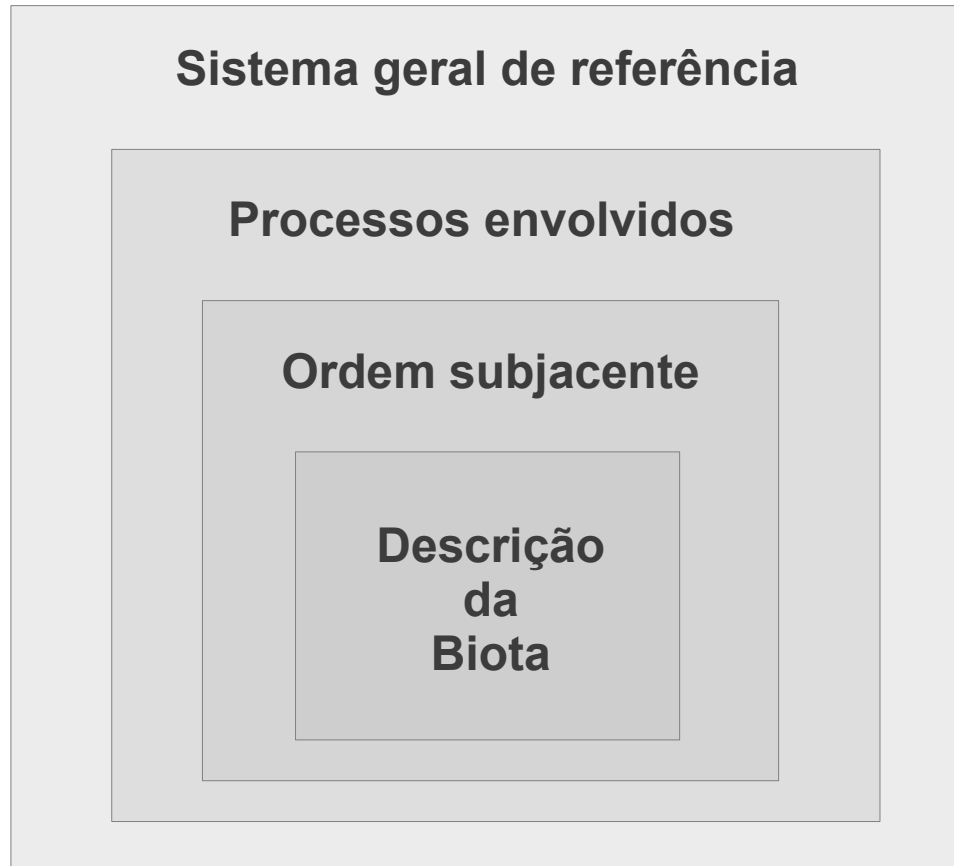




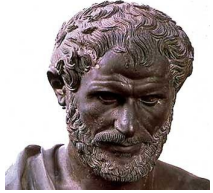
*Aos princípios...*

*O que é Sistemática:*



# Desenvolvimento epistemológico da Sistemática:

Aristóteles – 384-322 A.C.



Darwin  
1809-1882



1859

Período essencialista

Mundo dinâmico

Resistência e Nova Síntese

Sistemática Evolutiva

1936 - 1947

1960's

Fenética

1970's

Cladística

1990's

Probabilístico

Carolus Linnaeus  
1707-1778



Buffon  
1707-1788



Lamarck  
1744 -1829



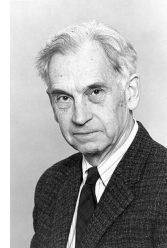
St-Hilair  
1772 -1844



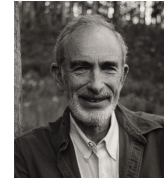
Cuvier  
1769 -1832



Ernest Mayr  
1904 - 2005



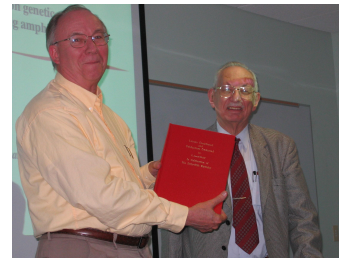
Paul Erlich



G.G. Simpson  
1902 - 1984

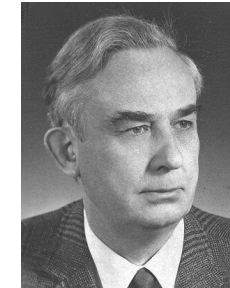


Theodosius Dobzhansky  
1900 -1975



James Rohlf

R. Sokal  
1926 -



Willi Hennig  
1913 - 1976



Steve Farris



Joe Felsenstein

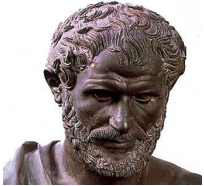


David Hillis

# *Mudança de paradigma:*

## Rompimento da visão essencialista

Aristóteles – 384-322 A.C.



Período essencialista

Darwin  
1809-1882



Mundo dinâmico

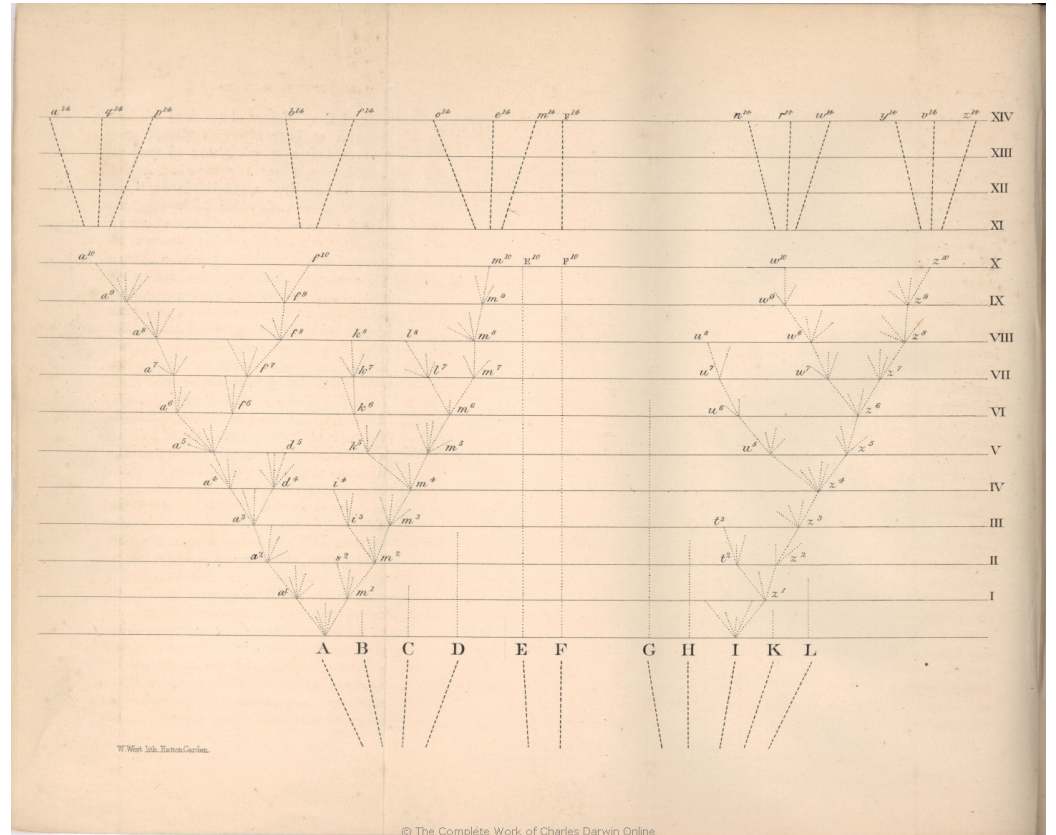
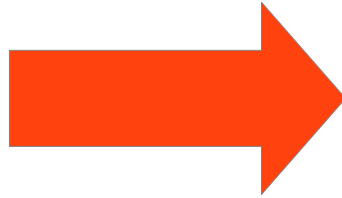
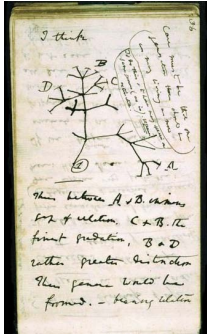
Toda a natureza poderia se subdividida em categorias naturais que são eternas, imutáveis e discretas.



Os organismos não são eternos, imutáveis e discretos. Ao contrário, são restritos no espaço e no tempo, se modificam e as categorias nem sempre são discretas

# Mudança de paradigma:

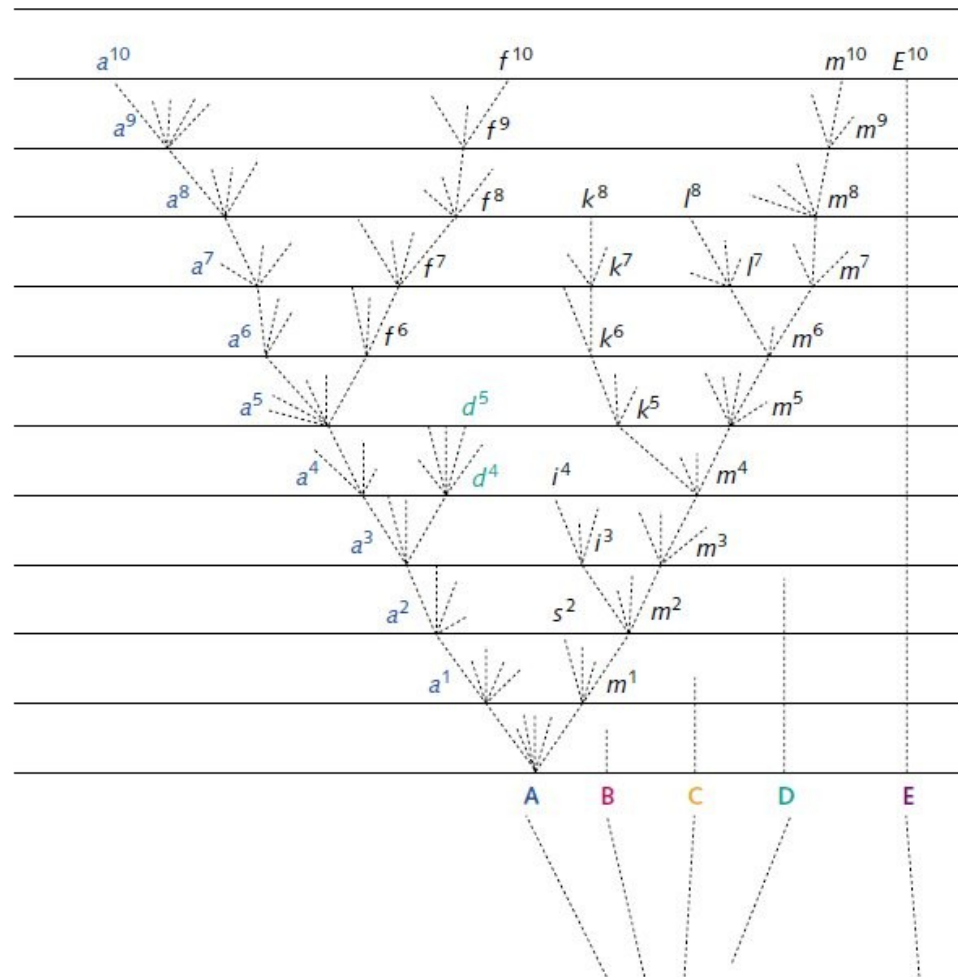
## Genealofia/filogenia.



# *Núcleo central da teoria:*

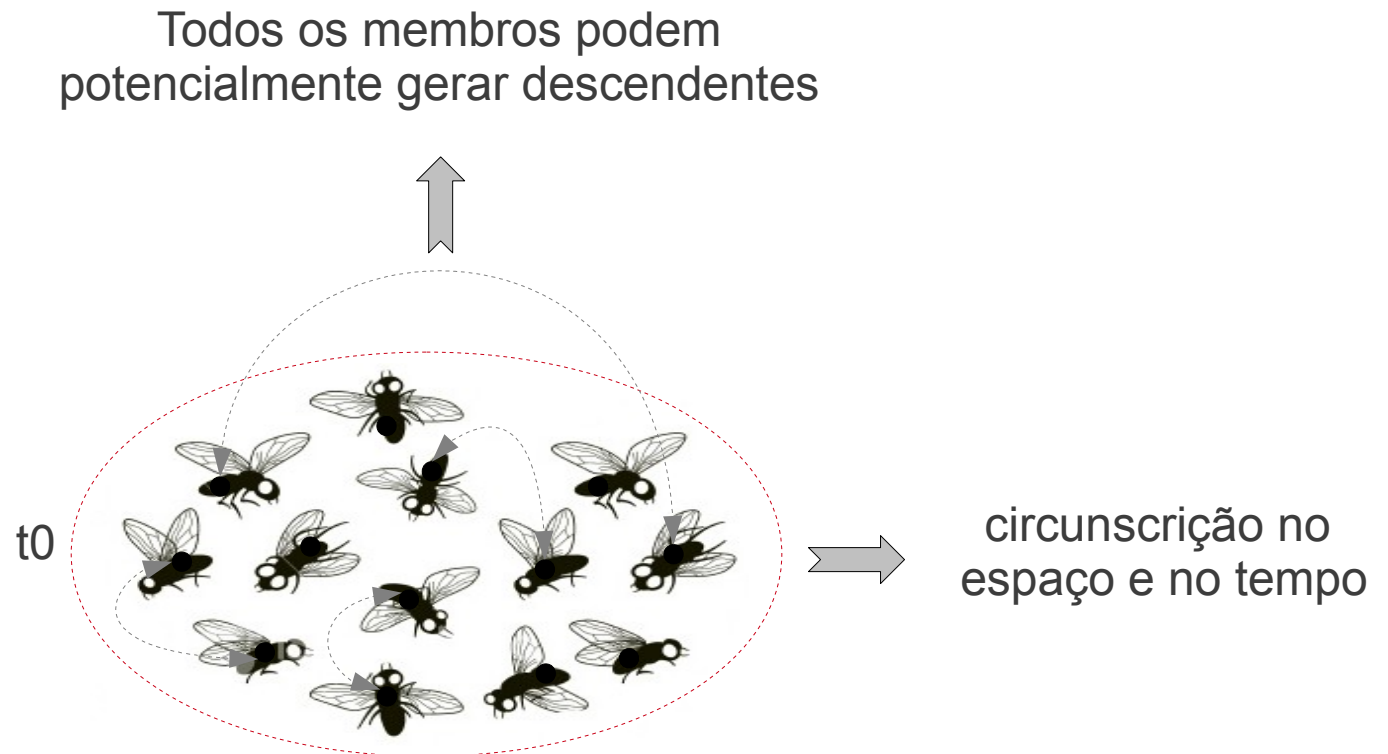
Descendência com modificação:

processo de acúmulo de modificações  
e estruturação hierárquica.



