

El PAE (Parsimony Analysis of Endemicity) como una herramienta en la evaluación de la biodiversidad

The PAE (Parsimony Analysis of Endemicity) as a tool for biodiversity evaluation

PAULA POSADAS ¹ y DANIEL R. MIRANDA-ESQUIVEL ²

¹ Laboratorio de Sistemática y Biología Evolutiva (LASBE), Museo de La Plata, Paseo del Bosque, 1900. La Plata, Argentina, e-mail: posadas@museo.fcnym.unlp.edu.ar

² Museo de La Plata, Paseo del Bosque, 1900. La Plata, Argentina. Dirección permanente: Escuela de Biología, Universidad Industrial de Santander. AA 678, U. Industrial de Santander, Bucaramanga, Colombia

RESUMEN

El Parsimony Analysis of Endemicity (PAE) es una herramienta de la biogeografía histórica que permite delimitar áreas de endemismo y a su vez áreas prioritarias para la conservación, fundamentándose en la maximización de la congruencia de los patrones de distribución de los taxa presentes en una región. Se presenta su metodología y se discute un ejemplo aplicando el PAE a la flora de Tierra del Fuego.

Palabras clave: PAE, áreas de endemismo, parsimonia, biodiversidad, conservación.

ABSTRACT

PAE is an historical biogeography tool for defining areas of endemism and establishing priority areas for conservation. PAE maximizes congruence among distributional patterns of taxa that inhabit a study region. We present herein the methodology of PAE and present a case study: the flora of Tierra del Fuego.

Key words: PAE, endemism areas, parsimony, biodiversity, conservation.

INTRODUCCION

La profunda crisis que enfrenta actualmente la biodiversidad debida a la desaparición de millones de especies, a un ritmo mayor que el de cualquier extinción catastrófica previa (Benton et al. 1996) y con el agravante de que muchas de ellas son aún desconocidas por la ciencia (Crisci et al. 1993), nos obliga a lograr el conocimiento necesario que permita desarrollar estrategias apropiadas para la conservación y uso sustentable de la riqueza biótica del planeta. Para tales propósitos se requiere evaluar la biodiversidad desde distintas perspectivas.

Una de ellas, es la relativa a los patrones de distribución de los seres vivos.

Es evidente que las distintas áreas del planeta poseen distintos niveles de representación de especies y taxa de rango superior. Por ello resulta necesario desarrollar programas tendientes a documentar la distribución de los organismos a diferentes escalas espaciales (Ulfstrand 1992). Una de las perspectivas posibles para este tipo de análisis es la biogeográfica, que permite conocer e interpretar los patrones de distribución de la biodiversidad, identificando áreas naturales, explicando su origen y esclareciendo las relaciones existentes entre

Trabajo presentado originalmente en el "Taller sobre Ecosistemas de Zonas Mediterráneas" organizado por la Red Iberoamericana de Ecosistemas Mediterráneos, CYTED-CONICYT, Chile, 14-16 de mayo de 1997

dichas áreas, para lo cual es necesario el aporte proveniente de la sistemática, la geografía, la geología y la ecología.

El problema de la conservación de la diversidad no es sólo un problema de la cantidad de especies presentes en un sitio. Este hecho puede ejemplificarse con el problema de Platnick (1992) (Fig. 1): "sólo se cuenta con recursos para conservar dos de tres áreas determinadas. Si se escogiese sólo por el número de especies presentes se preservarían las regiones A (50 especies) y B (41 especies); sin embargo, 40 de 41 especies presentes en B ya están presentes en A, por lo que el número real de especies protegidas sería de 51 (en la condición máxima)". Tal problema pone de manifiesto que se requiere un estudio comparativo

de las biotas para desarrollar estrategias adecuadas de conservación (Amat García & Miranda Esquivel 1996).

La biogeografía puede aportar información relativa a la riqueza de especies para la conservación de áreas, pero también provee información sobre áreas únicas en cuanto a su composición biótica. La biogeografía es un componente de la biología comparada, disciplina que requiere unidades naturales de estudio. Así, para la sistemática la unidad es la especie, en tanto que para la biogeografía histórica la unidad de estudio es el área de endemismo. Por lo tanto, en cualquier estudio biogeográfico el primer paso es la delimitación de las áreas de endemismo.

