

CORRELACION DE CARACTERES PARA ALGUNAS ESPECIES DE *Brunellia* (Brunelliaceae)¹

por

Clara Inés Orozco*

Resumen

Orozco, C.I. Correlación de caracteres para algunas especies de *Brunellia* (Brunelliaceae). Rev. Acad. Colomb. Cienc. 17 (65): 357-365, 1989. ISSN 0370-3908.

Un análisis de correlación de caracteres, técnica R, se practicó en tres especies de *Brunellia* (Brunelliaceae), usando una matriz básica (n x t) de 32 caracteres morfológicos vegetativos, de flor y del fruto y 17 Unidades Taxonómicas Operacionales (UTOs) que representan muestras de poblaciones de los tres taxa. Los resultados muestran agrupamientos entre caracteres que provienen de un mismo sistema (parte vegetativa, flor o fruto). Las más altas correlaciones fueron encontradas entre caracteres que muestran un patrón de variación geográfica relacionado con la altitud y la humedad. Esos caracteres fueron reconocidos previamente como diagnósticos a nivel específico e intraespecífico. Otras correlaciones se deben solamente a patrones biológicos de desarrollo dependientes al igual que los geográficos de una alta relación genética-ontogénica. Correlaciones menores que 0.7 no mostraron alta dependencia genética-ontogénica.

Abstract

The analysis, technique R, for finding characters correlations was used in tree species of *Brunellia* (Brunelliaceae), using a basic matrix (n x t) of 32 morphologic vegetative, flower and fruit characters, with 17 Operational Taxonomic Units (OTUs). The results showed clustering between characters of the same nature, referring to the character type or origin vegetative part, flower or fruit. The greatest correlations were found between diagnostic characters at a specific and infraspecific level. These correlations are the result of highest genetic and ontogenetic dependence and are also related with patterns of geographic variation in response to the altitudinal and humidity variation. In other correlations, the genetic-ontogenetic dependence is related just with the biological patterns of development. Correlations less than 0.7 did not show high genetic-ontogenetic dependence.

1. Proyecto Brunelliaceae de Colombia. Financiado por COL-CIENCIAS 10000-1-139-82.

* Instituto de Ciencias Naturales. Museo de Historia Natural, Universidad Nacional de Colombia, Apartado 7495. Bogotá, Colombia.

Introducción

El análisis de correlación entre caracteres se practicó en el complejo formado por tres especies de *Brunellia*. En el esclarecimiento de la sistemática de los tres taxa se reconocen *Brunellia comocladifolia* H. & B., *Brunellia sibundoya* Cuatr. y cuatro taxa infraespecíficos.

Las especies se encuentran distribuidas en la región andina, ocupando las franjas altitudinales correspondientes (Cuatrecasas, 1958) a la selva subandina y parte de la altoandina.

La diferenciación específica de los taxa estudiados está más relacionada con los factores altitudinales, mientras que la infraespecífica con las condiciones de humedad (Orozco, 1989). Según Sarmiento (1986) los factores de altitud, temperatura relacionada con la altitud, la precipitación y de ahí la humedad, son los factores climáticos más importantes que se encuentran variando en el sistema andino. Estos factores climáticos pueden funcionar como factores selectivos y a ellos posiblemente se deba en gran parte la variación encontrada en la región andina.

Interrogantes, sobre la forma como se correlacionan los caracteres, de los patrones de variación, de la importancia o significado biológico de los caracteres y del valor selectivo, fueron formulados durante el desarrollo de la sistemática de los taxa. La búsqueda de una respuesta a estos interrogantes motivó el análisis que se presenta a continuación.

Metodología

Muestras de poblaciones de los tres taxa implicados en el problema sistemático de *Brunellia*, fueron colectadas a lo largo de las tres cordilleras colombianas (Fig. 1). Diez y siete unidades taxonómicas operacionales (UTOs) representaron las tres especies y fueron examinados un total de ciento cuatro especímenes.

Para cada una de las unidades taxonómicas operacionales se registraron 32 caracteres, todos ellos morfológicos referidos a las partes vegetativas y de la flor y fruto (Tabla 1). De los 32 caracteres 24 son cuantitativos continuos, tres cuantitativos discontinuos, (caracteres 5, 6 y 8) 2 cualitativos doble estado (caracteres 16 y 26) y 3 cualitativos multiestado (caracteres 30, 31 y 32).

En la elección de los caracteres taxonómicos se tuvieron en cuenta aquellos que habían sido utilizados como diagnósticos en trabajos previos (Cuatrecasas, 1970, 1985), la consistencia del carácter (en términos clásicos) intra UTO y su variación entre UTOs. No fueron considerados como caracteres taxonómicos aquellos que mostraban superposición marcada entre las muestras analizadas o presentaban diferentes estados entre ellas.

