



ESPE

UNIVERSIDAD DE LAS FUERZAS ARMADAS
INNOVACIÓN PARA LA EXCELENCIA

DEPARTAMENTO DE CIENCIAS DE LA VIDA Y LA
AGRICULTURA

CARRERA DE INGENIERÍA EN BIOTECNOLOGÍA

TRABAJO DE TITULACIÓN, PREVIO A LA OBTENCIÓN DEL
TÍTULO DE INGENIERA EN BIOTECNOLOGÍA

TEMA: ANÁLISIS DE MORFOMETRÍA GEOMÉTRICA DE HOJAS
COMPUESTAS DE *Polylepis incana* Kunth. y *P. racemosa* Ruiz & Pav. PARA
DIFERENCIAR ESPECIES Y POTENCIALES HÍBRIDOS EN EL
ECUADOR

AUTOR: CAIZA GUAMBA, JOSELIN CAROLINA

DIRECTORA: LIC. SEGOVIA SALCEDO, MARÍA CLAUDIA M.SC

Ph.D.

SANGOLQUÍ

2019



ESPE
UNIVERSIDAD DE LAS FUERZAS ARMADAS
INNOVACIÓN PARA LA EXCELENCIA

DEPARTAMENTO DE CIENCIAS DE LA VIDA Y LA AGRICULTURA

CARRERA DE INGENIERÍA EN BIOTECNOLOGÍA

CERTIFICACIÓN

Certifico que el trabajo de titulación, ***“ANÁLISIS DE MORFOMETRÍA GEOMÉTRICA DE HOJAS COMPUESTAS DE *Polylepis incana* Kunth. Y *P. racemosa* Ruiz & Pav. PARA DIFERENCIAR ESPECIES Y POTENCIALES HÍBRIDOS EN EL ECUADOR”*** fue realizado por la señorita ***Caiza Guamba, Joselin Carolina*** el mismo que ha sido revisado en su totalidad, analizado por la herramienta de verificación de similitud de contenido; por lo tanto, cumple con los requisitos teóricos, científicos, técnicos, metodológicos y legales establecidos por la Universidad de Fuerzas Armadas ESPE, razón por la cual me permito acreditar y autorizar para que lo sustente públicamente.

Sangolquí, 7 de enero del 2019

Firma:

Firma manuscrita en azul de María Claudia Segovia Salcedo.

Lic. María Claudia Segovia Salcedo M.SC. PhD.

C.C. 1709055998



ESPE
UNIVERSIDAD DE LAS FUERZAS ARMADAS
INNOVACIÓN PARA LA EXCELENCIA

DEPARTAMENTO DE CIENCIAS DE LA VIDA Y LA AGRICULTURA

CARRERA DE INGENIERÍA EN BIOTECNOLOGÍA

AUTORÍA DE RESPONSABILIDAD

Yo, *Caiza Guamba, Joselin Carolina* declaro que el contenido, ideas y criterios del trabajo de titulación: “*Análisis de Morfometría geométrica de hojas compuestas de *Polylepis incana* Kunth. y *P. racemosa* Ruiz & Pav. para diferenciar especies y potenciales híbridos en el Ecuador*” es de mi autoría y responsabilidad, cumpliendo con los requisitos teóricos, científicos, técnicos, metodológicos y legales establecidos por la Universidad de Fuerzas Armadas ESPE, respetando los derechos intelectuales de terceros y referenciando las citas bibliográficas.

Consecuentemente el contenido de la investigación mencionada es veraz.

Sangolquí, 7 de enero del 2019

Firma:

Joselin Caiza

Joselin Carolina Caiza Guamba

C.C. 1724571094



ESPE
UNIVERSIDAD DE LAS FUERZAS ARMADAS
INNOVACIÓN PARA LA EXCELENCIA

DEPARTAMENTO DE CIENCIAS DE LA VIDA Y LA AGRICULTURA

CARRERA DE INGENIERÍA EN BIOTECNOLOGÍA

AUTORIZACIÓN

Yo, *Caiza Guamba, Joselin Carolina* autorizo a la Universidad de las Fuerzas Armadas ESPE publicar el trabajo de titulación: “*Análisis de Morfometría geométrica de hojas compuestas de Polylepis incana Kunth. y P. racemosa Ruiz & Pav. para diferenciar especies y potenciales híbridos en el Ecuador*” en el Repositorio Institucional, cuyo contenido, ideas y criterios son de mi responsabilidad.

Sangolquí, 7 de enero del 2019

Firma:

A handwritten signature in blue ink, reading 'Joselin Caiza G', is written over a horizontal dotted line.

Joselin Carolina Caiza Guamba

C.C. 1724571094

DEDICATORIA

Este trabajo va dedicado para mis padres, José y Rocío, quienes me han apoyado infinitamente en toda mi trayectoria de estudiante universitaria, gracias a ellos he llegado a conocer lugares fantásticos para difundir el trabajo científico que he realizado en los últimos años.

También quiero dedicar a mi hermano Henry, Tía Maya, Paúl y familia, que junto con mis padres son mi motivación de superación constante, ya que me han enseñado a ser perseverante en este camino y no rendirme ante ninguna adversidad.

Joselin Carolina Caiza Guamba

AGRADECIMIENTO

Primero le agradezco a Dios, por darme siempre la fortaleza para seguir día a día luchando hasta lograr alcanzar la meta propuesta y además por presentarme personas llenas de luz que han convertido mis días tristes en días alegres.

Un agradecimiento sincero y especial a mi Directora de Tesis, Claudia Segovia Salcedo, quien me permitió estudiar *Polylepis* en los últimos 3 años, gracias por compartir sus conocimientos, experiencias y motivación en cada salida de campo y en el laboratorio, gracias por el apoyo incondicional tanto personal como profesional y finalmente por la confianza depositada en mí para liderar las actividades y objetivos propuestos en el laboratorio.

Mis sinceros agradecimientos al personal del Laboratorio de Cultivos Vegetales de la UFA-ESPE y a la Dra. Mónica Jadán, por ser una persona de luz en mis días tristes y por el apoyo incondicional en el desarrollo de la tesis desde su momento de aprobación hasta culminación.

Agradezco a mis padres, familiares y a los que considero también mi otra familia, por apoyarme siempre con sus palabras y detalles para no darme por vencida en esta trayectoria universitaria.

Finalmente, agradecida con la vida por estar rodeada de personas sinceras y de buen corazón, gracias amigos de carrera y del laboratorio por compartir momentos inolvidables, apoyarme y darme ánimos en los últimos pasos de culminación de la tesis.

Joselin Carolina Caiza Guamba

ABREVIATURAS

| | |
|-------------|---|
| MG | Morfometría Geométrica |
| PCA | Análisis de componentes principales |
| CVA | Análisis de variantes canónicas |
| SNAP | Sistema Nacional de Áreas Protegidas |
| PHAN | Factor de transcripción del dominio MYB (PHANTASTICA) |
| SAM | Meristema apical de brotes |

ÍNDICE DE CONTENIDOS

| | |
|-----------------------------------|------|
| CERTIFICACIÓN..... | i |
| AUTORÍA DE RESPONSABILIDAD..... | ii |
| AUTORIZACIÓN..... | iii |
| DEDICATORIA..... | iii |
| AGRADECIMIENTO..... | v |
| ABREVIATURAS..... | vi |
| ÍNDICE DE CONTENIDOS..... | vii |
| ÍNDICE DE TABLAS..... | xiii |
| ÍNDICE DE FIGURAS..... | xv |
| RESUMEN..... | xxi |
| ABSTRACT..... | xxii |
| CAPÍTULO I: INTRODUCCIÓN..... | 1 |
| 1.1. Antecedentes..... | 1 |
| 1.2. Justificación..... | 3 |
| 1.3. Objetivos..... | 4 |
| 1.3.1. Objetivo General..... | 4 |
| 1.3.2. Objetivos Específicos..... | 4 |

| | |
|--|----------|
| | viii |
| 1.4. Hipótesis | 5 |
| CAPÍTULO II: REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA | 6 |
| 2.1. El género <i>Polylepis</i> | 6 |
| 2.1.1. Características Generales del Género | 6 |
| 2.1.2. Características morfológicas | 6 |
| 2.1.3. Filogenia | 9 |
| 2.1.4. Hibridación y niveles de ploidía | 10 |
| 2.1.5. Función ecológica..... | 12 |
| 2.1.6. Estado actual del género | 13 |
| 2.1.7. Descripción de las especies de interés..... | 14 |
| 2.1.7.1. <i>Polylepis incana</i> | 14 |
| 2.1.7.2. <i>Polylepis racemosa</i> | 15 |
| 2.2. Morfometría Geométrica | 17 |
| 2.2.1. Historia..... | 17 |
| 2.2.2. Fundamentos..... | 18 |
| 2.2.3. Tipos de Puntos de Referencia (landmarks) | 19 |
| 2.2.4. Método de Superposición | 20 |
| Análisis generalizado de Procrustes | 20 |
| 2.2.5. Tipos de análisis | 21 |
| Análisis Canónico de Varianza (CVA) | 21 |

| | |
|---|----|
| | ix |
| Análisis de Componentes Principales (PCA) | 22 |
| 2.2.6. Herramientas informáticas existentes | 23 |
| CAPÍTULO III: MATERIALES Y MÉTODOS | 24 |
| 3.1. Área de estudio | 24 |
| 3.2. Análisis de morfometría geométrica..... | 25 |
| 3.2.1. Montaje y fotografía de los especímenes | 25 |
| 3.2.2. Determinación y digitalización de los puntos anatómicos de referencia (landmarks) | 26 |
| 3.3. Análisis estadístico | 27 |
| 3.3.1. Diseño experimental..... | 27 |
| 3.3.2. Análisis de Variables Canónicas | 28 |
| 3.3.3. Análisis de Componentes principales..... | 28 |
| 3.3.4 Análisis independiente de Alometría | 29 |
| CAPITULO IV: RESULTADOS | 30 |
| 4.1. Puntos de referencia anatómicos, hitos o landmarks | 30 |
| 4.1.1. Hoja completa..... | 30 |
| 4.1.2. Folíolos Distal y Proximal..... | 31 |
| 4.2. Población ILLINIZAS | 32 |
| 4.2.1. Hoja completa..... | 32 |
| 4.2.1.1. Análisis de variantes canónicas (CVA) | 32 |

| | |
|---|----|
| | x |
| 4.2.1.2. Análisis de Componentes Principales (PCA) | 33 |
| 4.2.1.3. Análisis de variantes canónicas (CVA) independiente de alometría | 37 |
| 4.2.2. Folíolo distal | 39 |
| 4.2.2.1. Análisis de variantes canónicas (CVA) | 39 |
| 4.2.2.2. Análisis de componentes principales (PCA)..... | 40 |
| 4.2.2.3. Análisis de variantes canónicas (CVA) independiente de alometría | 44 |
| 4.2.3. Folíolo proximal | 46 |
| 4.2.3.1. Análisis de variantes canónicas (CVA) | 46 |
| 4.2.3.2. Análisis de componentes principales (PCA)..... | 47 |
| 4.2.3.3. Análisis de variantes canónicas (CVA) independiente de alometría | 51 |
| 4.3. Población OYACACHI | 53 |
| 4.3.1. Hoja completa..... | 53 |
| 4.3.1.1. Análisis de variantes canónicas (CVA) | 53 |
| 4.3.1.2. Análisis de Componentes Principales (PCA) | 54 |
| 4.3.1.3. Análisis de variantes canónicas (CVA) independiente de alometría | 58 |
| 4.3.2. Folíolo distal | 60 |
| 4.3.2.1. Análisis de variantes canónicas (CVA) | 60 |
| 4.3.2.2. Análisis de Componentes Principales (PCA) | 61 |
| 4.3.2.3. Análisis de variantes canónicas (CVA) independiente de alometría | 65 |
| 4.3.3. Folíolo proximal | 67 |

| | |
|---|----|
| | xi |
| 4.3.3.1. Análisis de variantes canónicas (CVA) | 67 |
| 4.3.3.2. Análisis de Componentes Principales (PCA) | 68 |
| 4.3.3.3. Análisis de variantes canónicas (CVA) independiente de alometría | 72 |
| 4.4. Población MOJANDA..... | 74 |
| 4.4.1. Hoja completa..... | 74 |
| 4.4.1.1. Análisis de variantes canónicas (CVA) | 74 |
| 4.4.1.2. Análisis de Componentes Principales (PCA) | 75 |
| 4.4.1.3. Análisis de variantes canónicas (CVA) independiente de alometría | 79 |
| 4.4.2. Folíolo distal | 81 |
| 4.4.2.1. Análisis de variantes canónicas (CVA) | 81 |
| 4.4.2.2. Análisis de Componentes Principales (PCA) | 82 |
| 4.4.2.3. Análisis de variantes canónicas (CVA) independiente de alometría | 86 |
| 4.4.3. Folíolo proximal | 88 |
| 4.4.3.1. Análisis de variantes canónicas (CVA) | 88 |
| 4.4.3.2. Análisis de Componentes Principales (PCA) | 89 |
| 4.4.3.3. Análisis de variantes canónicas (CVA) independiente de alometría | 93 |
| 4.5. Población PAPALLACTA | 95 |
| 4.5.1. Hoja completa..... | 95 |
| 4.5.1.1. Análisis de variantes canónicas (CVA) | 95 |
| 4.5.1.2. Análisis de Componentes Principales (PCA) | 96 |

| | |
|---|-----|
| | xii |
| 4.5.1.3. Análisis de variantes canónicas (CVA) independiente de alometría | 100 |
| 4.5.2. Folíolo distal | 102 |
| 4.5.2.1. Análisis de variantes canónicas (CVA) | 102 |
| 4.5.2.2. Análisis de Componentes Principales (PCA) | 103 |
| 4.5.2.3. Análisis de variantes canónicas (CVA) independiente de alometría | 107 |
| 4.5.3. Folíolo proximal | 109 |
| 4.5.3.1. Análisis de variantes canónicas (CVA) | 109 |
| 4.5.3.2. Análisis de Componentes Principales (PCA) | 110 |
| 4.5.3.3. Análisis de variantes canónicas (CVA) independiente de alometría | 114 |
| CAPITULO V: DISCUSIÓN | 116 |
| CAPÍTULO VI: CONCLUSIONES | 129 |
| CAPÍTULO VII: RECOMENDACIONES | 131 |
| BIBLIOGRAFÍA | 132 |
| ANEXOS | 148 |
| ANEXO A: Gráficos de dispersión de hitos obtenidos en MorphoJ, resultado de la alineación de los especímenes. | 148 |
| ANEXO B: Resultados obtenidos en MorphoJ del Análisis de Variantes Canónicas.. | 152 |

ÍNDICE DE TABLAS

| | |
|---|-----|
| Tabla 1. <i>Origen de <i>Polylepis incana</i> y <i>P. racemosa</i> Ruiz and Pav. (<i>Sanguisorbeae</i>, <i>Rosaceae</i>) de diferentes poblaciones de Ecuador.....</i> | 25 |
| Tabla 2. <i>Alineación de los individuos de la población de Illinizas.....</i> | 148 |
| Tabla 3. <i>Alineación de los individuos de la población de Oyacachi.....</i> | 149 |
| Tabla 4. <i>Alineación de los individuos de la población de Mojanda.....</i> | 150 |
| Tabla 5. <i>Alineación de los individuos de la población de Papallacta.....</i> | 151 |
| Tabla 6. <i>Análisis de Variantes Canónicas de la hoja completa, Población Illinizas.....</i> | 152 |
| Tabla 7. <i>Análisis de Variantes Canónicas independiente de alometría de la hoja completa, Población Illinizas.....</i> | 153 |
| Tabla 8. <i>Análisis de Variantes Canónicas del folíolo distal, Población Illinizas.....</i> | 154 |
| Tabla 9. <i>Análisis de Variantes Canónicas independiente de alometría del folíolo distal, Población Illinizas.....</i> | 155 |
| Tabla 10. <i>Análisis de Variantes Canónicas del folíolo proximal, Población Illinizas.....</i> | 156 |
| Tabla 11. <i>Análisis de Variantes Canónicas independiente de alometría del folíolo proximal, Población Illinizas.....</i> | 157 |
| Tabla 12. <i>Análisis de Variantes Canónicas de la hoja completa, Población Oyacachi.....</i> | 158 |
| Tabla 13. <i>Análisis de Variantes Canónicas independiente de alometría de la hoja completa, Población Oyacachi.....</i> | 159 |
| Tabla 14. <i>Análisis de Variantes Canónicas del folíolo distal, Población Oyacachi.....</i> | 160 |
| Tabla 15. <i>Análisis de Variantes Canónicas independiente de alometría del folíolo distal, Población Oyacachi.....</i> | 161 |

| | |
|--|-----|
| Tabla 16. <i>Análisis de Variantes Canónicas del folíolo proximal, Población Oyacachi.</i> | 162 |
| Tabla 17. <i>Análisis de Variantes Canónicas independiente de alometría del folíolo proximal, Población Oyacachi.</i> | 163 |
| Tabla 18. <i>Análisis de Variantes Canónicas de la hoja completa, Población Mojanda.</i> | 164 |
| Tabla 19. <i>Análisis de Variantes Canónicas independiente de alometría de la hoja completa, Población Mojanda.</i> | 165 |
| Tabla 20. <i>Análisis de Variantes Canónicas del folíolo distal, Población Mojanda.</i> | 166 |
| Tabla 21. <i>Análisis de Variantes Canónicas independiente de alometría del folíolo distal, Población Mojanda.</i> | 167 |
| Tabla 22. <i>Análisis de Variantes Canónicas del folíolo proximal, Población Mojanda.</i> | 168 |
| Tabla 23. <i>Análisis de Variantes Canónicas independiente de alometría del folíolo proximal, Población Mojanda.</i> | 169 |
| Tabla 24. <i>Análisis de Variantes Canónicas de la hoja completa, Población Papallacta.</i> | 170 |
| Tabla 25. <i>Análisis de Variantes Canónicas independiente de alometría de la hoja completa, Población Papallacta.</i> | 171 |
| Tabla 26. <i>Análisis de Variantes Canónicas del folíolo distal, Población Papallacta.</i> | 172 |
| Tabla 27. <i>Análisis de Variantes Canónicas independiente de alometría del folíolo distal, Población Papallacta.</i> | 173 |
| Tabla 28. <i>Análisis de Variantes Canónicas del folíolo proximal, Población Papallacta.</i> | 174 |
| Tabla 29. <i>Análisis de Variantes Canónicas independiente de alometría del folíolo proximal, Población Papallacta.</i> | 175 |

ÍNDICE DE FIGURAS

| | |
|--|----|
| Figura 1. Morfología de <i>P. incana</i> . a. Rama b. Envés de la hoja c. Punto de inserción de los folíolos d. Fruto e. Flores Tomado de Simpson (1979) | 15 |
| Figura 2. Morfología de <i>P. racemosa</i> . a. Rama b. Envés de la hoja c. Punto de inserción de los folíolos d. Fruto e. Flores Tomado de Simpson (1979)..... | 17 |
| Figura 3. Mapa de recolección de las muestras vegetales en la región norte-andina del Ecuador..... | 24 |
| Figura 4. Puntos anatómicos de referencia (landmarks o hitos) digitalizados en hoja completa. a) Hitos en <i>P. incana</i> b) Hitos en <i>P. racemosa</i> | 30 |
| Figura 5. Puntos anatómicos de referencia (landmarks o hitos) digitalizados en folíolos. a) Hitos del folíolo proximal en <i>P. incana</i> b) Hitos del folíolo distal en <i>P. racemosa</i> | 31 |
| Figura 6. Análisis de variantes canónicas de la forma de la hoja compuesta de <i>P. incana</i> y <i>P. racemosa</i> de la Población Illinizas..... | 33 |
| Figura 7. Análisis de Componentes Principales (PCA) de diversificación en forma de hoja compuesta de <i>P. incana</i> y <i>P. racemosa</i> de la Población Illinizas. | 35 |
| Figura 8. Análisis de componentes principales (PCA) de la variación dentro de cada especie de <i>Polylepis</i> de la hoja compuesta de la Población Illinizas. a) PCA de la matriz de covarianza dentro de <i>P. incana</i> . b) PCA de la matriz de covarianza dentro de <i>P. racemosa</i> | 36 |
| Figura 9. Análisis de variantes canónicas de la forma de la hoja compuesta de <i>P. incana</i> y <i>P. racemosa</i> independiente de alometría de la Población Illinizas..... | 38 |

| | |
|--|----|
| Figura 10. Análisis de variantes canónicas de la forma del folíolo distal de <i>P. incana</i> y <i>P. racemosa</i> de la Población Illinizas..... | 40 |
| Figura 11. Análisis de Componentes Principales (PCA) de diversificación en forma del folíolo distal de <i>P. incana</i> y <i>P. racemosa</i> de la Población Illinizas. | 42 |
| Figura 12. Análisis de componentes principales (PCA) de la variación dentro de cada especie de <i>Polylepis</i> del folíolo distal de la Población Illinizas. a) PCA de la matriz de covarianza dentro de <i>P. incana</i> . b) PCA de la matriz de covarianza dentro de <i>P. racemosa</i> | 43 |
| Figura 13. Análisis de variantes canónicas de la forma del folíolo distal de <i>P. incana</i> y <i>P. racemosa</i> independiente de alometría de la Población Illinizas..... | 45 |
| Figura 14. Análisis de variantes canónicas de la forma del folíolo proximal de <i>P. incana</i> y <i>P. racemosa</i> de la Población Illinizas. | 47 |
| Figura 15. Análisis de Componentes Principales (PCA) de diversificación en forma del Folíolo proximal de <i>P. incana</i> y <i>P. racemosa</i> de la Población Illinizas. | 49 |
| Figura 16. Análisis de componentes principales (PCA) de la variación dentro de cada especie de <i>Polylepis</i> del folíolo proximal de la Población Illinizas. a) PCA de la matriz de covarianza dentro de <i>P. incana</i> . b) PCA de la matriz de covarianza dentro de <i>P. racemosa</i> | 50 |
| Figura 17. Análisis de variantes canónicas de la forma del folíolo proximal de <i>P. incana</i> y <i>P. racemosa</i> independiente de alometría de la Población Illinizas..... | 52 |
| Figura 18. Análisis de variantes canónicas de la forma de la hoja compuesta de <i>P. incana</i> y <i>P. racemosa</i> de la Población Oyacachi..... | 54 |

- Figura 19.** Análisis de Componentes Principales (PCA) de diversificación en forma de hoja compuesta de *P. incana* y *P. racemosa* de la Población Oyacachi.....55
- Figura 20.** Análisis de componentes principales (PCA) de la variación dentro de cada especie de *Polylepis* de la hoja compuesta de la Población Oyacachi. a) PCA de la matriz de covarianza dentro de *P. incana*. b) PCA de la matriz de covarianza dentro de *P. racemosa*.....57
- Figura 21.** Análisis de variantes canónicas de la forma de la hoja compuesta de *P. incana* y *P. racemosa* independiente de alometría de la Población Oyacachi.59
- Figura 22.** Análisis de variantes canónicas de la forma del folíolo distal de *P. incana* y *P. racemosa* de la Población Oyacachi.....61
- Figura 23.** Análisis de Componentes Principales (PCA) de diversificación en forma del folíolo distal de *P. incana* y *P. racemosa* de la Población Oyacachi.....62
- Figura 24.** Análisis de componentes principales (PCA) de la variación dentro de cada especie de *Polylepis* del folíolo distal de la Población Oyacachi. a) PCA de la matriz de covarianza dentro de *P. incana*. b) PCA de la matriz de covarianza dentro de *P. racemosa*.64
- Figura 25.** Análisis de variantes canónicas de la forma del folíolo distal de *P. incana* y *P. racemosa* independiente de alometría de la Población Oyacachi.66
- Figura 26.** Análisis de variantes canónicas de la forma del folíolo proximal de *P. incana* y *P. racemosa* de la Población Oyacachi.....68
- Figura 27.** Análisis de Componentes Principales (PCA) de diversificación en forma del folíolo proximal de *P. incana* y *P. racemosa* de la Población Oyacachi.....69

- Figura 28.** Análisis de componentes principales (PCA) de la variación dentro de cada especie de *Polylepis* del folíolo proximal de la Población Oyacachi. a) PCA de la matriz de covarianza dentro de *P. incana*. b) PCA de la matriz de covarianza dentro de *P. racemosa*.71
- Figura 29.** Análisis de variantes canónicas de la forma del folíolo proximal de *P. incana* y *P. racemosa* independiente de alometría de la Población Oyacachi.....73
- Figura 30.** Análisis de variantes canónicas de la forma de la hoja compuesta de *P. incana* y *P. racemosa* de la Población Mojanda.....75
- Figura 31.** Análisis de Componentes Principales (PCA) de diversificación en forma de hoja compuesta de *P. incana* y *P. racemosa* de la Población Mojanda.76
- Figura 32.** Análisis de componentes principales (PCA) de la variación dentro de cada especie de *Polylepis* de la hoja compuesta de la Población Mojanda. a) PCA de la matriz de covarianza dentro de *P. incana*. b) PCA de la matriz de covarianza dentro de *P. racemosa*.78
- Figura 33.** Análisis de variantes canónicas de la forma de la hoja compuesta de *P. incana* y *P. racemosa* independiente de alometría de la Población Mojanda.80
- Figura 34.** Análisis de variantes canónicas de la forma del folíolo distal de *P. incana* y *P. racemosa* de la Población Mojanda.....82
- Figura 35.** Análisis de Componentes Principales (PCA) de diversificación en forma del folíolo distal de *P. incana* y *P. racemosa* de la Población Mojanda.....83
- Figura 36.** Análisis de componentes principales (PCA) de la variación dentro de cada especie de *Polylepis* del folíolo distal de la Población Mojanda. a) PCA de la matriz de covarianza dentro de *P. incana*. b) PCA de la matriz de covarianza dentro

| | |
|--|-----|
| de <i>P. racemosa</i> | 85 |
| Figura 37. Análisis de variantes canónicas de la forma del folíolo distal de <i>P. incana</i> y <i>P. racemosa</i> independiente de alometría de la Población Mojanda. | 87 |
| Figura 38. Análisis de variantes canónicas de la forma del folíolo proximal de <i>P. incana</i> y <i>P. racemosa</i> de la Población Mojanda..... | 89 |
| Figura 39. Análisis de Componentes Principales (PCA) de diversificación en forma del folíolo proximal de <i>P. incana</i> y <i>P. racemosa</i> de la Población Mojanda..... | 90 |
| Figura 40. Análisis de componentes principales (PCA) de la variación dentro de cada especie de <i>Polylepis</i> del folíolo proximal de la Población Mojanda. a) PCA de la matriz de covarianza dentro de <i>P. incana</i> . b) PCA de la matriz de covarianza dentro de <i>P. racemosa</i> | 92 |
| Figura 41. Análisis de variantes canónicas de la forma del folíolo proximal de <i>P. incana</i> y <i>P. racemosa</i> independiente de alometría de la Población Mojanda. | 94 |
| Figura 42. Análisis de variantes canónicas de la forma de la hoja compuesta de <i>P. incana</i> y <i>P. racemosa</i> de la Población Papallacta. | 96 |
| Figura 43. Análisis de Componentes Principales (PCA) de diversificación en forma de hoja compuesta de <i>P. incana</i> y <i>P. racemosa</i> de la Población Papallacta..... | 97 |
| Figura 44. Análisis de componentes principales (PCA) de la variación dentro de cada especie de <i>Polylepis</i> de la hoja compuesta de la Población Papallacta. a) PCA de la matriz de covarianza dentro de <i>P. incana</i> . b) PCA de la matriz de covarianza dentro de <i>P. racemosa</i> | 99 |
| Figura 45. Análisis de variantes canónicas de la forma de la hoja compuesta de <i>P. incana</i> y <i>P. racemosa</i> independiente de alometría de la Población Papallacta..... | 101 |

- Figura 46.** Análisis de variantes canónicas de la forma del folíolo distal de *P. incana* y *P. racemosa* de la Población Papallacta. 103
- Figura 47.** Análisis de Componentes Principales (PCA) de diversificación en forma del folíolo distal de *P. incana* y *P. racemosa* de la Población Papallacta. 104
- Figura 48.** Análisis de componentes principales (PCA) de la variación dentro de cada especie de *Polylepis* del folíolo distal de la Población Papallacta. a) PCA de la matriz de covarianza dentro de *P. incana*. b) PCA de la matriz de covarianza dentro de *P. racemosa*. 106
- Figura 49.** Análisis de variantes canónicas de la forma del folíolo distal de *P. incana* y *P. racemosa* independiente de alometría de la Población Papallacta. 108
- Figura 50.** Análisis de variantes canónicas de la forma del folíolo proximal de *P. incana* y *P. racemosa* de la Población Papallacta. 110
- Figura 51.** Análisis de Componentes Principales (PCA) de diversificación en forma del Folíolo proximal de *P. incana* y *P. racemosa* de la Población Papallacta. 111
- Figura 52.** Análisis de componentes principales (PCA) de la variación dentro de cada especie de *Polylepis* del folíolo proximal de la Población Papallacta. a) PCA de la matriz de covarianza dentro de *P. incana*. b) PCA de la matriz de covarianza dentro de *P. racemosa*. 113
- Figura 53.** Análisis de variantes canónicas de la forma del folíolo proximal de *P. incana* y *P. racemosa* independiente de alometría de la Población Papallacta. 115

RESUMEN

En los últimos 20 años, en el Ecuador se han desarrollado planes de reforestación con especies exóticas, este es el caso de *Polylepis racemosa*, la cual ha sido introducida desde el Perú, ubicándola cerca de poblaciones naturales de *Polylepis*, esta intervención antropogénica da como resultado procesos de introgresión e hibridización con especies nativas como *P. incana*. La identificación de individuos híbridos no es sencilla en un género con una alta complejidad taxonómica, por ello se utilizó la morfometría geométrica como una alternativa previa a métodos moleculares, para determinar la presencia de estos individuos. En este estudio se recolectaron 15 hojas compuestas de poblaciones de origen natural y reforestado del Centro Norte de la Sierra ecuatoriana. Se digitalizaron 15 puntos anatómicos de referencia en el software ImageJ; el análisis morfométrico y estadístico se realizó en MorphoJ. Los resultados gráficos del Análisis de Componentes Principales (PCA) mostraron individuos con características morfológicas intermedias que pueden ser producto de procesos de hibridización entre *P. racemosa* y *P. incana*, mientras que en el Análisis de Variantes Canónicas (CVA), se visualizaron que los individuos reforestados pertenecen a la misma población de origen natural y una separación entre las dos especies. Estos dos métodos difieren, donde el primero describe las diferencias entre individuos y el segundo representa las diferencias entre los grupos predefinidos. Estos datos sugieren la importancia del origen de los parentales en planes de reforestación y restauración, para evitar la hibridización por causas antropogénicas que afectan a la biodiversidad del páramo andino del Ecuador.

PALABRAS CLAVE:

- ROSACEAE
- ANÁLISIS DE VARIANTES CANÓNICAS
- ANÁLISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES
- PLASTICIDAD FENOTÍPICA

ABSTRACT

In the last 20 years, Ecuador has developed reforestation programs with exotic species, this is the case of *Polylepis racemosa*, which has been introduced close to natural populations of *Polylepis*, this anthropogenic intervention may generate introgression and hybridization processes with native species like *P. incana*. Identification of hybrid individuals is not easy in a genus with a high taxonomic complexity, so geometric morphometry was used as a preliminar alternative to molecular methods, to determine the presence of these individuals. In this study, 15 compound leaves were collected from natural populations and reforested one from the Central North Area of the Ecuadorian highlands. 15 anatomical reference points were digitized in the ImageJ software; morphometric and statistical analysis was performed in MorphoJ. The graphic results of the Principal Component Analysis (PCA) showed species with intermediate morphological characteristics that may be the product of hybridization processes between *P. racemosa* and *P. incana*, while in the Canonical Variate Analysis (CVA), reforested individuals belong to the same population of natural origin and a separation between the two species. These two methods differ, first describes the differences among individuals and the second represents the differences between the predefined groups. These data suggest the importance of the origin of the parents in reforestation and restoration plans, to avoid hybridization due to anthropogenic causes that affect the biodiversity of the Andean highlands of Ecuador.

KEYWORDS:

- ROSACEAE
- CANONICAL VARIATE ANALYSIS
- PRINCIPAL COMPONENT ANALYSIS
- PHENOTYPIC PLASTICITY

CAPÍTULO I: INTRODUCCIÓN

1.1. Antecedentes

A nivel mundial, extensas áreas de bosques están desapareciendo por causas antropogénicas principalmente por pérdida y degradación de los hábitats, causando una irremediable fragmentación de poblaciones arbóreas y arbustivas, siendo el principal factor de presión sobre la flora en el Ecuador (Ministerio del Ambiente del Ecuador, 2016). Los bosques de *Polylepis* de las zonas alto andinas de Sudamérica no son la excepción. Estos ecosistemas son muy susceptibles a los efectos de las actividades del hombre, los cuales han sido destruidos por siglos e incluso milenios (Herzog et al., 2011; Segovia-Salcedo et al., 2012).

En la década de los 90 la superficie de cobertura de bosques nativos en el Ecuador fue de 14.59 millones de hectáreas, mientras que en el 2014 se reporta 12.75 millones de hectáreas. Entre 2008 y 2014 se reportó la tasa anual de deforestación neta de -0.37%, lo cual equivale a una pérdida promedio anual de 47 mil hectáreas de bosque nativo (Ministerio del Ambiente del Ecuador, 2016). Según Cuenca (2016), menciona que en el noroccidente del Ecuador se ubican zonas con mayor impacto de deforestación y actividad antropogénica y reportó que entre el período 2008-2014 la tasa de deforestación anual en áreas protegidas es de 0.56%, mientras que la pérdida de bosque nativo en el paisaje circundante a zonas protegidas es de 2.3% por año.

Uno de los impactos por la intervención del hombre en la distribución de las especies es la hibridización. Kessler (2006) menciona que, en países como Bolivia y Perú, la presencia de cruzamiento entre las especies de *Polylepis incana* y *P. racemosa*, las cuales presentan una cercanía evolutiva estrecha, amenaza la diversidad genética de las poblaciones nativas. Este fenómeno también se extiende en Ecuador, donde en las últimas décadas se han iniciado planes de

reforestación, enfocados en la protección de fuentes de agua, con especies exóticas como es el caso de *Polylepis racemosa*. Esta especie fue introducida en 1998, sin tomar en cuenta que desde mayo del 2010 se han reportado potenciales plantas híbridas entre *P. racemosa* y *P. incana* (Segovia-Salcedo, 2011); confirmando los registros de hibridación interespecífica entre plantas nativas y exóticas reportados en las especies que no están aisladas geográficamente según Romoleroux (1996) en base a estudios morfológicos (Mendoza y Cano 2011).

Paralelamente, al finalizar la década de 1980, se da un giro de la morfometría tradicional a los nuevos métodos desarrollados de morfometría geométrica (Bookstein, 1991; Rohlf y Marcus, 1993). Inicialmente la morfometría tradicional utilizaba variables lineales como medidas, distancias, ángulos o proporciones; formando un conjunto de datos que se analizaban por métodos estadísticos multivariados. Los resultados se expresaban como un conjunto de coeficientes y gráficas, las cuales indicaban las variaciones de tamaño y forma difíciles de interpretar (Rohlf y Marcus, 1993; Zeldicht et al., 2004). Conocidas estas dificultades y limitaciones, Bookstein (1982) propone el análisis de la forma de los organismos o de alguna de sus estructuras, tomando en cuenta el espacio geométrico y empleando métodos estadísticos multivariados. Actualmente se han reportado varias investigaciones referentes a la biología evolutiva y de desarrollo, enfocados a la variación de la forma de las hojas en base a análisis morfométricos geométricos, proporcionando información sobre el origen de la variación, potencial evolutivo e identificación de especies híbridas (Jensen, 1990; Jensen et al., 2002; Langlade et al., 2005; Viscosi et al., 2009; Klingenberg, 2010).

1.2. Justificación

El proceso de hibridación juega un papel importante en el género *Polylepis*, generando una difícil delimitación taxonómica de las especies (Schmidt-Lebuhn et al., 2007). Simpson (1986), en su revisión, recalca la hibridación de *P. racemosa* con otras especies como un reflejo de la extensión antropogénica de su distribución geográfica, dado que es una especie poliploide muy utilizada en proyectos de reforestación (Segovia-Salcedo et al., 2018).

Polylepis racemosa fue introducida al Ecuador en la década de los ochenta, como una alternativa en planes de reforestación para proteger las fuentes de agua en los páramos. A partir de mayo del 2010, se han reportado plantas con características morfológicas intermedias entre *P. racemosa* y *P. incana* (especie nativa), este estudio, Segovia-Salcedo (2011), aportó que el uso de *P. racemosa* cerca de poblaciones naturales amenaza la diversidad genética de sus bosques nativos de *Polylepis*, por la posibilidad de cruce entre estas especies, y el surgimiento de especies híbridas que podrían generar la desaparición de las plantas nativas en los páramos y una transformación del ecosistema a mediano y largo plazo (Segovia-Salcedo, 2011).

Actualmente este problema trasciende cuando no se han seguido las recomendaciones propuestas por Segovia-Salcedo (2011) referente al uso de *P. racemosa* en planes de reforestación, sobre todo en la precaución sobre la siembra de *P. racemosa* cerca de poblaciones naturales de *Polylepis* en un rango mínimo de distancia de 20km a la redonda, este fenómeno se ha observado continuamente en áreas pertenecientes al Sistema Nacional de Áreas Protegidas (SNAP). La diferenciación de individuos híbridos no es sencilla en un género con una alta complejidad taxonómica, de ahí la importancia de buscar alternativas para determinar la presencia de híbridos sin la utilización de técnicas moleculares.

En este contexto, la morfometría geométrica permite interactuar eficazmente la genética con la morfometría, como herramientas complementarias para comprender el origen de las diferencias fenotípicas (Klingenberg, 2010). En efecto, estos análisis morfológicos sirven para la diferenciación de especies en base a la forma de las hojas e identificar especies cercanas con posibles morfologías intermedias que pueden ser el resultado de procesos de hibridación entre *P. racemosa* y *P. incana*. Finalmente, la rapidez en la obtención de resultados y el reducido costo económico supone una ventaja frente a métodos moleculares de mayor costo y complejidad, y permite que sea una primera aproximación para entender mejor sus procesos de especiación y diversificación.

1.3. Objetivos

1.3.1. Objetivo General

Aplicar la morfometría geométrica de hojas compuestas de *Polylepis incana* Kunth. y *P. racemosa* Ruiz & Pav. para diferenciar especies y potenciales híbridos en el Ecuador.

1.3.2. Objetivos Específicos

- Determinar los puntos anatómicos de referencia (landmarks) para la hoja compuesta y folíolo simple de *P. incana* Kunth y *P. racemosa* Ruiz & Pav.
- Distinguir la separación de las formas foliares entre especies mediante el uso de análisis canónicos.
- Analizar el patrón dominante de variación morfológica de la forma de la hoja compuesta y simple dentro de cada población mediante el análisis de componentes principales.

- Identificar poblaciones con características morfológicas intermedias que pueden ser interpretados como potenciales especies híbridas de poblaciones cercanas a actividades antropogénicas o a zonas reforestadas.

1.4. Hipótesis

El análisis de componentes principales (PCA) y canónico de variables (CVA) permitirá diferenciar las dos especies y potenciales híbridos en el Ecuador mediante el método de Morfometría geométrica aplicado en hojas compuestas de *P. incana* y *P. racemosa*.

CAPÍTULO II: REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

2.1. El género *Polylepis* Ruiz & Pav.

2.1.1. Características Generales del Género

Polylepis se encuentra dentro de los géneros más representativos de la flora de América del Sur, está conformado por un conjunto de árboles y arbustos leñosos que pertenecen a la familia Rosaceae, se encuentran distribuidos a lo largo de los ecosistemas altoandinos desde Venezuela a Argentina entre un rango altitudinal desde 3500 hasta 5000 msnm (Kessler 2006), y desde los 900 msnm en el caso de *P. australis* Bitter (Reninson et al., 2013). En el Ecuador, se encuentran descritas 8 de las 28 especies (Schmidt-Lebuhn et al., 2010), entre las cuales una especie introducida, conocida como *P. racemosa* Ruiz & Pav., y 7 nativas (*P. seríceea* Wedd, *P. incana* Kunth, *P. weberbaueri* Pilg, *P. pauta* Hieron, *P. microphylla* (Wedd.) Bitter, *P. reticulata* Hieron y *P. lanuginosa* Kunth), de las cuales *P. lanuginosa* Kunth es endémica de los bosques de la zona Sur del país (Segovia-Salcedo et al., 2018). Los bosques de *Polylepis* generan diversos beneficios ecológicos, entre ellos mantener el equilibrio hídrico, captar carbono y contribuir al ciclo del mismo en el suelo andino, además regular la temperatura interna del ecosistema permitiendo el desarrollo de diversa flora y fauna, mucha de ella endémica, convirtiéndolos en sistemas biológicos singulares de los Andes (Simpson 1986; Kessler 2006; Servat et al., 2002; Mendoza y Cano 2011). Según Kerr (2004), este género se desarrolló mediante la poliploidización del género *Acaena* y se supone que evolucionó durante el levantamiento de los Andes en el Plio-Pleistoceno.

2.1.2. Características morfológicas

La altura de los árboles o arbustos de *Polylepis* oscila entre 1 a 27 m. La mayoría de los taxones tropicales que crecen en bajas elevaciones son árboles altos, mientras que las especies que crecen

a partir de los 3800 msnm son generalmente árboles y arbustos pequeños (Simpson 1979; Tosi, 1960). En el estudio de *P. tarapacana* Philippi, se evidenció una disminución en el crecimiento radial del árbol conforme aumentaba la altitud, este fenómeno ocurre por una menor actividad del crecimiento meristemático debido a las bajas temperaturas que soportan en sitios de mayor elevación (Domic y Capriles, 2009).

Según Hedberg (1964), la corteza de *Polylepis* contiene múltiples capas finas de hojas de corteza que se exfolian, cuyo grosor en relación a toda la corteza es aproximadamente una pulgada. La corteza se usa como aislamiento de las heladas nocturnas y la intensa radiación diurna. De acuerdo al ambiente en que se desarrollan los árboles suelen ser torcidos y contorneados, lo cual se relaciona con el viento, frío y hábitats áridos, por lo que sus patrones de ramificación son en base a un crecimiento simpodial.

Según Simpson (1979), menciona que todas las especies de *Polylepis* tienen hojas compuestas, imparipinnadas de uno a nueve pares y alternadas, sus hojas se ubican en los extremos de las ramas y se originan de manera alternada, cada hoja posee un par de estípulas fusionadas alrededor de la rama formando una envoltura o vaina, el conjunto de hojas forma un patrón de amontonamiento y conos invertidos debido al solapamiento de las estípulas, las hojas jóvenes junto con las estípulas suelen ser más pubescentes que las hojas maduras, dado que las inflorescencias se originan en las axilas de las hojas y las hojas jóvenes son exclusivamente más sensibles al frío, esta densa pubescencia ayuda a aislar los tejidos sensitivos.

En el género existen dos tipos de tricomas, el primer grupo corresponde a *capilli resiniferi* y pertenece a la mayoría de tricomas multicelulares que contienen resina, la cual produce un material rojo o anaranjado; mientras que los tricomas *capilli pili* son unicelulares o tienen dos células basales, cuya forma varía de cortos a largos que pueden ser lanosos, ásperos o suaves,

además forma un anillo junto con las estípulas en torno a las ramas (Hedberg, 1964). Según Simpson (1979), hace referencia que la cobertura de los folíolos de las hojas ya sea en el envés o haz, es muy específica de las especies y la densidad de los tricomas puede variar frecuentemente dentro de una misma especie; los miembros del grupo *sericea* comúnmente poseen tricomas largos ubicados en el envés de los folíolos, pero varía el patrón de localización de los tricomas entre una u otra especie, el grupo *reticulata*, tiene tricomas ubicados en el envés de los folíolos, pero difiere del grupo *sericea* por la presencia de tricomas *capilli pili*, finalmente las especies del complejo *incana* contienen tricomas pequeños y glandulares, los cuales producen una resina amarillenta que se extiende en todas las superficies.

Las flores de las especies de *Polylepis* surgen de inflorescencias, en la mayoría se observa a la inflorescencia alargada y permanece colgada. En el caso de especies con inflorescencias colgantes, las flores se originan a lo largo del raquis, pero dadas las condiciones extremas de temperaturas en mayores altitudes, algunos racimos de flores tienen una reducción de la inflorescencia, lo cual se le atribuye a la adaptación por la polinización que ocurre por el viento y aquellas especies que crecen en superficies muy ventosas, teniendo consecuencias morfológicas como la ausencia de pétalos, sépalos verdes a diferencia de sépalos coloreados, ausencia de perfume y néctar, cuantiosas anteras con largos filamentos, polen abundante y seco, un estigma largo y fibrilado con hojas compuestas, por ello la reducción puede significar un compromiso entre: la sobreexposición de células vulnerables de polen materno y las respectivas adaptaciones a la polinización anemófila (Simpson, 1979; Whitehead, 1969).

Según Romoleroux (1996), menciona que las características taxonómicas que permiten distinguir entre las especies de *Polylepis*, son de acuerdo a la morfología de las hojas y sus folíolos. Dentro de estos caracteres se destaca el número de pares de folíolos, la forma de los bordes, el

tamaño, el tipo de ápice, el aspecto de la base y la cobertura. Sin embargo, los caracteres de los folíolos tienen una relación directa con otras características morfológicas como el largo de la inflorescencia y tipo de protuberancias en los frutos. Además, existen otras características que diferencian a las especies como la cantidad de tricomas que cubren los raquis y estos pueden ser tomentosos, vellosos, lanosos, sericeos, pilosos o granulares (Simpson, 1979).

2.1.3. Filogenia

La primera descripción taxonómica que consta del género *Polylepis* fue proporcionada por sus descubridores Ruiz & Pavón en el año de 1794, la cual fue subsecuentemente expandida por Hieronymus entre 1895 y 1896, Pilger en 1906 y otros autores. En 1911, Bitter publicó la primera revisión detallada de *Polylepis*, reconociendo 33 especies y numerosas variedades, desde entonces varios han sido los investigadores que han aportado a su descripción, señalando dentro de los más importantes a Simpson y Kessler (Kerr, 2004).

Polylepis se encuentra estrechamente relacionado con el género *Acaena*, especie que se ubica en climas templados del sur (información obtenida del periodo Plio- Pleistoceno). Según Kerr (2004), menciona que los diferentes análisis filogenéticos junto con la información de las secuencias de nucleótidos y cloroplastos, sugieren que *Polylepis* se deriva de algunas especies de *Acaena*, ocasionado por múltiples eventos de hibridación, los cuales pudieron haber involucrado diferentes sucesos de poliploidización, como demostración de esta hipótesis se encuentran las características morfológicas compartidas entre estas especies como cortezas delgadas, un mayor número de hojas y largas inflorescencias (Simpson, 1979).

Después, *Polylepis* soportó una siguiente evolución de género, en la cual se observa la aparición de hojas más grandes, disminución del número de folíolos, reducción en la longitud de las inflorescencias, menor número de flores y un mayor desarrollo de la corteza, aumentando el tamaño de los tallos. De esta manera han logrado crear adaptaciones para poder colonizar nuevos biomas, que en general son hábitats con climas fríos, áridos y con humedad relativa alta (Kessler, 2006; Schmidt-Lebuhn *et al.*, 2010).

Según Schmidt-Lebuhn *et al.* (2010), afirma que en el género *Polylepis*, existen tres grupos definidos de acuerdo a las características morfológicas y nivel de especialización ecológica. El primer grupo evolutivo pertenece a *sericea*, e involucra a especies con muchos pares de folíolos ovales, enteros, con borde aserrado, ápices agudos u obtusos y presencia de tricomas seriosos en el envés, característica de la que proviene su nombre; el segundo grupo engloba a *reticulata*, cuyas especies poseen hojas con folíolos nítidos, elípticos, fuertemente emarginados en el ápice. Finalmente, se encuentra el tercer grupo denominado *incana*, que muestra un reducido número de folíolos, de forma ovoide, crenados y atenuados en la base, y presencia de tricomas granulares con cubierta lanosa.

2.1.4. Hibridación y niveles de ploidía

Según Schmidt-Lebuhn *et al.* (2006), menciona que los eventos de hibridación desempeñan un rol importante en el género *Polylepis*, pero dificulta la delimitación taxonómica entre las especies, si bien los procesos evolutivos que ocurrieron en el género son atribuidos a la hibridación entre especies, Simpson (1986) señala que este fenómeno también es provocado por la extensión antropogénica de su distribución geográfica, demostrando así potenciales híbridos en Bolivia (Kessler, 1995).

Según Wendel (2015), menciona que la aparición de organismos poliploides es a partir de la hibridación de individuos de diferentes poblaciones de una misma especie o por hibridación interespecífica, a lo cual se denomina autoploidía y aloploidía respectivamente. En el 2010 los resultados obtenidos de citometría de flujo de ciertas especies de *Polylepis* indican que se pueden catalogar en grupos diploides, tetraploides y octoploides (Schmidt-Lebuhn et al., 2010).

Es por ello que el principal inconveniente para los proyectos de conservación de una población del género *Polylepis* es la presencia de un nivel de poliploidía variable (Kerr, 2004; Schmidt-Lebuhn et al., 2010). Según Quija-Lamina, et al. (2010), mediante su investigación relacionada al conteo de cromosomas, menciona la posibilidad de que el nivel de poliploidía es diferente para cada especie y que a su vez puede variar entre poblaciones de la misma especie (Schmidt-Lebuhn et al., 2010).

En Ecuador, Romoleroux (1996) ha publicado algunos individuos híbridos entre especies de *Polylepis*, particularmente entre especies simpátricas que, basados en características morfológicas, son el producto de introgresión. Casos de este tipo se pueden observar en la zona de Papallacta, donde hay registros de potenciales híbridos entre *P. incana* x *P. pauta*, *P. incana* x *P. sericea* y *P. pauta* x *P. sericea*.

- ❖ Individuos híbridos *P. incana* x *P. pauta* son aquellos que tienen de dos a tres pares de folíolos ± obovados con márgenes serrados/crenados como en *P. incana* mientras la pubescencia es ± sericeosa (Romoleroux, 1996).
- ❖ Individuos híbridos *P. incana* x *P. sericea* son aquellos que tienen de dos a cuatro pares de folíolos obovados ± oblongos con su envés ± lanoso y estípulas sericeosas (Romoleroux, 1996).

- ❖ Individuos híbridos *P. pautaxP. sericea* son aquellos con folíolos obovados–oblongos a ± lanceolados con márgenes enteros a serrados y un envés sericeo (Romoleroux, 1996).

2.1.5. Función ecológica

Los parches del género *Polylepis* desempeñan un importante rol ecológico como oasis biológicos ubicados en los páramos (Hamilton, 1987). Numerosas corrientes y manantiales poseen agua permanente cuando las laderas superiores tienen una cubierta vegetal densa, esto se debe a que los bosques son capaces de detener la escorrentía en la vegetación y tienen la facultad de liberar el agua progresivamente, dejándola filtrar dentro del suelo (Smiet, 1987). Cuando la vegetación se ubica en regiones áridas consume más agua de la que está almacenada y así reduce el agua que se encuentra disponible, pero en regiones con bosques nublados el panorama es contrario, ya que el efecto esponja es positivo. Existe una relación directa entre la presencia de bosques y el abastecimiento de agua de buena calidad, el proceso inicia cuando el agua de lluvia se filtra a través del suelo orgánico del bosque, en donde muchas impurezas son retenidas y los componentes orgánicos son comúnmente degradados por microorganismos, de esta manera el manantial o la corriente debajo del bosque obtiene agua pura libre de sedimentos y potable (Cevallos, 1997; Fjeldsa y Kessler, 2004).

Otro aspecto ecológico de los bosques de *Polylepis*, es la captura de CO₂ y almacenamiento de carbono en árboles y suelo orgánico, el mecanismo de asimilación de carbono se adaptado a las extremas condiciones ambientales del páramo (Rada et al., 1996). Según Morales (2015), en su estudio realizado en Perú, demostró que en un área de 453km² de bosque de *P. rugulosa*, la capacidad de captación de CO₂ fue de 31 387.6 Tn de CO₂/ha/año, lo cual expresa la importancia de conservar estos bosques.

El sector ecológico donde se desarrolla *Polylepis* se caracteriza por tener en el día una radiación solar extrema y en la noche regulares heladas. Sin embargo, en el interior de los parches la temperatura es mayor, en vista que el dosel del bosque retiene la radiación nocturna proveniente del suelo, este efecto se evidencia en la abundante vegetación que crece en el interior como hierbas y enredaderas (mashua y valeriana). Por otra parte, el clima moderado dentro del bosque admite el cultivo en sistemas de agroforestería, de numerosos tubérculos y cereales por encima de los 4000 msnm. Otro aspecto ecológico, de los microclimas generados por *Polylepis* es el comportamiento estacionario de las aves que habitan los bosques alto andinos como es el caso de *Oreomanes fraseri*, finalmente permite la coexistencia constante de venados, conejos y otros animales en estos parches de bosque. (Fjeldsa, 1991).

2.1.6. Estado actual del género

Según Kessler (2006), los ecosistemas boscosos de *Polylepis* han sufrido una mayor presión antropogénica en los últimos siglos, lo cual ha provocado la destrucción de más del 95% de su rango de distribución original, esto ha generado una gran inquietud y en el ámbito científico se han generado varios estudios en diferentes áreas tal como, la construcción de modelos potenciales de distribución y estado de conservación en Argentina (Reninson et al., 2013), el efecto del fuego en la producción de semillas y crecimiento en Córdoba, Argentina (Reninson et al., 2002), también las consecuencias de la ganadería y quema que erosionan el suelo e intervienen en la baja viabilidad de semillas (Reninson et al., 2004). No obstante, aún existe mucho por desarrollar principalmente en su biología básica que nos va a ayudar a comprender su historia natural, conocimiento que puede ser aplicado a iniciativas en planes conservación y manejo del género *Polylepis* (Caiza et al., 2018).

2.1.7. Descripción de las especies de interés

2.1.7.1. *Polylepis incana* Kunth

Según Simpson (1979), la descripción taxonómica de *P. incana* (Figura 1), menciona que son árboles de 5 a 8 metros de altura; posee hojas congestionadas en los ápices de las ramas, trifolioladas, la forma de los folíolos son obovados, subcoriáceos, glabros por la haz, cubiertos de tricomas cortos por el envés, además los tricomas son enrollados, irregulares y multicelulares, mezclados con exudado resinoso; el margen de las hojas es crenado con un ápice ligeramente emarginado, base atenuada, el raquis contiene tricomas cortos, multicelulares y glandulares, algunas veces mezclados con exudado resinoso; el punto de unión de la hoja con el tallo se presenta un pequeño manojito de tricomas largos y rizados, envueltos en vainas estipulares superpuestas, la superficie externa permanece cubierta con tricomas glandulares; también la inflorescencia mide de 2 a 7 cm de largo, con tres a diez flores, brácteas estrechamente lanceoladas, glabras o pilosas; las flores son perfectas con cuatro sépalos ovados; contiene de ocho a veinticuatro estambres, las anteras son orbiculares y barbadas; el estilo tiene la base vellosa; finalmente, el fruto se presenta en aquenio turbinado o fusiforme, irregularmente piloso y/o alado.

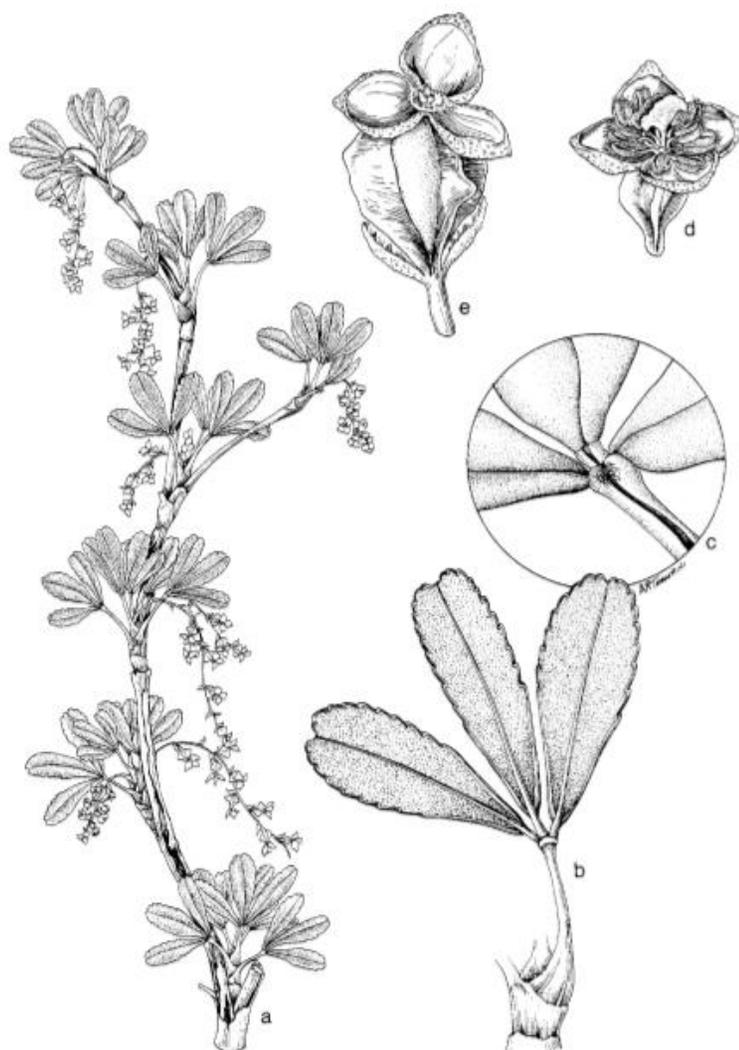


Figura 1. Morfología de *P. incana*. a. Rama b. Envés de la hoja
c. Punto de inserción de los folíolos d. Fruto e. Flores
Fuente: (Simpson, 1979)

2.1.7.2. *Polylepis racemosa* Ruiz & Pav.

