



Respuesta a Escalante (2011) “De cómo el análisis de parsimonia de endemismos (PAE) tampoco explica la selección natural”

A reply to Escalante (2011) “About how Parsimony Analysis of Endemicity does not explain natural selection either”

Mariano Donato¹✉ y Daniel Rafael Miranda-Esquivel²

¹Laboratorio de Sistemática y Biología Evolutiva (LASBE), Museo de La Plata, Universidad Nacional de La Plata. Paseo del Bosque, B1900FWA La Plata, Argentina.

²Laboratorio de Sistemática y Biogeografía (LSB), Escuela de Biología, Universidad Industrial de Santander. 68001000 Bucaramanga, Santander, Colombia

✉ mdonato@fcnym.unlp.edu.ar

Resumen. Discutimos algunos tópicos que a nuestro entender son controvertidos del trabajo de Escalante (2011). Tanto la definición del PAE como las clasificaciones de los tipos de PAE propuestas por la autora, no reflejan exactamente la propuesta por los autores originales. La defensa que la autora hace a críticas que se han hecho del PAE, creemos que no está justificada. El argumento que utiliza para descalificar estas críticas se contradice con respecto a una de las clasificaciones que propone para el PAE. PAE como método histórico, tiene como objetivo el descubrimiento de relaciones entre áreas. De esta manera, consideramos que el hecho de tener los mismos objetivos que los métodos de la biogeografía cladística es lo que permite su comparación. El PAE considera las especies endémicas de algunas áreas (análogas a sinapomorfias en sistemática filogenética) como indicadoras de una historia biótica compartida entre ellas, similar a la aplicación del supuesto 0. La presencia de tales especies en esas áreas también podría explicarse por eventos de dispersión recientes, o bien, porque se encuentran condiciones ecológicas favorables. La pregunta que se le hace al PAE es fundamental para la obtención de hipótesis coherentes, pero no necesariamente la respuesta correcta se obtiene con PAE.

Palabras clave: crítica, supuesto 0, biogeografía cladística, comparación de métodos.

Abstract. We discuss some topics which we believe are controversial on Escalante's work (2011). Both, the definition of PAE and the classification of the types of PAE proposed by the author do not accurately reflect the proposal by the original authors. The defense that the author makes is not justified. The argument used to dismiss these criticisms are inconsistent with the classification proposed for the PAE. PAE as historical method aims at discovering relationships between areas. Thus, we believe that having the same objectives as the methods of cladistic biogeography allow us the comparison. PAE considers the endemic species in shared areas as indicative of a shared history, similar to the implementation of the assumption 0 and similar to phylogenetic systematics synapomorphies. The presence of such species in these areas could also be explained by recent dispersal events, or because they are favorable ecological conditions. The question made to PAE is essential for obtaining consistent hypothesis, but not necessarily the correct answer obtained with PAE.

Key words: criticism, assumption 0, cladistic biogeography, comparison of methods.

Recientemente, Escalante (2011) analizó algunas controversias generadas en torno al análisis de parsimonia de endemismos (*parsimony analysis of endemicity*, PAE). La autora desarrolla una serie de tópicos relacionados con esta metodología que, a nuestro entender, resultan controvertibles y que merecen analizarse. Por este motivo, aquí discutimos la definición del PAE, los tipos de PAE, lo que hace el PAE, la defensa a las críticas al trabajo de Garzón-Orduña et al. (2008) y hacemos consideraciones finales.

Definición del PAE

En respuesta a la pregunta ¿qué es el PAE?, Escalante escribió que de acuerdo con la concepción original de Rosen (1988) y Rosen y Smith (1988), el PAE es un método biogeográfico que clasifica áreas a través de la solución más parsimoniosa, análogo a un análisis cladístico, con base en la presencia de taxones compartidos. Esta definición enfatiza el algoritmo de agrupamiento (parsimonia) y la presencia de una matriz de presencia-ausencia, lo cual en realidad es una descripción del método. La autora continúa diciendo que el PAE original

Recibido: 09 enero 2012; aceptado: 30 marzo 2012

de Rosen (1988; llamado así por Nihei, 2006) fue utilizado con datos paleontológicos a partir de localidades en diferentes horizontes geológicos, incluyendo distribuciones actuales y pasadas.