Los datos cuantitativos discontinuos, los cualitativos doble estado y multiestado fueron codificados para su procesamiento. La asignación de un número ordinal para la codificación de cada uno de los estados corresponde a la interpretación lógica de la variación del carácter (Tabla 1).

La elección de los UTOs, de los caracteres y su codificación y la construcción de la matriz básica de datos (Apéndice 1) conforman la fase de acumulación de datos. Esta fase constituye el paso más importante de procedimiento en la que juega papel preponderante la observación, experiencia y razonamiento del investigador.

La matriz básica de datos se analizó mediante la asociación de pares de filas (caracteres) para todas las UTOs; esta forma de procesar los datos es llamada técnica R (Cattell, 1952). El procesamiento de datos tomó dos caminos; uno para el análisis de ordenamiento de los componentes principales aplicado en Orozco (1989) y cuyo resultado final son las unidades taxonómicas, y un segundo camino para el agrupamiento de caracteres. La información concerniente al procedimiento de la técnica R se encuentra en Sneath & Sokal (1973); Crisci & López Armengol (1983).

La información de la matriz de correlación fue sintetizada utilizando la técnica de agrupamiento del ligamiento promedio no ponderado (UPMGA). La técnica UPMGA fue usada en el estudio de correlación de caracteres, por ser considerada Sokal (1986) como una de las técnicas que traduce con mayor precisión los datos de la matriz de correlación.

El trabajo de computación se llevó a cabo mediante el programa NT-Sys, Numerical System Multivariatae, Statistical Programs, (Rohlf, Kishpaughy Kirk, 1971) y la computadora IBM 43331 del Centro de Estudios Superiores para el procesamiento de la Información de la Universidad de la Plata, Argentina.

Resultados y Discusión

En la Fig. 2 se muestra el fenograma entre caracteres resultante de la correlación entre caracteres y la técnica del ligamiento UPMGA. El valor del coeficiente de correlación cofenética C.C. 08037 indica que la técnica es un buen estimador de la relación entre los caracteres. Véase coeficiente de correlación cofenética en Sneath & Sokal (1973).

El análisis de correlación muestra la tendencia con muy pocas excepciones a la formación de subgrupos o asociaciones en núcleos entre caracteres que provienen de las partes vegetativas o de la parte reproductiva (flor o fruto). A un nivel entre 0.5-0.7 de correlación se observan dos subgrupos mayores de caracteres: uno conformado por los caracteres del 1 al 25, todos vegetativos a excepción de

