



Nota de opinión

De cómo el análisis de parsimonia de endemismos (PAE) tampoco explica la selección natural

About how Parsimony Analysis of Endemicity does not explain natural selection either

Tania Escalante

Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera", Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-399, 04510 México D.F., México.

Correspondencia: tee@ibunam2.ibiologia.unam.mx

Hace más de 2 décadas fue propuesto por Rosen (1984, 1985, 1988) y Rosen y Smith (1988) un método llamado análisis de parsimonia de endemismos o PAE, por las siglas de *Parsimony Analysis of Endemicity*, su nombre en inglés. Desde entonces, se ha desarrollado una serie de aplicaciones, estructuraciones, modificaciones e interpretaciones que desataron algunas de las discusiones más interesantes en la literatura biogeográfica de las últimas décadas. En este documento, y para celebrar los 20 años de su uso en biogeografía, analizo algunas de las ideas y controversias que se han suscitado en torno al PAE.

1. ¿Qué es el PAE?

En 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. El PAE original 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.

Los pasos básicos del PAE son: *a)*, delimitar los taxones a analizar y las unidades de estudio (generalmente áreas), considerando únicamente aquellas unidades donde exista al menos una localidad para un taxón; *b)*, construir una matriz de datos donde las columnas representen los taxones y los renglones las áreas. Si un taxón se encuentra presente en un área se codifica con '1' y si está ausente, con '0'. Para enraizar el árbol, se adiciona un área hipotética codificada con '0' en todas las columnas; *c)*, aplicar un análisis de parsimonia a la matriz de datos para obtener un cladograma; *d)*, identificar en el cladograma los grupos de áreas definidos al menos por 2 taxones exclusivos, también llamados sinapomorfias geográficas/geológicas por Rosen (1988), y *e)*, dibujar en el mapa las áreas de distribución

de las sinapomorfias geográficas en cada grupo de áreas y delinear los límites de las áreas de endemismo.

2. ¿Cuántos tipos de PAE existen?

Hay diferentes tipos de PAE y pueden clasificarse con diferentes criterios. De acuerdo con los datos de entrada que utiliza, existen PAE de localidades y de áreas de distribución generalizadas a otras áreas. Dentro de las segundas, pueden realizarse el PAE de polígonos regulares (generalmente cuadrículas; Morrone, 1994) o irregulares, de áreas naturales (cuencas hidrológicas, provincias, islas reales o virtuales, transectos, comunidades) o unidades geopolíticas (Morrone, 2009). Respecto a los taxones que son la evidencia de la clasificación de las áreas, es posible realizar PAE de especies o de cualquier otro nivel taxonómico, o un análisis combinado de diferentes niveles taxonómicos. Incluso, hay quienes sugieren que el PAE puede utilizar áreas de endemismo como unidades de estudio e información filogenética (llamado análisis cladístico de distribuciones y endemismo, o CADE; Porzeczanski y Cracraft, 2005) o como método para identificar trazos en panbiogeografía (Echeverry y Morrone, 2010).

Una revisión interesante de algunas apreciaciones erróneas acerca del PAE fue presentado por Nihei (2006). Este autor refuta algunas de ellas retomando la propuesta inicial de Rosen (1988) acerca de que el PAE puede ser usado e interpretado dinámica o estáticamente. La manera dinámica, se refiere a la versión histórica del PAE analizando los cambios distribucionales a través del tiempo; la estática, a la identificación de la homología biogeográfica primaria en un único horizonte geológico.

Yo sugiero dividir el PAE también en 2 formas de interpretación, pero dependiendo del objetivo para el cual se realiza: *a)*, la forma descriptiva, cuando sólo se trata de un análisis clasificatorio, útil en la identificación de patrones, y *b)*, la forma histórica, cuando su objetivo es el análisis de las áreas de endemismo como entidades biogeográficas evolutivas interrelacionadas.

El PAE descriptivo no necesariamente supone procesos, y es comparable con otros métodos cuantitativos con la ventaja de proveer un esquema jerárquico que puede ser utilizado para proponer una regionalización biogeográfica. El PAE histórico puede representar eventos vicariantes de relación entre áreas geográficas, reflejados en la distribución compartida de los taxones. Es decir, dependiendo de la pregunta que se plantea y de los datos de entrada, un PAE puede tener diferentes objetivos

3. ¿Qué es lo que sí hace el PAE?