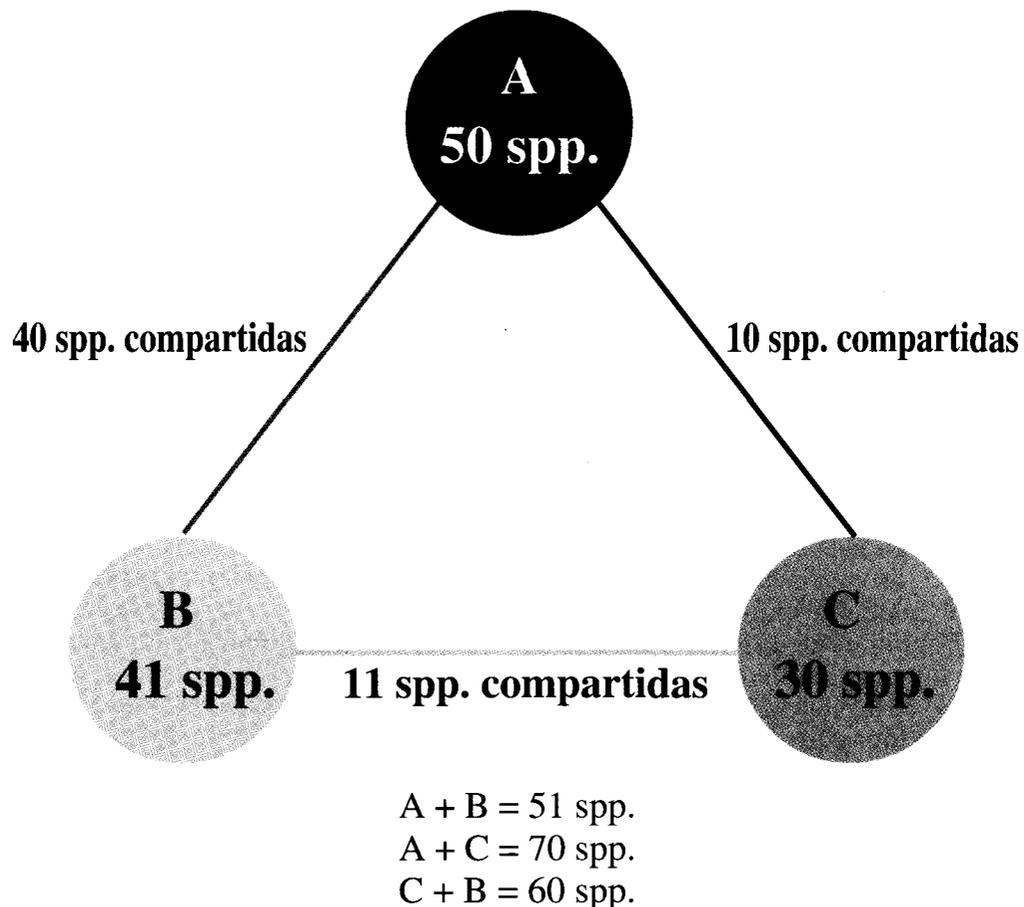


Fig. 1. El problema de Platnick: si se seleccionan las áreas A y B sólo se conservan 51 especies en total, mientras que si aplicamos un enfoque de complementariedad deben seleccionarse las áreas A y C (70 especies preservadas).

Platnick's problem: if we select areas A and B only 51 species would be protected, while if we use complementarity criteria areas A and C must be selected (70 species preserved).