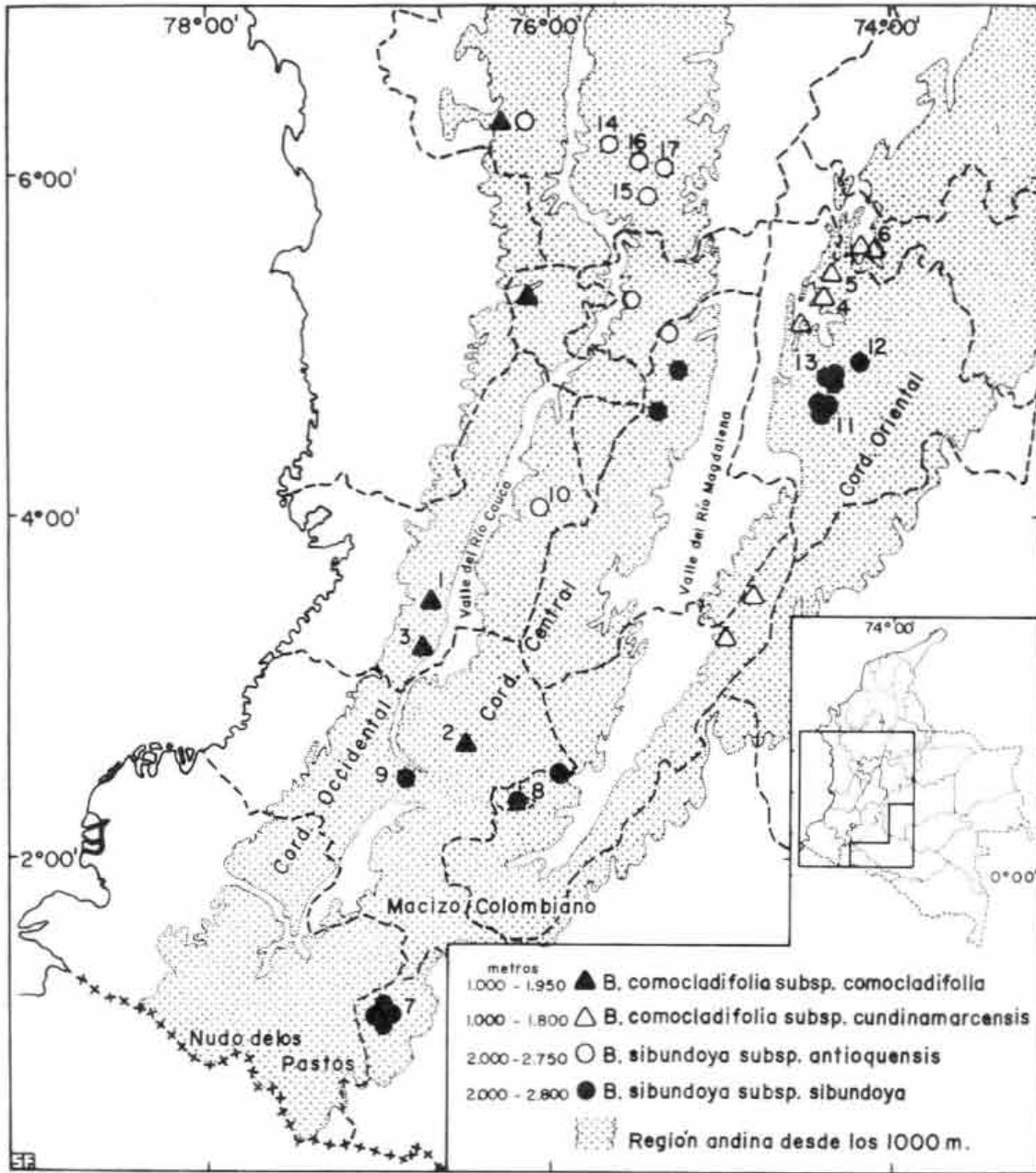


FIGURA No. 1

Distribución geográfica de *Brunellia comocladifolia* H.B. y *B. sibundoya* Cuatr.

la longitud del pedúnculo (12), otro subgrupo es el formado entre los caracteres del 5 al 32 y se refiere a la parte reproductiva con excepción de los caracteres 5 y 32.

En otras agrupaciones de menor número de caracteres se observa también la tendencia a la correlación entre caracteres que provienen del mismo sistema como por ejemplo la encontrada entre la longitud de las ramas de la inflorescencia del primer (27) y tercer grado (29), en la correlación de 0.5 entre la longitud de la inflorescencia (13) y la longitud de la semilla (18), o en el subgrupo conformado entre los caracteres del 6 al 26, número de piezas del cáliz, número de carpelos, ancho de la semilla, longitud de los filamentos, todos ellos se refieren a la parte reproductiva a excepción de la longitud del pecíolo (30).

La dependencia genética y ontogénica de la misma naturaleza fue observada en gramíneas (Clifford, 1969) y Gould (1972) habla de la importancia biológica en la identificación de patrones de desarrollo, complejos funcionales de desarrollo o linajes genéticos, como respuestas directas al ambiente. El grado de dependencia genética y ontogénica como ha sido anotado por Thorpe (1985) está relacionada con el patrón de variación geográfica exhibido por los caracteres. Así los caracteres no presentan diferentes patrones de variación si se encuentran bajo el mismo control de desarrollo.

Patrones de variación geográfica y patrones biológicos de desarrollo fueron encontrados entre caracteres con correlaciones superiores a 0.8. El grado de dependencia genética y su relación con cualquiera de estos patrones depende de la cantidad de correlación existente entre los caracteres.

TABLA 1

Caracteres utilizados en los análisis taxonómicos numéricos, registrados para cada una de las 17 OTUs. Codificación de los caracteres cuantitativos discontinuos y cualitativos

Carácter	Estados	Codificación
1. Longitud de la hoja (cm)	—	—
2. Longitud del pecíolo (cm)	—	—
3. Longitud de los folíolos superiores (cm)*	—	—
4. Ancho de los folíolos (cm) superiores	—	—
5. Número de estípulas*	2-3 estípulas 4-7 estípulas	1 2
6. Número de piezas del cáliz	(3) 4 (4) 5 (6) 5 y 6	1 2 3
7. Diámetro del cáliz (mm)*	—	—
8. Número de carpelos	(3) 4 (5) (4) 5 (6) 5 y 6	1 2 3
9. Separación de los nervios (mm)	—	—
10. Longitud del pedicelo (mm)	—	—
11. Grosor del pedicelo (mm)	—	—
12. Longitud del pedúnculo (cm)	—	—
13. Longitud de la inflorescencia (cm)	—	—
14. Longitud del folículo (mm)	—	—
15. Ancho del folículo (mm)	—	—
16. Indumento del folículo	Láxamente hirsuto Densamente hirsuto	1 2
17. Ancho de la semilla (mm)	—	—
18. Longitud de la semilla (mm)	—	—
19. Alto del endocarpo (mm)	—	—
20. Grosor de las ramas de primer grado de la inflorescencia (mm)	—	—
21. Grosor de las ramas de segundo grado de la inflorescencia (mm)	—	—
22. Grosor de las ramas de tercer grado de la inflorescencia (mm)	—	—