Según Simpson (1979), la descripción taxonómica de *P. racemosa* (Figura 2), menciona que son árboles de 4 a 15 metros de altura; posee hojas congestionadas en los ápices de las ramas, de manera imparipinnada presenta de uno a tres pares de escamas foliares; en el haz el glabro tiene tricomas largos que sobresalen en el ápice desde la superficie interior; la forma de los folíolos son

obovados con márgenes crenados, especialmente en el ápice, el envés contiene tricomas largos, peludos y glandulares; las inflorescencias tienen un tamaño de 4 a 11 cm de largo, con tres a once flores; las brácteas florales son lanceoladas y miden hasta 3 mm de largo, los raquis presentan tricomas esparcidos y rizados; el diámetro de las flores perfectas va de 0.9 a 1.0 cm, además tienen cuatro sépalos ovados, con una superficie externa vellosa principalmente en las puntas, mientras que en la superficie interna las puntas son pilosas, a menudo contiene tricomas glandulares multicelulares entremezclados, con diez a veinte estambres, las anteras son orbiculares y barbadas; el estilo presenta la base vellosa; finalmente, el fruto cónico tiene alas aplastadas las cuales se proyectan en un punto en la zona superior, el cuerpo del fruto está cubierto con tricomas blancos rizados.

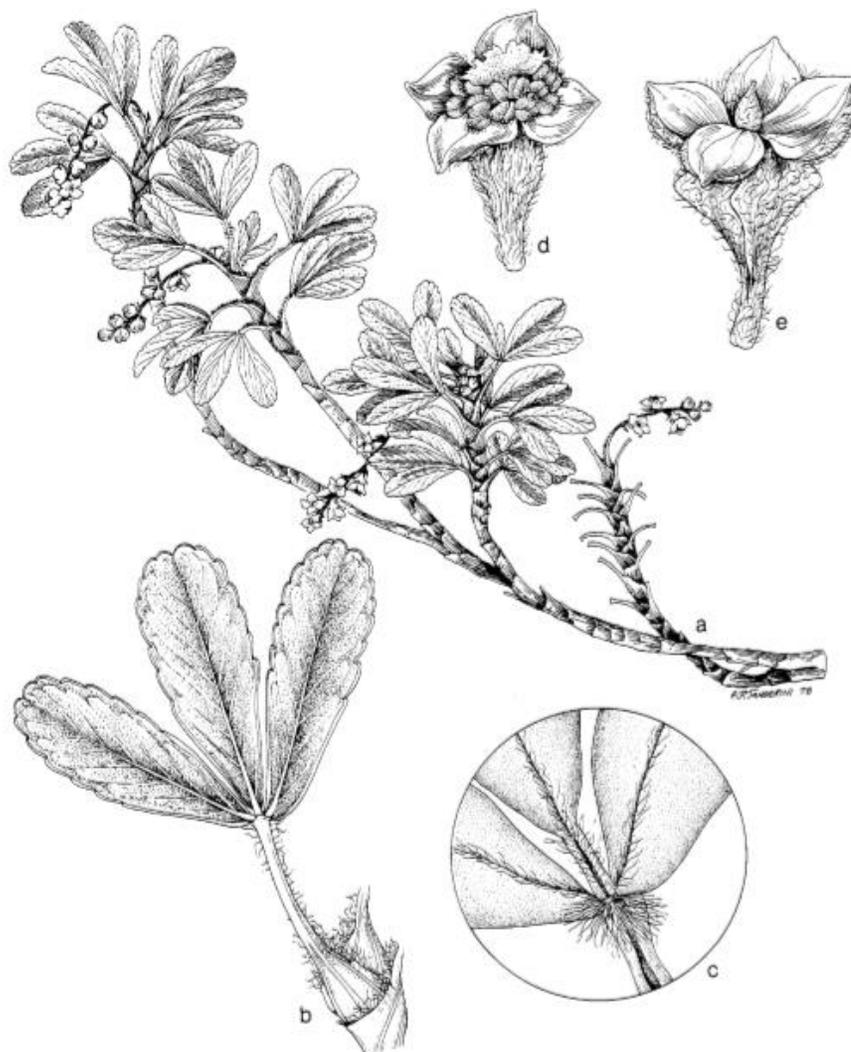


Figura 2. Morfología de *P. racemosa*. a. Rama b. Envés de la hoja
 c. Punto de inserción de los folíolos d. Fruto e. Flores
 Fuente: (Simpson, 1979)

2.2. Morfometría Geométrica

2.2.1. Historia

Según Van der Molen et al. (2007) menciona que a finales de los años 80 la morfometría geométrica evolucionó como una variación a la morfología clásica. Este método transformó los estudios morfológicos en análisis basados en la estimación del tamaño y la forma de las estructuras

a analizar. La morfometría clásica estudia cambios por medio de análisis multivariados utilizando medidas lineales entre puntos morfológicos; mientras que la morfometría geométrica, analiza las estructuras a partir de desplazamientos en el plano o en el espacio de un conjunto de puntos discretos denominados como “landmarks o hitos”.

2.2.2. Fundamentos

Según Kendall (1977), menciona que la “*forma*”, es el primer concepto a considerar en morfometría geométrica, la cual es una propiedad geométrica de un objeto y no considera la escala, rotación y traslación (Bookstein, 1996). Según Zeldicht et al. (2004), afirma que a pesar que la definición de *forma* señala que esta característica no se altera por efecto del tamaño, en el caso de la morfometría geométrica, aún no ha sido viable estudiar por separado la “forma” del “tamaño”, dado que son rasgos biológicos que se encuentran muy relacionados, en otras palabras, la mayoría de organismos de distintos tamaños adquirirán distintas formas aunque pertenezcan a la misma especie, como consecuencia surge el desarrollo y crecimiento natural u ontogenético de los organismos vivos. Esta clase de análisis se denominan “estudios de alometría”, lo que significa analizar cuáles son los cambios en la forma con relación al tamaño de los organismos durante su ciclo de vida (Bookstein, 1986; Klingenberg, 2013).

Según Bookstein (1986), menciona que las investigaciones de morfometría geométrica emplean dos tipos de información para los análisis, el primero es la homología biológica y el segundo es la localización geométrica. La *homología biológica* representa la correspondencia biológica de ciertas estructuras o fracciones entre individuos, en cambio la *localización geométrica* hace referencia a la configuración espacial en dos o tres dimensiones de estas estructuras o fracciones (Klingenberg y Monteiro, 2005). De igual modo para la ubicación de las estructuras

homólogas o semejantes de estos análisis, se usan primordialmente dos variables conocidos como *outlines* (contornos) y los *landmarks* (puntos de referencia), los cuales representan loci anatómicos o puntos anatómicos de referencia, que no alteran su posición topológica respectivamente a otros landmarks o hitos, finalmente proporcionan una cobertura apropiada de la forma y pueden ser colocados de manera fácil y repetidamente entre diferentes organismos (Zeldicht et al. 2004).

2.2.3. Tipos de Puntos de Referencia (landmarks)

Los puntos de referencia (landmarks o hitos) pueden ser clasificados en tres clases diferentes: Según Bookstein (1991) los denomina de tipo I, II y III, por otro lado, Lele y Richtsmeier (2001) los menciona tradicionales, confusos y contruidos, mientras que Dryden y Mardia (1998) los determina como anatómicos, matemáticos y pseudolandmaks (Van der Molen et al. 2007).

Los puntos de referencia tipo I, considerados tradicionales o anatómicos son puntos discretos formados por la intersección entre tejidos y se caracteriza por tener un significado biológico, tal como, yuxtaposición de tejidos, suturas craneales, inserción de una aleta, entre otros (Aguirre y Jiménez, 2018).

Los puntos de referencia tipo II, denominados confusos o matemáticos, son puntos cuya homología de un individuo a otro es definida localmente por formaciones geométricas. Estos puntos se sitúan en lugares de máxima curvatura o en puntos extremos en la morfología (Bookstein 1991), como caso típico es la punta del hocico de un pez.

Los puntos de referencia tipo III, conocidos como contruidos o pseudolandmarks son puntos ubicados en cualquier lugar del contorno del objeto o un punto en la intersección entre dos líneas, landmarks anatómicos o matemáticos (Lele y Richtsmeier 2001; Dryden y Mardia

1998). Sin embargo, Bookstein (1991) define a este tipo de hitos como los puntos que presentan una coordenada deficiente lo cual está sujeto a imprecisión, por ejemplo, cada uno de los extremos de un diámetro mayor o el fondo de una concavidad (Van der Molen et al. 2007). Es recomendable evitar usar este tipo de hitos.

Según Aguirre y Jiménez (2018), menciona que existen semi-hitos, los cuales se definen como un punto en el contorno que carece de una posición anatómica exacta, suelen ser de gran utilidad ya que permiten definir la variación en forma en regiones que no tienen estructuras anatómicas definidas por hitos o puntos de referencia normales.

2.2.4. Método de Superposición

Análisis generalizado de Procrustes

Según Rohlf y Slice (1990), menciona que para eliminar información adicional a la forma, tamaño, orientación y posición de los objetos, se recurre al Análisis Generalizado de Procrustes (GPA), este método también se conoce como superposición de Procrustes y según Klingenberg (2010), se basa en tres pasos: El primer paso consiste en que las configuraciones de los hitos o puntos de referencia son escaladas a un mismo tamaño para quitar el efecto de este factor; en el siguiente paso se elimina el efecto de la posición y el último paso se encarga de las configuraciones de los hitos, en la cual rotan para minimizar las desviaciones entre los hitos correspondientes.

Según Schaefer y Bookstein (2009), la Superposición de Procrustes reduce las diferencias entre las configuraciones de hitos fundamentado en mínimos cuadrados, por lo que se le conoce como: Generalized least square superimposition (GLS) y en español se denomina Superposición generalizada de mínimos cuadrados.

Anteriormente se mencionó que, la superposición de Procrustes se fundamenta en tres etapas para eliminar toda la información no relacionada a la forma. Inicialmente se elimina la variación en el tamaño, al ajustar cada configuración de hitos de modo que se obtenga un tamaño de centroide equivalente a 1, el tamaño del centroide (centroid size) se conoce como una medida de tamaño que cuantifica la prolongación de los hitos entorno a su centro de gravedad, luego se remueve la variación en la posición mediante el desplazamiento de las configuraciones de tal manera que compartan similar posición de su centro de gravedad. Por último, las configuraciones rotan hasta hallar una orientación óptima para cada una de las ellas (Klingenberg 2013).

Según Bookstein (1991), este método se caracteriza por emplear el criterio basado en la minimización de las distancias Procrustes entre todas las configuraciones de hitos, la distancia Procrustes corresponde a la raíz cuadrada de la suma de las distancias cuadradas entre las posiciones de los hitos correspondientes. Según Rohlf (1990), esta técnica es un ajuste por mínimos cuadrados que es iterativo: en el cual se alinean todas las configuraciones del conjunto de datos a una configuración específica, por ejemplo, para la primera configuración de hitos, se utiliza el ajuste de Procrustes por mínimos cuadrados, de tal manera que la suma de las distancias al cuadrado entre hitos correspondientes (distancia Procrustes) entre cada configuración y la configuración de referencia sea mínima. Según Rohlf (2002), en la siguiente iteración, esta nueva forma se utiliza como la nueva configuración de referencia y cada configuración se ajusta de nuevo, entonces se calcula una nueva forma promedio y el procedimiento se repite hasta que la forma promedio ya no varíe, lo cual normalmente ocurre después de usar tres iteraciones o más (Klingenberg 2013).

2.2.5. Tipos de análisis

Análisis Canónico de Varianza (CVA)

Según Zeldicht et al. (2004) menciona que, el análisis de variables canónicas (CVA) pertenece a uno de los que encuentra transformaciones lineales de los datos para maximizar la diferenciación entre los grupos, es decir tener una categoría establecida a *priori*, por ejemplo, diferentes especies, grupos de edad o sexo. Beaghen (1997) afirma que, este método es matemáticamente similar a un análisis multivariable unidireccional de varianza y a menudo se denomina análisis discriminante canónico. Finalmente, el CVA se utiliza para identificar la existencia de uno o más grupos, debido a que los ejes canónicos permiten establecer y visualizar que tan apartados están los grupos en el espacio multivariado (Liria, 2016).

Análisis de Componentes Principales (PCA)

Según Slice (2007) menciona que, el análisis de componentes principales (PCA) corresponde a uno de los análisis multivariados rutinarios en morfometría geométrica, además es un método de ordenación que permite examinar la variación de los datos. Otro aspecto es que el PCA se utiliza especialmente para reducir la dimensionalidad de los datos; una vez obtenidos los componentes principales (CP), algunos de estos pueden ser usados como variables de la forma en los consiguientes análisis multivariados.

Según López (2015) afirma que, este tipo de análisis proyecta y representa los elementos de estudio como puntos en un espacio bi o tridimensional, en el cual la mayor semejanza entre las unidades se expresa por una mayor proximidad entre las mismas.

Finalmente se conoce que una vez obtenidos los valores del PCA (scores), se puede continuar con otras pruebas, tal como, análisis discriminante, análisis de variables canónicas (CVA) o de Mahalanobis, creadas para maximizar la disgregación entre grupos (Van del Molen y González, 2010).

2.2.6. Herramientas informáticas existentes

Actualmente el software morfométrico, está disponible como paquetes independientes con interfaces gráficas de usuario o como paquetes de rutinas para entornos de programación tales como Matlab o R (Claude 2008).

En este estudio se empleará MorphoJ, según Klingenberg (2011) menciona que, el software es un paquete de programa integrado para realizar morfometría geométrica. El objetivo del programa es proporcionar una plataforma para los tipos más importantes de análisis en morfometría geométrica como un paquete fácil de usar. Se basa en una interfaz gráfica de usuario y, por lo tanto, no requiere que los usuarios tengan habilidades en la programación. También tiene como objetivo proporcionar un máximo de flexibilidad al ofrecer una amplia gama de análisis (a menudo con varias opciones, por ejemplo, análisis agrupados dentro del grupo) y un entorno de usuario integrado que facilita la combinación diferentes métodos en el análisis de datos de forma. Actualmente es el único paquete de programa que toma completamente en cuenta la simetría de las configuraciones históricas a lo largo de los análisis, un punto importante porque muchas estructuras biológicas, como los cráneos de vertebrados, son bilateralmente simétrico. MorphoJ también contiene algunas herramientas avanzadas para analizar la modularidad y la integración de forma.

CAPÍTULO III: MATERIALES Y MÉTODOS

3.1. Área de estudio

Las muestras de hojas se colectó en la región andina de Ecuador (Figura 3), para *P. incana* y *P. racemosa* se recolectó la Población A camino al Parque Nacional Illinizas ($00^{\circ}12'8.56''S$, $68^{\circ}40'24.65''W$), la Población B Camino a Oyacachi ($00^{\circ}07'01.7''S$, $78^{\circ}07'05.3''W$), la Población C en las lagunas de Mojanda ($0^{\circ}8'22.205''N$, $78^{\circ}16'3.172''O$) y la Población D en la carretera Quito-Baeza en Papallacta ($0^{\circ}20'35,3''S$, $78^{\circ}12'05,2''O$).

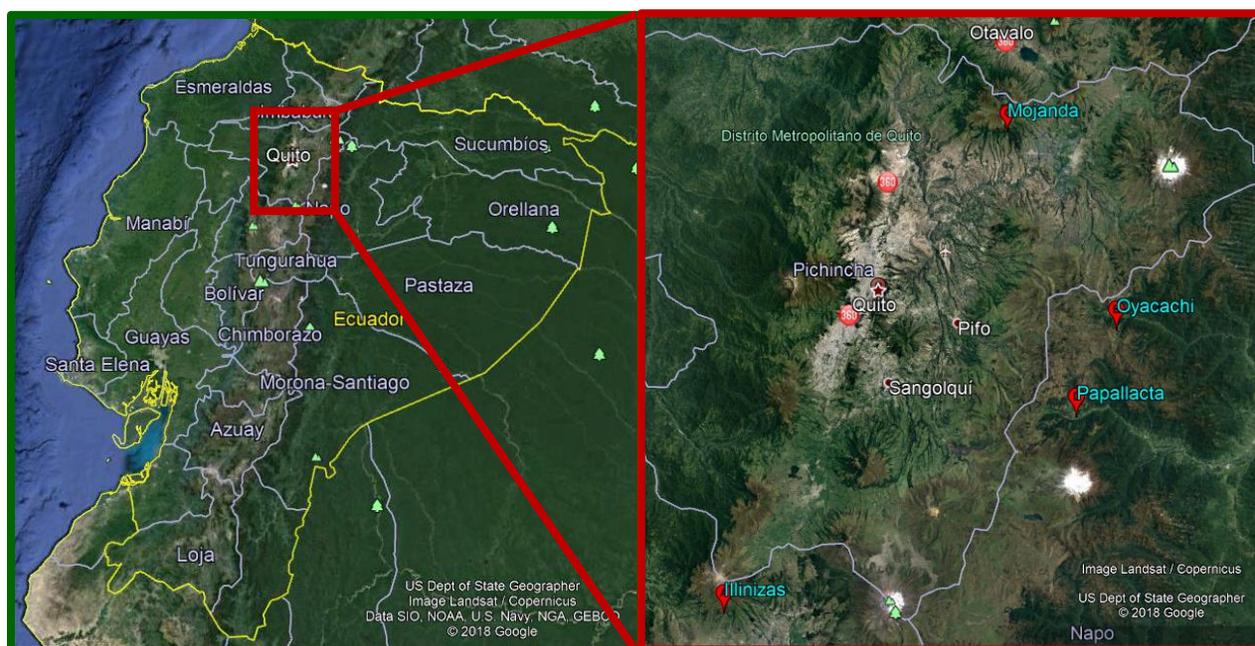


Figura 3. Mapa de recolección de las muestras vegetales en la región norte-andina del Ecuador.

Además, en la tabla 1, se detallan las especies de *Polylepis* con su respectiva población de recolección de hojas, conjuntamente se ubica el origen de la especie que puede ser natural o reforestado y finalmente la altura de muestreo.

Tabla 1.

Origen de Polylepis incana y P. racemosa Ruiz and Pav. (Sanguisorbeae, Rosaceae) de diferentes poblaciones de Ecuador.

| Especie | Población | Origen | Altura (msnm) |
|---------------------------|-----------------------------|---------------|----------------------|
| <i>P. incana</i> | Reserva Ecológica Illinizas | Natural | 3950 |
| | Oyacachi | Reforestada | 3900 |
| | Mojanda | Natural | 3769 |
| | Papallacta | Natural | 3394 |
| <i>P. racemosa</i> | Reserva Ecológica Illinizas | Reforestada | 3800 |
| | Oyacachi | Reforestada | 3900 |
| | Mojanda | Reforestada | 3602 |
| | Papallacta | Reforestada | 3508 |

3.2. Análisis de morfometría geométrica

3.2.1. Montaje y fotografía de los especímenes

Se realizó el protocolo establecido por Klingenberg et al. (2012) con las siguientes modificaciones: A una altura de 1.70 metros desde la base del arbusto, se recolectó 15 hojas compuestas con 3 folíolos de manera aleatoria por cada población de cada especie, de esta manera se excluye la variación discontinua asociada con las diferencias en el número de folíolos.

En la medida posible las hojas deben ser recolectadas desde la vaina del pecíolo de la rama principal y considerar que el margen de las hojas no se encuentre afectado. Una vez recolectadas

se colocó en una prensa botánica, luego se escaneó en la impresora Epson L210, con una resolución de 300dpi. Se escaneó la hoja compuesta, el folíolo distal y folíolo proximal separadamente.

3.2.2. Determinación y digitalización de los puntos anatómicos de referencia (landmarks)

Previo al uso del software ImageJ (Schneider, Rasband, y Eliceiri, 2012), y por recomendaciones de Geobiology (2013), se instaló el plugin “Point Picker” (descargable del enlace: <http://bigwww.epfl.ch/thevenaz/pointpicker/>), para utilizar este programa, se necesita únicamente la imagen escaneada.

Para digitalizar la forma de la hoja completa se caracterizó por un conjunto de 15 puntos de referencia que indican los tamaños relativos, las formas aproximadas y las posiciones de los tres folíolos. Para cada folíolo, se ubicó los puntos de referencia en la base (sin considerar la estipula) y la punta de la lámina del folíolo y en el diente más basal de la parte dentada del margen del folíolo en cada lado. Igualmente, se incluyó los puntos de inserción de los peciólulos de los folíolos (excepto la distal) al raquis y un punto de referencia en la base del pecíolo. Para las hojas de *P. racemosa*, los puntos de referencia en los puntos de inserción de los folíolos se encuentran en el mismo punto.

Además, se analizó con mayor detalle las formas de los folíolos distales y laterales (basales). Para cada folíolo, se digitalizó un conjunto de 15 puntos de referencia. Los puntos de referencia fueron ubicados como pares en ambos márgenes: en la base del folíolo, en el punto donde el folíolo se ensancha para formar la lámina, en las puntas y en las muescas asociadas con los primeros dos dientes de la parte dentada del margen del folíolo, en un nivel a medio camino entre el segundo diente y la punta del folíolo y, finalmente, un punto único en la punta del folíolo.

Finalizada la digitalización de coordenadas se procedió a guardar las coordenadas del eje X y Y de la tabla que apareció en el cuadro de diálogo “Show”. Las dos columnas de cada imagen fueron copiadas a una hoja de Excel en la que se dejó una celda por encima y otra por debajo de cada grupo de datos, en la celda superior se escribió “LM=15”, que corresponde al número de hitos o landmarks que va a identificar MorphoJ, y en la última celda se colocó la identificación de cada grupo de datos de la siguiente manera: “ID= código”, el código de cada imagen dependiendo de la especie y población.

Las columnas con coordenadas de Excel se trasladaron a un archivo sin formato e importadas al programa freeware MorphoJ (Klingenberg, 2011) como se indica en el manual de usuario en línea del programa.

3.3. Análisis estadístico

3.3.1. Diseño experimental

Para este ensayo se recolectó 1 hoja compuesta de 15 individuos de cada población de especie de *Polylepis*.

La forma de la hoja completa se caracterizó por un conjunto de 15 puntos de referencia que indican los tamaños relativos, las formas aproximadas y las posiciones de los 15 individuos. Obteniendo 225 puntos de referencia, hitos o landmarks por cada población de especie de *Polylepis*.

La forma del folíolo distal y proximal se caracterizó por un conjunto de 15 puntos de referencia que indican los tamaños relativos, las formas aproximadas y las posiciones de los 15 individuos. Obteniendo 450 puntos de referencia, hitos o landmarks por cada población de especie de *Polylepis*.

3.3.2. Análisis de Variables Canónicas

La información de la forma se extrae de las coordenadas del punto de referencia en una superposición de Procrustes (Rohlf y Slice, 1990; Goodall, 1991; Dryden y Mardia, 1998) realizada en MorphoJ.

Para visualizar y probar la separación de las formas foliares entre taxones, se utilizó el análisis canónico de variables (CVA) del componente simétrico de la variación de forma (Mardia et al., 1979; Campbell y Atchley, 1981). El CVA maximiza las diferencias entre los taxones en relación con la variación dentro de los taxones y, por lo tanto, es el método más eficiente para detectar la separación entre los taxones. La significación estadística de las diferencias por pares en las formas promedio se evaluó con pruebas de permutación usando la distancia de Mahalanobis y Procrustes como las estadísticas de prueba (10 000 permutaciones por prueba). Según Escobedo y Salas (2008), menciona que la distancia de Mahalanobis indica la probabilidad de una determinada muestra, de pertenecer a un determinado colectivo, distancias menores indican que las formas del grupo son muy similares. Este análisis se realizó entre las especies de *P. incana* y *P. racemosa* de una población. Para realizar este análisis desde la pestaña principal “Comparison” se seleccionó “Canonical variate analysis”, luego apareció una nueva ventana en la que se seleccionó la pestaña de grupos, se colocó un visto en “Permutation test for pairwise distance” y finalmente se hizo clic en “Execute” para proceder el análisis en el programa MorphoJ (Aguirre & Jiménez-Prado, 2018).

3.3.3. Análisis de Componentes principales

Para mostrar los principales patrones de variación en el espacio de forma, se utilizó el análisis de componentes principales (PCA) (Jolliffe, 2002). PCA, a diferencia de CVA, no distorsiona el espacio de forma y, por lo tanto, es el más adecuado para mostrar estos patrones. Las

PC son ejes que maximizan sucesivamente la variación de la que dependen, sujetos a la restricción de que cada PC debe ser ortogonal a todas las PC anteriores. Los cambios de forma que corresponden a las direcciones de las PC en forma de espacio tangente se pueden mostrar gráficamente. Para realizar este análisis se generó una matriz de covarianza de las coordenadas de la forma Proustes, que se encontró ubicado en el menú: “Preliminaries”; opción: “Generate covariance matrix” del programa MorphoJ. Este análisis se realizó dentro de las especies de *P. incana* y *P. racemosa* de una población. A continuación, se seleccionó desde la pestaña “Variation” la opción “Principal Component Analyses”, lo cual generó diagramas para el Análisis de Componentes Principales (Aguirre & Jiménez-Prado, 2018).

3.3.4 Análisis independiente de Alometría

Para ratificar los resultados que se han obtenido en los Análisis de Variación Canónica y de Componentes Principales, se realizó una prueba de regresión entre los datos de las coordenadas de Proustes y el tamaño del centroide para cada grupo de estudio, de esta manera se corrigió las diferencias relacionadas con la alometría, entonces se inició desde la pestaña “Covariation ” seleccionando la opción “Regression”, se abrió una ventana en la cual se eligió como variable dependiente a la base de datos de las especies, luego se eligió “ Procrustes coordinates”, luego como variable independiente se seleccionó “Centroid size” seguido de “Log Centroid Size”, Se realizó “Perform permutation test”, para finalizar se colocó clic en “Execute” para realizar la regresión. Nuevamente se realizó el análisis de CVA, pero se eligió en la sección “Dataset” la opción desplegable “Regression, results”, en la parte inferior se seleccionó “Residuals, Regression”, de esta manera se realizó el análisis de forma independiente de la alometría (Aguirre & Jiménez-Prado, 2018).

CAPITULO IV: RESULTADOS

4.1. Puntos de referencia anatómicos, hitos o landmarks

4.1.1. Hoja completa

Considerando que *Polylepis incana* y *P. racemosa* poseen en su mayoría hojas compuestas de 3 folíolos, se caracterizó la forma de la hoja mediante 15 puntos de referencia (Figura 4). Para cada folíolo, los puntos de referencia se ubicaron en la base y punta de la lámina del folíolo (hitos tipo I y II), también en el diente más basal de la parte dentada del margen del folíolo en cada lado (semi-hitos). Además, se incluyeron los puntos de inserción de los peciólulos de los folíolos al raquis (excepto folíolo distal) (hito tipo III) y finalmente un punto de referencia en la base del pecíolo (hito tipo I).

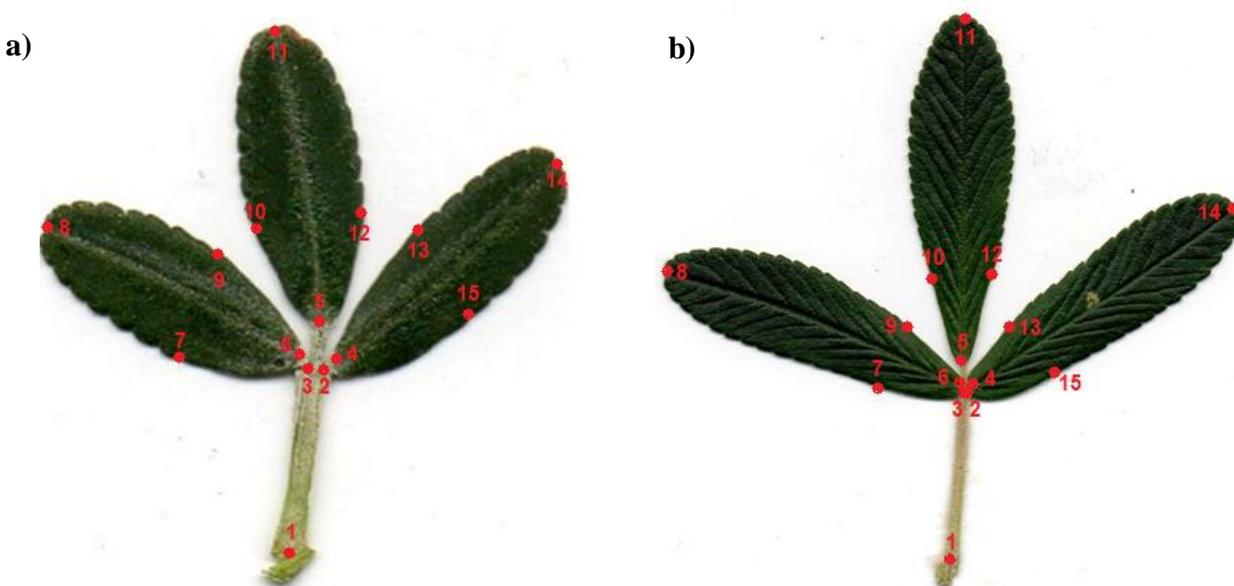


Figura 4. Puntos anatómicos de referencia (landmarks o hitos) digitalizados en hoja completa. a) Hitos en *P. incana* b) Hitos en *P. racemosa*

4.1.2. Folíolos Distal y Proximal

Los folíolos proximales se encuentran en la parte basal y el folíolo distal en medio de los folíolos proximales. Para cada folíolo, se digitalizó un conjunto de 15 puntos de referencia (Figura 5). Los puntos de referencia fueron ubicados como pares en ambos márgenes, se inició en la base del folíolo (hito tipo I), luego en el punto donde el folíolo se ensancha para formar la lámina, en las puntas y en las muescas asociadas con los primeros dos dientes de la parte dentada del margen del folíolo (hitos tipo II), después en un nivel a medio camino entre el segundo diente y la punta del folíolo (semi-hitos) y, finalmente, un punto único en la punta del folíolo (hito tipo II).

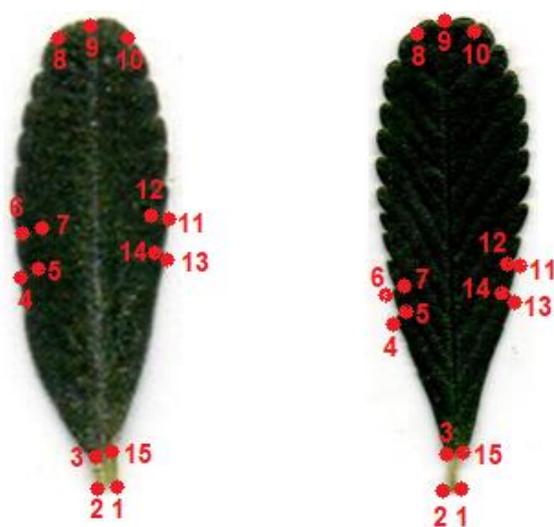


Figura 5. Puntos anatómicos de referencia (landmarks o hitos) digitalizados en folíolos. a) Hitos del folíolo proximal en *P. incana* b) Hitos del folíolo distal en *P. racemosa*

4.2. Población ILLINIZAS

4.2.1. Hoja completa

4.2.1.1. Análisis de variantes canónicas (CVA)

El CVA indica que las dos especies de *Polylepis* son notablemente distintas entre sí. Las distancias de Mahalanobis van desde 3.86 (*P. incana* pura vs. *P. incana* junta) hasta 14.36 (*P. racemosa* pura vs. *P. incana* pura), y todas las pruebas de permutación indican que las formas medias difieren significativamente entre las dos especies (todas $P < 0.0001$). Las distancias de Procrustes van desde 0.0657 (*P. incana* pura vs. *P. incana* junta) hasta 0.2484 (*P. racemosa* pura vs. *P. incana* pura).

La gráfica de dispersión de las puntuaciones de la variante canónica (CV), muestra que respecto a la forma consenso o promedio (de color celeste), existe un alargamiento del peciolo, acortamiento de los folíolos y el borde crenado de los folíolos inicia después de la mitad, esto corresponde a la tendencia que toma la forma en el CV1 (Figura 6, eje horizontal). El CV2 muestra acortamiento del peciolo, alargamiento de los folíolos y el borde crenado de los folíolos inicia antes de la mitad (Figura 6, eje vertical). Además, se visualiza una fuerte separación entre las dos especies, pero dentro de cada grupo, para *P. racemosa* existe un mayor número de individuos que comparten características similares tanto de origen natural (especie pura) como reforestado (especies juntas); mientras que para *P. incana* el número de individuos es menor.

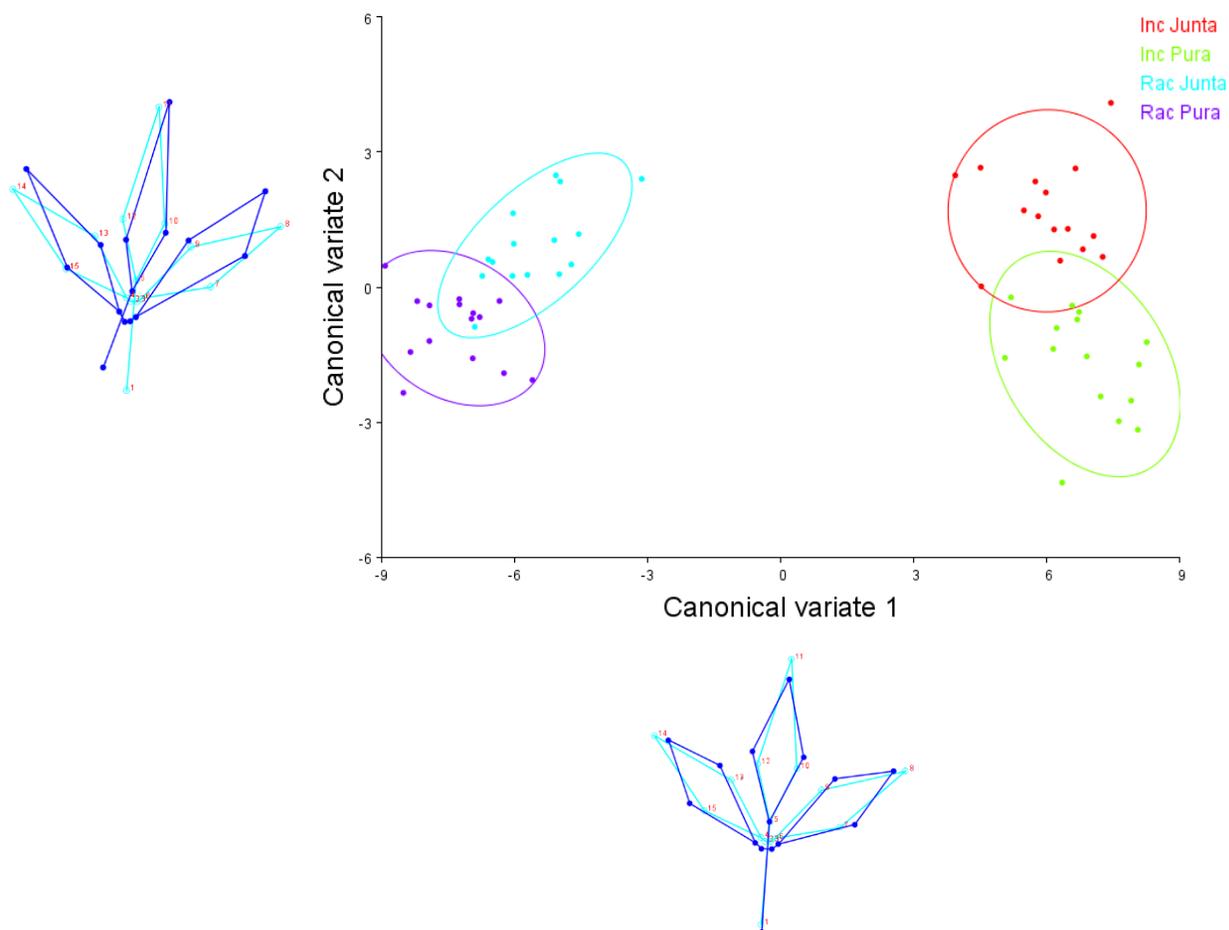


Figura 6. Análisis de variantes canónicas de la forma de la hoja compuesta de *P. incana* y *P. racemosa* de la Población Illinizas.

4.2.1.2. Análisis de Componentes Principales (PCA)

El PCA de la variación entre las dos especies muestra que PC1 representa el 38%, por lo tanto, es el patrón dominante de diversificación de las formas de las hojas. La gráfica de dispersión muestra que respecto a la forma consenso o promedio (de color celeste), existe un mínimo acortamiento del peciolo, folíolos alargados y el borde de crenado inicia antes de la mitad del folíolo, esto corresponde a la tendencia que toma la forma en el PC1 (Figura 7, eje horizontal). El

PC2 representa un acercamiento de los folíolos proximales hacia el distal y un leve acortamiento del folíolo distal (Figura 7, eje vertical).

De acuerdo a los patrones de variación mencionados se observa 10 individuos con características intermedias de hojas compuestas entre *P. incana* y *P. racemosa* del fragmento reforestado donde se encontraban las dos especies juntas (intersección del diagrama de Venn) (Figura 7). Dentro del grupo de *P. incana* tanto de origen natural (especie pura) como reforestado (especies juntas), se visualiza un mayor número de individuos que comparten características similares, mientras que en *P. racemosa* la cantidad de individuos es menor.

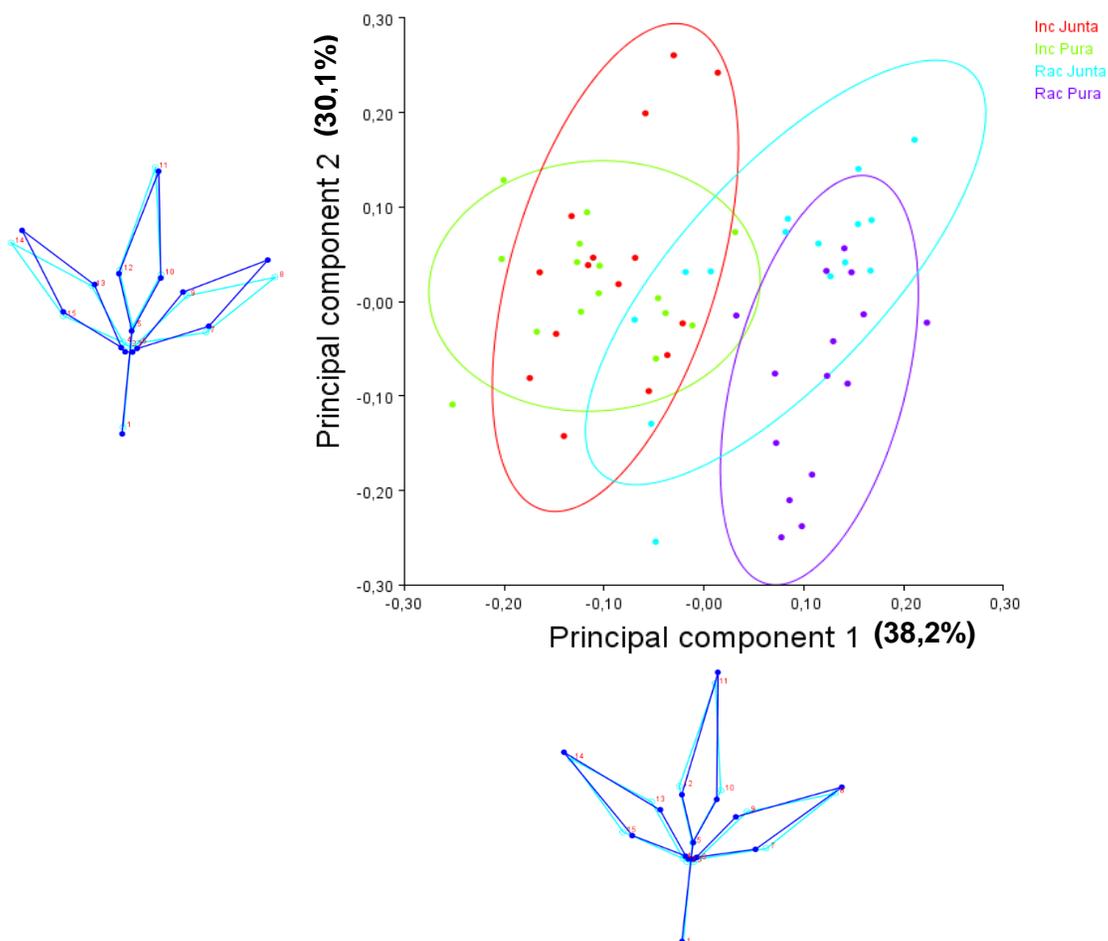


Figura 7. Análisis de Componentes Principales (PCA) de diversificación en forma de hoja compuesta de *P. incana* y *P. racemosa* de la Población Illinizas.

Para examinar si estos patrones de diversificación pueden relacionarse con los patrones observados dentro de cada especie, se realizó un PCA de la matriz de covarianza de cada especie de *Polylepis*: Para *P. incana* (Figura 8a), se obtuvo que PC1 representa menos del 40% de la varianza total y está asociada con un patrón de cambio de forma principalmente con la reducción del tamaño del peciolo y folíolo distal, además una separación entre los folíolos proximales y distal; por otro lado, PC2 corresponde a un cambio de forma que se refiere a un alargamiento del peciolo, acortamiento en el tamaño de los folíolos e inicio del borde crenado después de la mitad del folíolo.

Para *P. racemosa* (Figura 8b), se observa que PC1 representa el 51% de la varianza total y está vinculado con un patrón de cambio de forma en la reducción del peciolo, alargamiento del folíolo distal, el borde crenado inicia antes de la mitad de los folíolos, mayor separación entre los folíolos proximales y distal; por otra parte, PC2 se relaciona con el cambio de forma en la reducción del tamaño, ensanchamiento lateral e inicio del borde crenado antes de la mitad de los folíolos.

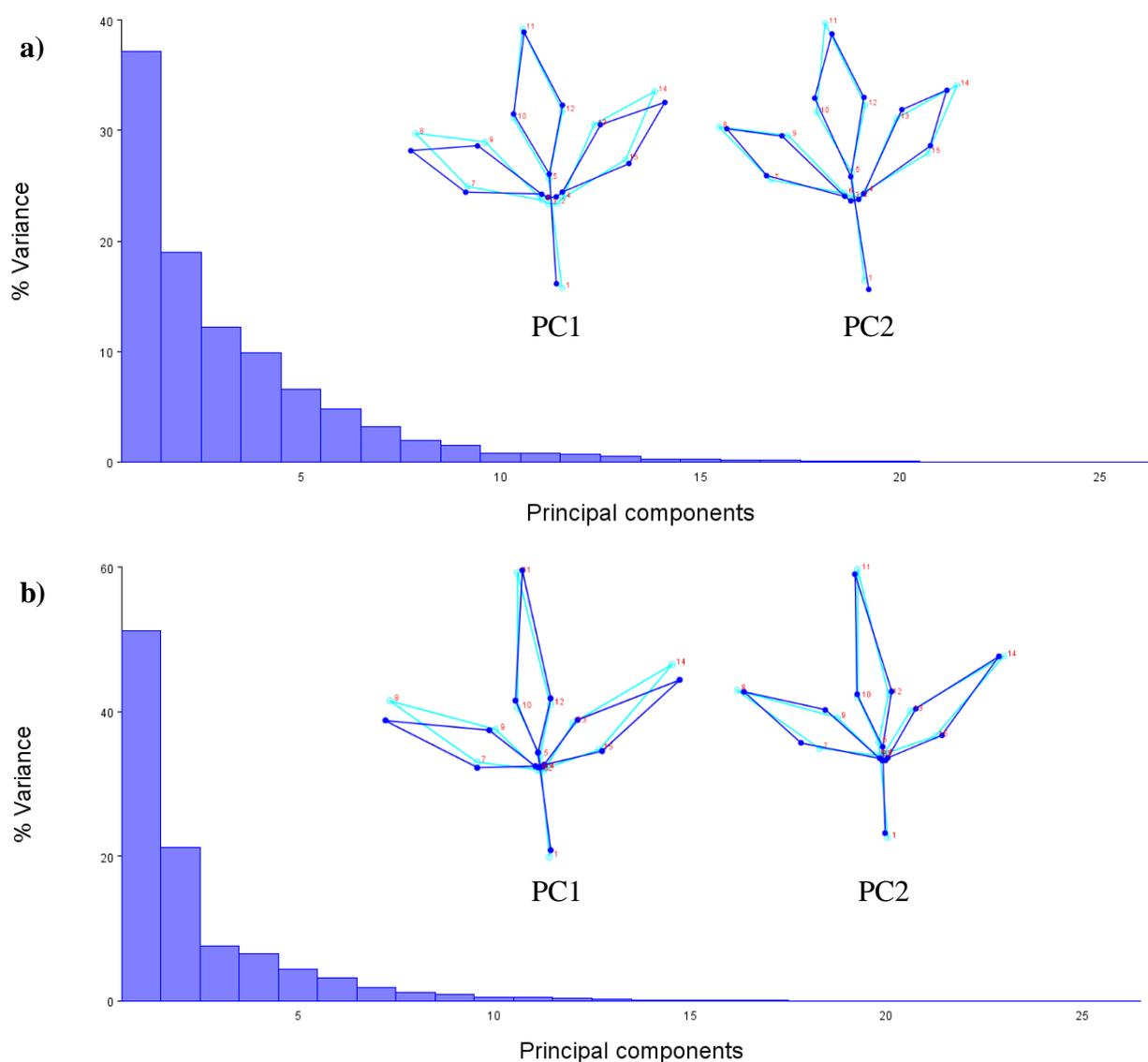


Figura 8. Análisis de componentes principales (PCA) de la variación dentro de cada especie de *Polylepis* de la hoja compuesta de la Población Illinizas. a) PCA de la matriz de covarianza dentro de *P. incana*. b) PCA de la matriz de covarianza dentro de *P. racemosa*.

Como medida de la similitud general de las estructuras de covarianza dentro y entre las especies, se calculó las correlaciones matriciales entre las matrices de covarianza dentro de cada especie de *P. incana* y *P. racemosa* con la matriz de covarianza entre las especies (general). Las correlaciones de matriz fueron de 0.82 para *P. incana* y 0.81 para *P. racemosa*, lo que indica que existe una relación lineal fuerte entre las variables. Finalmente, las pruebas de permutación de la matriz fueron altamente significativas ($P < 0.0001$).

4.2.1.3. Análisis de variantes canónicas (CVA) independiente de alometría

Para ratificar los resultados encontrados en las dos pruebas anteriores, se realizó un análisis de regresión entre los datos de las Coordenadas Procrustes y el Tamaño del Centroide para cada grupo (valores transformados a logaritmo natural), con el objetivo de asegurar que las diferencias son por la forma y no por la alometría en el desarrollo del individuo (Aguirre & Jiménez-Prado, 2018).

Para el siguiente análisis se utilizó los residuales de la regresión los cuales representan la variación en la forma, descartando la alometría (Aguirre & Jiménez-Prado, 2018). El CVA ratifica que las dos especies de *Polylepis* son distintas entre sí. Las distancias de Mahalanobis van desde 3.81 (*P. racemosa* pura vs. *P. racemosa* junta) hasta 13.98 (*P. racemosa* pura vs. *P. incana* pura), y todas las pruebas de permutación indican que las formas medias difieren significativamente entre las dos especies (todas $P < 0.0001$). Las distancias de Procrustes van desde 0.0642 (*P. incana* pura vs. *P. incana* junta) hasta 0.2851 (*P. racemosa* pura vs. *P. incana* pura).

La gráfica de dispersión de las puntuaciones de la variante canónica (CV) (Figura 9), muestra que respecto a la forma consenso, existe un alargamiento del peciolo, acortamiento de los folíolos y el borde crenado de los folíolos inicia después de la mitad, esto corresponde a la tendencia

que toma la forma en el CV1 (Figura 9, eje horizontal). El CV2 muestra alargamiento y cambio de orientación del peciolo, acortamiento de los folíolos y el borde crenado de los folíolos inicia antes de la mitad (Figura 9, eje vertical). Además, se visualiza una fuerte separación entre las dos especies, pero dentro del grupo de *P. racemosa* tanto de origen natural (especie pura) como reforestado (especies juntas), se visualiza un mayor número de individuos que comparten características similares, mientras que en *P. incana* la cantidad de individuos es menor.

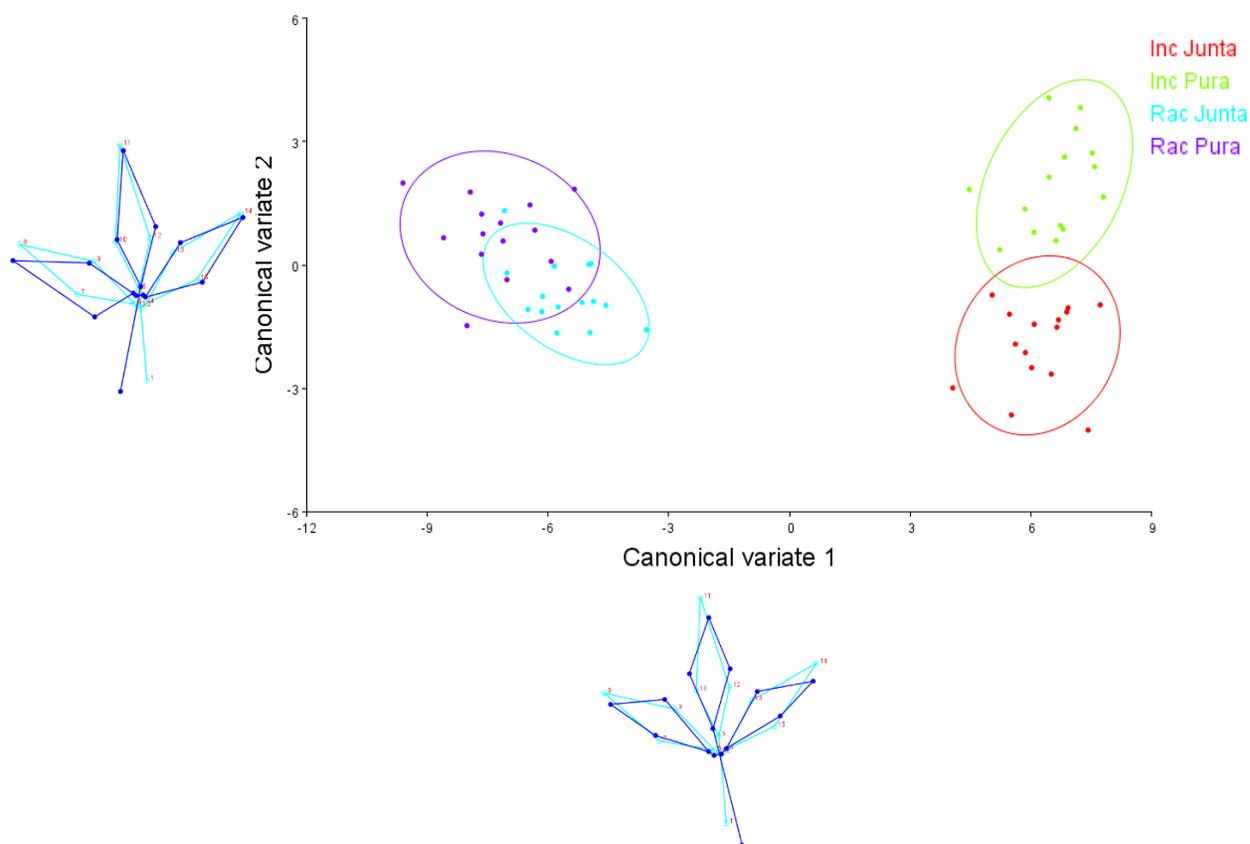


Figura 9. Análisis de variantes canónicas de la forma de la hoja compuesta de *P. incana* y *P. racemosa* independiente de alometría de la Población Illinizas.

4.2.2. Folíolo distal

4.2.2.1. Análisis de variantes canónicas (CVA)

El CVA indica que las dos especies de *Polylepis* son notablemente distintos entre sí. Las distancias de Mahalanobis van desde 2.73 (*P. racemosa* pura vs. *P. racemosa* junta) hasta 7.81 (*P. racemosa* pura vs. *P. incana* pura), y todas las pruebas de permutación indican que las formas medias difieren significativamente entre las dos especies (todas $P < 0.0001$). Las distancias de Procrustes van desde 0.0290 (*P. racemosa* pura vs. *P. racemosa* junta) hasta 0.2788 (*P. racemosa* pura vs. *P. incana* pura).

La gráfica de dispersión de las puntuaciones de la variante canónica (CV), muestra que respecto a la forma consenso, existe un alargamiento y ensanchamiento del peciólulo, acortamiento y ensanchamiento del folíolo, el borde crenado del folíolo inicia después de la mitad y presenta mayor profundidad el dentado del margen, esto corresponde a la tendencia que toma la forma en el CV1 (Figura 10, eje horizontal). El CV2 muestra acortamiento del peciólulo, acortamiento y ensanchamiento del folíolo, el borde crenado de los folíolos inicia antes de la mitad presenta menor profundidad el dentado del margen (Figura 10, eje vertical). Además, se visualiza una fuerte separación entre las dos especies, pero dentro de cada grupo para *P. incana* se diferencian los individuos de origen natural (especie pura) con los individuos del fragmento reforestado (especies juntas), mientras que para *P. racemosa* existe un mayor número de individuos que comparten características similares tanto de origen natural como reforestado.

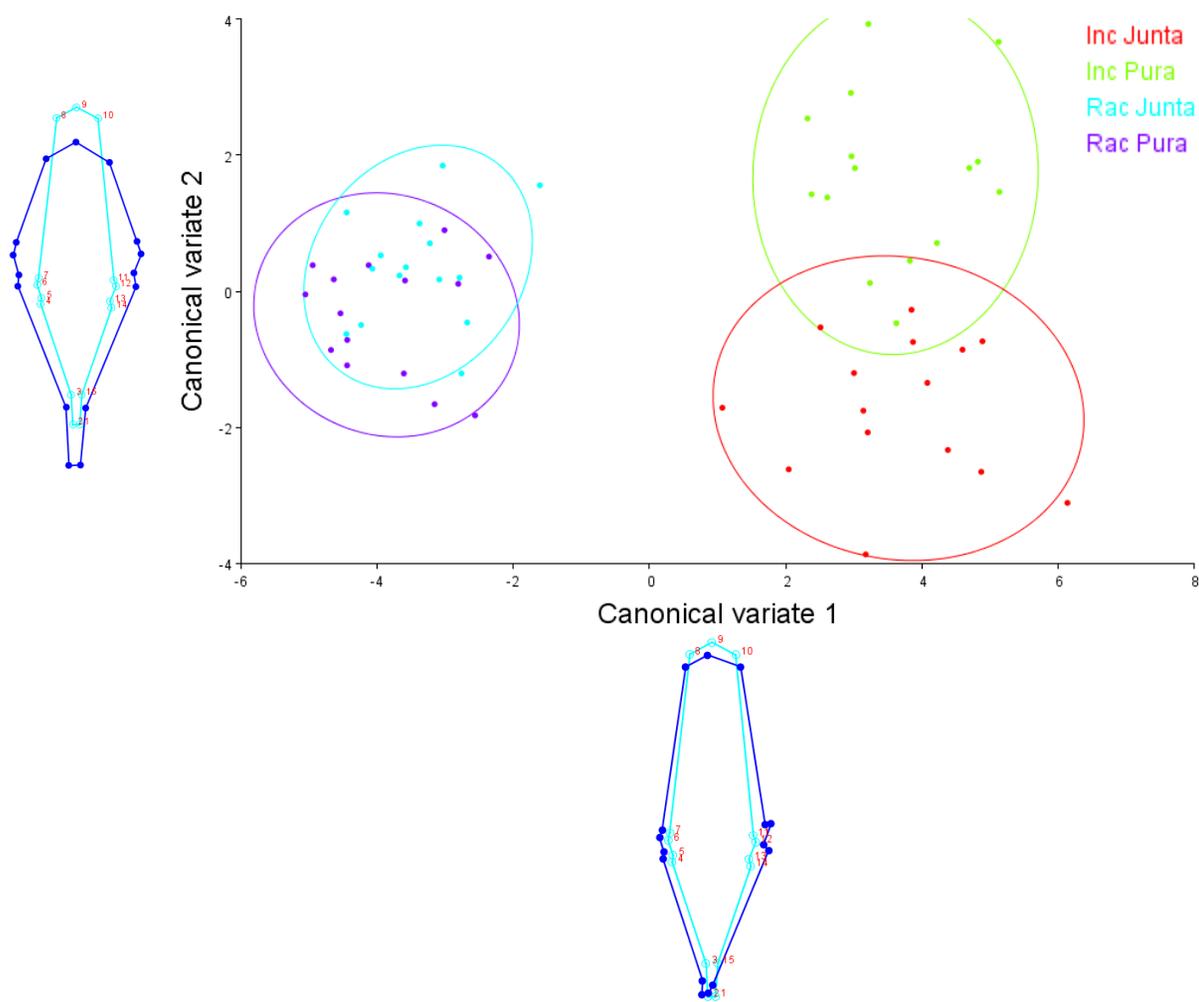


Figura 10. Análisis de variantes canónicas de la forma del folíolo distal de *P. incana* y *P. racemosa* de la Población Illinizas.