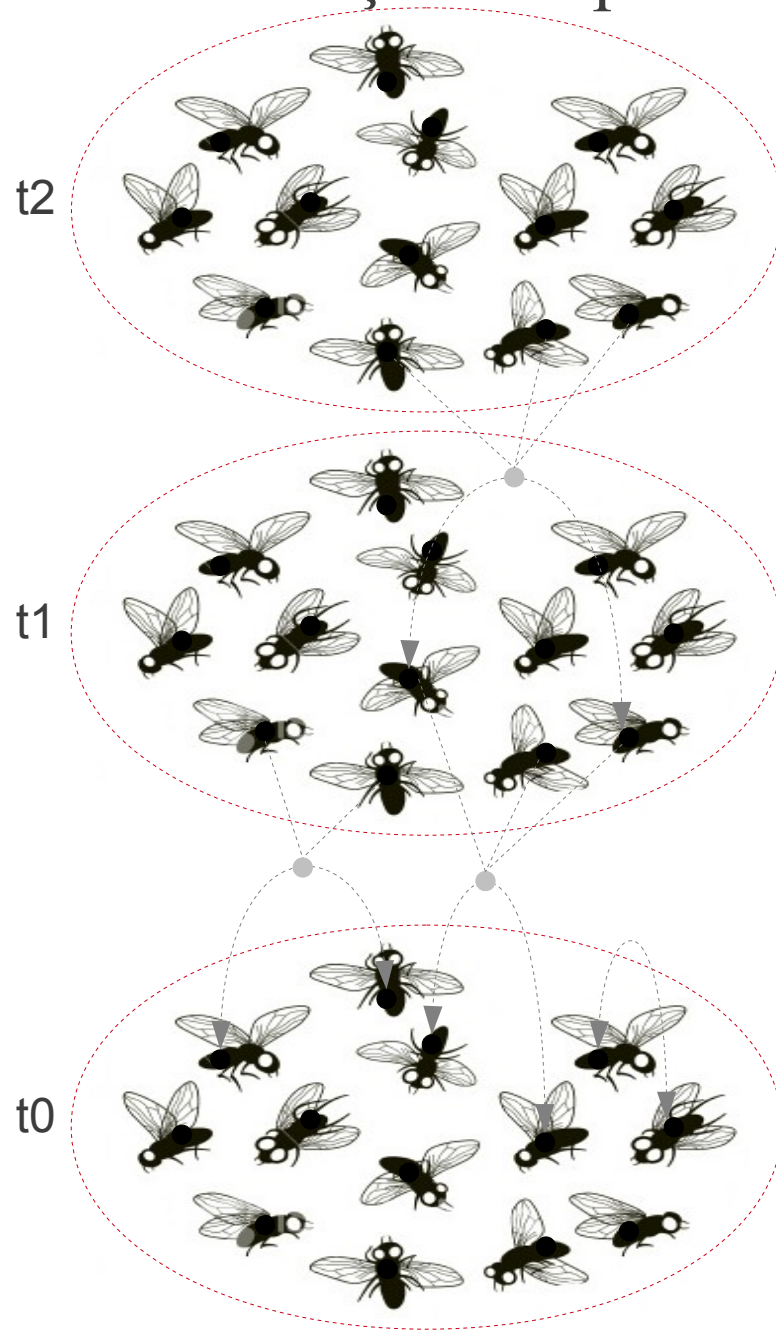
# *Linhagens históricas:*

Coesão horizontal → fluxo gênico intra-populacional



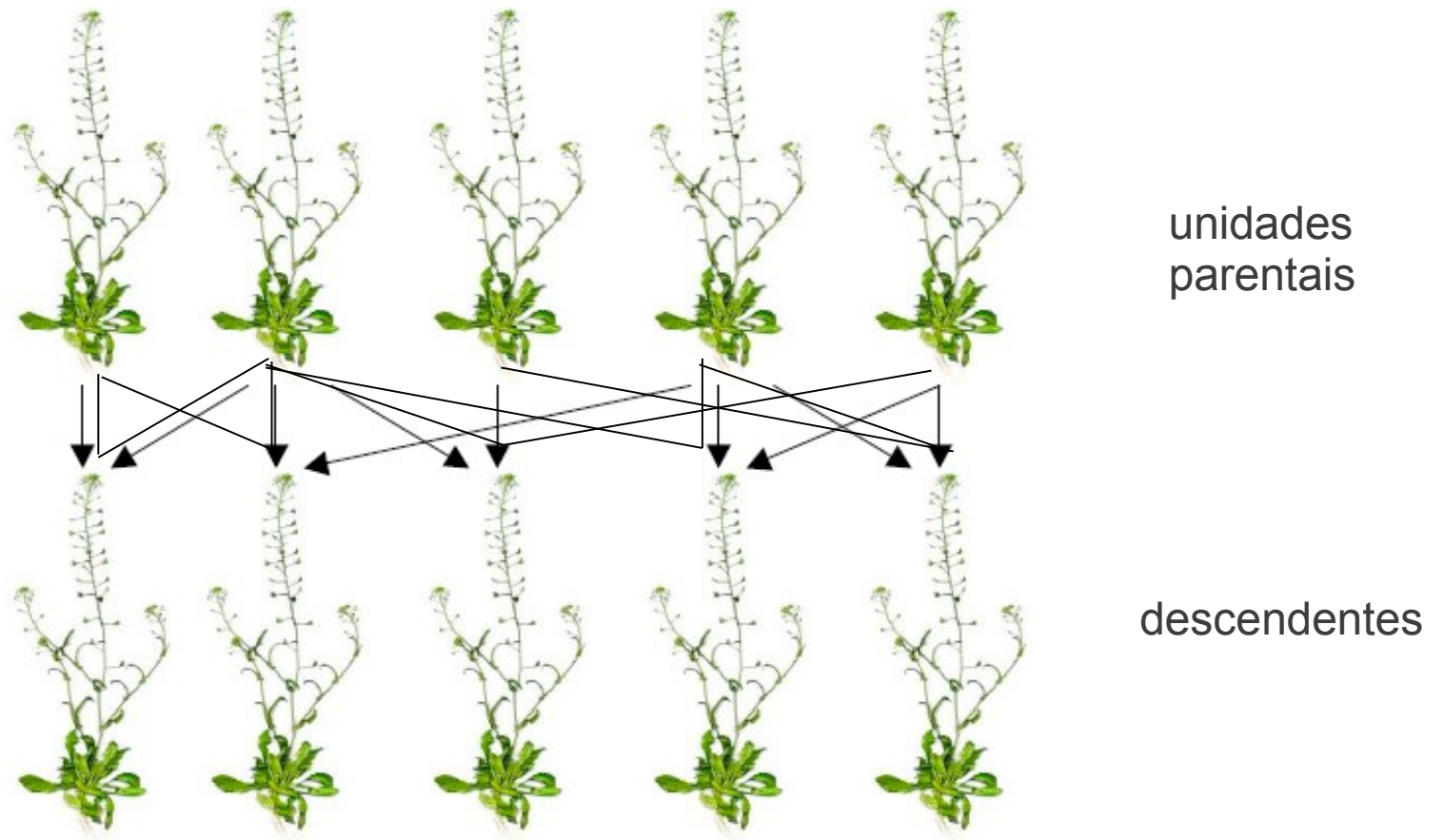
# *Linhagens históricas:*

Coesão vertical  $\rightarrow$  relações de parentesco entre gerações

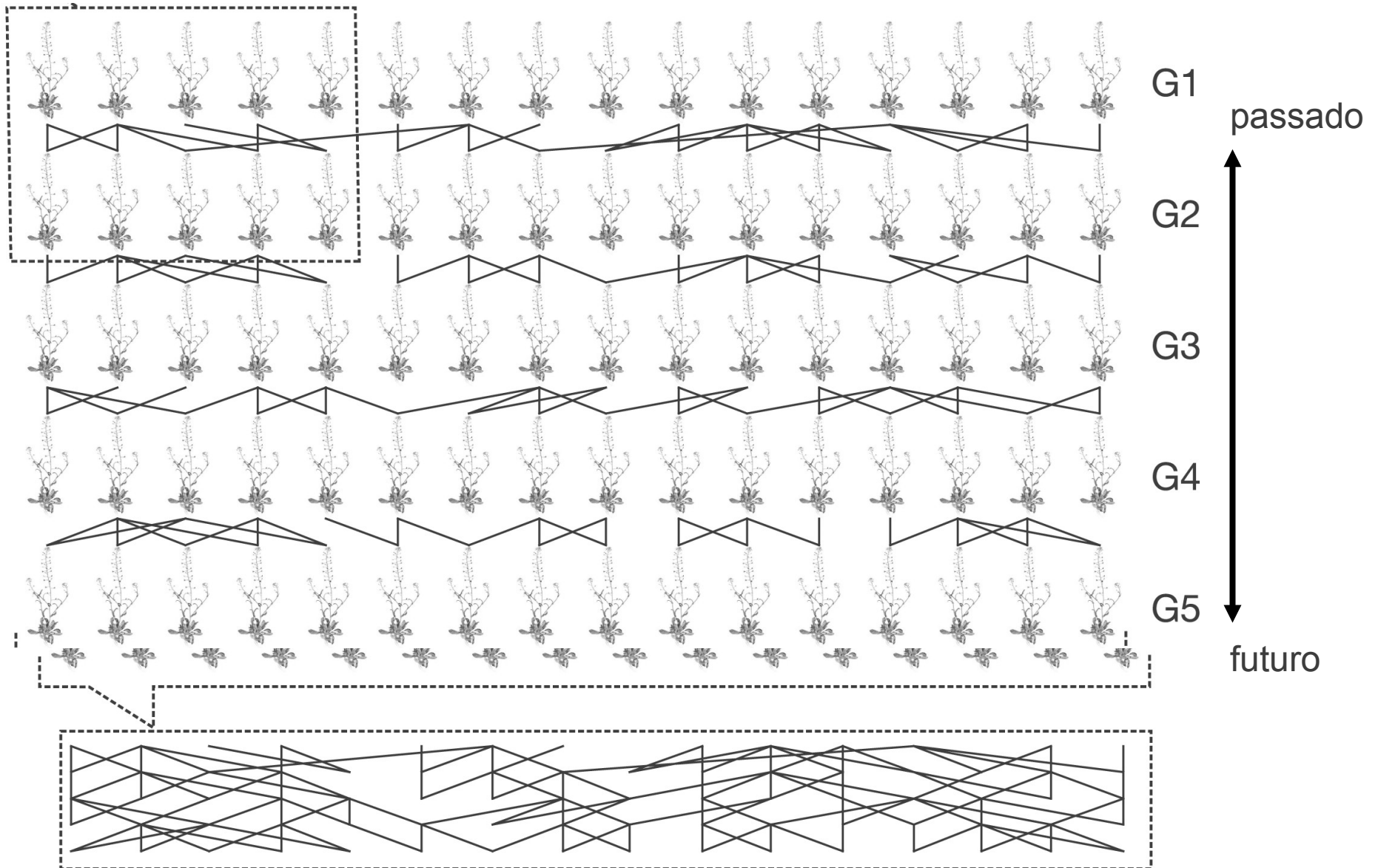




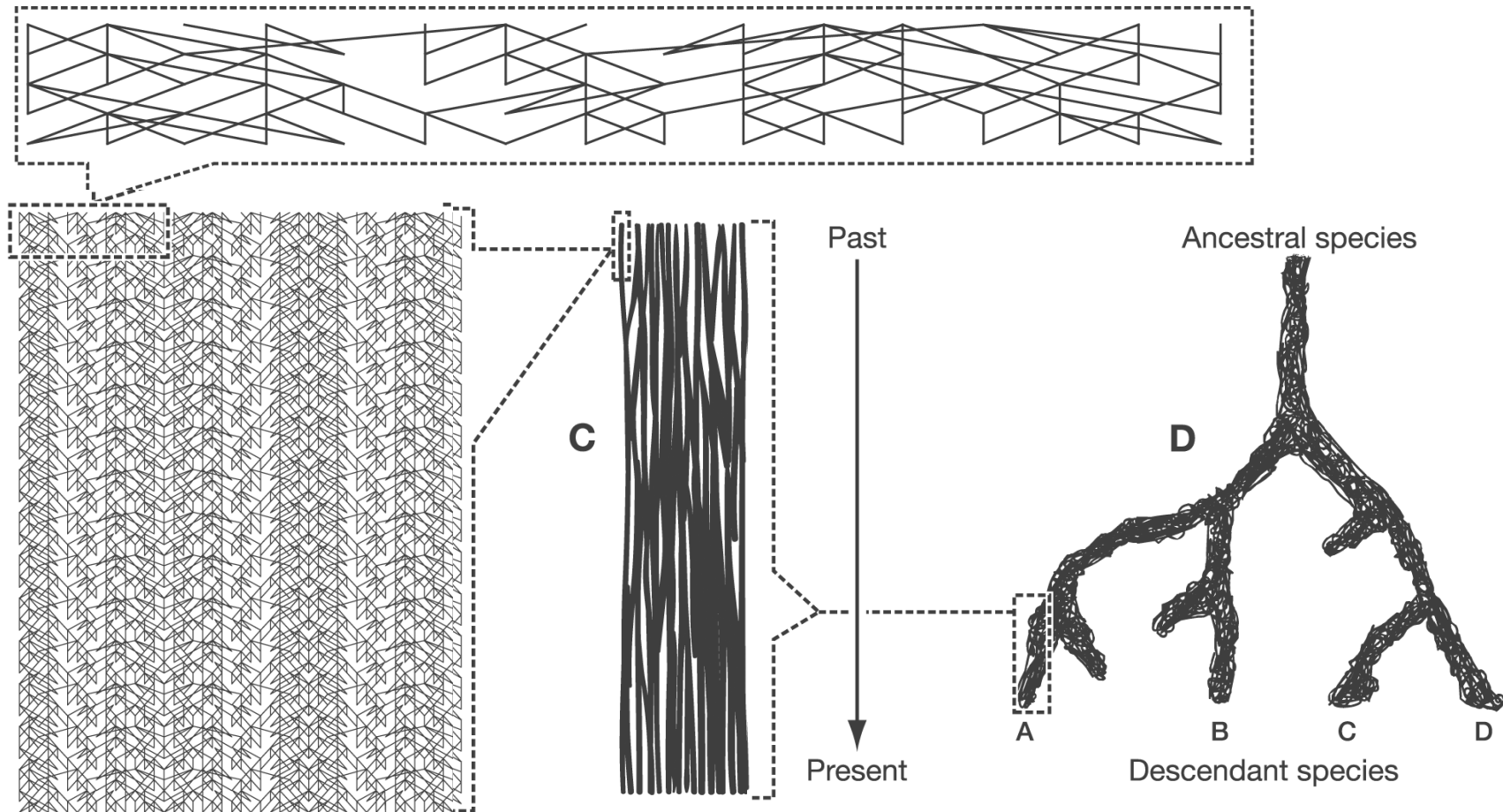
# ***Linhagens:***



# ***Linhagens:***



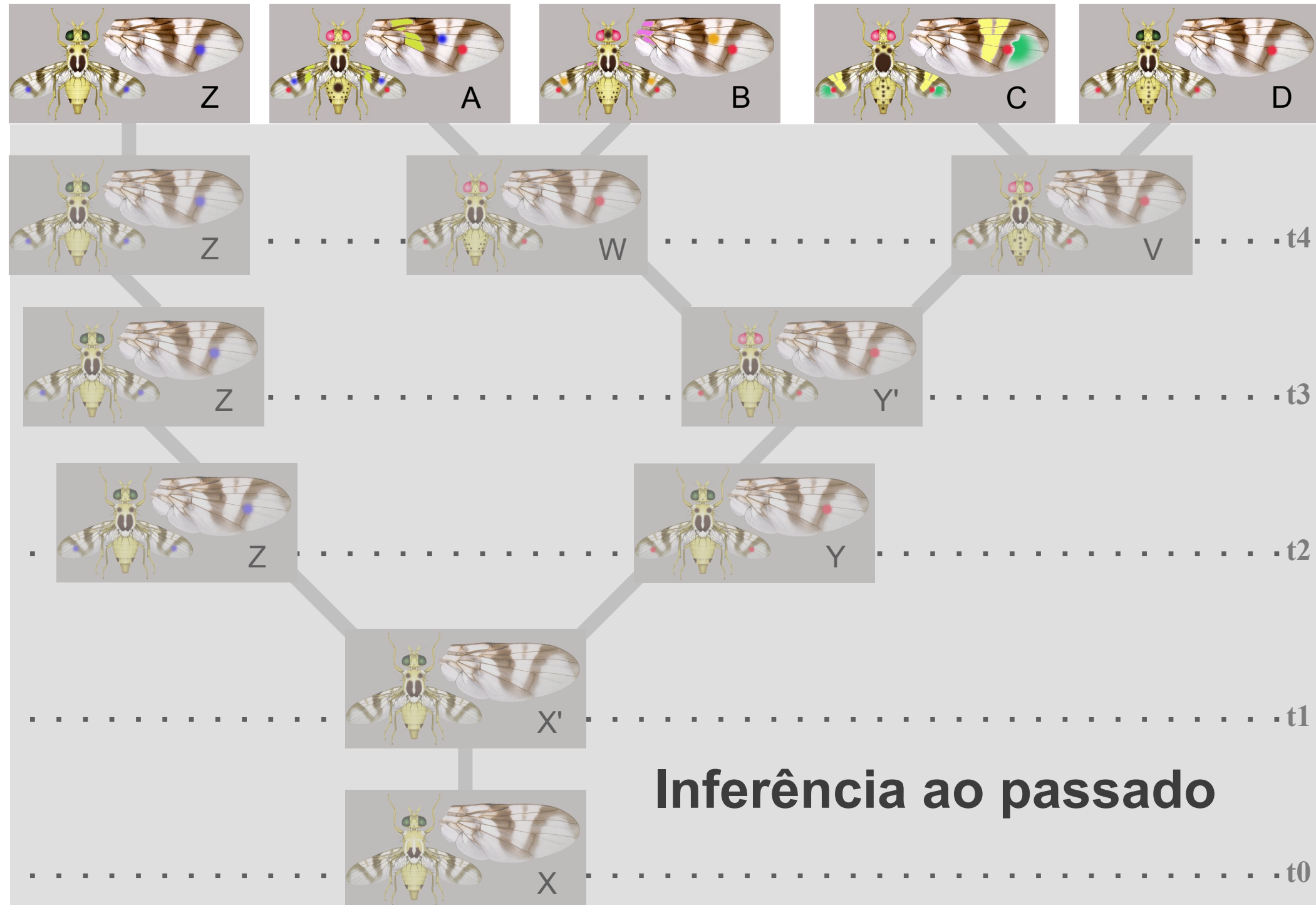
# *Linhagens:*



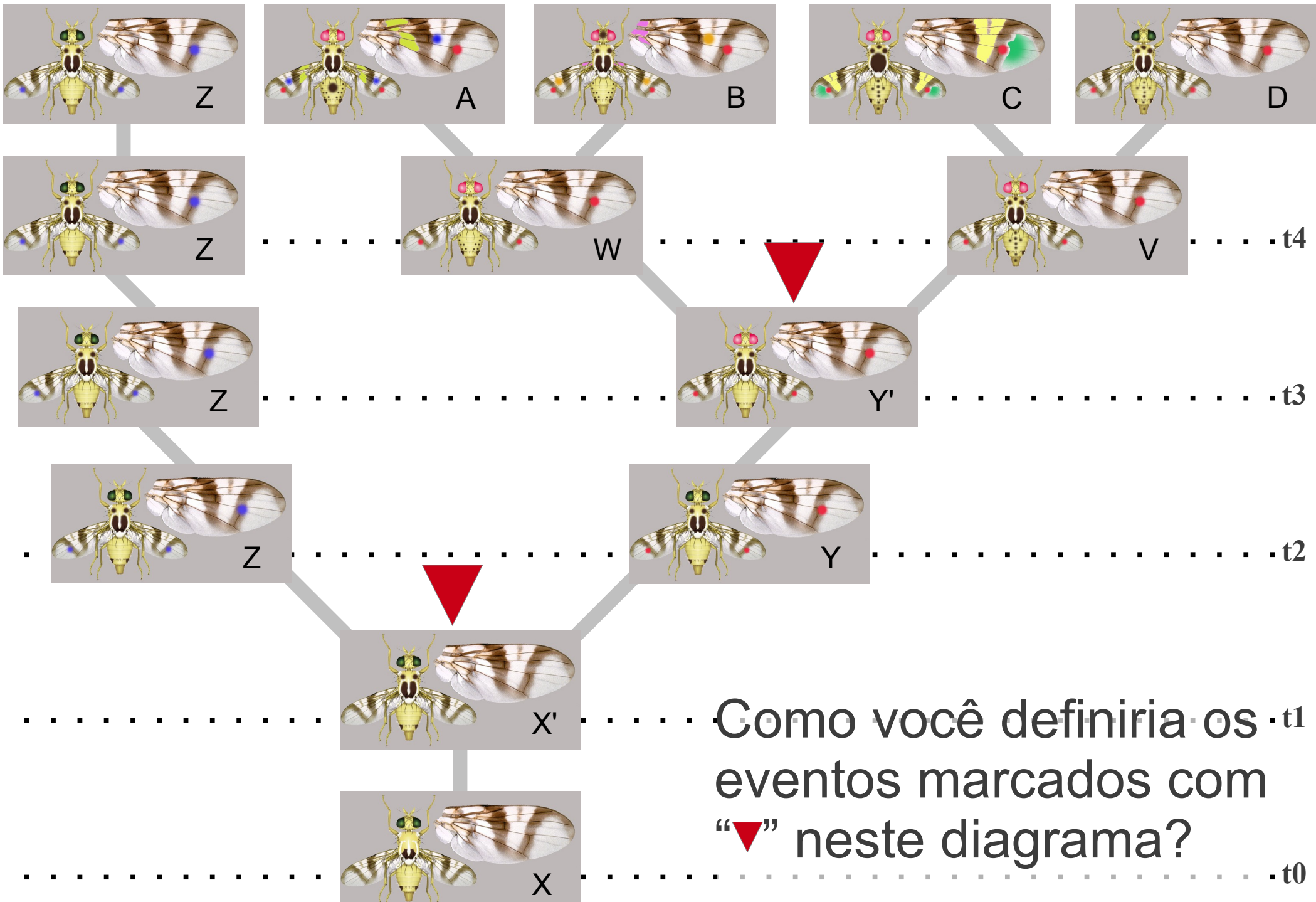
níveis de organização

**Evolutionary lineage:** Line of descent of a taxon from its ancestral taxon. A lineage ultimately extends back through the various taxonomic levels, from the species to the genus, from the genus to the family, from the family to the order, etc.

# *Descendência com modificação:*

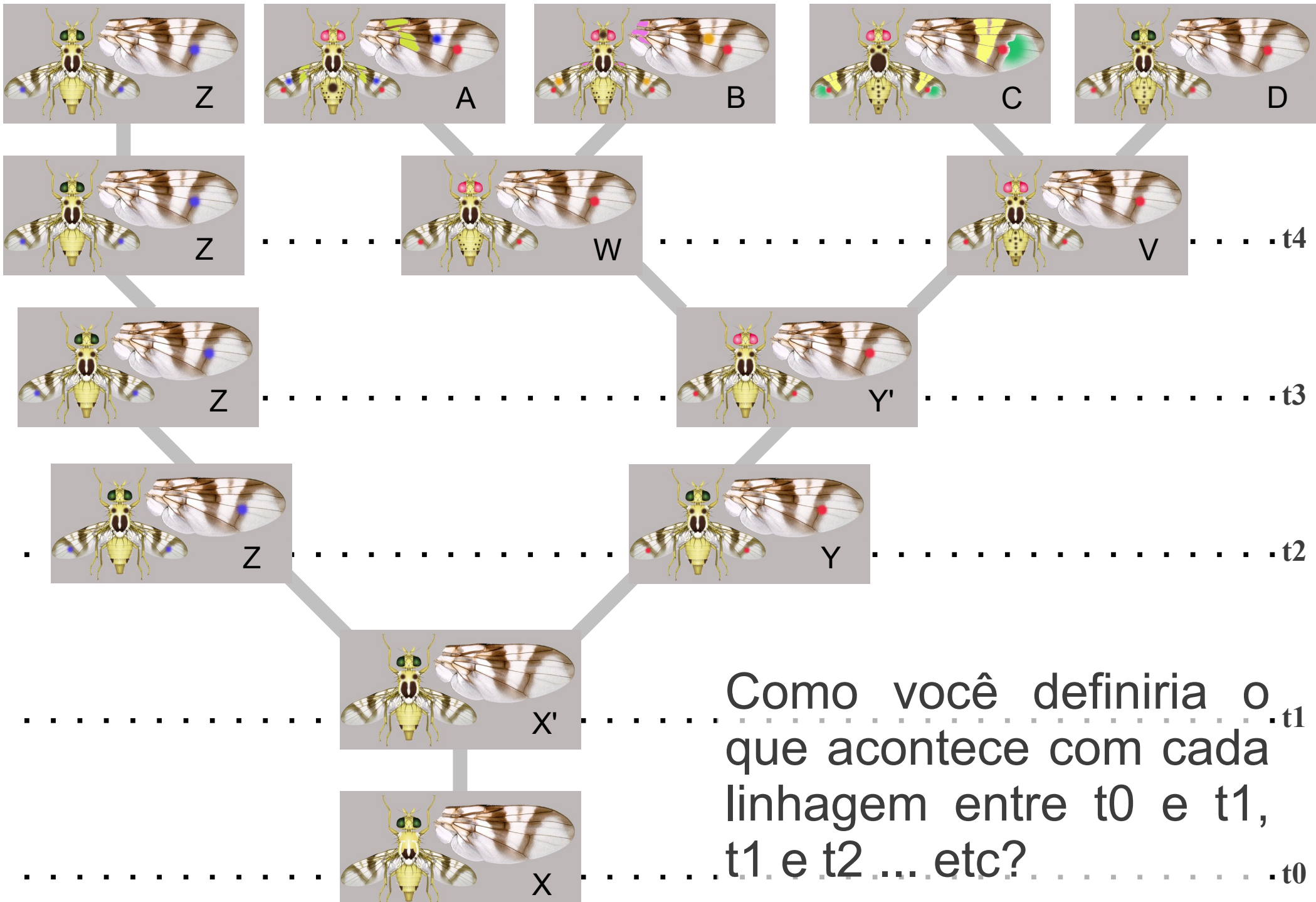


# Terminologia associada:



Como você definiria os eventos marcados com “▼” neste diagrama?

# Terminologia associada:



Como você definiria o  $t_1$  que acontece com cada linhagem entre  $t_0$  e  $t_1$ ,  $t_1$  e  $t_2$  ... etc?  $t_0$

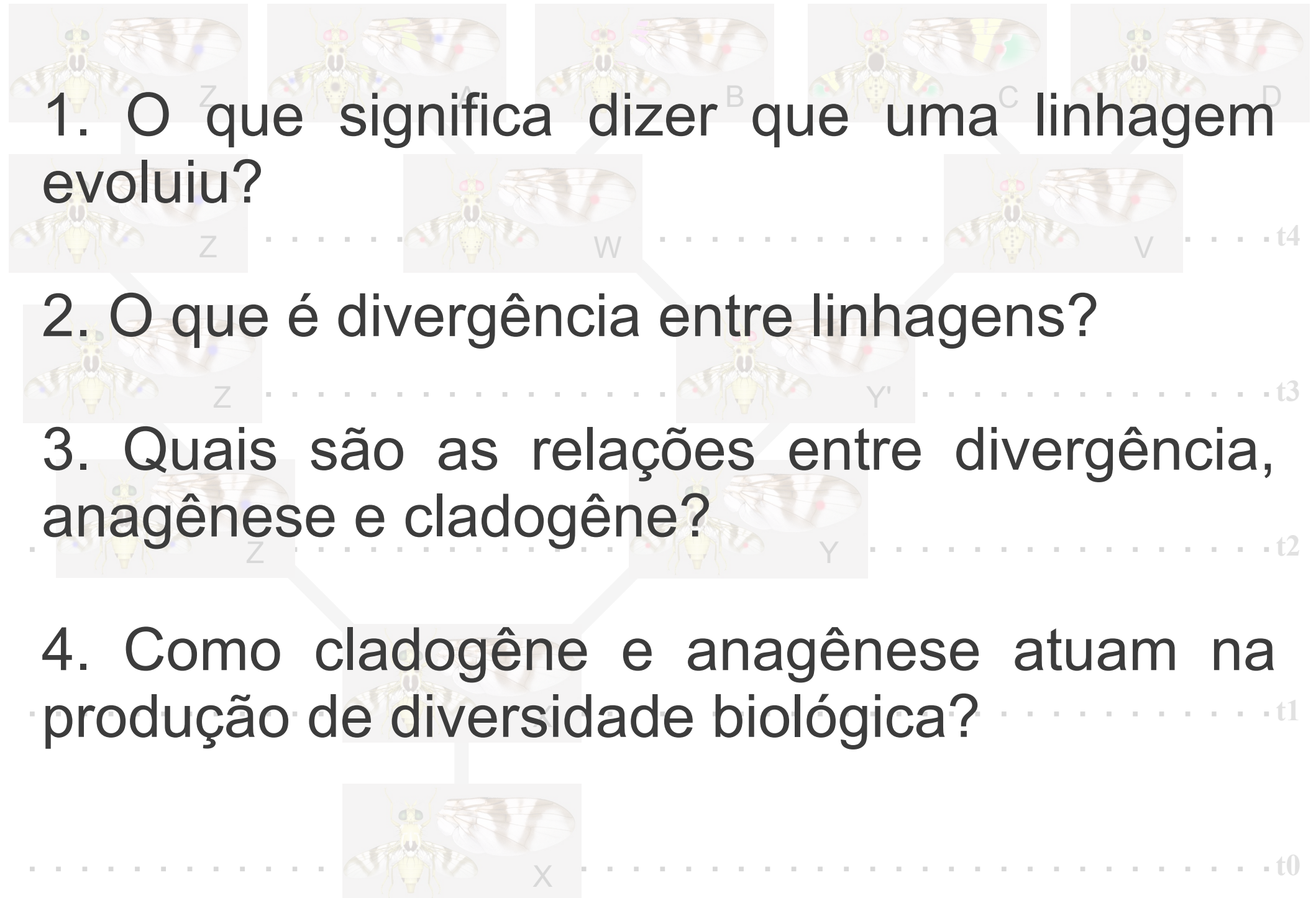
*Perguntas que vocês devem ser capazes de responder:*

1. O que significa dizer que uma linhagem evoluiu?

2. O que é divergência entre linhagens?

3. Quais são as relações entre divergência, anagênese e cladogênese?

4. Como cladogênese e anagênese atuam na produção de diversidade biológica?



## ***Conceitos fundamentais desta aula:***

*Essencialismo, Tipologismo e Fixismo*

*Homologia vs. não homologia (analogia/paralogia)*

*Seleção Natural: variabilidade, pressão seletiva e herança*

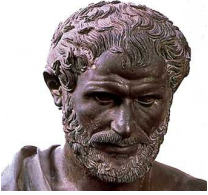
*Nova síntese e Sistemática Evolutiva (Gradismo)*

*Grupos monofiléticos, Zonas adaptativas e Grados*

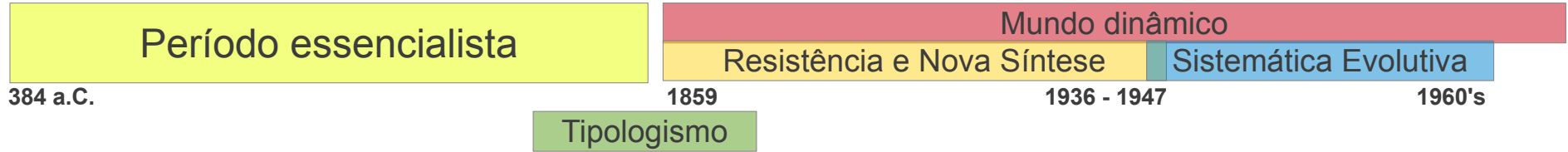


# Desenvolvimento epistemológico da Sistemática:

Aristóteles – 384-322 A.C.



Darwin – 1809-1882



organismos --> fenômeno estrutural  
estudos comparativos → reconstrução dos elementos típicos

“All idealistic morphologists subscribed to the same initial idea that the organism is a structural phenomenon and that the purpose of comparative morphological studies must be an exact mental reconstruction of the fundamentals, the typical elements, of this structure. (Levit & Miester, 2006:285)

## Transmutacionistas



Johann W. von Goethe  
1749–1832

*Gestalt* → conformação crucial oculta da natureza  
*Bauplan* → plano ideal expresso pelos elementos básicos

'Describing plants, Goethe attempted to reconstruct the crucial conformation (*Gestalt*) of nature as a whole hidden behind the observable things. This was the ultimate objective of his idealistic morphology (Goethe, 1790b, pp. 1817–1823 ). The type was for Goethe an ideal body plan (*Bauplan*) of an organism partly expressed in the basic elements of real organismic organisation: “Thence appears a proposition about an anatomical type, a general entity, which covers (as far as possible) the structures (*Gestalten*) of all animals and allows to specify each animal in a certain system (*Ordnung*)” (Goethe, 1932, p. 315 ).' (apud Levit & Meister, 2006:285)



Buffon  
1707-1788



Lamarck  
1744 -1829



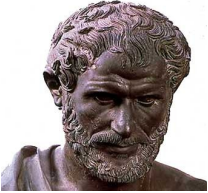
St-Hilaire  
1772 -1844



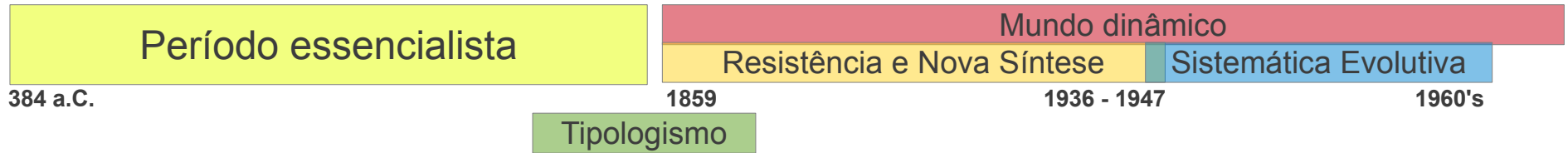
Cuvier  
1769 -1832

# Desenvolvimento epistemológico da Sistemática:

Aristóteles – 384-322 A.C.



Darwin – 1809-1882



Johann W. von Goethe  
1749–1832

\* Instrumento para fazer sistemática e não para discutir fenômenos evolutivos.

\* Não rejeitava nem aceitava teorias causais de descendências, pois o programa de pesquisa operava em outra dimensão teórica.

Typology was understood as a tool for doing systematics and was not instrumental for discussing evolutionary mechanisms of any kind. [...] Thus, pure typology was not essential for rejecting or accepting causal theories of descent, because it is a research programme operating in another theoretical dimension. (Levit & Meister, 2006:299)

## Transmutacionistas



Buffon  
1707-1788



Lamarck  
1744 -1829



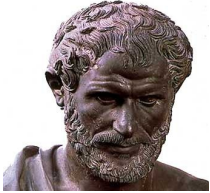
St-Hilair  
1772 -1844



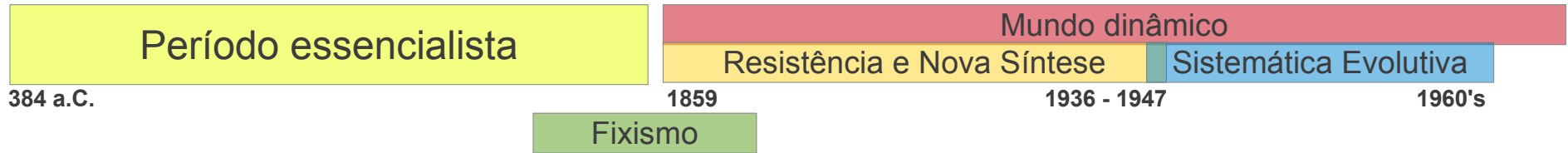
Cuvier  
1769 -1832

# Desenvolvimento epistemológico da Sistemática:

Aristóteles – 384-322 A.C.



Darwin – 1809-1882



**Essencialismo:** doutrina sobre as entidade naturais.

*A triangle cannot change into a square because their essences are distinct.*

**Fixismo:** doutrina sobre relações causais.

*The causal relation of generation between parents and offspring.*



Carolus Linnaeus  
1707-1778

"**Essentialism** is a doctrine about natural kinds, not about the causal relations between these kinds. Its paradigmatic application is to items like geometric figures: A triangle cannot change into a square because their essences are distinct. In contrast, species fixism is a doctrine about causal relations – the causal relation of generation between parents and offspring. Essentialism may entail that a dog cannot transform into a cat, but it cannot (by itself) entail that a dog cannot give birth to a cat."

(Amundson, 2005, p. 209).

Transmutacionistas



Buffon  
1707-1788



Lamarck  
1744 -1829



St-Hilair  
1772 -1844



Cuvier  
1769 -1832

# *Compartilhamento de semelhanças:*

Algumas semelhanças decorrem da herança de ancestrais imediatos.

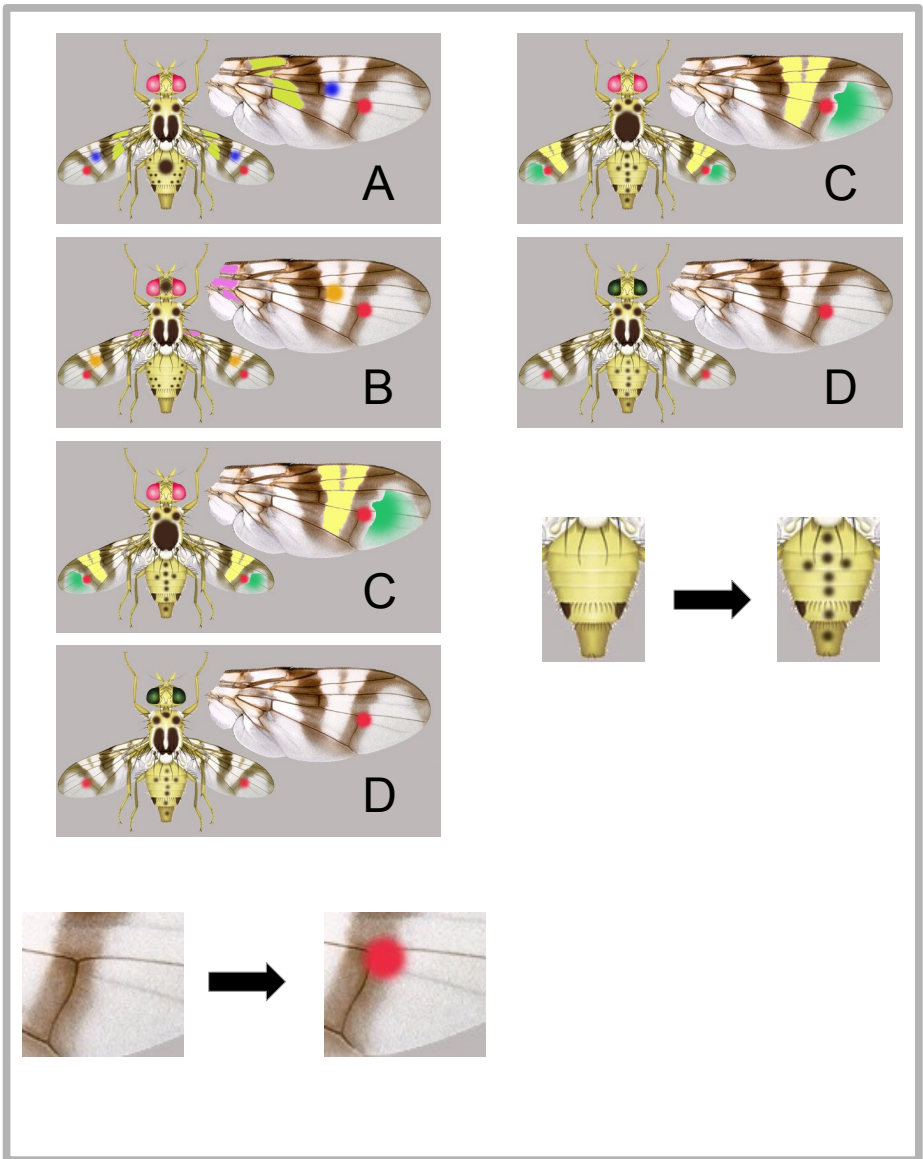
vs.

Outras da herança de ancestrais mais remotos.

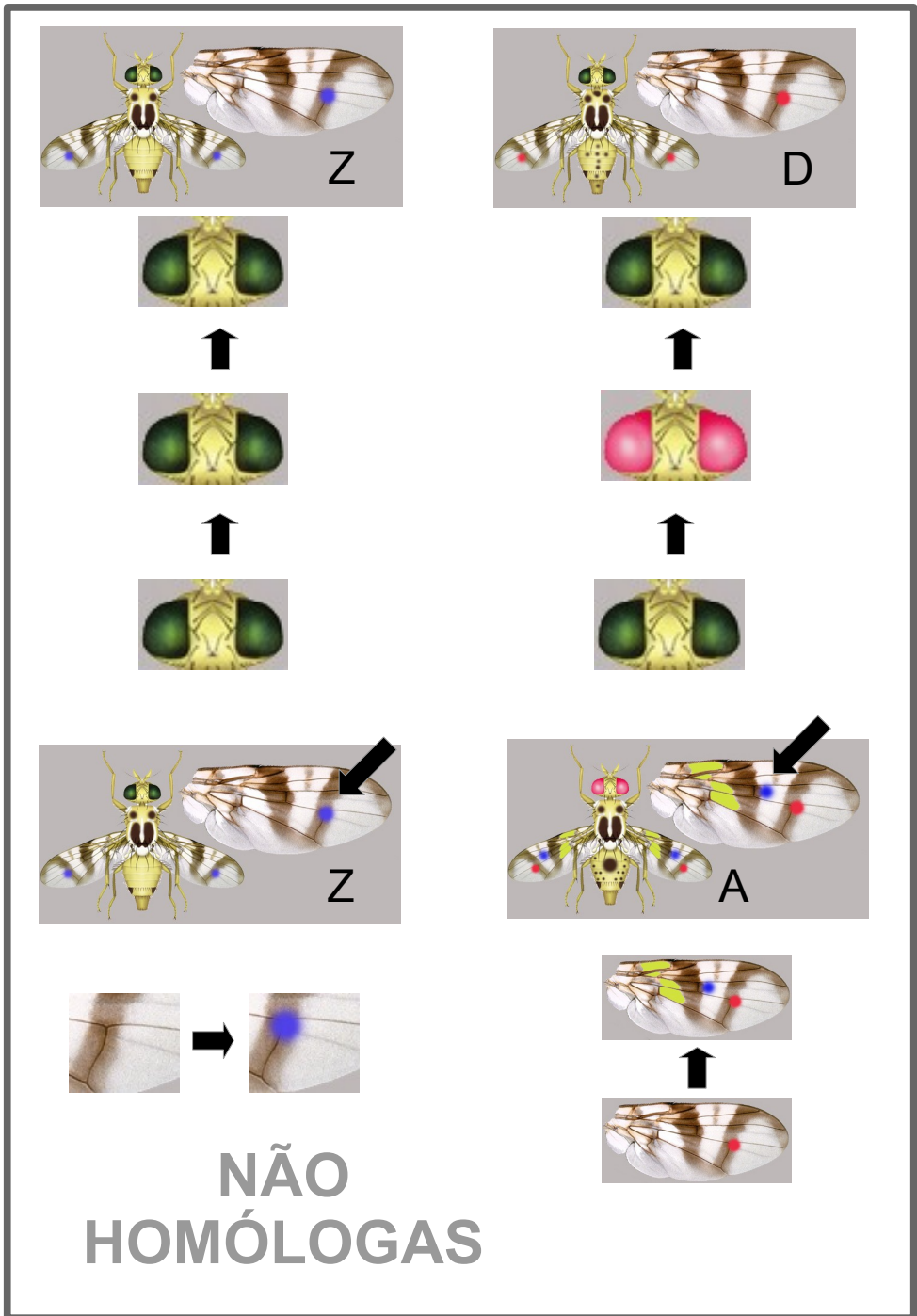


**Níveis de generalidade distintos**

# Compartilhamento de semelhanças:



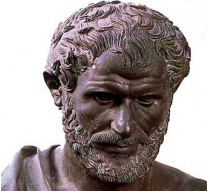
Características HOMÓLOGAS



NÃO HOMÓLOGAS

# Desenvolvimento epistemológico da Sistemática:

Aristóteles – 384-322 A.C.



Darwin – 1809-1882



Período essencialista

384 a.C.

Mundo dinâmico

Resistência e Nova Síntese

Sistemática Evolutiva

1859

1936 - 1947

1960's

Theodosius Dobzhansky  
1900 - 1975



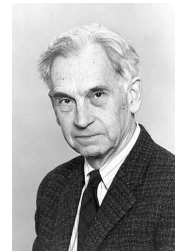
“The first period was initiated by the publication of *Genetics and the Origin of Species* (1937) by the Russian-born American evolutionist Theodosius Dobzhansky (1880–1959).

[...]

The second period in the development of the Synthesis, after 1947, Mayr labelled “post-Synthesis” to emphasise that in this period Darwinians were in agreement about the fundamental principles; the post-Synthetic developments just specified and strengthened an already existing paradigm.”

(Levit & Meister, 2006:282)

Ernest Mayr  
1904 - 2005



G.G. Simpson  
1902 - 1984



# *O mecanismo: Seleção natural*



Teorias de Darwin encontram resistências até a década de 30.