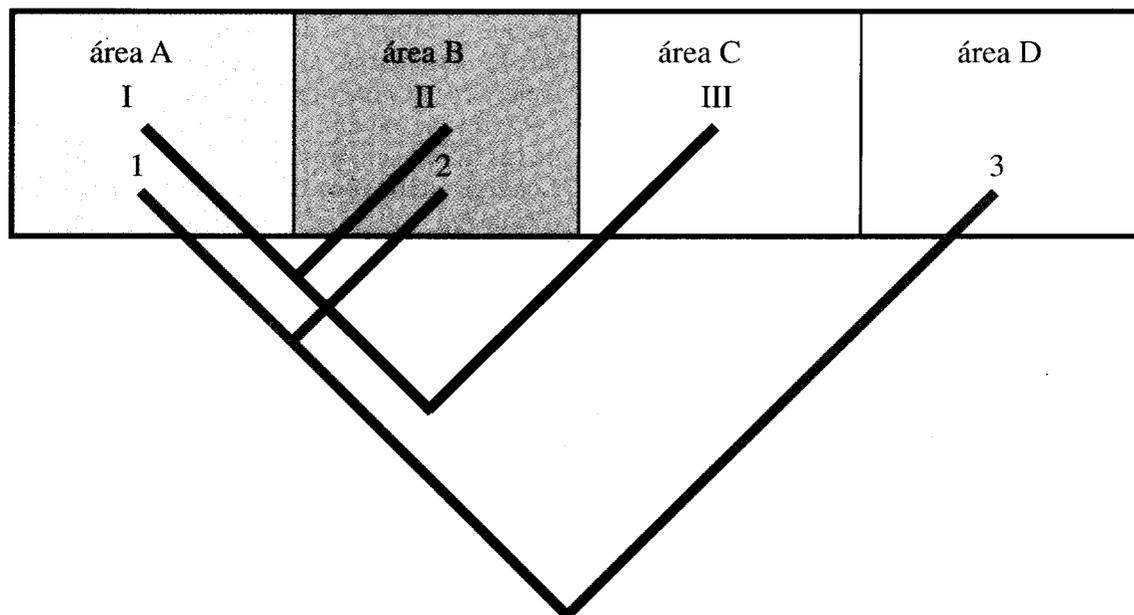


Fig. 2. Según el concepto de Harold & Mooi (1994) las áreas A y B son dos áreas de endemismo, mientras que las áreas C y D no lo son.

Following Harold & Mooi's definition (1994) areas A and B are endemism areas while C and D are not.

Definiciones de área de endemismo

El concepto de área de endemismo tiene una importancia fundamental en el desarrollo de estudios biogeográficos. La mayoría de los autores coincide en que las áreas biogeográficas deben ser definidas en función de las áreas de endemismo. Según Nelson & Platnick (1981) el problema más elemental de la biogeografía histórica involucra a las áreas de endemismo y sus relaciones. A pesar de la importancia de este concepto, es escaso su tratamiento crítico en la literatura y en la mayoría de los textos sobre biogeografía no se aportan definiciones operativas sobre él (Henderson 1991).

Tal vez la primera referencia acerca de la idea de área de endemismo se puede encontrar en el trabajo de Candolle (1838:9) sobre la distribución de la familia Compositae "... estas regiones no fueron establecidas a priori, sólo he reconocido aquí las regiones cuyas áreas pueden ser definidas naturalmente, y en las cuales yo he encontrado muchas especies endémicas..."

Algunas definiciones recientes de áreas de endemismo son las siguientes:

1-Nelson & Platnick (1981:390): "Áreas relativamente pequeñas, que presentan un número significativo de especies que no están presentes en ninguna otra área".

2-Nelson & Platnick (1981:468): "Un área de endemismo esta representada por las distribuciones más o menos coincidentes de taxa que no aparecen en otras áreas".

3-Humphries & Parenti (1986:93): "Área es una región biogeográfica ocupada por un grupo de organismos monofiléticos o por una especie".

4-Platnick (1991): "Un área de endemismo puede ser definida por los límites de distribución más o menos congruentes de dos o más especies. Obviamente en este contexto "congruentes" no implica una superposición exacta de dichos límites a todas las posibles escalas de mapeo, si no más bien una relativa simpatria al nivel de resolución de análisis deseado".

5-Harold & Mooi (1994): "Región geográfica que comprende la distribución de dos o más taxa monofiléticos que exhiben congruencia filogenética y de distribución y la presencia de sus respectivos allegados en otras zonas así definidas" (Fig. 2).