(Continúa)

(Continuación)

Carácter	Estados	Codificación
23. Forma de la semilla	Elíptica	1
	Cónica	2
24. Longitud de los folíolos inferiores (cm)	—	—
25. Ancho de los folíolos inferiores (cm)	—	—
26. Longitud de los filamentos (mm)	—	—
27. Longitud de las ramas de primer grado de la inflorescencia (mm)	—	—
28. Longitud de las ramas del segundo grado de la inflorescencia (mm)	—	—
29. Longitud de las ramas de tercer grado de la inflorescencia (mm)	—	—
30. Peciólulos*	Presente	1
	Presente-ausente	2
	Ausente	3
31. Superficie del folíolo en estado adulto	Liso	1
	Liso o rugoso	2
	Rugoso	3
32. Margen del folíolo	Frecuentemente serrada y recta-diente delgado	1
	Frecuentemente serrada, cóncava-diente delgado	2
	Frecuentemente serrada, cóncava-diente grueso	3
	Frecuentemente crenado o serrado	4

* Caracteres diagnósticos en trabajos previos.

Las más altas correlaciones con valor de 1 se presentan entre los caracteres número de estípulas (5), indumento sobre los folículos (16) y, forma de la semilla (23). Estos caracteres muestran un patrón de variación geográfica relacionado con la altitud así: *B. comocladifolia* H. & B. se encuentra entre los (1000) 1200-1750 (1950)m, presenta no más de tres estípulas, indumento sobre los folículos laxo y una semilla elíptica; mientras, que en *B. sibundoya* Cuatr., distribuida entre (2000) 2.200-2.800 m, se observan más de tres estípulas, indumento muy denso sobre los folículos y semillas asimétricas.

Como se indicó en el trabajo sobre la sistemática de los taxa, todos los caracteres están implicados en la variación de las especies pero sólo tres de ellos (caracteres 5, 16, 23) tienen valor selectivo.

Para los caracteres con correlaciones superiores a 0.9 e inferiores a 1 no se observa un patrón de variación geográfico claro por encontrarse superposición entre sus límites de variación superiores e inferiores. Por esta razón los caracteres, longitud y ancho de los folíolos inferiores (24, 25) y ramificación de la inflorescencia (20, 21 y 22). Son consi-