4.2.2.2. Análisis de componentes principales (PCA)

El PCA de la variación entre las dos especies muestra que PC1 representa el 80%, por lo tanto, es el patrón dominante de diversificación de las formas de las hojas. La gráfica de dispersión muestra que respecto a la forma promedio, existe un mínimo alargamiento del peciólulo, folíolo acortado y el borde de crenado inicia antes de la mitad del folíolo con menor profundidad del

dentado en el margen, esto corresponde a la tendencia que toma la forma en el PC1 (Figura 11, eje horizontal). El PC2 representa un ensanchamiento del lado izquierdo del folíolo, cambio de orientación del peciólulo e inicio variado del borde crenado antes de la mitad del folíolo (Figura 11, eje vertical).

De acuerdo a los patrones de variación mencionados se observa 26 individuos con características intermedias en el folíolo distal entre *P. incana* y *P. racemosa* del fragmento reforestado donde se encontraban las dos especies juntas (intersección del diagrama de Venn) (Figura 11). Dentro del grupo de *P. incana* y *P. racemosa*, se visualiza que los individuos del fragmento reforestado (especies juntas) contiene a los individuos ubicados en el fragmento de origen natural (especie pura).

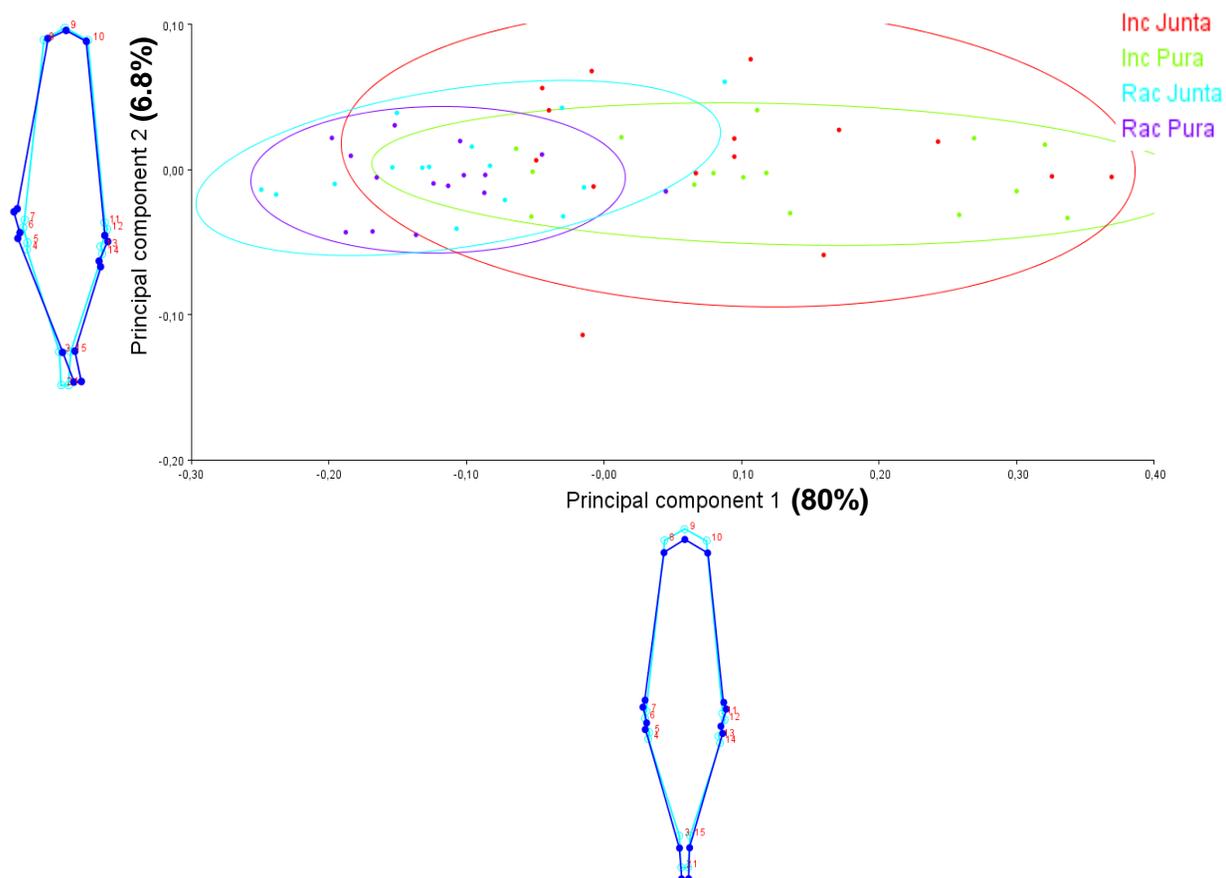


Figura 11. Análisis de Componentes Principales (PCA) de diversificación en forma del folíolo distal de *P. incana* y *P. racemosa* de la Población Illinizas.

Para examinar si estos patrones de diversificación pueden relacionarse con los patrones observados dentro de cada especie, se realizó un PCA de la matriz de covarianza de cada especie de *Polylepis*: Para *P. incana* (Figura 12a), se obtuvo que PC1 representa más del 80% de la varianza total y está asociada con un patrón de cambio de forma principalmente con un ligero aumento del tamaño del peciólulo, acortamiento del folíolo e inicio del borde crenado menos profundo en la mitad del folíolo; por otro lado, PC2 corresponde a un cambio de forma que se refiere al inicio del borde dentado menos profundo en el lado izquierdo del folíolo y cambio de orientación del peciólulo. Para *P. racemosa* (Figura 12b), se observa que PC1 representa el 75% de la varianza total y está vinculado con un patrón de cambio de forma en la reducción del peciólulo y folíolo, el

borde crenado inicia antes de la mitad del folíolo y presenta menor profundidad; por otra parte, PC2 se relaciona con el cambio de forma en el ensanchamiento del lado izquierdo del folíolo, inicio del borde crenado poco profundo antes de la mitad del folíolo y cambio de orientación del peciólulo

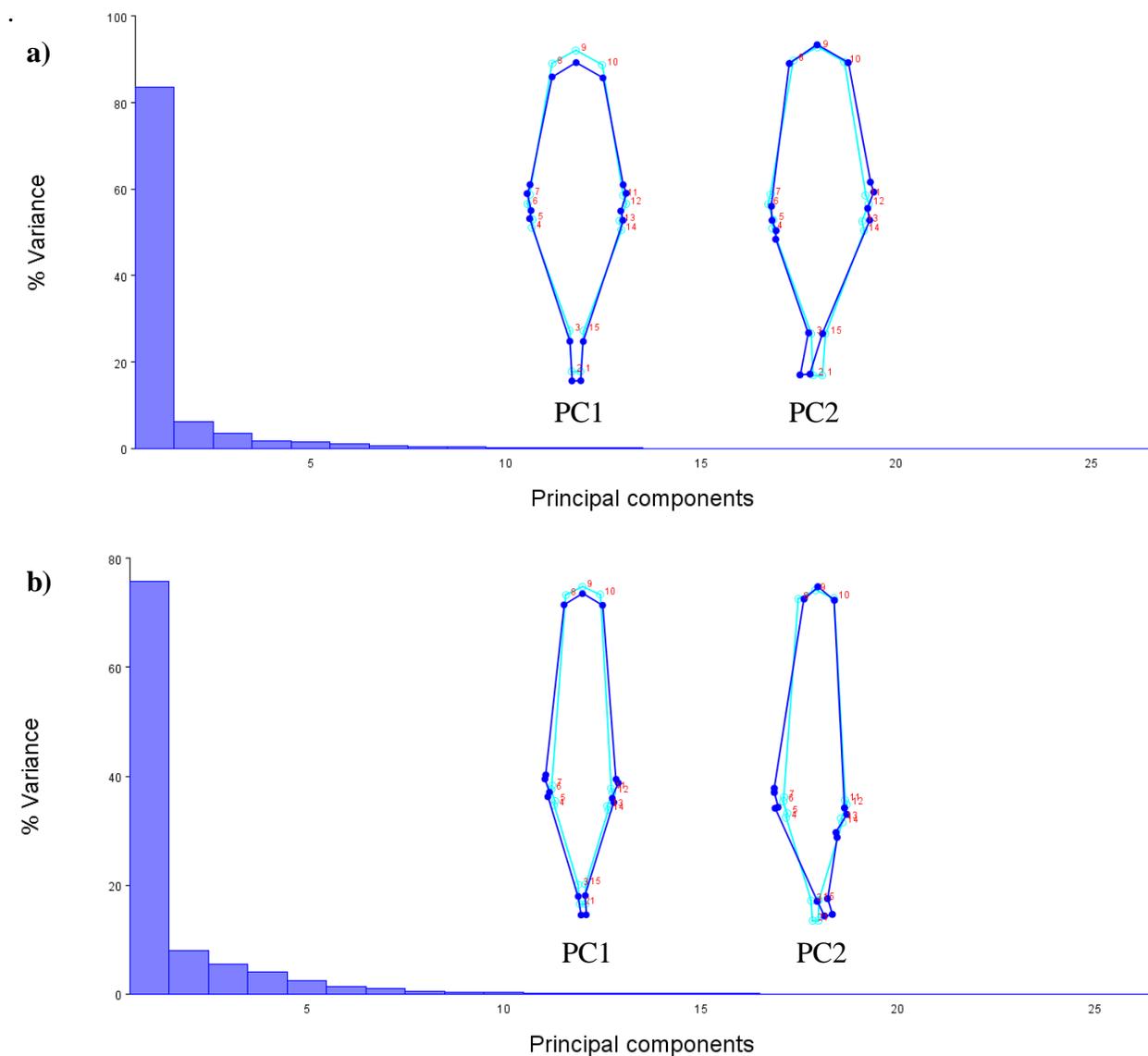


Figura 12. Análisis de componentes principales (PCA) de la variación dentro de cada especie de *Polylepis* del folíolo distal de la Población Illinizas. a) PCA de la matriz de covarianza dentro de *P. incana*. b) PCA de la matriz de covarianza dentro de *P. racemosa*

Como medida de la similitud general de las estructuras de covarianza dentro y entre las especies, se calculó las correlaciones matriciales entre las matrices de covarianza dentro de cada especie de *P. incana* y *P. racemosa* con la matriz de covarianza entre las especies (general). Las correlaciones de matriz fueron de 0.98 para *P. incana* y 0.93 para *P. racemosa*, lo que indica que existe una relación lineal muy fuerte entre las variables. Finalmente, las pruebas de permutación de la matriz fueron altamente significativas ($P < 0.0001$).

4.2.2.3. Análisis de variantes canónicas (CVA) independiente de alometría

Para ratificar los resultados encontrados en las dos pruebas anteriores, se realizó un análisis de regresión entre los datos de las Coordenadas Procrustes y el Tamaño del Centroide para cada grupo (valores transformados a logaritmo natural), con el objetivo de asegurar que las diferencias son por la forma y no por la alometría en el desarrollo del individuo (Aguirre & Jiménez-Prado, 2018).

Para el siguiente análisis se utilizó los residuales de la regresión los cuales representan la variación en la forma, descartando la alometría (Aguirre & Jiménez-Prado, 2018). El CVA ratifica que las dos especies de *Polylepis* son distintas entre sí y demostrando una separación entre *P. racemosa* de origen natural y reforestada. Las distancias de Mahalanobis van desde 3.58 (*P. incana* pura vs. *P. incana* junta) hasta 10.5 (*P. racemosa* pura vs. *P. incana* junta), y todas las pruebas de permutación indican que las formas medias difieren significativamente entre las dos especies (todas $P < 0.0001$). Las distancias de Procrustes van desde 0.0298 (*P. racemosa* pura vs. *P. racemosa* junta) hasta 0.2443 (*P. racemosa* pura vs. *P. incana* pura).

La gráfica de dispersión de las puntuaciones de la variante canónica (CV) (Figura 13), muestra que respecto a la forma consenso, existe un acortamiento del peciólulo y folíolo, el borde

crenado del folíolo inicia antes de la mitad y presenta menor profundidad el dentado del margen en el lateral izquierdo, esto corresponde a la tendencia que toma la forma en el CV1 (Figura 13, eje horizontal). El CV2 muestra alargamiento del peciólulo, acortamiento y ensanchamiento del folíolo, el borde crenado de los folíolos inicia en la mitad presenta menor profundidad el dentado del margen izquierdo (Figura 13, eje vertical). Además, se visualiza una fuerte separación entre las dos especies, pero dentro de cada grupo para *P. incana* existe un mayor número de individuos que comparten características similares, pero para *P. racemosa* se diferencian los individuos de origen natural (especie pura) con los individuos del fragmento reforestado (especies juntas).

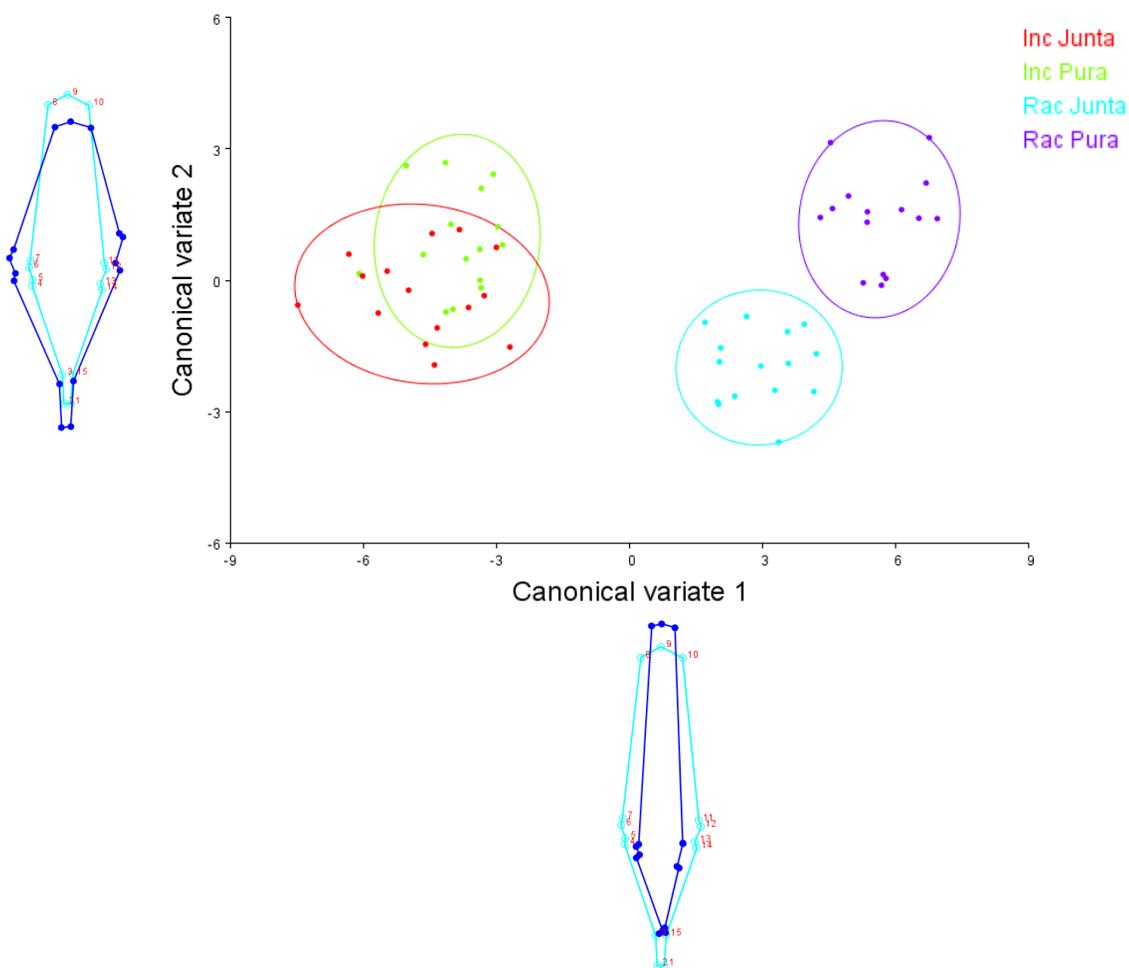


Figura 13. Análisis de variantes canónicas de la forma del folíolo distal de *P. incana* y *P. racemosa* independiente de alometría de la Población Illinizas.

4.2.3. Folíolo proximal

4.2.3.1. Análisis de variantes canónicas (CVA)

El CVA indica que las dos especies de *Polylepis* son notablemente distintas entre sí. Las distancias de Mahalanobis van desde 2.42 (*P. racemosa* pura vs. *P. racemosa* junta) hasta 11.53 (*P. racemosa* pura vs. *P. incana* junta), y la mayoría de las pruebas de permutación indican que las formas medias difieren significativamente entre las dos especies (todas $P < 0.0001$). Las distancias de Procrustes van desde 0.0512 (*P. incana* pura vs. *P. incana* junta) hasta 0.2919 (*P. racemosa* pura vs. *P. incana* pura).

La gráfica de dispersión de las puntuaciones de la variante canónica (CV), muestra que respecto a la forma consenso, existe un máximo acortamiento del peciólulo, alargamiento del folíolo, el borde crenado del folíolo inicia antes de la mitad y presenta mayor profundidad el dentado del margen derecho, esto corresponde a la tendencia que toma la forma en el CV1 (Figura 14, eje horizontal). El CV2 muestra acortamiento del peciólulo, estrechamiento y alargamiento del folíolo, el borde crenado de los folíolos inicia antes de la mitad y presenta menor profundidad el dentado del margen con variación en ambos lados (Figura 14, eje vertical). Además, se visualiza una fuerte separación entre las dos especies, pero dentro de cada grupo para *P. incana* se diferencian los individuos de origen natural (especie pura) con los individuos del fragmento reforestado (especies juntas), mientras que para *P. racemosa* existe un mayor número de individuos que comparten características similares tanto de origen natural como reforestado.

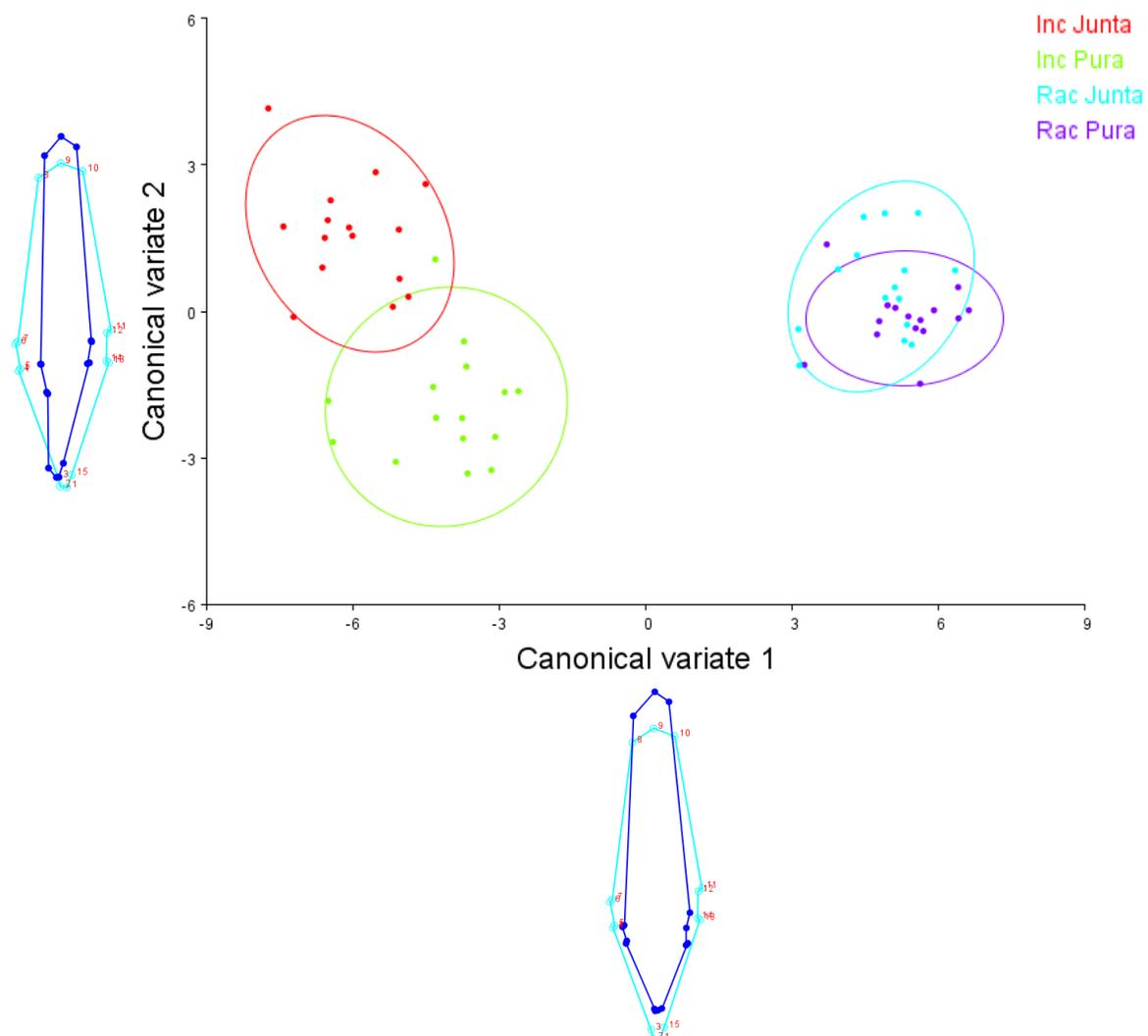


Figura 14. Análisis de variantes canónicas de la forma del folíolo proximal de *P. incana* y *P. racemosa* de la Población Illinizas.

4.2.3.2. Análisis de componentes principales (PCA)

El PCA de la variación entre las dos especies muestra que PC1 representa el 48%, por lo tanto, es el patrón dominante de diversificación de las formas de las hojas. La gráfica de dispersión muestra que respecto a la forma promedio, existe un mínimo alargamiento del peciólulo, folíolo acortado y el borde de crenado inicia antes de la mitad del folíolo con menor profundidad del

dentado en el margen izquierdo, esto corresponde a la tendencia que toma la forma en el PC1 (Figura 15, eje horizontal). El PC2 representa un ensanchamiento de la punta del folíolo, alargamiento del peciólulo e inicio variado del borde crenado antes de la mitad del folíolo (Figura 15, eje vertical).

De acuerdo a los patrones de variación mencionados se observa 7 individuos con características intermedias en el folíolo proximal entre *P. incana* y *P. racemosa* del fragmento reforestado donde se encontraban las dos especies juntas (intersección del diagrama de Venn) (Figura 15). Dentro del grupo de *P. incana* y *P. racemosa*, se visualiza que los individuos del fragmento de origen natural (especie pura) contiene a los individuos ubicados en el fragmento reforestado (especies juntas).

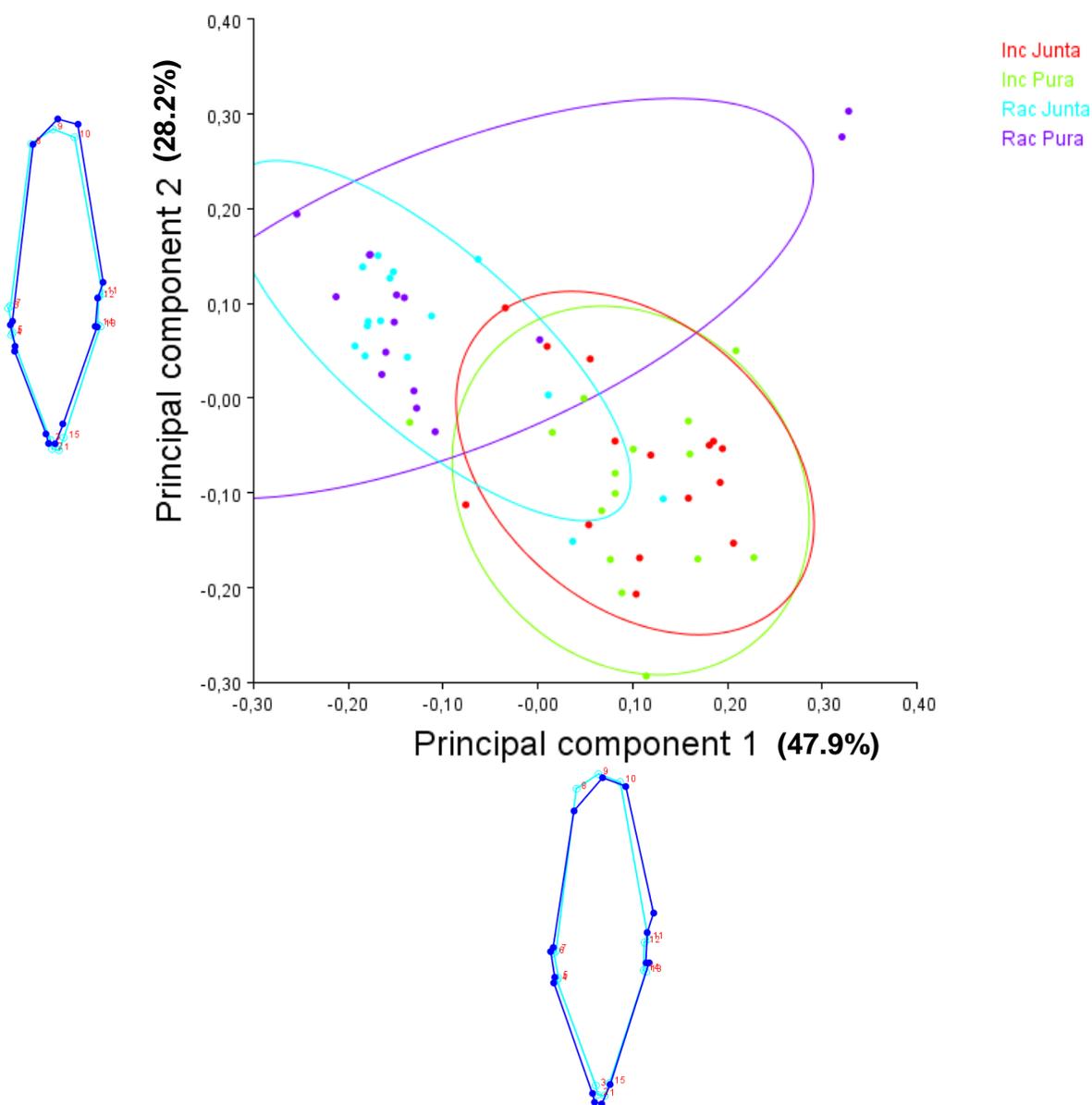


Figura 15. Análisis de Componentes Principales (PCA) de diversificación en forma del folíolo proximal de *P. incana* y *P. racemosa* de la Población Illinizas.

Para examinar si estos patrones de diversificación pueden relacionarse con los patrones observados dentro de cada especie, se realizó un PCA de la matriz de covarianza de cada especie de *Polylepis*: Para *P. incana* (Figura 16a), se obtuvo que PC1 representa el 47% de la varianza total y está asociada con un patrón de cambio de forma principalmente con un ligero aumento del tamaño del peciólulo, acortamiento del folíolo e inicio variado del borde crenado menos profundo después

de la mitad del folíolo; por otro lado, PC2 corresponde a un cambio de forma que se refiere al inicio variado del borde dentado menos profundo en el lado izquierdo del folíolo y ensanchamiento en el lado derecho de la punta de folíolo. Para *P. racemosa* (Figura 16b), se observa que PC1 representa el 57% de la varianza total y está vinculado con un patrón de cambio de forma en la reducción del peciólulo y estrechamiento del folíolo, el borde crenado inicia antes de la mitad del folíolo y presenta menor profundidad; por otra parte, PC2 se relaciona con el cambio de forma en el alargamiento del lado derecho de la punta y estrechamiento del folíolo, inicio del borde crenado poco profundo antes de la mitad del folíolo y reducción en el tamaño del peciólulo .

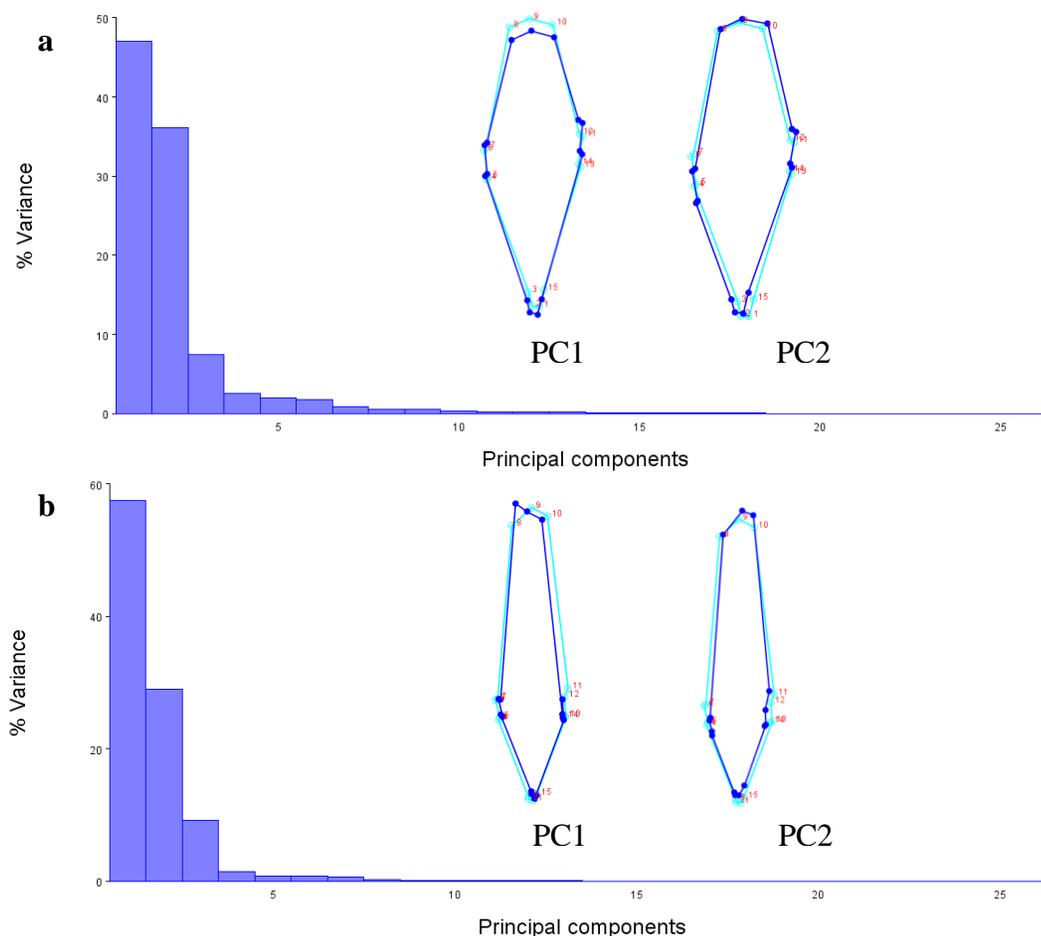


Figura 16. Análisis de componentes principales (PCA) de la variación dentro de cada especie de *Polylepis* del folíolo proximal de la Población Illinizas. a) PCA de la matriz de covarianza dentro de *P. incana*. b) PCA de la matriz de covarianza dentro de *P. racemosa*

Como medida de la similitud general de las estructuras de covarianza dentro y entre las especies, se calculó las correlaciones matriciales entre las matrices de covarianza dentro de cada especie de *P. incana* y *P. racemosa* con la matriz de covarianza entre las especies (general). Las correlaciones de matriz fueron de 0.80 para *P. incana* y 0.93 para *P. racemosa*, lo que indica que existe una relación lineal muy fuerte entre las variables. Finalmente, las pruebas de permutación de la matriz fueron altamente significativas ($P < 0.0001$).

4.2.3.3. Análisis de variantes canónicas (CVA) independiente de alometría

Para ratificar los resultados encontrados en las dos pruebas anteriores, se realizó un análisis de regresión entre los datos de las Coordenadas Procrustes y el Tamaño del Centroide para cada grupo (valores transformados a logaritmo natural), con el objetivo de asegurar que las diferencias son por la forma y no por la alometría en el desarrollo del individuo (Aguirre & Jiménez-Prado, 2018).

Para el siguiente análisis se utilizó los residuales de la regresión los cuales representan la variación en la forma, descartando la alometría (Aguirre & Jiménez-Prado, 2018). El CVA ratifica que las dos especies de *Polylepis* son distintas entre sí. Las distancias de Mahalanobis van desde 2.48 (*P. racemosa* pura vs. *P. racemosa* junta) hasta 11.61 (*P. racemosa* pura vs. *P. incana* junta), y la mayoría de las pruebas de permutación indican que las formas medias difieren significativamente entre las dos especies (todas $P < 0.0001$). Las distancias de Procrustes van desde 0.0611 (*P. incana* pura vs. *P. incana* junta) hasta 0.2017 (*P. racemosa* pura vs. *P. incana* junta). La gráfica de dispersión de las puntuaciones de la variante canónica (CV) (Figura 17), muestra que respecto a la forma consenso, existe un máximo acortamiento del peciólulo, alargamiento del folíolo, el borde crenado del folíolo inicia antes de la mitad y presenta mayor profundidad el

dentado del margen izquierdo, esto corresponde a la tendencia que toma la forma en el CV1 (Figura 17, eje horizontal). El CV2 muestra alargamiento y cambio de orientación del peciólulo, acortamiento y ensanchamiento del folíolo, el borde crenado de los folíolos inicia en la mitad y presenta menor profundidad el dentado del margen izquierdo con variación en ambos lados (Figura 17, eje vertical). Además, se visualiza una fuerte separación entre las dos especies, pero dentro de cada grupo para *P. racemosa* existe un mayor número de individuos que comparten características similares, pero para *P. incana* se diferencian los individuos de origen natural (especie pura) con los individuos del fragmento reforestado (especies juntas).

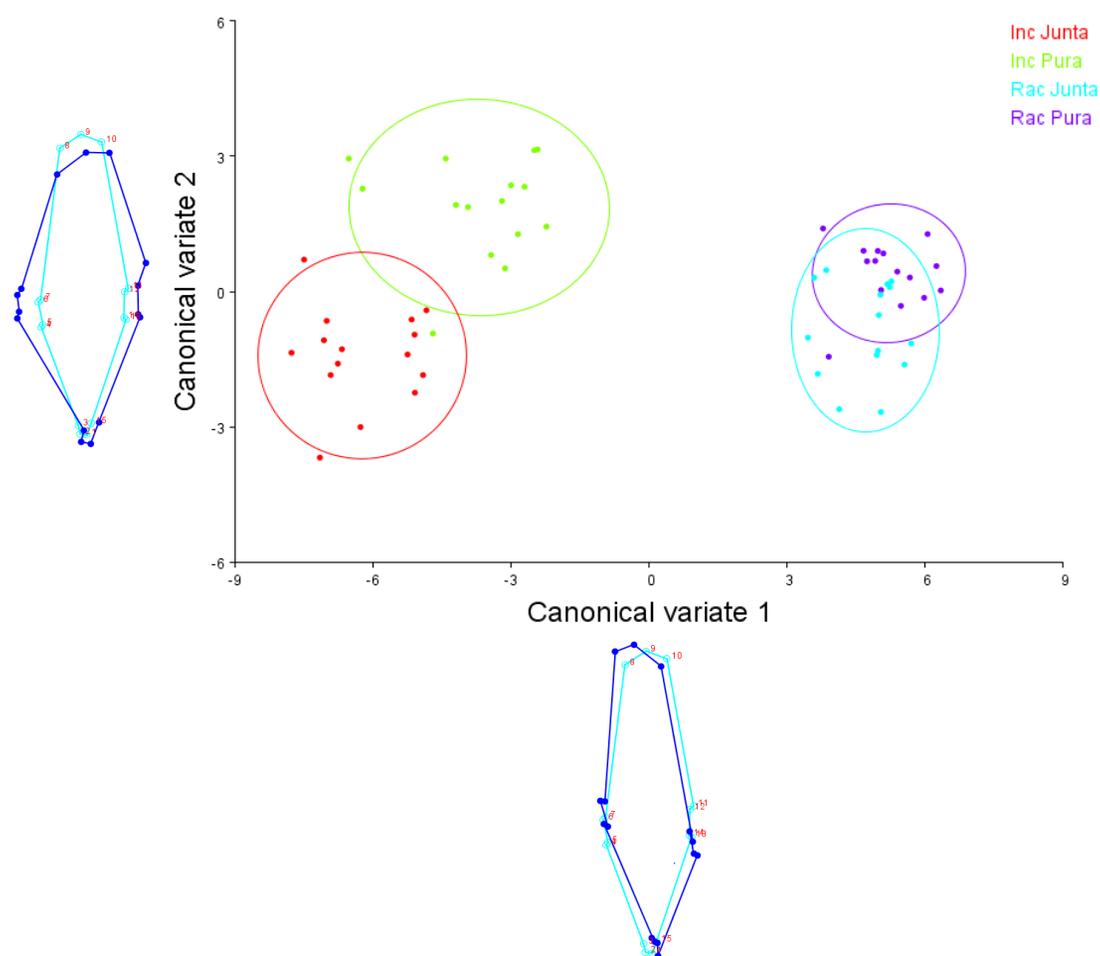


Figura 17. Análisis de variantes canónicas de la forma del folíolo proximal de *P. incana* y *P. racemosa* independiente de alometría de la Población Illinizas.

4.3. Población OYACACHI

4.3.1. Hoja completa

4.3.1.1. Análisis de variantes canónicas (CVA)

El CVA indica que las dos especies de *Polylepis* son notablemente distintas entre sí. Las distancias de Mahalanobis van desde 3.06 (*P. racemosa* pura vs. *P. racemosa* junta) hasta 15.83 (*P. incana* pura vs. *P. incana* junta), y todas las pruebas de permutación indican que las formas medias difieren significativamente entre las dos especies (todas $P < 0.0001$). Las distancias de Procrustes van desde 0.0833 (*P. racemosa* junta vs. *P. incana* junta) hasta 0.2280 (*P. racemosa* pura vs. *P. incana* pura).

La gráfica de dispersión de las puntuaciones de la variante canónica (CV), muestra que respecto a la forma consenso o promedio (de color celeste), existe un alargamiento del peciolo, acortamiento de los folíolos, el borde crenado de los folíolos inicia después de la mitad y un alejamiento de los folíolos laterales al foliolo distal, esto corresponde a la tendencia que toma la forma en el CV1 (Figura 18, eje horizontal). El CV2 muestra alargamiento del peciolo, ensanchamiento de los folíolos, acortamiento del foliolo distal y el borde crenado de los folíolos laterales inicia después de la mitad, pero del foliolo distal inicia antes de la mitad (Figura 18, eje vertical). Además, se visualiza una fuerte separación entre las dos especies, pero dentro de cada grupo, para *P. incana* se diferencian los individuos de origen natural (especie pura) con los individuos del fragmento reforestado (especies juntas), mientras que para *P. racemosa* los individuos del fragmento reforestado (especies juntas) contiene a los individuos ubicados en el fragmento de origen natural (especie pura).

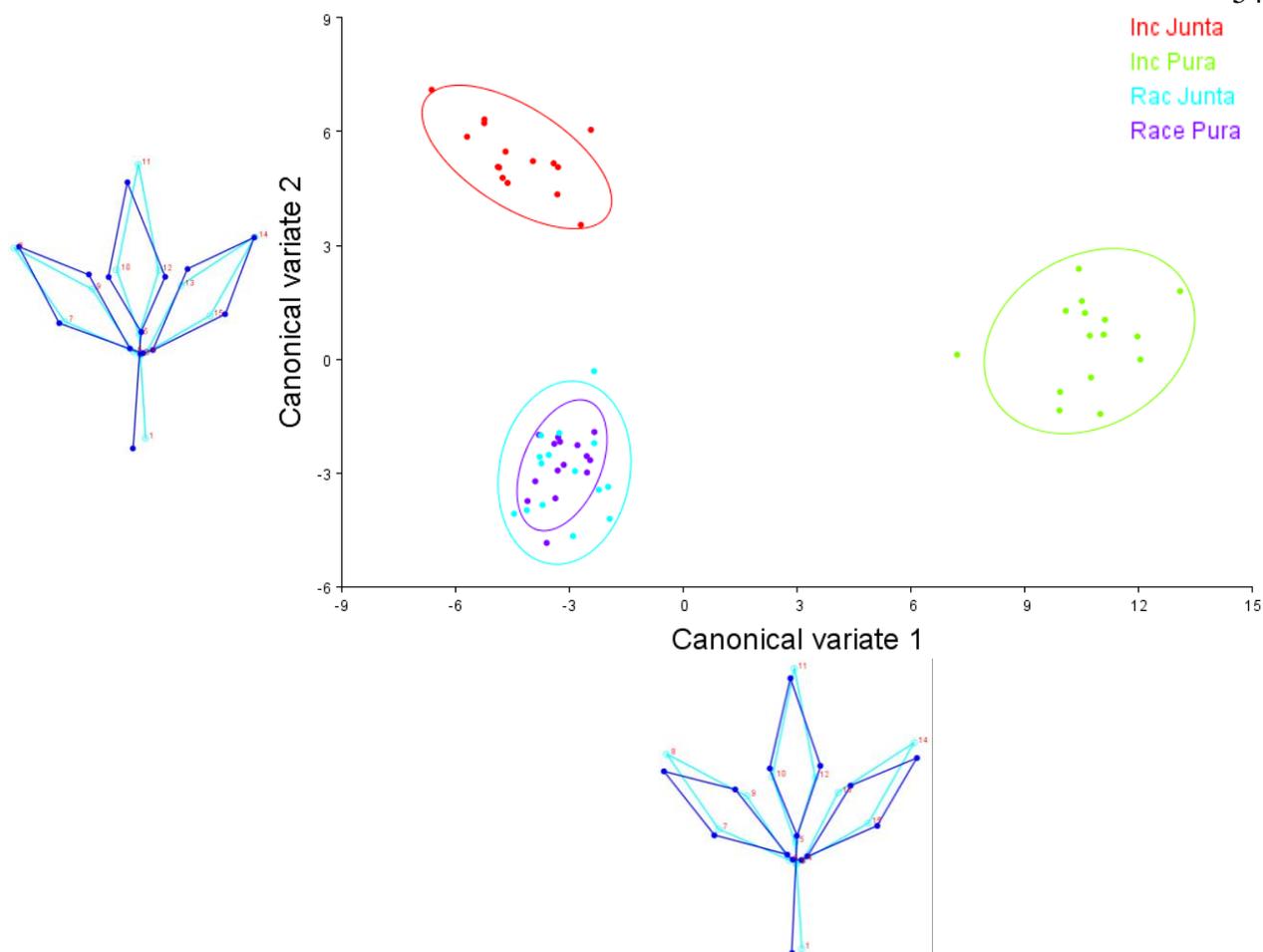


Figura 18. Análisis de variantes canónicas de la forma de la hoja compuesta de *P. incana* y *P. racemosa* de la Población Oyacachi.

4.3.1.2. Análisis de Componentes Principales (PCA)

El PCA de la variación entre las dos especies muestra que PC1 representa el 26%, por lo tanto, es el patrón dominante de diversificación de las formas de las hojas. La gráfica de dispersión muestra que respecto a la forma consenso o promedio (de color celeste), existe un mínimo acortamiento del peciolo, folíolos acortados y el borde de crenado inicia después de la mitad del folíolo, esto corresponde a la tendencia que toma la forma en el PC1 (Figura 19, eje horizontal). El

PC2 representa un leve acortamiento del folíolo distal, el borde crenado inicia después de la mitad del foliolo y existe un alargamiento del peciolo (Figura 19, eje vertical).

De acuerdo a los patrones de variación mencionados se observa 21 individuos con características intermedias de hojas compuestas entre *P. incana* y *P. racemosa* del fragmento reforestado donde se encontraban las dos especies juntas (intersección del diagrama de Venn) (Figura 19). Dentro del grupo de *P. racemosa* tanto de origen natural (especie pura) como reforestado (especies juntas), se visualiza un mayor número de individuos que comparten características similares, mientras que en *P. incana* la cantidad de individuos es menor.

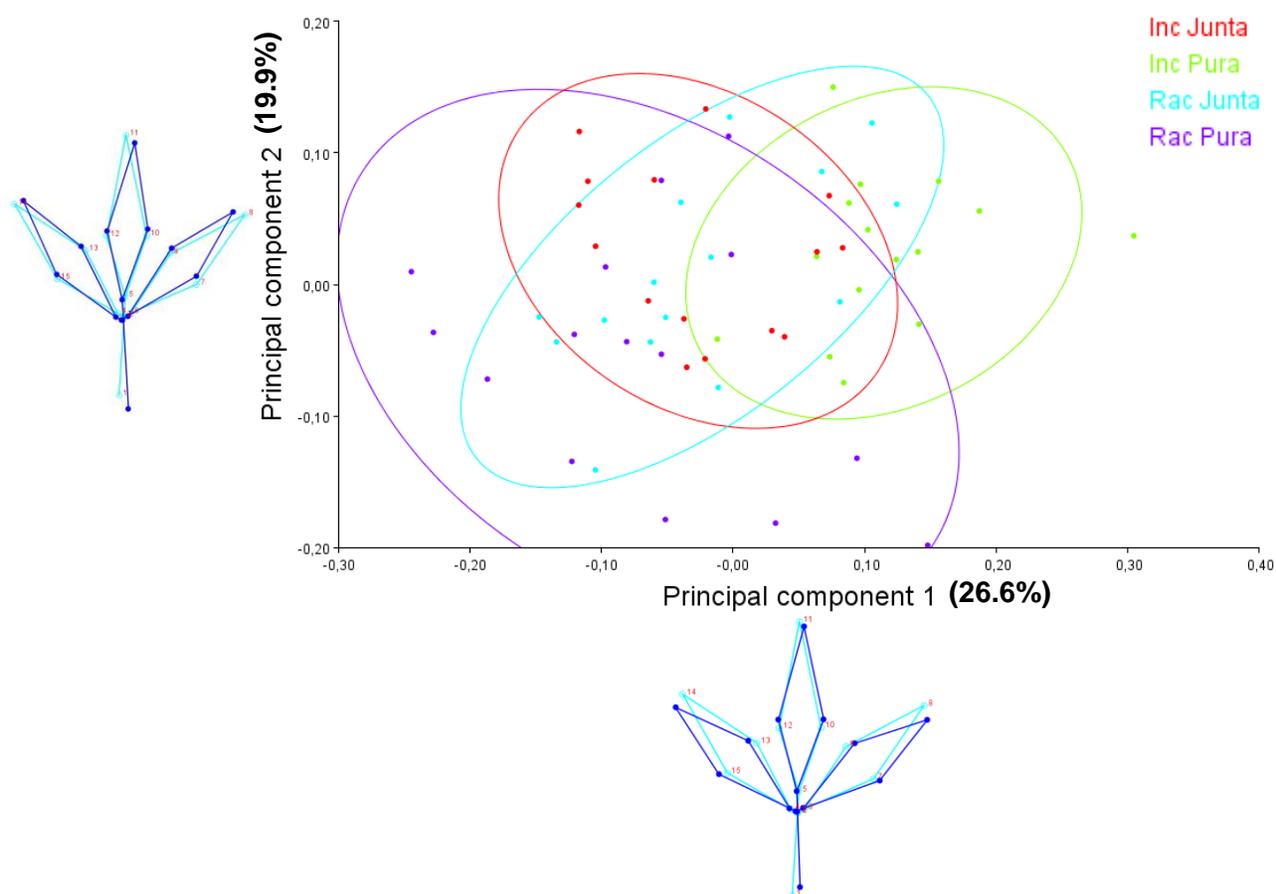


Figura 19. Análisis de Componentes Principales (PCA) de diversificación en forma de hoja compuesta de *P. incana* y *P. racemosa* de la Población Oyacachi.

Para examinar si estos patrones de diversificación pueden relacionarse con los patrones observados dentro de cada especie, se realizó un PCA de la matriz de covarianza de cada especie de *Polylepis*: Para *P. incana* (Figura 20a), se obtuvo que PC1 representa más del 40% de la varianza total y está asociada con un patrón de cambio de forma principalmente con la reducción del tamaño del peciolo y folíolos proximales, además una separación de los folíolos proximales hacia el distal y el inicio del borde crenado después de la mitad del folíolo; por otro lado, PC2 corresponde a un cambio de forma que se refiere a un alargamiento del peciolo, acortamiento en el tamaño de los folíolos, acercamiento de los folíolos proximales hacia el distal e inicio del borde crenado después de la mitad del folíolo. Para *P. racemosa* (Figura 20b), se observa que PC1 representa el 30% de la varianza total y está vinculado con un patrón de cambio de forma en el cambio de orientación del peciolo, alargamiento de los folíolos, el borde crenado inicia antes de la mitad de los folíolos, mayor acercamiento entre el folíolo proximal derecho y distal; por otra parte, PC2 se relaciona con el cambio de forma en el alargamiento y estrechamiento de los folíolos, mayor acercamiento entre el folíolo proximal izquierdo y distal e inicio del borde crenado antes de la mitad de los folíolos.

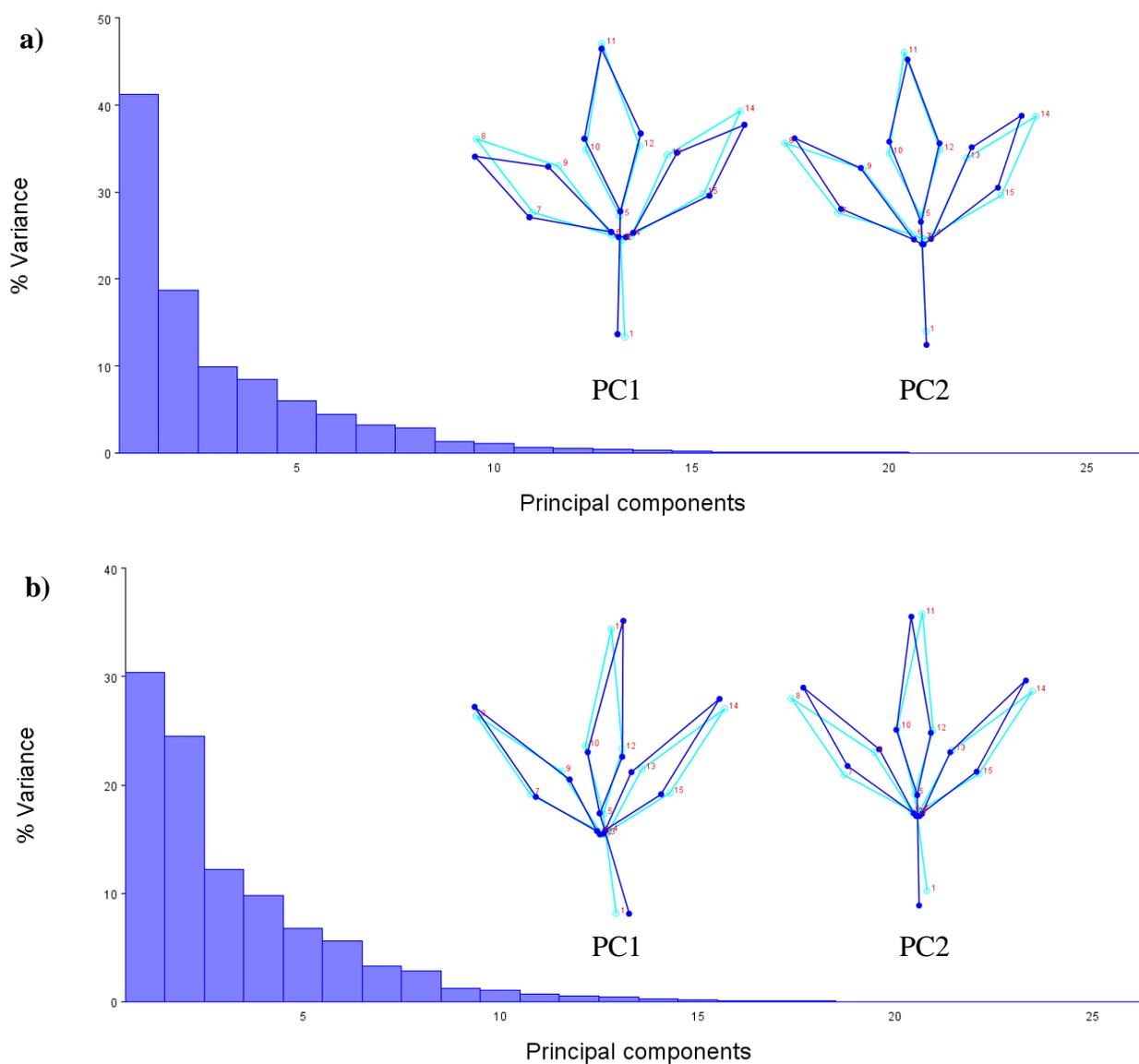


Figura 20. Análisis de componentes principales (PCA) de la variación dentro de cada especie de *Polylepis* de la hoja compuesta de la Población Oyacachi. a) PCA de la matriz de covarianza dentro de *P. incana*. b) PCA de la matriz de covarianza dentro de *P. racemosa*.

Como medida de la similitud general de las estructuras de covarianza dentro y entre las especies, se calculó las correlaciones matriciales entre las matrices de covarianza dentro de cada especie de *P. incana* y *P. racemosa* con la matriz de covarianza entre las especies (general). Las correlaciones de matriz fueron de 0.85 para *P. incana* y 0.96 para *P. racemosa*, lo que indica que

existe una relación lineal fuerte entre las variables. Finalmente, las pruebas de permutación de la matriz fueron altamente significativas ($P < 0.0001$).

4.3.1.3. Análisis de variantes canónicas (CVA) independiente de alometría

Para ratificar los resultados encontrados en las dos pruebas anteriores, se realizó un análisis de regresión entre los datos de las Coordenadas Procrustes y el Tamaño del Centroide para cada grupo (valores transformados a logaritmo natural), con el objetivo de asegurar que las diferencias son por la forma y no por la alometría en el desarrollo del individuo (Aguirre & Jiménez-Prado, 2018).

Para el siguiente análisis se utilizó los residuales de la regresión los cuales representan la variación en la forma, descartando la alometría (Aguirre & Jiménez-Prado, 2018). El CVA ratifica que las dos especies de *Polylepis* son distintas entre sí. Las distancias de Mahalanobis van desde 3.44 (*P. racemosa* pura vs. *P. racemosa* junta) hasta 15.83 (*P. incana* pura vs. *P. incana* junta), y todas las pruebas de permutación indican que las formas medias difieren significativamente entre las dos especies (todas $P < 0.0001$). Las distancias de Procrustes van desde 0.0934 (*P. racemosa* pura vs. *P. racemosa* junta) hasta 0.2508 (*P. racemosa* pura vs. *P. incana* pura).

La gráfica de dispersión de las puntuaciones de la variante canónica (CV) (Figura 21), muestra que respecto a la forma consenso, existe un acortamiento del peciolo, acercamiento y alargamiento de los folíolos y el borde crenado de los folíolos inicia antes de la mitad, esto corresponde a la tendencia que toma la forma en el CV1 (Figura 21, eje horizontal). El CV2 muestra acortamiento y cambio de orientación del peciolo, mayor acercamiento entre el folíolo distal y proximal derecho, alargamiento de los folíolos y el borde crenado de los folíolos inicia antes de la mitad (Figura 21, eje vertical). Además, se visualiza una fuerte separación entre las dos especies,

pero dentro de cada grupo, para *P. incana* se diferencian los individuos de origen natural (especie pura) con los individuos del fragmento reforestado (especies juntas), mientras que para *P. racemosa* los individuos del fragmento reforestado (especies juntas) contiene a los individuos ubicados en el fragmento de origen natural (especie pura).