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.

Desafortunadamente, algunos artículos cuyo objetivo ha sido analizar las debilidades del PAE se basan en lo que “el PAE no hace”. Desde 1988, Rosen reconoció 2 diferencias básicas entre el PAE y la biogeografía cladística, relacionadas con los datos que utilizan y su interpretación. Sin embargo, Garzón-Orduña et al. (2008) realizaron un análisis comparativo del PAE respecto a 4 métodos biogeográficos cladísticos, con el objetivo de probar si el PAE es capaz de recuperar patrones históricos. Veo 2 grandes debilidades en tal estudio: *a*), siguiendo a Rosen (1988), no se puede realizar un estudio comparativo entre métodos que por definición no son comparables. Por un lado, los métodos biogeográficos cladísticos se encuentran bajo un enfoque teórico diferente, el cual involucra el uso de filogenias para el descubrimiento de relaciones entre áreas. Por otro lado, sólo el CADE o un PAE con uso de información filogenética podría acercarse al objetivo de un método biogeográfico cladístico, y *b*), los mismos métodos cladísticos con los que se está comparando el PAE dan resultados diferentes, lo cual ha sido probado también en otros trabajos, al grado de que no existe consenso sobre cuál de los alrededor de 20 métodos cladísticos puede resultar más adecuado al emprender un estudio biogeográfico (Morrone, 2009).

Moline y Linder (2006) encontraron que un método de agrupamiento fenético permitió obtener mejores resultados que el PAE en su capacidad de delimitar áreas de endemismo. Esto es comprensible, ya que el PAE obviamente tiene un desempeño pobre debido a que la matriz de datos utilizada tiene más unidades para clasificar (en este caso cuadrantes), que unidades de evidencia para la clasificación (taxones), incluso utilizando un esquema de pesado. Así entonces, al desarrollar un PAE donde ocurre esta situación, uno debe esperar que la resolución del cladograma que se obtenga será una resolución pobre, resultado de la cantidad de datos de entrada, pero no del método en sí. Por otra parte, es posible que la baja resolución de un

cladograma de PAE se deba a que el análisis de parsimonia es sumamente estricto al no considerar posibles problemas en los datos, como el submuestreo (representado con gran cantidad de “0” esparcidos en la matriz de datos) y las presencias en áreas adyacentes.

Finalmente, quiero referirme a la Nota científica publicada en esta revista por Peterson (2008), la cual contiene varias críticas que son fácilmente refutables:

1. El enraizamiento del cladograma con una área codificada con ceros. Aunque para algunos autores el proceso subyacente a los patrones de endemismo es la vicarianza, en un ejercicio clasificatorio o de identificación de unidades de análisis (es decir, en un PAE estático) no hay supuestos sobre los procesos generadores de los patrones. Aún más, estos patrones pudieran ser resultado de procesos combinados de vicarianza, extinción y dispersión. Adicionalmente, el área codificada con “0” tiene significado operativamente sólo con el enraizamiento, y uno más, relacionado con la idea de que existe un área externa (hipotética o real) que no posee ninguna de las especies que tiene el área sujeta a análisis. En caso de que el área externa sea real, existiría la posibilidad de que también en el área de estudio hubiera algunas especies presentes. Incluso, algunos autores han señalado que el enraizamiento puede realizarse con una área hipotética o real codificada con “1” en vez de “0”, con la implicación de una área con todas las especies distribuidas en ella (Cano y Gurrea, 2003), o simplemente mantener el cladograma sin enraizar (Morrone, com. pers.)
2. El PAE es un análisis de no-endemismo. El PAE es un método que no solamente identifica la exclusividad de un taxón a una área geográfica (en el sentido más laxo de la palabra endemismo), sino que es un método identificador de patrones, es decir, de la exclusividad compartida. Así entonces, el objetivo del PAE no es la búsqueda de las autapomorfias (la exclusividad a una área), sino de las sinapomorfias.
3. El PAE puede agrupar áreas con base en ausencia compartida o dispersión compartida. El PAE utiliza un algoritmo de parsimonia que se aplica en análisis filogenéticos, donde es posible que 2 taxones compartan la pérdida de un carácter o una homoplasia. En el PAE, por ejemplo, 2 áreas podrían estar en un clado que esté sustentado por la ausencia de 2 especies. Cuando se trata del PAE estático o descriptivo, es obvio que esta condición no soporta un área de endemismo; por lo tanto, aunque agrupe áreas, no es informativa. Si bien, para Peterson (2008) este significado no es claro, la interpretación es obvia: no hay patrón por identificar. Dado que el PAE estático o descriptivo no asume