En nuestra opinión, la definición del PAE en la concepción original de Rosen (1988) y Rosen y Smith (1988) que presenta Escalante, no refleja exactamente la propuesta de estos autores. La definición que brinda la autora es muy similar a las definiciones que se pueden encontrar en la mayoría de los libros de texto sobre biogeografía histórica, donde necesitan definir la metodología de manera general y que sea aplicable a todos los tipos de PAE, sin diferenciar entre un acercamiento que busca reconstruir la historia de un acercamiento para definición de áreas de endemismo. Es importante resaltar que esta metodología fue desarrollándose a lo largo de sucesivos trabajos (Rosen 1984, 1985, 1988; Rosen y Smith 1988) y que en ninguno de ellos se dio una definición exacta. En el trabajo de Rosen (1988), donde se describe el PAE de manera muy detallada y que la mayoría de los autores posteriores cita como uno de los trabajos seminales de esta metodología, el objetivo general es la revisión del uso de la información espacial que brindan los fósiles a una escala geográfica, la reconstrucción de la geografía de la Tierra en el pasado (paleogeografía) y los eventos tectónicos, eustáticos, climáticos y oceanográficos que se relacionan con los cambios de esa geografía.

Del análisis de los trabajos citados anteriormente puede desprenderse que el PAE surge en el marco de la paleogeografía y ante la problemática de hallar áreas o biotas y sus respectivas relaciones, tanto contemporáneas (interpretación estática) como históricas (interpretación dinámica). En los trabajos de Rosen las unidades de análisis son localidades y mediante el uso de la parsimonia como criterio de optimalidad se obtienen las hipótesis de relación de esas localidades. El hallazgo de taxones sólo compartidos por algunas localidades permite la identificación de áreas o biotas y las relaciones entre las áreas definidas en el cladograma pueden expresar hipótesis históricas de las mismas, como así lo manifiesta Rosen a lo largo de sus trabajos.

Rosen (1988: 462) define como “histórica” la hipótesis sobre la historia de las biotas analizadas, anterior al tiempo del horizonte de la muestra y las hipótesis secundarias deducidas de estas historias bióticas sobre acontecimientos geológicos.

A continuación, Escalante describe los pasos básicos para realizar un análisis de PAE. En el punto *a*), menciona que las unidades de estudio son generalmente áreas. Esta aseveración hubiera requerido una búsqueda bibliográfica intensa sobre los distintos tipos de PAE utilizados; pero al menos, en nuestra apreciación personal, tan subjetiva

como la presentada por la autora, el uso de áreas de endemismo y cuadrículas como unidades de estudio deben estar pugnando por el primer puesto.

Tipos de PAE

En primera instancia, Escalante menciona que de acuerdo con los datos de entrada existen PAE de localidades y de áreas de distribución generalizadas a otras áreas. Dentro de estas últimas, pueden realizarse PAE de polígonos regulares o irregulares, de áreas naturales o unidades geopolíticas. Esta manera de clasificar los diferentes tipos de PAE ya había sido planteada por Crisci et al. (2000), quienes reconocieron un PAE basado en localidades para el originalmente propuesto por Rosen (1984, 1985, 1988) y Rosen y Smith (1988), un PAE basado en áreas de endemismo para el propuesto por Craw (1988) y Cracraft (1991) y un PAE basado en cuadrículas para el propuesto por Morrone (1994).

Escalante formula otra clasificación del PAE que fundamenta en el objetivo para el cual se realiza y que resulta similar a la de García-Barros (2003), quien hace hincapié en los objetivos generales de cada una de las metodologías y de esta manera las divide en las que buscan inferir relaciones históricas entre áreas (Rosen, 1984, 1985, 1988; Rosen y Smith, 1988; Craw 1988; Cracraft, 1991), delimitar y/o identificar áreas de endemismo (Morrone, 1994) y como método de asociación entre unidades de área (interpretación estática de Rosen [1988]) donde el principio de parsimonia se aplica como pudiera serlo cualquier estrategia de agrupamiento.