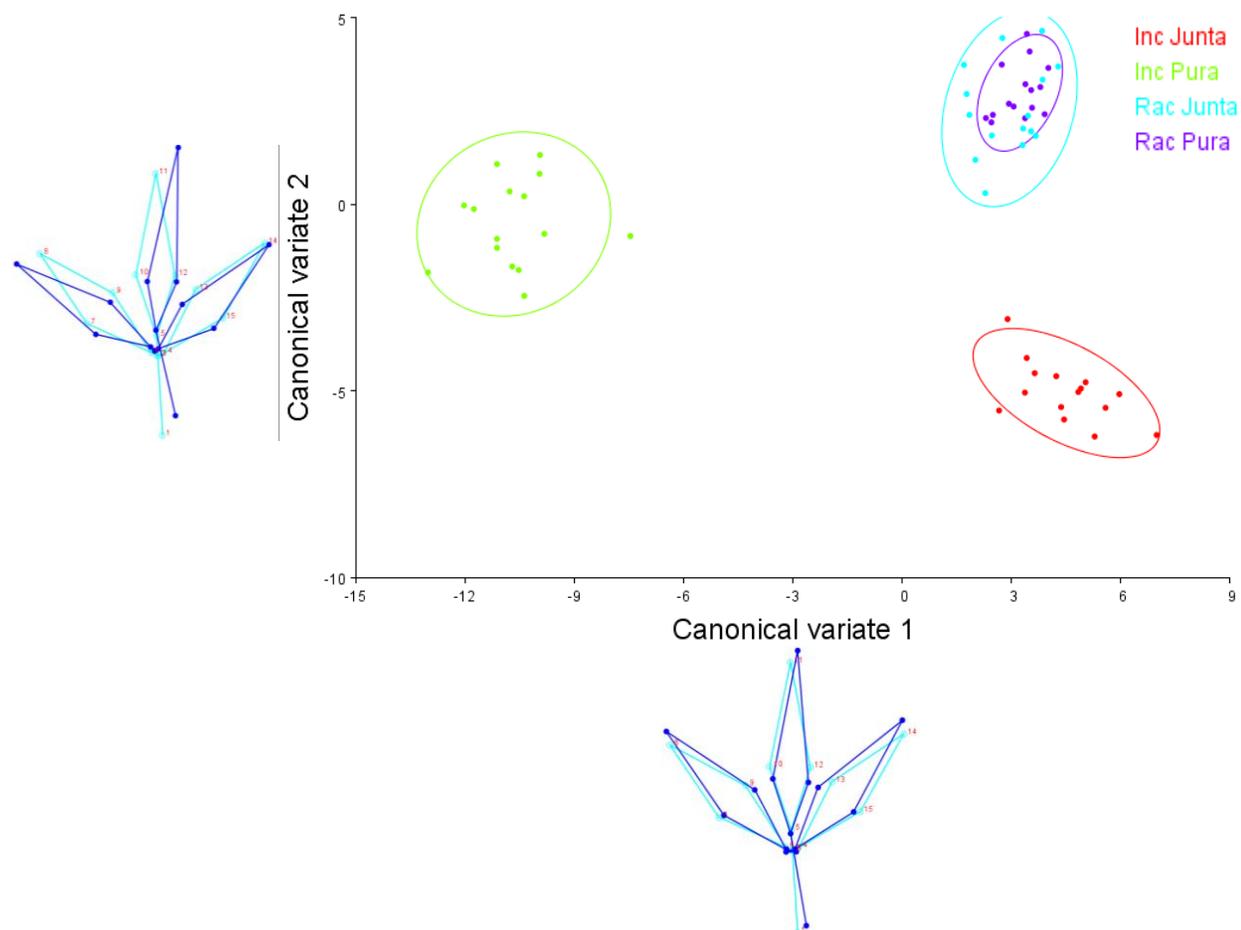


Figura 21. Análisis de variantes canónicas de la forma de la hoja compuesta de *P. incana* y *P. racemosa* independiente de alometría de la Población Oyacachi.

4.3.2. Folíolo distal

4.3.2.1. Análisis de variantes canónicas (CVA)

El CVA indica que las dos especies de *Polylepis* son notablemente distintas entre sí. Las distancias de Mahalanobis van desde 2.21 (*P. racemosa* pura vs. *P. racemosa* junta) hasta 13.52 (*P. racemosa* junta vs. *P. incana* pura), la mayoría de las pruebas de permutación indican que las formas medias difieren significativamente entre las dos especies (todas $P < 0.0001$), excepto para *P. racemosa* pura vs. *P. racemosa* junta ($P = 0.0062$). Las distancias de Procrustes van desde 0.0452 (*P. racemosa* pura vs. *P. racemosa* junta) hasta 0.1467 (*P. racemosa* junta vs. *P. incana* pura).

La gráfica de dispersión de las puntuaciones de la variante canónica (CV), muestra que respecto a la forma consenso, existe un alargamiento y ensanchamiento del peciólulo, acortamiento y ensanchamiento del folíolo, el borde crenado del folíolo inicia antes de la mitad y presenta mayor profundidad el dentado de los márgenes, esto corresponde a la tendencia que toma la forma en el CV1 (Figura 22, eje horizontal). El CV2 muestra acortamiento del peciólulo, alargamiento y ensanchamiento del folíolo, el borde crenado de los folíolos inicia antes de la mitad y presenta menor profundidad el dentado del margen izquierdo (Figura 22, eje vertical). Además, se visualiza una fuerte separación entre las dos especies, pero dentro de cada grupo para *P. incana* se diferencian los individuos de origen natural (especie pura) con los individuos del fragmento reforestado (especies juntas), mientras que para *P. racemosa* existe un mayor número de individuos que comparten características similares tanto de origen natural como reforestado.

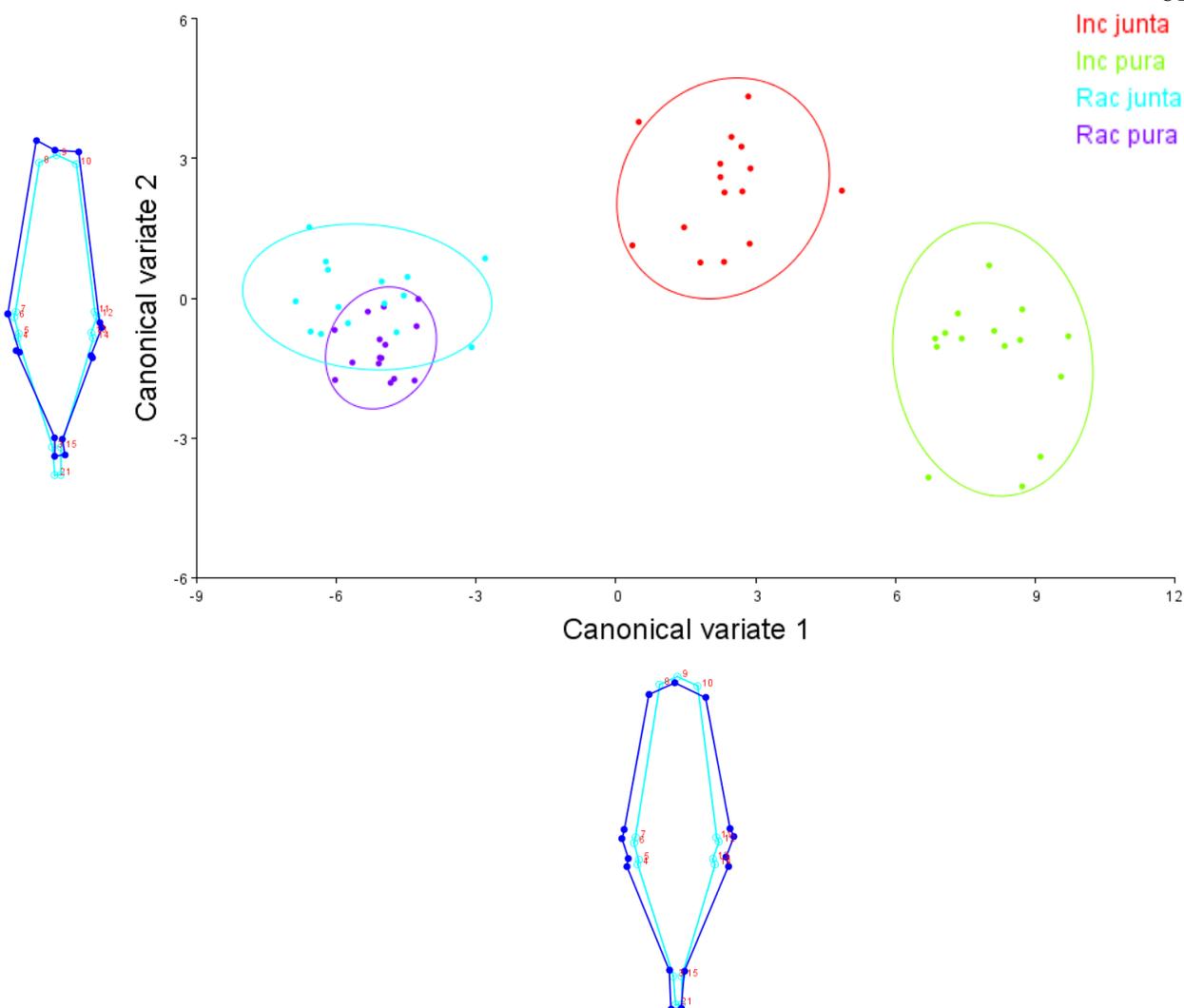


Figura 22. Análisis de variantes canónicas de la forma del folíolo distal de *P. incana* y *P. racemosa* de la Población Oyacachi.

4.3.2.2. Análisis de Componentes Principales (PCA)

El PCA de la variación entre las dos especies muestra que PC1 representa el 85%, por lo tanto, es el patrón dominante de diversificación de las formas de las hojas. La gráfica de dispersión muestra que respecto a la forma promedio, existe un alargamiento del peciólulo, folíolo acortado y el borde de crenado inicia antes de la mitad del folíolo con menor profundidad del dentado en el margen, esto corresponde a la tendencia que toma la forma en el PC1 (Figura 23, eje horizontal).

El PC2 representa un ensanchamiento del lado derecho del folíolo, cambio de orientación del peciólulo e inicio variado del borde crenado antes de la mitad del folíolo (Figura 23, eje vertical).

De acuerdo a los patrones de variación mencionados se observa 6 individuos con características intermedias en el folíolo distal entre *P. incana* y *P. racemosa* del fragmento reforestado donde se encontraban las dos especies juntas (intersección del diagrama de Venn) (Figura 23). Dentro de cada grupo para *P. racemosa*, se visualiza que los individuos del fragmento de origen natural (especie pura) contiene a los individuos ubicados en el fragmento reforestado (especies juntas), mientras que para *P. incana* existe un menor número de individuos que comparten características similares tanto de origen natural como reforestado.

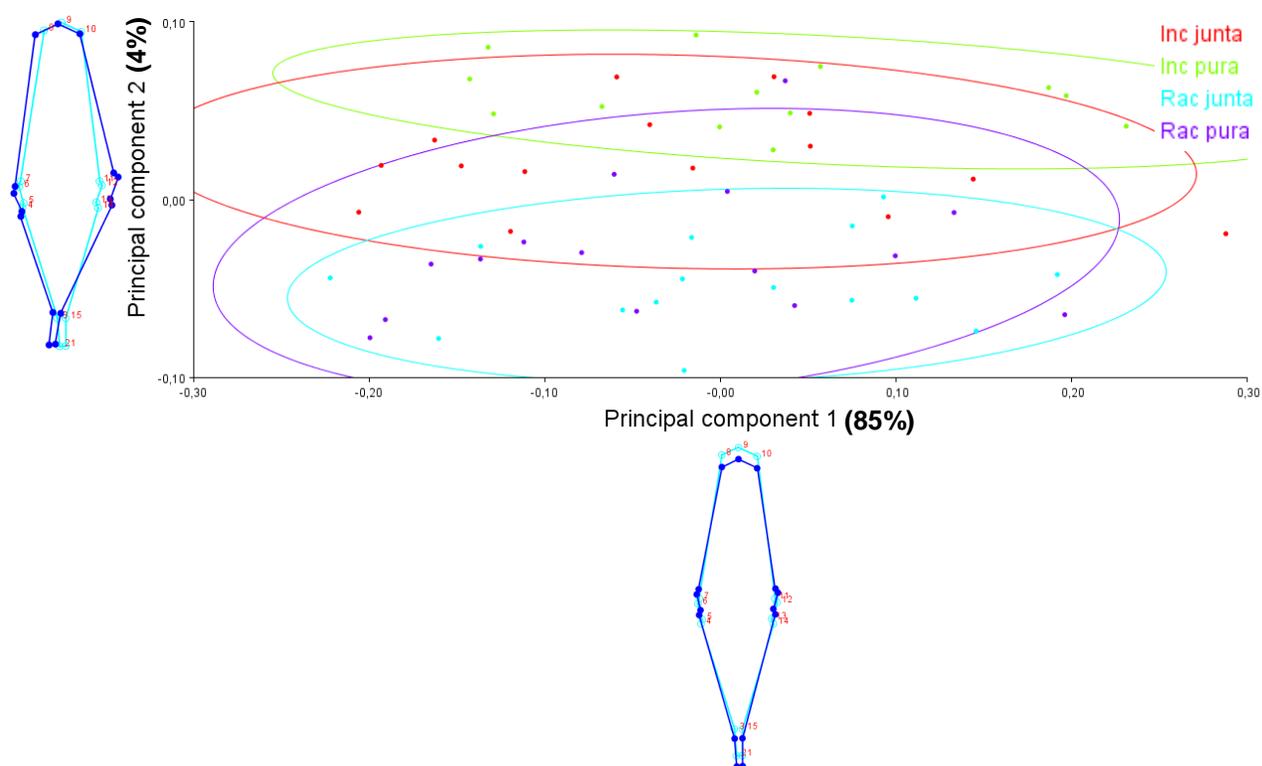


Figura 23. Análisis de Componentes Principales (PCA) de diversificación en forma del folíolo distal de *P. incana* y *P. racemosa* de la Población Oyacachi.

Para examinar si estos patrones de diversificación pueden relacionarse con los patrones observados dentro de cada especie, se realizó un PCA de la matriz de covarianza de cada especie de *Polylepis*: Para *P. incana* (Figura 24a), se obtuvo que PC1 representa el 87% de la varianza total y está asociada con un patrón de cambio de forma principalmente con un ligero aumento del tamaño del peciólulo, acortamiento del folíolo e inicio del borde crenado menos profundo en la mitad del folíolo; por otro lado, PC2 corresponde a un cambio de forma que se refiere al ensanchamiento del folíolo e inicio del borde dentado más profundo antes de la mitad del folíolo. Para *P. racemosa* (Figura 24b), se observa que PC1 representa el 83% de la varianza total y está vinculado con un patrón de cambio de forma en el alargamiento del peciólulo y reducción del tamaño del folíolo, el borde crenado inicia después de la mitad del folíolo y presenta menor profundidad; por otra parte, PC2 se relaciona con el cambio de forma en el estrechamiento del lado izquierdo del folíolo, inicio del borde crenado poco profundo antes de la mitad del folíolo y cambio de orientación del peciólulo.

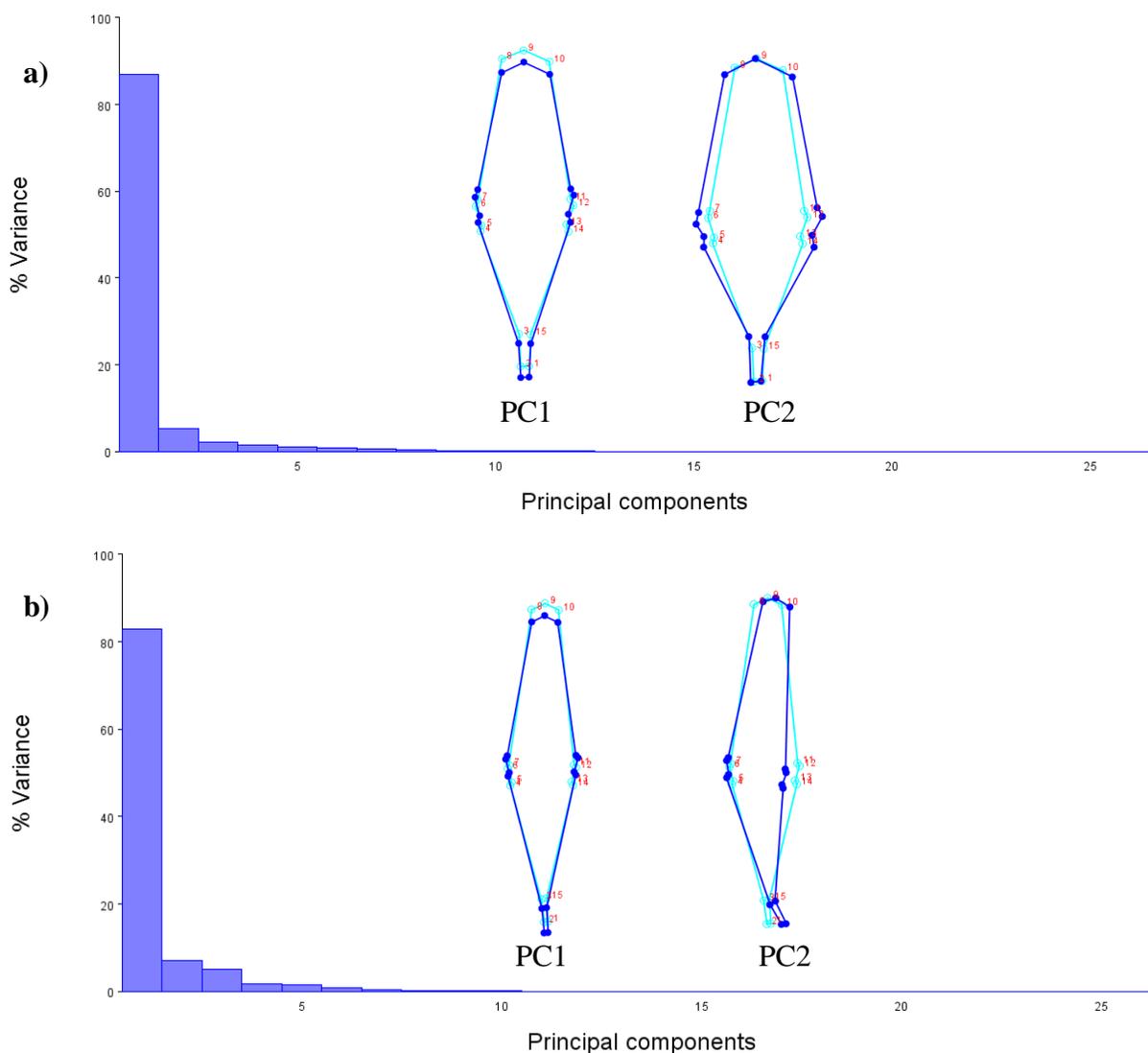


Figura 24. Análisis de componentes principales (PCA) de la variación dentro de cada especie de *Polylepis* del folíolo distal de la Población Oyacachi. a) PCA de la matriz de covarianza dentro de *P. incana*. b) PCA de la matriz de covarianza dentro de *P. racemosa*.

Como medida de la similitud general de las estructuras de covarianza dentro y entre las especies, se calculó las correlaciones matriciales entre las matrices de covarianza dentro de cada especie de *P. incana* y *P. racemosa* con la matriz de covarianza entre las especies (general). Las correlaciones de matriz fueron de 0.99 para *P. incana* y 0.99 para *P. racemosa*, lo que indica que existe una relación lineal muy fuerte entre las variables. Finalmente, las pruebas de permutación de la matriz fueron altamente significativas ($P < 0.0001$).

4.3.2.3. Análisis de variantes canónicas (CVA) independiente de alometría

Para ratificar los resultados encontrados en las dos pruebas anteriores, se realizó un análisis de regresión entre los datos de las Coordenadas Procrustes y el Tamaño del Centroide para cada grupo (valores transformados a logaritmo natural), con el objetivo de asegurar que las diferencias son por la forma y no por la alometría en el desarrollo del individuo (Aguirre & Jiménez-Prado, 2018).

Para el siguiente análisis se utilizó los residuales de la regresión los cuales representan la variación en la forma, descartando la alometría (Aguirre & Jiménez-Prado, 2018). El CVA ratifica que las dos especies de *Polylepis* son distintas entre sí y se demuestra una mayor separación entre *P. incana* de origen natural y reforestada. Las distancias de Mahalanobis van desde 2.52 (*P. racemosa* pura vs. *P. racemosa* junta) hasta 12.85 (*P. racemosa* junta vs. *P. incana* pura), y la mayoría de las pruebas de permutación indican que las formas medias difieren significativamente entre las dos especies (todas $P < 0.0001$), excepto para *P. racemosa* pura vs. *P. racemosa* junta ($P=0.0001$). Las distancias de Procrustes van desde 0.0582 (*P. racemosa* pura vs. *P. racemosa* junta) hasta 0.1824 (*P. racemosa* pura vs. *P. incana* pura).

La gráfica de dispersión de las puntuaciones de la variante canónica (CV) (Figura 25), muestra que respecto a la forma consenso, existe un alargamiento del peciólulo, reducción del tamaño y ensanchamiento del folíolo, el borde crenado del folíolo inicia en la mitad y presenta menor profundidad el dentado del margen, esto corresponde a la tendencia que toma la forma en el CV1 (Figura 25, eje horizontal). El CV2 muestra acortamiento y cambio de orientación del peciólulo, alargamiento del folíolo, estrechamiento del foliolo en el lado izquierdo, el borde crenado de los folíolos inicia en la mitad y presenta menor profundidad el dentado del margen

(Figura 25, eje vertical). Además, se visualiza una fuerte separación entre las dos especies, pero dentro de cada grupo para *P. racemosa* existe un mayor número de individuos que comparten características similares, pero para *P. incana* se diferencian los individuos de origen natural (especie pura) con los individuos del fragmento reforestado (especies juntas).

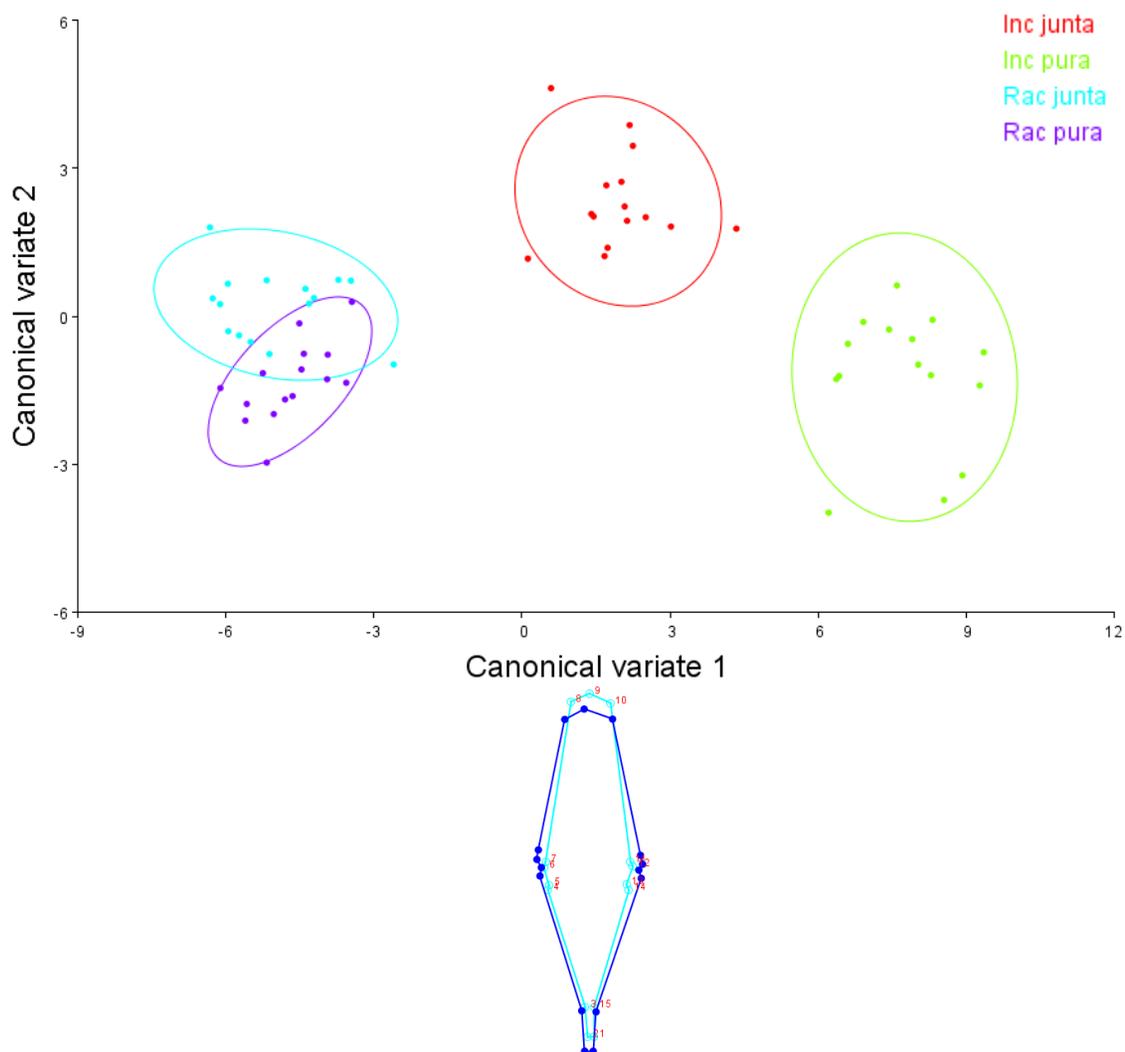


Figura 25. Análisis de variantes canónicas de la forma del folíolo distal de *P. incana* y *P. racemosa* independiente de alometría de la Población Oyacachi.

4.3.3. Folíolo proximal

4.3.3.1. Análisis de variantes canónicas (CVA)

El CVA indica que las dos especies de *Polylepis* son notablemente distintas entre sí. Las distancias de Mahalanobis van desde 2.42 (*P. racemosa* pura vs. *P. racemosa* junta) hasta 14.53 (*P. incana* pura vs. *P. racemosa* junta), y la mayoría de las pruebas de permutación indican que las formas medias difieren significativamente entre las dos especies (todas $P < 0.0001$), excepto para *P. racemosa* pura vs. *P. racemosa* junta ($P = 0.0015$). Las distancias de Procrustes van desde 0.0671 (*P. incana* pura vs. *P. incana* junta) hasta 0.1559 (*P. racemosa* pura vs. *P. incana* pura).

La gráfica de dispersión de las puntuaciones de la variante canónica (CV), muestra que respecto a la forma consenso (color celeste), existe un ligero alargamiento del peciólulo, ensanchamiento y reducción del folíolo, el borde crenado del folíolo inicia antes de la mitad y presenta menor profundidad en el dentado, esto corresponde a la tendencia que toma la forma en el CV1 (Figura 26, eje horizontal). El CV2 muestra acortamiento del peciólulo, estrechamiento y alargamiento del folíolo, el borde crenado de los folíolos inicia antes de la mitad y presenta menor profundidad el dentado del margen con variación en ambos lados (Figura 26, eje vertical). Además, se visualiza una fuerte separación entre las dos especies, pero dentro de cada grupo para *P. incana* se diferencian los individuos de origen natural (especie pura) con los individuos del fragmento reforestado (especies juntas), mientras que para *P. racemosa* existe un mayor número de individuos que comparten características similares tanto de origen natural como reforestado, igualmente es considerable el mayor acercamiento del grupo de *P. incana* del fragmento reforestado (especies juntas) hacia el grupo de *P. racemosa*.

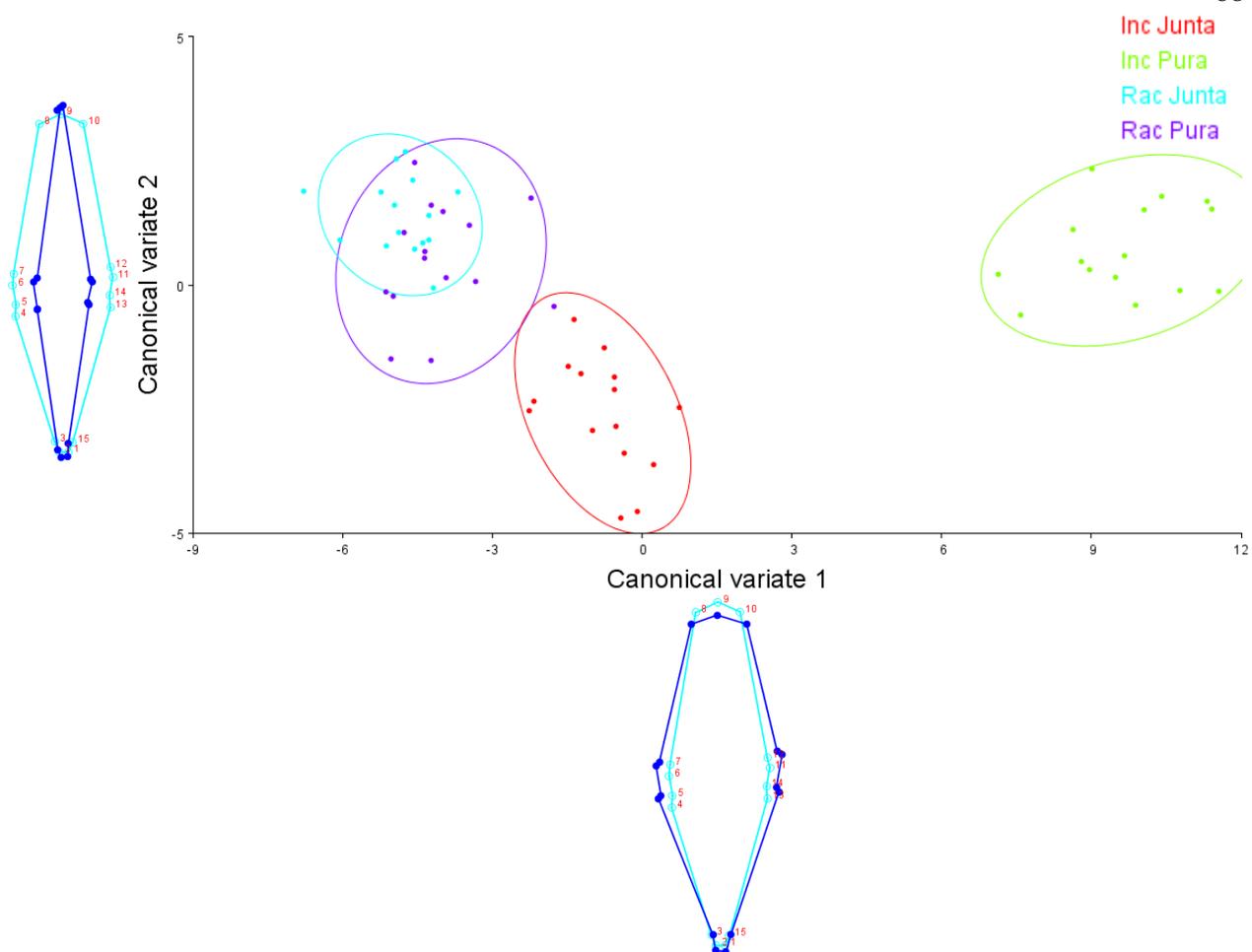


Figura 26. Análisis de variantes canónicas de la forma del folíolo proximal de *P. incana* y *P. racemosa* de la Población Oyacachi.

4.3.3.2. Análisis de Componentes Principales (PCA)

El PCA de la variación entre las dos especies muestra que PC1 representa el 46%, por lo tanto, es el patrón dominante de diversificación de las formas de las hojas. La gráfica de dispersión muestra que respecto a la forma promedio, existe un mínimo alargamiento del peciólulo, folíolo acortado, inicio variado del borde crenado antes de la mitad del folíolo y presenta mayor profundidad el dentado del margen, esto corresponde a la tendencia que toma la forma en el PC1

(Figura 27, eje horizontal). El PC2 representa un alargamiento del peciólulo, reducción del tamaño del folíolo e inicio variado del borde crenado antes de la mitad del folíolo (Figura 27, eje vertical).

De acuerdo a los patrones de variación mencionados se observa 24 individuos con características intermedias en el folíolo proximal entre *P. incana* y *P. racemosa* del fragmento reforestado donde se encontraban las dos especies juntas (intersección del diagrama de Venn) (Figura 27). Dentro del grupo de *P. incana*, se visualiza que los individuos del fragmento de origen natural (especie pura) contiene a los individuos ubicados en el fragmento reforestado (especies juntas), mientras que para *P. racemosa* es lo contrario, ya que los individuos del fragmento reforestado (especies juntas) contiene a los individuos ubicados en el fragmento de origen natural (especie pura).

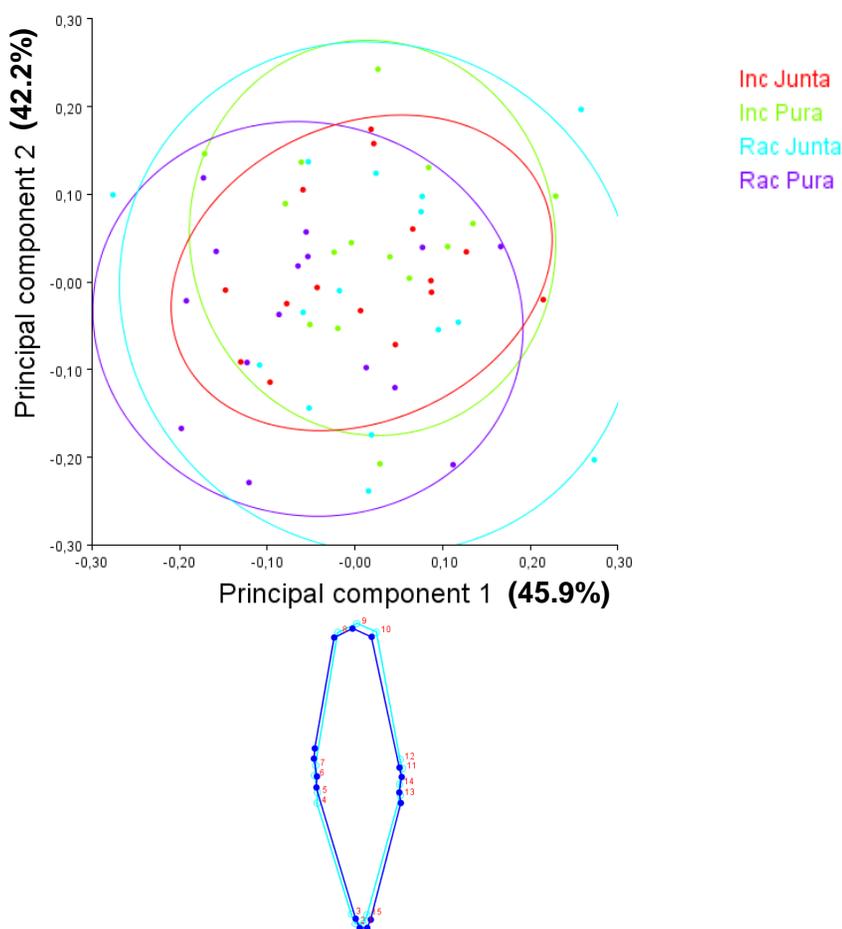


Figura 27. Análisis de Componentes Principales (PCA) de diversificación en forma del folíolo proximal de *P. incana* y *P. racemosa* de la Población Oyacachi.

Para examinar si estos patrones de diversificación pueden relacionarse con los patrones observados dentro de cada especie, se realizó un PCA de la matriz de covarianza de cada especie de *Polylepis*: Para *P. incana* (Figura 28a), se obtuvo que PC1 representa el 44% de la varianza total y está asociada con un patrón de cambio de forma principalmente con un ligero aumento del tamaño del peciólulo, acortamiento del folíolo e inicio variado del borde crenado menos profundo después de la mitad del folíolo; por otro lado, PC2 corresponde a un cambio de forma que se refiere al inicio variado del borde dentado menos profundo en el lado derecho del folíolo y reducción en el lado izquierdo de la punta de folíolo. Para *P. racemosa* (Figura 28b), se observa que PC1 representa el 49.7% de la varianza total y está vinculado con un patrón de cambio de forma en el alargamiento del peciólulo y estrechamiento del folíolo, inicio variado del borde crenado antes de la mitad del folíolo y presenta mayor profundidad; por otra parte, PC2 se relaciona con el cambio de forma en el ligero alargamiento del peciólulo, reducción del tamaño del folíolo, inicio variado del borde crenado más profundo en la mitad del folíolo.

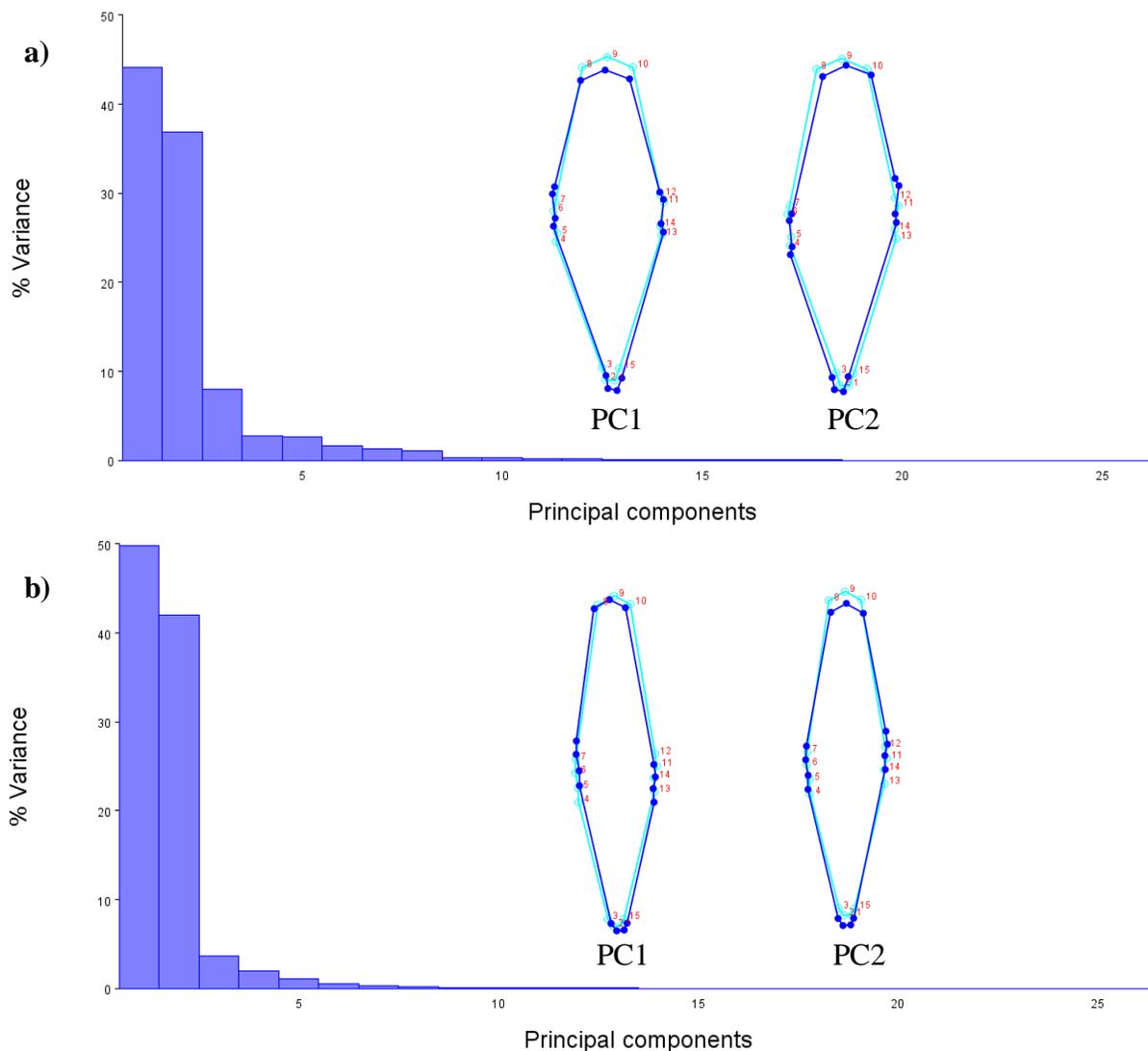


Figura 28. Análisis de componentes principales (PCA) de la variación dentro de cada especie de *Polylepis* del folíolo proximal de la Población Oyacachi. a) PCA de la matriz de covarianza dentro de *P. incana*. b) PCA de la matriz de covarianza dentro de *P. racemosa*.

Como medida de la similitud general de las estructuras de covarianza dentro y entre las especies, se calculó las correlaciones matriciales entre las matrices de covarianza dentro de cada especie de *P. incana* y *P. racemosa* con la matriz de covarianza entre las especies (general). Las correlaciones de matriz fueron de 0.98 para *P. incana* y 0.99 para *P. racemosa*, lo que indica que existe una relación lineal muy fuerte entre las variables. Finalmente, las pruebas de permutación de la matriz fueron altamente significativas ($P < 0.0001$).

4.3.3.3. Análisis de variantes canónicas (CVA) independiente de alometría

Para ratificar los resultados encontrados en las dos pruebas anteriores, se realizó un análisis de regresión entre los datos de las Coordenadas Procrustes y el Tamaño del Centroide para cada grupo (valores transformados a logaritmo natural), con el objetivo de asegurar que las diferencias son por la forma y no por la alometría en el desarrollo del individuo (Aguirre & Jiménez-Prado, 2018).

Para el siguiente análisis se utilizó los residuales de la regresión los cuales representan la variación en la forma, descartando la alometría (Aguirre & Jiménez-Prado, 2018). El CVA ratifica que las dos especies de *Polylepis* son distintas entre sí. Las distancias de Mahalanobis van desde 2.73 (*P. racemosa* pura vs. *P. racemosa* junta) hasta 17.08 (*P. racemosa* pura vs. *P. incana* pura), y todas las pruebas de permutación indican que las formas medias difieren significativamente entre las dos especies (todas $P < 0.0001$). Las distancias de Procrustes van desde 0.0672 (*P. incana* pura vs. *P. incana* junta) hasta 0.1490 (*P. racemosa* pura vs. *P. incana* pura).

La gráfica de dispersión de las puntuaciones de la variante canónica (CV) (Figura 29), muestra que respecto a la forma consenso, existe un ligero alargamiento del peciólulo, acortamiento del folíolo, ensanchamiento del lado derecho, el borde crenado del folíolo inicia de forma variada antes de la mitad y presenta menor profundidad el dentado del margen, esto corresponde a la tendencia que toma la forma en el CV1 (Figura 29, eje horizontal). El CV2 muestra acortamiento del peciólulo, alargamiento y estrechamiento en la punta del folíolo, el borde crenado de los folíolos inicia antes de la mitad y presenta mayor profundidad el dentado del margen derecho (Figura 29, eje vertical). Además, se visualiza una fuerte separación entre las dos especies, pero dentro de cada grupo para *P. racemosa* existe un mayor número de individuos que comparten características

similares tanto de origen natural (especie pura) y del fragmento reforestado (especies juntas), pero para *P. incana* se diferencian los individuos de origen natural (especie pura) con los individuos del fragmento reforestado (especies juntas).

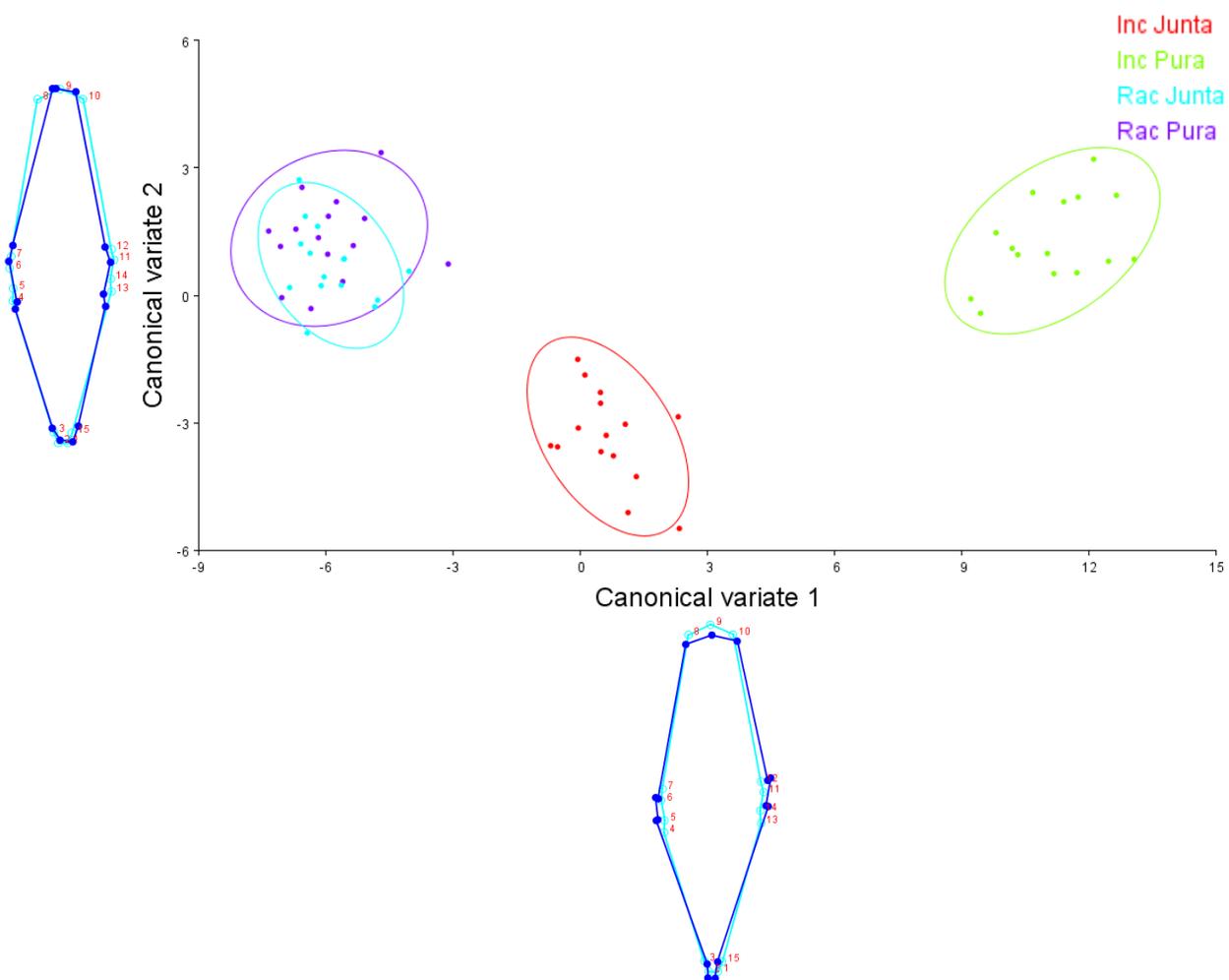


Figura 29. Análisis de variantes canónicas de la forma del folíolo proximal de *P. incana* y *P. racemosa* independiente de alometría de la Población Oyacachi.

4.4. Población MOJANDA

4.4.1. Hoja completa

4.4.1.1. Análisis de variantes canónicas (CVA)

El CVA indica que las dos especies de *Polylepis* son notablemente distintas entre sí. Las distancias de Mahalanobis van desde 3.81 (*P. racemosa* pura vs. *P. racemosa* junta) hasta 11.59 (*P. incana* pura vs. *P. racemosa* junta), y todas las pruebas de permutación indican que las formas medias difieren significativamente entre las dos especies (todas $P < 0.0001$). Las distancias de Procrustes van desde 0.0639 (*P. racemosa* pura vs. *P. racemosa* junta) hasta 0.1937 (*P. racemosa* pura vs. *P. incana* junta).

La gráfica de dispersión de las puntuaciones de la variante canónica (CV), muestra que respecto a la forma consenso o promedio (de color celeste), existe un ligero alargamiento del peciolo, alargamiento y estrechamiento de los folíolos, el borde crenado de los folíolos inicia antes de la mitad y un acercamiento de los folíolos laterales al foliolo distal, esto corresponde a la tendencia que toma la forma en el CV1 (Figura 30, eje horizontal). El CV2 muestra alargamiento y cambio de orientación del peciolo, ensanchamiento de los folíolos, acortamiento del foliolo distal, acercamiento de los folíolos proximales al foliolo distal y el borde crenado inicia después de la mitad de los folíolos (Figura 30, eje vertical). Además, se visualiza una fuerte separación entre las dos especies, pero dentro de cada grupo, para *P. incana* se diferencian los individuos de origen natural (especie pura) con los individuos del fragmento reforestado (especies juntas), mientras que para *P. racemosa* existe un mayor número de individuos que comparten características similares tanto del fragmento reforestado (especies juntas) como del fragmento de origen natural (especie pura).

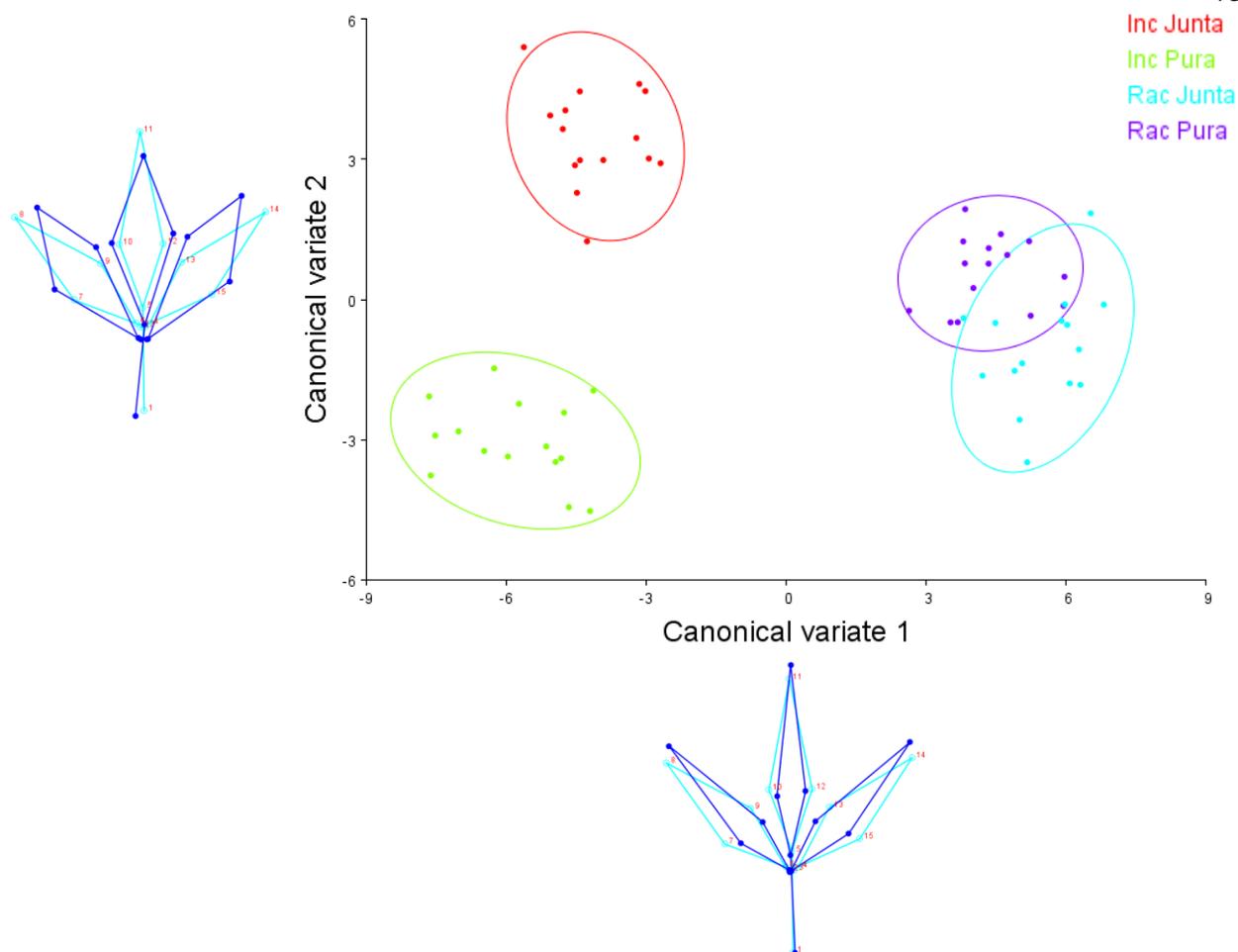


Figura 30. Análisis de variantes canónicas de la forma de la hoja compuesta de *P. incana* y *P. racemosa* de la Población Mojanda.

4.4.1.2. Análisis de Componentes Principales (PCA)

El PCA de la variación entre las dos especies muestra que PC1 representa el 36%, por lo tanto, es el patrón dominante de diversificación de las formas de las hojas. La gráfica de dispersión muestra que respecto a la forma consenso o promedio (de color celeste), existe un mínimo acortamiento del peciolo, folíolos acortados y con un ligero ensanchamiento e inicio del borde crenado antes de la mitad del folíolo, esto corresponde a la tendencia que toma la forma en el PC1 (Figura 31, eje horizontal). El PC2 representa un leve acortamiento del folíolo distal, el borde crenado inicia en la mitad del foliolo y existe un alargamiento del peciolo (Figura 31, eje vertical).

De acuerdo a los patrones de variación mencionados se observa 4 individuos con características intermedias de hojas compuestas entre *P. incana* y *P. racemosa* del fragmento reforestado donde se encontraban las dos especies juntas (intersección del diagrama de Venn) (Figura 31). Dentro del grupo se visualiza que para *P. racemosa* los individuos del fragmento de origen natural (especie pura) contiene a los individuos ubicados en el fragmento reforestado (especies juntas), mientras que en *P. incana* la cantidad de individuos que comparten características similares es menor tanto de origen natural (especie pura) como reforestado (especies juntas).

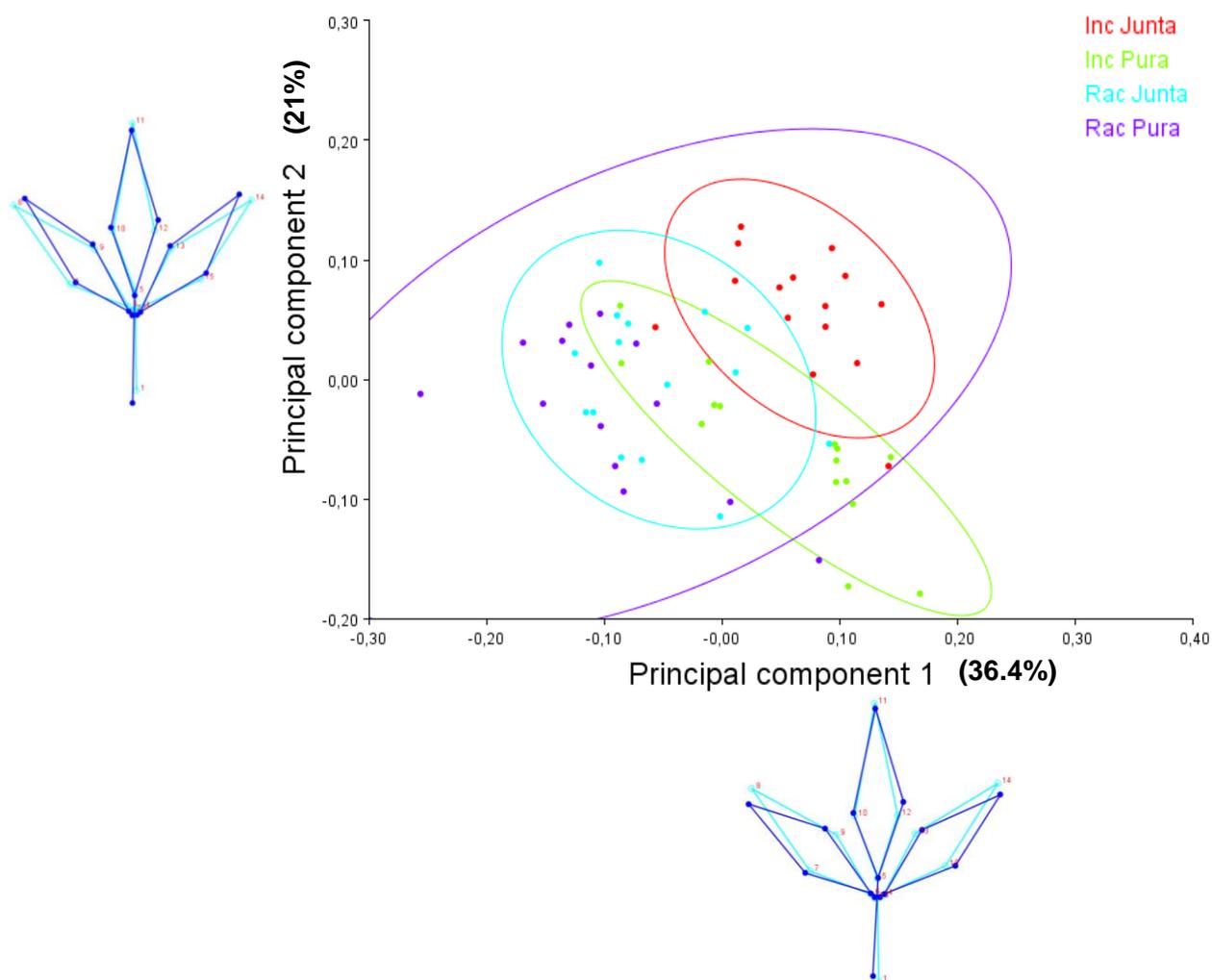


Figura 31. Análisis de Componentes Principales (PCA) de diversificación en forma de hoja compuesta de *P. incana* y *P. racemosa* de la Población Mojanda.