6-Morrone (1994:438): "Área de congruencia distribucional no aleatoria entre diferentes taxa".

Algunas de las definiciones anteriores, tales como las de Humphries & Parenti y la de Harold & Mooi hacen hincapié en la historia filogenética de los taxa cuyos patrones de distribución muestran congruencia; de este modo, estos autores consideran a las áreas de endemismo como el resultado de un proceso netamente histórico y dejan de lado el componente ecológico en el origen de dichas áreas. Sin embargo, el origen de todo patrón biogeográfico no es nunca completamente histórico ni completamente ecológico, si no más bien el resultado de una combinación de ambos tipos de procesos (Morrone & Crisci 1995).

Para delimitar un área de endemismo es necesario utilizar un método que permita generar hipótesis falsables y que maximice la congruencia de las distribuciones de tantos taxa como sea posible. El Análisis de Simplicidad de Endemismos (Parsimony Analysis of Endemicity= PAE) (Morrone 1994) es una metodología apropiada para tal fin, ya que cumple con los dos requisitos previamente formulados.

Los resultados obtenidos a través de este procedimiento no nos permiten distinguir el origen de la congruencia espacial entre taxa, es decir no manifiestan cuánto se debe a procesos históricos y cuánto a procesos ecológicos; por lo tanto el PAE no permite reconstruir la historia de las áreas objeto de estudio, como así tampoco de las asociaciones ecológicas que las originaron. Para una discusión más amplia del uso de la parsimonia como instrumento para maximizar la congruencia se sugiere ver Forey et al. (1991).

En este contexto un área de endemismo es definida como: el área de congruencia de los patrones de distribución de al menos dos taxa, que pueden estar relacionados o no desde un punto de vista filogenético o ecológico.

Procedimiento a seguir para aplicar el PAE:

Este comprende los pasos siguientes (Fig. 3):

1- Construcción de una grilla que divida el área a ser estudiada en cuadrantes. Estos

cuadrantes no necesitan tener todos igual forma y tamaño, de modo que la grilla puede adecuarse al grado de resolución esperado en una subárea en particular.

2- Obtención de los datos de distribución de los taxa a ser considerados en el análisis. Los taxa utilizados no necesitan estar relacionados entre sí, ni filogenética, ni ecológicamente. Pueden utilizarse taxa de cualquier jerarquía, siempre que estos constituyan grupos naturales (es decir sean grupos monofiléticos).

3- Construcción de una matriz de cuadrantes por taxa. La matriz se construye colocando un 1 si el taxon está presente en el cuadrante o un 0 si está ausente. Se agrega un cuadrante hipotético donde se considera ausentes a todos los taxa para enraizar el árbol.

4- Análisis de la matriz utilizando un algoritmo de simplicidad. La matriz de cuadrantes por taxa se analiza utilizando cualquiera de los paquetes de software disponibles para análisis filogenético cladístico [PAUP, Hennig 86, NONA (Crisci et al. 1994)]

Si se obtiene más de un árbol igualmente simple (parsimonioso), se realiza un consenso estricto; es decir, aquel que sólo nos muestre los grupos que se presentan en la totalidad de los árboles resultantes.

En algunos casos los resultados presentan baja resolución. Esto puede deberse a dos factores:

a) El tamaño de los cuadrantes no es adecuado. En este caso, pueden unirse aquellos cuadrantes donde la disponibilidad de datos sea escasa para varios cuadrantes adyacentes; o dividirse aquellos cuadrantes que generen conflictos, es decir que aparezcan asociados a distintos clados en la serie de árboles igualmente simples, esto implica que es un área compleja desde el punto de vista biogeográfico (por ejemplo, un área de transición).

b) Los datos de distribución utilizados son escasos o inconsistentes entre sí. En este caso, deben incluirse nuevos taxa. En ambos casos debe reiniciarse el análisis sobre la nueva matriz.

c) En ciertos casos de aparentes disyunciones en la distribución, pero donde se sospecha o se espera la presencia del taxon,