## **VARIABILIDADE**



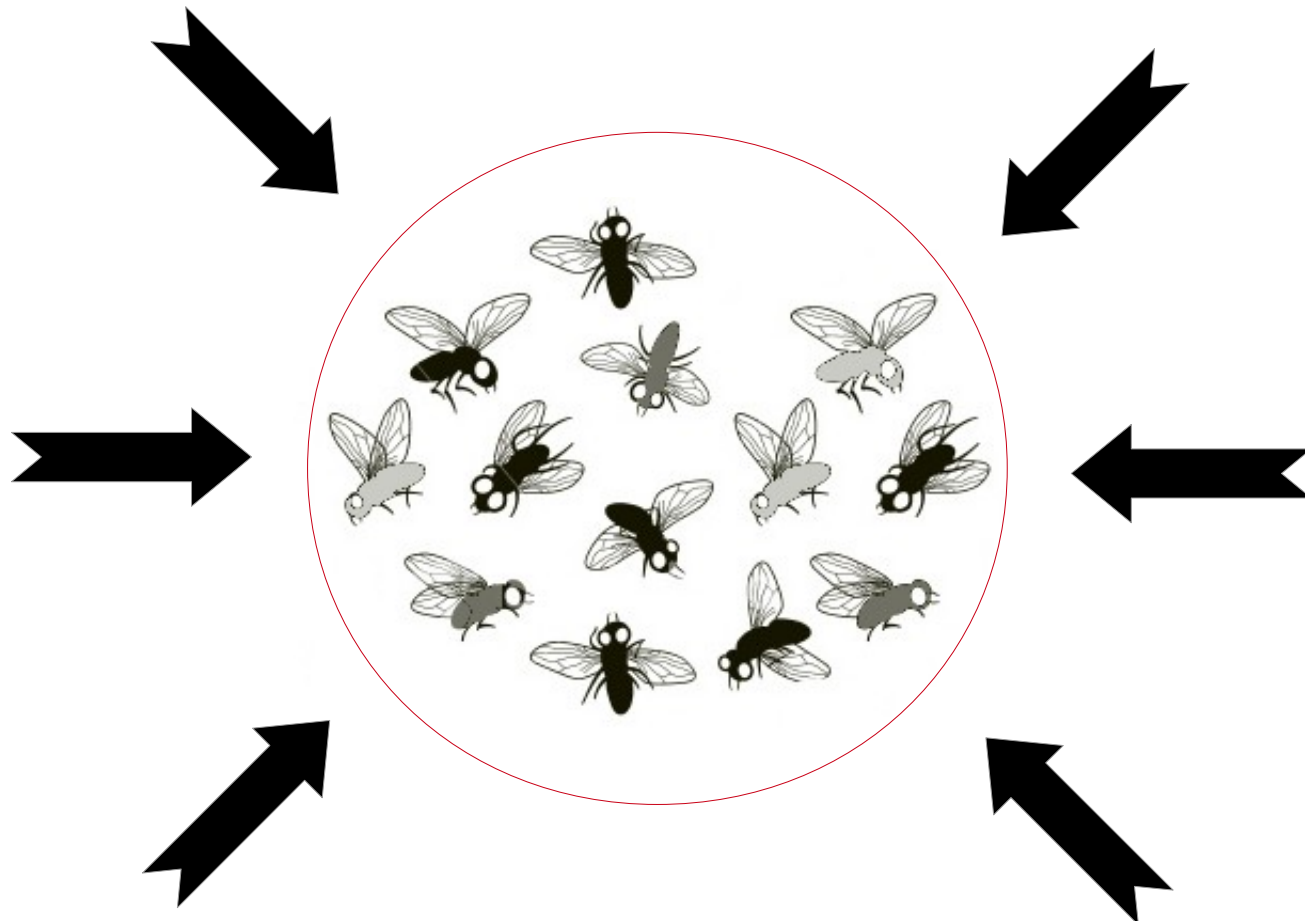
TIPOLOGISMO vs. POPULACIONISMO

# *O mecanismo: Seleção natural*



Teorias de Darwin encontram resistências até a década de 30.

**AGENTE SELECIONADOR**



**PRESSÃO SELETIVA**

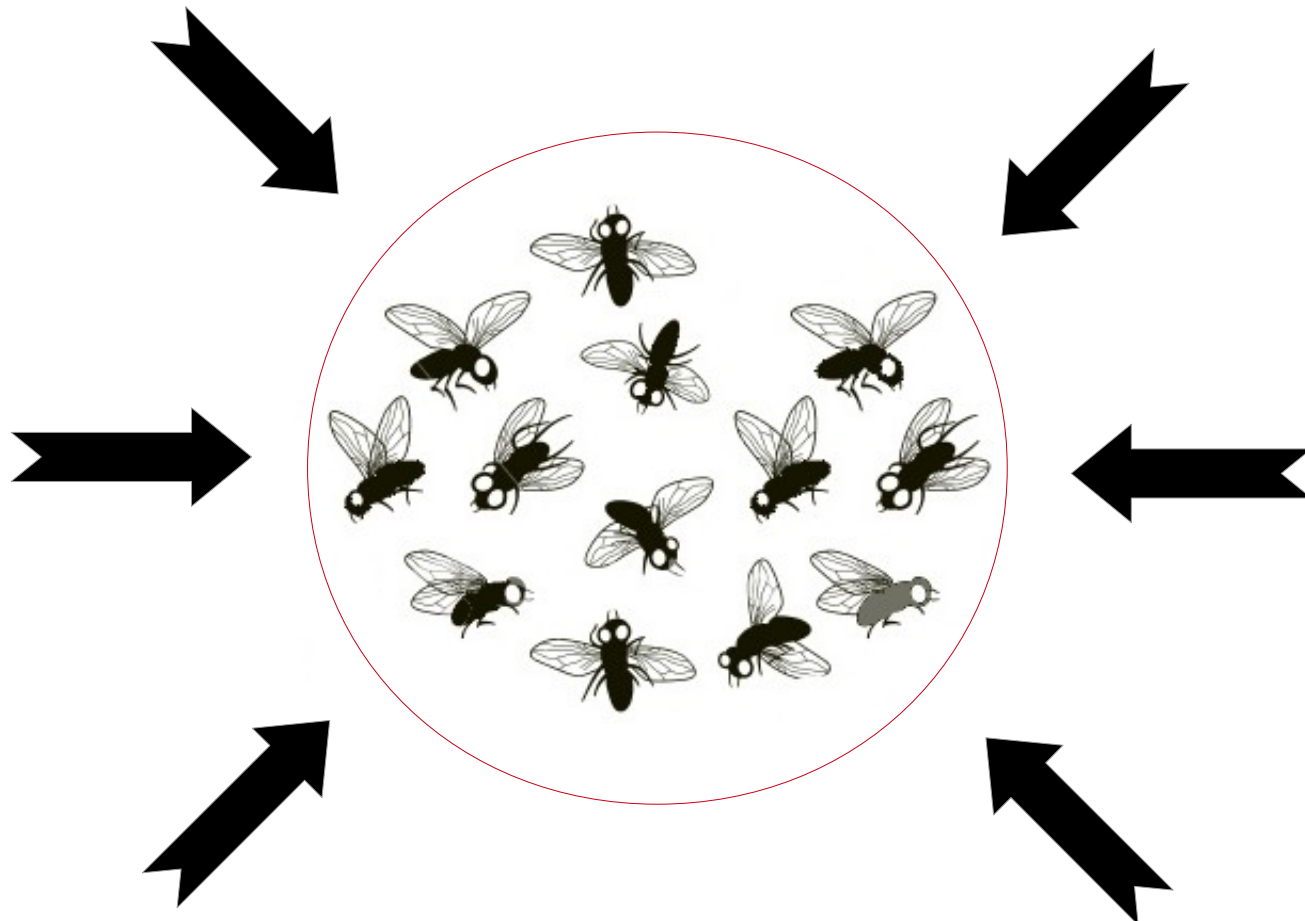


# *O mecanismo: Seleção natural*



Teorias de Darwin encontram resistências até a década de 30.

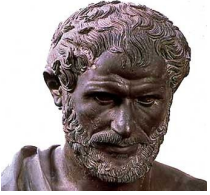
## **SELEÇÃO E HERANÇA**



tempo  
geracional

# Desenvolvimento epistemológico da Sistemática:

Aristóteles – 384-322 A.C.



Darwin – 1809-1882



Período essencialista

384 a.C.

Mundo dinâmico

Resistência e Nova Síntese

Sistemática Evolutiva

1859

1936 - 1947

1960's



Theodosius Dobzhansky  
1900 - 1975



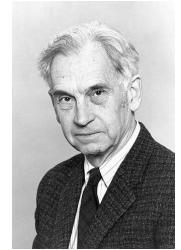
## Desafios:

Entender o processo (mecanismo) de seleção natural e seus requisitos

Explicar como ele pode ser promotor de diversidade

Incorporar os preceitos desta síntese na prática da Sistemática

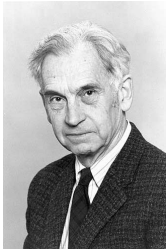
Ernest Mayr  
1904 - 2005



G.G. Simpson  
1902 - 1984



# *Sistemática Evolutiva*



Ernest Mayr  
1904 - 2005

Mayr (1942:103:)"...no system of nomenclature and no hierarchy of systematic categories is able to represent adequately the complicated set of interrelationships and divergencies in nature"



G.G. Simpson  
1902 - 1984

G. G. Simpson (1961) *Principles of Animal Taxonomy* --> táxons superiores devem ser **monofiléticos**.

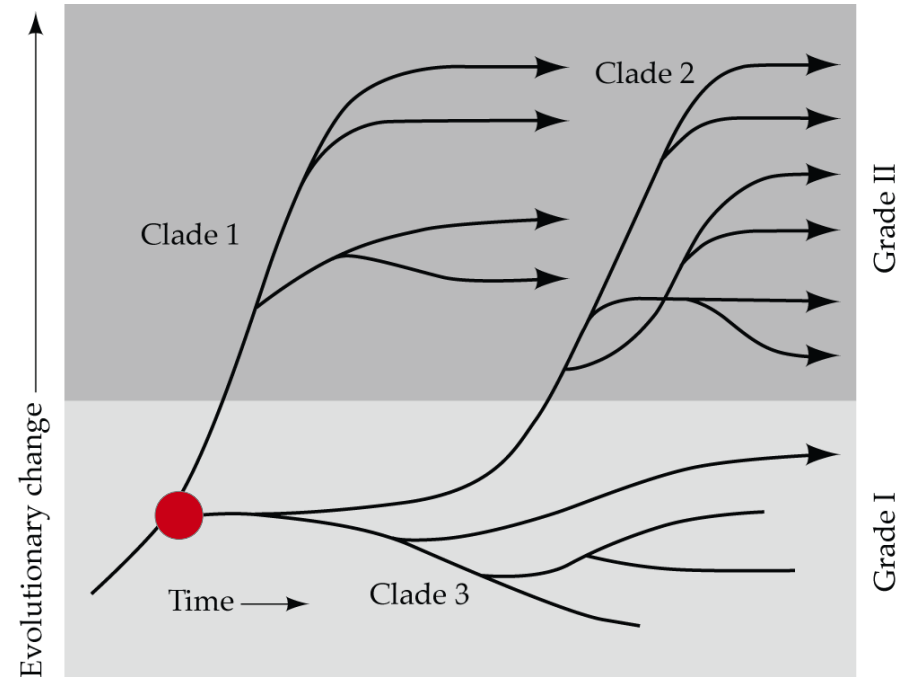
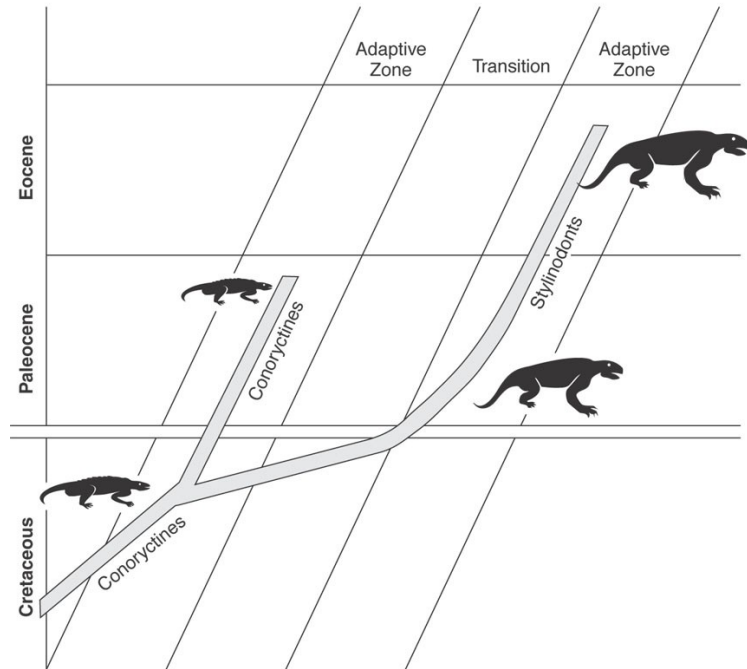
Classificações não podem e não deveriam expressar filogenia, no entanto devem ser consistentes com as mesmas.

E. Mayr (1969) *Principles of Systematic Zoology*

Mayr enfatiza que adaptação também é parte do processo evolutivo. Linhagens periodicamente invadem novas **zonas adaptativas** e proliferam; estes graus adaptativos devem ser reconhecidos em classificação.

# Sistemática Evolutiva [Gradismo]

## Grupos monofiléticos, Grados e Zonas adaptativas

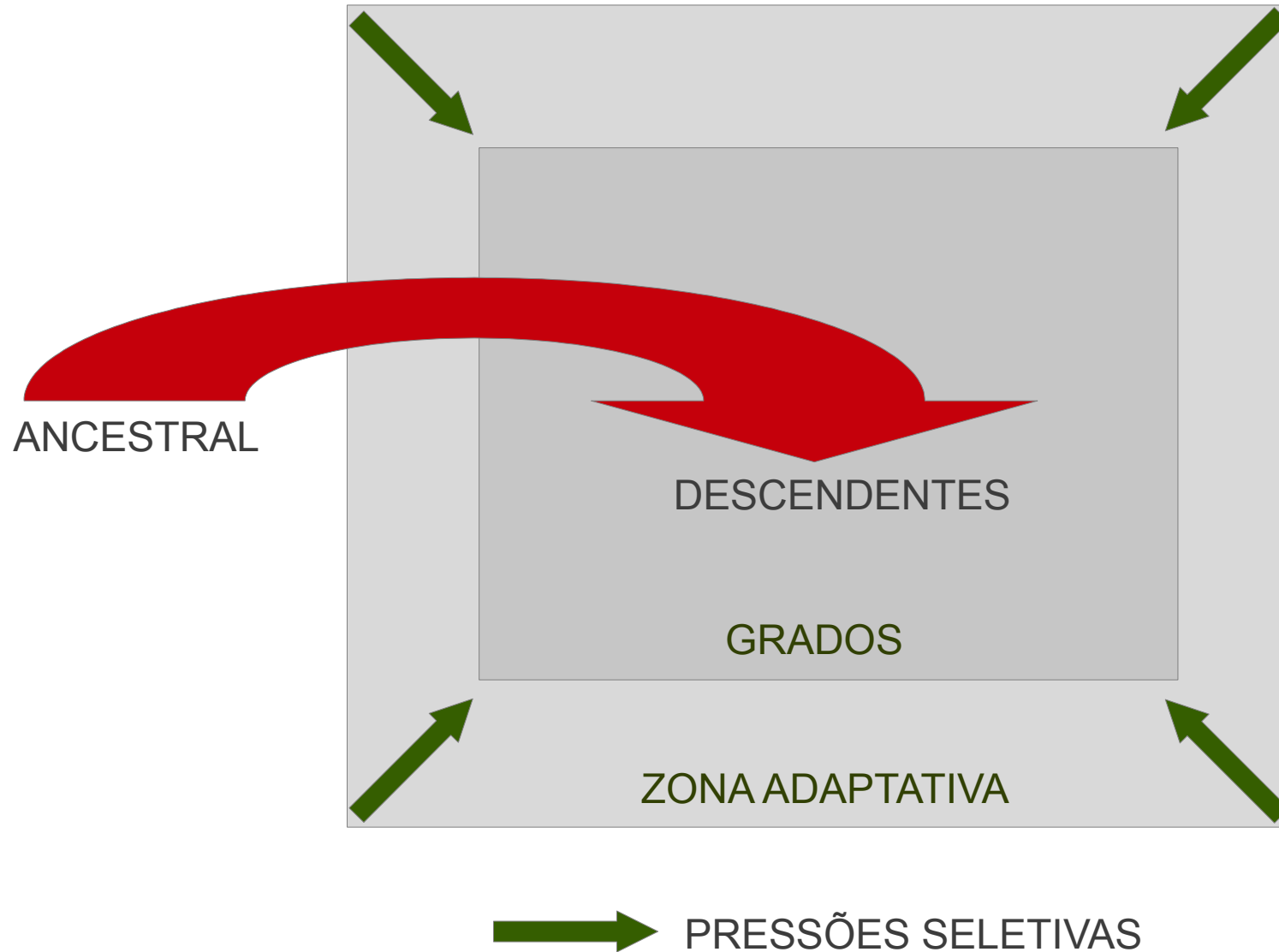


● = ancestral comum

GRADOS: “Táxons caracterizados por um nível de organização semelhante”. (Huxley, 1958)

# *Sistemática Evolutiva* [Gradismo]

## Grados e Zonas adaptativas



# ***Conceitos fundamentais desta aula:***

Homologia vs. homoplasia

Fenética ou Taxonomia Numérica

Fenogramas

Inferência Filogenética:

- Obtenção de dados

- Codificação e evidências

- Avaliação e seleção de hipóteses

  - Grafos

  - OTUs e HTUs

  - Enumeração

  - Critério de otimização

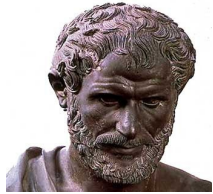
  - Justificativa epistemológica

Problemas metodológicos da Fenética

# O nascimento da Fenética (Taxonomia numérica)

Snow Museum of Natural History, Lawrence, Kansas – Década de 50.

Aristóteles – 384-322 A.C.



Darwin  
1809-1882



1859

Período essencialista

Mundo dinâmico

Resistência e Nova Síntese

Sistemática Evolutiva

1936 - 1947

1960's

Fenética

1970's

Carolus Linnaeus  
1707-1778



Buffon  
1707-1788



Lamarck  
1744 -1829



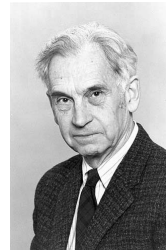
St-Hilair  
1772 -1844



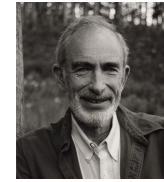
Cuvier  
1769 -1832



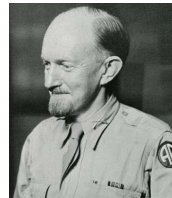
Ernest Mayr  
1904 - 2005



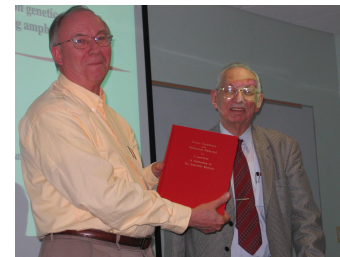
Paul Erlich



G.G. Simpson  
1902 - 1984

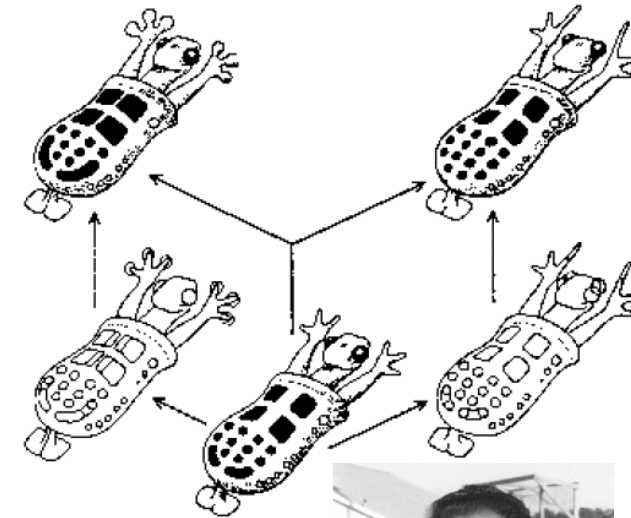


Theodosius Dobzhansky  
1900 -1975



James Rohlf

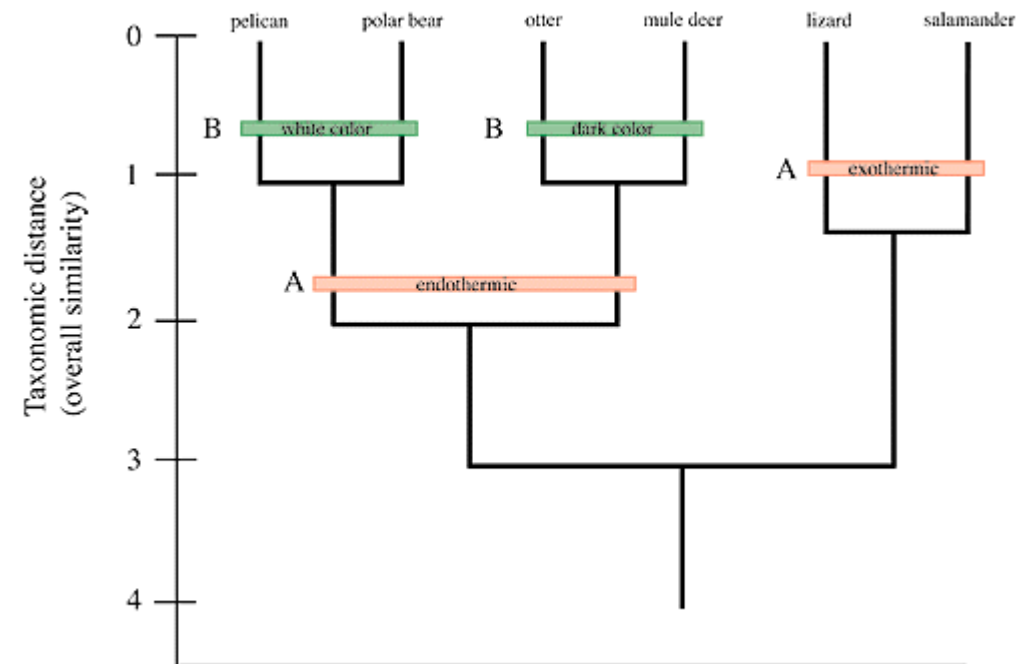
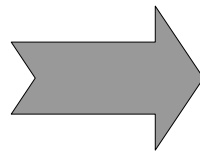
R. Sokal  
1926 -



# Princípios da fenética: similaridade e parentesco

Estimativas da “verdadeira” afinidade no sentido filogenético são “logicamente e historicamente posteriores às estimativas de similaridade global” (Cain & Harrison, 1958:86, 96). Conseqüentemente, similaridade global deve ser atribuída primeiro, antes de qualquer tentativa de inferir relações de ancestral/descendente.

Relações entre OTUs são expressas por fenogramas.



*"It should be remembered that while diagrams such as figure 1 may suggest phylogenies, in reality they only indicate static relationships."*

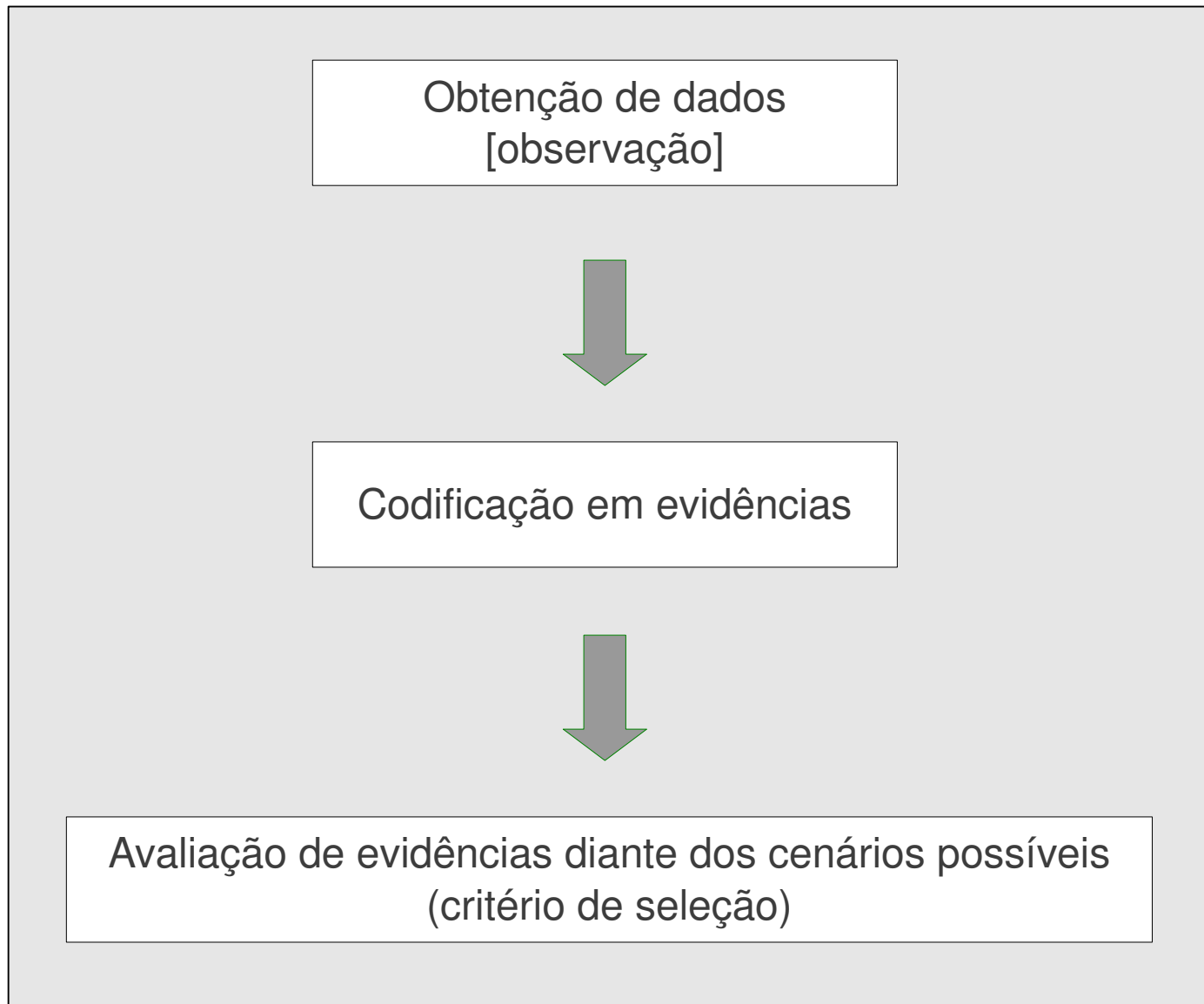
(Sokal & Michener, 1958:1437)



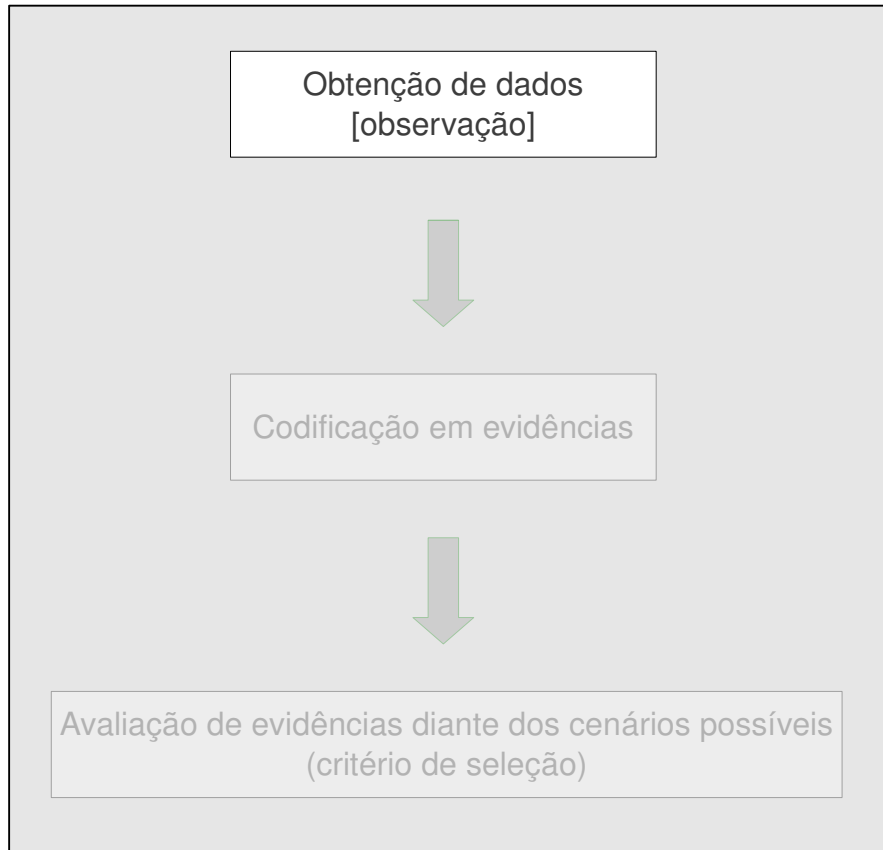
# *Lógica da inferência filogenética*

*“Operationally, systematics proceeds by gathering data (observations) from organisms and coding them into evidence to test competing phylogenetic scenarios”*

(Wheeler et al., 2006:7)



# *Lógica da inferência filogenética*



*“Em princípio, qualquer observação de atributos de organismos possuem o potencial de fornecer evidências de relação de parentesco. No entanto, as evidências mais objetivas são derivadas daqueles atributos que são hereditários e intrínsecos dos organismos porque eles refletem a continuidade biológica entre ancestral e descendente (Hennig, 1966)”* (Wheeler et al., 2006:7)

# Lógica da inferência filogenética

## Condições necessárias e suficientes de atributos

Popper (1934, 1959): "characters are theory-laden objects".