Para examinar si estos patrones de diversificación pueden relacionarse con los patrones observados dentro de cada especie, se realizó un PCA de la matriz de covarianza de cada especie de *Polylepis*: Para *P. incana* (Figura 32a), se obtuvo que PC1 representa más del 38% de la varianza total y está asociada con un patrón de cambio de forma principalmente con la reducción del tamaño del peciolo, ligero alargamiento de los folíolos, además una separación de los folíolos proximales hacia el distal y el inicio del borde crenado antes de la mitad del folíolo; por otro lado, PC2 corresponde a un cambio de forma que se refiere a una reducción del tamaño y cambio de orientación del peciolo, acortamiento y ensanchamiento de los folíolos e inicio del borde crenado después de la mitad del folíolo. Para *P. racemosa* (Figura 32b), se observa que PC1 representa el 43% de la varianza total y está vinculado con un patrón de cambio de forma en el cambio de orientación del peciolo, alargamiento de los folíolos, estrechamiento del foliolo distal y proximal derecho, el borde crenado inicia antes de la mitad de los folíolos; por otra parte, PC2 se relaciona con el cambio de forma en el acortamiento de los folíolos, mayor acercamiento entre los folíolos proximales hacia el distal e inicio del borde crenado antes de la mitad de los folíolos.

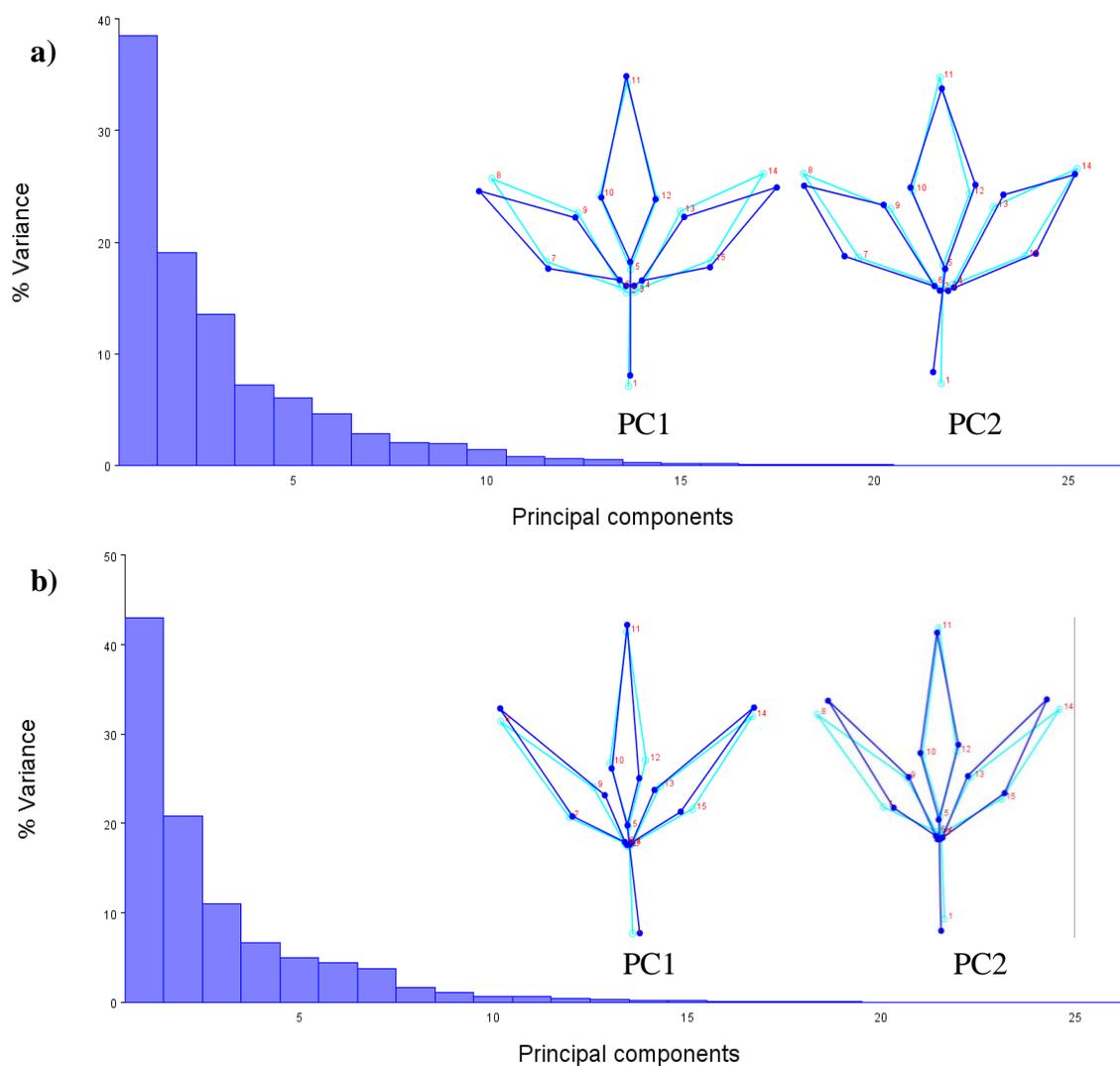


Figura 32. Análisis de componentes principales (PCA) de la variación dentro de cada especie de *Polylepis* de la hoja compuesta de la Población Mojanda. a) PCA de la matriz de covarianza dentro de *P. incana*. b) PCA de la matriz de covarianza dentro de *P. racemosa*.

Como medida de la similitud general de las estructuras de covarianza dentro y entre las especies, se calculó las correlaciones matriciales entre las matrices de covarianza dentro de cada especie de *P. incana* y *P. racemosa* con la matriz de covarianza entre las especies (general). Las correlaciones de matriz fueron de 0.78 para *P. incana* y 0.96 para *P. racemosa*, lo que indica que existe una relación lineal fuerte entre las variables. Finalmente, las pruebas de permutación de la matriz fueron altamente significativas ($P < 0.0001$).

4.4.1.3. Análisis de variantes canónicas (CVA) independiente de alometría

Para ratificar los resultados encontrados en las dos pruebas anteriores, se realizó un análisis de regresión entre los datos de las Coordenadas Procrustes y el Tamaño del Centroide para cada grupo (valores transformados a logaritmo natural), con el objetivo de asegurar que las diferencias son por la forma y no por la alometría en el desarrollo del individuo (Aguirre & Jiménez-Prado, 2018).

Para el siguiente análisis se utilizó los residuales de la regresión los cuales representan la variación en la forma, descartando la alometría (Aguirre & Jiménez-Prado, 2018). El CVA ratifica que las dos especies de *Polylepis* son distintas entre sí. Las distancias de Mahalanobis van desde 3.96 (*P. racemosa* pura vs. *P. racemosa* junta) hasta 10.90 (*P. incana* pura vs. *P. racemosa* junta), y todas las pruebas de permutación indican que las formas medias difieren significativamente entre las dos especies (todas $P < 0.0001$). Las distancias de Procrustes van desde 0.0653 (*P. racemosa* pura vs. *P. racemosa* junta) hasta 0.1996 (*P. racemosa* pura vs. *P. incana* junta).

La gráfica de dispersión de las puntuaciones de la variante canónica (CV) (Figura 33), muestra que respecto a la forma consenso, existe un acortamiento del peciolo, ligero alargamiento y ensanchamiento lateral derecho de los folíolos y el borde crenado de los folíolos inicia antes de la mitad, esto corresponde a la tendencia que toma la forma en el CV1 (Figura 33, eje horizontal). El CV2 muestra acortamiento y cambio de orientación del peciolo, mayor separación entre el folíolo distal y proximales, alargamiento de los folíolos y el borde crenado de los folíolos inicia antes de la mitad (Figura 33, eje vertical). Además, se visualiza una fuerte separación entre las dos especies, pero dentro de cada grupo, para *P. incana* se diferencian los individuos de origen natural (especie pura) con los individuos del fragmento reforestado (especies juntas), mientras que para *P.*

racemosa los individuos del fragmento reforestado (especies juntas) contiene a la mayoría de los individuos ubicados en el fragmento de origen natural (especie pura).

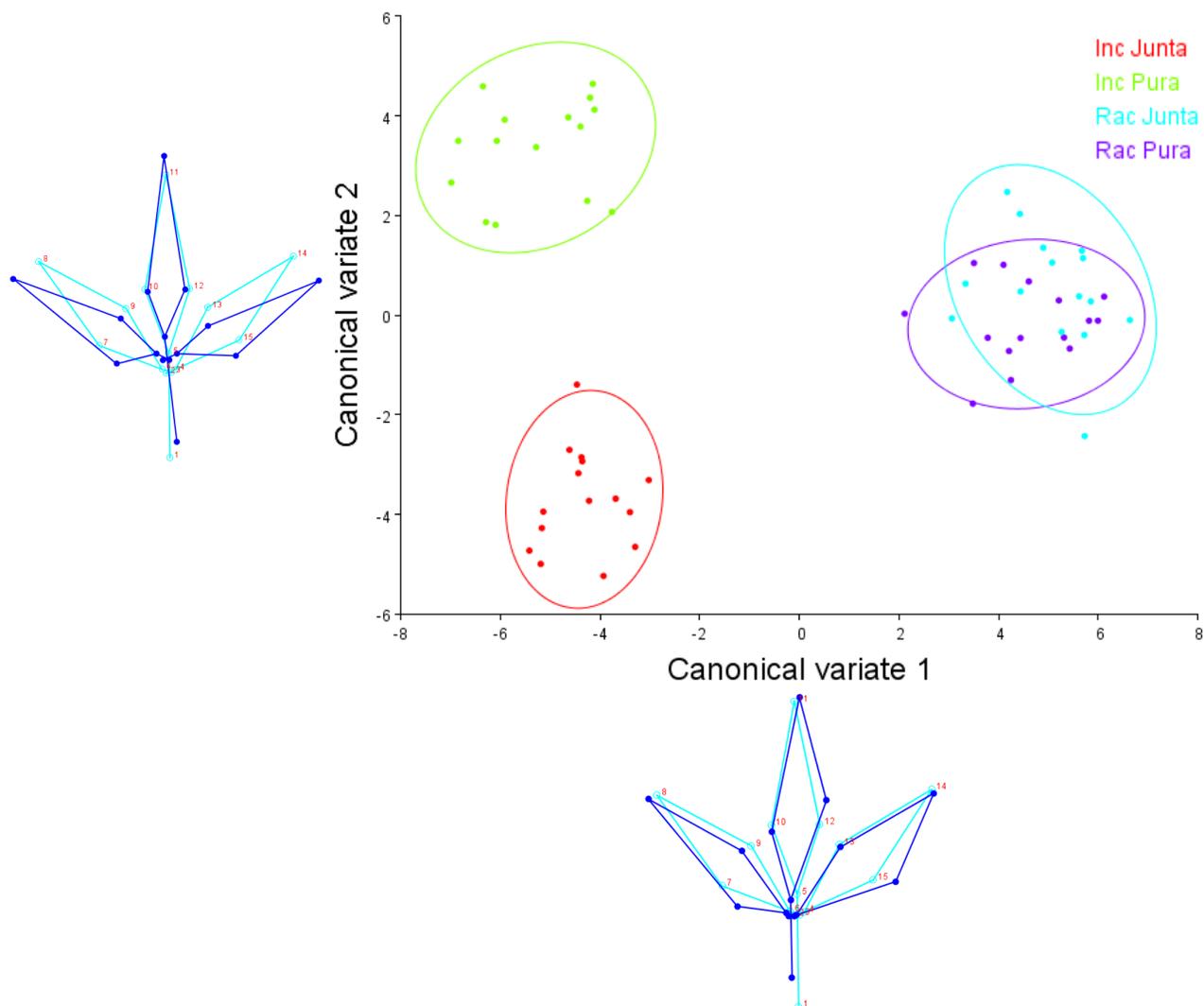


Figura 33. Análisis de variantes canónicas de la forma de la hoja compuesta de *P. incana* y *P. racemosa* independiente de alometría de la Población Mojanda.

4.4.2. Folíolo distal

4.4.2.1. Análisis de variantes canónicas (CVA)

El CVA indica que las dos especies de *Polylepis* son notablemente distintas entre sí. Las distancias de Mahalanobis van desde 3.22 (*P. racemosa* pura vs. *P. racemosa* junta) hasta 18.16 (*P. racemosa* pura vs. *P. incana* pura), todas las pruebas de permutación indican que las formas medias difieren significativamente entre las dos especies (todas $P < 0.0001$). Las distancias de Procrustes van desde 0.0869 (*P. incana* pura vs. *P. incana* junta) hasta 0.2216 (*P. racemosa* pura vs. *P. incana* pura).

La gráfica de dispersión de las puntuaciones de la variante canónica (CV), muestra que respecto a la forma consenso, existe un acortamiento y estrechamiento del peciólulo, alargamiento y estrechamiento del folíolo, el borde crenado del folíolo inicia antes de la mitad y presenta mayor profundidad el dentado del margen derecho, esto corresponde a la tendencia que toma la forma en el CV1 (Figura 34, eje horizontal). El CV2 muestra acortamiento del peciólulo, alargamiento y estrechamiento del folíolo, el borde crenado del folíolo inicia antes de la mitad y presenta menor profundidad el dentado del margen izquierdo (Figura 34, eje vertical). Además, se visualiza una fuerte separación entre las dos especies, pero dentro de cada grupo para *P. incana* se diferencian los individuos de origen natural (especie pura) con los individuos del fragmento reforestado (especies juntas), mientras que para *P. racemosa* los individuos del fragmento reforestado (especies juntas) contiene a los individuos ubicados en el fragmento de origen natural (especie pura).

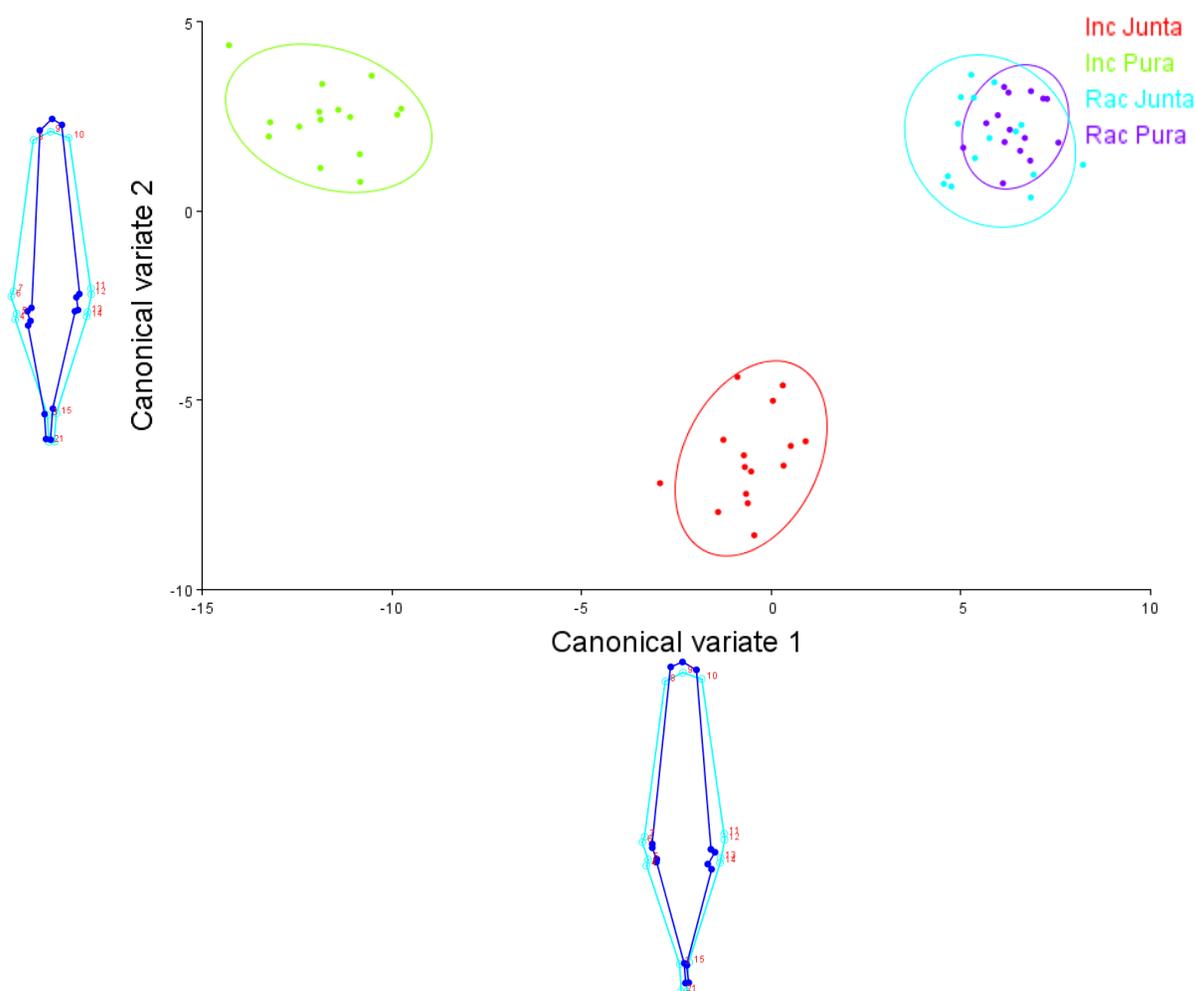


Figura 34. Análisis de variantes canónicas de la forma del folíolo distal de *P. incana* y *P. racemosa* de la Población Mojanda.

4.4.2.2. Análisis de Componentes Principales (PCA)

El PCA de la variación entre las dos especies muestra que PC1 representa el 54.9%, por lo tanto, es el patrón dominante de diversificación de las formas de las hojas. La gráfica de dispersión muestra que respecto a la forma promedio, existe un alargamiento del peciólulo, folíolo acortado y el borde de crenado inicia en la mitad del folíolo con menor profundidad en el dentado del margen derecho, esto corresponde a la tendencia que toma la forma en el PC1 (Figura 35, eje horizontal). El PC2 representa un ensanchamiento y alargamiento del lado derecho del folíolo, cambio de

orientación del peciólulo e inicio variado del borde crenado antes de la mitad del folíolo (Figura 35, eje vertical).

De acuerdo a los patrones de variación mencionados se observa 4 individuos con características intermedias en el folíolo distal entre *P. incana* y *P. racemosa* del fragmento reforestado donde se encontraban las dos especies juntas (intersección del diagrama de Venn) (Figura 35). Dentro de cada grupo para *P. incana*, se visualiza que los individuos del fragmento de origen natural (especie pura) contiene a los individuos ubicados en el fragmento reforestado (especies juntas), mientras que para *P. racemosa* existe un mayor número de individuos que comparten características similares tanto de origen natural como reforestado.

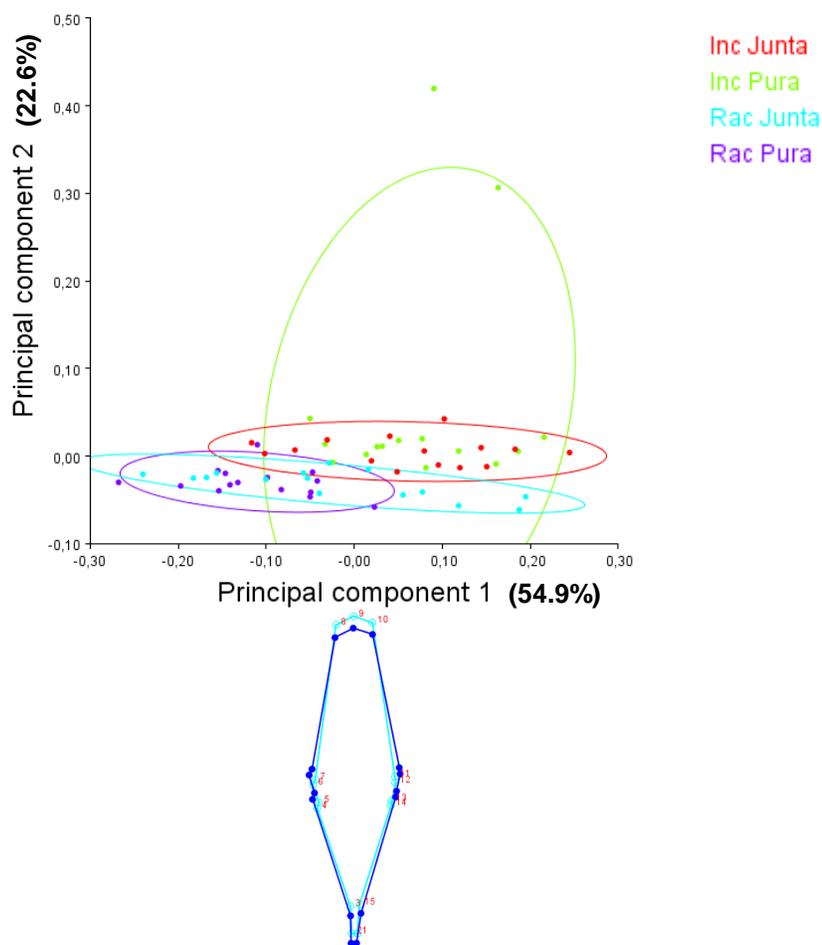


Figura 35. Análisis de Componentes Principales (PCA) de diversificación en forma del folíolo distal de *P. incana* y *P. racemosa* de la Población Mojanda.

Para examinar si estos patrones de diversificación pueden relacionarse con los patrones observados dentro de cada especie, se realizó un PCA de la matriz de covarianza de cada especie de *Polylepis*: Para *P. incana* (Figura 36a), se obtuvo que PC1 representa el 44.6% de la varianza total y está asociada con un patrón de cambio de forma principalmente con un cambio de orientación del peciólulo, alargamiento y estrechamiento del folíolo e inicio del borde crenado menos profundo antes de la mitad del folíolo; por otro lado, PC2 corresponde a un cambio de forma que se refiere al alargamiento del folíolo, acortamiento y cambio de orientación del peciólulo e inicio variado del borde dentado más profundo antes de la mitad del folíolo. Para *P. racemosa* (Figura 36b), se observa que PC1 representa el 88% de la varianza total y está vinculado con un patrón de cambio de forma en el alargamiento del peciólulo y reducción del tamaño del folíolo, el borde crenado inicia antes de la mitad del folíolo y presenta menor profundidad; por otra parte, PC2 se relaciona con el cambio de forma en el estrechamiento del lado izquierdo del folíolo, inicio variado del borde crenado poco profundo antes de la mitad del folíolo y cambio de orientación del peciólulo.

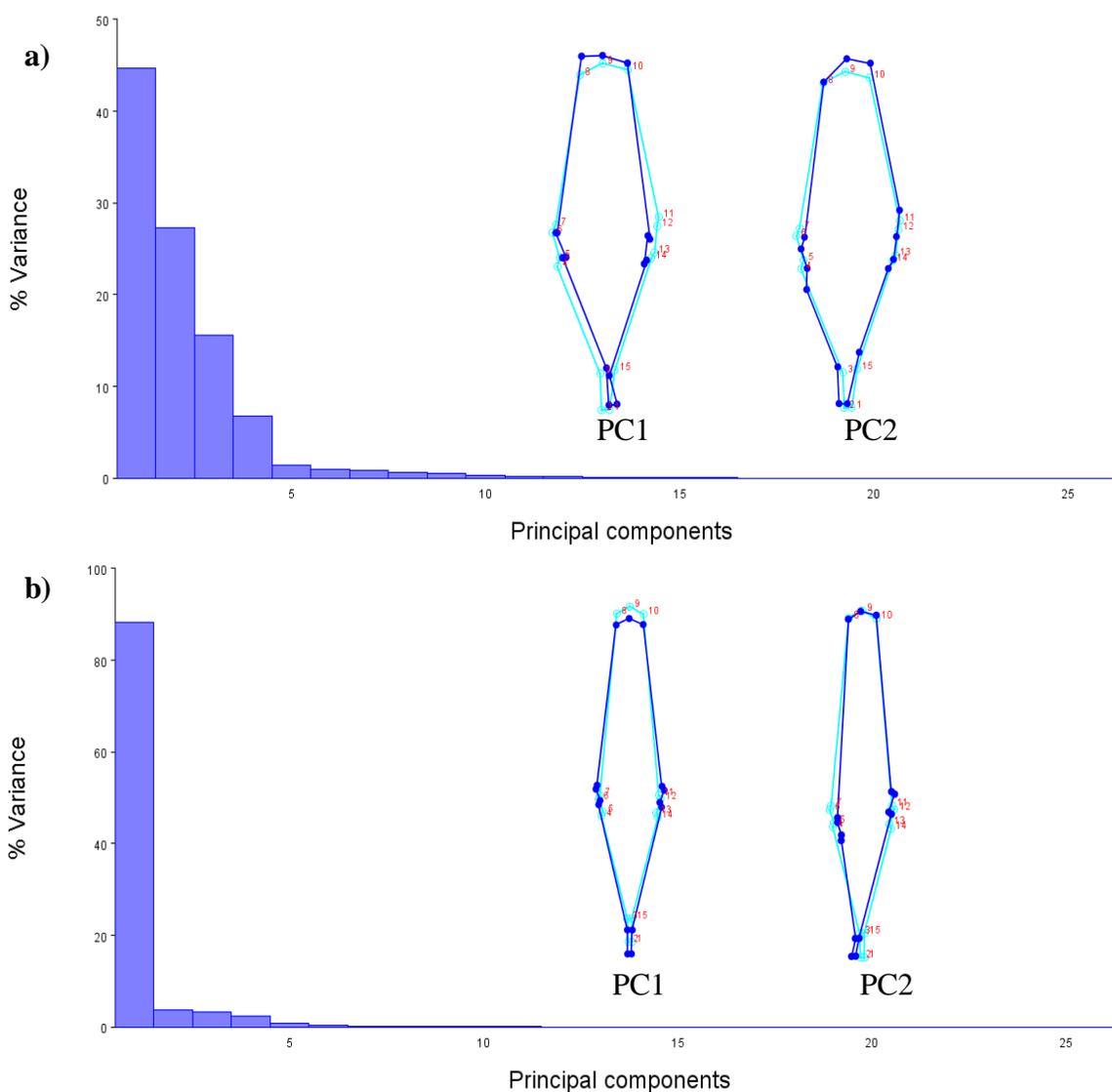


Figura 36. Análisis de componentes principales (PCA) de la variación dentro de cada especie de *Polylepis* del folíolo distal de la Población Mojanda. a) PCA de la matriz de covarianza dentro de *P. incana*. b) PCA de la matriz de covarianza dentro de *P. racemosa*.

Como medida de la similitud general de las estructuras de covarianza dentro y entre las especies, se calculó las correlaciones matriciales entre las matrices de covarianza dentro de cada especie de *P. incana* y *P. racemosa* con la matriz de covarianza entre las especies (general). Las correlaciones de matriz fueron de 0.87 para *P. incana* y 0.89 para *P. racemosa*, lo que indica que existe una relación lineal muy fuerte entre las variables. Finalmente, las pruebas de permutación de la matriz fueron altamente significativas ($P < 0.0001$).

4.4.2.3. Análisis de variantes canónicas (CVA) independiente de alometría

Para ratificar los resultados encontrados en las dos pruebas anteriores, se realizó un análisis de regresión entre los datos de las Coordenadas Procrustes y el Tamaño del Centroide para cada grupo (valores transformados a logaritmo natural), con el objetivo de asegurar que las diferencias son por la forma y no por la alometría en el desarrollo del individuo (Aguirre & Jiménez-Prado, 2018).

Para el siguiente análisis se utilizó los residuales de la regresión los cuales representan la variación en la forma, descartando la alometría (Aguirre & Jiménez-Prado, 2018). El CVA ratifica que las dos especies de *Polylepis* son distintas entre sí y se distingue una mayor separación entre *P. incana* de origen natural y reforestada. Las distancias de Mahalanobis van desde 3.22 (*P. racemosa* pura vs. *P. racemosa* junta) hasta 17.48 (*P. racemosa* pura vs. *P. incana* pura), y todas las pruebas de permutación indican que las formas medias difieren significativamente entre las dos especies (todas $P < 0.0001$). Las distancias de Procrustes van desde 0.0800 (*P. incana* pura vs. *P. incana* junta) hasta 0.2212 (*P. racemosa* pura vs. *P. incana* pura).

La gráfica de dispersión de las puntuaciones de la variante canónica (CV) (Figura 37), muestra que respecto a la forma consenso, existe un alargamiento y cambio de orientación del peciólulo, reducción del tamaño y ensanchamiento del folíolo, el borde crenado del folíolo inicia de manera variada antes de la mitad del folíolo y presenta mayor profundidad el dentado del margen, esto corresponde a la tendencia que toma la forma en el CV1 (Figura 37, eje horizontal). El CV2 muestra acortamiento y cambio de orientación del peciólulo, alargamiento del folíolo, estrechamiento del foliolo en la parte media, el borde crenado de los folíolos inicia antes de la mitad y presenta menor profundidad el dentado del margen (Figura 37, eje vertical). Además, se

visualiza una fuerte separación entre las dos especies, pero dentro de cada grupo para *P. racemosa* existe un mayor número de individuos que comparten características similares tanto del fragmento de origen natural como del reforestado, pero para *P. incana* se diferencian los individuos de origen natural (especie pura) con los individuos del fragmento reforestado (especies juntas).

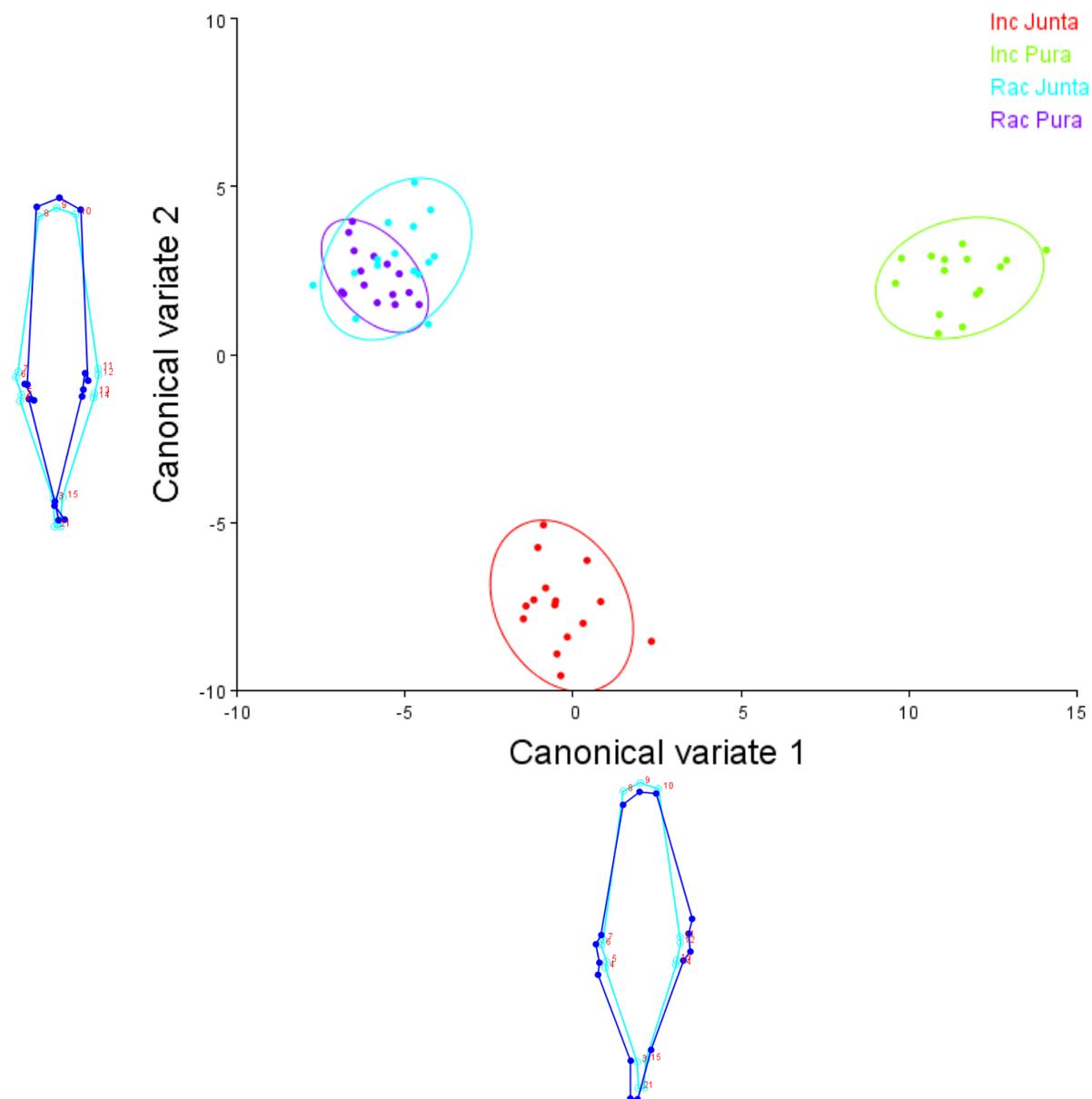


Figura 37. Análisis de variantes canónicas de la forma del folíolo distal de *P. incana* y *P. racemosa* independiente de alometría de la Población Mojanda.

4.4.3. Folíolo proximal

4.4.3.1. Análisis de variantes canónicas (CVA)

El CVA indica que las dos especies de *Polylepis* son notablemente distintas entre sí. Las distancias de Mahalanobis van desde 2.75 (*P. racemosa* pura vs. *P. racemosa* junta) hasta 18.25 (*P. incana* pura vs. *P. incana* junta), y todas las pruebas de permutación indican que las formas medias difieren significativamente entre las dos especies (todas $P < 0.0001$). Las distancias de Procrustes van desde 0.0802 (*P. racemosa* pura vs. *P. racemosa* junta) hasta 0.2329 (*P. racemosa* pura vs. *P. incana* junta).

La gráfica de dispersión de las puntuaciones de la variante canónica (CV), muestra que respecto a la forma consenso (color celeste), existe una ligera reducción del peciólulo, acortamiento del folíolo, el borde crenado del folíolo inicia antes de la mitad y presenta mayor profundidad en el dentado, esto corresponde a la tendencia que toma la forma en el CV1 (Figura 38, eje horizontal). El CV2 muestra acortamiento del peciólulo, estrechamiento y alargamiento del folíolo, el borde crenado de los folíolos inicia antes de la mitad y presenta menor profundidad el dentado del margen con variación en ambos lados (Figura 38, eje vertical). Además, se visualiza una fuerte separación entre las dos especies, pero dentro de cada grupo para *P. incana* se diferencian los individuos de origen natural (especie pura) con los individuos del fragmento reforestado (especies juntas), mientras que para *P. racemosa* existe un mayor número de individuos que comparten características similares tanto de origen natural como reforestado, igualmente es considerable el acercamiento del grupo de *P. incana* del fragmento reforestado (especies juntas) hacia el grupo de *P. racemosa*.

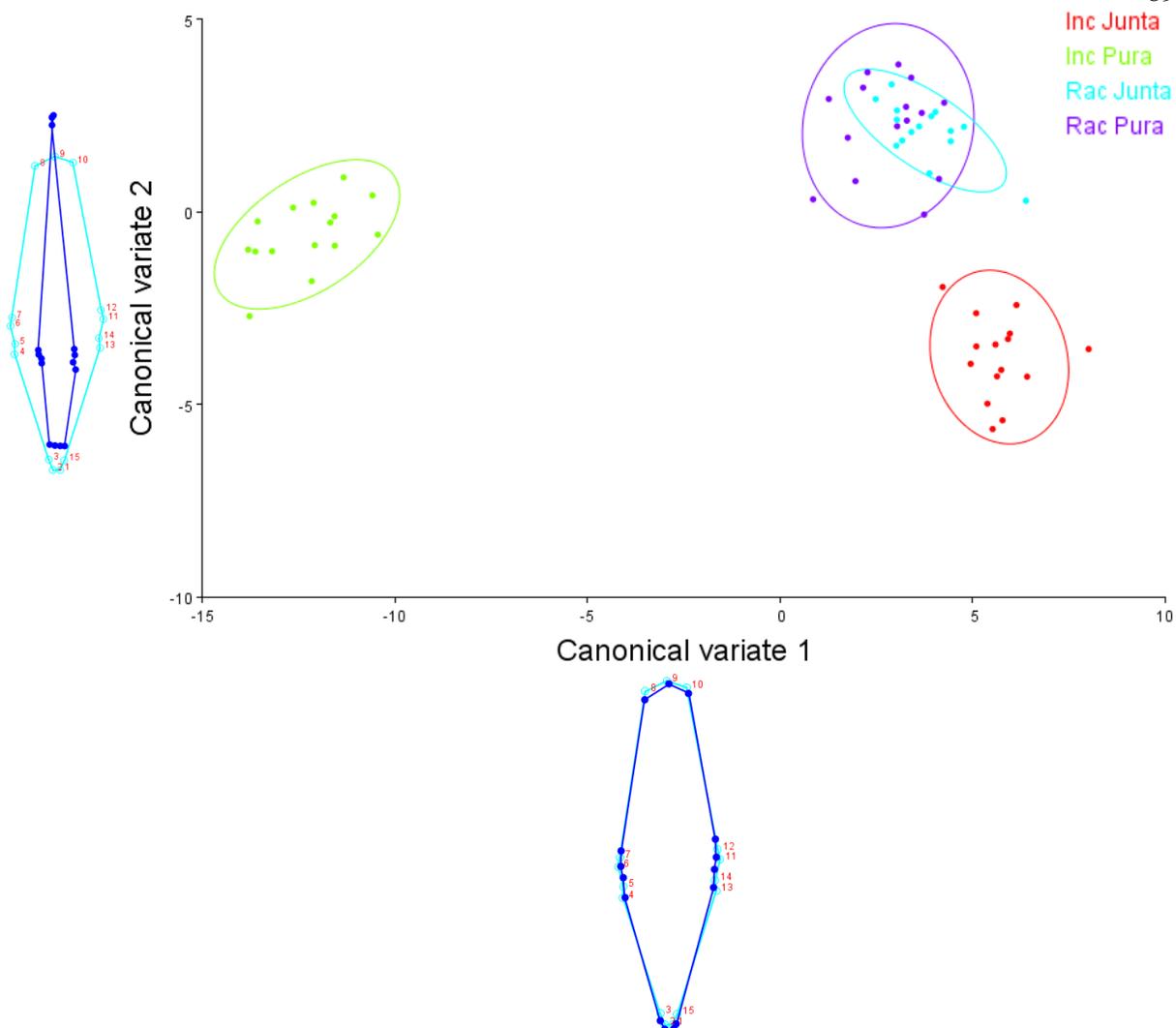


Figura 38. Análisis de variantes canónicas de la forma del folíolo proximal de *P. incana* y *P. racemosa* de la Población Mojanda.

4.4.3.2. Análisis de Componentes Principales (PCA)

El PCA de la variación entre las dos especies muestra que PC1 representa el 53%, por lo tanto, es el patrón dominante de diversificación de las formas de las hojas. La gráfica de dispersión muestra que respecto a la forma promedio, existe un mínimo alargamiento del peciólulo, folíolo acortado, inicio del borde crenado antes de la mitad del folíolo y presenta mayor profundidad el dentado del margen, esto corresponde a la tendencia que toma la forma en el PC1 (Figura 39, eje

horizontal). El PC2 representa un alargamiento del peciólulo e inicio variado del borde crenado antes de la mitad del folíolo (Figura 39, eje vertical).

De acuerdo a los patrones de variación mencionados se observa 21 individuos con características intermedias en el folíolo proximal entre *P. incana* y *P. racemosa* del fragmento reforestado donde se encontraban las dos especies juntas (intersección del diagrama de Venn) (Figura 39). Dentro del grupo de *P. racemosa* existe un mayor número de individuos que comparten características similares tanto de origen natural (especie pura) como individuos del fragmento reforestado (especies juntas), mientras que para *P. incana* es menor la cantidad de individuos.

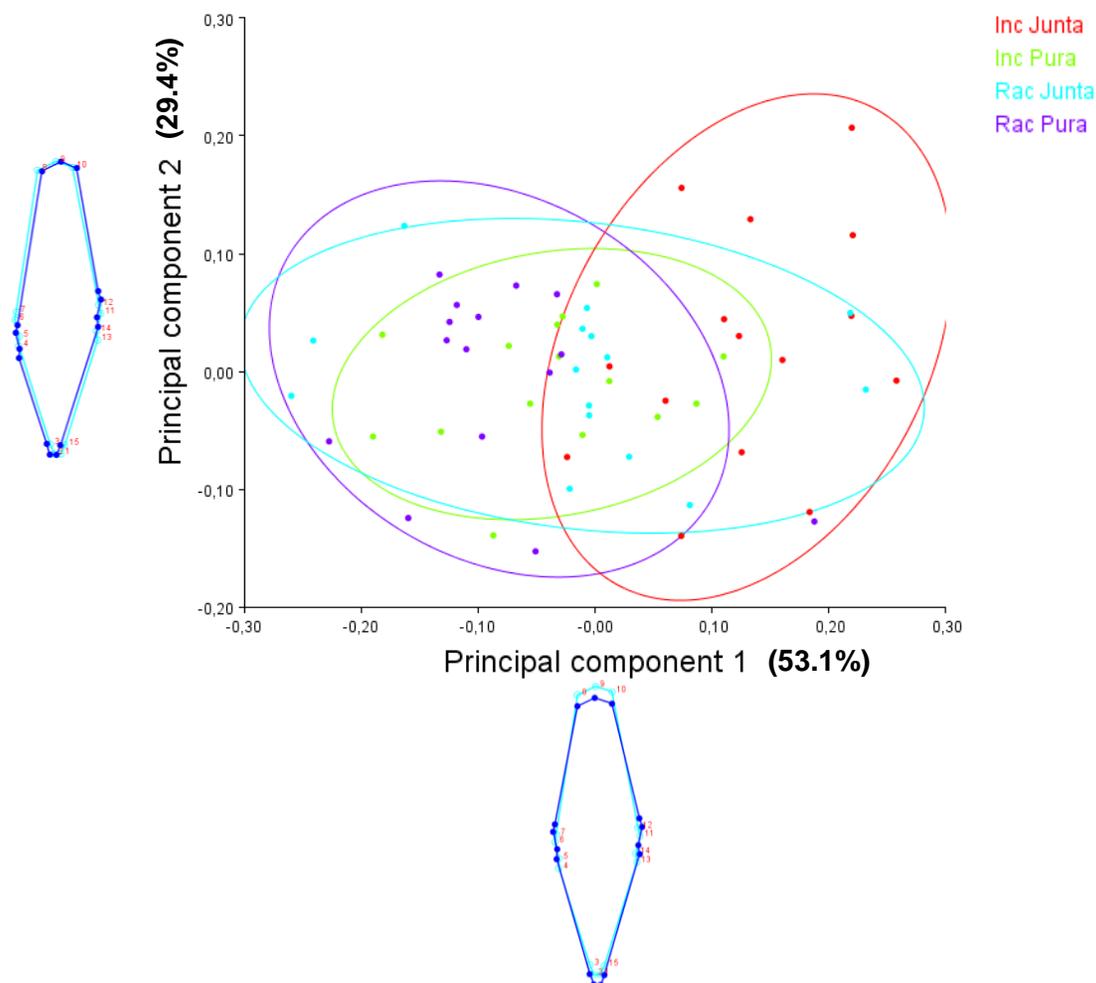


Figura 39. Análisis de Componentes Principales (PCA) de diversificación en forma del folíolo proximal de *P. incana* y *P. racemosa* de la Población Mojanda.

Para examinar si estos patrones de diversificación pueden relacionarse con los patrones observados dentro de cada especie, se realizó un PCA de la matriz de covarianza de cada especie de *Polylepis*: Para *P. incana* (Figura 40a), se obtuvo que PC1 representa el 61% de la varianza total y está asociada con un patrón de cambio de forma principalmente con una ligera reducción del tamaño del peciólulo, acortamiento del folíolo e inicio variado del borde crenado más profundo después de la mitad del folíolo; por otro lado, PC2 corresponde a un cambio de forma que se refiere a la reducción del tamaño del peciólulo, alargamiento y estrechamiento lateral del folíolo e inicio variado del borde crenado más profundo antes de la mitad del folíolo. Para *P. racemosa* (Figura 40b), se observa que PC1 representa el 66.7 % de la varianza total y está vinculado con un patrón de cambio de forma en la reducción del peciólulo, acortamiento del folíolo e inicio variado del borde crenado antes de la mitad del folíolo y presenta mayor profundidad; por otra parte, PC2 se relaciona con el cambio de forma en el ligero alargamiento y estrechamiento del folíolo, reducción del tamaño del peciólulo e inicio variado del borde crenado más profundo antes de la mitad del folíolo.

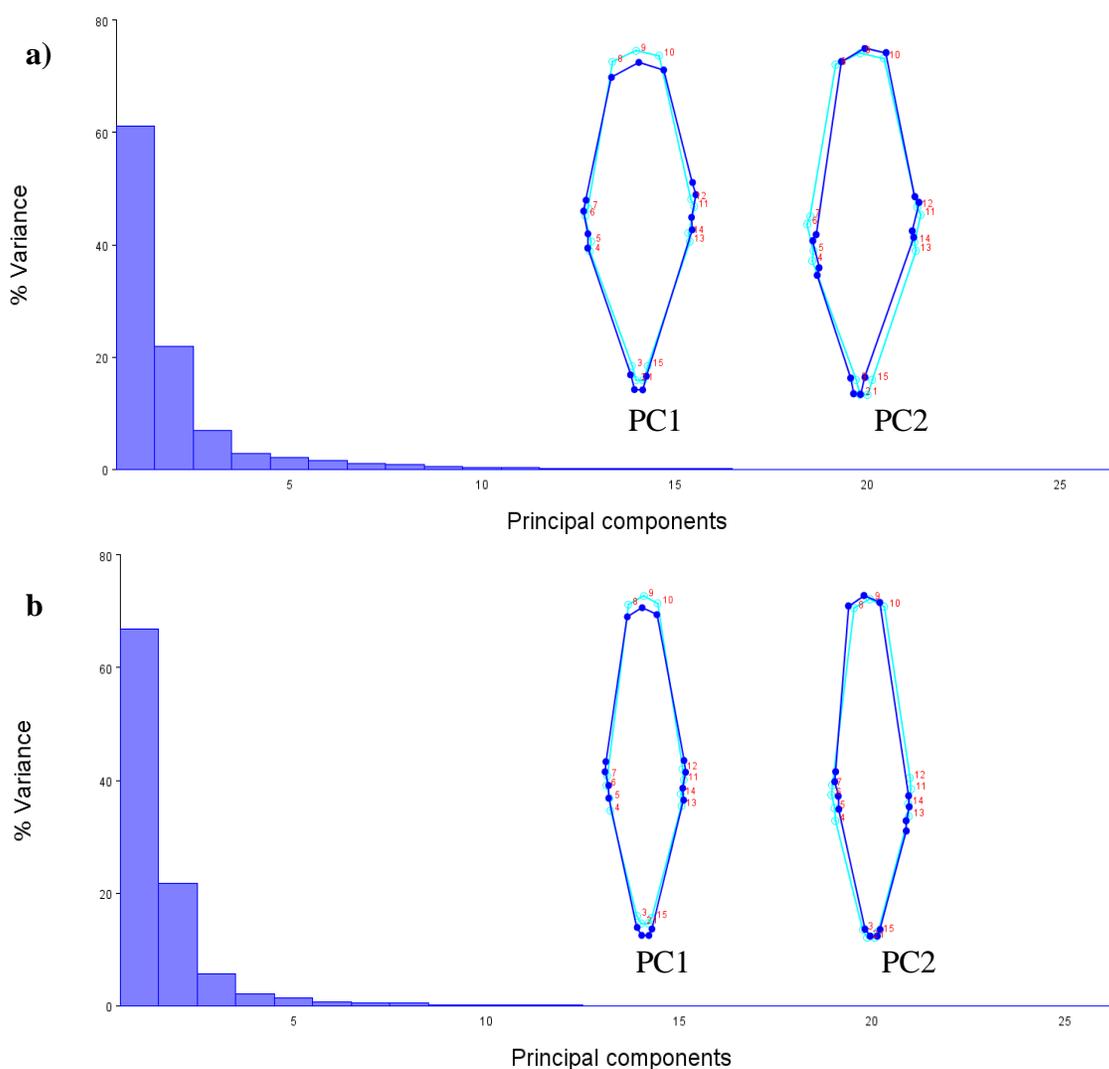


Figura 40. Análisis de componentes principales (PCA) de la variación dentro de cada especie de *Polylepis* del folíolo proximal de la Población Mojanda. a) PCA de la matriz de covarianza dentro de *P. incana*. b) PCA de la matriz de covarianza dentro de *P. racemosa*.

Como medida de la similitud general de las estructuras de covarianza dentro y entre las especies, se calculó las correlaciones matriciales entre las matrices de covarianza dentro de cada especie de *P. incana* y *P. racemosa* con la matriz de covarianza entre las especies (general). Las correlaciones de matriz fueron de 0.93 para *P. incana* y 0.96 para *P. racemosa*, lo que indica que existe una relación lineal muy fuerte entre las variables. Finalmente, las pruebas de permutación de la matriz fueron altamente significativas ($P < 0.0001$).

4.4.3.3. Análisis de variantes canónicas (CVA) independiente de alometría

Para ratificar los resultados encontrados en las dos pruebas anteriores, se realizó un análisis de regresión entre los datos de las Coordenadas Procrustes y el Tamaño del Centroide para cada grupo (valores transformados a logaritmo natural), con el objetivo de asegurar que las diferencias son por la forma y no por la alometría en el desarrollo del individuo (Aguirre & Jiménez-Prado, 2018).

Para el siguiente análisis se utilizó los residuales de la regresión los cuales representan la variación en la forma, descartando la alometría (Aguirre & Jiménez-Prado, 2018). El CVA ratifica que las dos especies de *Polylepis* son distintas entre sí. Las distancias de Mahalanobis van desde 2.75 (*P. racemosa* pura vs. *P. racemosa* junta) hasta 18.71 (*P. racemosa* junta vs. *P. incana* pura), y todas las pruebas de permutación indican que las formas medias difieren significativamente entre las dos especies (todas $P < 0.0001$). Las distancias de Procrustes van desde 0.0779 (*P. racemosa* junta vs. *P. incana* junta) hasta 0.1695 (*P. incana* junta vs. *P. incana* pura).

La gráfica de dispersión de las puntuaciones de la variante canónica (CV) (Figura 41), muestra que respecto a la forma consenso, existe un ligero alargamiento del peciólulo, acortamiento del folíolo, el borde crenado del folíolo inicia de forma variada antes de la mitad y presenta mayor profundidad el dentado del margen, esto corresponde a la tendencia que toma la forma en el CV1 (Figura 41, eje horizontal). El CV2 muestra acortamiento del peciólulo, alargamiento y ensanchamiento del folíolo, el borde crenado del folíolo inicia antes de la mitad y presenta mayor profundidad el dentado del margen derecho (Figura 41, eje vertical). Además, se visualiza una fuerte separación entre las dos especies, pero dentro de cada grupo para *P. racemosa* existe un mayor número de individuos que comparten características similares tanto de origen natural

(especie pura) y del fragmento reforestado (especies juntas), pero para *P. incana* se diferencian los individuos de origen natural (especie pura) con los individuos del fragmento reforestado (especies juntas).

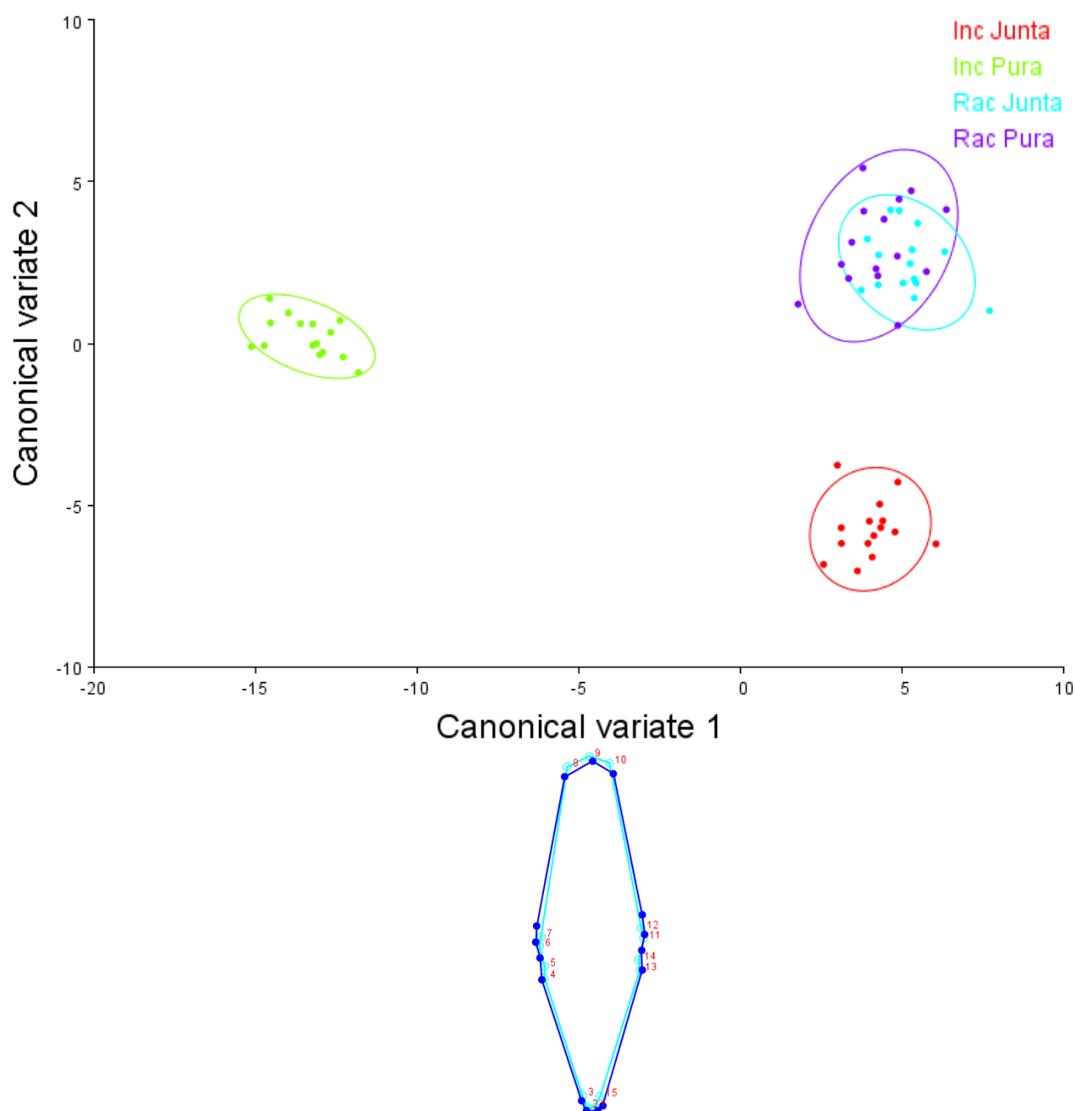


Figura 41. Análisis de variantes canónicas de la forma del folíolo proximal de *P. incana* y *P. racemosa* independiente de alometría de la Población Mojanda.

4.5. Población PAPALLACTA

4.5.1. Hoja completa

4.5.1.1. Análisis de variantes canónicas (CVA)

El CVA indica que las dos especies de *Polylepis* son notablemente distintas entre sí. Las distancias de Mahalanobis van desde 2.04 (*P. racemosa* pura vs. *P. racemosa* junta) hasta 10.58 (*P. incana* pura vs. *P. racemosa* pura), la mayoría de las pruebas de permutación indican que las formas medias difieren significativamente entre las dos especies (todas $P < 0.0001$), excepto para *P. racemosa* pura vs. *P. racemosa* junta ($P = 0.0975$). Las distancias de Procrustes van desde 0.0474 (*P. racemosa* pura vs. *P. racemosa* junta) hasta 0.1479 (*P. racemosa* pura vs. *P. incana* pura).

La gráfica de dispersión de las puntuaciones de la variante canónica (CV), muestra que respecto a la forma consenso o promedio (de color celeste), existe un alargamiento del peciolo, acortamiento y ensanchamiento de los folíolos, el borde crenado de los folíolos inicia antes de la mitad, esto corresponde a la tendencia que toma la forma en el CV1 (Figura 42, eje horizontal). El CV2 muestra acortamiento del peciolo, ensanchamiento de los folíolos, acortamiento del foliolo distal, alejamiento de los folíolos proximales al foliolo distal y el borde crenado inicia antes de la mitad de los folíolos (Figura 42, eje vertical). Además, se visualiza una fuerte separación entre las dos especies, pero dentro de cada grupo se visualiza que para *P. racemosa*, existe un mayor número de individuos que comparten características similares tanto del fragmento reforestado (especies juntas) como del fragmento de origen natural (especie pura), mientras que para *P. incana* se presenta menor cantidad de individuos con características semejantes.