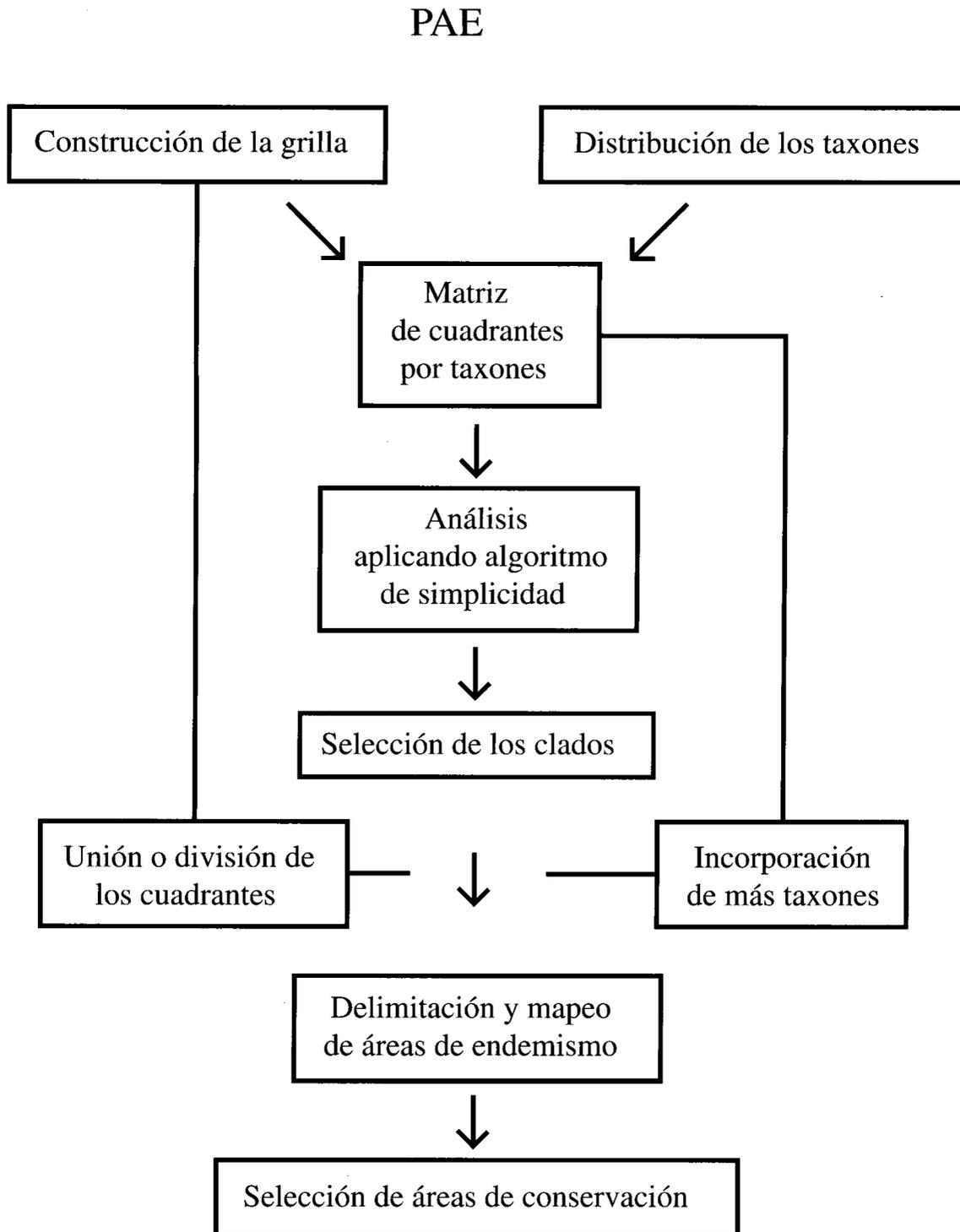


Fig. 3. Diagrama de flujo mostrando la secuencia de pasos para aplicar el PAE.
Flow chart that shows the sequence of steps to apply PAE.

es posible utilizar signos de pregunta (?) en la matriz en lugar de 0. La coincidencia con los patrones de distribución de los otros taxa utilizados en el análisis, resolvería el conflicto, al optimizar el “?” como una presencia o una ausencia. A su vez se puede hacer un análisis de trazos y colocar los signos de interrogación en zonas que pertenezcan al mismo trazo.