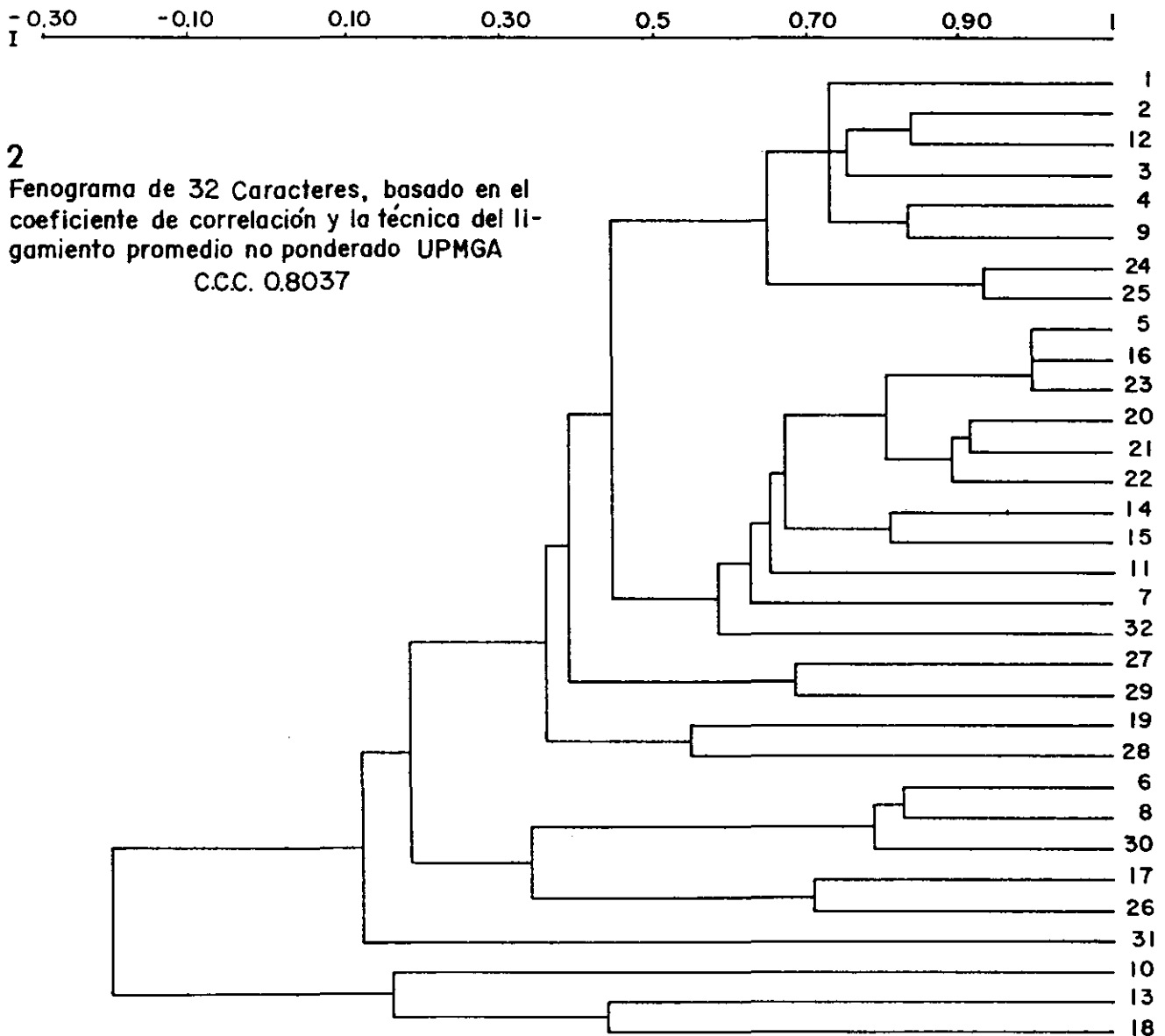


FIGURA No. 2

Fenograma de 32 caracteres, basado en el coeficiente de correlación y la técnica del ligamiento promedio no ponderado UPMGA C.C.C. 0.8037.

derados como tendencias más no como diagnósticos aunque, como se observó en el análisis de componentes principales, los promedios contribuyeron en buena parte a la diferenciación interespecífica. La correlación entre la longitud y ancho de los folíolos inferiores (24 y 25) obedece también a un patrón biológico de desarrollo relacionado con la forma del folíolo. En las dos especies los folíolos inferiores son siempre ovados.

Se encuentra para algunos caracteres con correlaciones superiores a 0.8 e inferiores a 0.9 un patrón de variación completamente biológico relacionado indirectamente con el tamaño o directamente con la forma, así por ejemplo la correlación 0.8333 entre el ancho de los folíolos superiores (4) y la separación de los nervios (9) está relacionada con la longitud del folíolo. El número de nervios secundarios es igual para las dos especies y la variación de la forma de los folíolos es tan amplia que no existe una relación directa entre la longitud y ancho de los folíolos superiores. El patrón directamente relaciona-

do con la forma tiene que ver con la correlación entre la longitud y ancho del folículo (14, 15). Las dos especies presentan el folículo ovado.

Existe una correlación de 0.845 entre la longitud del pecíolo (2) y, la longitud del pedúnculo (12). La dependencia genética-ontogénica entre los dos caracteres puede inferirse del estancamiento del desarrollo de la inflorescencia observado en diferentes ramas, para luego continuar con el desarrollo de los folíolos. Así la correlación obedece a un patrón de actividad biológica condicionada por algún factor al funcionamiento vegetativo (pecíolo) o reproductivo (pedúnculo).

La correlación (0.83) entre el número de piezas del cáliz (6) y carpelos (8) se debe más a un patrón de variación geográfica que a una relación biológica de desarrollo; el posible factor de selección es la humedad. En la cordillera Occidental y en la vertiente occidental de la Central (Salomons, 1985) se han registrado, aunque debidas a diferentes cau-

APENDICE No. 1

MATRIZ BASICA DE DATOS - ORDENAMIENTO DE LA INFORMACION
OBTENIDA PARA CADA UNIDAD TAXONOMICA (UTO)

