 11559 (COL); *H. García Barriga* 11622 (COL); *L. E. Mora* 740 (COL); *E. L. Little Jr.* 7296 (COL); *E. P. Killip & A. C. Smith.* 19087 (COL); *J. M. Duque-Jaramillo* 4164 (COL); *R. E. Schultes & M. Villareal* 7712 (COL); *J. Cuatrecasas et al.* 2582 (COL); *H. Cuadros* 2263 (COL); *J. M. Idrobo* 5334 (COL); *E. Mesa González* EMG-78 (COL); *S. Espinal T.* 2059 (CUVC); *S. Espinal T. & J. E. Ramos* 2997 (CUVC); *Llanos del Cuibá, 09-II-1968, sin colector ni número* (CUVC); *P. Silverstone-Sopkin & J. Giraldo-Gensini* 6365 (CUVC); *R. Callejas P. et al.* 968 (JAUM); *S. E. Hoyos et al.* 002 (JAUM); *Alejandro A. A. No. 9* (JAUM); *E. Rentería et al.* 4062 (JAUM); *D. Sánchez et al.* 2293 (MEDEL); *L. Pavajeau* 199 (HPUJ); *C. A. Parra O.* CAP-042 (HPUJ); *C. A. Parra O.* CAP-110

(COL); *C. A. Parra O.* CAP-115 (COL); *C. A. Parra O.* CAP-118 (COL); *C. A. Parra O.* CAP-046 (COL); *C. A. Parra O.* CAP-050 (HPUJ); *C. A. Parra O.* CAP-056 (COL); *C. A. Parra O. & J. Parra* CAP-061 (HPUJ); *C. A. Parra O. & J. Parra* CAP-062 (COL); *M. M. Reyes s/n* (COL).

M. singularis C. Parra-Osorio

O. de Benavides 10664 (PSO); *B. R. Ramírez P.* 4795 (PSO); *B. R. Ramírez P. & J. A. Cuayal M.* 4575 (PSO); *O. de Benavides* 4189 (PSO); *O. S. de Benavides* 1205 (PSO); *G. López-J.* 339 (PSO); *O. de Benavides & B. R. Ramírez* 4435 (PSO); *G. López Jurado & J. Riascos* 568 (PSO); *S. Espinal T.* 976 (PSO); *B. R. Ramírez P.* 2815 (PSO); *O. de Benavides* 7782 (PSO); *B. R. Ramírez P. & J. A. Cuayal M.* 4602 (PSO); *G. Lozano C.* 3318 (COL); *B. R. Ramírez P. & J. A. Cuayal M.* 4609 (COL); *C. A. Parra O.* CAP-106 (COL); *C. A. Parra O.* CAP-107 (COL); *C. A. Parra O.* CAP-108 (HPUJ); *C. A. Parra O.* CAP-112 (COL); *C. A. Parra O.* CAP-119 (COL); *C. A. Parra O.* CAP-120 (COL); *C. A. Parra O.* CAP-121 (HPUJ); *C. A. Parra O.* CAP-122 (COL); *C. A. Parra O.* CAP-048 (COL); *C. A. Parra O.* CAP-049 (COL); *C. A. Parra O.* CAP-054 (COL).

Anexo 3. Matriz básica de caracteres y estados de carácter de las cinco especies de *Myrica* colombianas sometidas a los análisis numéricos. El código -1 representa los valores perdidos o ausentes. La primera columna presenta los caracteres utilizados como variables (véase el nombre completo en el anexo 1).