5- Selección de las áreas de endemismo. Para realizar este paso se tomarán en cuenta sólo aquellos grupos de cuadrantes que formen un clado y se observará si la unión

entre ellos está sustentada por la presencia de más de un taxon.

6- Los cuadrantes seleccionados se dibujan sobre un mapa, delineando los límites en función de las distribuciones reales de los taxa que sustentan cada clado.

En un caso aplicado (Posadas 1996) donde se buscaba delimitar áreas naturales dentro del archipiélago de Tierra del Fuego, se utilizó el PAE con una matriz de 52 cuadrantes por 377 especies de plantas vasculares. Los datos de distribución de las especies fueron obtenidos a partir de la

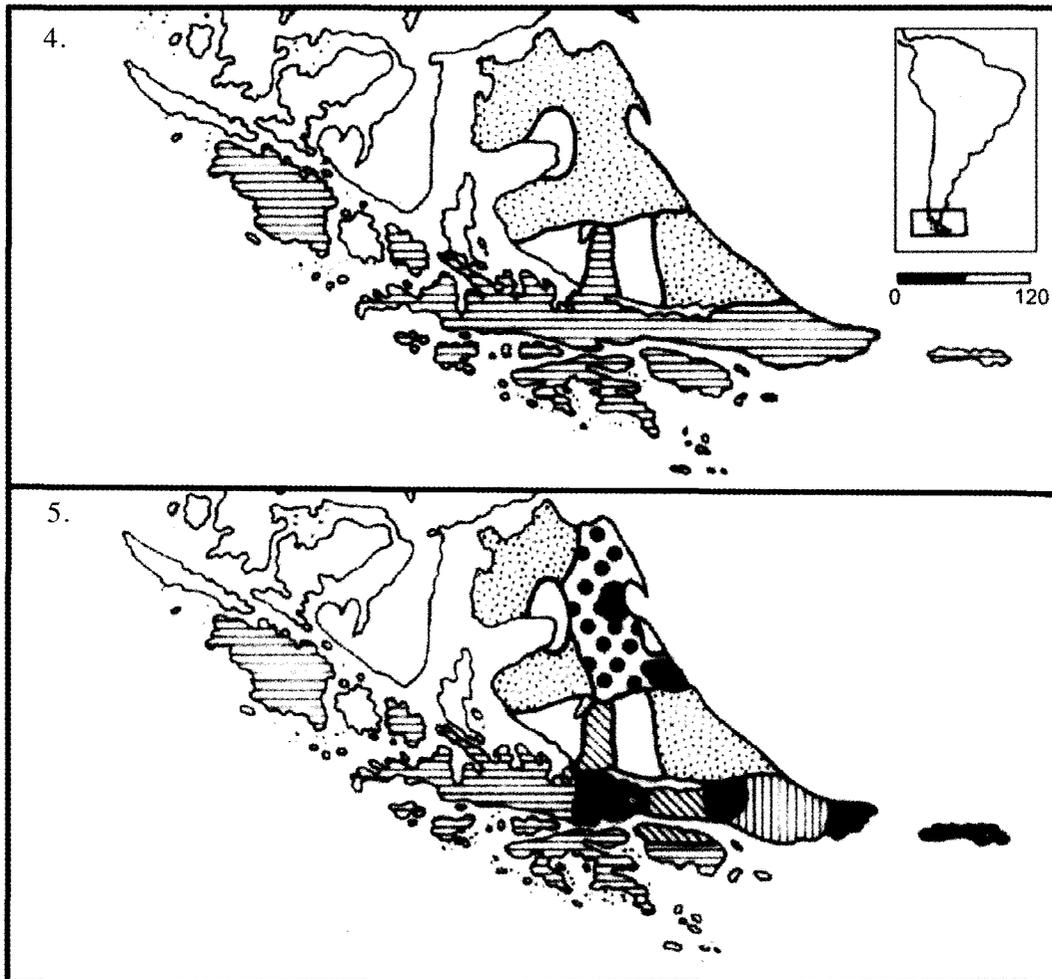


Fig. 4-5. Resultado obtenido utilizando PAE para el archipiélago de Tierra del Fuego. Punteado fino = estepa; líneas horizontales = bosque magallánico + páramo; punteado grueso = subárea dentro de la estepa; líneas verticales = bosque deciduo (Pisano 1977) + extremo sureste de Isla Grande + Isla de los Estados; negro = áreas prioritarias para conservación (Posadas 1996).

PAE results for the Tierra del Fuego archipelago. Small dots = steppe; horizontal lines = magellanic forest and moorland; dots = subarea within the steppe; vertical lines = deciduous forest (Pisano 1977) + southeast tip of Isla Grande + Isla de los Estados; black = priority areas for conservation (Posadas 1996).

“Flora of Tierra del Fuego” (Moore 1983). El análisis de dicha matriz fue realizado utilizando el programa Hennig86 versión 1.5 (Farris 1988); como resultado se obtuvieron un total de 20 cladogramas que fueron resumidos en un árbol de consenso estricto. Sobre el árbol de consenso se seleccionaron aquellos grupos de cuadrantes que estuvieran sustentados por la presencia de dos o más especies. Así, dicho árbol mostró dos áreas principales, y dentro de cada una de ellas se resolvieron áreas progresivamente menores de modo que se constituyó un patrón de áreas anidadas (Fig. 4). El resultado obtenido es congruente en líneas generales con las propuestas previas de Cabrera & Willink (1973) y Pisano (1977). Las dos áreas principales obtenidas son comparables una -señalada en punteado fino en la figura 4 y sustentada por la presencia de siete especies- con la estepa y la segunda -indicada en la figura 4 con líneas horizontales y sustentada por la presencia de seis especies- con el bosque magallánico más el páramo. Sin embargo, el patrón obtenido a partir del PAE es más detallado a nivel de las subunidades menores (Fig. 5), en especial a nivel de la estepa.