Observações organizadas e contextualizadas:

- relevância
- comparabilidade
- correspondência

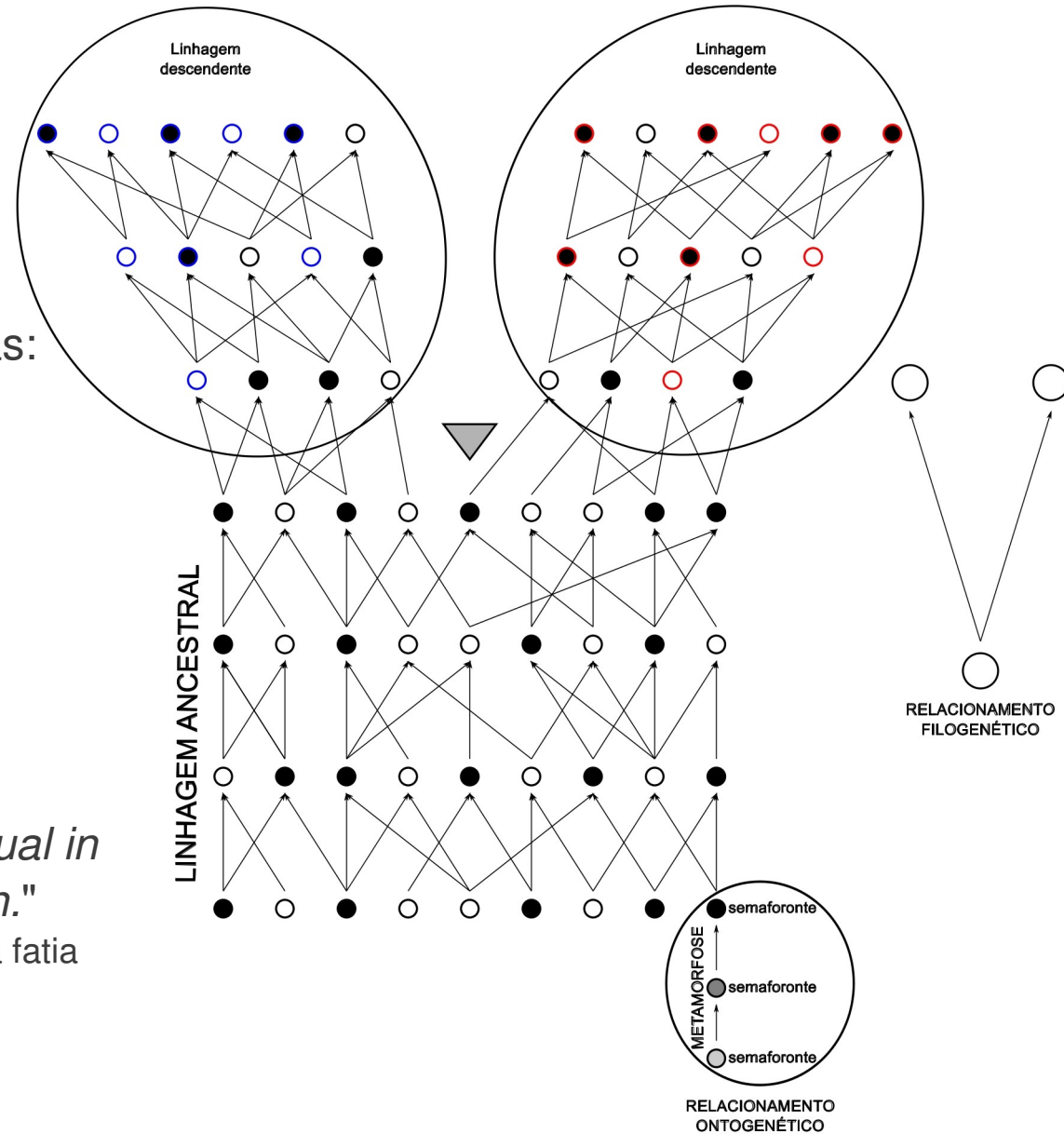
Atributos intrínsecos:

- genotípicos
- fenotípicos

"The semaphoront is defined as an individual in an ideally very small 'time-slice' or duration."

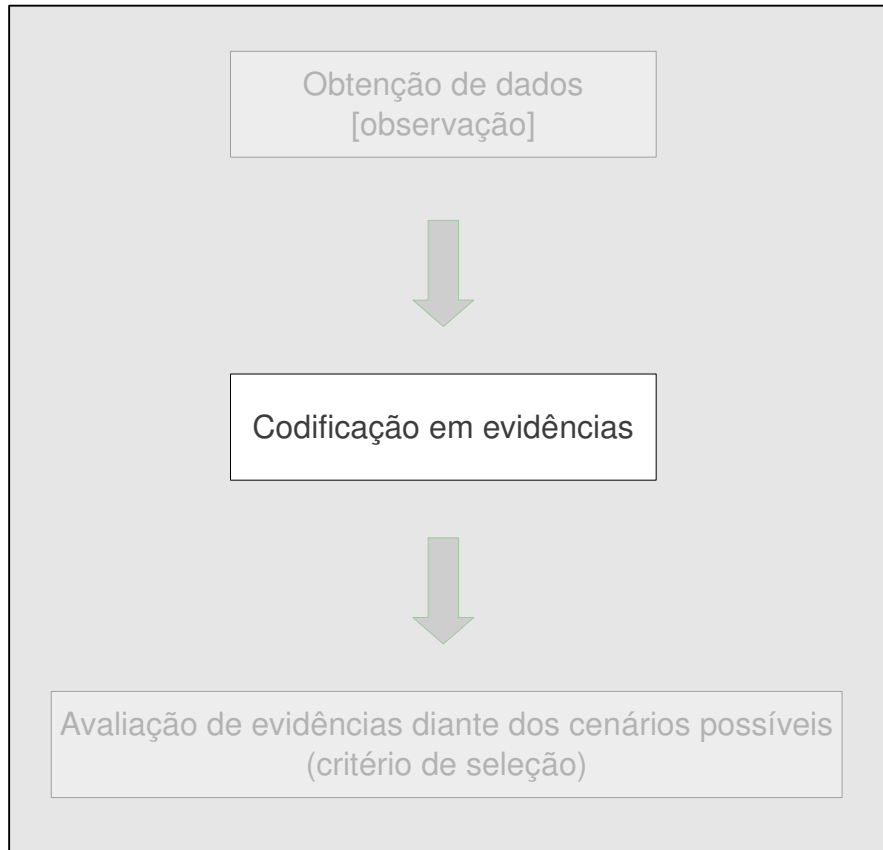
[O semeforonte é definido como um indivíduo em uma fatia temporal idealizada ou duração muito curta.]

(Hennig, 1950: 9, 1966: 6)





# Lógica da inferência filogenética



## Qual a diferença entre dados e evidências?

### **dados** \*

*sm pl 1* Conjunto de material (= informações) disponível para análise.

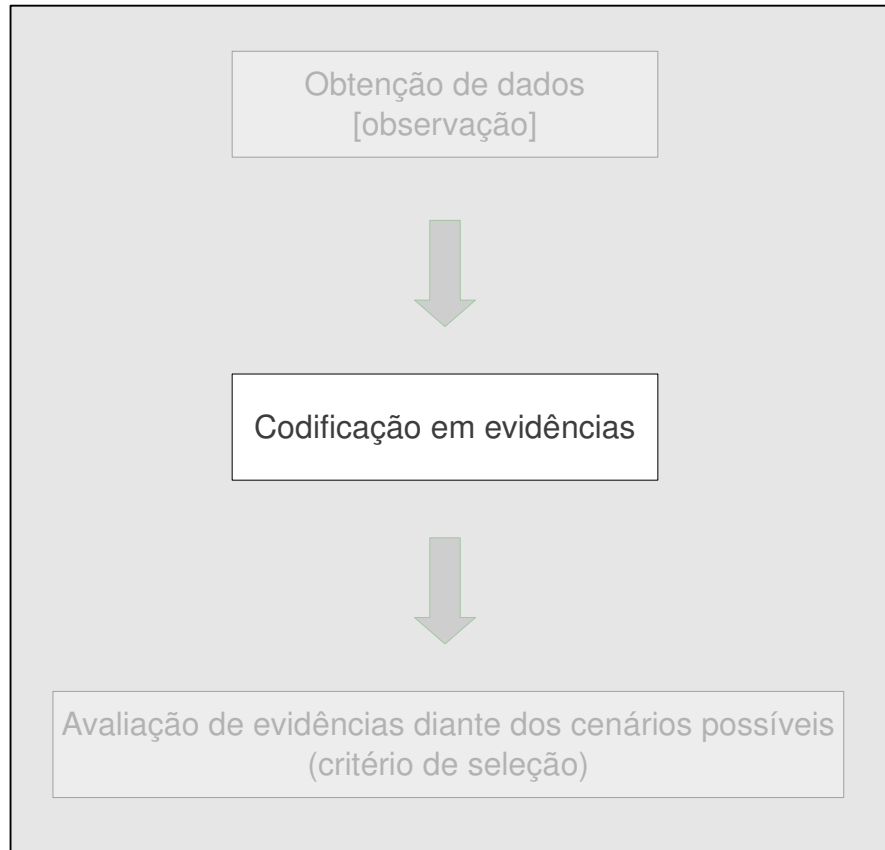
**Scientific evidence** \*\* has no universally accepted definition but generally refers to evidence which serves to either support or counter a scientific theory or hypothesis. Such evidence is generally expected to be empirical and properly documented in accordance with scientific method such as is applicable to the particular field of inquiry.

\* Fonte: Michaelis em [www.uol.com.br](http://www.uol.com.br).

\*\* Fonte: <http://en.wikipedia.org>

# Lógica da inferência filogenética

Codificação em Fenética deve refletir similaridade global



Z TAGAGCAATCCCTAACTG-AA  
 A TAGAGCA-TCGCTA-CTA-AA  
 B TAGAGCAATCACTAACTG-GA  
 C TAGAGCTGTCTCTAACAGAA--  
 D TAGAGCTATCACAAACAGAAA

Z TAGAGCAATCCCTAACTG-AA  
 \* \* \* \*  
 A TAGAGCA-TCGCTA-CTA-AA

	[Z]	[A]	[B]	[C]	[D]
Z	-				
A	0.10	-			
B	0.10	0.17	-		
C	0.23	0.27	0.22	-	
D	0.20	0.29	0.20	0.17	-

Codificação em matriz de distância

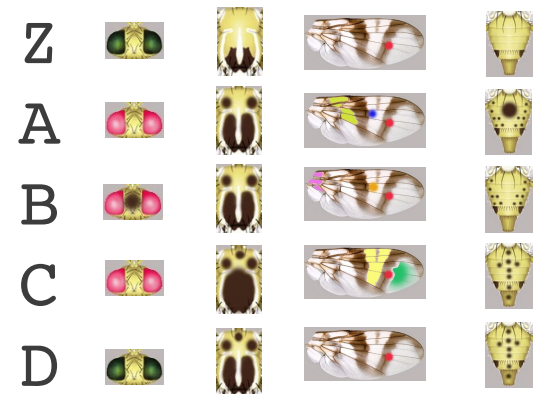
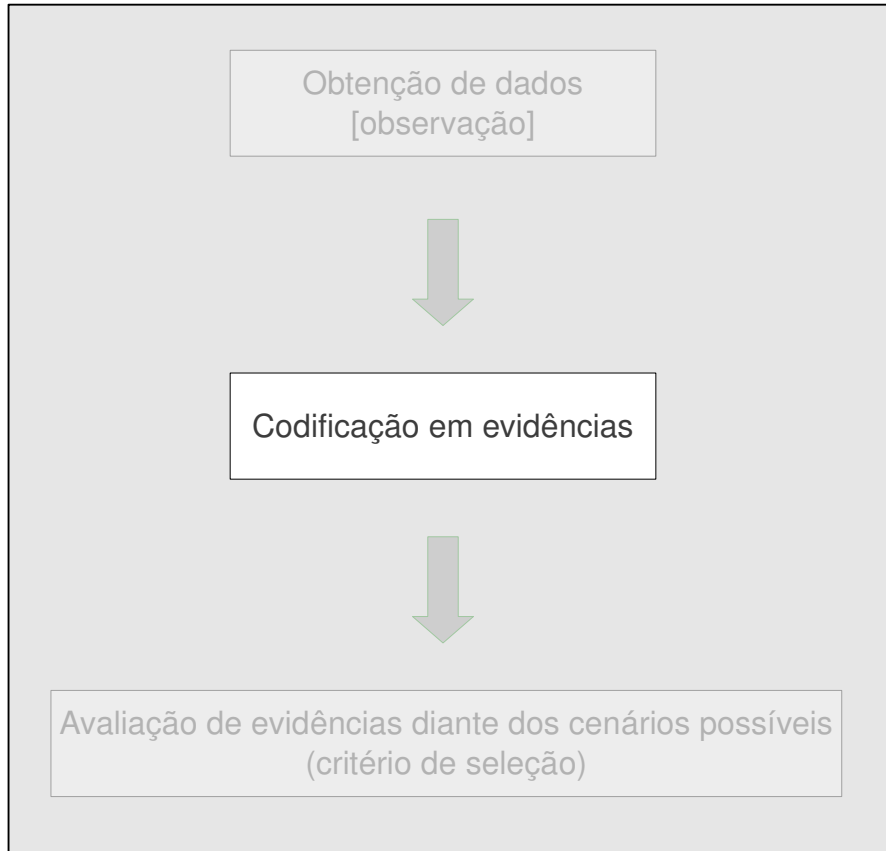
Comparação par a par

Codificação em matriz de distância

£ Não leva em consideração a presença de INDELS, isto é gaps (e.g., "-")

# Lógica da inferência filogenética

Codificação em Fenética deve refletir similaridade global



Z 0000000000000000  
 \* \*\* \*\* \*\*  
 A 10110011000110

	[Z]	[A]	[B]	[C]	[D]
Z	-				
A	7	-			
B	7	6	-		
C	7	9	9	-	
D	5	7	7	4	-

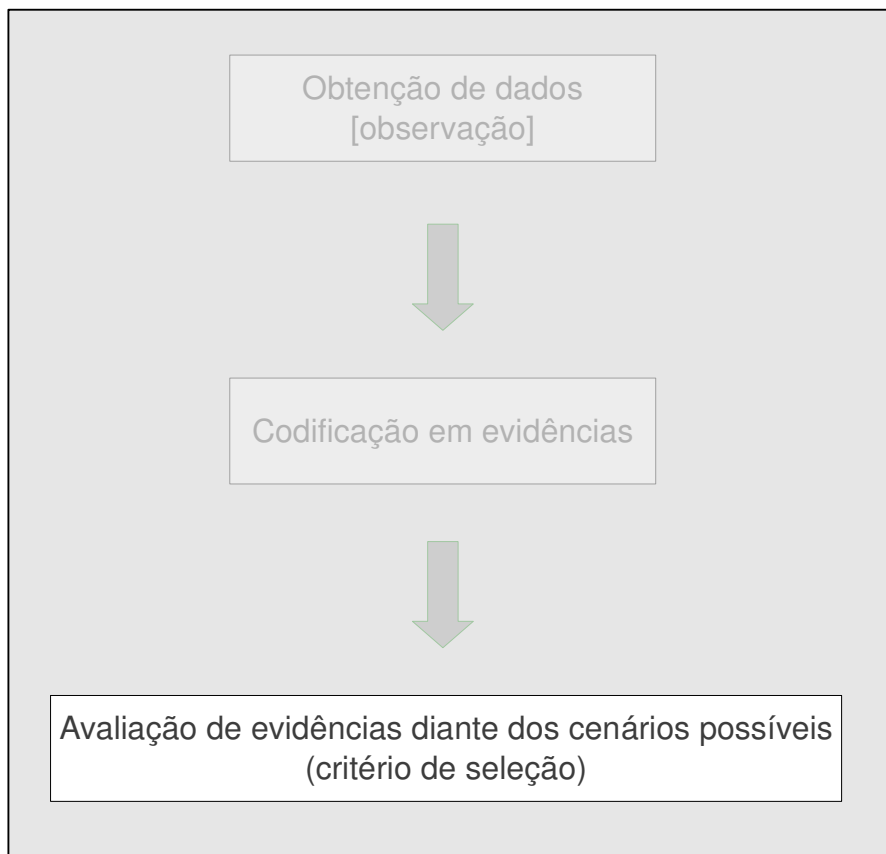
obtenção de dados

Comparação par a par

Codificação em matriz de distância

# Lógica da inferência filogenética

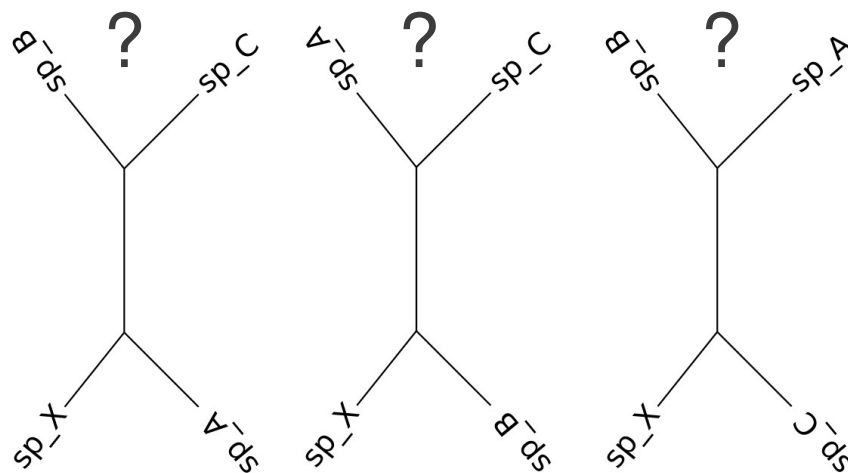
Avaliação e critério de seleção:



Quatro OTUS

sp\_X CTGGCTACGT  
sp\_A TGGAGTAAGT  
sp\_B CCTAGCAAGT  
sp\_C CCTGATTGCA

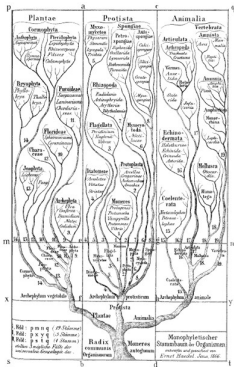
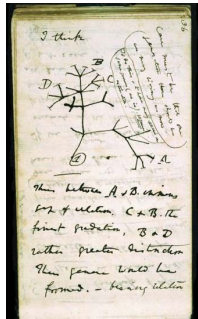
Resoluções possíveis





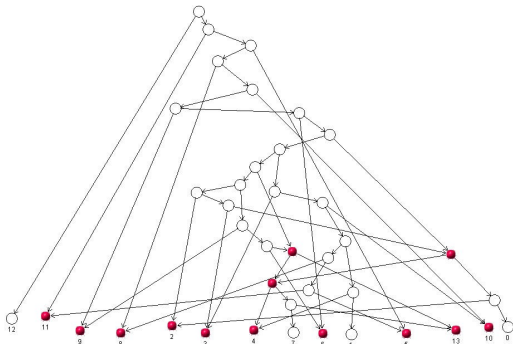
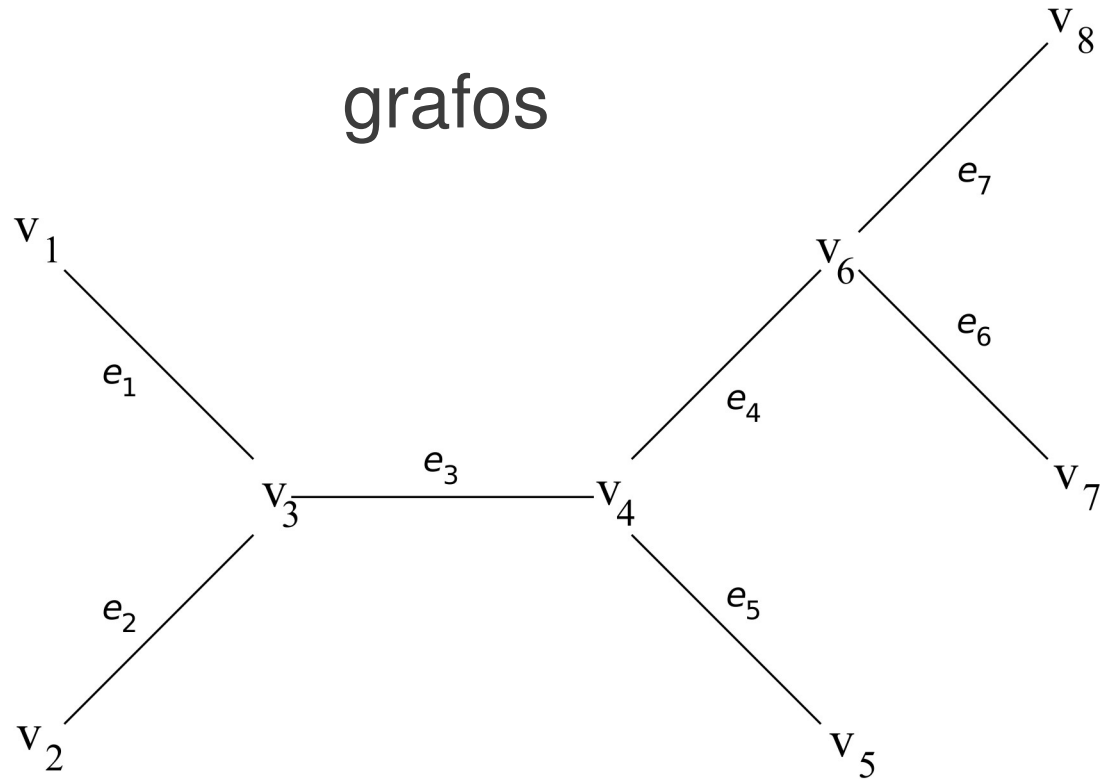
# Lógica da inferência filogenética

Representações gráficas para relações entre organismos.



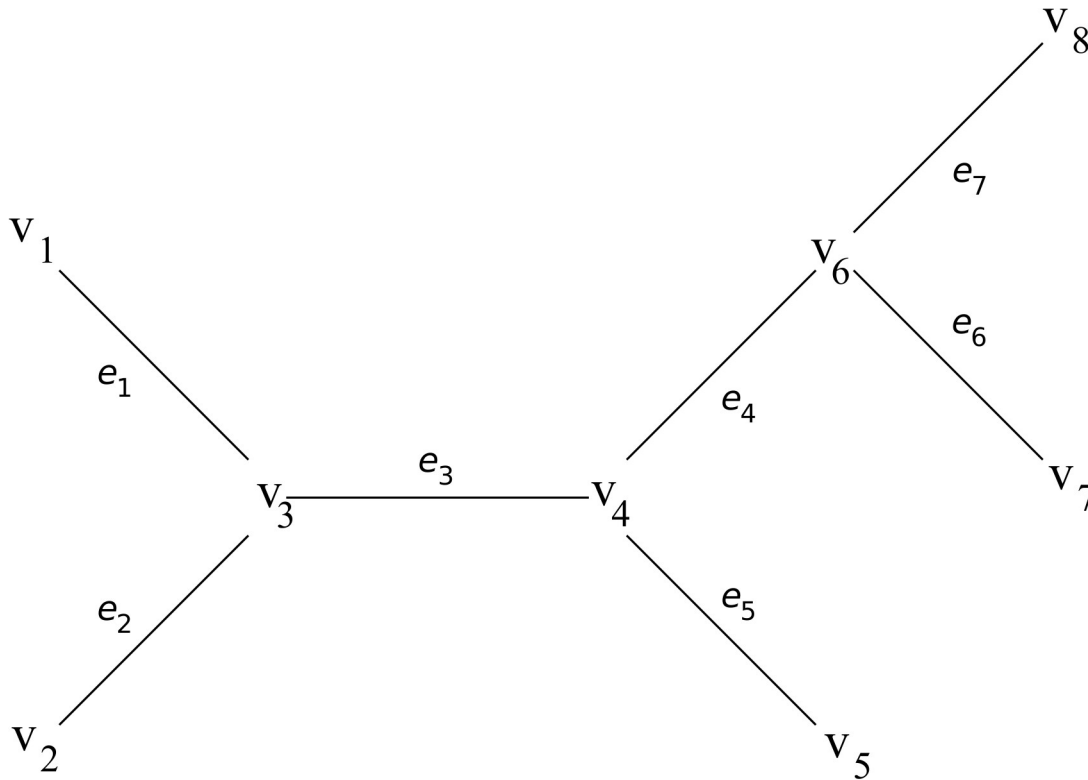
=

grafos



# Grafos:

Objetos matemáticos que consistem de um par de conjuntos  $(V, E)$  de *vértices* (nós,  $V$ ) e *arestas* (linhas entre nós, ramos,  $E$ ).



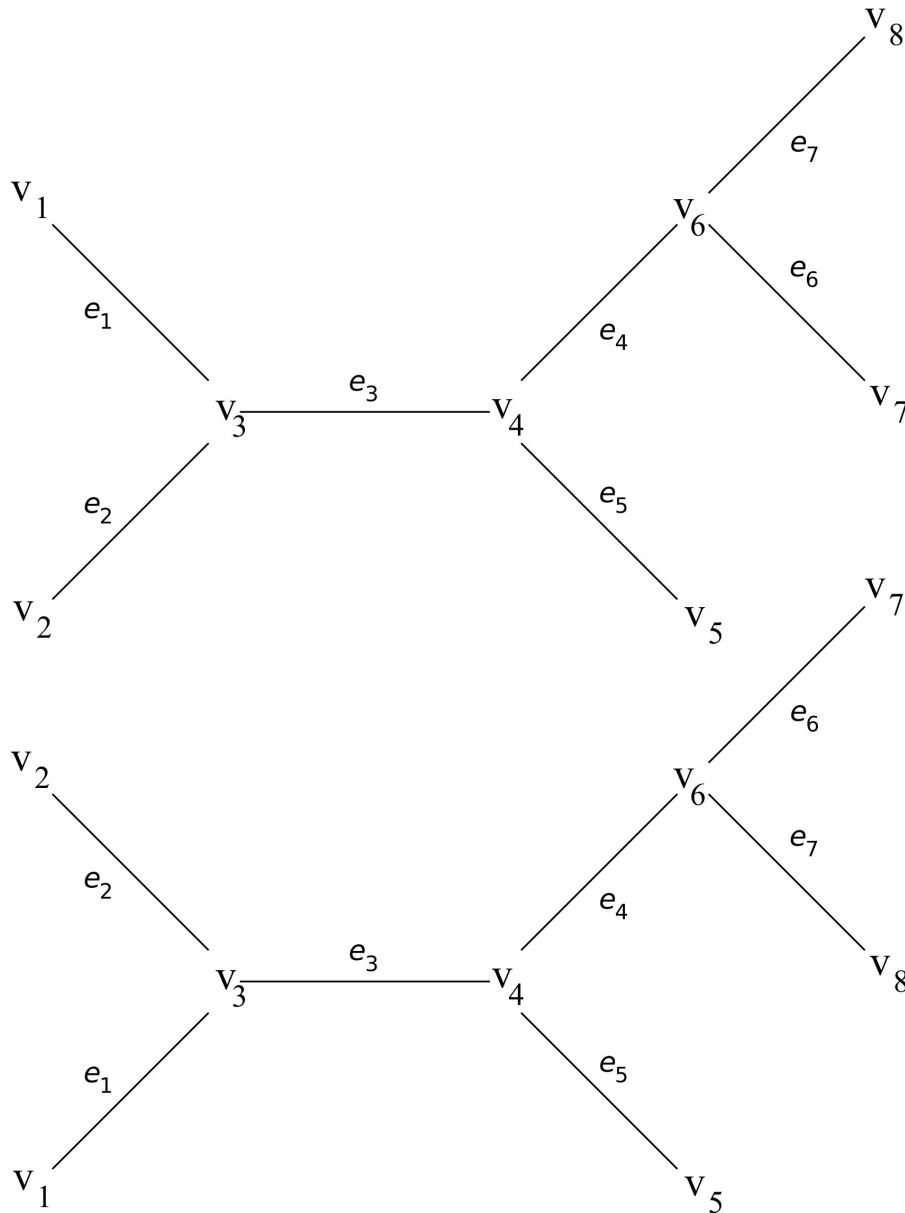
O **grau** de um nó é o número de ramos conectados a ele.

**Terminais** (*leaves*) são nós de grau 1 e são conectados a um outro nó por um único ramo.

Um grafo é **binário** quando todos os nós internos possuem grau 3.

# Grafos:

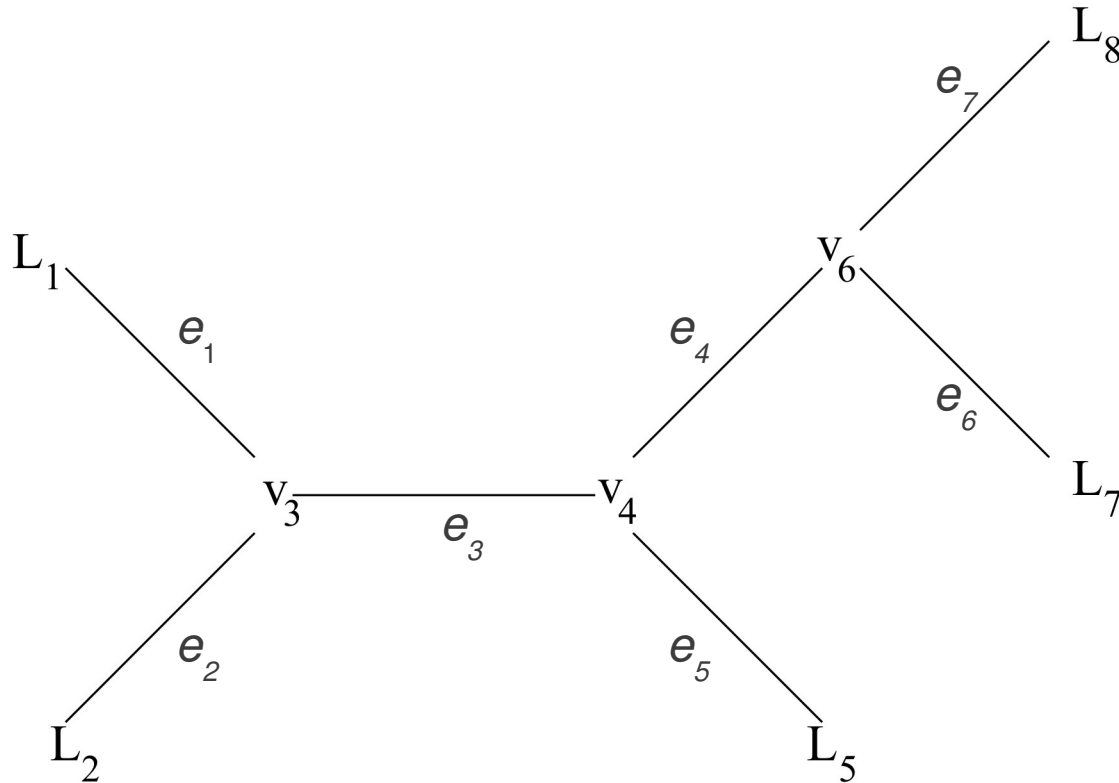
**Topologia:** refere-se às conexões entre vértices e arestas.



Ambos possuem  
a mesma  
topologia

# Grafos:

Objetos matemáticos que consistem de um par de conjuntos  $(V, E)$  de *vértices* (nós,  $V$ ) e *arestas* (linhas entre nós, ramos,  $E$ ).