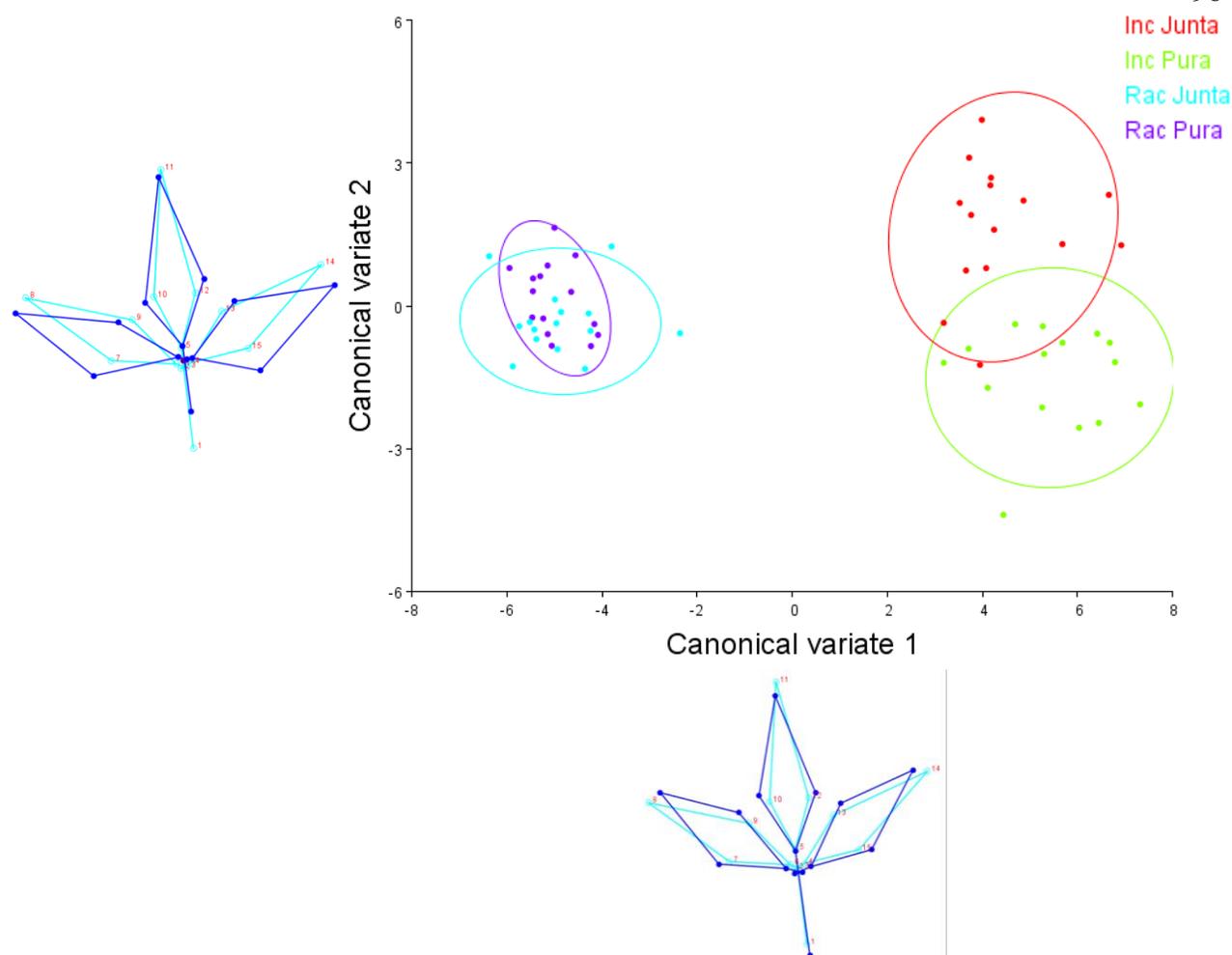


Figura 42. Análisis de variantes canónicas de la forma de la hoja compuesta de *P. incana* y *P. racemosa* de la Población Papallacta.

4.5.1.2. Análisis de Componentes Principales (PCA)

El PCA de la variación entre las dos especies muestra que PC1 representa el 40%, por lo tanto, es el patrón dominante de diversificación de las formas de las hojas. La gráfica de dispersión muestra que respecto a la forma consenso o promedio (de color celeste), existe un mínimo acortamiento del peciolo, ligero ensanchamiento de los folíolos e inicio del borde crenado antes de la mitad del folíolo, esto corresponde a la tendencia que toma la forma en el PC1 (Figura 43, eje

horizontal). El PC2 representa un alargamiento y cambio de orientación del peciolo, ligero ensanchamiento de los folíolos y el borde crenado inicia antes de la mitad del foliolo (Figura 43, eje vertical).

De acuerdo a los patrones de variación mencionados se observa 26 individuos con características intermedias de hojas compuestas entre *P. incana* y *P. racemosa* del fragmento reforestado donde se encontraban las dos especies juntas (intersección del diagrama de Venn) (Figura 43). Dentro del grupo se visualiza que para *P. incana* los individuos del fragmento de origen natural (especie pura) contiene a los individuos ubicados en el fragmento reforestado (especies juntas), mientras que en *P. racemosa* la cantidad de individuos que comparten características similares es menor.

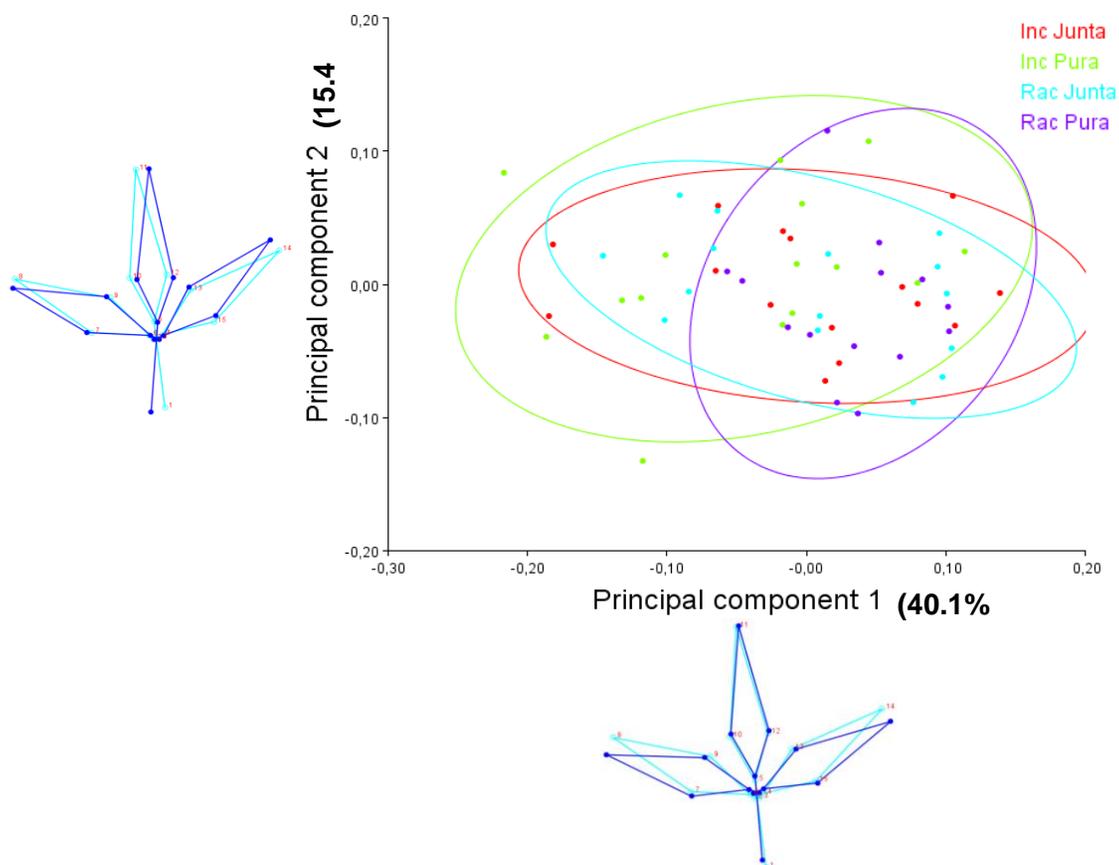


Figura 43. Análisis de Componentes Principales (PCA) de diversificación en forma de hoja compuesta de *P. incana* y *P. racemosa* de la Población Papallacta.

Para examinar si estos patrones de diversificación pueden relacionarse con los patrones observados dentro de cada especie, se realizó un PCA de la matriz de covarianza de cada especie de *Polylepis*: Para *P. incana* (Figura 44a), se obtuvo que PC1 representa más del 46% de la varianza total y está asociada con un patrón de cambio de forma principalmente con la reducción del tamaño del peciolo, ligero alargamiento de los folíolos, además una separación de los folíolos proximales hacia el distal y el inicio del borde crenado antes de la mitad del folíolo; por otro lado, PC2 corresponde a un cambio de forma que se refiere a un alargamiento y cambio de orientación del peciolo, acortamiento y leve ensanchamiento de los folíolos e inicio del borde crenado antes de la mitad del folíolo. Para *P. racemosa* (Figura 44b), se observa que PC1 representa el 38% de la varianza total y está vinculado con un patrón de cambio de forma en la reducción del tamaño y el cambio de orientación del peciolo, alargamiento de los folíolos, el borde crenado inicia antes de la mitad de los folíolos y se presencia una separación de los folíolos proximales hacia el distal; por otra parte, PC2 se relaciona con el cambio de forma en el alargamiento y cambio de orientación del peciolo, alargamiento y estrechamiento de los folíolos, mayor acercamiento del folíolo proximal derecho al distal e inicio del borde crenado antes de la mitad de los folíolos.

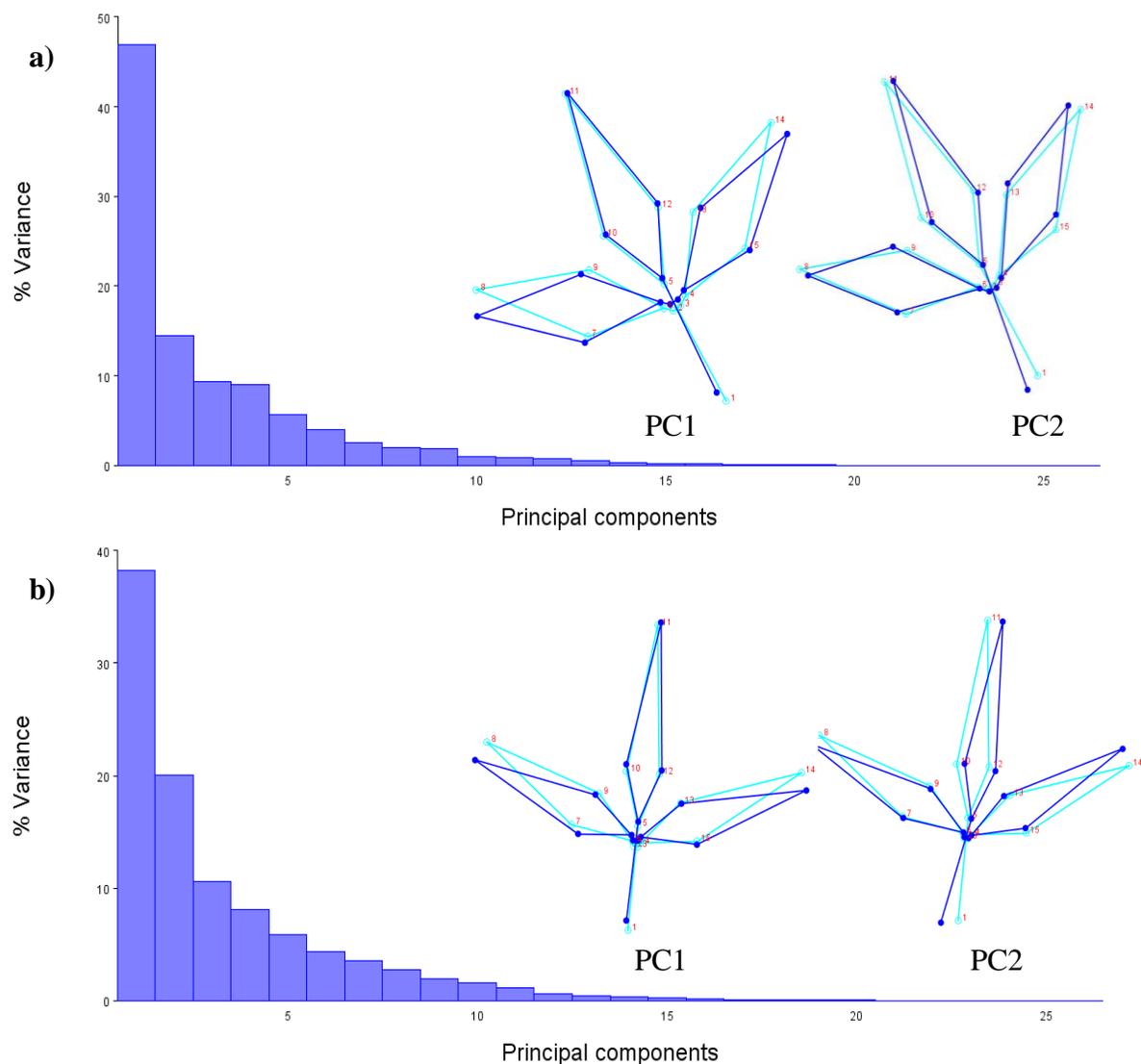


Figura 44. Análisis de componentes principales (PCA) de la variación dentro de cada especie de *Polylepis* de la hoja compuesta de la Población Papallacta. a) PCA de la matriz de covarianza dentro de *P. incana*. b) PCA de la matriz de covarianza dentro de *P. racemosa*.

Como medida de la similitud general de las estructuras de covarianza dentro y entre las especies, se calculó las correlaciones matriciales entre las matrices de covarianza dentro de cada especie de *P. incana* y *P. racemosa* con la matriz de covarianza entre las especies (general). Las correlaciones de matriz fueron de 0.87 para *P. incana* y 0.91 para *P. racemosa*, lo que indica que existe una relación lineal fuerte entre las variables. Finalmente, las pruebas de permutación de la matriz fueron altamente significativas ($P < 0.0001$).

4.5.1.3. Análisis de variantes canónicas (CVA) independiente de alometría

Para ratificar los resultados encontrados en las dos pruebas anteriores, se realizó un análisis de regresión entre los datos de las Coordenadas Procrustes y el Tamaño del Centroide para cada grupo (valores transformados a logaritmo natural), con el objetivo de asegurar que las diferencias son por la forma y no por la alometría en el desarrollo del individuo (Aguirre & Jiménez-Prado, 2018).

Para el siguiente análisis se utilizó los residuales de la regresión los cuales representan la variación en la forma, descartando la alometría (Aguirre & Jiménez-Prado, 2018). El CVA ratifica que las dos especies de *Polylepis* son distintas entre sí. Las distancias de Mahalanobis van desde 2.58 (*P. racemosa* pura vs. *P. racemosa* junta) hasta 11.04 (*P. racemosa* pura vs. *P. incana* pura), y la mayoría de pruebas de permutación indican que las formas medias difieren significativamente entre las dos especies (todas $P < 0.0001$), excepto para *P. racemosa* pura vs. *P. racemosa* junta ($P = 0.0001$). Las distancias de Procrustes van desde 0.0538 (*P. incana* pura vs. *P. incana* junta) hasta 0.1802 (*P. racemosa* pura vs. *P. incana* pura).

La gráfica de dispersión de las puntuaciones de la variante canónica (CV) (Figura 45), muestra que respecto a la forma consenso, existe un alargamiento del peciolo, acortamiento del folíolo distal, estrechamiento de los folíolos proximales y el borde crenado de los folíolos inicia antes de la mitad, esto corresponde a la tendencia que toma la forma en el CV1 (Figura 45, eje horizontal). El CV2 muestra acortamiento y cambio de orientación del peciolo, mayor separación entre el folíolo distal y proximales, acortamiento y estrechamiento de los folíolos y el borde crenado inicia antes de la mitad de los folíolos (Figura 45, eje vertical). Además, se visualiza una fuerte separación entre las dos especies, pero dentro de cada grupo, tanto para *P. incana* como para *P.*

racemosa existen algunos individuos que comparten características similares, procedentes del fragmento de origen natural (especie pura) con los individuos del fragmento reforestado (especies juntas).

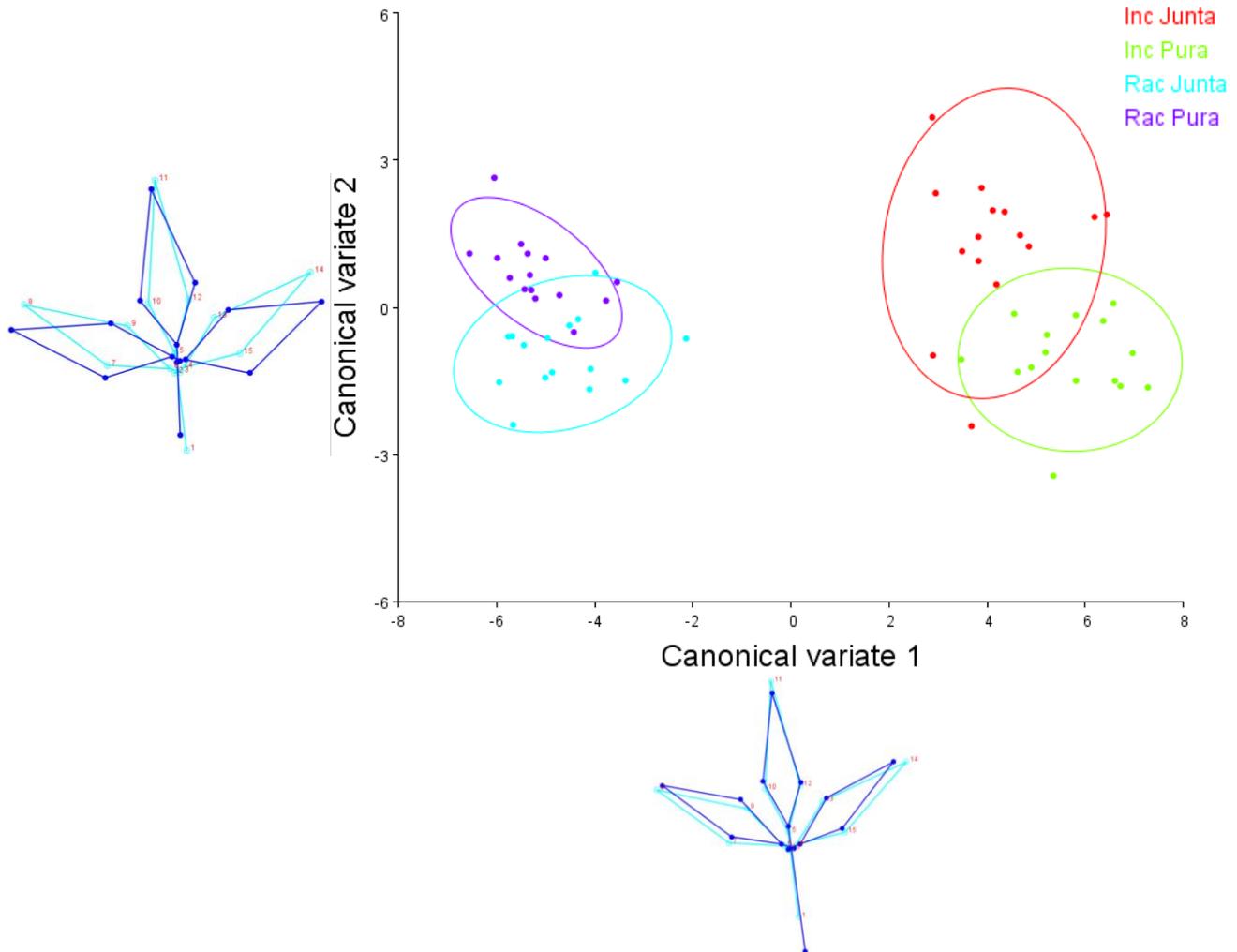


Figura 45. Análisis de variantes canónicas de la forma de la hoja compuesta de *P. incana* y *P. racemosa* independiente de alometría de la Población Papallacta.

4.5.2. Folíolo distal

4.5.2.1. Análisis de variantes canónicas (CVA)

El CVA indica que las dos especies de *Polylepis* son notablemente distintas entre sí. Las distancias de Mahalanobis van desde 2.40 (*P. racemosa* pura vs. *P. racemosa* junta) hasta 10.22 (*P. racemosa* pura vs. *P. incana* pura), la mayoría de las pruebas de permutación indican que las formas medias difieren significativamente entre las dos especies (todas $P < 0.0001$), excepto para *P. racemosa* pura vs. *P. racemosa* junta ($P = 0.0001$). Las distancias de Procrustes van desde 0.0176 (*P. racemosa* pura vs. *P. racemosa* junta) hasta 0.2331 (*P. racemosa* pura vs. *P. incana* pura).

La gráfica de dispersión de las puntuaciones de la variante canónica (CV), muestra que respecto a la forma consenso, existe un alargamiento y ensanchamiento del peciólulo, acortamiento y ensanchamiento del folíolo, el borde crenado del folíolo inicia antes de la mitad y presenta mayor profundidad el dentado del margen derecho, esto corresponde a la tendencia que toma la forma en el CV1 (Figura 46, eje horizontal). El CV2 muestra alargamiento y cambio de orientación del peciólulo, estrechamiento del folíolo, el borde crenado del folíolo inicia antes de la mitad y presenta más profundidad el dentado del margen izquierdo (Figura 46, eje vertical). Además, se visualiza una fuerte separación entre las dos especies, pero dentro de cada grupo para *P. incana* se diferencian los individuos de origen natural (especie pura) con los individuos del fragmento reforestado (especies juntas), mientras que para *P. racemosa* existe un mayor número de individuos que comparten características similares, procedentes del fragmento reforestado (especies juntas) y de origen natural (especie pura).

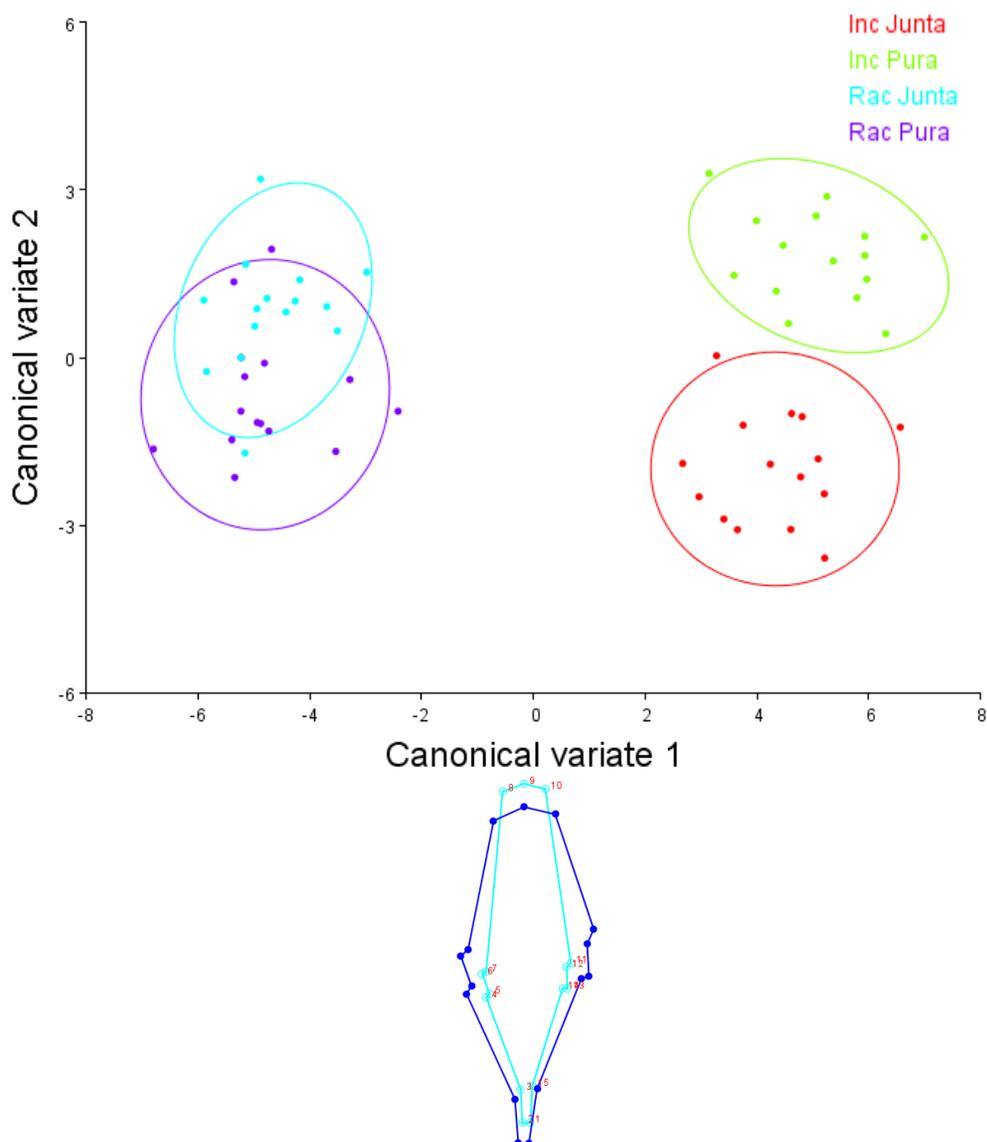


Figura 46. Análisis de variantes canónicas de la forma del folíolo distal de *P. incana* y *P. racemosa* de la Población Papallacta.

4.5.2.2. Análisis de Componentes Principales (PCA)

El PCA de la variación entre las dos especies muestra que PC1 representa el 38%, por lo tanto, es el patrón dominante de diversificación de las formas de las hojas. La gráfica de dispersión muestra que respecto a la forma promedio, existe un acortamiento del peciólulo, folíolo alargado y el borde de crenado inicia antes de la mitad del folíolo con menor profundidad en el dentado del

margen izquierdo, esto corresponde a la tendencia que toma la forma en el PC1 (Figura 47, eje horizontal). El PC2 representa un acortamiento y cambio de orientación del peciólulo, alargamiento del folíolo e inicio variado del borde crenado antes de la mitad del folíolo (Figura 47, eje vertical).

De acuerdo a los patrones de variación mencionados se observa 9 individuos con características intermedias en el folíolo distal entre *P. incana* y *P. racemosa* del fragmento reforestado donde se encontraban las dos especies juntas (intersección del diagrama de Venn) (Figura 47). Dentro de cada grupo, para *P. incana* y *P. racemosa* se visualiza que existe un mayor número de individuos que comparten características similares tanto del fragmento de origen natural (especie pura) como aquellos ubicados en el fragmento reforestado (especies juntas).

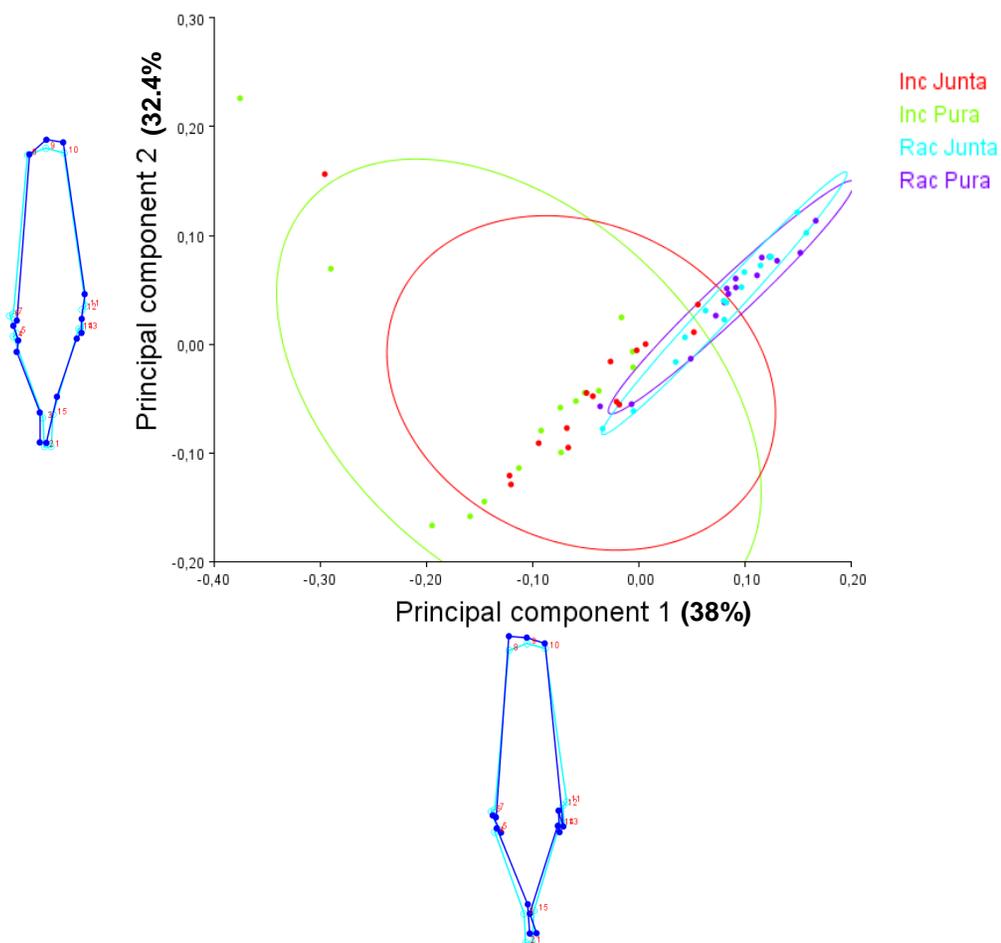


Figura 47. Análisis de Componentes Principales (PCA) de diversificación en forma del folíolo distal de *P. incana* y *P. racemosa* de la Población Papallacta.

Para examinar si estos patrones de diversificación pueden relacionarse con los patrones observados dentro de cada especie, se realizó un PCA de la matriz de covarianza de cada especie de *Polylepis*: Para *P. incana* (Figura 48a), se obtuvo que PC1 representa el 48.2% de la varianza total y está asociada con un patrón de cambio de forma principalmente con una reducción y cambio de orientación del peciólulo, alargamiento y estrechamiento del folíolo e inicio del borde crenado menos profundo antes de la mitad del folíolo; por otro lado, PC2 corresponde a un cambio de forma que se refiere al alargamiento del folíolo, leve acortamiento del peciólulo e inicio variado del borde dentado más profundo antes de la mitad del folíolo. Para *P. racemosa* (Figura 48b), se observa que PC1 representa el 81% de la varianza total y está vinculado con un patrón de cambio de forma en el alargamiento del peciólulo, reducción del tamaño y ensanchamiento lateral del folíolo, el borde crenado inicia antes de la mitad del folíolo y presenta menor profundidad; por otra parte, PC2 se relaciona con el cambio de forma en la reducción y orientación del peciólulo, el ensanchamiento del folíolo e inicio variado del borde crenado poco profundo antes de la mitad del folíolo.

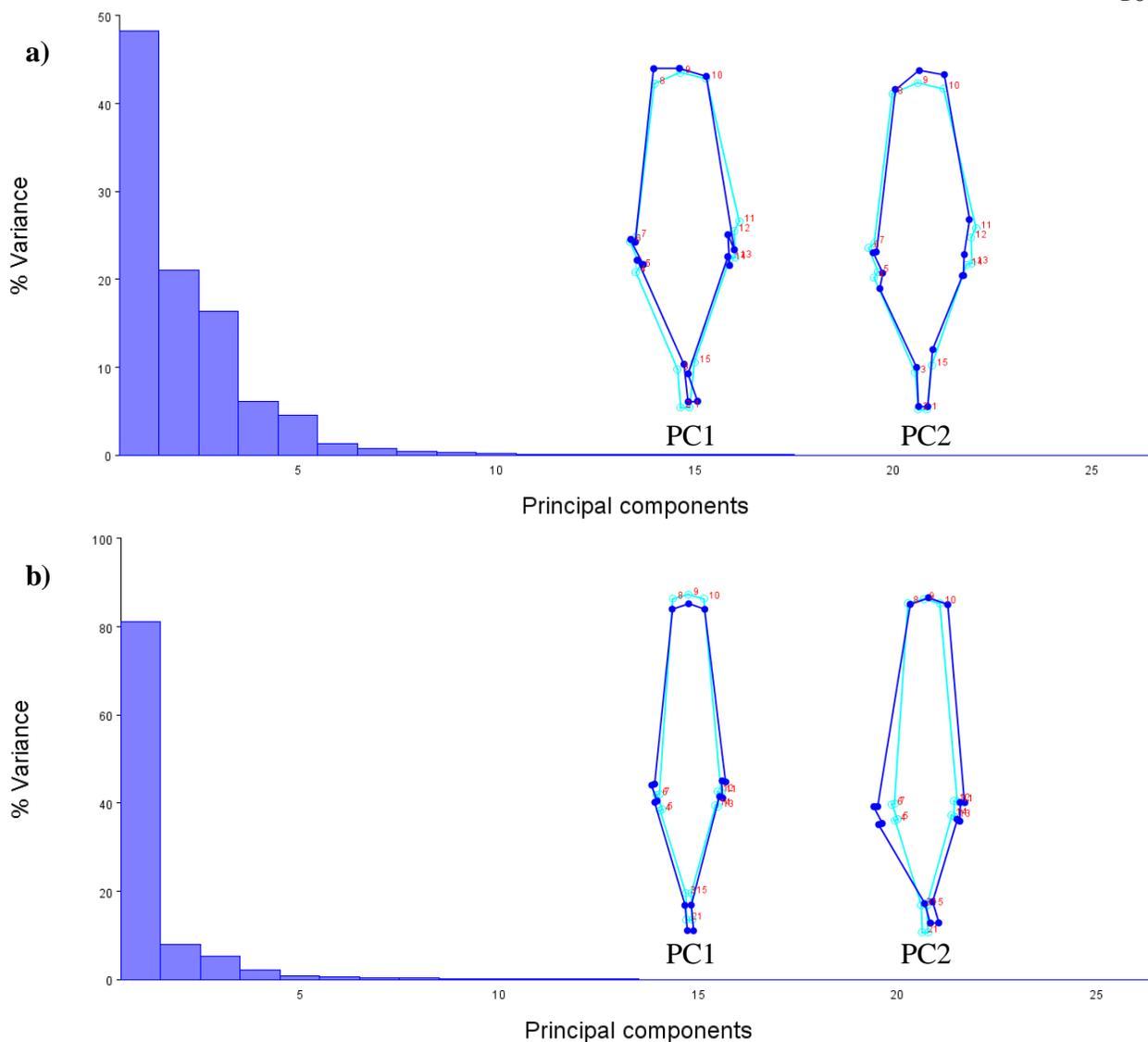


Figura 48. Análisis de componentes principales (PCA) de la variación dentro de cada especie de *Polylepis* del folíolo distal de la Población Papallacta. a) PCA de la matriz de covarianza dentro de *P. incana*. b) PCA de la matriz de covarianza dentro de *P. racemosa*.

Como medida de la similitud general de las estructuras de covarianza dentro y entre las especies, se calculó las correlaciones matriciales entre las matrices de covarianza dentro de cada especie de *P. incana* y *P. racemosa* con la matriz de covarianza entre las especies (general). Las correlaciones de matriz fueron de 0.94 para *P. incana* y 0.68 para *P. racemosa*, lo que indica que existe una relación lineal muy fuerte entre las variables. Finalmente, las pruebas de permutación de la matriz fueron altamente significativas ($P < 0.0001$).

4.5.2.3. Análisis de variantes canónicas (CVA) independiente de alometría

Para ratificar los resultados encontrados en las dos pruebas anteriores, se realizó un análisis de regresión entre los datos de las Coordenadas Procrustes y el Tamaño del Centroide para cada grupo (valores transformados a logaritmo natural), con el objetivo de asegurar que las diferencias son por la forma y no por la alometría en el desarrollo del individuo (Aguirre & Jiménez-Prado, 2018).

Para el siguiente análisis se utilizó los residuales de la regresión los cuales representan la variación en la forma, descartando la alometría (Aguirre & Jiménez-Prado, 2018). El CVA ratifica que las dos especies de *Polylepis* son distintas entre sí. Las distancias de Mahalanobis van desde 2.67 (*P. racemosa* pura vs. *P. racemosa* junta) hasta 9.57 (*P. racemosa* pura vs. *P. incana* pura), y todas las pruebas de permutación indican que las formas medias difieren significativamente entre las dos especies (todas $P < 0.0001$). Las distancias de Procrustes van desde 0.0405 (*P. racemosa* pura vs. *P. racemosa* junta) hasta 0.1984 (*P. racemosa* pura vs. *P. incana* pura).

La gráfica de dispersión de las puntuaciones de la variante canónica (CV) (Figura 49), muestra que respecto a la forma consenso, existe un cambio de orientación del peciólulo, alargamiento y estrechamiento del folíolo, el borde crenado del folíolo inicia de manera variada antes de la mitad del folíolo y presenta menor profundidad el dentado del margen, esto corresponde a la tendencia que toma la forma en el CV1 (Figura 49, eje horizontal). El CV2 muestra acortamiento del peciólulo, alargamiento del folíolo, el borde crenado de los folíolos inicia antes de la mitad y presenta menor profundidad el dentado del margen izquierdo (Figura 49, eje vertical). Además, se visualiza una fuerte separación entre las dos especies, pero dentro de cada grupo para *P. racemosa* existe un mayor número de individuos que comparten características similares tanto

del fragmento de origen natural como del reforestado, pero para *P. incana* se diferencian los individuos de origen natural (especie pura) con los individuos del fragmento reforestado (especies juntas).

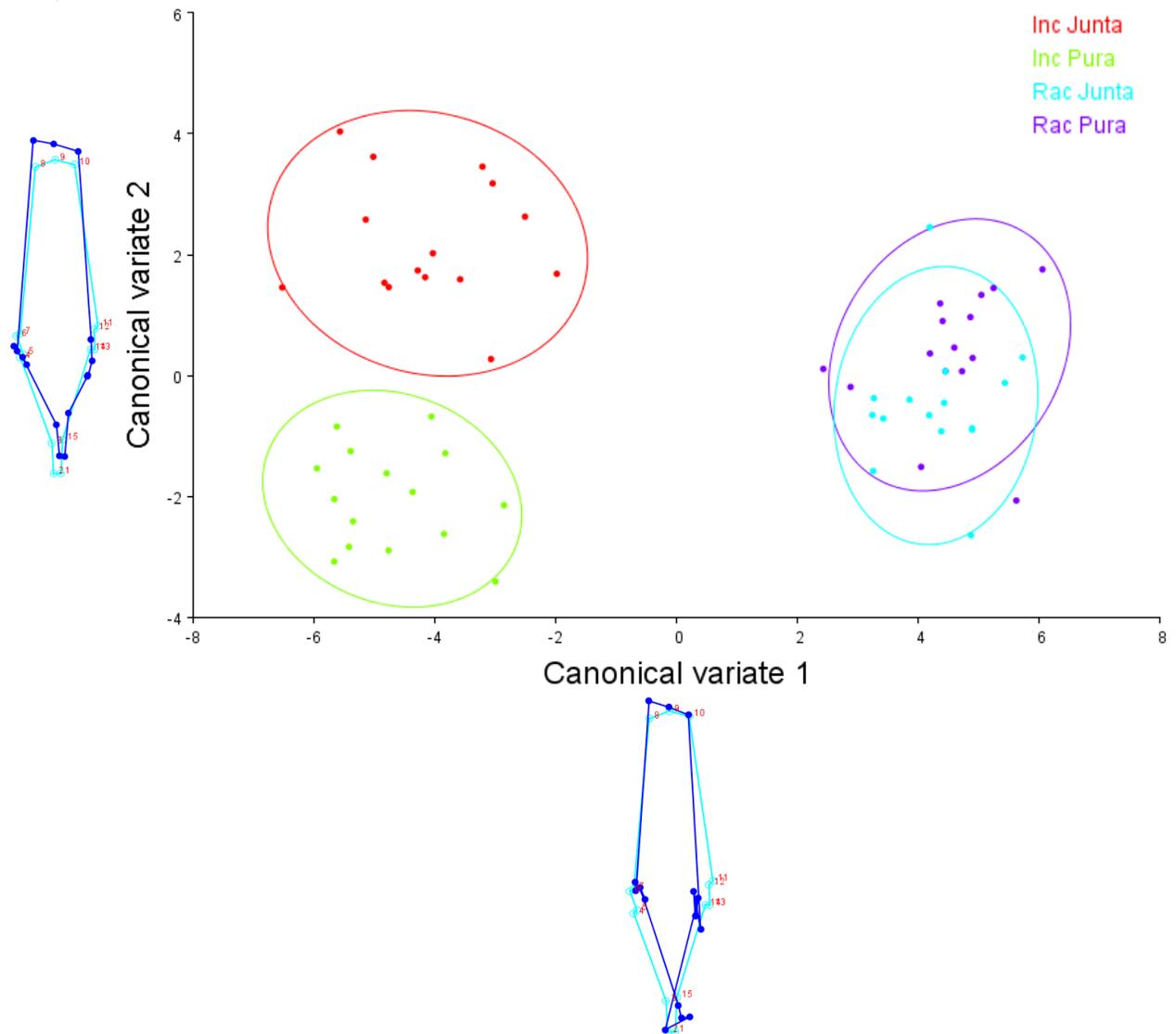


Figura 49. Análisis de variantes canónicas de la forma del folíolo distal de *P. incana* y *P. racemosa* independiente de alometría de la Población Papallacta.

4.5.3. Folíolo proximal

4.5.3.1. Análisis de variantes canónicas (CVA)

El CVA indica que las dos especies de *Polylepis* son notablemente distintas entre sí. Las distancias de Mahalanobis van desde 3.47 (*P. incana* pura vs. *P. incana* junta) hasta 12.06 (*P. racemosa* pura vs. *P. incana* pura), y todas las pruebas de permutación indican que las formas medias difieren significativamente entre las dos especies (todas $P < 0.0001$). Las distancias de Procrustes van desde 0.0369 (*P. incana* pura vs. *P. incana* junta) hasta 0.1863 (*P. racemosa* pura vs. *P. incana* junta).

La gráfica de dispersión de las puntuaciones de la variante canónica (CV), muestra que respecto a la forma consenso (color celeste), existe una reducción del peciólulo, alargamiento y estrechamiento del folíolo, el borde crenado del folíolo inicia antes de la mitad y presenta mayor profundidad en el dentado, esto corresponde a la tendencia que toma la forma en el CV1 (Figura 50, eje horizontal). El CV2 muestra alargamiento del peciólulo, ensanchamiento y reducción del folíolo, el borde crenado de los folíolos inicia antes de la mitad y presenta menor profundidad el dentado del margen izquierdo con variación en ambos lados (Figura 50, eje vertical). Además, se visualiza una fuerte separación entre las dos especies, pero dentro de cada grupo se visualiza que para *P. incana* existe un mayor número de individuos que comparten características similares tanto del fragmento de origen natural (especie pura) como del fragmento reforestado (especies juntas), mientras que para *P. racemosa* el número de individuos es menor.

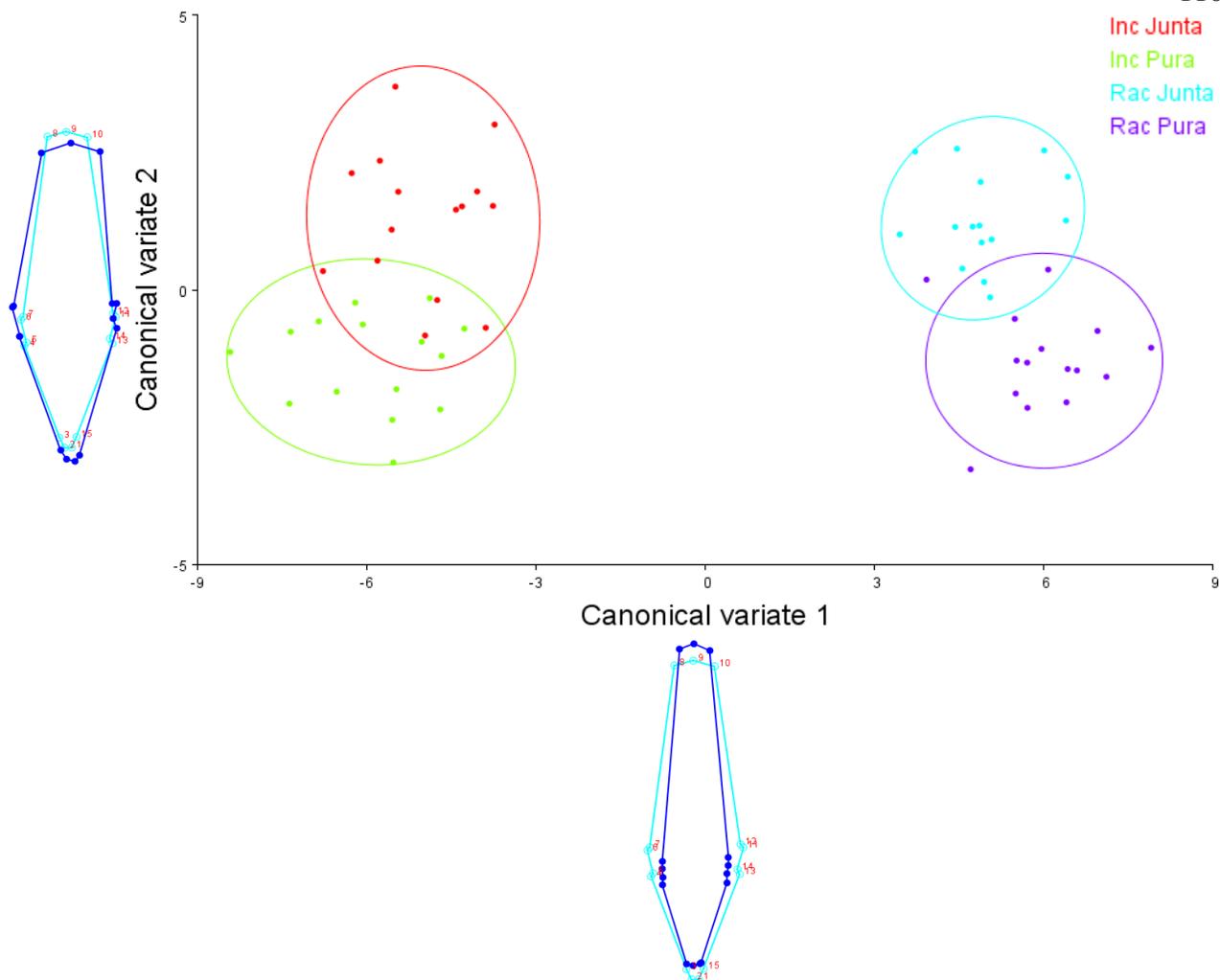


Figura 50. Análisis de variantes canónicas de la forma del folíolo proximal de *P. incana* y *P. racemosa* de la Población Papallacta.

4.5.3.2. Análisis de Componentes Principales (PCA)

El PCA de la variación entre las dos especies muestra que PC1 representa el 50%, por lo tanto, es el patrón dominante de diversificación de las formas de las hojas. La gráfica de dispersión muestra que respecto a la forma promedio, existe un alargamiento del peciólulo, folíolo acortado y ensanchado, inicio del borde crenado antes de la mitad del folíolo y presenta menor profundidad el dentado del margen, esto corresponde a la tendencia que toma la forma en el PC1 (Figura 51, eje

horizontal). El PC2 representa un alargamiento del folíolo e inicio variado del borde crenado antes de la mitad del folíolo (Figura 51, eje vertical).

De acuerdo a los patrones de variación mencionados se observa 19 individuos con características intermedias en el folíolo proximal entre *P. incana* y *P. racemosa* del fragmento reforestado donde se encontraban las dos especies juntas (intersección del diagrama de Venn) (Figura 51). Dentro del grupo de *P. racemosa* se visualiza que los individuos del fragmento de origen natural (especie pura) contiene a los individuos ubicados en el fragmento reforestado (especies juntas), pero para *P. incana* los individuos del fragmento reforestado contiene al fragmento de origen natural.

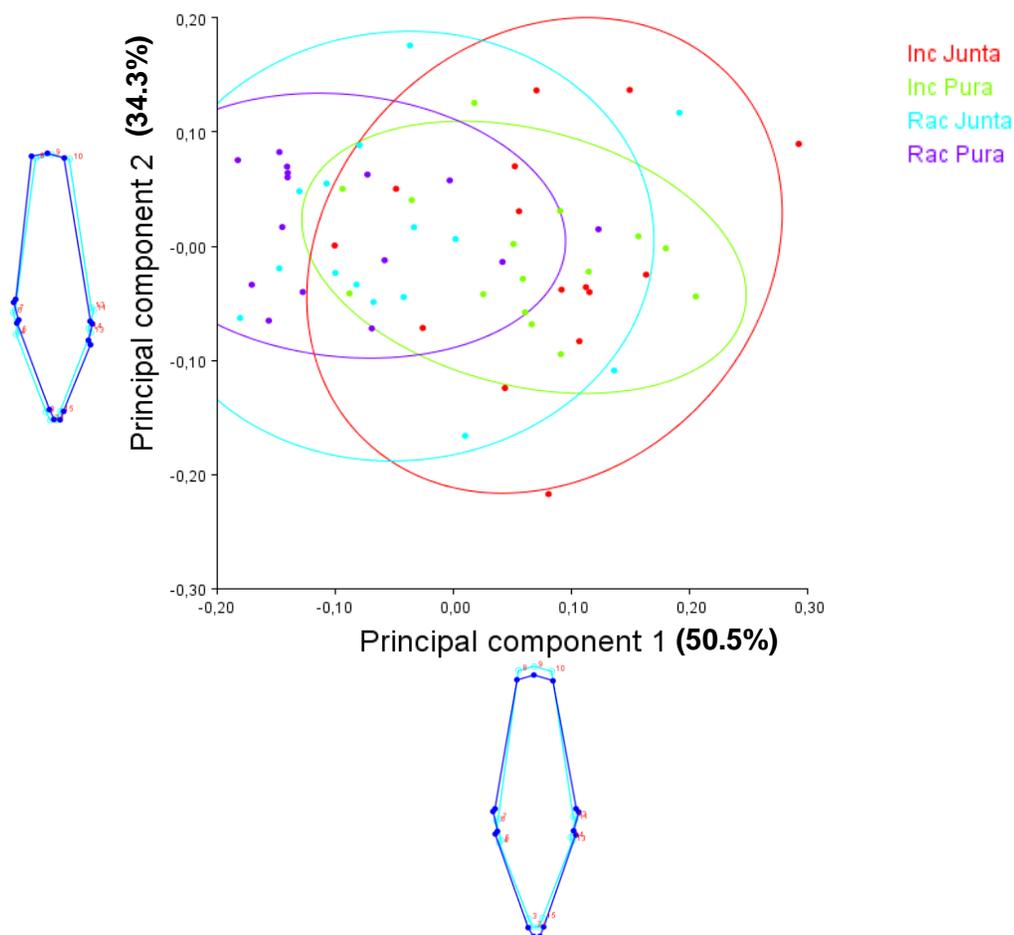


Figura 51. Análisis de Componentes Principales (PCA) de diversificación en forma del folíolo proximal de *P. incana* y *P. racemosa* de la Población

Para examinar si estos patrones de diversificación pueden relacionarse con los patrones observados dentro de cada especie, se realizó un PCA de la matriz de covarianza de cada especie de *Polylepis*: Para *P. incana* (Figura 52a), se obtuvo que PC1 representa el 47.4% de la varianza total y está asociada con un patrón de cambio de forma principalmente con un aumento del tamaño del peciólulo , acortamiento y ensanchamiento basal del folíolo e inicio del borde crenado más profundo antes de la mitad del folíolo; por otro lado, PC2 corresponde a un cambio de forma que se refiere a la reducción del tamaño del peciólulo , alargamiento y estrechamiento lateral del folíolo e inicio variado del borde crenado más profundo antes de la mitad del folíolo. Para *P. racemosa* (Figura 52b), se observa que PC1 representa el 55% de la varianza total y está vinculado con un patrón de cambio de forma en el alargamiento del peciólulo , acortamiento y ensanchamiento del folíolo e inicio del borde crenado antes de la mitad del folíolo y presenta menor profundidad; por otra parte, PC2 se relaciona con el cambio de forma en el ligero alargamiento y ensanchamiento del folíolo, reducción del tamaño del peciólulo e inicio variado del borde crenado menos profundo antes de la mitad del folíolo.

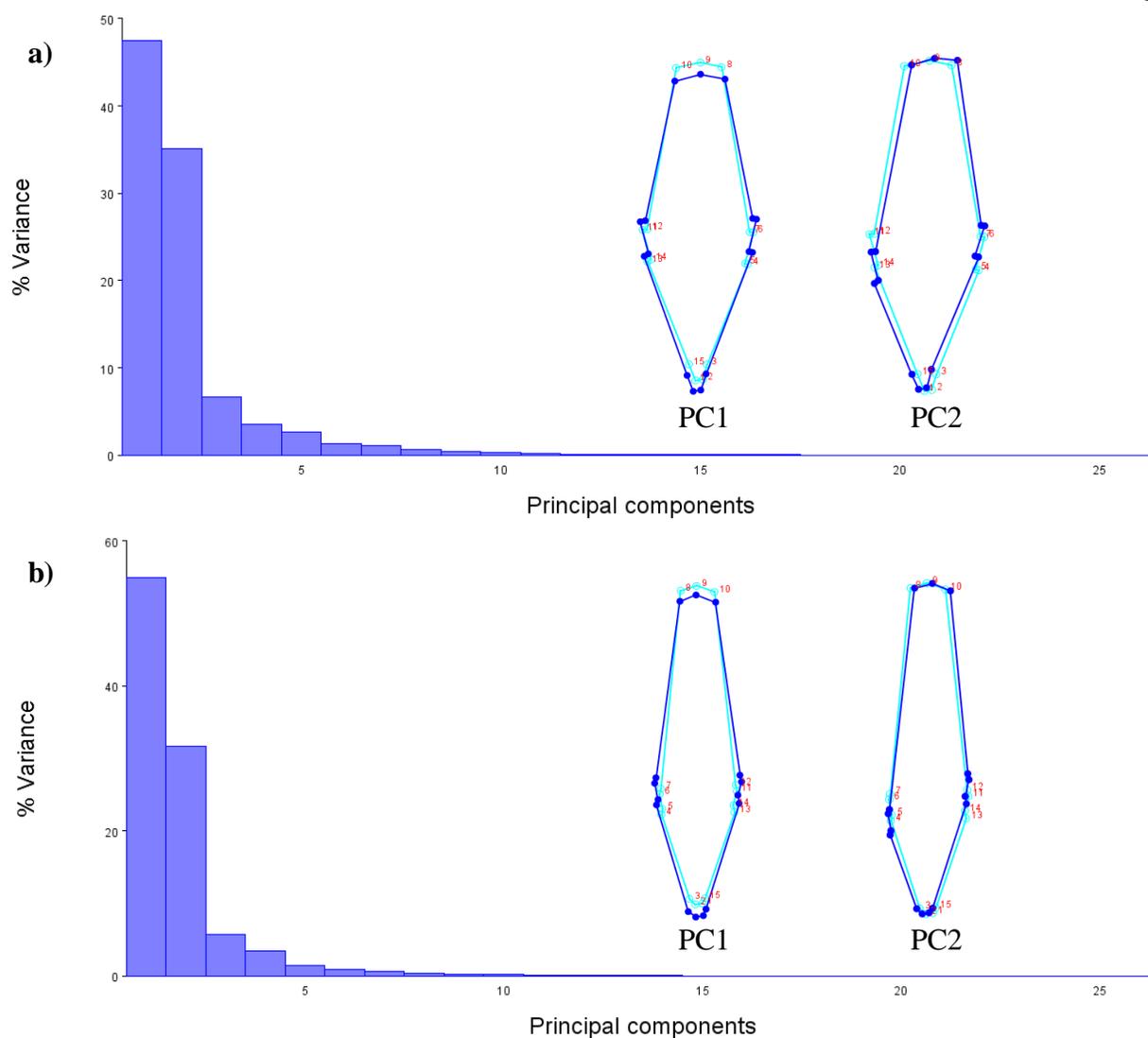


Figura 52. Análisis de componentes principales (PCA) de la variación dentro de cada especie de *Polylepis* del folíolo proximal de la Población Papallacta. a) PCA de la matriz de covarianza dentro de *P. incana*. b) PCA de la matriz de covarianza dentro de *P. racemosa*.

Como medida de la similitud general de las estructuras de covarianza dentro y entre las especies, se calculó las correlaciones matriciales entre las matrices de covarianza dentro de cada especie de *P. incana* y *P. racemosa* con la matriz de covarianza entre las especies (general). Las correlaciones de matriz fueron de 0.99 para *P. incana* y 0.98 para *P. racemosa*, lo que indica que existe una relación lineal muy fuerte entre las variables. Finalmente, las pruebas de permutación de la matriz fueron altamente significativas ($P < 0.0001$).