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	
Caracteres	1	34.95	22.92	31.52	24.50	35.62	45.17	30.84	26.83	29.70	46.30	34.15	31.11	61.50	34.00	57.30	31.93	51.22
	2	8.25	4.70	7.06	6.17	7.69	9.84	7.16	9.06	9.59	14.97	9.09	11.11	12.30	7.29	11.36	8.61	13.00
	3	12.34	12.68	9.98	9.09	12.01	13.60	12.30	12.30	11.67	19.04	11.51	15.16	17.78	11.53	16.20	9.90	15.24
	4	4.80	2.41	3.84	3.16	4.20	4.23	6.44	4.77	4.61	6.90	4.44	5.23	6.71	3.79	6.17	4.61	6.22
	5	1	1	1	1	1	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
	6	1	1	1	2	2	2	2	2	2	1	3	2	2	1	1	1	1
	7	5.84	4.83	5.22	4.27	4.03	3.93	6.14	5.42	6.45	6.12	5.40	5.75	5.87	6.59	5.20	5.93	6.61
	8	1	1	1	2	2	2	2	N.C	2	1	2	3	2	1	1	1	1
	9	8.58	6.36	8.18	6.26	7.01	7.60	8.50	7.12	7.62	10.78	7.21	7.98	9.83	8.41	9.43	8.84	9.05
	10	2.55	2.48	2.67	2.00	2.30	1.81	2.24	1.28	1.31	1.26	1.43	1.76	1.65	1.42	0.98	1.38	1.30
Caracteres	11	.56	.36	.86	.80	.50	.56	1.18	1.14	1.24	.88	.88	1.07	N.C	.95	.65	.95	.83
	12	3.23	2.80	4.56	2.91	4.98	4.94	4.68	4.25	5.08	8.15	4.23	4.53	6.37	3.25	5.95	4.05	9.87
	13	16.25	10.53	28.62	10.36	16.47	18.30	13.84	11.87	28.65	19.00	13.20	13.73	19.13	12.06	24.50	22.66	9.05
	14	2.85	2.90	3.00	2.70	2.75	2.78	3.56	3.03	3.61	3.02	3.19	3.44	3.61	3.11	2.89	3.61	3.33
	15	2.58	2.66	2.87	2.68	2.67	2.53	3.36	2.50	3.08	2.70	2.93	3.27	3.48	2.78	2.66	3.47	3.82
	16	1	1	1	1	1	1	2	2	2	2	2	N.C	2	2	2	2	2
	17	1.75	1.70	1.61	1.50	1.65	1.62	2.00	2.70	1.62	1.46	N.C	1.88	1.97	N.C	N.C	1.71	1.88
	18	2.03	2.06	1.94	1.96	1.92	2.10	2.37	2.50	2.01	1.99	N.C	2.12	2.26	N.C	N.C	1.95	2.13
	19	2.41	2.43	2.15	2.11	2.43	2.43	3.28	2.10	2.03	2.60	N.C	3.11	3.00	2.91	N.C	2.88	2.96
	20	2.27	1.65	1.65	2.40	2.10	2.40	3.27	3.00	2.66	2.43	2.62	3.68	3.20	2.61	3.46	3.53	3.12
	21	1.63	1.20	1.20	1.69	1.54	1.72	2.77	2.05	2.04	1.72	2.03	2.97	2.40	1.93	2.25	2.24	2.70
	22	.87	.92	1.01	1.00	1.25	1.35	2.07	2.00	1.80	1.62	1.55	2.30	1.99	1.34	1.91	1.83	2.25
23	1	1	1	1	1	1	2	N.C	2	2	N.C	2	2	N.C	N.C	2	2	
24	4.97	3.60	2.63	6.16	8.90	8.67	11.21	8.50	8.61	14.12	7.27	11.74	11.99	7.27	7.45	5.92	9.44	
25	2.57	1.65	1.96	2.63	3.72	3.27	5.67	3.93	3.90	6.12	3.79	4.84	5.70	3.35	3.62	3.78	5.26	
26	3.40	2.90	2.49	2.47	N.C	2.90	3.77	N.C	3.16	3.08	5.09	2.81	4.30	3.02	N.C	N.C	N.C	
27	2.31	1.15	2.91	2.58	1.41	2.38	2.68	3.10	2.43	3.12	1.15	3.14	2.30	1.78	3.68	2.70	2.56	
28	1.70	1.30	1.18	1.84	1.20	1.66	2.04	1.55	1.12	1.16	1.08	1.45	1.87	1.99	2.27	2.62	2.15	
29	1.05	.85	1.38	1.09	1.12	1.29	1.78	1.81	1.35	1.48	1.10	1.81	1.70	1.58	2.71	1.46	1.86	
30	1	1	1	3	2	2	3	3	3	2	3	3	3	2	2	2	2	
31	2	2	2	1	1	1	3	3	3	1	1	1	1	3	3	3	3	
32	2	2	2	1	1	4	4	4	4	4	4	4	4	3	3	3	3	

N. C. = No comparable

sas, las máximas condiciones de humedad. En la Fig. 3 se muestra la distribución de los tres taxa infraespecíficos y la variación en el número de piezas del cáliz y de carpelos (aquí carpelos en estado adulto). La estructura de la exina del grano del polen no fue analizada por la técnica de correlación de caracteres (técnica R), por esta razón no se discute aquí.