**Ramos internos** são ramos que conectam nós de grau 3 em grafos não direcionados.

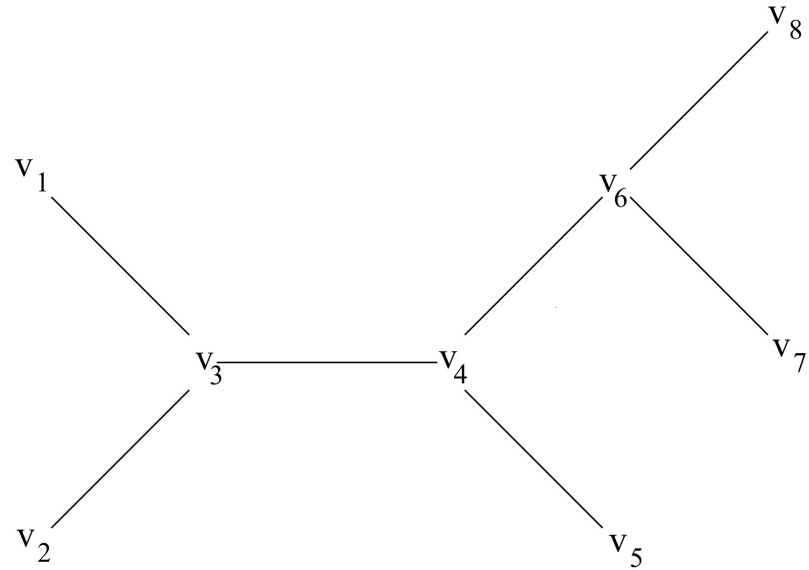
**Ramos externos** são ramos que conectam nós de grau 3 a um nó de grau 1.

Uma topologia  $T = (V, E)$  é um grafo conectado sem ciclos.

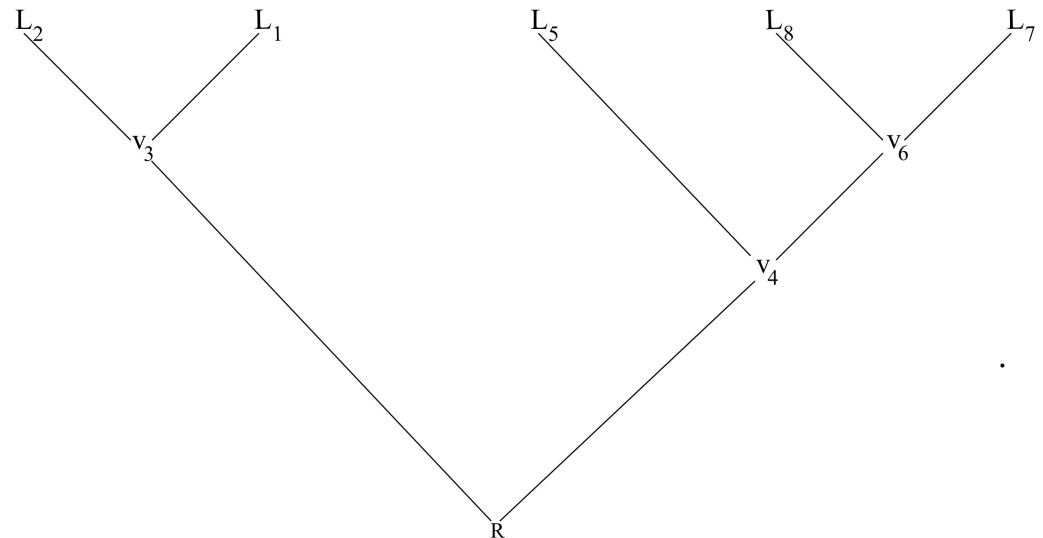
# Grafos:

Objetos matemáticos que consistem de um par de conjuntos  $(V, E)$  de *vértices* (nós,  $V$ ) e *arestas* (linhas entre nós, ramos,  $E$ ).

Não - direcionado

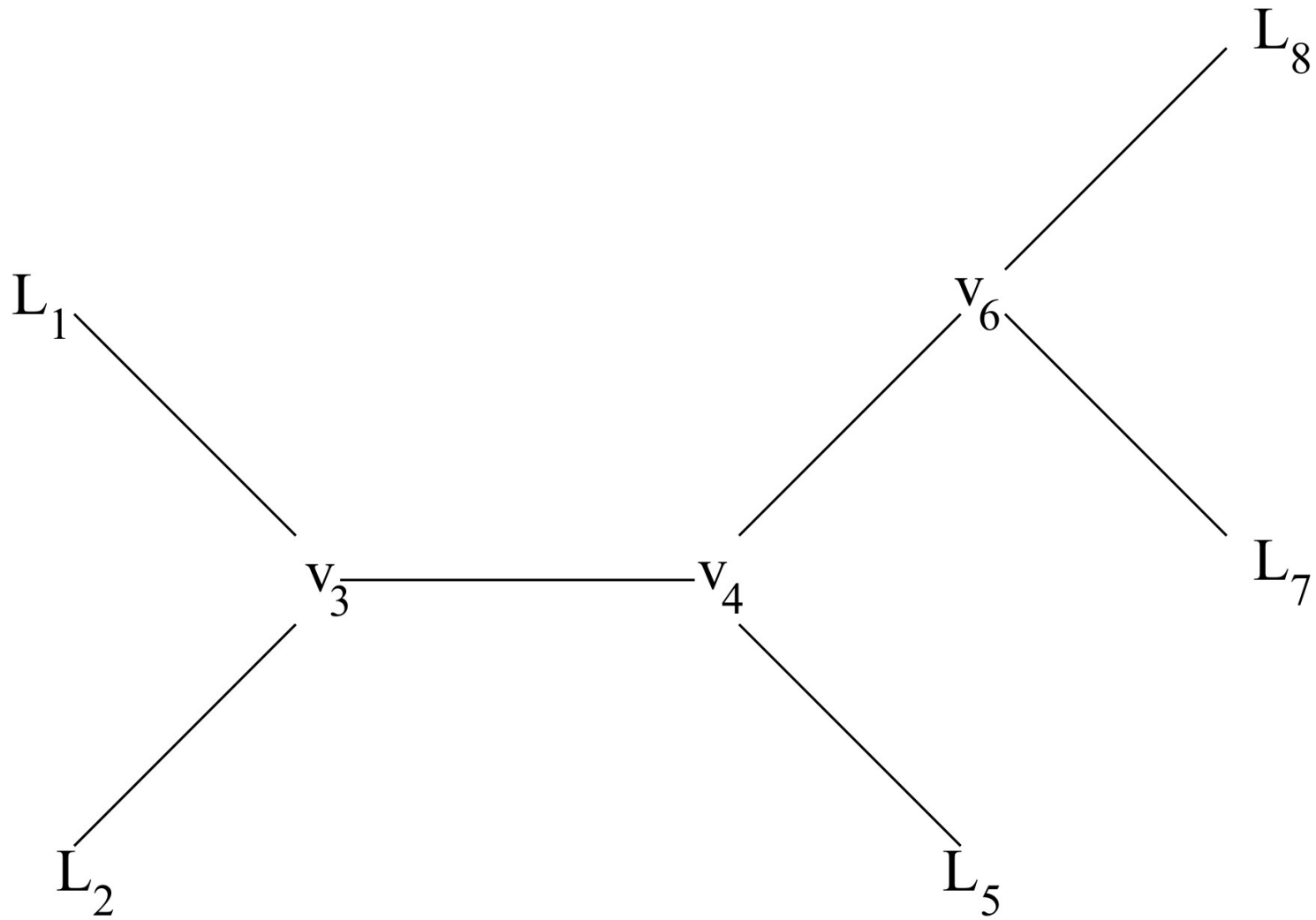


direcionado



A raiz é o único nó com **grau 2**.

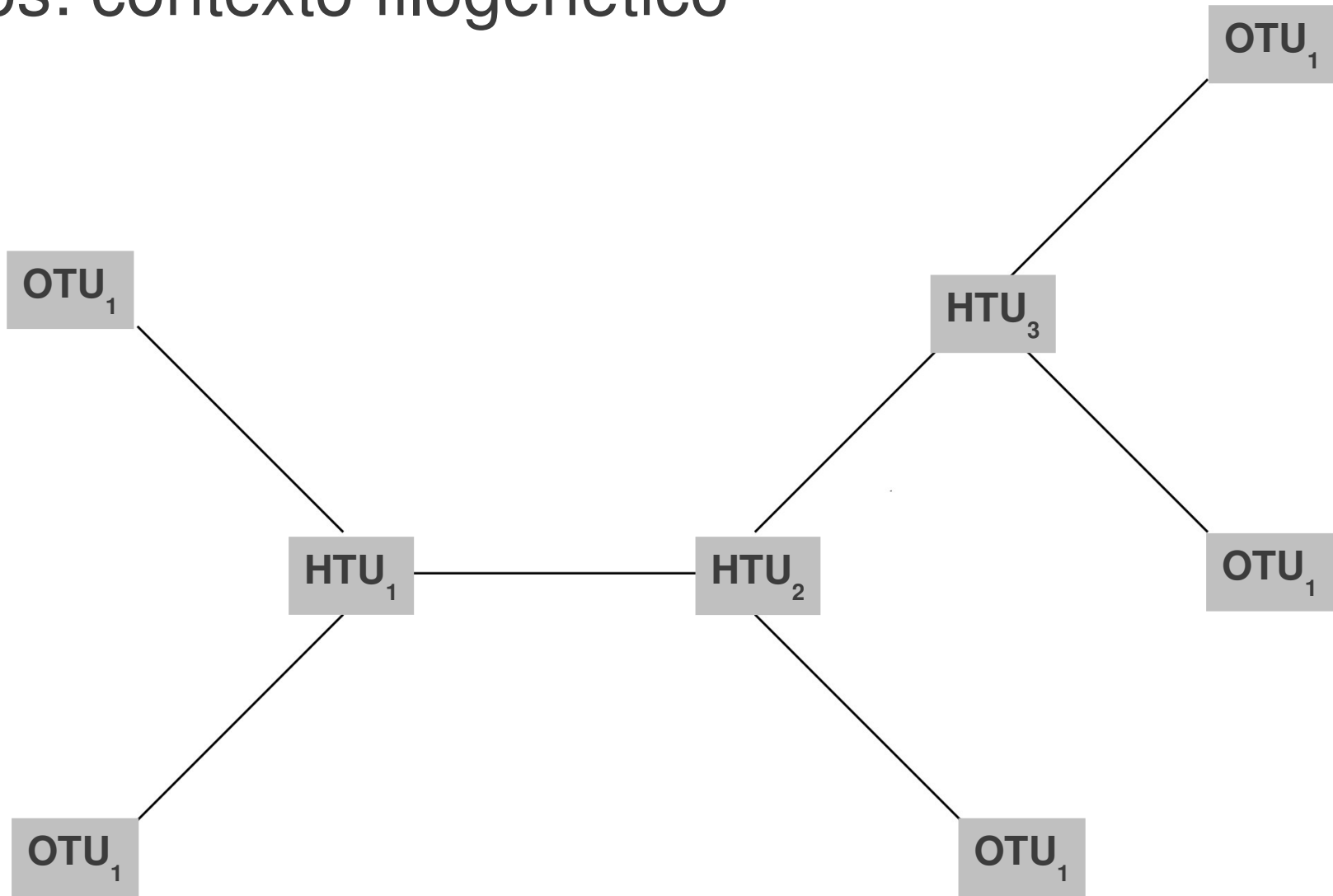
# Grafos: contexto filogenético



***L = Operational Taxonomic Units (OTUs)***

***V = Hypothetic Taxonomic Units (HTUs)***

# Grafos: contexto filogenético



*L = Operational Taxonomic Units (OTUs)*

*V = Hypothetic Taxonomic Units (HTUs)*

# Enumeração:

3 1  
4 3      Para topologias não direcionadas e  $n \geq 3$ :  
5 15

6 105  
7 945  
8 10395  
9 135135  
10 2027025  
11 34459425  
12 654729075  
13 13749310575  
14 316234143225  
15 7905853580625  
16 213458046676875  
17 6190283353629375  
18 191898783962510625  
19 6332659870762850625  
20 221643095476699771875  
21 8200794532637891559375  
22 319830986772877770815625  
23 13113070457687988603440625  
24 563862029680583509947946875  
25 25373791335626257947657609375  
26 1192568192774434123539907640625  
27 58435841445947272053455474390625  
28 2980227913743310874726229193921875  
29 157952079428395476360490147277859375  
30 8687364368561751199826958100282265625  
31 495179769008019818390136611716089140625  
32 29215606371473169285018060091249259296875  
33 1782151988659863326386101665566204817109375  
34 112275575285571389562324404930670903477890625  
35 7297912393562140321551086320493608726062890625  
36 488960130368663401543922783473071784646213671875  
37 33738248995437774706530672059641953140588743359375  
38 2395415678676082004163677716234578672981800778515625  
39 174865344543353986303948473285124243127671456831640625  
40 13114900840751548972796135496384318234575359262373046875

$$\frac{(2n - 4)!}{(n - 2)! 2^{n-2}}$$

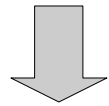
O número de topologias enraizadas pode ser calculado multiplicando a fórmula acima pelo número de ramos  $(2n-3)$  ou incrementando  $+1$  à  $n$ .



# *Critério de otimização:*

Topologias como hipóteses:

Teste → Avaliação → Determinação de qualidade relativa



Índices de mérito comparativos

Independente do índice: requer função objetiva

$$C = f(D, T)$$

*'Without such a cost, these objects are mere pictures — “tree-shaped-objects” of no use in science'*  
(Wheeler et al., 2006: Cladistics 12:1-9)

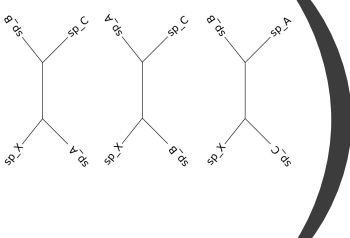
# *Critério de otimização: Fenética*

Função objetiva:

$$C = f(D, T)$$

*Índice de similaridade global* =  $f$  (

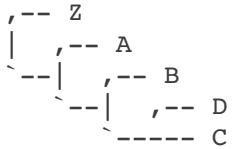
sp_X	CTGGCTACGT
sp_A	TGGAGTAAGT
sp_B	CCTAGCAAGT
sp_C	CCTGATTGCA

, 

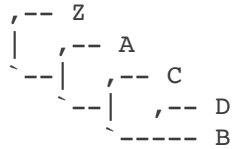
# Lógica da inferência filogenética

## Resoluções possíveis

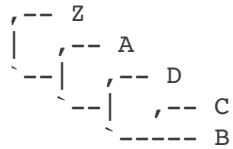
Tree 0:



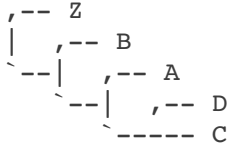
Tree 5:



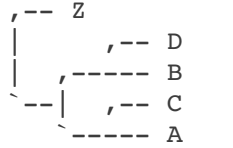
Tree 10:



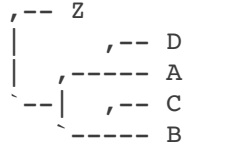
Tree 1:



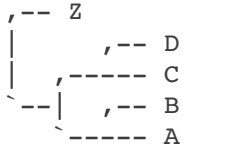
Tree 6:



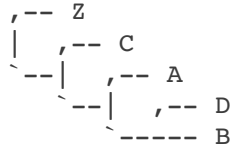
Tree 11:



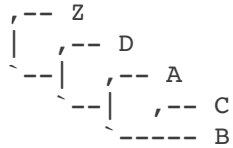
Tree 2:



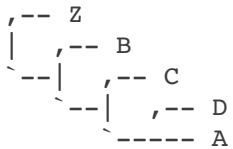
Tree 7:



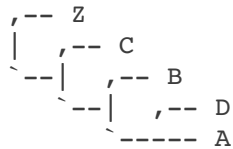
Tree 12:



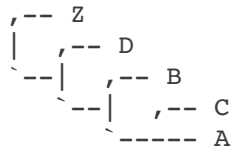
Tree 3:



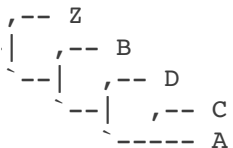
Tree 8:



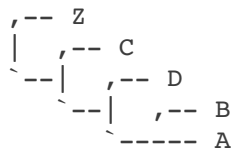
Tree 13:



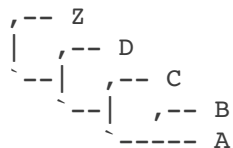
Tree 4:



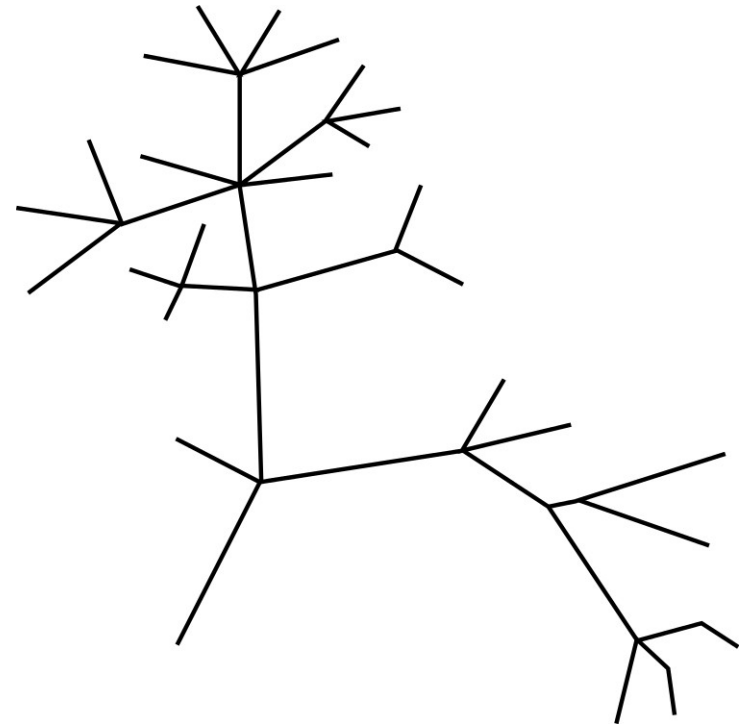
Tree 9:



Tree 14:

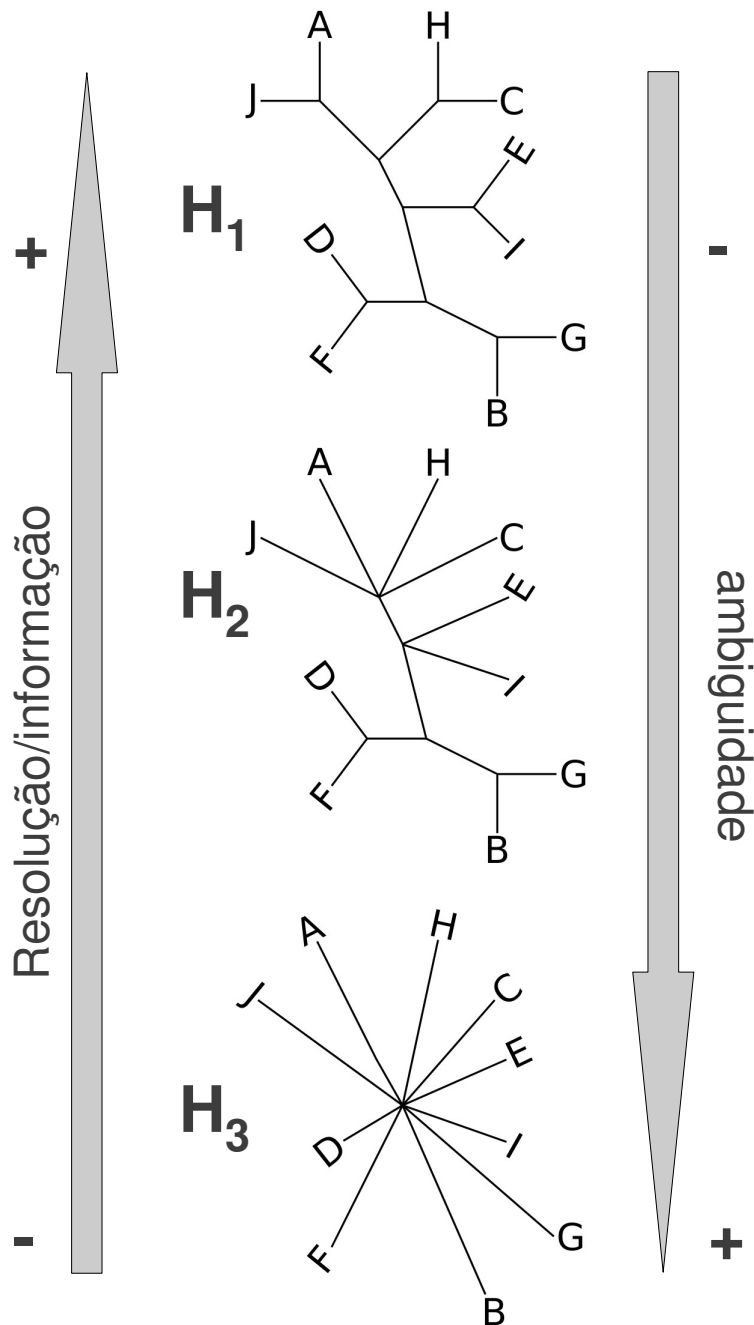


*Por que somente diagramas dicotômicos são levados em consideração?*



# Lógica da inferência filogenética

Hipóteses, “*Explanatory power*”, ambiguidade, erro e testabilidade



**Hipótese:** *uma explicação para um fenômeno observável ou uma proposição racional prevendo uma possível correlação causal entre múltiplos fenômenos.*

H<sub>1</sub> → H<sub>3</sub>: decresce o conteúdo informativo (o que a hipótese explica)

Diagramas totalmente dicotômicos estão mais relacionados com o conteúdo informativo da hipótese do que com a suposição de que todo ancestral hipotético daria origem a somente duas linhagens por cladogênese.

# Lógica da inferência filogenética

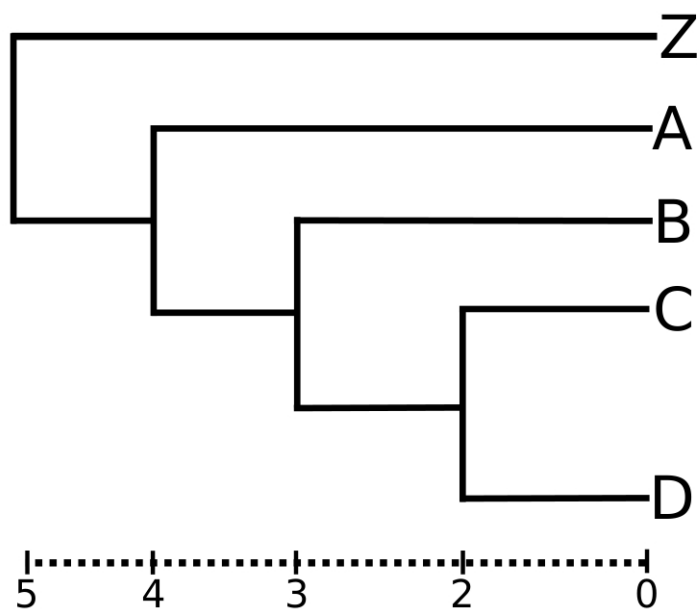
## Fenética:

EVIDÊNCIAS: similaridade global  
MORFOLOGIA e/ou MOLECULAR

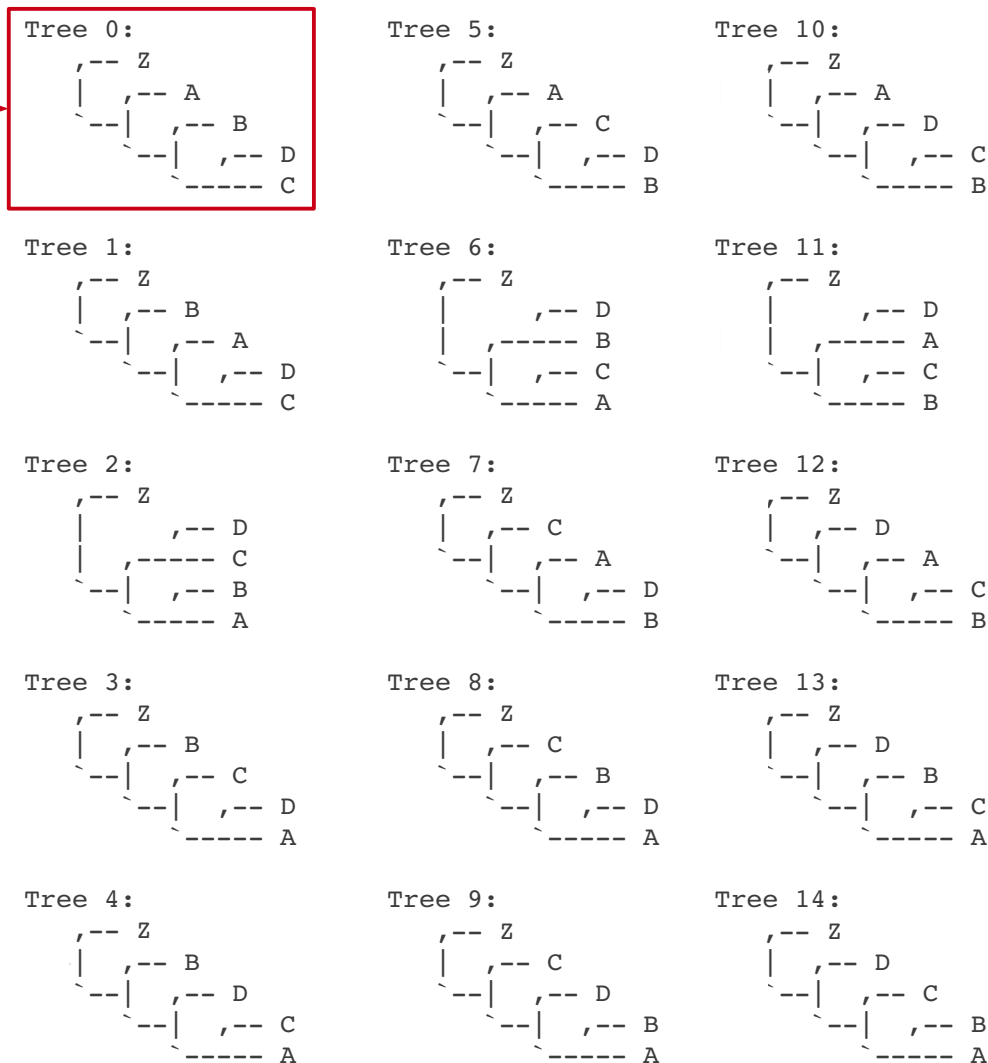
## Matriz de distância:

	[Z]	[A]	[B]	[C]	[D]
Z	-				
A	7	-			
B	7	6	-		
C	7	9	9	-	
D	5	7	7	4	-

## Fenograma\*:



## Resoluções possíveis



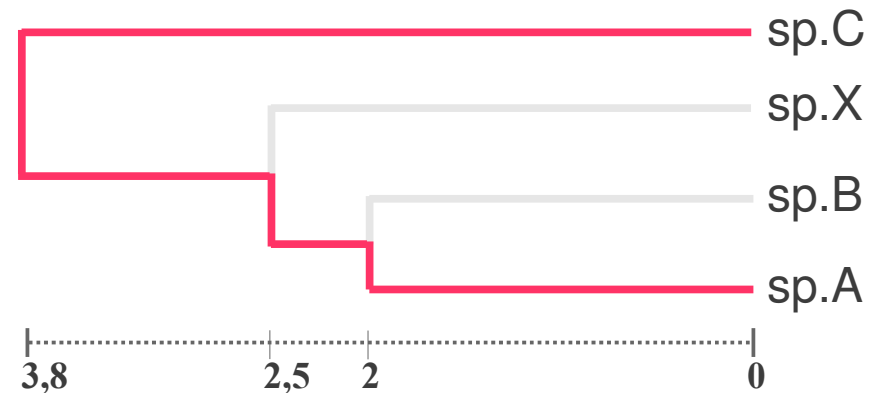
\* caráter ilustrativo pois não representa a matriz de distância acima.

# Lógica da inferência filogenética: Fenética

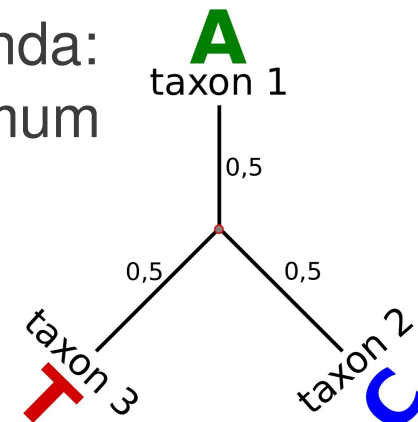
Problemas com o método:

1. Desconsidera que semelhanças decorrem de processos não relacionados com relação de parentesco.
2. Método é incapaz de manter as relações de distâncias originais para matrizes com mais de 4 terminais. Considere:

	[X]	[A]	[B]	[C]
X	-			
A	5	-		
B	6	4	-	
C	7	9	7	-



3. Realismo. Considere o exemplo ao lado e responda: Qual seria o par de base presente no ancestral comum destes terminais?