Lo que sí hace el PAE

En este punto, Escalante cita las críticas realizadas por algunos autores sobre el PAE. El argumento que utiliza para descalificar estas críticas genera una contradicción con respecto a una de las clasificaciones que propone para el PAE. Al tratar los tipos de PAE que existen, la autora sugiere una clasificación sobre la base de los objetivos para los cuales se realizan, tema que ya tratamos anteriormente y considera que si el objetivo es el análisis de las relaciones de las áreas de endemismo (tomando las áreas de endemismo como entidades biogeográficas evolutivas) estamos ante un PAE en su forma histórica.

Para responder a la pregunta en el punto 3, la autora comienza de la siguiente manera: “un método debería criticarse con argumentos dirigidos a las características para las cuales fue diseñado; de lo contrario, se cae en la incongruencia de criticarlo ‘por lo que no es’. Así, el PAE no es un método capaz de explicar la selección natural, la gravitación universal o las reacciones ácido-base” (p. 1058). A nuestro entender, el fragmento “los argumentos dirigidos a las características para los cuales fue diseñado” es equivalente a decir: los objetivos del mismo, por lo tanto, el argumento que utiliza la autora para clasificar el PAE es el

mismo que usa para descalificar los trabajos cuya finalidad ha sido analizar las debilidades del PAE como método histórico. Los métodos con los que se ha comparado el PAE tienen el mismo objetivo que el PAE en la forma histórica: el descubrimiento de relaciones entre áreas. De esta manera, consideramos que el hecho de tener los mismos objetivos permite su comparación. Más aún, como una de las diferencias entre el PAE y los métodos de la biogeografía cladística radica en el uso de filogenias por parte de éstos últimos es que resulta interesante su comparación.

Escalante sustenta su argumento de lo que “el PAE no hace”, diciendo que Rosen (1988) reconoció 2 diferencias básicas entre el PAE y la biogeografía cladística relacionadas con los datos que utilizan y su interpretación. Dado que la autora no describe dichas diferencias, creemos conveniente describirlas aquí. Rosen (1988) diferencia el PAE de la biogeografía cladística de la siguiente manera: 1) aunque ambos usen el criterio de parsimonia, la biogeografía cladística utiliza las sinapomorfias entre los taxones para obtener las relaciones entre los mismos (filogenias; en términos contemporáneos, los nodos de las filogenias de los taxones) y el cladograma de área se obtiene al superponer las distribuciones geográficas de los taxones a estas filogenias. En el PAE, el análisis de parsimonia se aplica a los taxones “sinapomórficos” (*i. e.* compartidos) de localidades diferentes de la muestra para obtener relaciones entre las biotas así muestreadas en esas localidades. Por lo tanto, el PAE produce el cladograma de áreas de las localidades muestreadas directamente de las distribuciones geográficas, sin considerar las filogenias. La biogeografía cladística usa caracteres taxonómicos para identificar las áreas y el PAE usa todo el taxón y 2) la biogeografía cladística puede usar taxones relacionados de cualquier horizonte geológico, pero PAE usa los conjuntos de taxones contemporáneos. Si bien las implicancias de usar taxones como análogos de caracteres en la sistemática están resueltas, el significado y alcance de usar taxones de horizontes diferentes dentro de una localidad se desconoce.

De la lectura de las diferencias planteadas, queda claro que ambas metodologías difieren en los datos de origen y en el tratamiento de los mismos, pero en ningún momento hace mención de los objetivos. Es importante destacar que Rosen (1988: 457) a continuación de enumerar estas diferencias, aclara: “*Like cladistic biogeography however, PAE generates historical (hence geological) hypotheses even from modern distributions, but PAE is still in experimental and the theoretical basis for historical inference has yet to be developed satisfactorily*”.

Por lo expuesto hasta aquí, queda claro que el PAE se reconoce como una metodología histórica, hecho que se ve reflejado en los numerosos trabajos donde se ha utilizado con tal fin (por ejemplo, la tabla presentada por

Garzón-Orduña et al. 2008). El PAE considera las especies que son endémicas de algunas áreas, análogas a caracteres derivados (sinapomorfias) de la sistemática filogenética y que indican una historia biótica compartida entre esas áreas, como una aplicación del supuesto 0 (Brooks y van Veller 2003). La presencia de tales especies en esas áreas también podría explicarse por eventos de dispersión recientes, o bien, porque se encuentran condiciones ecológicas favorables. Los factores históricos y ecológicos actúan sobre las distribuciones de los taxones y resulta difícil diferenciarlos. Dicha problemática fue evaluada por Rosen (1988) y Rosen y Smith (1988), quienes la discuten en varias oportunidades. Haciendo énfasis en este punto, en Posadas y Miranda-Esquivel (1999) se incluyó un patrón al azar, el cual tampoco puede ser descartado o afirmado por el método. Algunos autores (*e.g.* Gotelli y Graves [1996]) recomiendan evaluar los resultados usando modelos nulos, para así descartar posibles agrupamientos debidos al azar. Por lo anterior, creemos que no es débil comparar al PAE con metodologías de la biogeografía cladística, cuestión que abordaremos a continuación.