El patrón biológico de desarrollo entre la correlación de 0.7 del ancho de la semilla (17) y la longitud de los filamentos (26) es un poco dudosa y más bien se atribuye a errores metodológicos por la coincidencia de valores ausentes registrados para algunas unidades taxonómicas operacionales.

Los restantes caracteres, longitud de las ramas de la inflorescencia de primer y tercer grado (caracteres 27, 29), alto del endocarpo y longitud de las ramas de segundo grado de la inflorescencia (19, 28), longitud de la inflorescencia y longitud de la semilla (13, 18), se asocian a una correlación menor de 0.7. No se encontró ningún patrón geográfico o biológico para las correlaciones entre estos caracteres; posiblemente es debida a una mínima dependencia genética-ontogénica existente entre cada par de ellos.

Los caracteres, grosor del pedicelo (11), diámetro del cáliz (7) margen del folíolo (32) y longitud del pedicelo (10) no muestran correlación algu-

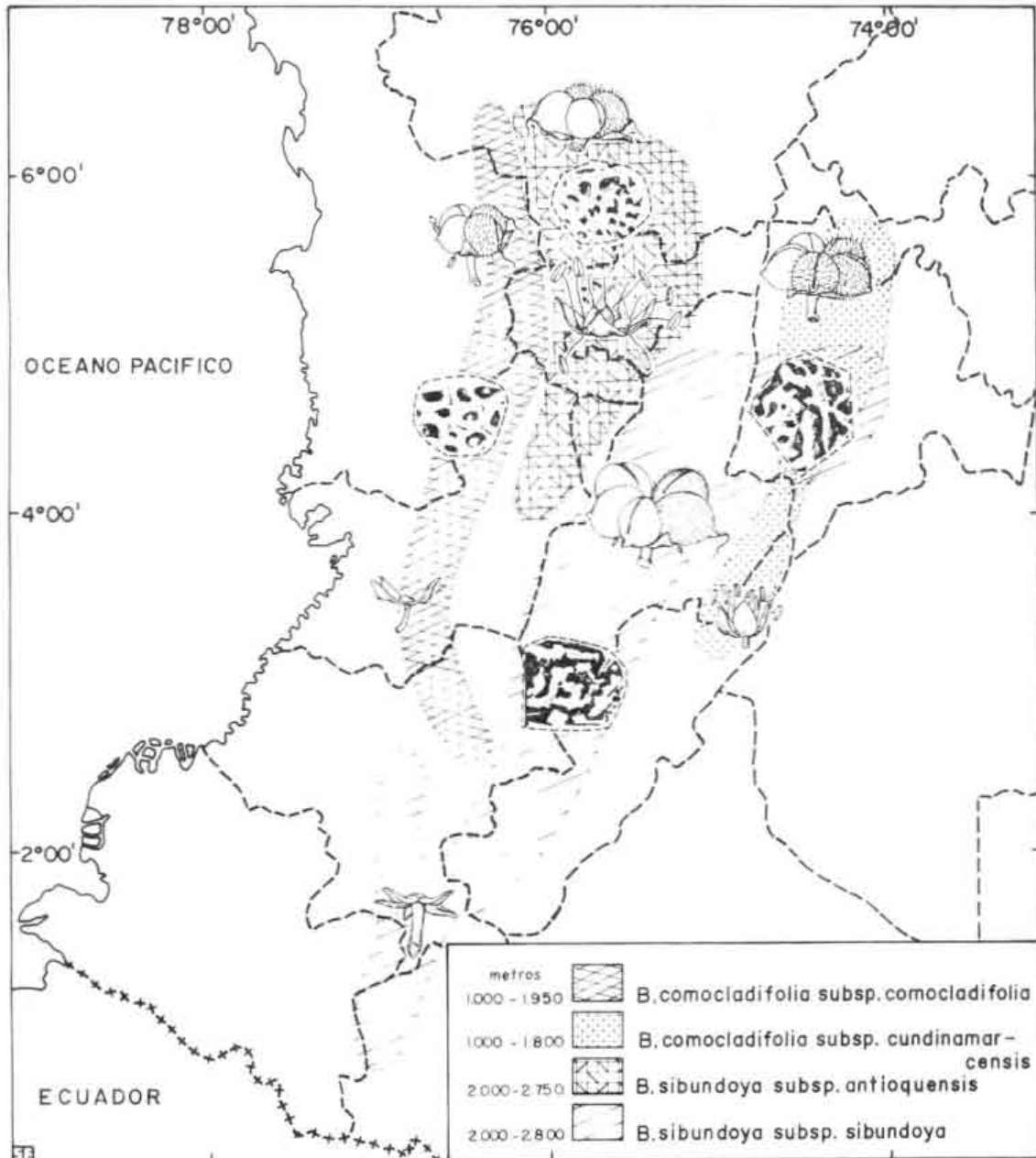


FIGURA No. 3

Distribución geográfica y caracteres diagnósticos

na entre ellos, se asocian independientemente a otros subgrupos de caracteres en niveles de correlación inferiores de 0.7 con excepción del carácter presencia-ausencia del peciólulo, cuyo valor diagnóstico fue discutido en Orozco (1989). Este carácter se mostró variable dentro de las unidades taxonómicas operacionales y aunque le fue asignado un número ordinal a cada estado el significado de la expresión del estado cubría superposiciones.

Conclusiones

La dependencia genética y ontogénica como causa directa de la correlación entre caracteres que provienen del mismo sistema, vegetativo o reproductivo, puede ser alta o baja, dependiendo de la cantidad de correlación existente entre ellos.

Altas correlaciones entre los caracteres están relacionadas con patrones de variación geográfica y patrones biológicos de desarrollo. La altitud en el caso de la diferenciación interespecífica y posiblemente la humedad en el de diferenciación intraespecífica son las causas de los patrones de variación geográfica.

En correlaciones menores de 0.7 la dependencia genética y ontogénica no se encuentra relacio-

nada con patrones biológicos de desarrollo o de variación geográfica.