# ***Conceitos fundamentais desta aula:***

*Cladística:*

*Evidência de relação de parentesco*

*Caráter = Série de transformação*

*Séries binárias e multi-estados*

*Estados de caráter*

*Parcimônia*

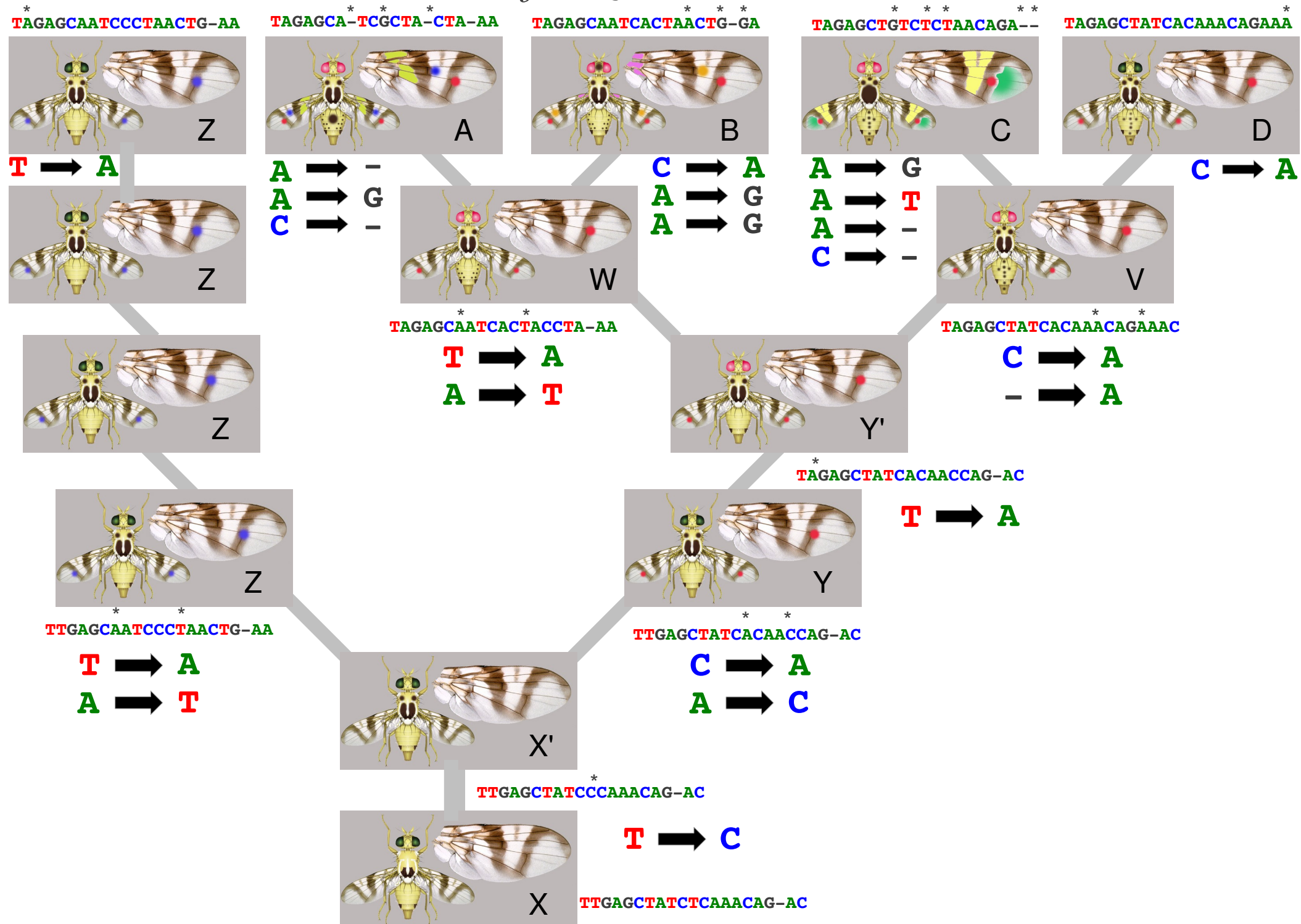
*Distância patrística*

*Otimização*

*Conteúdo informativo de caracteres*

*Justificativa para adoção do critério*

# Descendência com modificação:

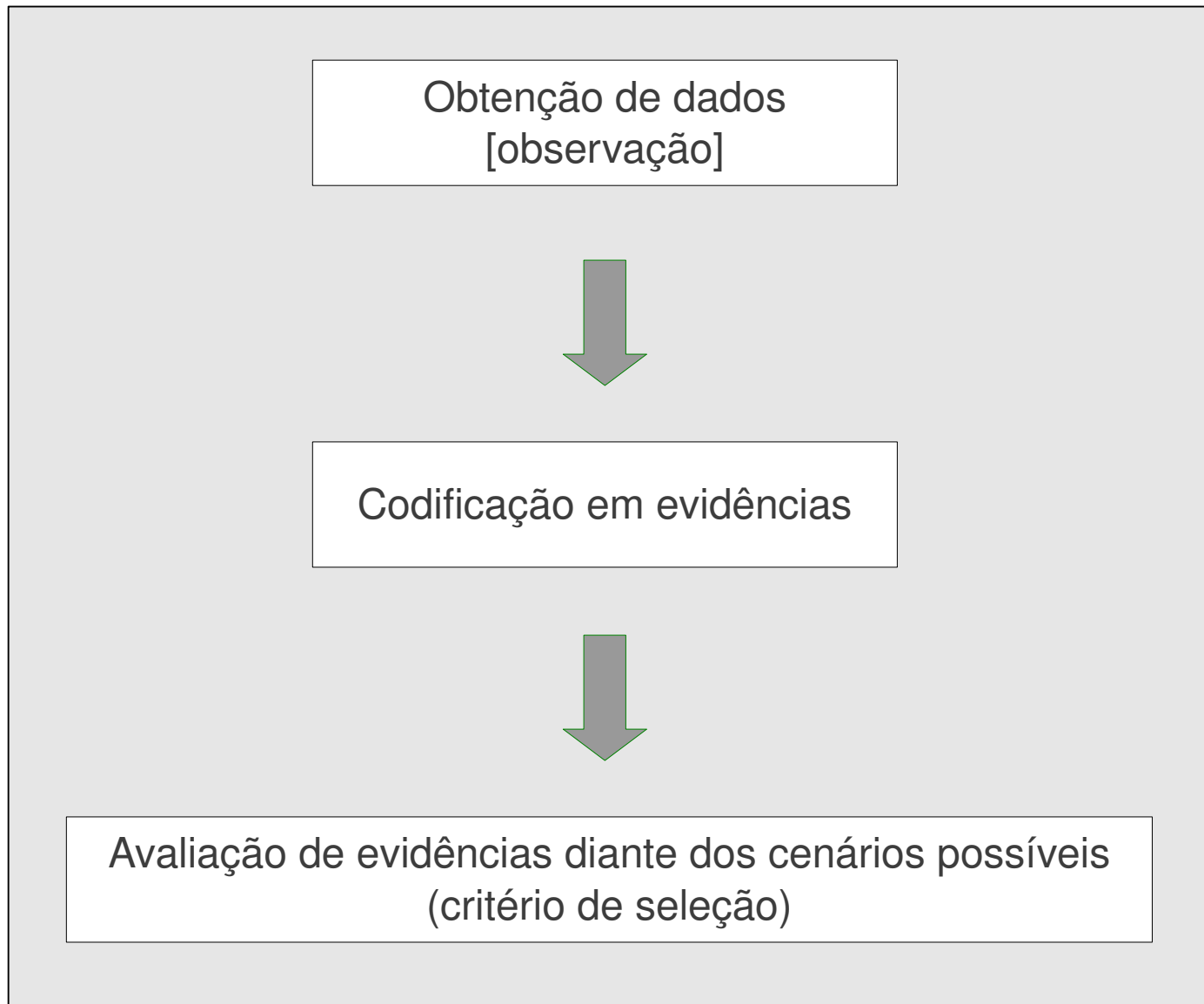




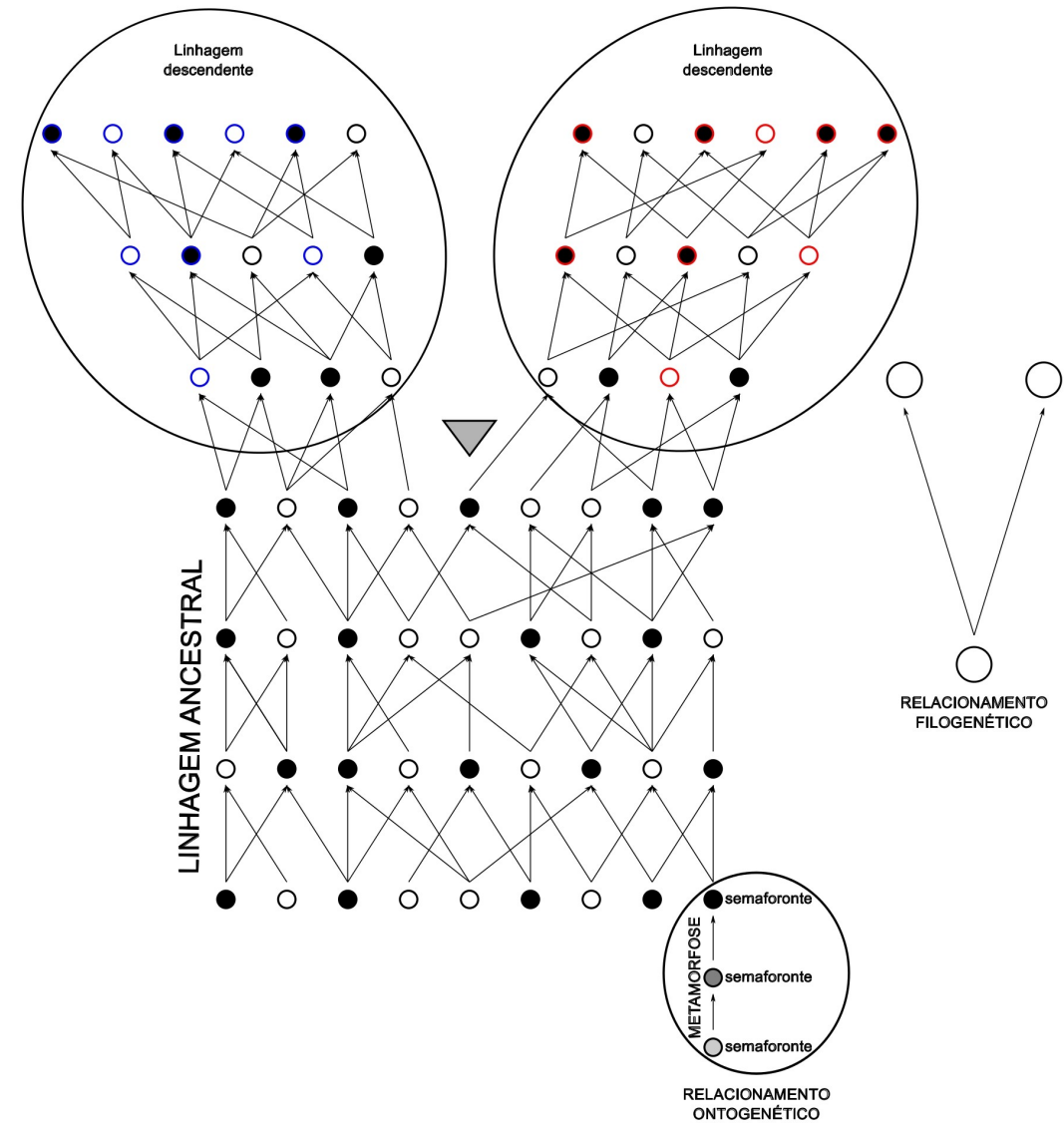
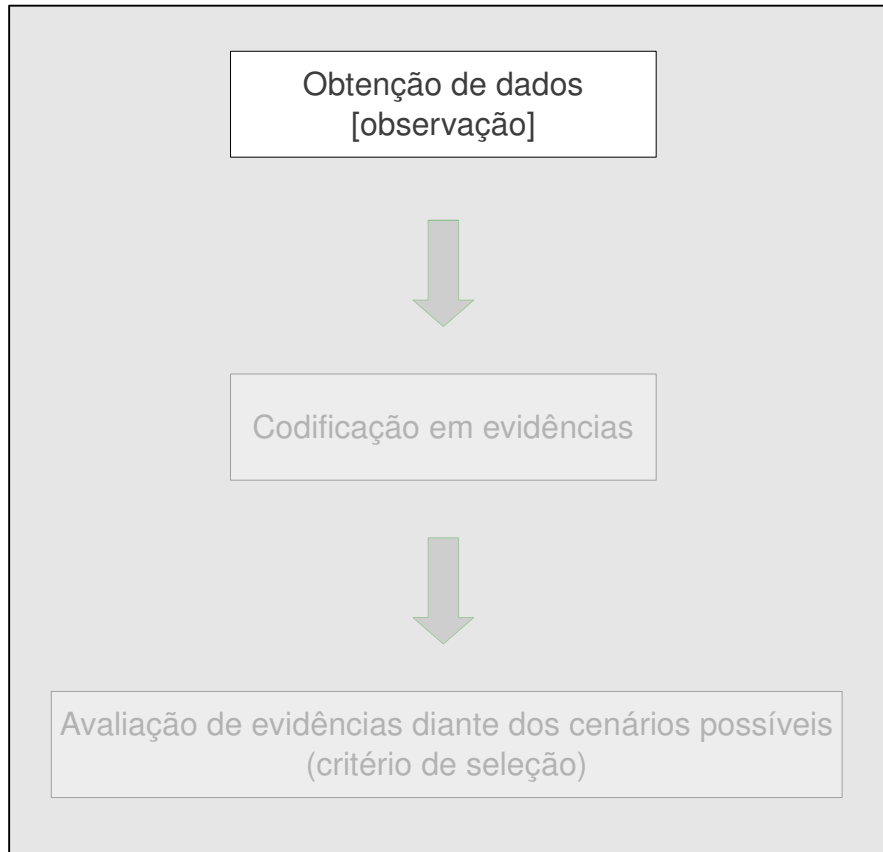
# *Lógica da inferência filogenética*

*“Operationally, systematics proceeds by gathering data (observations) from organisms and coding them into evidence to test competing phylogenetic scenarios”*

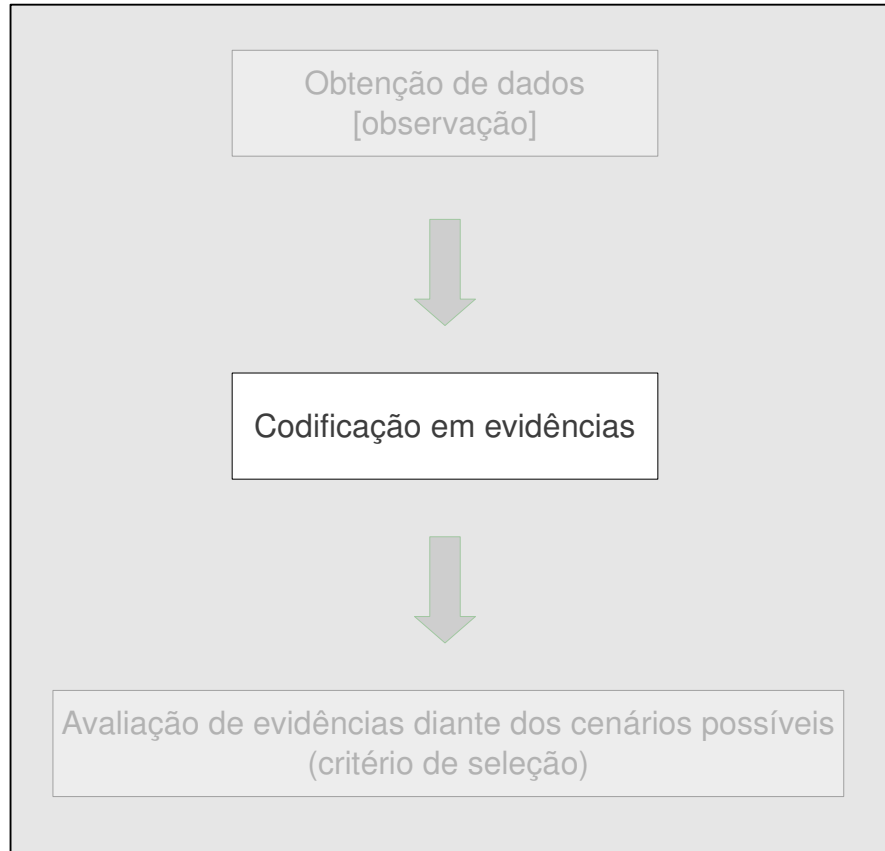
(Wheeler et al., 2006:7)



# Lógica da inferência filogenética



# Lógica da inferência filogenética



↓ ↓ ↓  
 sp.X CTGGCTACGT  
 sp.A TGGAGTAAGT  
 sp.B CCTAGCAAGT  
 sp.C CCTGATTGCA

## Fenética:

EVIDÊNCIAS: similaridade global

sp.X CTGGCTACGT  
\* \*\* \*\*

sp.A TGGAGTAAGT

sp.X CTGGCTACGT  
\* \* \*\*

sp.B CCTAGCAAGT

CODIFICAÇÃO: matriz de distância

	[X]	[A]	[B]	[C]
X	-			
A	5	-		
B	6	4	-	
C	7	9	7	-

## Cladística:

EVIDÊNCIAS: transformação de estados de caracteres

1a. posição: C ↔ T

3a. posição: G ↔ T

10a. posição: T ↔ A

CODIFICAÇÃO: matriz de dados

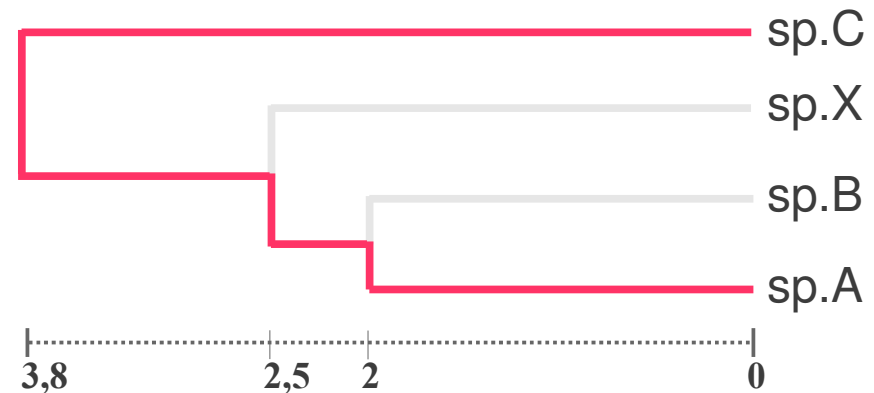
	c <sub>1</sub>	c <sub>2</sub>	c <sub>3</sub>	c <sub>4</sub>	c <sub>5</sub>	c <sub>6</sub>	c <sub>7</sub>	c <sub>8</sub>	c <sub>9</sub>	c <sub>10</sub>
sp.X	1	3	2	2	1	3	0	1	2	3
sp.A	3	2	2	0	2	3	0	0	2	3
sp.B	1	1	3	0	2	1	0	0	2	3
sp.C	1	1	3	2	0	3	3	2	1	0

# Lógica da inferência filogenética: Fenética

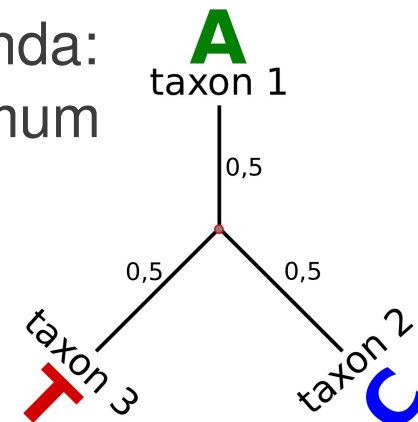
Problemas com o método:

1. Desconsidera que semelhanças decorrem de processos não relacionados com relação de parentesco.
2. Método é incapaz de manter as relações de distâncias originais para matrizes com mais de 4 terminais. Considere:

	[X]	[A]	[B]	[C]
X	-			
A	5	-		
B	6	4	-	
C	7	9	7	-



3. Realismo. Considere o exemplo ao lado e responda: Qual seria o par de base presente no ancestral comum destes terminais?

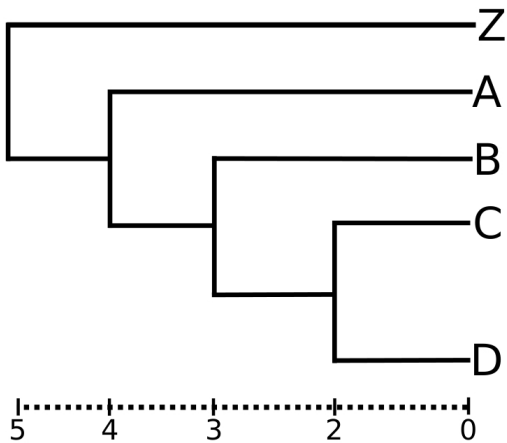


# Lógica da inferência filogenética

## Limitações da fenética:

1. Perda de informação
2. Dados heterogêneos tratados da mesma forma
3. Ausência de otimização de eventos de transformação de caracteres distintos

## Limitações de um fenograma:



1. Não Permite reconstruções de ancestrais hipotéticos
2. Não permite proposições de homologia
3. Não permite identificar transformações de caracteres

↓ ↓ ↓  
 sp.X CTGGCTACGT  
 sp.A TGGAGTAAGT  
 sp.B CCTAGCAAGT  
 sp.C CCTGATTGCA

## Fenética:

EVIDÊNCIAS: similaridade global

sp.X CTGGCTACGT  
       \* \*\* \*\*  
 sp.A TGGAGTAAGT  
  
 sp.X CTGGCTACGT  
       \*   \* \*\*  
 sp.B CCTAGCAAGT

CODIFICAÇÃO: matriz de distância

	[X]	[A]	[B]	[C]
X	-			
A	5	-		
B	6	4	-	
C	7	9	7	-

“DISTANCE BASED”

## Cladística:

EVIDÊNCIAS: transformação de estados de caracteres

- 1a. posição: C ↔ T
- 3a. posição: G ↔ T
- 10a. posição: T ↔ A

CODIFICAÇÃO: matriz de dados

	c <sub>1</sub>	c <sub>2</sub>	c <sub>3</sub>	c <sub>4</sub>	c <sub>5</sub>	c <sub>6</sub>	c <sub>7</sub>	c <sub>8</sub>	c <sub>9</sub>	c <sub>10</sub>
sp.X	1	3	2	2	1	3	0	1	2	3
sp.A	3	2	2	0	2	3	0	0	2	3
sp.B	1	1	3	0	2	1	0	0	2	3
sp.C	1	1	3	2	0	3	3	2	1	0

“CHARACTER BASED”

# Codificação & Evidência de grupos

## Fenética:

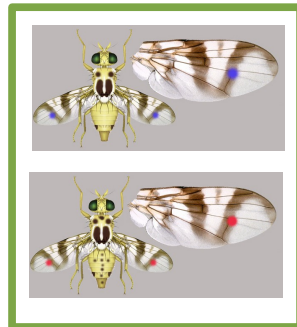
EVIDÊNCIAS: similaridade global

CRITÉRIO DE OTIMIZAÇÃO: Distância (fenética)

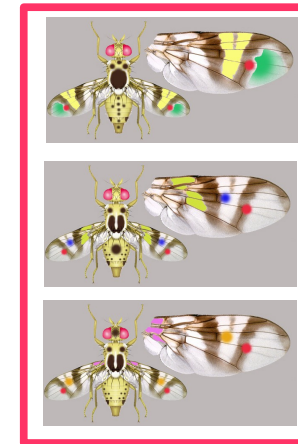
OBSERVAÇÃO: olhos apresentam duas cores:



Este caráter sugere dois grupos:



E



# Codificação & Evidência de grupos

## Cladística:

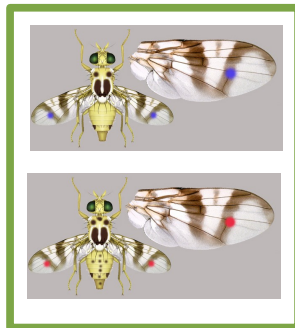
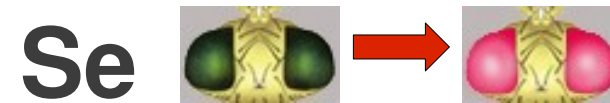
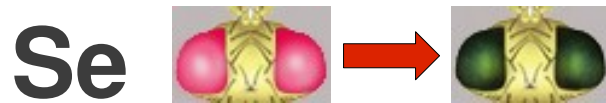
EVIDÊNCIAS: séries de transformações

CRITÉRIO DE OTIMIZAÇÃO: Número mínimo de transformações

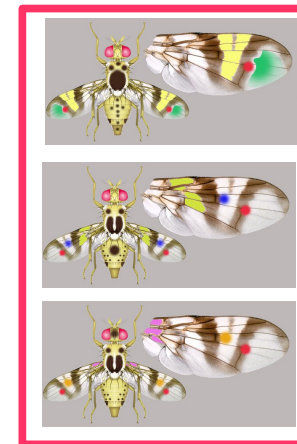
OBSERVAÇÃO: olhos apresentam duas cores:



Este caráter sugere um desses grupos:



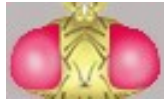
ou



# Codificação & Evidência de grupos

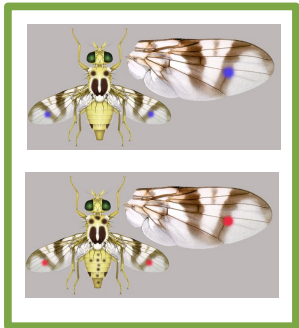
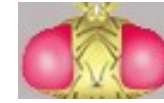
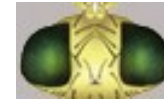
Fenética:

EVIDÊNCIAS: similaridade global

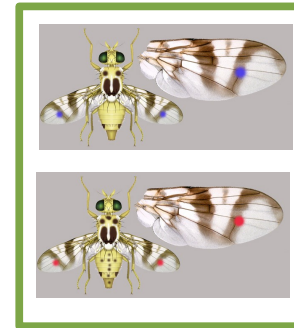
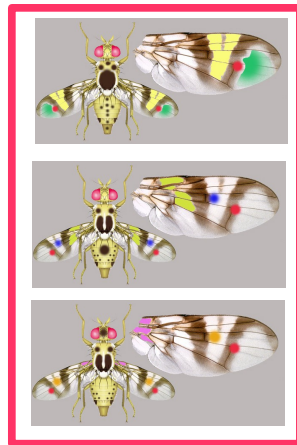


Cladística:

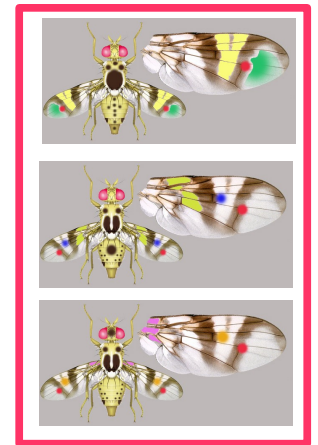
EVIDÊNCIAS: séries de transformações



E



OU





# *Caracteres & estados de caráter:*

Hennig (1966):

CARÁTER



série de transformação



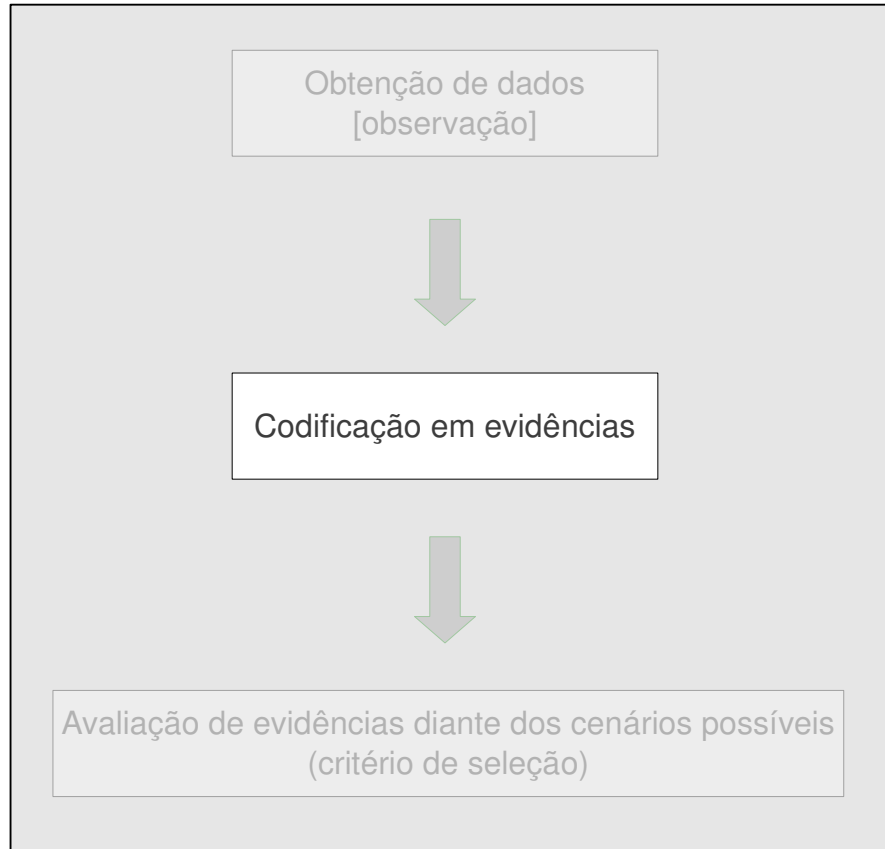
conjunto de condições mutuamente exclusivas

**Estados de caráter** são conceitualmente definidos como indivíduos históricos menos inclusivos resultado de eventos de transformação hereditários.



É comum definir conceitualmente estados de caráter como elementos puramente observacionais, mas eles são hipóteses de identidade histórica complexas dependente de teoria (descendência com modificação) – não menos hipotéticas que caracteres e outros indivíduos históricos mais inclusivos dos quais fazem parte.