	<i>M. cerifera</i>	<i>M. funckii</i>	<i>M. parvifolia</i>	<i>M. pubescens</i>	<i>M. singularis</i>
Tipo ramific	2	2	2	1	1
p/a tom ram	1	0	0	1	1
long. Peciol	0.33	0.493	0.395	0.92	0.69
Dis. Tom pec	1	1	1	2	2
forma lf tot	5	4	2	1	6
long. Limbo	4.86	2.99	2.91	8.81	6.57
ancho limbo	1.13	0.99	1.14	2.45	2.83
forma bf tot	3	2	2	1	2
forma ap fol	1	2	1	1	2
borde h tot	1	2	2	1	3
p/a pub limb	0	0	0	1	0
distr pub tot	1	2	3	5	6
marc. Venac	1	1	1	2	3
tipo sex ind	2	2	2	1	2
tipo sex am	1	1	1	2	1
long raq ifl	1.4	1.24	1.48	1.93	2.62
No. Br fl hem	1	1	1	1	2
forma brctm	1	4	1	2	1
forma brcth	1	3	3	4	2
Larg br c ma	0.134	0.197	0.18	0.186	0.24
Anc br c ma	0.187	0.123	0.15	0.105	0.25
larg br c fem	0.1	0.186	0.15	0.23	0.2
anc br c fem	0.096	0.118	0.11	0.1	0.16
pub br tot	1	2	2	4	3
long col es	0.073	0.053	0.054	0.052	0.114
p/a pub c es	1	0	0	1	0
p/a gl col es	1	0	1	1	1
tam tot est	0.1	0.14	0.11	0.19	0.19
long fil est	0.074	0.069	0.049	0.11	0.09
p/a ind ovar	1	0	0	1	0
Diam ovario	0.038	0.075	0.06	0.071	0.061
Long ovario	0.042	0.073	0.06	0.058	0.067
Lon ram est	-1	0.18	0.07	0.099	0.122
forma fruto	1	2	1	1	1
anch pap fr	0.03	0.043	0.06	0.044	0.059
larg pap fr	0.034	0.047	0.06	0.048	0.06
p/a ind pap fr	0	0	0	1	0
diam fruto	0.227	0.443	0.31	0.32	0.46
tam cav sem	0.144	0.31	0.15	0.14	0.22

Anexo 4. Contribución de los caracteres a los tres primeros componentes en el análisis de componentes principales de las cinco especies de *Myrica* colombianas. Véase el nombre completo de la variable en el anexo 1.

	Primer componente	Segundo componente	Tercer componente
Tipo ramific	0.9709	0.09654	0.18618
p/a tom ram	-0.46972	-0.40952	-0.6194
long. Peciol	-0.94025	-0.24517	0.21022
Dis. Tom pec	-0.9709	-0.09654	-0.18618
forma lf tot	0.15272	0.62648	-0.55217
long. Limbo	-0.80429	-0.492	-0.19634
ancho limbo	-0.94441	0.00552	-0.3169
forma bf tot	0.77776	0.21905	-0.52792
forma ap fol	-0.24465	0.86676	0.17481
borde h tot	-0.30632	0.91558	-0.1718
p/a pub limb	-0.61468	-0.72251	0.31388
distr pub tot	-0.9612	0.14379	-0.15248
marc. Venac	-0.88169	0.24345	-0.38438
tipo sex ind	0.61468	0.72251	-0.31388
tipo sex am	-0.61468	-0.72251	0.31388
long raq ifl	-0.83923	0.2292	-0.49249
No. Br fl hem	-0.57433	0.60485	-0.54111
forma brctm	0.07155	0.22056	0.88264
forma brth	-0.49793	-0.22326	0.74705
Larg br c ma	-0.72602	0.68022	0.08491
Anc br c ma	-0.11228	0.51662	-0.83954
larg br c fem	-0.882	0.07495	0.46701
anc br c fem	-0.5052	0.81149	-0.29105
pub br tot	-0.94872	-0.18203	0.23823
long col es	-0.3685	0.50603	-0.74117
p/a pub c es	-0.0011	-0.90517	-0.18002
p/a gl col es	-0.27423	-0.45406	-0.7516
tam tot est	-0.97239	0.0851	0.10255
long fil est	-0.78392	-0.38561	-0.02491
p/a ind ovar	-0.0011	-0.90517	-0.18002
Diam ovario	-0.51749	0.26335	0.82855
Long ovario	-0.3898	0.72737	0.59775
Lon ram est	0.12267	0.53983	0.51401
Forma fruto	0.27423	0.45406	0.7516
anch pap fr	-0.45415	0.5173	-0.06038
larg pap fr	-0.5037	0.51535	-0.00392
p/a ind pap fr	-0.61468	-0.72251	0.31388
Diam fruto	-0.48585	0.81243	0.31492
Tam cav sem	0.03778	0.76175	0.50552

Anexo 5. Contribución de los caracteres a los tres primeros componentes en el análisis de componentes principales de los ejemplares de *M. parvifolia* analizados. Véase el nombre completo de la variable en el anexo 1.