La crítica a Garzón-Orduña et al. (2008)

Escalante encuentra 2 debilidades en el trabajo de Garzón-Orduña et al. (2008). Por un lado, que no se puede realizar un estudio comparativo entre métodos que por definición no son comparables, ya que poseen enfoques teóricos diferentes y que los métodos cladísticos utilizados para compara al PAE dan resultados diferentes.

Dados todos los argumentos hasta aquí desarrollados, creemos que el primer punto que se critica de nuestro trabajo queda refutado. Igualmente conviene ser un poco más explícitos al respecto. Garzón-Orduña et al. (2008) plantean como preguntas si es necesaria la información filogenética para reconstruir las relaciones históricas o si la congruencia en las distribuciones que se obtiene en el PAE es suficiente. Para responder, los autores consideraron necesaria la verificación empírica de si los resultados del PAE son congruentes con los métodos históricos, y de ser congruentes, en qué escenarios se presentaba la congruencia. A partir de 213 filogenias divididas en 6 conjuntos de datos donde se aplicó el DIVA (Ronquist, 1996, 1997) para calcular la relación dispersión/vicarianza, PAE, análisis de parsimonia de Brooks (Brooks Parsimony Analysis, BPA; Wiley, 1988) y métodos basados en eventos con distintos valores de costo (máxima codivergencia, árboles reconciliados y los costos; Ronquist, 2002) para evaluar distintos escenarios de costos de codivergencia/dispersión/ vicarianza. Los resultados de Garzón-Orduña et al. (2008) mostraron que en general el PAE recuperaba poca información histórica de los datos en comparación con los métodos considerados históricos; que el PAE tendía a generar resultados similares que el BPA pero igualmente

era más pobre en términos históricos; y aunque las reconstrucciones del PAE en algunos casos fueron más resueltas, no necesariamente significa que son más informativas, esta sobrerresolución puede ser halagüeña a los ojos de los investigadores pero no indica nada en realidad. Los autores concluyen que el PAE no es capaz de recuperar patrones históricos y, por lo tanto, no se ajusta al paradigma actual de la biogeografía histórica, pero añaden que el PAE es una buena herramienta para describir patrones (o clasificar localidades/áreas) y explorar los datos para establecer hipótesis de homología biogeográfica primaria, como fuera propuesta por Morrone (2001, 2009). Si un autor desea evaluar el contenido histórico en las distribuciones es mucho más apropiado hacer uso explícito de las filogenias de los distintos grupos y el método a usar dependerá del marco de referencia del autor. El proponer una topología basada en similitud como hipótesis histórica tiene varias connotaciones que están descritas en Garzón-Orduña et al. y que deberían tomarse en cuenta al hablar de historia y biogeografía. Si el objetivo es presentar una hipótesis de áreas de endemismo, PAE es una posible herramienta, pero en caso de que se busquen las relaciones de áreas, entonces un análisis de patrón o eventos desde las filogenias y distribuciones de los taxones debe ser la herramienta a considerarse.

La segunda crítica se basa en que los distintos métodos de la biogeografía histórica con los que se comparó el PAE dan resultados diferentes. Este último argumento que utiliza Escalante es un punto de controversia poco discutido en el ámbito de la biogeografía histórica. Las diferentes metodologías tratan de diferente manera los problemas de taxones distribuidos ampliamente, distribuciones redundantes y áreas faltantes. De esta manera, es lógico esperar que distintas metodologías resulten en hipótesis diferentes, ya que la dependencia entre los taxones y las áreas a analizar y los eventos que mayormente actuaron sobre ellas es directa. Aun así, distintos autores compararon metodologías y citaremos algunas de ellas.