# Lógica da inferência filogenética:

Considere:



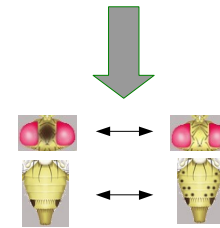
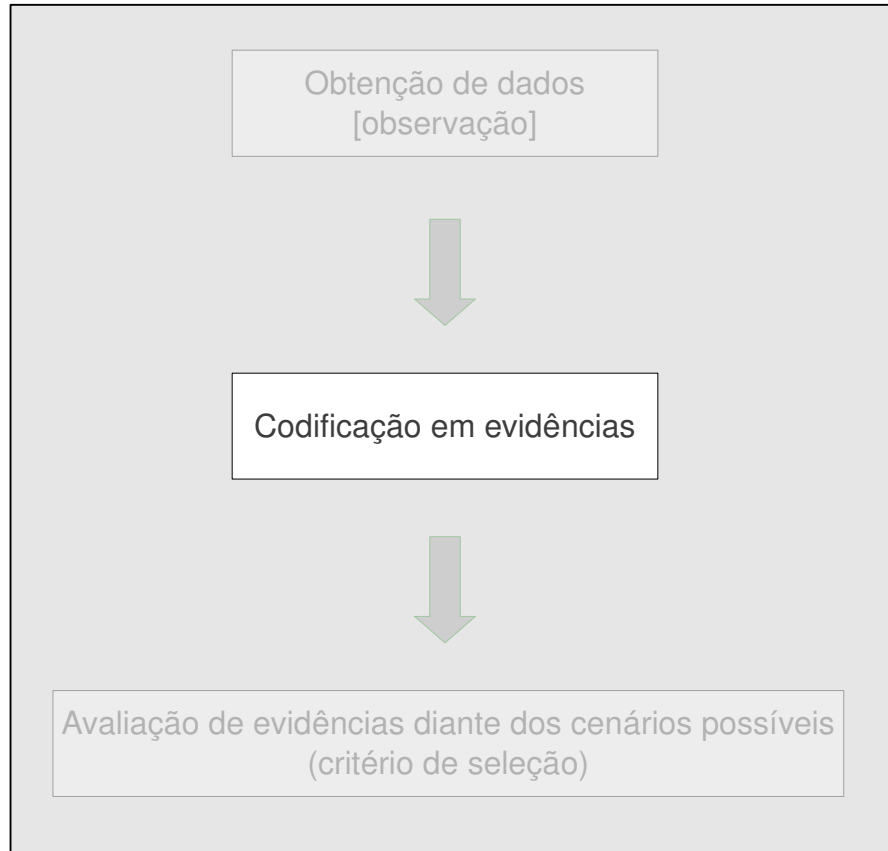
Caráter 1: coloração do olho

Estados: 0 = verde   
1 = rosa 

Caráter binário: 0  $\longleftrightarrow$  1

	$C_1$
Z	0
A	1
B	1
C	1
D	0

# Lógica da inferência filogenética



Compilação de dados observacionais

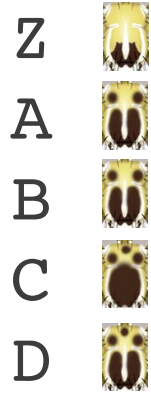
Definição de caráter e estados de caráter

Codificação de matriz de dados





	C <sub>1</sub>	C <sub>2</sub>	C <sub>3</sub>	C <sub>4</sub>	C <sub>5</sub>	C <sub>6</sub>	C <sub>7</sub>	C <sub>8</sub>	C <sub>9</sub>	C <sub>10</sub>	C <sub>11</sub>	C <sub>12</sub>
Z	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1
B	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1
C	1	1	2	1	1	0	0	1	1	1	1	0
D	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0

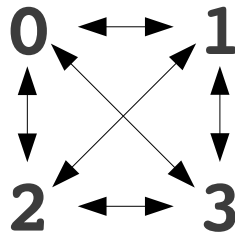
# Série de transformações

Considere:

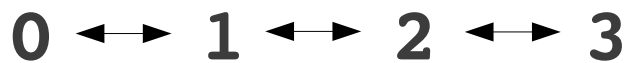


Caráter **X**: Pigmentação torácica

Estados: 0 =  1 =  2 =  3 = 



Série de transf. não-ordenada



Série de transf. ordenada

Relação de adjacência entre os estados.

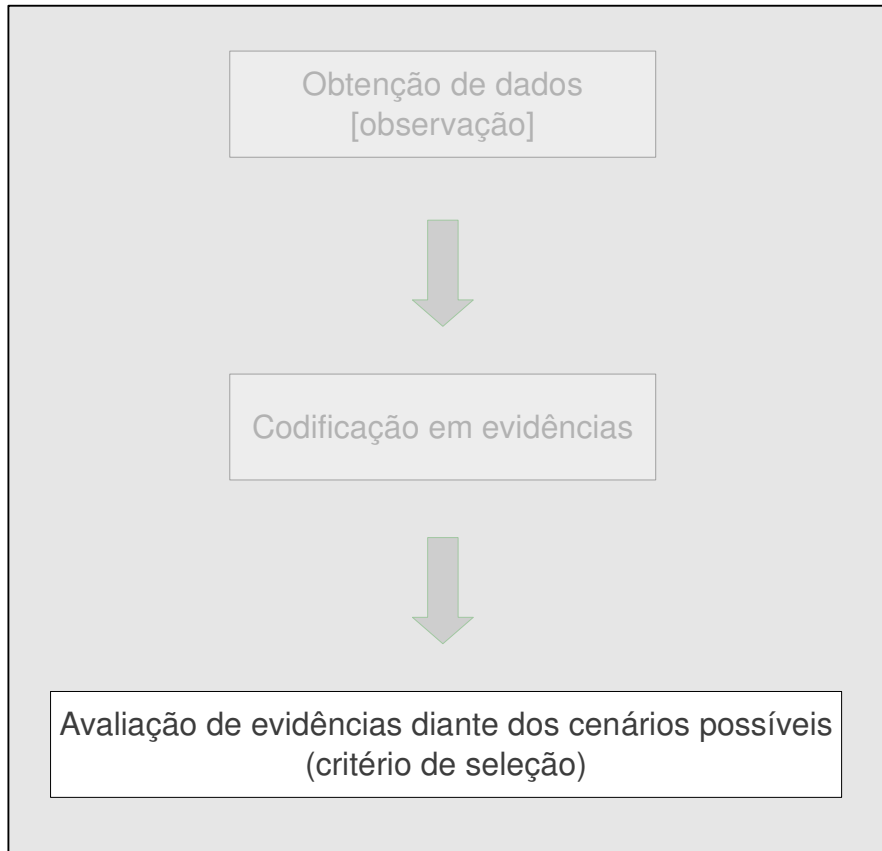


Série de transf. Polarizada

Direcionalidade da transformação.

# Lógica da inferência filogenética

Avaliação e critério de seleção: soluções possíveis



	C <sub>1</sub>	C <sub>2</sub>	C <sub>3</sub>	C <sub>4</sub>	C <sub>5</sub>	C <sub>6</sub>	C <sub>7</sub>	C <sub>8</sub>	C <sub>9</sub>	C <sub>10</sub>	C <sub>11</sub>	C <sub>12</sub>
Z	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1
B	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1
C	1	1	2	1	1	0	0	1	1	1	1	0
D	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0

Número de Cenários =  $(2n-5)!/[2^{n-3} \cdot (n-3)!]$

onde  $n$  é igual ao número de terminais (**OTUs**).

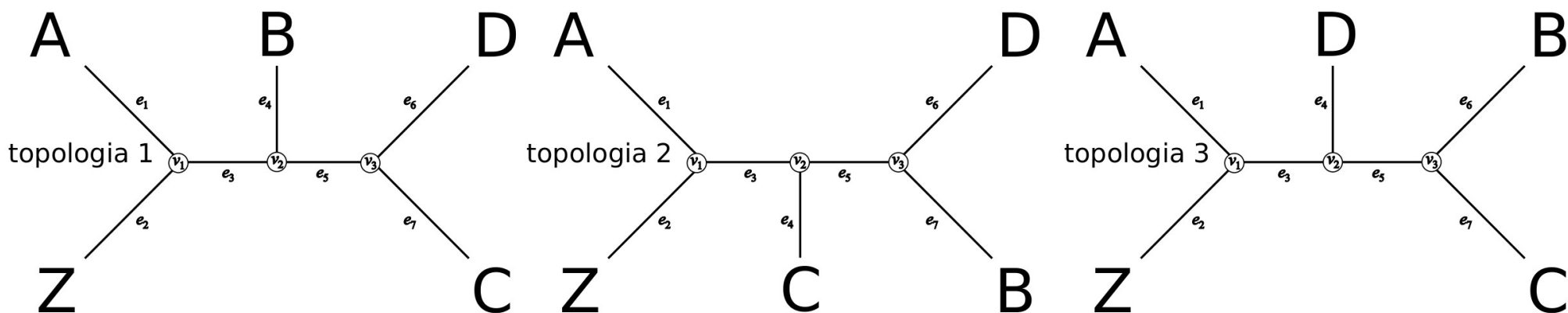
No. de OTUs	No. de Soluções
3	1
4	3
5	15
6	105
...	...

*Qual topologia explica melhor a variabilidade hereditária observada?*

# Topologias:

**Topologia:** refere-se às conexões entre vértices e arestas.

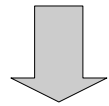
Em inferência filogenética o termo refere-se a diagramas dicotômicos que postulam diferentes relações entre os terminais.



# *Critério de otimização:*

Topologias como hipóteses:

Teste → Avaliação → Determinação de qualidade relativa



Índices de mérito comparativos

Independente do índice: requer função objetiva

$$C = f(D, T)$$

*'Without such a cost, these objects are mere pictures — “tree-shaped-objects” of no use in science'*  
(Wheeler et al., 2006: Cladistics 12:1-9)

# *Critério de otimização: Cladística*

Função objetiva:

$$C = f(D, T)$$

*Menor  
distância  
patrística* =  $f$  (

sp.X	1	3	2	2	1	3	0	1	2	3
sp.A	3	2	2	0	2	3	0	0	2	3
sp.B	1	1	3	0	2	1	0	0	2	3
sp.C	1	1	3	2	0	3	3	2	1	0

;

)

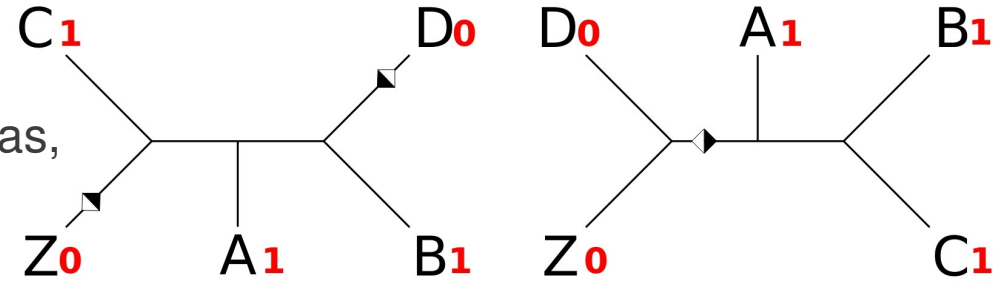
Esta função minimiza o número total de hipóteses de transformação necessária para explicar as observações utilizando o princípio da **parcimônia**.



# Lógica da inferência filogenética: critério de seleção

Cladística:

**Otimização:** refere-se a seleção do melhor elemento de um conjunto disponível de alternativas, Portanto requer **critério**.



Critério de seleção: **parcimônia**

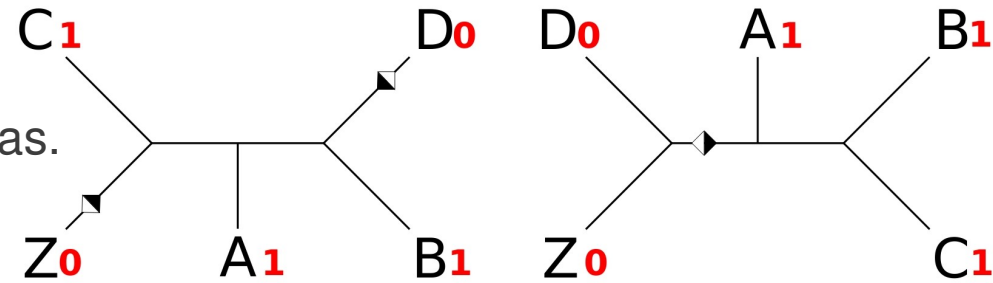
## *Beba com PARCIMÔNIA*



# Lógica da inferência filogenética: critério de seleção

Cladística:

**Otimização:** refere-se a seleção do melhor elemento de um conjunto disponível de alternativas.



Critério de otimização: **parcimônia**



**William of Ockham** (c. 1288 - c. 1348): *lex parsimoniae* ou "Occam's Razor"

*"entia non sunt multiplicanda praeter necessitatem"*

"Entities should not be multiplied unnecessarily."

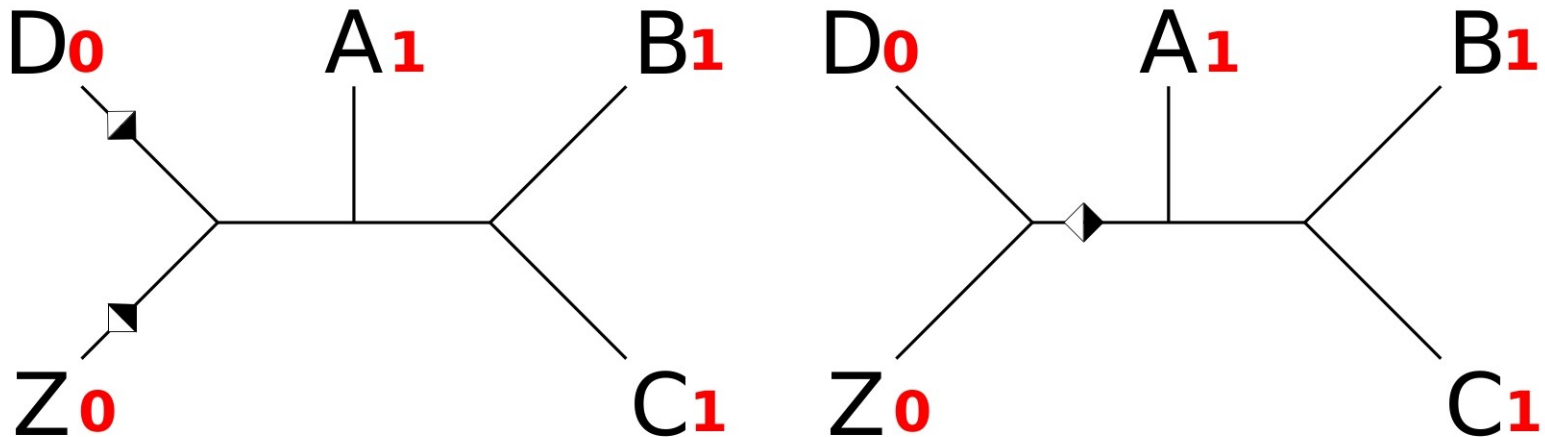
"when you have two competing theories which make exactly the same predictions, the one that is simpler is the better."

Newton stated the rule: "We are to admit no more causes of natural things than such as are both true and sufficient to explain their appearances."

# Lógica da inferência filogenética

Avaliação e critério de seleção: Otimização e conteúdo informativo

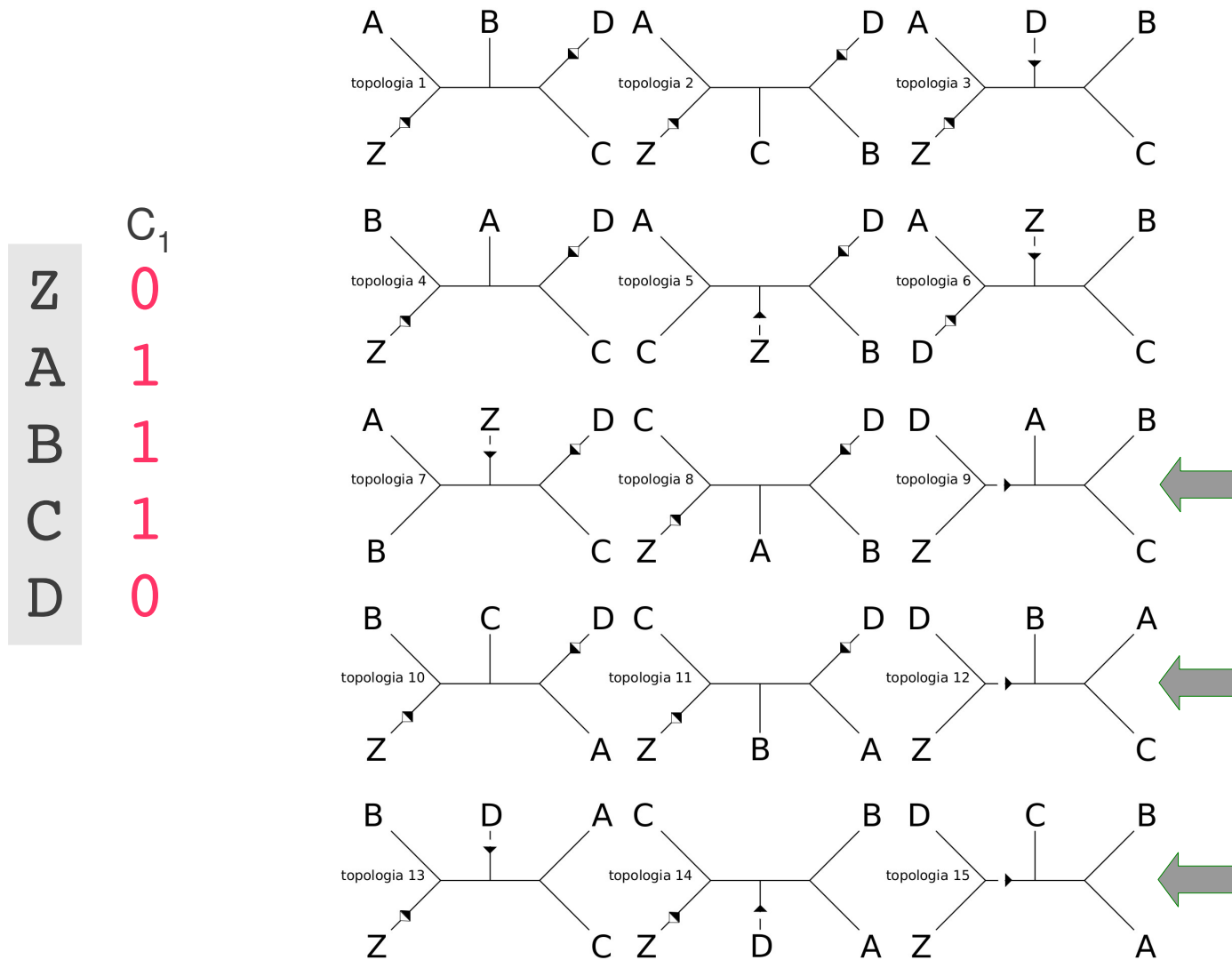
	C <sub>1</sub>	C <sub>2</sub>	C <sub>3</sub>	C <sub>4</sub>	C <sub>5</sub>	C <sub>6</sub>	C <sub>7</sub>	C <sub>8</sub>	C <sub>9</sub>	C <sub>10</sub>	C <sub>11</sub>	C <sub>12</sub>
Z	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1
B	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1
C	1	1	2	1	1	0	0	1	1	1	1	0
D	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0



**Otimização:** refere-se a seleção do melhor elemento de um conjunto disponível de alternativas.

# Lógica da inferência filogenética

## Otimização e conteúdo informativo

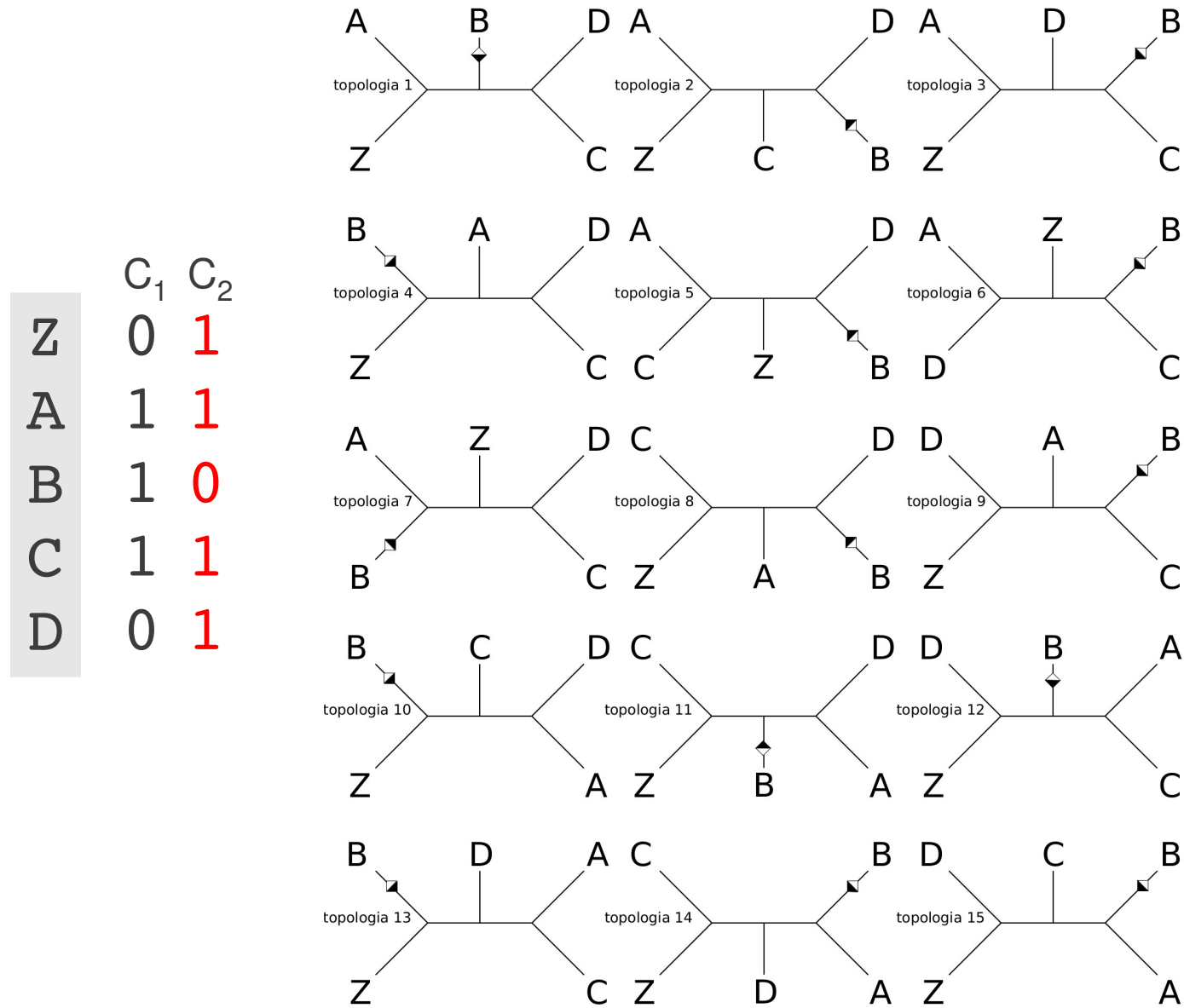


uma transformação  
 vs.  
 duas transformações

*Caráter informativo!*

# Lógica da inferência filogenética

## Otimização e conteúdo informativo



Uma transformação em todos os diagramas.

*Caráter não-informativo!*

# Lógica da inferência filogenética: critério de seleção

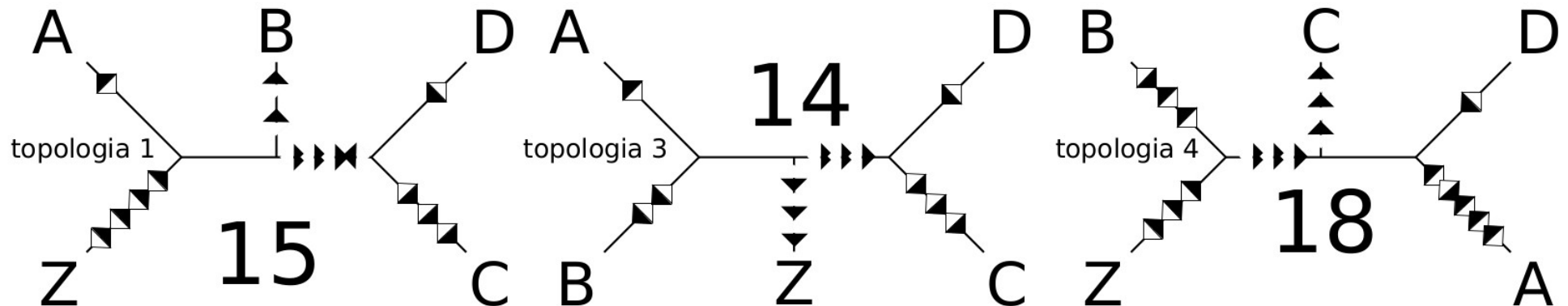
Cladística:

**Otimização:** refere-se a seleção do melhor elemento de um conjunto disponível de alternativas.

	C <sub>1</sub>	C <sub>2</sub>	C <sub>3</sub>	C <sub>4</sub>	C <sub>5</sub>	C <sub>6</sub>	C <sub>7</sub>	C <sub>8</sub>	C <sub>9</sub>	C <sub>10</sub>	C <sub>11</sub>	C <sub>12</sub>
Z	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1
B	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1
C	1	1	2	1	1	0	0	1	1	1	1	0
D	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0

Topologia	Top. 1	Top. 2	Top. 3	Top. 4	Top. 5
Tranformações	15	15	14	18	18
Topologia	Top. 6	Top. 7	Top. 8	Top. 9	Top. 10
Tranformações	18	18	18	18	17
Topologia	Top. 11	Top. 12	Top. 13	Top. 14	Top. 15
Tranformações	18	18	17	17	16

Diferentes topologias podem gerar otimizações distintas.

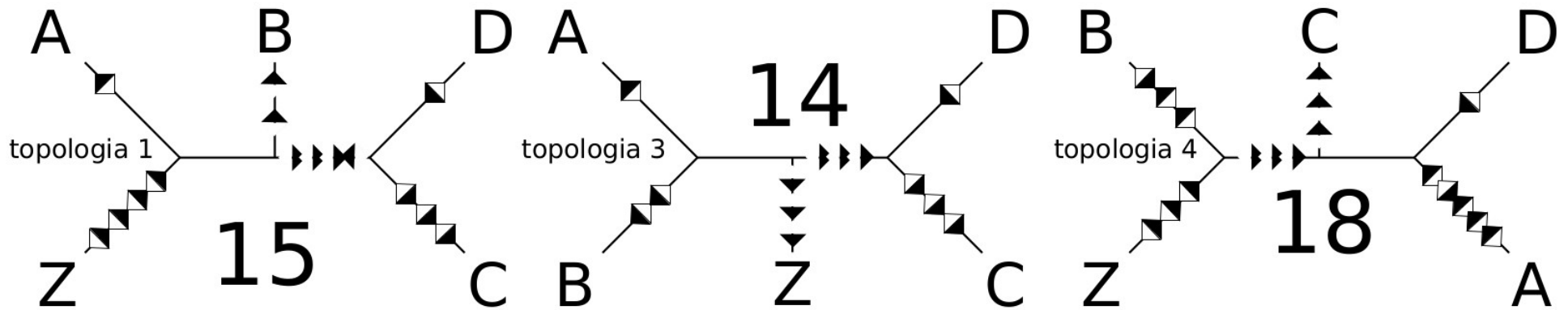


# Lógica da inferência filogenética: critério de seleção

Cladística:

**Otimização:** refere-se a seleção do melhor elemento de um conjunto disponível de alternativas.

**Diferentes topologias podem gerar otimizações distintas.**



Menor distância patrística =  $f$  (

sp.X	1	3	2	2	1	3	0	1	2	3
sp.A	3	2	2	0	2	3	0	0	2	3
sp.B	1	1	3	0	2	1	0	0	2	3
sp.C	1	1	3	2	0	3	3	2	1	0

;

)

A **distância patrística** é a soma dos comprimentos de ramos em uma topologia.

# *Lógica da inferência filogenética: critério de seleção*

*Menor distância patrística* =  $f$  (

sp.X	1	3	2	2	1	3	0	1	2	3
sp.A	3	2	0	2	3	0	0	2	3	
sp.B	1	1	3	0	2	1	0	0	2	3
sp.C	1	1	3	2	0	3	3	2	1	0

topologia 1

)

**Justificativa para Parcimônia:**

**Prodedimento de inferência  $\neq$  modelo de evolução**



*“Systematic analysis 'must be done under the rules of parsimony, not because nature is parsimonious, but because only parsimonious hypotheses can be defended by the investigator without resorting to authoritarianism or apriorism.”*

(Wiley, 1975 in Wheeler 2012)



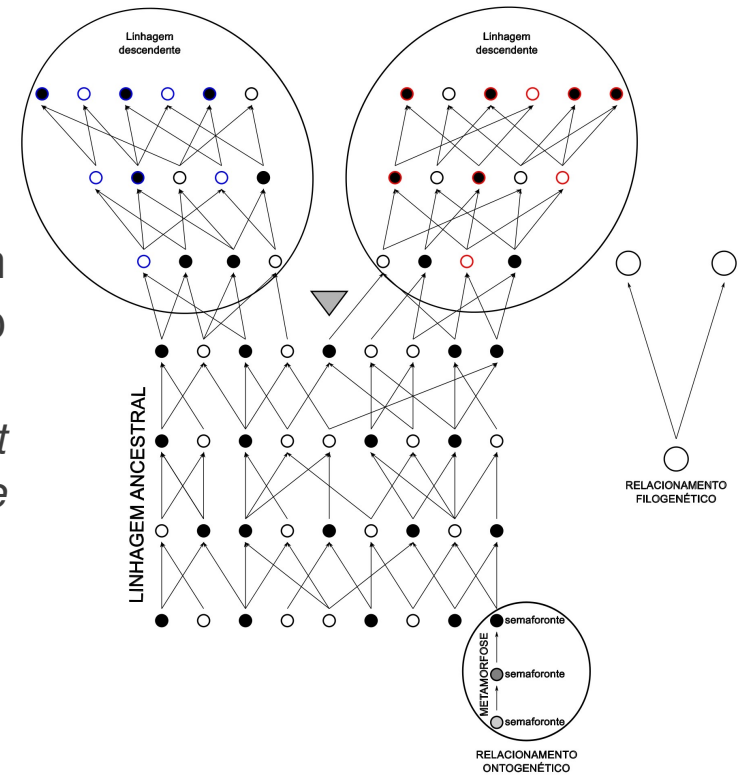
# Lógica da inferência filogenética: critério de seleção

Cladística:

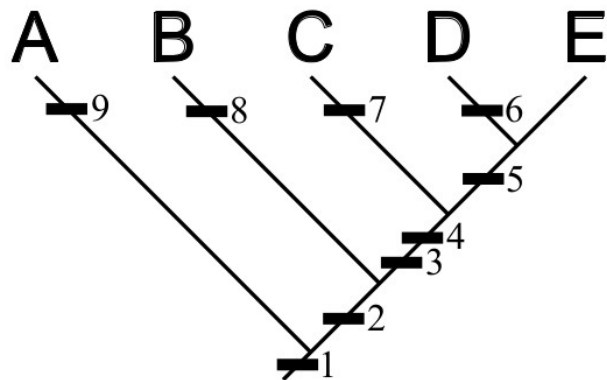
Justificativa para Parcimônia:



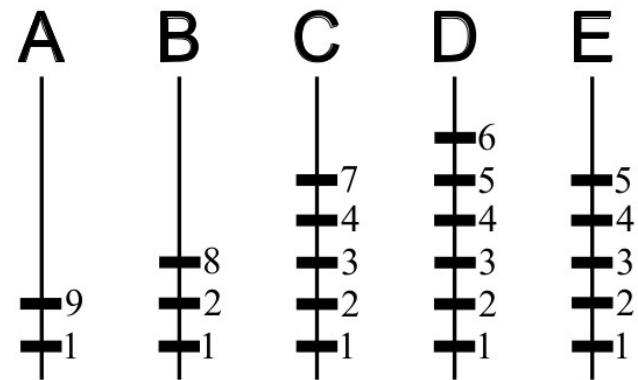
Kluge (2005): descendência com modificação como modelo simplificado de evolução biológica: *"a minimal evolutionary assumption that offspring resemble their parents more than non-parents, but not exactly."* (Wheeler, 2012)



Qual desses cenários seria favorecido pelo critério de otimização?