Finalmente, el análisis se puede usar previo a cualquier formación de grupos, para descartar aquellos caracteres que presentan baja correlación como independientes o asociados, y aquellos con altas correlaciones debidas a la dependencia biológica. Por otra parte proporciona los datos para el análisis de congruencia taxonómica entre clasificaciones que provienen de diferentes clases de datos (vegetativos y florales) y su relación con la especificidad o no especificidad genética.

Agradecimientos

A los Dres.: Jorge V. Crisci y María Fernanda López Armengol de la Universidad de la Plata Argentina, por la revisión crítica del escrito. A los Profesores Gustavo Lozano y Pilar Franco del Instituto de Ciencias Naturales, Herbario Nacional Colombiano, por las sugerencias dadas al mismo y al dibujante Silvio Fernández del Instituto de Ciencias Naturales. Deseo también expresar mis agradecimientos al Dr. José Cuatrecasas con quien discutí parte del artículo y al Dr. John Wurdack por la revisión de la versión en Inglés.

BIBLIOGRAFIA

- CATTEL, R.B. 1952. Factor analysis. Harper & Row, N.Y. pp. 462.
- CLIFFORD, H.T. 1962. Attribute correlations in the Poaceae (grasses). Bot. J. Linn. Soc. 62: 59-67.
- CRISCI, J.V. & M. F. LOPEZ ARMENGOL. 1983. Introducción a la teoría y práctica de la taxonomía numérica. OEA. Mono. 26: 1-32.
- CUATRECASAS, J. 1958. Aspectos de la vegetación natural de Colombia. Rev. Acad. Colomb. Cienc. Exact. Fis. Nat. 10 221-264.
- . 1970. Brunelliaceae. Fl. Neotrop. Mono, 2: 1-89.
- . 1985. Brunelliaceae. Fl. Neotrop. Mono. 2; Supplement: 29-102.
- GOULD, S. & R. JOHNSTON. 1972. Geographic variation. Ann. Rev. Ecol. Syst. 3: 457-498.
- OROZCO, C.I. 1989. Análisis multivariado del complejo de tres especies de *Brunellia* (En prensa).
- SALOMONS, J.B. 1986. Paleocology of volcanic soils in the Colombian Central Cordillera. Parque Natural de los Nevados. J. Cramer Berlin. Stuttgart. p. 157-171.
- SARMINTO, G. 1986. Ecological features of climatic in high tropical mountains in High Altitude Tropical Biogeography. Valleumir & Monasterio edi. pp. 11-45.
- SNEATH, P. & R. SOKAL. 1973. Numerical taxonomy. The principles and practice of numerical classification. Freeman. San Francisco 573 p.
- SOKAL, R. 1986. Phenetic Taxonomy. Theory and methods. Ann. Rev. Ecol. Syst. 17: 423-442.
- THORPE, R.S. 1985. Clines: character number and the multivariate analysis of simple patterns of geographic variation. Biol. J. Linn. Soc. 26: 201-214.