Morrone y Carpenter (1994) compararon el análisis de parsimonia de Brooks, análisis de componentes y enunciado de 3 áreas utilizando los ítems de error de Nelson y Platnick (1981) para cuantificar las diferencias. Los ítems de error son la cantidad de nodos internos y terminales que hay que agregar a un cladograma de taxón/área para reconciliarlo con un cladograma general de áreas. El resultado de este análisis mostró que las distintas metodologías resultaban en distintos cladogramas generales de área, pero que en aquellos conjuntos de datos que tenían muy pocos problemas de taxones distribuidos ampliamente, distribuciones redundantes y áreas faltantes, los resultados eran similares. Por otro lado, los autores encontraron que el

criterio utilizado para comparar los métodos, los ítems de error, tampoco era concluyente.

Brooks y McLennan (2001) compararon el análisis de parsimonia de Brooks y el análisis de dispersión-vicarianza (DIVA, un método basado en eventos que no reconstruye la filogenia de las áreas). El criterio de comparación de estos autores es la cuantificación de los eventos de vicarianza y dispersión que recuperan cada una de las metodologías. En este trabajo los autores hallaron que ambos métodos encontraban el mismo número de eventos vicariantes y diferían en el número de dispersiones.

Sin lugar a dudas estos trabajos, así también como la aparición reciente de nuevas metodologías dentro de la biogeografía histórica, reflejan lo que Crisci (2001) puntualizó como la más extraordinaria revolución dentro de la biología comparada. Seguramente que los trabajos citados anteriormente forman parte de esta revisión de métodos y que serían necesarios aún más. Nuestro trabajo fue una pequeña contribución a esta revisión, pero creemos que de la manera que lo comparamos resultó efectiva para detectar las falencias de esta metodología. Sober (1988) analizó el paralelismo conceptual entre la sistemática cladística y la biogeografía de la vicarianza y puntualizó (p. 250): “*Comparing biogeographical hypotheses does not involve counting how many instances of a single kind of event each requires; rather the competing hypotheses disagree about the kinds of process involved*”. Opinión a la que nos adherimos.

Conclusiones

Nihei (2006) argumenta que las críticas que se han hecho del PAE están basadas en la metodología y no en la teoría de este método y que son resultado de una confusión entre la interpretación estática y dinámica propuesta por Rosen (1988). Estamos de acuerdo con Nihei (2006) en que las críticas apuntan a la interpretación estática del PAE. Esta interpretación posibilita clasificar áreas y generar esquemas de regionalización, así como también detectar homología biogeográfica primaria. Sin embargo, las aplicaciones empíricas utilizando el enfoque histórico son las que han generado las mayores críticas al método. Como se puede ver en el desarrollo de esta nota, cuando Rosen (1988) propuso la interpretación estática también puntualizó el problema de la imposibilidad de identificar patrones ecológicos e históricos. Agregaremos además y como la mayoría de los trabajos criticando al PAE lo han hecho, que con el PAE tampoco es fácil detectar efectivamente cuáles son los eventos que se manifiestan en esos patrones. Así, la dispersión y la paralogía geográfica oscurecen los resultados de un PAE histórico.

Como hemos puntualizado en esta exposición, la pregunta que se le hace al PAE es fundamental para la obtención de hipótesis coherentes. Si con los argumentos aquí expuestos hemos visto que hacerle al PAE la pregunta sobre la historia de las áreas es dudosa, más dudosa será la respuesta si le preguntamos sobre la selección natural.

Agradecemos los valiosos aportes y comentarios de Paula Posadas, Edgardo Ortiz-Jaureguizar y Jorge V. Crisci en versiones previas del manuscrito. Deseamos agradecer los comentarios y sugerencias de los revisores anónimos que han mejorado notablemente nuestro trabajo. El primer autor agradece al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Argentina, por su apoyo. Este trabajo es financiado por el PIP 0729 (CONICET). Daniel Rafael Miranda Esquivel agradece el apoyo de la División de Investigación y Extensión, Facultad de Salud, Universidad Industrial de Santander (proyecto 5658) y la División de Investigación y Extensión, Facultad de Ciencias, Universidad Industrial de Santander (proyecto 5132).