Desde una perspectiva conservacionista la estimación de la biodiversidad apunta a delimitar lugares que puedan ser preservados, tal selección debe hacerse desde un esquema racional y no por criterios subjetivos. El patrón de áreas anidadas que se genera como resultado del PAE puede ser utilizado como indicador para seleccionar áreas prioritarias, ya que las áreas menores contienen no sólo las especies únicas para tal área, sino también las de las áreas mayores.

CONCLUSIONES

El PAE es una herramienta de la biogeografía histórica que permite descubrir los patrones naturales de distribución de los organismos. Los patrones de áreas anidadas obtenidos en el PAE son útiles desde el punto de vista de la conservación, ya que las unidades menores incluyen las especies de distribución amplia así como aquellas de distribución restringida; es decir el PAE

puede utilizarse como una herramienta para la toma de decisiones sobre selección de áreas, al determinar áreas “únicas” en cuanto a su composición biótica y de este modo priorizar aquellas áreas que presentan un alto grado de endemismo.

La combinación de los resultados del PAE y otras herramientas para la evaluación de la biodiversidad, como por ejemplo el cálculo de la complementariedad entre áreas (Colwell & Coddington 1994) y los índices filogenéticos (Faith 1994) permitiría tomar decisiones más adecuadas ya que se tendría el mejor marco de decisión posible al optimizar tanto los patrones de distribución, como la riqueza y la información filogenética de los taxa. Sin embargo, dada la inexistencia de filogenias para muchos grupos de organismos es dificultosa la aplicación de índices filogenéticos, por lo que enfoques como el PAE o la complementariedad son mucho más realizables ya que solo requieren información de la distribución de los taxa.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a los Dres. S. Coscarón y J.J. Morrone por los comentarios al manuscrito. A Adrián Fortino por el diseño y realización de las figuras. A CONICET, Colciencias y National Geographic Society por la financiación de este trabajo. El primer autor agradece a la Dra. M. K. Arroyo por la invitación a participar en el taller “Criterios e indicadores para la conservación de la biodiversidad en los ecosistemas mediterráneos” y al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas por su continuo apoyo.