4.5.3.3. Análisis de variantes canónicas (CVA) independiente de alometría

Para ratificar los resultados encontrados en las dos pruebas anteriores, se realizó un análisis de regresión entre los datos de las Coordenadas Procrustes y el Tamaño del Centroide para cada grupo (valores transformados a logaritmo natural), con el objetivo de asegurar que las diferencias son por la forma y no por la alometría en el desarrollo del individuo (Aguirre & Jiménez-Prado, 2018).

Para el siguiente análisis se utilizó los residuales de la regresión los cuales representan la variación en la forma, descartando la alometría (Aguirre & Jiménez-Prado, 2018). El CVA ratifica que las dos especies de *Polylepis* son distintas entre sí. Las distancias de Mahalanobis van desde 3.37 (*P. incana* pura vs. *P. incana* junta) hasta 14.85 (*P. racemosa* pura vs. *P. incana* pura), y todas las pruebas de permutación indican que las formas medias difieren significativamente entre las dos especies (todas $P < 0.0001$). Las distancias de Procrustes van desde 0.0281 (*P. incana* pura vs. *P. incana* junta) hasta 0.0733 (*P. racemosa* pura vs. *P. incana* pura).

La gráfica de dispersión de las puntuaciones de la variante canónica (CV) (Figura 53), muestra que respecto a la forma consenso, existe un ligero alargamiento del peciólulo, acortamiento y ensanchamiento del folíolo, el borde crenado del folíolo inicia antes de la mitad y presenta mayor profundidad el dentado del margen, esto corresponde a la tendencia que toma la forma en el CV1 (Figura 53, eje horizontal). El CV2 muestra acortamiento del peciólulo, ensanchamiento lateral del folíolo, el borde crenado del folíolo inicia antes de la mitad y presenta mayor profundidad el dentado del margen izquierdo (Figura 53, eje vertical). Además, se visualiza una fuerte separación entre las dos especies, pero dentro de cada grupo para *P. incana* existe un mayor número de individuos que comparten características similares tanto de origen natural (especie pura) y del

fragmento reforestado (especies juntas), mientras que para *P. racemosa* el número de individuos es menor.

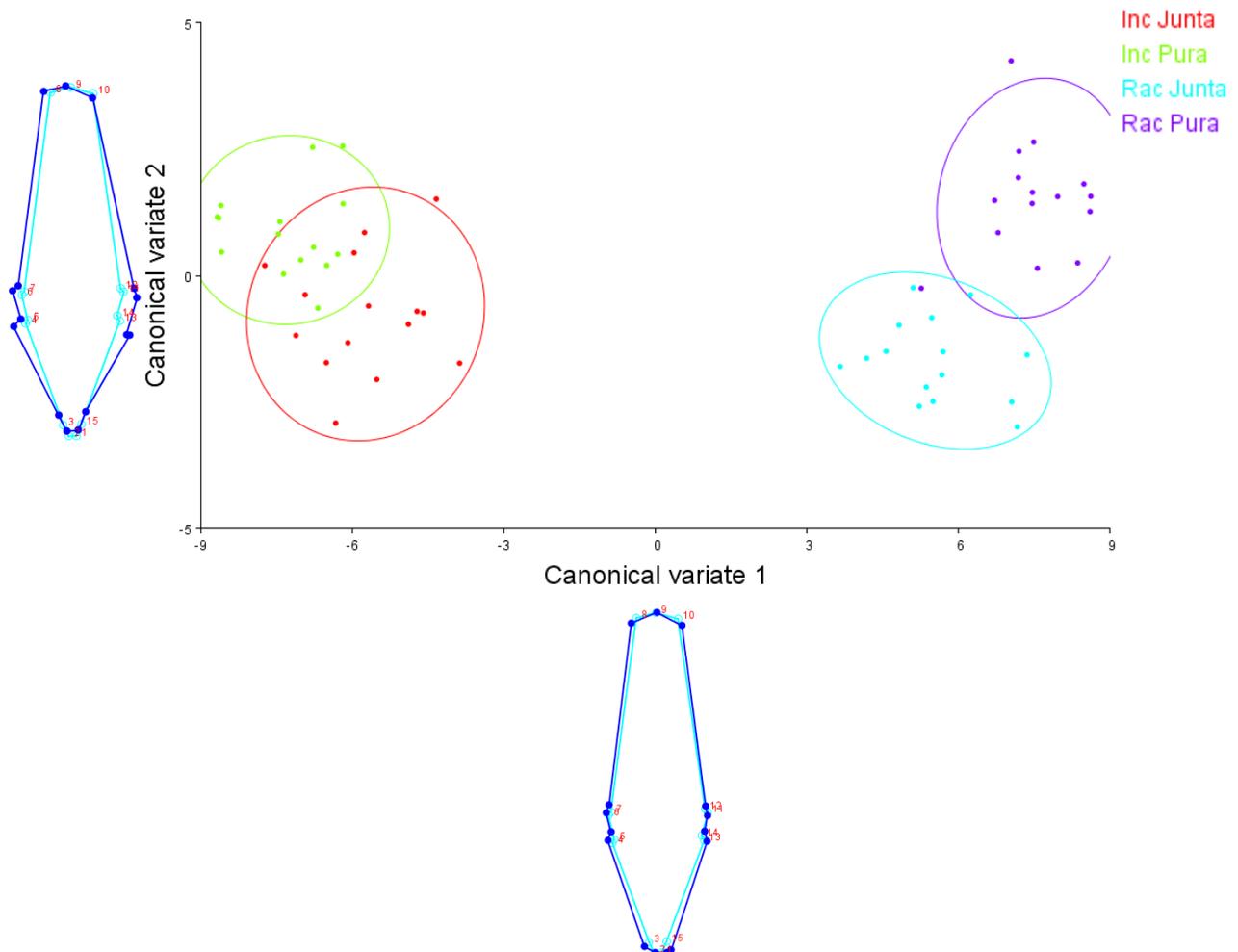


Figura 53. Análisis de variantes canónicas de la forma del folíolo proximal de *P. incana* y *P. racemosa* independiente de alometría de la Población Papallacta.

CAPITULO V: DISCUSIÓN

En el presente estudio se utilizó análisis multivariados (CVA, PCA) aplicados en la morfometría geométrica, para la previa identificación de individuos con morfologías similares entre *Polylepis incana* (nativa) y *P. racemosa* (introducida), especies que se encuentran reforestadas conjuntamente cerca de Parques Nacionales y Áreas Protegidas del centro norte del Ecuador.

Puntos de referencia anatómicos, hitos o landmarks

Los datos empleados para el análisis morfométrico conocidos como hitos, puntos anatómicos de referencia o landmarks, se determinaron en base a referentes bibliográficos, cuyos estudios fueron realizados a nivel de hojas compuestas pertenecientes a la familia Rosaceae (Klingenberg et al. 2012). Es importante mencionar que, el primer hito ubicado en la base del pecíolo de la hoja compuesta, se puede confundir con las vainas estipulares que presentan las dos especies (Figura 2-3) (Simpson, 1979), por ello es necesario eliminar estos caracteres vegetativos antes del montaje y fotografía de los especímenes. Además se requiere mayor precaución en digitalizar los hitos ubicados en los peciólulos de los folíolos proximales de *P. racemosa*, ya que son estructuras de menor longitud en comparación a *P. incana* (Figura 4), sin el debido cuidado se podría repetir la posición relativa de los hitos, los cuales se convertirían en errores y reducirían la precisión del análisis (Aguirre & Jiménez-Prado, 2018).

De acuerdo a la tipología de los hitos definidos por Bookstein (1991), en esta investigación se utilizó en su mayoría hitos tipo I para la hoja completa e hitos tipo II para los folíolos proximales y distales. Según Toro et al. (2010) y Zelditch et al. (2012), mencionan que los hitos tipo I son considerados el tipo de hito ideal en la Morfometría Geométrica (MG), pues permiten observar de

forma precisa el efecto de los diferentes procesos biológicos como por ejemplo, el crecimiento de una estructura localizada en la intersección de tejidos, dado que el hito va a cambiar su posición referencial. Los hitos tipo II también son usados con frecuencia en MG, dado que se definen por formaciones geométricas tal como, la punta de alguna estructura. Por lo tanto, los diferentes hitos determinados, son válidos para investigaciones futuras, ya que permiten la visualización de la variación en la forma de la hoja compuesta y sus respectivos folíolos, en las dos especies de *Polylepis*.

Análisis estadísticos multivariados

Como en toda investigación, Shuttleworth (2018) menciona la necesidad de emplear controles en los estudios, entonces con un grupo de control, el investigador sólo debe medir una variable a la vez, lo cual aporta datos de referencia fiables con los cuales puede comparar sus resultados. En la morfometría geométrica los grupos de control brindan un punto de referencia, guía o dirección, por lo cual en el presente estudio se ha denominado como grupo de control a las especies de *Polylepis*, que se ubicaron en fragmentos considerados de origen natural, pero para *P. racemosa* se tomó en cuenta poblaciones que llevan introducidas por más de 20 años según la distribución propuesta por Segovia-Salcedo (2011).

Tomando en cuenta que en las poblaciones de Mojanda y Oyacachi no se encontraron poblaciones consideradas de origen natural (especies puras) para *P. incana*, se decidió como grupo de control a las poblaciones de Illinizas y Papallacta respectivamente, esta disposición fue en base a la semejanza de altitud a la cual se encontraban las especies recolectadas.

Análisis de variantes canónicas (CVA)

Al realizar el Análisis de Variantes Canónicas en las poblaciones de Illinizas, Oyacachi, Mojanda y Papallacta, se consideró el estado del fragmento en el que se encontraban las especies como factor de agrupación, los valores obtenidos de las distancias de Mahalanobis y Procrustes son muy similares para los análisis de la hoja completa y el folíolo distal, diferenciándose el foliolo proximal.

Según Escobedo y Salas (2008), menciona que la distancia de Mahalanobis demuestra la probabilidad de una determinada muestra, de pertenecer a un determinado colectivo, por lo que distancias menores indican que las formas del grupo son muy similares, estas distancias cortas se visualizaron dentro de la misma especie tanto para *Polylepis incana* de las poblaciones de Illinizas, Papallacta y Mojanda, mientras que para *P. racemosa* se observó en las cuatro poblaciones de estudio, por lo tanto distancias menores indican que los individuos reforestados pertenecen a la misma población de origen natural. A continuación, se observó distancias intermedias entre los individuos del fragmento reforestado (especies juntas) de *P. incana* y *P. racemosa*, lo que sugiere inicios de una posible hibridización e introgresión entre la población (Klingenberg et al. 2012), Romoleroux (1996) ha reportado varios híbridos entre especies de *Polylepis* en Ecuador, producto de la introgresión debido a procesos de hibridización entre especies simpátricas. Mientras que distancias con valores máximos se identificó en las poblaciones de origen natural es decir que los fragmentos considerados puros de *P. incana* y *P. racemosa*, sí se diferencian en la forma de la hoja, estas afirmaciones fueron apreciadas en la representación gráfica de los ejes canonicas, en los cuales las especies se encuentran separadas.

Según Zelditch et al. (2012) menciona que, la distancia de Procrustes es una medida de gran interés en la MG, ya que representa la suma de las distancias cuadradas entre hitos homólogos después que las formas han sido alineadas, lo cual permite eliminar la variación que no corresponde a la forma y puede ser usada como una medida de diferencia entre dos especímenes o especies diferentes, entonces distancias menores reflejan una mayor similitud de forma; los valores obtenidos tuvieron el mismo comportamiento de las distancias de Mahalanobis.

Para obtener las distancias de Procrustes, el software MorphoJ realizó los respectivos procesos de Superimposición de Procrustes descritos por Rohlf y Slice (1990), esta técnica elimina la variación en la forma de los especímenes relacionada a diferencias en su ubicación, rotación y tamaño de las diferentes imágenes, pero no elimina diferencias alométricas en la forma (Aguirre y Jiménez-Prado, 2018), por ello se realizó una regresión, la cual se emplea para corregir las diferencias que puedan existir en el tamaño entre grupos; para este análisis se utilizó el tamaño del centroide transformado logarítmicamente como medida del tamaño, ya que en análisis preliminares propuestos por Monteiro (1999) y Klingenberg et al. (2002) mostraron mejores relaciones lineales en comparación con estudios que manejaron el tamaño del centroide no transformado, finalmente los residuales obtenidos de la regresión representan la variación en la forma, que es independiente a la variación en el tamaño (Klingenberg, 2011). De esta manera se realizó nuevamente un CVA en el cual se empleó los residuales de la regresión y se obtuvo nuevas distancias con comportamientos semejantes a los mencionados sin considerar el efecto de alometría, pero con la certeza de que los análisis realizados son absolutamente en relación a la variación de la forma en la hoja completa y el folíolo distal.

El comportamiento en CVA del folíolo proximal fue distinto, a comparación con la hoja completa y folíolo distal de las poblaciones de Illinizas, Oyacachi y Mojanda, en vista que presentaron diferencias entre las distancias de Mahalanobis y Procrustes. El software MorphoJ utiliza la permutación como *test no paramétrico* de diferenciación estadística entre los grupos, y lo ejecuta en relación a dichas distancias ya que ambas indican similitud o diferencia entre las formas, pero difieren en el método para medir dichas distancias (Charlin y Hernández, 2016). Mahalanobis es la distancia cuadrada entre dos promedios dividida por la matriz combinada de varianzas y covarianzas (Slice et al. 2009), mientras que Procrustes es la distancia euclidiana representada por la raíz cuadrada de la suma de las diferencias de las coordenadas al cuadrado (Mitteroecker y Gunz 2009).

Estas diferencias se visualizan en el primer CVA obtenido en las poblaciones de Illinizas y Papallacta, pero en el CVA independiente de alometría se corrigen estas diferencias y coinciden las distancias más largas para los individuos de *P. racemosa* del fragmento de origen natural (especie pura) con *P. incana* del fragmento reforestado (especies juntas), *P. incana* al ser reforestada del mismo sitio, se consideran que las distancias máximas son entre especies pertenecientes a los fragmentos de origen natural.

En el caso del folíolo proximal de la población de Oyacachi, se identifican estas desigualdades entre las distancias de Mahalanobis y Procrustes, dado que presentan distancias cortas de Procrustes dentro de *P. incana*, este evento no representa el comportamiento en general que ha tenido la hoja completa y el folíolo distal, ya que la población de *P. incana* pura no pertenece al mismo lugar de muestreo.

Mientras tanto el folíolo proximal de la población de Mojanda, se visualiza una distancia máxima entre *P. incana* del fragmento reforestado con el fragmento de origen natural, pero no se relaciona con el resto del análisis, dado que los resultados anteriores demuestran no existir diferencia dentro de *P. incana*, a pesar que el fragmento de origen natural proviene de otra población, en este caso el grupo de control seleccionado no se asemeja a la forma del folíolo proximal.

Basado en la hipótesis de que las hojas compuestas son el resultado de la formación de lóbulos de una hoja simple (Jackson 1996; Scott 2005), y que el desarrollo y regulación de las mismas ocurre por un factor de transcripción del dominio MYB denominado PHANTASTICA (PHAN) (Waites y Hudson 1995; Bharathan y Sinha 2001; Eckardt 2004). Actualmente, se ha investigado el rol de los ortólogos de PHAN en el desarrollo de hojas compuestas. Ge et al. (2014) menciona, que las hojas compuestas se desarrollan en la periferia del meristema apical del brote (SAM), Koltai y Bird (2000) junto con Kim et al. (2003a) aportaron, que en *Solanum lycopersicum*, el gen LePHAN se expresa en el SAM, desarrollando trazas vasculares, a lo largo de todo el dominio adaxial de las hojas en desarrollo. Los resultados de la expresión alterada de LePHAN en tomate sugieren que la restricción del dominio adaxial en especies de hojas compuestas puede ser un mecanismo natural para controlar la morfología de las hojas compuestas. Según Kim et al. (2003), menciona que existe un alto grado de identidad de secuencia entre los ortólogos de PHAN de numerosas especies, y esto indica una función conservada para PHAN en la definición del dominio adaxial (Kim et al., 2003b). Además, Champagne y Sinha (2004) afirma, que un papel adicional para PHAN en hojas compuestas es la regulación de la iniciación y colocación de los respectivos folíolos, según lo determinado por la extensión y la ubicación del dominio adaxial. PHAN ha sido encontrado en hojas simples y compuestas, por lo que los autores mencionados

anteriormente certifican que una hoja completa equivale a una hoja simple, por lo tanto, se obtendrá similar información en la hoja compuesta como en sus respectivos folíolos.

Si bien uno de los objetivos de la investigación es que concuerde la información obtenida de la hoja completa con los respectivos folíolos, es importante mencionar que el folíolo proximal en *P. racemosa* difiere en su morfología con *P. incana*, dado que presenta una reducción en el tamaño del peciólulo (Simpson, 1979), esta característica en *P. racemosa* puede ser consecuencia de factores ambientales que afecten a PHAN. Tsukaya (2005), menciona en su estudio que las condiciones de luz y gravedad afectaron el alargamiento del peciolo foliar en *Arabidopsis thaliana*. Por esta razón, puede interferir en los análisis morfométricos por la digitalización de hitos de manera incorrecta en esta sección del folíolo, visualizando de esta forma, diferencias en los resultados obtenidos en comparación a la hoja completa y el folíolo distal.

Análisis de componentes principales (PCA)

En el análisis de PCA para la hoja completa y el folíolo proximal de la Población de Illinizas y Oyacachi, del mismo modo para la hoja completa y sus dos folíolos de la población de Mojanda y Papallacta, el primer componente principal (PC1) ocupó menos o cerca de la mitad de la varianza total en la forma. Según Klingenberg et al. (2012) junto con Aguirre y Jiménez-Prado (2018) mencionan, que estos resultados indican que la variación de forma en cada conjunto de datos no está concentrada en una sola dirección en el espacio multivariado original, pero que generalmente solo los dos primeros componentes principales son de importancia biológica, porque incluyen la mayoría de la varianza, y este caso los primeros dos componentes principales explicaron más del 70% de la varianza original y mostraron claros patrones de diferenciación en la forma.

Por otro lado, el folíolo distal de la población de Illinizas y Oyacachi, en su PC1 ocupó cerca del 80% de la variación, en consecuencia esto demuestra que la variación en la forma del folíolo, está altamente concentrada en una sola dirección. De modo similar este comportamiento de varianzas se refleja dentro de cada especie, dado que la correspondencia fue evidente al presentar valores cerca a la unidad (1.0) en las correlaciones matriciales entre las matrices de covarianza para la variación dentro de la especie con la matriz de covarianza general, por lo tanto la correlación de matrices es un procedimiento generalizado para realizar una comparación general de manera rápida de dos matrices, que en la morfometría geométrica se refiere a matrices de covarianza (Klingenberg y McIntyre 1998; Klingenberg et al. 2002).

Otro aspecto que se muestra en las diferentes representaciones gráficas de PCA de la hoja completa y sus respectivos folíolos, es la presencia de individuos que comparten características similares entre los fragmentos reforestados (especies juntas) de *P. incana* y *P. racemosa*.

Este efecto no se visualiza en los análisis de variantes canónicas, dado que este análisis centra su descripción en los ejes que mejor distinguen los grupos predefinidos por el investigador, por ello es un análisis discriminante multigrupo, cuyo objetivo es describir las diferencias entre las medias de grupo en base a la matriz de covarianza entre grupos. También cambia la forma del espacio, exagerando las direcciones en el espacio que definen las diferencias entre grupos, y comprime el espacio en las direcciones en las que varían los individuos dentro del mismo grupo, es decir reduce la variación dentro de los grupos y exagera las diferencias entre los mismos (Zelditch et al. 2004; Mitteroecker y Gunz 2009; Strauss 2010; Aguirre y Jiménez-Prado 2018).

Por el contrario, el Análisis de Componentes Principales es un método de ordenación que permite explorar los principales ejes de variación morfológica de los individuos dentro de un

conjunto de datos, mostrando las principales tendencias de cambio, además se puede observar las tendencias de variación entre y dentro de las muestras y reducir la dimensionalidad de los datos, además no lleva a cabo pruebas estadísticas y no usa información sobre la identidad de los grupos en el análisis, por lo que generalmente constituye el primer paso en el estudio de los patrones de variación (Manly 1994; Lattin et al. 2003; Zelditch et al. 2012; Aguirre y Jiménez-Prado 2018).

Por lo tanto PCA se usa para describir las diferencias entre individuos y el CVA representa las diferencias entre los grupos predefinidos, por esta razón en los gráficos de CVA, no se muestran individuos que compartan características similares entre los fragmentos reforestados de *P. incana* y *P. racemosa*, debido a la asignación de grupos predefinidos. Sin embargo, se debe considerar las distancias intermedias presentadas en CVA de estos fragmentos reforestados, que al parecer en un análisis exploratorio general (PCA) se ve manifestado con la aparición de individuos con características morfológicas similares considerados potencialmente como híbridos.

La variación en la morfología de la hoja y sus folíolos fue alta (Anexo A), según Tsukaya (1995) y Chickarmane et al. (2010) mencionan que esto posiblemente, esté relacionado con la plasticidad fenotípica. Esta propiedad se presenta en la Familia Rosaceae Tribu Sanguisorbeae, ya que se caracteriza por presentar alta plasticidad morfológica intra e inter poblacional (Simpson 1979; Romoleroux 1996; Schmidt–Lebuhn et al. 2006; Schmidt–Lebuhn et al., 2010). De igual manera existen estudios en *Polylepis* que reportan similares contribuciones como es el caso de *P. australis* en Argentina, especie que posee mayor plasticidad fenotípica en poblaciones ambientales inestables (Teich, 2012). Son algunos los factores que pueden tener un efecto en las láminas foliares, contornos de las hojas y peciolo, entre ellos se menciona a las diferencias en la disponibilidad de agua, nutrientes, la exposición al sol, la humedad, propiedades del suelo y otros

factores abióticos (Viscosi y Cardini 2011; Read et al. 2014; Li et al. 2018). Otro factor a considerar es la altitud, en un estudio realizado en bambú *Pleioblastus amarus*, los rasgos de las hojas variaron considerablemente entre los tres gradientes altitudinales, en el cual la longitud de la hoja, el ancho, el perímetro y área disminuyeron significativamente al aumentar la altitud (Guo et al. 2018). Por lo tanto este conjunto de fenotipos diferentes obtenidos en el estudio, se le atribuye a la plasticidad fenotípica de las hojas, en vista que las especies fueron colectadas a diferentes altitudes y al ubicarse en un ecosistema de páramo andino, el cual se caracteriza por condiciones ambientales extremas o inestables, favorece a la aparición de individuos con alta plasticidad fenotípica. Estas aseveraciones se confirma con diversas investigaciones, las cuales demuestran que la variación fenotípica se relaciona positivamente con el nivel de estrés genético y ambiental que enfrentan los individuos y que dicha plasticidad puede variar significativamente entre poblaciones e individuos de la misma especie (Kristensen et al. 2003; Gilchrist y Huey 2004; Lind et al. 2011; Chevin et al. 2010).

Hibridización y poliploidía

Además, existen otros eventos que provocan cambios en los rasgos morfológicos de las hojas como es la aparición de individuos poliploides, los cuales son el resultado de procesos de hibridación de organismos de diferentes poblaciones de una misma especie o de hibridación interespecífica (Klingenberg et al. 2012; Wendel 2015). Eventos de poliploidía e hibridación se han reportado en géneros como: *Rubus*, *Fragaria*, *Potentilla* y *Sanguisorba*, que pertenecen a la Familia Rosaceae (Thompson 1997; Hummer et al. 2009; Klingenberg et al. 2012; Mishima et al. 2002). En el siglo XXI, Schmidt-Lebuhn et al. (2010), demuestra la existencia de poliploidía en el género *Polylepis* y Kessler et al. (2014), menciona en detalle los niveles de ploidía de *P. australis*

en Argentina. Además, en Ecuador Quija-Lamina et al. (2010), revela por primera vez la presencia de poliploidía dentro del género basado en el número cromosómico de las especies. Estos análisis proponen que los eventos de poliploidización pueden ser producto de la hibridación (Segovia-Salcedo et al. 2018), los cuales provocan variación en la morfología de las hojas compuestas de *Polylepis*.

Del mismo modo, es importante rescatar que las especies poliploides se encuentran en su mayoría en zonas de altas latitudes y altitudes (Soltis et al. 2015), *Polylepis* al ubicarse en los páramos andinos con elevaciones por encima de los 3500msnm, contribuyen a la aparición de estos organismos. Sin embargo investigaciones actuales mencionan que la poliploidía puede facilitar la supervivencia y la adaptación durante los períodos de cambio global (Soltis et al. 2014; Van de Peer et al. 2017; Cai et al. 2019), ya que se podría rescatar a los híbridos estériles y restaurar la fertilidad, de esta manera aumentarían las oportunidades para que la hibridación contribuya a la evolución (Sessa 2018). Por consiguiente, al ser *Polylepis* un género ecológicamente importante y mayormente amenazado por actividades antropogénicas (Kessler 1995; Purcell et al. 2004), se abren múltiples áreas de interés, tanto genómicas y transcriptómicas que permitan el estudio de la paleopoliploidía, la cual puede proporcionar soluciones en estos últimos tiempos de cambio climático.

Por otro lado, cuando el rango de distribución de dos o más especies se superpone, la frecuencia de aparición de individuos híbridos es mayor en sus márgenes geográficos o ecológicos (Valbuena-Carabaña et al. 2005). Este fenómeno se evidencia entre *P. incana* (nativa) y *P. racemosa* (introducida), las cuales se encuentran conjuntamente reforestadas. De acuerdo a la

investigación realizada (PCA), se observa mayor frecuencia de individuos con características similares entre las dos especies en la población de Papallacta.

Según Segovia-Salcedo (2001), señala que en los últimos 30 años, el proceso de hibridación y posible introgresión entre especies simpátricas de *Polylepis* se ha hecho más evidente en Ecuador, especialmente en Papallacta, esto concuerda con la mayor repetición de individuos considerados potencialmente híbridos en esta población. Además se debe considerar que *P. incana* y *P. racemosa* pertenecen al mismo grupo evolutivo denominado Complejo Incana (Simpson, 1979), también según Romoleroux (1996) conjuntamente con Segovia, C., M. Kessler, and T. Boza (observación personal), mencionan que estas especies tienen la capacidad de hibridación con otras especies del género, y Segovia-Salcedo (2014) afirma la presencia de citotipos (variación ploidal) en *P. racemosa*; lo cual se visualiza en el presente trabajo, ya que en las representaciones gráficas del Análisis de Componentes Principales (PCA), se demuestra la aparición de individuos potencialmente híbridos en los fragmentos reforestados.

Finalmente se han documentado varios estudios con métodos morfométricos en las hojas simples (Jensen 1990; Jensen et al. 2002; Langlade et al. 2005; Weight et al. 2008; Viscosi et al. 2009), pero muy pocos con hojas compuestas (Young et al. 1995; Klingenberg et al. 2012), por lo tanto la presente investigación, revela por primera vez, la aparición de potenciales individuos híbridos mediante la morfometría geométrica aplicado en hojas compuestas en especies del género *Polylepis*. Esta técnica presenta ventajas frente a métodos moleculares, dada su rapidez en obtención de resultados y bajo costo económico, de esta manera puede ser una primera aproximación para caracterizar la biodiversidad de un grupo de especies. Como resultado de la caracterización, se puede identificar la variabilidad de los rasgos morfológicos dentro de las

especies, las mismas que pueden estimarse como variables esenciales de la biodiversidad (EBVs) (Kissling et al. 2018), cuyo objetivo es monitorear el estado global de la biodiversidad, en donde los rasgos de las especies funcionen como indicadores del cambio de la biodiversidad. Además puedan ser estimados en planes de reforestación y restauración en el Ecuador, considerando el origen de los parentales para evitar procesos de introgresión e hibridización por causas antropogénicas que afectan a la biodiversidad genética de las especies nativas.

CAPÍTULO VI: CONCLUSIONES

- Se determinó 15 puntos anatómicos de referencia, hitos o landmarks para la hoja compuesta y sus respectivos folíolos, en su mayoría hitos tipo I para la hoja completa e hitos tipo II para los folíolos proximales y distales.
- Se identificó que PCA se usa para describir las diferencias entre individuos y el CVA representa las diferencias entre los grupos predefinidos, por esta razón los gráficos mostrados entre estos dos análisis son diferentes.
- Se distinguió la separación de las formas foliares mediante el uso de análisis canónicas entre las dos especies de las poblaciones de origen natural, mientras que de las poblaciones reforestadas conjuntamente no se visualizó gráficamente la separación, pero entre estos fragmentos, existen distancias intermedias tanto de Mahalanobis como de Procrustes.
- Se analizó el patrón dominante de variación morfológica de la forma de la hoja compuesta y folíolo proximal, mediante el análisis de componentes principales, cuyo primer componente principal (PC1) ocupó menos o cerca de la mitad de la varianza total, indicando que los datos no están concentrados en una sola dirección en el espacio multivariado original.
- La variación morfológica de la forma de la hoja compuesta y sus folíolos, se atribuye a la alta plasticidad fenotípica, procesos de poliploidía e hibridación presentes en el género *Polylepis*.
- La morfometría geométrica en esta investigación, es útil como primera aproximación para caracterizar potenciales individuos híbridos, ya que no puede ser considerada una técnica confirmatoria como los métodos moleculares, por la elevada variación morfológica de la

forma de la hoja compuesta y sus foliolos, debido a la alta plasticidad fenotípica, procesos de poliploidía e hibridación presentes en el género *Polylepis*.

CAPÍTULO VII: RECOMENDACIONES

- La morfometría geométrica al ser una herramienta de rápida identificación y bajo costo para la caracterización de rasgos morfológicos, se recomienda utilizarla como un paso previo a la identificación molecular.
- Para evitar problemas con la calidad de las fotos o escaneos, las hojas deben estar en buenas condiciones, es decir libres de pequeños insectos u hongos en el área foliar.
- La digitalización de los hitos preferiblemente debe ser por un solo investigador, dado que la perspectiva de cada hito puede ser diferente entre algunas personas.
- Para evitar la plasticidad fenotípica de las hojas se puede realizar MG en caracteres reproductivos ya que son más conservados, como por ejemplo las flores, debido a que los caracteres reproductivos sexuales son producidos en muchas especies sólo por un breve período y por lo tanto están sujetos a menor grado de presión evolutiva que las partes vegetativas.

BIBLIOGRAFÍA

- Aguirre, W., & Jiménez-Prado, P. (2018). *Guía práctica de Morfometría Geométrica. Aplicaciones en la Ictiología*. Esmeraldas, Ecuador: Pontificia Universidad Católica del Ecuador Sede Esmeraldas (PUCESE).
- Beaghen, M. (1997). *Canonical Variate Analysis and Related Methods with Longitudinal Data*. Virginia: Dissertation submitted to the Faculty of the Virginia Polytechnic Institute and State University.
- Bharathan, G., & Sinha, N. (2001). The Regulation of Compound Leaf Development. *Plant Physiology*, 127(4), 1533-1538. Obtenido de https://www.jstor.org/stable/4280222?seq=1#page_scan_tab_contents
- Bookstein, F. L. (1982). Foundations of morphometrics. *Annual Review of Ecology and Systematics*, XIII, 451-470.
- Bookstein, F. L. (1986). Size and shape spaces for landmark data in two dimensions. *Statistical Science*, 1, 181-242.
- Bookstein, F. L. (1991). *Morphometric Tools for Landmark Data*. Cambridge: Cambridge Univ. Press.
- Bookstein, F. L. (1996). Biometrics, biomathematics and the morphometric synthesis. *Bulletin of Mathematical Biology*, 58(2), 313-365.

- Cai, L., Xi, Z., Amorim, A. M., Sugumaran, M., Rest, J. S., Liu, L., & Davis, C. C. (2019). Widespread ancient whole-genome duplications in Malpighiales coincide with Eocene global climatic upheaval. *New Phytologist*, *221*, 565–576. doi:10.1111/nph.15357
- Caiza, J. C., Vargas, D., Olmedo, C., Arboleda, M., Boada, L., Acurio, O., . . . Segovia-Salcedo, M. C. (2018). Morfometría y morfología de estomas y de polen como indicadores indirectos de poliploidía en especies del género *Polylepis* (Rosaceae) en Ecuador. *Ecología Austral*, *28*, 175-187. doi:10.25260/EA.18.28.1.1.528
- Campbell, N. A., & Atchley, W. R. (1981). The geometry of canonical variate analysis. *Syst. Zool*, *30*, 268-280.
- Cevallos, J. (1997). *La desertización en Manabí*. Manta: Memoria Seminario Taller, Biodiversidad y Desertización.
- Champagne, C., & Sinha, N. (2004). Compound leaves: equal to the sum of their parts? *Development*, *131*, 4401-4412. doi:10.1242/dev.01338
- Charlin, J., & Hernández Llosas, M. I. (2016). Morfometría geométrica y representaciones rupestres: explorando las aplicaciones de los métodos basados en landmarks. *Arqueología*, *22*(1), 103-125. Obtenido de https://ri.conicet.gov.ar/bitstream/handle/11336/52621/CONICET_Digital_Nro.43657615-7d30-4527-ab5f-5d071d674feb_A.pdf?sequence=2&isAllowed=y
- Chevin, L., Lande, R., & Mace, G. (2010). Adaptation, plasticity, and extinction in a changing environment: towards a predictive theory. *PLoS Biol*, *8*(4), e1000357.
- Claude, J. (2008). *Morphometrics with R*. New York: Springer.

- Cuenca, P. (2016). *Efectividad de las políticas de conservación del bosque Andino tropical del Ecuador*. Concepción, Chile: Universidad de Concepción .
doi:<http://repositorio.udec.cl/handle/11594/2051>
- Domic, A. I., & Capriles, J. M. (2009). Allometry and effects of extreme elevation on growth velocity of the Andean tree *Polylepis tarapacana* Philippi (Rosaceae). *Plant Ecology*, 205, 223-234. doi:<https://doi.org/10.1007/s11258-009-9612-5>
- Dryden, I. L., & Mardia, K. v. (1998). *Statistical shape analysis*. Chichester: John Wiley & Sons.
- Eckardt, N. (2004). The Role of PHANTASTICA in Leaf Development. *Plant Cell*, 16(5), 1073-1075. doi:[10.1105/tpc.060510](https://doi.org/10.1105/tpc.060510)
- Escobedo, M., & Salas, J. (2008). P.CH. Mahalanobis y las aplicaciones de su distancia estadística. *CULCyT*, 27, 13-19.
- Fjeldsa, J. (1991). The activity of birds during snow-storms in high-level woodlands in Perú. *Bull. Brit. Orn. Club*, 111, 4-11.
- Fjeldsa, J., & Kessler, M. (2004). Conservación de la biodiversidad de los bosques de *Polylepis* de las tierras altas de Bolivia. *DIVA Technical Report 11*.
- Ge, L., Peng, J., Berbel, A., Madueño, F., & Chen, R. (2014). Regulation of Compound Leaf Development by PHANTASTICA in *Medicago truncatula*. *Plant Physiology*, 164, 216-228. doi:[10.1104/pp.113.229914](https://doi.org/10.1104/pp.113.229914)
- Geobiology. (2013). Lab 10 - Geometric morphometrics. *Wiley Online Library*.

- Gilbert, S. F. (2005). *Biología del desarrollo* (Séptima ed.). Buenos Aires: Editorial Médica Panamericana.
- Gilchrist, G., & Huey, R. (2004). Plastic and Genetic Variation in Wing Loading as a Function of Temperature Within and Among Parallel Clines in *Drosophila subobscura*. *Integrative and Comparative Biology*, 44(6), 461-470.
- Goodall, C. R. (1991). Procrustes methods in the statistical analysis of shape. *J. R. Statist. Soc. B*, 53, 285-339.
- Guo, Z., Lin, H., Chen, S., & Yang, Q. (2018). Altitudinal Patterns of Leaf Traits and Leaf Allometry in Bamboo *Pleioblastus amarus*. *Frontiers in Plant Science*, 9, 1110. doi:10.3389/fpls.2018.01110
- Hamilton, L. (1987). Tropical watershed forestry – aiming for greater accuracy. *AMBIO*, 16, 37-373.
- Hedberg, O. (1964). Features of afroalpine plant ecology. *Acta Phytogeografica Suecica*, 49, 1-144. Obtenido de <http://www.diva-portal.org/smash/get/diva2:565487/FULLTEXT01.pdf>
- Herzog, S., Martínez, R., Jørgensen, P., & Tiessen, H. (2011). *Climate Change and Biodiversity in the Tropical Andes*. (S. Herzog, R. Martínez, P. Jørgensen, & H. Tiessen, Edits.) Inter-American Institute for Global Change Research (IAI) and Scientific Committee on Problems of the Environment (SCOPE).
- Jackson, D. (Agosto de 1996). Plant morphogenesis: Designing leaves. *Current Biology*, 6(8), 917-919. doi:10.1016/S0960-9822(02)00625-5

- Jensen, R. J. (1990). Detecting shape variation in oak leaf morphology: a comparison of rotational-fit methods. *Am. J. Bot.*, 77, 1279-1293.
- Jensen, R. J., Ciofani, K. M., & Miramontes, L. C. (2002). Lines, outlines, and landmarks: morphometric analyses of leaves of *Acer rubrum*, *Acer saccharinum* (Aceraceae) and their hybrid. *Taxon*, 51, 475-492.
- Jolliffe, I. T. (2002). *Principal Component Analysis*. (Segunda ed.). New York: SpringerVerlag.
- Kendall, D. G. (1977). Diffusion of shape. *Advances in Applied Probability*, 9(3), 428-430.
- Kerr, M. S. (2004). *A phylogenetic and biogeographic analysis of Sanguisorbeae (Rosaceae), with emphasis on the Pleistocene radiation of the High Andean genus Polylepis. Tesis doctoral*. Maryland, U.S.A: University of Maryland.
- Kessler, M. (1995). *Polylepis-Wälder Boliviens: Taxa, Ökologie, Verbreitung und Geschichte*. Berlin: J.Cramer.
- Kessler, M. (2006). *Bosques de Polylepis*. Botánica Económica de los Andes Centrales.
- Kessler, M., Kühn, A., Solís Neffa, V., & Hensen, I. (2014). Complex geographical distribution of ploidy levels in *Polylepis australis* (Rosaceae), an endemic tree line species in Argentina. *International Journal of Plant Sciences*, 175, 955-961.
- Kim, M., McCormick, S., Timmermans, M., & Sinha, N. (2003a). The expression domain of PHANTASTICA determines leaflet placement in compound leaves. *Nature*, 424, 438-443. doi:10.1038/nature01820

- Kim, M., Pham, T., Hamidi, A., McCormick, S., Kuzoff, R., & Sinha, N. (2003b). Reduced leaf complexity in tomato wiry mutants suggests a role for PHAN and KNOX genes in generating compound leaves. *Development*, *130*, 4405-4415. doi:10.1242/dev.00655
- Kissling, W. D., Walls, R., Bowser, A., Jones, M. O., Kattge, J., Agosti, D., . . . Guralnick, R. (2018). Towards global data products of Essential Biodiversity Variables on species traits. *Nature Ecology & Evolution*, *2*, 1531–1540. Obtenido de <https://www.nature.com/articles/s41559-018-0667-3>
- Klingenberg, C. P. (2010). Evolution and development of shape: integrating quantitative approaches. *Nat. Rev. Genet.*, *XI*, 623– 635.
- Klingenberg, C. P. (2011). MORPHOJ: an integrated software package for geometric morphometric. *Molecular Ecology Resources*, *11*, 353–357.
- Klingenberg, C. P. (2013). Cranial integration and modularity: insights into evolution and development from morphometric data. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*, *24*(1), 43-58.
- Klingenberg, C. P., & McIntyre, G. S. (1998). Geometric morphometrics of developmental instability: analyzing patterns of fluctuating asymmetry with Procrustes methods. *Evolution*, *52*, 1363-1375.
- Klingenberg, C. P., & Monteiro, L. R. (2005). Distances and directions in multidimensional shape spaces: implications for morphometric applications. *Systematic Biology*, *54*, 678-688.

- Klingenberg, C. P., Barluenga, M., & Meyer, A. (2002). Shape analysis of symmetric structures: quantifying variation among individuals and asymmetry. *Evolution*, *56*, 1909-1920.
Obtenido de <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.0014-3820.2002.tb00117.x>
- Klingenberg, C. P., Duttke, S., Whelan, S., & Kim, M. (2012). Developmental plasticity, morphological variation and evolvability: a multilevel analysis of morphometric integration in the shape of compound leaves. *Journal of Evolutionary Biology*, *25*, 115-129.
- Koltai, H., & Bird, D. (2000). Epistatic repression of PHANTASTICA and class 1 KNOTTED genes is uncoupled in tomato. *Plant Journal*, *22*, 455-459. doi:10.1046/j.1365-313X.2000.00754.x
- Kristensen, T., Pertoldi, C., Anderesen, D., & Loeschcke, V. (2003). The use of fluctuating asymmetry and phenotypic variability as indicators of developmental instability: a test of a new method employing clonal organisms and high temperature stress. *Evolutionary ecology research*, *5*(1), 16.
- Langlade, N. B., Feng, X., Dransfield, T., Copsey, L., Hanna, A. I., & Thébaud, C. (2005). Evolution through genetically controlled allometry space. *Proc. Natl Acad. Sci.*, *102*, 10221-10226.
- Lattin, J., Carroll, J., & Green, P. (2003). *Analyzing multivariate data*. Pacific Grove: CA:Thomson Learning, Inc.
- Lele, S. R., & Richtsmeier, J. T. (2001). *An invariant approach to statistical analysis of shapes*. Florida: Chapman & Hall/CRC .

- Li, M., Jiang, Y., Wang, A., Li, X., Zhu, W., & Yan, C. (2018). Active summer carbon storage for winter persistence in trees at the cold alpine treeline. *Tree Physiol*, 38(9), 1345-1355. doi:10.1093/treephys/tpy020
- Lind, M., Ingvarsson, P., Johansson, H., Hall, D., & Johansson, F. (2011). Gene flow and selection on phenotypic plasticity in an island system of *Rana temporaria*. *Evolution*, 65(3), 684-697.
- Liria, J. (2016). Análisis morfométricos II: ACP, CVA/MANOVA, Regresión, EDMA, Filogenia. *IKIAM*, 39.
- López, J. (2015). Morfometría geométrica: el estudio de la forma y su aplicación en biología. *Universidad del Mar*, 19(2), 53-59.
- Manly, B. (1994). *Multivariate statistical methods: A primer*. Londres: Chapman & Hall/CRC.
- Mardia, K. V., Kent, J. T., & Bibby, J. M. (1979). *Multivariate Analysis*. London: Academic Press.
- Mendoza, W., & Cano, A. (2011). Diversidad del género *Polylepis* (Rosaceae, Sanguisorbeae) en los Andes peruanos. *Revista Peruana de Biología*, 18, 197-200.
- Ministerio del Ambiente del Ecuador. (Noviembre de 2016). *Estrategia Nacional de Biodiversidad 2015-2030* (Primera ed.). Quito, Ecuador. Obtenido de <http://maetransparente.ambiente.gob.ec/documentacion/WebAPs/Estrategia%20Nacional%20de%20Biodiversidad%202015-2030%20-%20CALIDAD%20WEB.pdf>

- Mishima, M., Ohmido, N., Fukui, M., & Yahara T. (2002). Trends in site-number change of rDNA loci during polyploid evolution in *Sanguisorba* (Rosaceae). *Chromosoma*, *110*, 550-558.
- Mitteroecker, P., & Gunz, P. (2009). Advances in Geometric Morphometrics. *Evolutionary Biology*, *36*, 235-247.
- Monteiro, L. R. (1999). Multivariate regression models and geometric morphometrics: the search for causal factors in the analysis of shape. *Systematic Biology*, *48*, 192-199. Obtenido de <https://www.jstor.org/stable/pdf/2585275.pdf>
- Morales, L. (2015). Estado actual del bosque de *Polylepis* y su eficiencia en la captura de CO₂ en la provincia Tarata, Departamento de Tacna. *Ciencia & Desarrollo*, *19*, 36-43. doi:2304-8891
- Purcell, J., Brelsford, A., & Kessler, M. (2004). The World's Highest Forest. *American Scientist*, *92*, 454-461.
- Quija-Lamina, P., Segovia-Salcedo, M., Jadán, M., & Proaño, K. (2010). Estandarización de la metodología para el conteo cromosómico en especies del género *Polylepis* en el Ecuador. *Revista Ecuatoriana de Medicina y Ciencias Biológicas*, *31*, 33-49.
- Rada, F., Azócar, A., Briceño, B., González, J., & García-Núñez, C. (1996). Carbon and Water Balance in *Polylepis sericea*, a Tropical Treeline Species. *S.A. Trees – Structure and Function*, *10*, 218-222. Obtenido de <http://www.ciencias.ula.ve/icae/publicaciones/ecofisiologia/pdf/rada1996.pdf>

- Read, Q., Moorhead, L., Swenson, N., Bailey, J., Sanders, N., & Fox, C. (2014). Convergent effects of elevation on functional leaf traits within and among species. *Functional Ecology*, 28(1), 37-45. doi:10.1111/1365-2435.12162
- Reninson, D., Cuyckens, A. E., Pacheco, S., Guzmán, G., Grau, H., Marcora, P., . . . Hensen, I. (2013). Distribución y estado de conservación de las poblaciones de árboles y arbustos del género *Polylepis* (Rosaceae) en las montañas de Argentina. *Ecología Austral*, 23, 27-36.
- Reninson, D., Hensen, I., & Cingolani, A. (2004). Anthropogenic soil degradation affects seed viability in *Polylepis australis* mountain forests of central Argentina. *Forest Ecology and Management*, 196, 327-333.
- Reninson, D., Suárez, R., & Cingolani, A. (2002). Efectos del fuego sobre un bosquecillo de *Polylepis australis* (Rosaceae) en las montañas de Córdoba, Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural*, 75(4), 719-727. doi:10.4067/S0716-078X2002000400007
- Rohlf, F. J. (2002). Geometric morphometrics and phylogeny. *Morphology, Shape and Phylogeny*, 64, 175-193.
- Rohlf, F. J., & Marcus, L. F. (1993). A revolution morphometrics. *Trends in Ecology & Evolution*, VIII(4), 129-132.
- Rohlf, F. J., & Slice, D. (1990). Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Systematic Zoology*, 39(1), 40-59.
- Romoleroux, K. (1996). Rosaceae. En G. Harling, & L. Andersson, *Flora of Ecuador* (págs. 71-89). Copenhagen, Denmark: Council for Nordic Publications in Botany.

- Schaefer, K., & Bookstein, F. L. (2009). Does geometric morphometrics serve the needs of plasticity research. *Journal of Bioscience*, *34*(4), 589-599.
- Schmidt-Lebuhn, A., Seltmann, P., & Kessler, M. (2007). Consequences of the pollination system on genetic structure and patterns of species distribution in the Andean genus *Polylepis* (Rosaceae): a comparative study. *Plant Systematics and Evolution Pl. Syst. Evol.*, *266*, 91–103.
- Schmidt-Lebuhn, A. N., Fuchs, J., Hertel, D., Hirsch, H., Toivonen, J., & Kessler, M. (2010). An Andean radiation: polyploidy in the tree genus *Polylepis* (Rosaceae, Sanguisorbeae). *Plant Biology*, *12*, 917–926.
- Schmidt-Lebuhn, A. N., Kessler, M., & Kumar, M. (2006). Promiscuity in the Andes: species relationships in *Polylepis* (Rosaceae, Sanguisorbeae) based on AFLP and morphology. *Systematic Botany*, *31*(3), 547-559.
- Schneider, C., Rasband, W., & Eliceiri, K. (2012). NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature methods*, 671-675. doi:10.1038/nmeth.2089
- Segovia-Salcedo, M. C. (2001). *Phenetic analyses of the genus Polylepis Ruiz&Pav., in three areas of diversification in Ecuador*. Ohio: Ohio University. Thesis of the degree Master of Science.
- Segovia-Salcedo, M. C. (2011). *Los riesgos de la reforestación de los páramos con especies exóticas: El caso de Polylepis racemosa*. Quito, Pichincha, Ecuador: Propuestas Andinas Páramo Número 4. Consorcio para el Desarrollo Sostenible de la Ecorregión Andina (CONDESAN), Proyecto Páramo Andino (PPA).

Segovia-Salcedo, M. C. (2014). *New insights into the evolutionary history of the complex Andean genus Polylepis (Rosaceae: Sanguisorbeae) and implications for conservation and management. PhD thesis.* Florida: University of Florida.

Segovia-Salcedo, M. C., Domic, A., Boza, T. E., & Kessler, M. (Abril de 2018). Situación taxonómica de las especies del género Polylepis. Implicancias para los estudios ecológicos, la conservación y la restauración de sus bosques. *Ecología Austral*, 28(1-bis), 188-201. doi:10.25260/EA.18.28.1.1.527

Segovia-Salcedo, M. C., Quija, P., Soltis, D., & Soltis, P. (2012). *Citogeography of Four Species of Polylepis (Rosaceae) in Ecuador and its Relevance to Conservation of Andean Forest.* Gainesville: University of Florida, Florida Museum of Natural History.

Servat, P., Mendoza, W., & Ochoa, J. (2002). Flora y fauna de cuatro bosques de Polylepis (Rosaceae) en la Cordillera del Vilcanota (Cusco, Perú). *Ecología Aplicada*, 1(1), 25-35. Obtenido de <http://www.redalyc.org/pdf/341/34100105.pdf>

Sessa, E. B. (2018). Polyploidy as a mechanism for surviving global change. *New Phytologist*, 221(1), 565–576. Obtenido de https://nph.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/nph.15513?fbclid=IwAR00jD34WIWdQF2QjUR8y07SgjcW0oy3_Ok-uk7ZyA6qG7FErC1jbJ5-vzY

Shuttleworth, M. (2018). *Grupo de control científico.* Recuperado el 20 de Diciembre de 2018, de <https://explorable.com/es/grupo-de-control-cientifico>

Simpson, B. B. (1979). A revision of the genus Polylepis (Rosaceae: Sanguisorbeae). *Smithsonian Contributions to Botany*, 43, 1-62.

- Simpson, B. B. (1986). Speciation and specialization of *Polylepis* in the Andes. En F. Vuillemier , & M. Monasterios , *High altitude tropical biogeography*. (págs. 304-316). England: Oxford University Press.
- Slice, D. E. (2007). Geometric morphometrics. *Annual Review of Anthropology*, 36, 261-281.
- Slice, D., Bookstein, F., Marcus, L., & Rohlf , F. J. (24 de Agosto de 2016). *A Glossary for Geometric Morphometrics*. Recuperado el 12 de Diciembre de 2018, de <http://life.bio.sunysb.edu/morph/glossary/gloss1.html>
- Smiet, F. (1987). Tropical watershed forestry under attack. *AMBIO*, 16, 156-158.
- Soltis, D. E., Visger, C. J., & Soltis, P. S. (2014). The polyploidy revolution then... and now: Stebbins revisited. *American Journal of Botany*, 101, 1057–1078.
doi:10.3732/ajb.1400178
- Soltis, P. S., Marchant, D. B., Peer, Y. V., & Soltis, D. E. (2015). Polyploidy and genome evolution in plants. *Genetics and Development*, 35, 119-125.
- Strauss, R. (2010). Discriminating groups of organisms. En A. Elewa, *Morphometrics for nonmorphometricians*. (págs. 73-91). Verlag Berlin Heidelberg: Springer. Obtenido de https://books.google.com.ec/books?id=JLY-xNUUtvIC&pg=PA73&lpg=PA73&dq=Discriminating+groups+of+organisms.+En+Morphometrics+for+nonmorphometricians,&source=bl&ots=sjoCgRsOvE&sig=xfzQsP5ON-jz01SLi_kS8RazGLA&hl=es-419&sa=X&ved=2ahUKEwj1msXo-KzfAhXJUt8KHV13B1

- Teich, I. (2012). *Análisis de la estructura genética espacial de especies arbóreas y su asociación con la variabilidad fenotípica y ambiental*. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales: Universidad de Buenos Aires. Obtenido de https://digital.bl.fcen.uba.ar/download/tesis/tesis_n5074_Teich.pdf
- Thompson, M. (1997). Survey of chromosome numbers in *Rubus* (Rosaceae:Rosoideae). . *Annals of the Missouri Botanical Garden* , 128-164.
- Toro Ibacache, M. V., Manriquez Soto, G., & Suazo Galdames, I. (2010). Morfometría Geométrica y el Estudio de las Formas Biológicas: De la Morfología Descriptiva a la Morfología Cuantitativa. *International Journal of Morphology*, 28(4), 977-990. doi:10.4067/S0717-95022010000400001
- Tosi, J. (1960). Zonas de vida natural en el Perú: Zona árida. *Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas de la OEA, Boletín Técnico.*, 5, 1-271.
- Tsukaya, H. (2005). Leaf shape: genetic controls and environmental factors. *International Journal Developmental Biology*, 49, 547-555. doi:10.1387/ijdb.041921ht
- Valbuena-Carabaña , M., González-Martínez , S. C., Sork, V., Collada, C., Soto, A., & Goicoechea, P. (2005). Gene flow and hybridisation in a mixed oak forest (*Quercus pyrenaica* Willd. and *Quercus petraea* (Matts.) Liebl.) in central Spain. *Heredity*, 95, 457–465.
- Van de Peer, Y., Mizrachi , E., & Marchal, K. (2017). The evolutionary significance of polyploidy. *Nature Reviews. Genetics*, 18, 411–424. doi:10.1038/nrg.2017.26

- Van der Molen, S. N., Martínez-Abadías, N., & González, R. (2007). *Introducción a la Morfometría Geométrica. Curso Teórico Práctico. Cuadernillo utilizado en el dictado del Curso de postgrado Introducción a la Morfometría Geométrica*. FCNyM-UNLP. MS .
- Van der Molen, S., & González, R. (2010). *Introducción a la Morfometría Geométrica. Curso Teórico-Práctico. CENPAT-CONICET*, 1-4.
- Viscosi, V., & Cardini, A. (2011). Leaf Morphology, Taxonomy and Geometric Morphometrics: A Simplified Protocol for Beginners. *Plos One*, 6(10), e25630. Obtenido de <https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0025630#s4>
- Viscosi, V., Lepais, O., Gerber, S., & Fortini, P. (2009). Leaf morphological analyses in four European oak species (*Quercus*) and their hybrids: a comparison of traditional and geometric morphometric methods. *Plant Biosyst.*(143), 564–574.
- Waites, R., & Hudson, A. (1995). Phantastica: a gene required for dorsoventrality of leaves in *Antirrhinum majus*. *Development*, 121, 2143-2154. Obtenido de <http://dev.biologists.org/content/121/7/2143.short>
- Weight, C., Parnham, D., & Waites, R. (2008). LeafAnalyser: a computational method for rapid and large-scale analyses of leaf shape variation. *Plant Journal*, 53, 578–586. doi:10.1111/j.1365-313X.2007.03330.x
- Wendel, J. (2015). The wondrous cycles of polyploidy in plants. *American Journal of Botany*, 102, 1753-1756.
- Whitehead, D. (1969). Wind Pollination in the Angiosperms; Evolutionary and Environmental Considerations. *Evolution*, 23, 28-35 .

Young, J. P., Dickinson, T. A., & Dengler, N. G. (1995). A morphometric analysis of heterophyllous leaf development in *Ranunculus flabellaris*. *International Journal of Plant Sciences*, 156(5), 590–602. Obtenido de <https://www.journals.uchicago.edu/doi/abs/10.1086/297281>

Zelditch, M. L., Swiderski, D. L., & Sheets, H. D. (2004). Geometric morphometrics for biologists: A primer. *Elsevier Academic Pres*.