Literatura citada

- Brooks, D. R. y D. A. McLennan. 2001. A comparison of a discovery-based and an event-based method of historical biogeography. *Journal of Biogeography* 28:757-767.
- Brooks, D. R. y M. G. P. van Veller. 2003. Critique of parsimony analysis of endemism as a method of historical biogeography. *Journal of Biogeography* 30:819-825.
- Cracraft, J. 1991. Patterns of diversification within continental biotas: hierarchical congruence among the areas of endemism of Australian vertebrates. *Australian Systematic Botany* 4:211-227.
- Craw, R. 1988. Continuing the synthesis between panbiogeography, phylogenetic systematics and geology, as illustrated by empirical studies on the biogeography of New Zealand and the Chatham islands. *Systematic Zoology* 37:291-310.
- Crisci, J. V. 2001. The voice of historical biogeography. *Journal of Biogeography* 28:157-168.
- Crisci, J. V., L. Katinas y P. Posadas. 2000. Introducción a la teoría y práctica de la biogeografía histórica. Sociedad Argentina de Botánica, Buenos Aires. 169 p.
- Escalante, T. 2011. De cómo el análisis de parsimonia de endemismos (PAE) tampoco explica la selección natural. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 82:1057-1059.
- García-Barros, E. 2003. Mariposas diurnas endémicas de la región paleártica occidental: Patrones de distribución y su análisis mediante parsimonia (Lepidoptera, Papilionoidea). *Graellsia* 59:233-258.
- Garzón-Orduña, I. J., D. R. Miranda-Esquivel y M. Donato. 2008. Parsimony analysis of endemism describes but does not explain: An illustrated critique. *Journal of Biogeography* 35:903-913.
- Gotelli, N. J. y G. R. Graves. 1996. *Null models in ecology*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. 388 p.
- Morrone, J. J. 1994. On the identification of areas of endemism. *Systematic Biology* 43:438-441.
- Morrone, J. J. 2001. Homology, biogeography and areas of endemism. *Diversity and Distributions* 7:297-300.
- Morrone, J. J. 2009. *Evolutionary biogeography: an integrative approach with case studies*. Columbia University Press, New York. 301 p.
- Morrone, J. J. y J. M. Carpenter. 1994. In search of a method for cladistic biogeography: An empirical comparison of component analysis, Brooks parsimony analysis, and three-area-statements. *Cladistics* 10:99-153.
- Nelson, G. y N. I. Platnick. 1981. *Systematics and biogeography: cladistics and vicariance*. Columbia University Press, New York. 567 p.
- Nihei, S. S. 2006. Misconceptions about parsimony analysis of endemism. *Journal of Biogeography* 33:2099-2106.
- Posadas, P. y D. R. Miranda-Esquivel. 1999. El PAE (Parsimony Analysis of Endemism) como una herramienta en la evaluación de la biodiversidad. *Revista Chilena de Historia Natural* 72:539-546.
- Ronquist, F. 1996. DIVA version 1.1. Computer program and manual available by anonymous FTP from Uppsala University.
- Ronquist, F. 1997. Dispersal-vicariance analysis: a new approach to the quantification of historical biogeography. *Systematic Biology* 46:195-203.
- Rosen, B. R. 1984. Reef coral biogeography and climate through the late Cenozoic: just islands in the sun or a critical pattern of islands? *In* Fossils and climate. P. Brenchley (ed.). Wiley, Chichester, Sussex. p. 201-262.
- Rosen, B. R. 1985. Long-term geographical controls on regional diversity. *The Open University Geological Society Journal* 6:25-30.
- Rosen, B. R. 1988. From fossils to earth history: Applied historical biogeography. *In* Analytical biogeography: an integrated approach to the study of animal and plant distributions, A. A. Myers y P. Giller (eds.). Chapman and Hall, Londres. p. 437-481.
- Rosen, B. R. y A. B. Smith. 1988. Tectonics from fossils? Analysis of reef-coral and sea-urchin distributions from late Cretaceous to Recent, using a new method. *In* Gondwana and Tethys, Special publication 37, M. G. Audley-Charles y A. Hallam (eds.). Geological Society of London. p. 275-306.
- Sober, E. 1988. The conceptual relationship of cladistic phylogenetics and vicariance biogeography. *Systematic Biology* 37:245-253.
- Wiley, E. O. 1988. Parsimony analysis and vicariance biogeography. *Systematic Zoology* 37:271-290.