	Primer componente	Segundo componente	Tercer componente
Hábito	0.40954	0.37572	0.19274
Tipo ramific	0.17068	0.19324	0.2794
p/a tom ram	0.60088	-0.47128	-0.05268
Long. Peciol	-0.7369	-0.34172	0.01924
Dis. Tom pec	0.40565	-0.48805	0.06565
Long. Limbo	-0.73476	-0.48087	-0.07702
Ancho limbo	-0.76976	-0.44124	0.00309
Forma ap fol	-0.34111	-0.41666	0.08714
p/a pub limb	0.22516	-0.13631	0.05221
Long raq ifl	-0.1097	-0.16043	0.53957
p/a pub rq ifl	0.4518	-0.48385	0.17925
No Br fl	0.08664	-0.36075	-0.24581
Larg br c	-0.11362	0.11503	0.67392
Anc br c	-0.07963	0.03044	0.8181
tipo ramif am	-0.08391	0.10415	0.10855
Long col es	0.06235	0.06761	0.40091
p/a pub c es	0.1236	-0.26637	0.1655
p/a gl col es	-0.1527	-0.34216	-0.02254
Tam tot est	0.15619	0.03646	0.43937
Long fil est	0.16571	0.04204	0.26045
p/a ind ovar	0.5705	-0.51916	0.3472
p/a gl ovar	-0.10513	-0.06983	0.27366
Diam ovario	0.08772	0.16294	0.34685
Long ovario	0.28559	0.19953	0.21887
Lon ram esg	-0.16752	-0.29028	0.29057
p/a pegl esg	-0.04677	-0.38052	0.38209
Anch pap fr	-0.44192	-0.00105	0.10549
Larg pap fr	-0.43157	0.02437	0.11254
p/a ind pap fr	0.47943	-0.65572	0.13455
p/a gl pap fr	-0.23511	-0.11422	-0.15448
Diam fruto	-0.34321	-0.12661	0.49605
Tam cav sem	-0.44955	0.06597	0.32672
Marc venac	-0.60092	-0.40067	-0.0406
Forma lf	-0.0141	0.2354	-0.03761
Forma bf	-0.03002	-0.2424	-0.0887
Borde h	-0.20375	-0.21962	-0.18603
Distr pub	0.40822	-0.4481	0.06869
Pub br	0.12256	-0.5068	-0.12261
Forma br c	0.32406	-0.37762	-0.23076
Sexo	0.11091	-0.25951	-0.37822

Anexo 6. Contribución de los caracteres a los tres primeros componentes en el análisis de componentes principales de los ejemplares de *M. pubescens* analizados. Véase el nombre completo de la variable en el anexo 1.

	Primer componente	Segundo componente	Tercer componente
Hábito	0.23306	0.05283	0.11939
Tipo ramific	-0.50644	0.37159	0.03832
p/a tom ram	0.82045	0.29966	-0.09993
Long. Peciol	0.35001	-0.43238	0.03999
Dis. Tom pec	0.63068	0.24256	0.02317
Long. Limbo	0.40082	-0.68538	-0.01348
Ancho limbo	0.29027	-0.65033	0.04432
forma ap fol	-0.71493	-0.38368	0.06607
p/a pub limb	0.67585	0.1482	-0.0363
p/a triecia	0.0633	-0.07663	-0.10276
long raq ifl	0.25187	0.19335	0.24512
No. Br fl ma	0.09514	0.04285	0.49336
Larg br c ma	0.01879	0.02595	0.26911
Anc br c ma	-0.04492	-0.0555	0.75537
long col es	0.06411	0.16598	0.48589
p/a pub c es	0.11526	0.3741	0.34658
p/a gl col es	0.00838	0.27791	0.04227
tam tot est	0.21397	-0.40666	-0.19581
long fil est	0.24309	-0.4853	-0.22535
p/a ind ovar	-0.03922	-0.00005	0.10726
p/a gl ovar	-0.16132	0.09513	-0.03268
Diam ovario	0.0599	-0.05422	-0.00564
Long ovario	0.05108	-0.04704	-0.0017
Lon ram est	0.13237	0.17857	-0.03329
p/a p o gl es	-0.12155	0.25076	0.19107
anch pap fr	0.00263	-0.51561	0.27956
larg pap fr	0.01784	-0.33243	0.31467
p/a gl pap fr	-0.06723	-0.05837	-0.23593
Diam fruto	0.22301	-0.42353	0.27864
Tam cav sem	0.37704	0.03339	0.1022
marc. Venac	-0.70404	-0.33856	0.09213
larg br c fem	0.1052	-0.01224	0.70812
anc br c fem	0.10036	-0.01514	0.68895
Forma lf tot	-0.07716	0.2882	0.0181
Forma bf tot	-0.44663	0.2211	-0.00992
Borde h tot	0.08563	-0.05131	0.4738
Distr pub tot	0.82871	-0.00056	-0.14574
Pub br tot	0.26916	0.42802	-0.1196
forma brctm	0.03792	0.05531	-0.15118
forma brcth	-0.00624	-0.2302	-0.2618