supuestos de procesos, la segunda aseveración de Peterson (2008) es inaplicable. Incluso, bajo procesos de dispersión concertada que pudieran generar patrones, el PAE sería capaz de identificar aquellas especies que comparten un patrón de distribución ya que se dispersaron conjuntamente a las mismas áreas. En el PAE dinámico podría suponerse, entonces, la existencia de cierto tipo de procesos, pero por sí mismo, y sin mayor evidencia, no es posible desacreditar la dispersión cuando se realiza un PAE, tal como sugiere Peterson (2008).

4. El PAE no es aplicable en áreas delimitadas artificialmente. Peterson (2008) señala que el PAE sólo se puede aplicar en sistemas cerrados donde los taxones deben ser endémicos. Si bien, operativamente no es posible realizar un análisis global (todas las áreas terrestres del mundo y todos los taxones conocidos), lo correcto es utilizar sólo áreas naturales donde los taxones estén delimitados, pero seguramente sólo hasta que tengamos datos más completos se logrará un PAE global. Finalmente, Peterson (2008) asegura que en México el PAE es muy popular porque es fácil de aplicar y no porque sea el método más apropiado para los fines que se pretenden. Lo mismo podría argumentarse de cualquier metodología cuando no se comprende su trasfondo teórico y aplicación, o de cualquier algoritmo que tenga una interfaz fácilmente utilizable. Ciertamente, no es lo que ocurre con el PAE (a la fecha no existen programas expresamente creados para realizar un PAE) pero sí con algunos métodos, como los de modelado de nicho ecológico.

Sin duda con el tiempo y el desarrollo de la ciencia, el PAE, caerá en desuso y será sustituido por métodos más eficientes para la identificación de áreas de endemismo. En este sentido, el análisis de endemidad (NDM; Szumik et al., 2002) parece promisorio. Sin embargo, es innegable la aportación del PAE, un método con características que hasta el momento ningún otro ofrece. Lo importante es que su trasfondo teórico y metodológico pueda ser bien comprendido para ser superado. Evidentemente el PAE, muy a pesar de sus detractores, no explica la selección natural.

Agradezco los valiosos comentarios de Juan J. Morrone, Gerardo Rodríguez, Sergio Roig-Juñent y Silvio Nihei.

Literatura citada

- Cano, J. M. y P. Gurrea. 2003. La distribución de las zigenas (Lepidoptera, Zygaenidae) ibéricas: una consecuencia del efecto península. *Graellsia* 59:273-285.
- Echeverry, A. y J. J. Morrone. 2010. Parsimony analysis of endemism as a panbiogeographical tool: an analysis of Caribbean plant taxa. *Biological Journal of the Linnean Society* 101:961-976.
- 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.
- Moline, P. M. y H. P. Linder. 2006. Input data, analytical methods and biogeography of *Elegia* (Restionaceae). *Journal of Biogeography* 33:47-62.
- Morrone, J. J. 1994. On the identification of areas of endemism. *Systematic Biology* 43:438-441.
- Morrone, J. J. 2009. *Evolutionary biogeography: An integrative approach with case studies*. Columbia University Press, Nueva York. 301 p.
- Nihei, S. S. 2006. Misconceptions about parsimony analysis of endemism. *Journal of Biogeography* 33:2099-2106.
- Peterson, A. T. 2008. Parsimony analysis of endemism (PAE) and studies of Mexican biogeography. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 79:541-542.
- Porzeczanski, A. L. y J. Cracraft. 2005. Cladistic analysis of distributions and endemism (CADE): using raw distributions of birds to unravel the biogeography of the South American aridlands. *Journal of Biogeography* 32:261-265.
- 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, London. 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, London. p. 275-306.
- Szumik, C. A., F. Cuzzo, P. A. Goloboff y A. E. Chalup. 2002. An optimality criterion to determine areas of endemism. *Systematic Biology* 51:806-816.