Zelditch, M. L., Swiderski, D. L., & Sheets, H. D. (2012). *Geometric Morphometrics for Biologists: A Primer*. Oxford: Elsevier. Obtenido de https://books.google.com.ec/books?id=5DLZ41ALRTEC&pg=PA151&lpg=PA151&dq=difference+PCA+and+CVA&source=bl&ots=rUfgN8-1w5&sig=bmx_A4HaPOcVb-5KLO55KiqvhkY&hl=es&sa=X&ved=2ahUKEwiZw-CQq4_fAhUnneAKHdxND9YQ6AEwBXoECAQQAQ#v=onepage&q=difference%20PCA%20and%20CVA

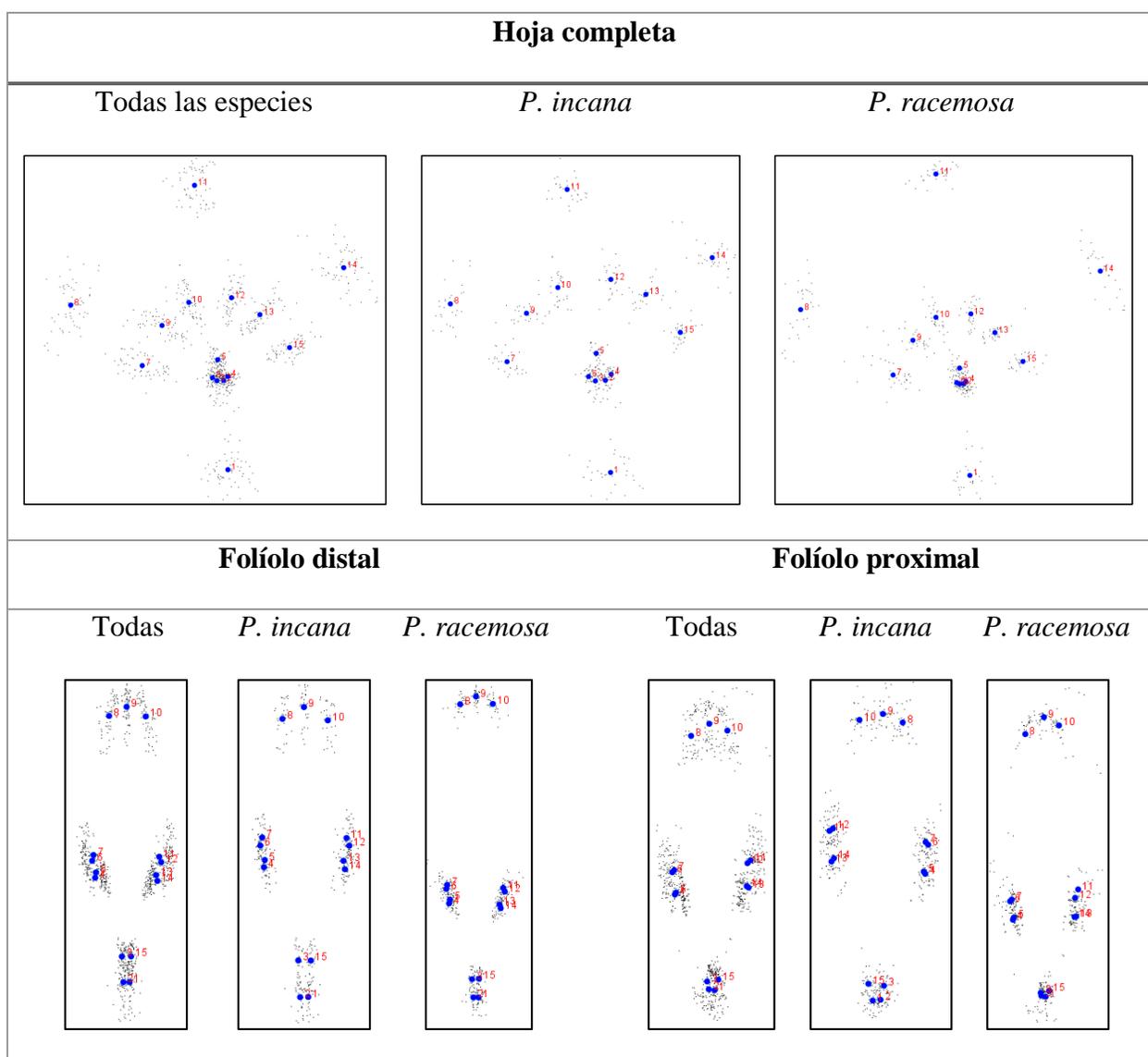
ANEXOS

ANEXO A: Gráficos de dispersión de hitos obtenidos en MorphoJ, resultado de la alineación de los especímenes.

ANEXO A1: Gráficos de dispersión de la población de Illinizas.

Tabla 2.

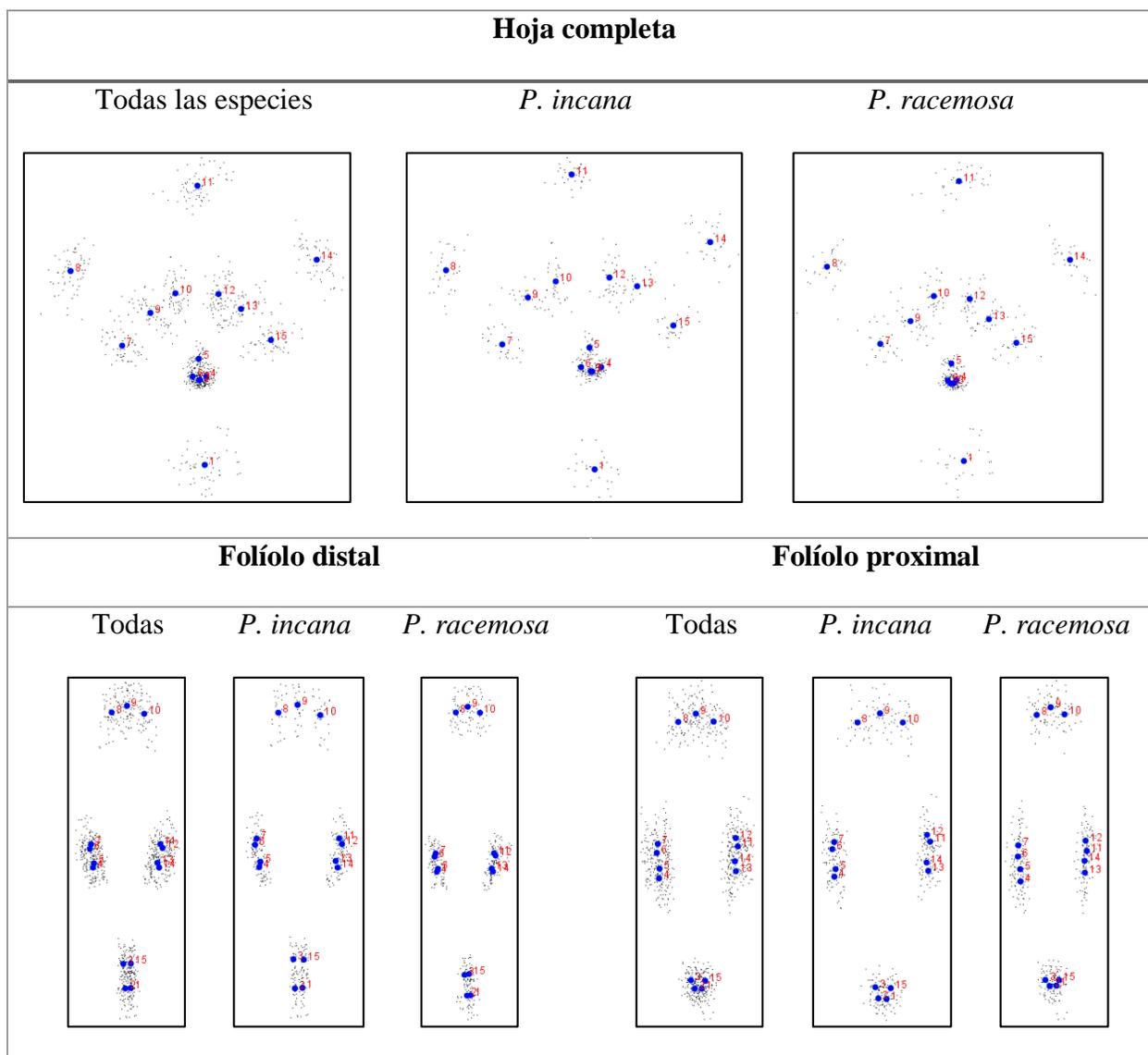
Alineación de los individuos de la población de Illinizas.



ANEXO A2: Gráficos de dispersión de la población de Oyacachi.

Tabla 3.

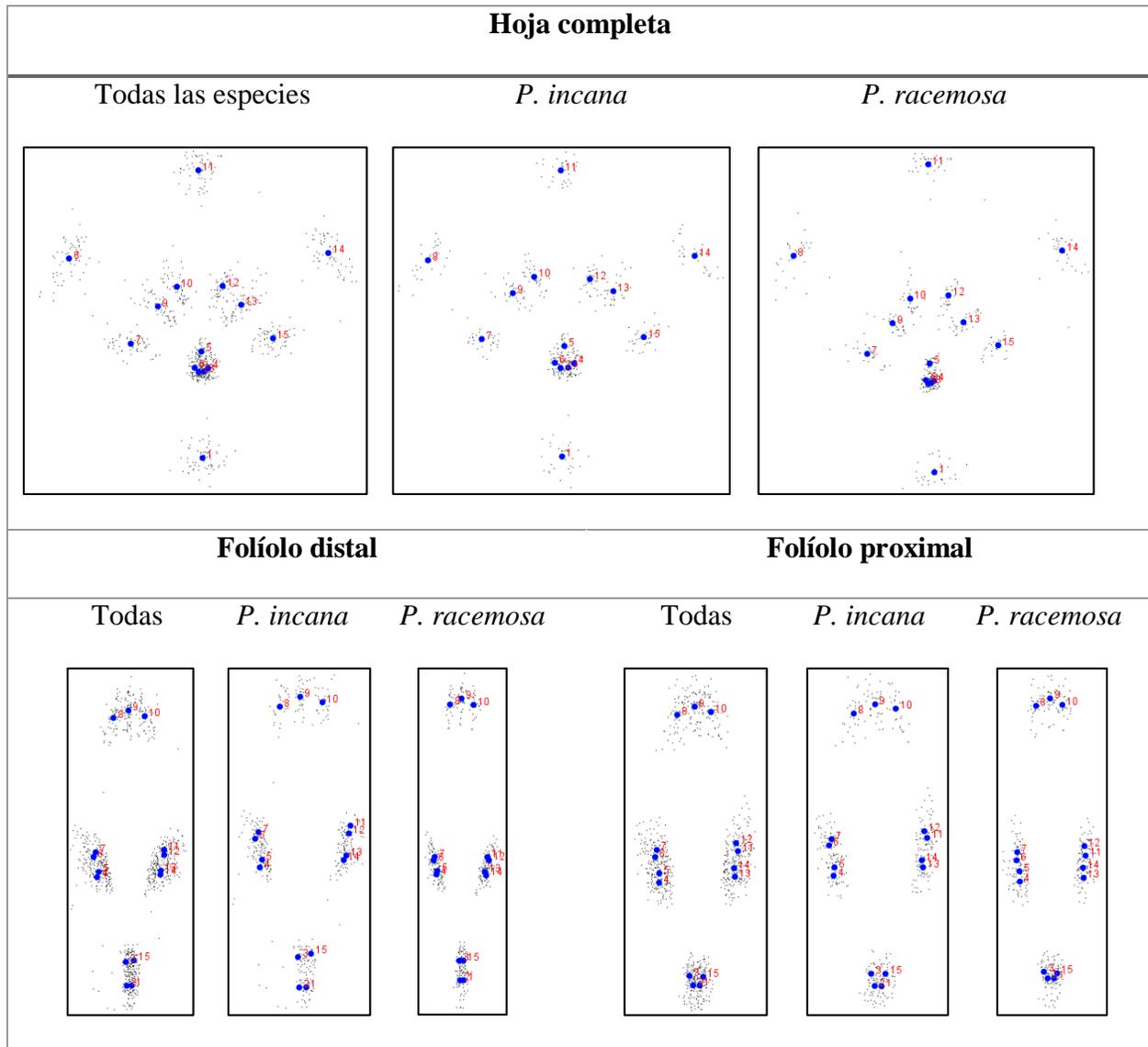
Alineación de los individuos de la población de Oyacachi.



ANEXO A3: Gráficos de dispersión de la población de Mojanda.

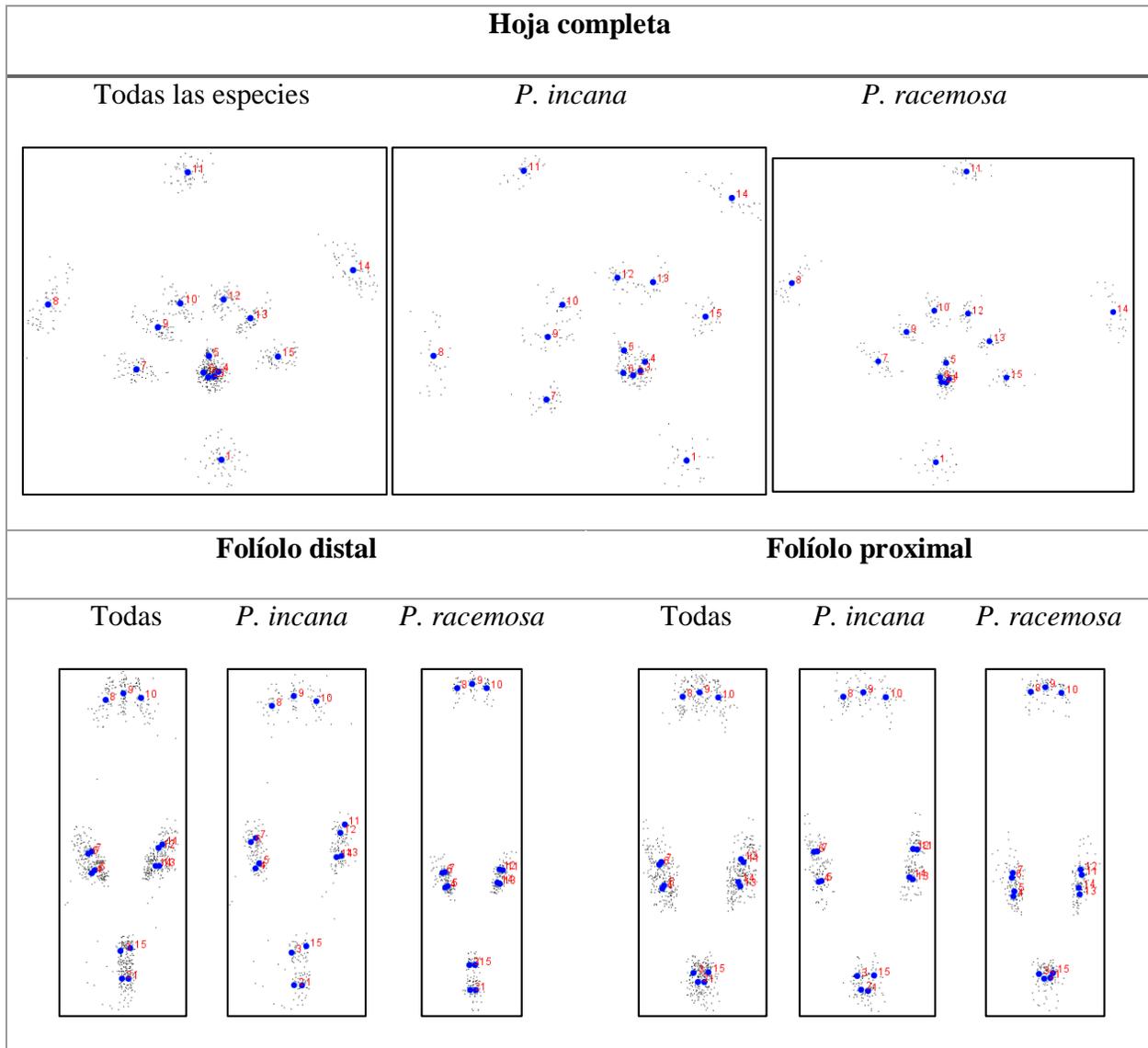
Tabla 4.

Alineación de los individuos de la población de Mojanda.



ANEXO A4: Gráficos de dispersión de la población de Papallacta.

Tabla 5.
Alineación de los individuos de la población de Papallacta.



ANEXO B: Resultados obtenidos en MorphoJ del *Á*lisis de Variantes Canónicas

ANEXO B1: *Á*lisis de Variantes Canónicas de la hoja completa, Población Illinizas

Tabla 6.

Análisis de Variantes Canónicas de la hoja completa, Población Illinizas.

| | | | |
|---|--------------|------------|--------------|
| Canonical Variate Analysis: CVA ...Hojas completas estado | | | |
| Dataset: Illinizas_hcompletasmodificado_todas | | | |
| Classification criterion: Estado | | | |
| Groups | Observations | | |
| 1. | Inc Junta | 15 | |
| 2. | Inc Pura | 15 | |
| 3. | Rac Junta | 15 | |
| 4. | Rac Pura | 15 | |
| Variation among groups, scaled by the inverse of the within-group variation | | | |
| | Eigenvalues | % Variance | Cumulative % |
| 1. | 44,90335464 | 92,665 | 92,665 |
| 2. | 2,00816819 | 4,144 | 96,810 |
| 3. | 1,54595329 | 3,190 | 100,000 |
| Mahalanobis distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | 3,8630 | | |
| Rac Junta | 11,8448 | 12,7105 | |
| Rac Pura | 13,6023 | 14,3657 | 3,9316 |
| <i>P-values</i> from permutation tests (10000 permutation rounds) for Mahalanobis distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | <.0001 | | |
| Rac Junta | <.0001 | <.0001 | |
| Rac Pura | <.0001 | <.0001 | <.0001 |
| Procrustes distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | 0,0657 | | |
| Rac Junta | 0,1759 | 0,2039 | |
| Rac Pura | 0,2407 | 0,2484 | 0,1359 |
| <i>P-values</i> from permutation tests (10000 permutation rounds) for Procrustes distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | 0,2981 | | |
| Rac Junta | 0,0002 | <.0001 | |
| Rac Pura | <.0001 | <.0001 | 0,0033 |

ANEXO B2: Análisis de Variantes Canónicas independiente de alometría de la hoja completa, Población Illinizas.

Tabla 7.

Análisis de Variantes Canónicas independiente de alometría de la hoja completa, Población Illinizas.

| | | | |
|---|--------------|------------|--------------|
| Canonical Variate Analysis: CVA ...regression | | | |
| Dataset: Regression_estado, results | | | |
| Classification criterion: Estado | | | |
| Groups | Observations | | |
| 1. | Inc Junta | 15 | |
| 2. | Inc Pura | 15 | |
| 3. | Rac Junta | 15 | |
| 4. | Rac Pura | 15 | |
| Variation among groups, scaled by the inverse of the within-group variation | | | |
| | Eigenvalues | % Variance | Cumulative % |
| 1. | 43,96655123 | 92,014 | 92,014 |
| 2. | 2,31028321 | 4,835 | 96,849 |
| 3. | 1,50582085 | 3,151 | 100,000 |
| Mahalanobis distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | 4,0944 | | |
| Rac Junta | 12,0208 | 12,4966 | |
| Rac Pura | 13,6448 | 13,9797 | 3,8093 |
| <i>P-values</i> from permutation tests (10000 permutation rounds) for Mahalanobis distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | <.0001 | | |
| Rac Junta | <.0001 | <.0001 | |
| Rac Pura | <.0001 | <.0001 | <.0001 |
| Procrustes distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | 0,0642 | | |
| Rac Junta | 0,2535 | 0,2719 | |
| Rac Pura | 0,2757 | 0,2851 | 0,1100 |
| <i>P-values</i> from permutation tests (10000 permutation rounds) for Procrustes distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | 0,3121 | | |
| Rac Junta | <.0001 | <.0001 | |
| Rac Pura | <.0001 | <.0001 | 0,0167 |

ANEXO B3: Análisis de Variantes Canónicas del folíolo distal, Población Illinizas
Tabla 8.
Análisis de Variantes Canónicas del folíolo distal, Población Illinizas.

| | | | |
|---|--------------|------------|--------------|
| Canonical Variate Analysis: CVA ...estado distal | | | |
| Dataset: distal_illinizas_inc_rac | | | |
| Classification criterion: Estado | | | |
| Groups | Observations | | |
| 1. | Inc Junta | 15 | |
| 2. | Inc Pura | 15 | |
| 3. | Rac Junta | 15 | |
| 4. | Rac Pura | 15 | |
| Variation among groups, scaled by the inverse of the within-group variation | | | |
| | Eigenvalues | % Variance | Cumulative % |
| 1. | 14,17641851 | 84,576 | 84,576 |
| 2. | 1,64073380 | 9,789 | 94,365 |
| 3. | 0,94453668 | 5,635 | 100,000 |
| Mahalanobis distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | 3,4710 | | |
| Rac Junta | 7,4400 | 7,3301 | |
| Rac Pura | 7,7897 | 7,8126 | 2,7312 |
| <i>P-values</i> from permutation tests (10000 permutation rounds) for Mahalanobis distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | <.0001 | | |
| Rac Junta | <.0001 | <.0001 | |
| Rac Pura | <.0001 | <.0001 | <.0001 |
| Procrustes distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | 0,0470 | | |
| Rac Junta | 0,2313 | 0,2652 | |
| Rac Pura | 0,2454 | 0,2788 | 0,0290 |
| <i>P-values</i> from permutation tests (10000 permutation rounds) for Procrustes distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | 0,4088 | | |
| Rac Junta | <.0001 | <.0001 | |
| Rac Pura | <.0001 | <.0001 | 0,4347 |

ANEXO B4: Análisis de Variantes Canónicas independiente de alometría del folíolo distal,**Población Illinizas.****Tabla 9.***Análisis de Variantes Canónicas independiente de alometría del folíolo distal, Población Illinizas*

| Canonical Variate Analysis: CVA ...regression | | | |
|---|--------------|------------|--------------|
| Dataset: Regression_estado, results | | | |
| Classification criterion: Estado | | | |
| Groups | Observations | | |
| 1. | Inc Junta | 15 | |
| 2. | Inc Pura | 15 | |
| 3. | Rac Junta | 15 | |
| 4. | Rac Pura | 15 | |
| Variation among groups, scaled by the inverse of the within-group variation | | | |
| | Eigenvalues | % Variance | Cumulative % |
| 1. | 20,65372570 | 85,714 | 85,714 |
| 2. | 1,83155074 | 7,601 | 93,315 |
| 3. | 1,61076916 | 6,685 | 100,000 |
| Mahalanobis distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | 3,5776 | | |
| Rac Junta | 8,0970 | 7,4546 | |
| Rac Pura | 10,5048 | 9,7648 | 4,4943 |
| <i>P-values</i> from permutation tests (10000 permutation rounds) for Mahalanobis distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | <.0001 | | |
| Rac Junta | <.0001 | <.0001 | |
| Rac Pura | <.0001 | <.0001 | <.0001 |
| Procrustes distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | 0,0472 | | |
| Rac Junta | 0,2077 | 0,2408 | |
| Rac Pura | 0,2125 | 0,2443 | 0,0298 |
| <i>P-values</i> from permutation tests (10000 permutation rounds) for Procrustes distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | 0,4116 | | |
| Rac Junta | <.0001 | <.0001 | |
| Rac Pura | <.0001 | <.0001 | 0,3992 |

ANEXO B5: Análisis de Variantes Canónicas del foliolo proximal, Población Illinizas
Tabla 10.
Análisis de Variantes Canónicas del foliolo proximal, Población Illinizas.

| | | | |
|---|--------------|------------|--------------|
| Canonical Variate Analysis: CVA ...estado | | | |
| Dataset: illinizas foliolo proximal | | | |
| Classification criterion: Estado | | | |
| Groups | Observations | | |
| 1. | Inc Junta | 15 | |
| 2. | Inc Pura | 15 | |
| 3. | Rac Junta | 15 | |
| 4. | Rac Pura | 15 | |
| Variation among groups, scaled by the inverse of the within-group variation | | | |
| | Eigenvalues | % Variance | Cumulative % |
| 1. | 28,08441518 | 91,864 | 91,864 |
| 2. | 1,76595308 | 5,776 | 97,640 |
| 3. | 0,72143688 | 2,360 | 100,000 |
| Mahalanobis distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | 4,0673 | | |
| Rac Junta | 11,0173 | 9,2918 | |
| Rac Pura | 11,5345 | 9,6620 | 2,4247 |
| <i>P-values</i> from permutation tests (10000 permutation rounds) for Mahalanobis distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | <.0001 | | |
| Rac Junta | <.0001 | <.0001 | |
| Rac Pura | <.0001 | <.0001 | 0,0002 |
| Procrustes distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | 0,0512 | | |
| Rac Junta | 0,2633 | 0,2743 | |
| Rac Pura | 0,2792 | 0,2919 | 0,0633 |
| <i>P-values</i> from permutation tests (10000 permutation rounds) for Procrustes distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | 0,4590 | | |
| Rac Junta | <.0001 | <.0001 | |
| Rac Pura | <.0001 | <.0001 | 0,5400 |

ANEXO B6: Análisis de Variantes Canónicas independiente de alometría del folíolo proximal, Población Illinizas.

Tabla 11.

Análisis de Variantes Canónicas independiente de alometría del folíolo proximal, Población Illinizas

| | | | |
|---|--------------|------------|--------------|
| Canonical Variate Analysis: CVA ...regression | | | |
| Dataset: Regression_estado, results | | | |
| Classification criterion: Estado | | | |
| Groups | Observations | | |
| 1. | Inc Junta | 15 | |
| 2. | Inc Pura | 15 | |
| 3. | Rac Junta | 15 | |
| 4. | Rac Pura | 15 | |
| Variation among groups, scaled by the inverse of the within-group variation | | | |
| | Eigenvalues | % Variance | Cumulative % |
| 1. | 27,26612194 | 91,977 | 91,977 |
| 2. | 1,72018727 | 5,803 | 97,780 |
| 3. | 0,65805790 | 2,220 | 100,000 |
| Mahalanobis distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | 4,2250 | | |
| Rac Junta | 11,0347 | 8,8544 | |
| Rac Pura | 11,6095 | 9,1502 | 2,4835 |
| <i>P-values</i> from permutation tests (10000 permutation rounds) for Mahalanobis distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | <.0001 | | |
| Rac Junta | <.0001 | <.0001 | |
| Rac Pura | <.0001 | <.0001 | 0,0001 |
| Procrustes distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | 0,0611 | | |
| Rac Junta | 0,1979 | 0,1695 | |
| Rac Pura | 0,2017 | 0,1605 | 0,0665 |
| <i>P-values</i> from permutation tests (10000 permutation rounds) for Procrustes distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | 0,2890 | | |
| Rac Junta | <.0001 | <.0001 | |
| Rac Pura | <.0001 | 0,0037 | 0,3947 |

ANEXO B7: Análisis de Variantes Canónicas de la hoja completa, Población Oyacachi
Tabla 12.
Análisis de Variantes Canónicas de la hoja completa, Población Oyacachi.

| Canonical Variate Analysis: CVA ...Hojas estado | | | |
|---|--------------|------------|--------------|
| Dataset: Oyacachi hojas completas | | | |
| Classification criterion: Estado | | | |
| Groups | Observations | | |
| 1. | Inc Junta | 15 | |
| 2. | Inc Pura | 15 | |
| 3. | Rac Junta | 15 | |
| 4. | Rac Pura | 15 | |
| Variation among groups, scaled by the inverse of the within-group variation | | | |
| | Eigenvalues | % Variance | Cumulative % |
| 1. | 41,06671843 | 75,372 | 75,372 |
| 2. | 12,16674647 | 22,330 | 97,703 |
| 3. | 1,25177125 | 2,297 | 100,000 |
| Mahalanobis distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | 15,8291 | | |
| Rac Junta | 8,5420 | 14,3223 | |
| Rac Pura | 8,3694 | 14,3375 | 3,0630 |
| <i>P-values</i> from permutation tests (10000 permutation rounds) for Mahalanobis distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | <.0001 | | |
| Rac Junta | <.0001 | <.0001 | |
| Rac Pura | <.0001 | <.0001 | <.0001 |
| Procrustes distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | 0,1665 | | |
| Rac Junta | 0,0833 | 0,1752 | |
| Rac Pura | 0,1345 | 0,2280 | 0,0886 |
| <i>P-values</i> from permutation tests (10000 permutation rounds) for Procrustes distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | <.0001 | | |
| Rac Junta | 0,0415 | <.0001 | |
| Rac Pura | 0,0001 | <.0001 | 0,1012 |

ANEXO B8: Análisis de Variantes Canónicas independiente de alometría de la hoja completa, Población Oyacachi.

Tabla 13.

Análisis de Variantes Canónicas independiente de alometría de la hoja completa, Población Oyacachi.

| | | | |
|---|--------------|------------|--------------|
| Canonical Variate Analysis: CVA ...regression | | | |
| Dataset: Regression_estado, results | | | |
| Classification criterion: Estado | | | |
| Groups | Observations | | |
| 1. | Inc Junta | 15 | |
| 2. | Inc Pura | 15 | |
| 3. | Rac Junta | 15 | |
| 4. | Rac Pura | 15 | |
| Variation among groups, scaled by the inverse of the within-group variation | | | |
| | Eigenvalues | % Variance | Cumulative % |
| 1. | 41,04209973 | 76,475 | 76,475 |
| 2. | 11,07482296 | 20,636 | 97,111 |
| 3. | 1,55064340 | 2,889 | 100,000 |
| Mahalanobis distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | 15,8386 | | |
| Rac Junta | 7,9834 | 14,0678 | |
| Rac Pura | 8,3027 | 14,4281 | 3,4396 |
| <i>P-values</i> from permutation tests (10000 permutation rounds) for Mahalanobis distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | <.0001 | | |
| Rac Junta | <.0001 | <.0001 | |
| Rac Pura | <.0001 | <.0001 | <.0001 |
| Procrustes distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | 0,1658 | | |
| Rac Junta | 0,1127 | 0,1769 | |
| Rac Pura | 0,1852 | 0,2508 | 0,0934 |
| <i>P-values</i> from permutation tests (10000 permutation rounds) for Procrustes distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | <.0001 | | |
| Rac Junta | 0,0010 | <.0001 | |
| Rac Pura | <.0001 | <.0001 | 0,0715 |

ANEXO B9: Análisis de Variantes Canónicas del foliolo distal, Población Oyacachi
Tabla 14.
Análisis de Variantes Canónicas del foliolo distal, Población Oyacachi.

| | | | |
|---|--------------|------------|--------------|
| Canonical Variate Analysis: CVA ...estado | | | |
| Dataset: Oyacachi foliolo distal completo | | | |
| Classification criterion: Estado | | | |
| Groups | Observations | | |
| 1. | Inc Junta | 15 | |
| 2. | Inc Pura | 15 | |
| 3. | Rac Junta | 15 | |
| 4. | Rac Pura | 15 | |
| Variation among groups, scaled by the inverse of the within-group variation | | | |
| | Eigenvalues | % Variance | Cumulative % |
| 1. | 33,41606190 | 92,319 | 92,319 |
| 2. | 2,26378883 | 6,254 | 98,573 |
| 3. | 0,51653919 | 1,427 | 100,000 |
| Mahalanobis distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc pura | 6,8698 | | |
| Rac junta | 8,1020 | 13,5217 | |
| Rac pura | 8,1361 | 13,1827 | 2,2092 |
| <i>P-values</i> from permutation tests (10000 permutation rounds) for Mahalanobis distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | <.0001 | | |
| Rac Junta | <.0001 | <.0001 | |
| Rac Pura | <.0001 | <.0001 | 0,0062 |
| Procrustes distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc pura | 0,0931 | | |
| Rac junta | 0,1043 | 0,1467 | |
| Rac pura | 0,0822 | 0,1452 | 0,0452 |
| <i>P-values</i> from permutation tests (10000 permutation rounds) for Procrustes distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc pura | 0,0861 | | |
| Rac junta | 0,0250 | 0,0019 | |
| Rac pura | 0,0960 | 0,0026 | 0,3496 |

ANEXO B10: Análisis de Variantes Canónicas independiente de alometría del folíolo distal,**Población Oyacachi.****Tabla 15.**

Análisis de Variantes Canónicas independiente de alometría del folíolo distal, Población Oyacachi

| | | | |
|---|--------------|------------|--------------|
| Canonical Variate Analysis: CVA ...regression | | | |
| Dataset: Regression_estado, results | | | |
| Classification criterion: Estado | | | |
| Groups | Observations | | |
| 1. | Inc Junta | 15 | |
| 2. | Inc Pura | 15 | |
| 3. | Rac Junta | 15 | |
| 4. | Rac Pura | 15 | |
| Variation among groups, scaled by the inverse of the within-group variation | | | |
| | Eigenvalues | % Variance | Cumulative % |
| 1. | 29,69150746 | 90,956 | 90,956 |
| 2. | 2,35523892 | 7,215 | 98,171 |
| 3. | 0,59708995 | 1,829 | 100,000 |
| Mahalanobis distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc pura | 6,8543 | | |
| Rac junta | 7,4111 | 12,8503 | |
| Rac pura | 7,5994 | 12,5038 | 2,5201 |
| <i>P-values</i> from permutation tests (10000 permutation rounds) for Mahalanobis distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | <.0001 | | |
| Rac Junta | <.0001 | <.0001 | |
| Rac Pura | <.0001 | <.0001 | 0,0001 |
| Procrustes distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc pura | 0,0994 | | |
| Rac junta | 0,0671 | 0,1524 | |
| Rac pura | 0,0912 | 0,1824 | 0,0582 |
| <i>P-values</i> from permutation tests (10000 permutation rounds) for Procrustes distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc pura | 0,0661 | | |
| Rac junta | 0,1681 | 0,0026 | |
| Rac pura | 0,0612 | 0,0005 | 0,2080 |

ANEXO B11: Análisis de Variantes Canónicas del folíolo proximal, Población Oyacachi.
Tabla 16.
Análisis de Variantes Canónicas del folíolo proximal, Población Oyacachi.

| | | | |
|---|--------------|------------|--------------|
| Canonical Variate Analysis: CVA ...estado | | | |
| Dataset: Oyacachi folíolo proximal completo | | | |
| Classification criterion: Estado | | | |
| Groups | Observations | | |
| 1. | Inc Junta | 15 | |
| 2. | Inc Pura | 15 | |
| 3. | Rac Junta | 15 | |
| 4. | Rac Pura | 15 | |
| Variation among groups, scaled by the inverse of the within-group variation | | | |
| | Eigenvalues | % Variance | Cumulative % |
| 1. | 35,68999626 | 91,950 | 91,950 |
| 2. | 2,51029357 | 6,467 | 98,418 |
| 3. | 0,61408208 | 1,582 | 100,000 |
| Mahalanobis distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | 10,9365 | | |
| Rac Junta | 5,7271 | 14,5330 | |
| Rac Pura | 4,6859 | 13,7169 | 2,4293 |
| <i>P-values</i> from permutation tests (10000 permutation rounds) for Mahalanobis distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | <.0001 | | |
| Rac Junta | <.0001 | <.0001 | |
| Rac Pura | <.0001 | <.0001 | 0,0015 |
| Procrustes distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | 0,0671 | | |
| Rac Junta | 0,1018 | 0,1486 | |
| Rac Pura | 0,1040 | 0,1559 | 0,0920 |
| <i>P-values</i> from permutation tests (10000 permutation rounds) for Procrustes distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | 0,2153 | | |
| Rac Junta | 0,0613 | 0,0020 | |
| Rac Pura | 0,0272 | 0,0001 | 0,1467 |

ANEXO B12: Análisis de Variantes Canónicas independiente de alometría del folíolo proximal, Población Oyacachi.

Tabla 17.

Análisis de Variantes Canónicas independiente de alometría del folíolo proximal, Población Oyacachi.

| | | | |
|---|--------------|------------|--------------|
| Canonical Variate Analysis: CVA ...regression | | | |
| Dataset: Regression_estado, results | | | |
| Classification criterion: Estado | | | |
| Groups | Observations | | |
| 1. | Inc Junta | 15 | |
| 2. | Inc Pura | 15 | |
| 3. | Rac Junta | 15 | |
| 4. | Rac Pura | 15 | |
| Variation among groups, scaled by the inverse of the within-group variation | | | |
| | Eigenvalues | % Variance | Cumulative % |
| 1. | 51,84848424 | 91,232 | 91,232 |
| 2. | 4,02608267 | 7,084 | 98,316 |
| 3. | 0,95712925 | 1,684 | 100,000 |
| Mahalanobis distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | 11,4446 | | |
| Rac Junta | 7,8290 | 17,0553 | |
| Rac Pura | 8,1297 | 17,0872 | 2,7323 |
| <i>P-values</i> from permutation tests (10000 permutation rounds) for Mahalanobis distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | <.0001 | | |
| Rac Junta | <.0001 | <.0001 | |
| Rac Pura | <.0001 | <.0001 | <.0001 |
| Procrustes distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | 0,0672 | | |
| Rac Junta | 0,0978 | 0,1458 | |
| Rac Pura | 0,0945 | 0,1490 | 0,0914 |
| <i>P-values</i> from permutation tests (10000 permutation rounds) for Procrustes distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | 0,2185 | | |
| Rac Junta | 0,0787 | 0,0025 | |
| Rac Pura | 0,0473 | 0,0002 | 0,1470 |

ANEXO B13: Análisis de Variantes Canónicas de la hoja completa, Población Mojanda.
Tabla 18.
Análisis de Variantes Canónicas de la hoja completa, Población Mojanda.

| | | | |
|---|--------------|------------|--------------|
| Canonical Variate Analysis: CVA ...Hojas estado | | | |
| Dataset: Mojanda hojas completas | | | |
| Classification criterion: Estado | | | |
| Groups | Observations | | |
| 1. | Inc Junta | 15 | |
| 2. | Inc Pura | 15 | |
| 3. | Rac Junta | 15 | |
| 4. | Rac Pura | 15 | |
| Variation among groups, scaled by the inverse of the within-group variation | | | |
| | Eigenvalues | % Variance | Cumulative % |
| 1. | 26,67322048 | 77,804 | 77,804 |
| 2. | 6,07165407 | 17,711 | 95,515 |
| 3. | 1,53768958 | 4,485 | 100,000 |
| Mahalanobis distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | 6,7708 | | |
| Rac Junta | 10,6420 | 11,5976 | |
| Rac Pura | 9,2356 | 10,8849 | 3,8180 |
| <i>P-values</i> from permutation tests (10000 permutation rounds) for Mahalanobis distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | <.0001 | | |
| Rac Junta | <.0001 | <.0001 | |
| Rac Pura | <.0001 | <.0001 | <.0001 |
| Procrustes distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | 0,1525 | | |
| Rac Junta | 0,1809 | 0,1510 | |
| Rac Pura | 0,1937 | 0,1585 | 0,0639 |
| <i>P-values</i> from permutation tests (10000 permutation rounds) for Procrustes distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | <.0001 | | |
| Rac Junta | <.0001 | 0,0002 | |
| Rac Pura | <.0001 | 0,0007 | 0,3357 |

ANEXO B14: Análisis de Variantes Canónicas independiente de alometría de la hoja completa, Población Mojanda.

Tabla 19.

Análisis de Variantes Canónicas independiente de alometría de la hoja completa, Población Mojanda.

| | | | |
|---|--------------|------------|--------------|
| Canonical Variate Analysis: CVA ...regression | | | |
| Dataset: Regression_estado, results | | | |
| Classification criterion: Estado | | | |
| Groups | Observations | | |
| 1. | Inc Junta | 15 | |
| 2. | Inc Pura | 15 | |
| 3. | Rac Junta | 15 | |
| 4. | Rac Pura | 15 | |
| Variation among groups, scaled by the inverse of the within-group variation | | | |
| | Eigenvalues | % Variance | Cumulative % |
| 1. | 24,85282009 | 73,810 | 73,810 |
| 2. | 6,78868750 | 20,162 | 93,971 |
| 3. | 2,02998951 | 6,029 | 100,000 |
| Mahalanobis distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | 7,1457 | | |
| Rac Junta | 10,3938 | 10,9010 | |
| Rac Pura | 9,8077 | 10,6304 | 3,9634 |
| <i>P-values</i> from permutation tests (10000 permutation rounds) for Mahalanobis distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | <.0001 | | |
| Rac Junta | <.0001 | <.0001 | |
| Rac Pura | <.0001 | <.0001 | <.0001 |
| Procrustes distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | 0,1547 | | |
| Rac Junta | 0,1972 | 0,1560 | |
| Rac Pura | 0,1996 | 0,1538 | 0,0653 |
| <i>P-values</i> from permutation tests (10000 permutation rounds) for Procrustes distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | <.0001 | | |
| Rac Junta | <.0001 | <.0001 | |
| Rac Pura | <.0001 | <.0001 | 0,2540 |

ANEXO B15: Análisis de Variantes Canónicas del folíolo distal, Población Mojanda.
Tabla 20.
Análisis de Variantes Canónicas del folíolo distal, Población Mojanda.

| | | | |
|---|--------------|------------|--------------|
| Canonical Variate Analysis: CVA ...estado | | | |
| Dataset: Mojanda foliolo distal completo | | | |
| Classification criterion: Estado | | | |
| Groups | Observations | | |
| 1. | Inc Junta | 15 | |
| 2. | Inc Pura | 15 | |
| 3. | Rac Junta | 15 | |
| 4. | Rac Pura | 15 | |
| Variation among groups, scaled by the inverse of the within-group variation | | | |
| | Eigenvalues | % Variance | Cumulative % |
| 1. | 56,62826647 | 77,569 | 77,569 |
| 2. | 15,31961368 | 20,985 | 98,554 |
| 3. | 1,05546091 | 1,446 | 100,000 |
| Mahalanobis distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | 14,3129 | | |
| Rac Junta | 10,6117 | 17,5186 | |
| Rac Pura | 11,2825 | 18,1678 | 2,9072 |
| <i>P-values</i> from permutation tests (10000 permutation rounds) for Mahalanobis distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | <.0001 | | |
| Rac Junta | <.0001 | <.0001 | |
| Rac Pura | <.0001 | <.0001 | <.0001 |
| Procrustes distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | 0,0869 | | |
| Rac Junta | 0,1505 | 0,1677 | |
| Rac Pura | 0,2021 | 0,2216 | 0,0880 |
| <i>P-values</i> from permutation tests (10000 permutation rounds) for Procrustes distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | 0,0330 | | |
| Rac Junta | 0,0007 | 0,0001 | |
| Rac Pura | <.0001 | <.0001 | 0,0369 |

ANEXO B16: Análisis de Variantes Canónicas independiente de alometría del folíolo distal,

Población Mojanda.

Tabla 21.

Análisis de Variantes Canónicas independiente de alometría del folíolo distal, Población Mojanda.

| | | | |
|---|--------------|------------|--------------|
| Canonical Variate Analysis: CVA ...regression | | | |
| Dataset: Regression_estado, results | | | |
| Classification criterion: Estado | | | |
| Groups | Observations | | |
| 1. | Inc Junta | 15 | |
| 2. | Inc Pura | 15 | |
| 3. | Rac Junta | 15 | |
| 4. | Rac Pura | 15 | |
| Variation among groups, scaled by the inverse of the within-group variation | | | |
| | Eigenvalues | % Variance | Cumulative % |
| 1. | 52,33876820 | 71,047 | 71,047 |
| 2. | 20,02006874 | 27,176 | 98,224 |
| 3. | 1,30849865 | 1,776 | 100,000 |
| Mahalanobis distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | 15,3562 | | |
| Rac Junta | 11,5383 | 16,8723 | |
| Rac Pura | 11,4109 | 17,4888 | 3,2269 |
| <i>P-values</i> from permutation tests (10000 permutation rounds) for Mahalanobis distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | <.0001 | | |
| Rac Junta | <.0001 | <.0001 | |
| Rac Pura | <.0001 | <.0001 | <.0001 |
| Procrustes distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | 0,0800 | | |
| Rac Junta | 0,1424 | 0,1769 | |
| Rac Pura | 0,1859 | 0,2212 | 0,0887 |
| <i>P-values</i> from permutation tests (10000 permutation rounds) for Procrustes distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | 0,0609 | | |
| Rac Junta | 0,0003 | <.0001 | |
| Rac Pura | <.0001 | <.0001 | 0,0328 |

ANEXO B17: Análisis de Variantes Canónicas del folíolo proximal, Población Mojanda.
Tabla 22.
Análisis de Variantes Canónicas del folíolo proximal, Población Mojanda.

| | | | |
|---|--------------|------------|--------------|
| Canonical Variate Analysis: CVA ...estado | | | |
| Dataset: Mojanda foliolo proximal completo | | | |
| Classification criterion: Estado | | | |
| Groups | Observations | | |
| 1. | Inc Junta | 15 | |
| 2. | Inc Pura | 15 | |
| 3. | Rac Junta | 15 | |
| 4. | Rac Pura | 15 | |
| Variation among groups, scaled by the inverse of the within-group variation | | | |
| | Eigenvalues | % Variance | Cumulative % |
| 1. | 55,00785496 | 88,223 | 88,223 |
| 2. | 6,44724283 | 10,340 | 98,563 |
| 3. | 0,89567312 | 1,437 | 100,000 |
| Mahalanobis distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | 18,2582 | | |
| Rac Junta | 6,3365 | 16,3189 | |
| Rac Pura | 6,7871 | 15,4148 | 2,7577 |
| <i>P-values</i> from permutation tests (10000 permutation rounds) for Mahalanobis distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | <.0001 | | |
| Rac Junta | <.0001 | <.0001 | |
| Rac Pura | <.0001 | <.0001 | <.0001 |
| Procrustes distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | 0,1822 | | |
| Rac Junta | 0,1830 | 0,1034 | |
| Rac Pura | 0,2329 | 0,0876 | 0,0802 |
| <i>P-values</i> from permutation tests (10000 permutation rounds) for Procrustes distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | <.0001 | | |
| Rac Junta | <.0001 | 0,0169 | |
| Rac Pura | <.0001 | 0,0143 | 0,1064 |

ANEXO B18: Análisis de Variantes Canónicas independiente de alometría del folíolo proximal, Población Mojanda.

Tabla 23.

Análisis de Variantes Canónicas independiente de alometría del folíolo proximal, Población Mojanda.

| | | | |
|---|--------------|------------|--------------|
| Canonical Variate Analysis: CVA ...regression | | | |
| Dataset: Regression_estado, results | | | |
| Classification criterion: Estado | | | |
| Groups | Observations | | |
| 1. | Inc Junta | 15 | |
| 2. | Inc Pura | 15 | |
| 3. | Rac Junta | 15 | |
| 4. | Rac Pura | 15 | |
| Variation among groups, scaled by the inverse of the within-group variation | | | |
| | Eigenvalues | % Variance | Cumulative % |
| 1. | 64,40254087 | 82,260 | 82,260 |
| 2. | 13,00144243 | 16,606 | 98,866 |
| 3. | 0,88745351 | 1,134 | 100,000 |
| Mahalanobis distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | 18,4111 | | |
| Rac Junta | 8,4529 | 18,7196 | |
| Rac Pura | 8,8526 | 17,9543 | 2,7543 |
| <i>P-values</i> from permutation tests (10000 permutation rounds) for Mahalanobis distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | <.0001 | | |
| Rac Junta | <.0001 | <.0001 | |
| Rac Pura | <.0001 | <.0001 | <.0001 |
| Procrustes distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | 0,1695 | | |
| Rac Junta | 0,0779 | 0,1319 | |
| Rac Pura | 0,1430 | 0,0897 | 0,0814 |
| <i>P-values</i> from permutation tests (10000 permutation rounds) for Procrustes distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | <.0001 | | |
| Rac Junta | 0,1146 | 0,0023 | |
| Rac Pura | 0,0002 | 0,0040 | 0,0908 |

ANEXO B19: Análisis de Variantes Canónicas de la hoja completa, Población Papallacta.
Tabla 24.
Análisis de Variantes Canónicas de la hoja completa, Población Papallacta.

| | | | |
|---|--------------|------------|--------------|
| Canonical Variate Analysis: CVA ...Hojas estado | | | |
| Dataset: Papallacta hojas completas completo | | | |
| Classification criterion: Estado | | | |
| Groups | Observations | | |
| 1. | Inc Junta | 15 | |
| 2. | Inc Pura | 15 | |
| 3. | Rac Junta | 15 | |
| 4. | Rac Pura | 15 | |
| Variation among groups, scaled by the inverse of the within-group variation | | | |
| | Eigenvalues | % Variance | Cumulative % |
| 1. | 26,19780025 | 93,149 | 93,149 |
| 2. | 1,38457825 | 4,923 | 98,072 |
| 3. | 0,54221129 | 1,928 | 100,000 |
| Mahalanobis distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | 3,3337 | | |
| Rac Junta | 9,5605 | 10,4275 | |
| Rac Pura | 9,6213 | 10,5817 | 2,0498 |
| <i>P-values</i> from permutation tests (10000 permutation rounds) for Mahalanobis distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | <.0001 | | |
| Rac Junta | <.0001 | <.0001 | |
| Rac Pura | <.0001 | <.0001 | 0,0975 |
| Procrustes distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | 0,0632 | | |
| Rac Junta | 0,1328 | 0,1389 | |
| Rac Pura | 0,1317 | 0,1479 | 0,0474 |
| <i>P-values</i> from permutation tests (10000 permutation rounds) for Procrustes distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | 0,1814 | | |
| Rac Junta | <.0001 | 0,0002 | |
| Rac Pura | <.0001 | <.0001 | 0,3851 |

ANEXO B20: Análisis de Variantes Canónicas independiente de alometría de la hoja completa, Población Papallacta.

Tabla 25.

Análisis de Variantes Canónicas independiente de alometría de la hoja completa, Población Papallacta.

| | | | |
|---|--------------|------------|--------------|
| Canonical Variate Analysis: CVA ...regression | | | |
| Dataset: Regression_estado, results | | | |
| Classification criterion: Estado | | | |
| Groups | Observations | | |
| 1. | Inc Junta | 15 | |
| 2. | Inc Pura | 15 | |
| 3. | Rac Junta | 15 | |
| 4. | Rac Pura | 15 | |
| Variation among groups, scaled by the inverse of the within-group variation | | | |
| | Eigenvalues | % Variance | Cumulative % |
| 1. | 26,34433126 | 93,388 | 93,388 |
| 2. | 1,14498496 | 4,059 | 97,447 |
| 3. | 0,72025804 | 2,553 | 100,000 |
| Mahalanobis distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | 3,1322 | | |
| Rac Junta | 9,0965 | 10,4730 | |
| Rac Pura | 9,5095 | 11,0414 | 2,5844 |
| <i>P-values</i> from permutation tests (10000 permutation rounds) for Mahalanobis distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | <.0001 | | |
| Rac Junta | <.0001 | <.0001 | |
| Rac Pura | <.0001 | <.0001 | 0,0001 |
| Procrustes distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | 0,0538 | | |
| Rac Junta | 0,1322 | 0,1521 | |
| Rac Pura | 0,1541 | 0,1802 | 0,0599 |
| <i>P-values</i> from permutation tests (10000 permutation rounds) for Procrustes distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | 0,3277 | | |
| Rac Junta | <.0001 | <.0001 | |
| Rac Pura | <.0001 | <.0001 | 0,1259 |

ANEXO B21: Análisis de Variantes Canónicas del folíolo distal, Población Papallacta.
Tabla 26.
Análisis de Variantes Canónicas del folíolo distal, Población Papallacta.

| | | | |
|---|--------------|------------|--------------|
| Canonical Variate Analysis: CVA ...estado | | | |
| Dataset: Papallacta folíolo distal completo | | | |
| Classification criterion: Estado | | | |
| Groups | Observations | | |
| 1. | Inc Junta | 15 | |
| 2. | Inc Pura | 15 | |
| 3. | Rac Junta | 15 | |
| 4. | Rac Pura | 15 | |
| Variation among groups, scaled by the inverse of the within-group variation | | | |
| | Eigenvalues | % Variance | Cumulative % |
| 1. | 23,96409179 | 89,582 | 89,582 |
| 2. | 2,24898792 | 8,407 | 97,989 |
| 3. | 0,53783560 | 2,011 | 100,000 |
| Mahalanobis distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | 3,9535 | | |
| Rac Junta | 9,4327 | 9,9053 | |
| Rac Pura | 9,2990 | 10,2239 | 2,4000 |
| <i>P-values</i> from permutation tests (10000 permutation rounds) for Mahalanobis distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | <.0001 | | |
| Rac Junta | <.0001 | <.0001 | |
| Rac Pura | <.0001 | <.0001 | 0,0017 |
| Procrustes distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | 0,0741 | | |
| Rac Junta | 0,1872 | 0,2291 | |
| Rac Pura | 0,1882 | 0,2331 | 0,0176 |
| <i>P-values</i> from permutation tests (10000 permutation rounds) for Procrustes distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | 0,1512 | | |
| Rac Junta | <.0001 | <.0001 | |
| Rac Pura | <.0001 | <.0001 | 0,7030 |

ANEXO B22: Análisis de Variantes Canónicas independiente de alometría del folíolo distal,

Población Papallacta.

Tabla 27.

Análisis de Variantes Canónicas independiente de alometría del folíolo distal, Población Papallacta.

| | | | |
|---|--------------|------------|--------------|
| Canonical Variate Analysis: CVA ...regression | | | |
| Dataset: Regression_estado, results | | | |
| Classification criterion: Estado | | | |
| Groups | Observations | | |
| 1. | Inc Junta | 15 | |
| 2. | Inc Pura | 15 | |
| 3. | Rac Junta | 15 | |
| 4. | Rac Pura | 15 | |
| Variation among groups, scaled by the inverse of the within-group variation | | | |
| | Eigenvalues | % Variance | Cumulative % |
| 1. | 20,85780404 | 86,018 | 86,018 |
| 2. | 2,49914864 | 10,307 | 96,324 |
| 3. | 0,89128642 | 3,676 | 100,000 |
| Mahalanobis distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | 4,3018 | | |
| Rac Junta | 8,8864 | 9,2558 | |
| Rac Pura | 8,9516 | 9,5746 | 2,6758 |
| <i>P-values</i> from permutation tests (10000 permutation rounds) for Mahalanobis distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | <.0001 | | |
| Rac Junta | <.0001 | <.0001 | |
| Rac Pura | <.0001 | <.0001 | <.0001 |
| Procrustes distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | 0,0911 | | |
| Rac Junta | 0,1602 | 0,1895 | |
| Rac Pura | 0,1780 | 0,1984 | 0,0405 |
| <i>P-values</i> from permutation tests (10000 permutation rounds) for Procrustes distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | 0,0156 | | |
| Rac Junta | <.0001 | <.0001 | |
| Rac Pura | <.0001 | <.0001 | 0,1561 |

ANEXO B23: Análisis de Variantes Canónicas del folíolo proximal, Población Papallacta.
Tabla 28.
Análisis de Variantes Canónicas del folíolo proximal, Población Papallacta.

| | | | |
|---|--------------|------------|--------------|
| Canonical Variate Analysis: CVA ...estado | | | |
| Dataset: Papallacta folíolo proximal completo | | | |
| Classification criterion: Estado | | | |
| Groups | Observations | | |
| 1. | Inc Junta | 15 | |
| 2. | Inc Pura | 15 | |
| 3. | Rac Junta | 15 | |
| 4. | Rac Pura | 15 | |
| Variation among groups, scaled by the inverse of the within-group variation | | | |
| | Eigenvalues | % Variance | Cumulative % |
| 1. | 32,19921193 | 91,496 | 91,496 |
| 2. | 1,81840812 | 5,167 | 96,664 |
| 3. | 1,17412187 | 3,336 | 100,000 |
| Mahalanobis distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | 3,4678 | | |
| Rac Junta | 10,1771 | 11,1601 | |
| Rac Pura | 11,2928 | 12,0666 | 3,5001 |
| <i>P-values</i> from permutation tests (10000 permutation rounds) for Mahalanobis distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | <.0001 | | |
| Rac Junta | <.0001 | <.0001 | |
| Rac Pura | <.0001 | <.0001 | <.0001 |
| Procrustes distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | 0,0369 | | |
| Rac Junta | 0,1529 | 0,1282 | |
| Rac Pura | 0,1863 | 0,1654 | 0,0574 |
| <i>P-values</i> from permutation tests (10000 permutation rounds) for Procrustes distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | 0,6300 | | |
| Rac Junta | 0,0002 | 0,0015 | |
| Rac Pura | <.0001 | <.0001 | 0,2115 |

ANEXO B24: Análisis de Variantes Canónicas independiente de alometría del folíolo proximal, Población Papallacta.

Tabla 29.

Análisis de Variantes Canónicas independiente de alometría del folíolo proximal, Población Papallacta.

| | | | |
|---|--------------|------------|--------------|
| Canonical Variate Analysis: CVA ...regression | | | |
| Dataset: Regression_estado, results | | | |
| Classification criterion: Estado | | | |
| Groups | Observations | | |
| 1. | Inc Junta | 15 | |
| 2. | Inc Pura | 15 | |
| 3. | Rac Junta | 15 | |
| 4. | Rac Pura | 15 | |
| Variation among groups, scaled by the inverse of the within-group variation | | | |
| | Eigenvalues | % Variance | Cumulative % |
| 1. | 46,15374490 | 94,226 | 94,226 |
| 2. | 1,75490986 | 3,583 | 97,808 |
| 3. | 1,07344798 | 2,192 | 100,000 |
| Mahalanobis distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | 3,3754 | | |
| Rac Junta | 11,5052 | 13,0714 | |
| Rac Pura | 13,4336 | 14,8551 | 3,9632 |
| <i>P-values</i> from permutation tests (10000 permutation rounds) for Mahalanobis distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | <.0001 | | |
| Rac Junta | <.0001 | <.0001 | |
| Rac Pura | <.0001 | <.0001 | <.0001 |
| Procrustes distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | 0,0281 | | |
| Rac Junta | 0,0690 | 0,0616 | |
| Rac Pura | 0,0708 | 0,0733 | 0,0451 |
| <i>P-values</i> from permutation tests (10000 permutation rounds) for Procrustes distances among groups: | | | |
| | Inc Junta | Inc Pura | Rac Junta |
| Inc Pura | 0,7986 | | |
| Rac Junta | 0,1577 | 0,1684 | |
| Rac Pura | 0,0546 | 0,0087 | 0,3893 |