LITERATURA CITADA

- AMAT GARCIA G & DR MIRANDA ESQUIVEL (1996) Insectos, Biodiversidad, Conservación: ¿Cómo monitorear insectos en Colombia? En: Andrade GMG, G Amat-García & F Fernández (eds) Insectos de Colombia. Estudios escogidos: 37-64. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Santafé de Bogotá.
- BENTON MJ, DHERWIN, D JABLONSKI, EG KAUFFMAN, K KOWALSKI & R MARGALEF (1996) La lógica de las extinciones. Tusquets, Barcelona. 227 pp.

- CABRERA A & A WILLINK (1973) Biogeografía de América Latina. Monografías de la OEA, Serie Biología, 122 pp.
- COLWELL RK & J CODDINGTON (1994) Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Section Biology* 345: 101-118.
- CRISCI JV, JJ MORRONE & AA LANTERI (1993) El valor de la diversidad biológica: Un enfoque holístico. En: Goin F & R Goñi (eds) *Elementos de política ambiental*: 353-360. Cámara de diputados de la provincia de Buenos Aires. La Plata.
- CRISCI JV, AA LANTERI & E ORTIZ JAUREGUIZAR (1994) Programas de computación en sistemática y biogeografía histórica: revisión crítica y criterios para su selección. En: Llorente J & I Luna *Taxonomía Biológica* (eds): 207-258. Fondo de Cultura Económica. Mexico.
- DE CANDOLLE AP (1838) *Statistique de la famille des Composées*. Treutel & Würtz, París y Estrasburgo.
- FAITH DP (1994) Phylogenetic pattern and the quantification of organismal biodiversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Section Biology* 345: 45-58.
- FARRIS, JS (1988) Hennig86, version 1.5. Publicado por el autor. Port Jefferson Station, New York.
- FOREY PL, CJ HUMPHRIES, IJ KITCHING, RW SCOTLAND, DJ SIEBERT & DM WILLIAMS (1991) *Cladistics: A practical course in Systematics*. Oxford. 191 pp.
- HAROLD AS & RD MOOI (1994) Areas of endemism: Definition and recognition criteria. *Systematic Biology* 43: 438-441.
- HENDERSON IM (1991) Biogeography without areas? *Australian Systematic Botany* 4:59-71.
- HUMPHRIES C & L PARENTI (1986) *Cladistic biogeography*. Clarendon Press, Oxford. 98 pp.
- MOORE DM (1983) *Flora of Tierra del Fuego*. Anthony Nelson, England. Missouri Botanical Garden, USA. 396 pp.
- MORRONE JJ (1994) On the identification of areas of endemism. *Systematic Biology* 43:438-441.
- MORRONE JJ & JV CRISCI (1995) Historical Biogeography: Introduction to methods. *Annual Review of Ecology and Systematics* 26:373-401.
- NELSON G & N PLATNICK (1981) *Systematics and biogeography: Cladistics and vicariance*. Columbia University Press, New York. 567 pp.
- PISANO VE (1977) *Fitogeografía de Fuego-Patagonia Chilena*. I. - Comunidades vegetales entre las latitudes 52° y 56° S. *Anales del Instituto Patagónico Punta Arenas, Chile* 8:121-250.
- PLATNICK N (1991) On areas of endemism. *Australian Systematic Botany* 4 (preface)
- PLATNICK N (1992) Patterns of biodiversity. En: Eldredge N (ed) *Systematics, Ecology and the Biodiversity crisis*: 15-24. Columbia University Press. New York.
- POSADAS P (1996) Distributional patterns of vascular plants in Tierra del Fuego: A study applying parsimony analysis of endemism (PAE). *Biogeographica* 72(4): 161-177.
- ULFSTRAND S (1992) Biodiversity: How to reduce its decline? *Oikos* 63:3-5.