9 transformações



21 transformações

# ***Conceitos fundamentais desta aula:***

*Enraizamento: propriedades operacionais e biológicas*

*Termos associados a grupos:*

*Redefinição de grupos monofiléticos*

*Grupos-irmãos*

*Grupos-externos e internos*

*Termos associados aos estados de caráter:*

*apomorfias*

*plesiomorfias*

*Sinapomorfias*

*Simplesiomorfias*

*Autapomorfias*

# *Os possíveis cenários (soluções):*

Segunda diferença (fundamental): inserção de um vetor temporal

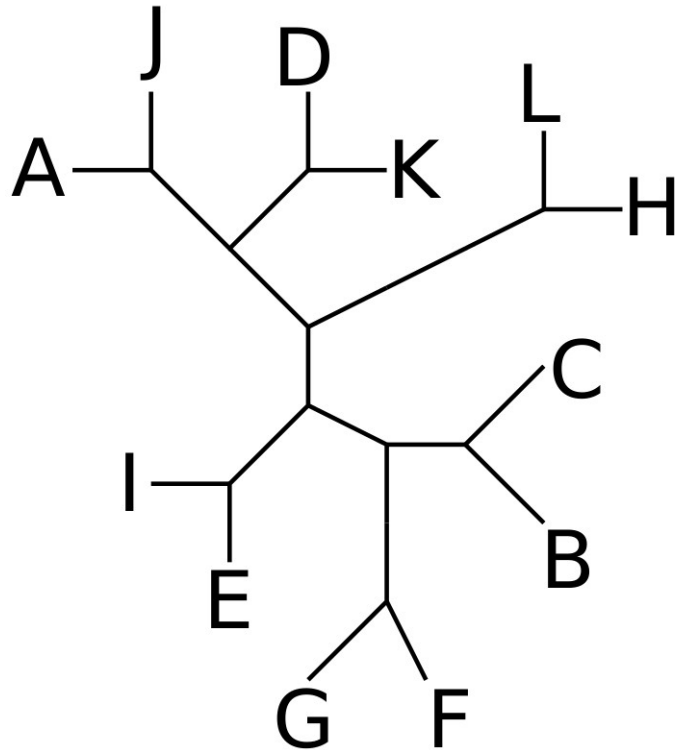


diagrama não-enraizado

(grafo binário acíclico não - direcionado)

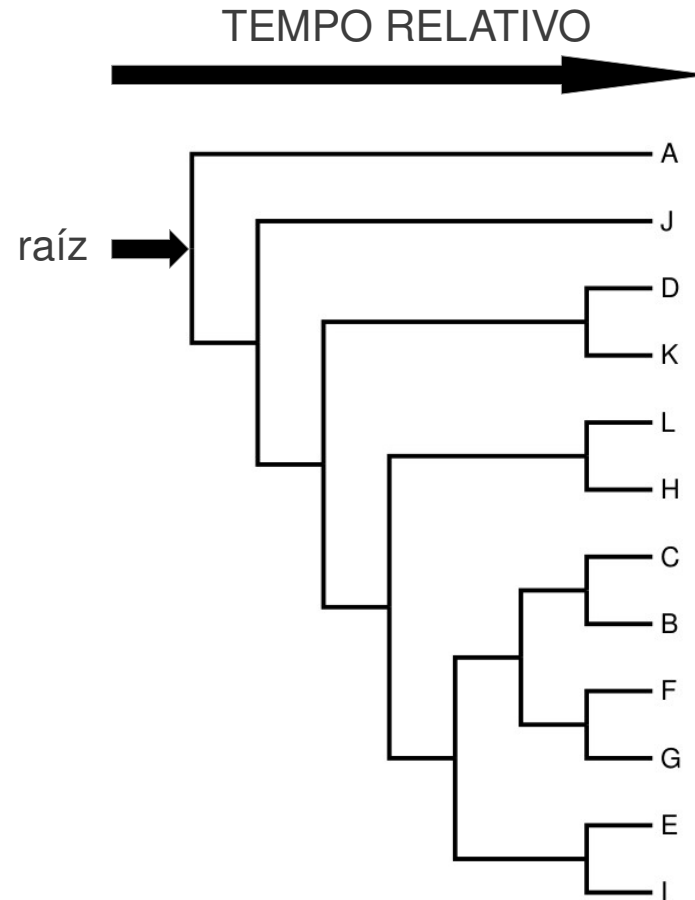
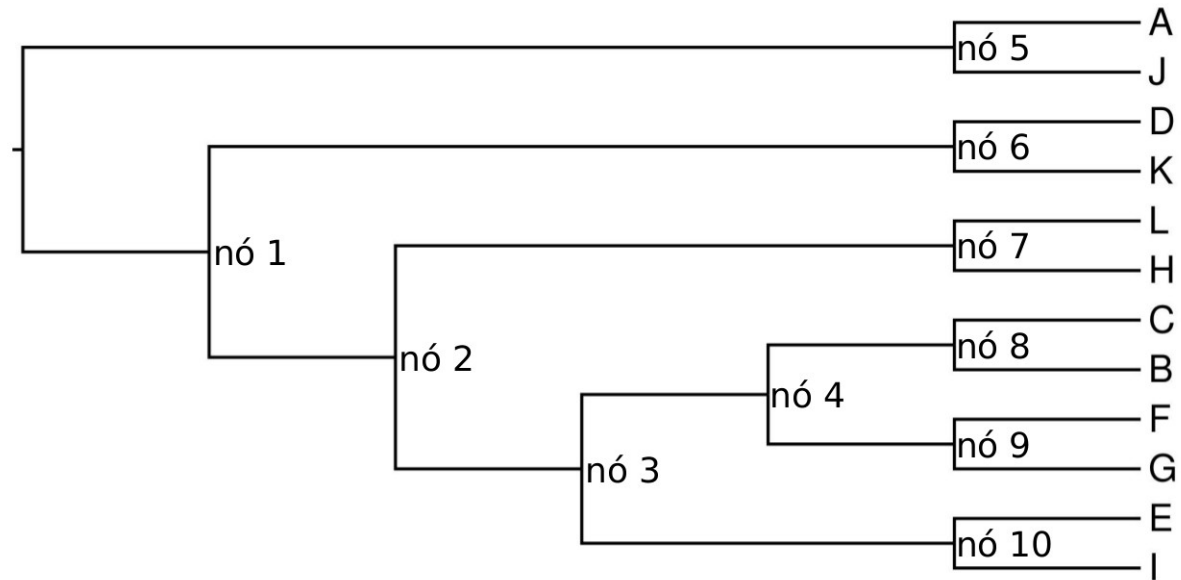
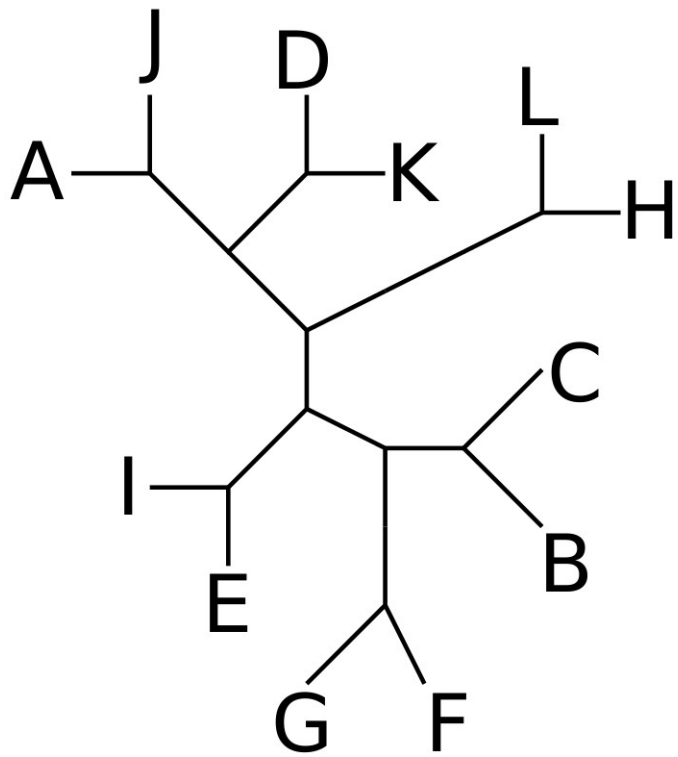


diagrama enraizado

(grafo binário acíclico direcionado)

*Diagramas não-enraizados são destituídos de sentido biológico!*

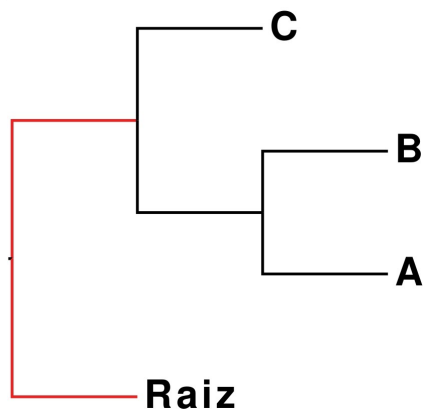
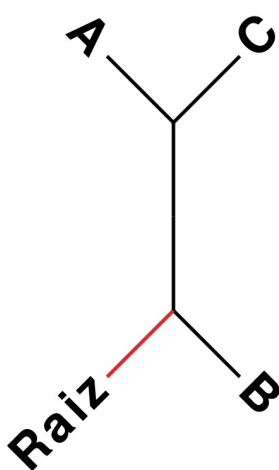
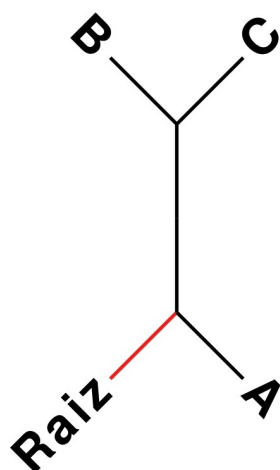
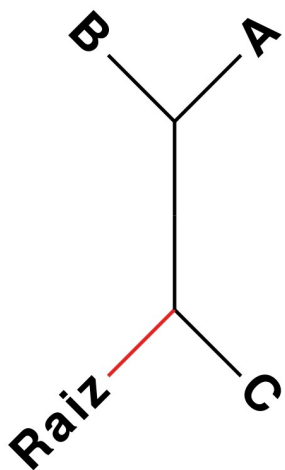
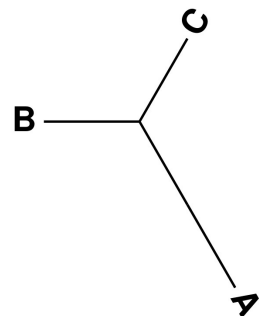
# *Enraizamento de diagramas:*



A Biologia é uma disciplina histórica, portanto, diagramas não-enraizados devem assumir simplesmente um caráter operacional em inferência filogenética.

# Enraizamento de diagramas:

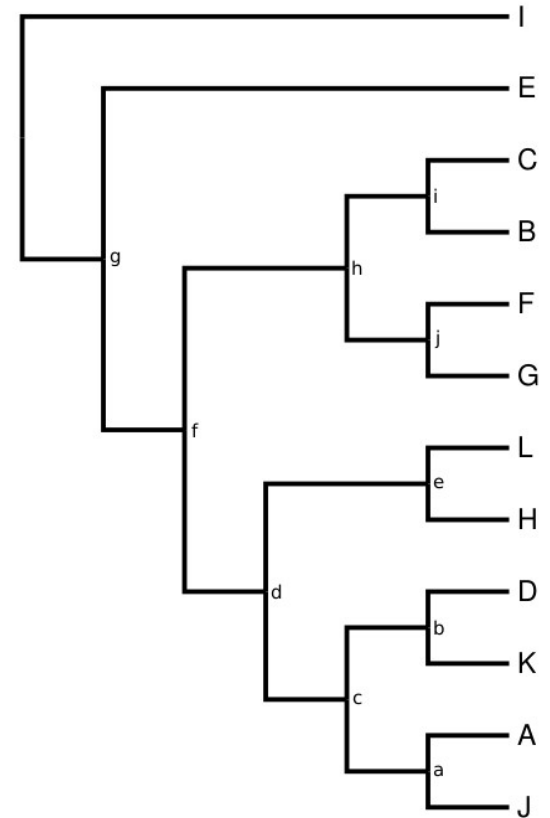
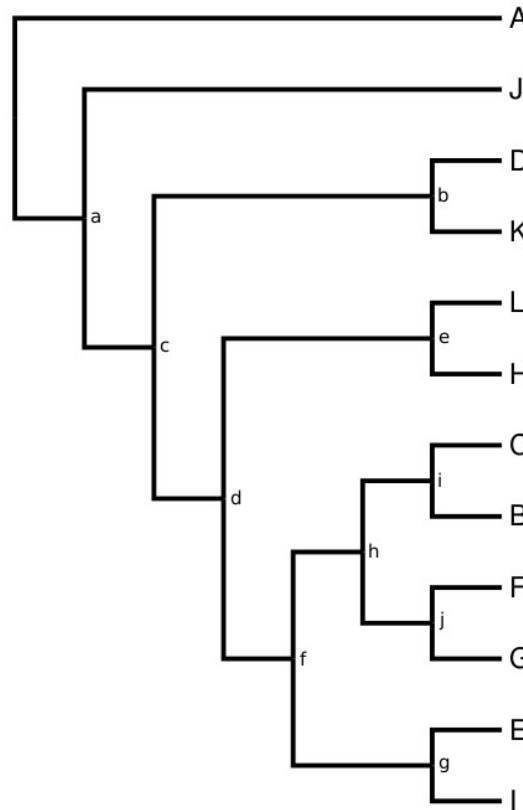
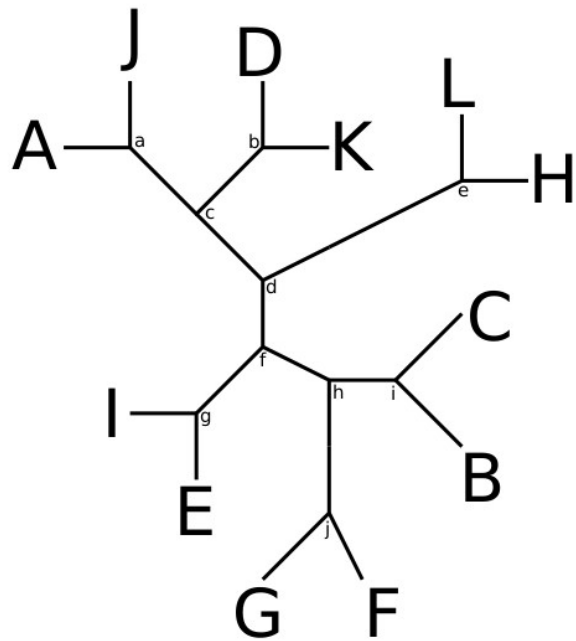
Propriedade 1: número de diagramas enraizados é uma ordem de grandeza em comparação aos não-enraizados.



No. de terminais	No. de topologias não enraizadas	No. de topologias enraizadas
3	1	3
4	3	15
5	15	105
6	105	945
7	945	10.395
8	10.395	135.135
9	135.135	2.027.025

# *Enraizamento de diagramas:*

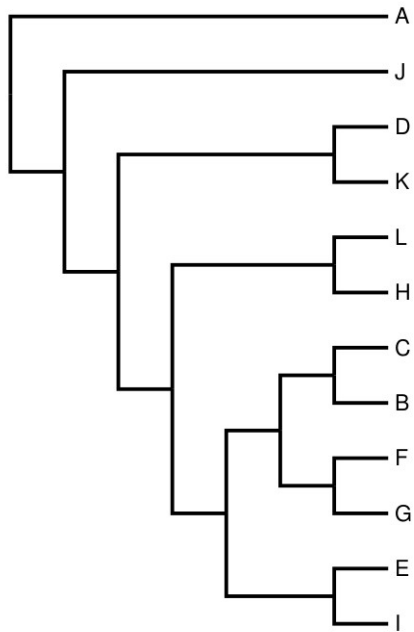
Propriedade 2: a ordem relativa de eventos de cladogênese **muda** com o enraizamento.



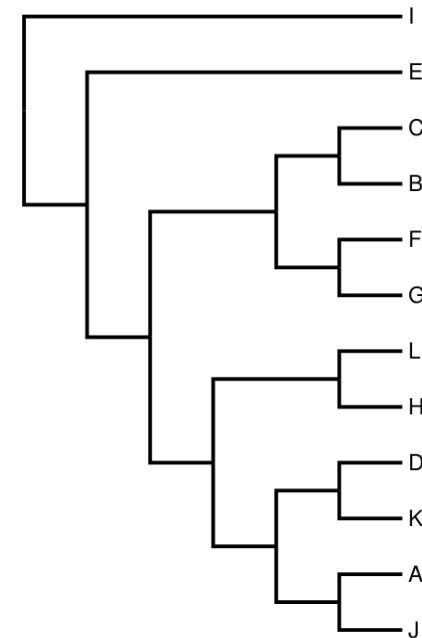
Note que a relação de adjacência destes eventos permanece a mesma.

# Enraizamento de diagramas:

Propriedade 3: a noção de grupos monofiléticos<sup>1</sup> e grupos-irmãos **muda** com o enraizamento.



{I} é monofilético  
{I,E} é monofilético  
{F,G} é monofilético  
{C,B} é monofilético  
{C,B,F,G} é monofilético  
{C,B,F,G,E,I} é monofilético

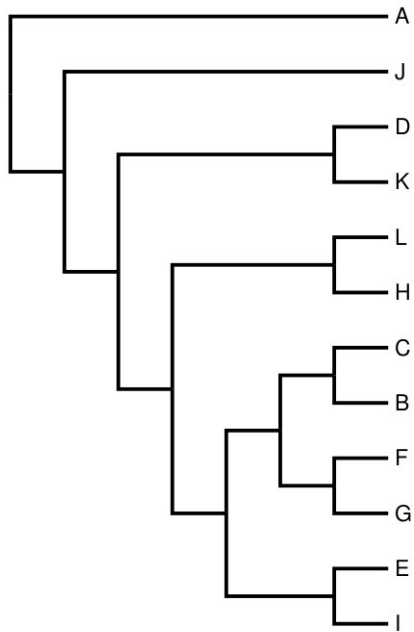


{I} é monofilético  
{I,E} **não** é monofilético  
{F,G} é monofilético  
{C,B} é monofilético  
{C,B,F,G} é monofilético  
{C,B,F,G,E,I} **não** é monofilético

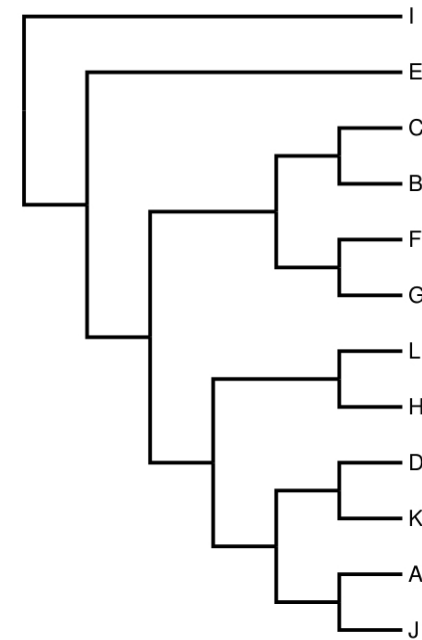
<sup>1</sup>. Formado por terminais que descendem de uma ancestral comum exclusivo.

# Enraizamento de diagramas:

Propriedade 3: a noção de grupos monofiléticos e grupos-irmãos<sup>1</sup> **muda** com o enraizamento.



{C,B} e {F,G} são grupos-irmãos  
{C} e {B} são grupos-irmãos  
{C,B,F,G} e {E,I} são grupos-irmãos  
{C,B,F,G,E,I} e {L,H} são grupos-irmãos



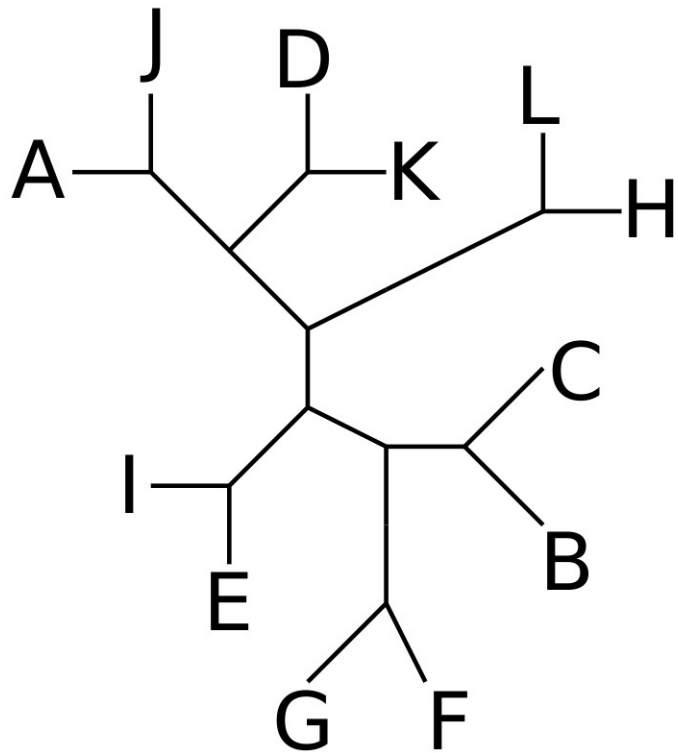
{C,B} e {F,G} são grupos-irmãos  
{C} e {B} são grupos-irmãos  
{C,B,F,G} e {E,I} **não** são grupos-irmãos  
{C,B,F,G,E,I} e {L,H} **não** são grupos-irmãos

<sup>1</sup>. **Dois** grupos que compartilham o mesmo ancestral comum exclusivo.



## *Enraizamento de diagramas:*

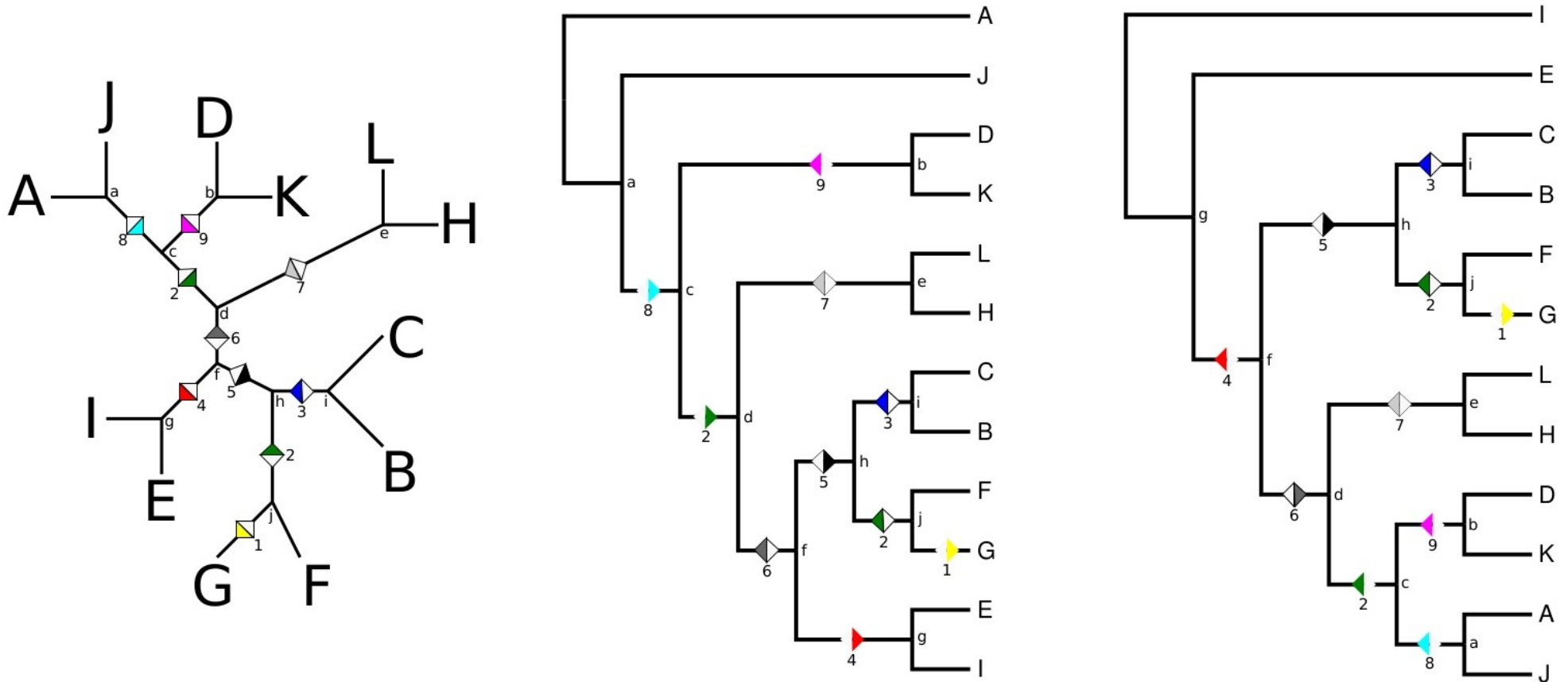
Propriedade 3: a noção de grupos monofiléticos e grupos-irmãos **muda** com o enraizamento.



**ATENÇÃO:** *Diagramas não-enraizados NÃO permitem definir grupos monofiléticos e grupos irmãos. Estes diagramas permitem apenas acessar noções de adjacência entre terminais.*

# Enraizamento de diagramas:

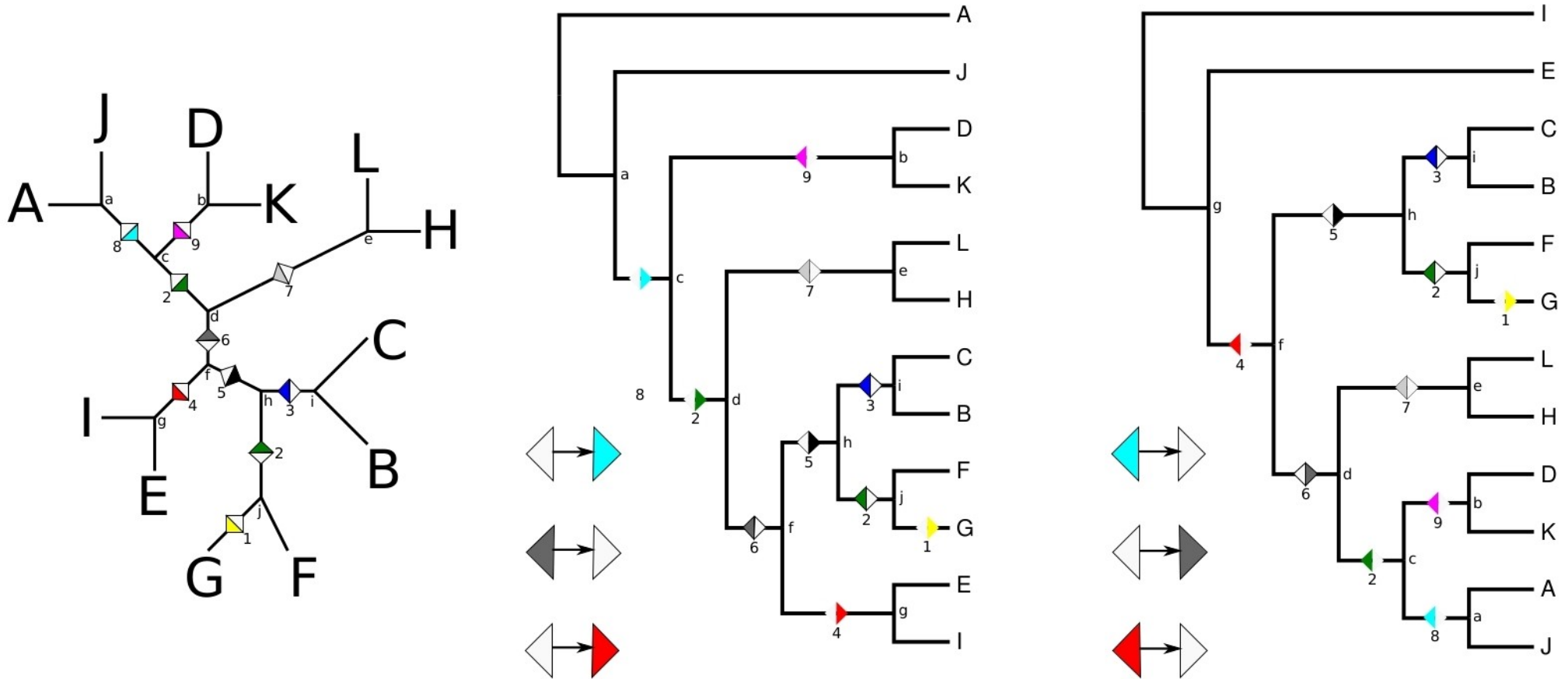
Propriedade 4: A posição relativa e o número de transformações não muda com o enraizamento.



Note que isso explica porque podemos escolher o diagrama com menor número de passos sem que a raiz seja determinada a priori.

# Enraizamento de diagramas:

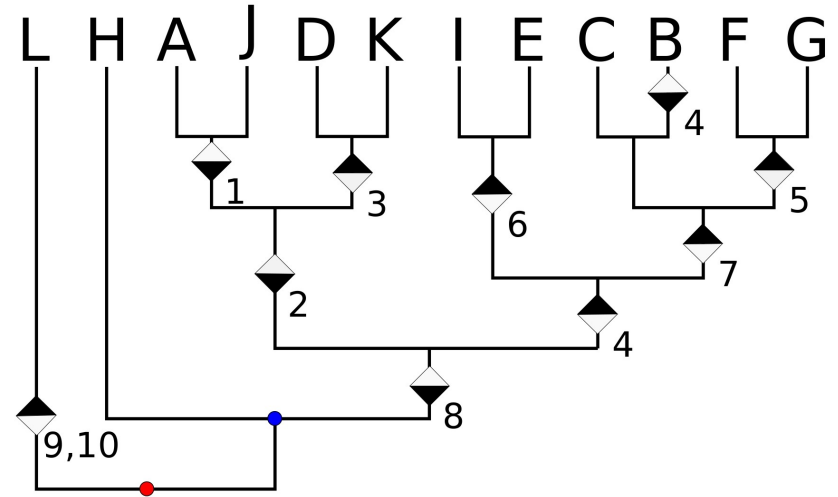
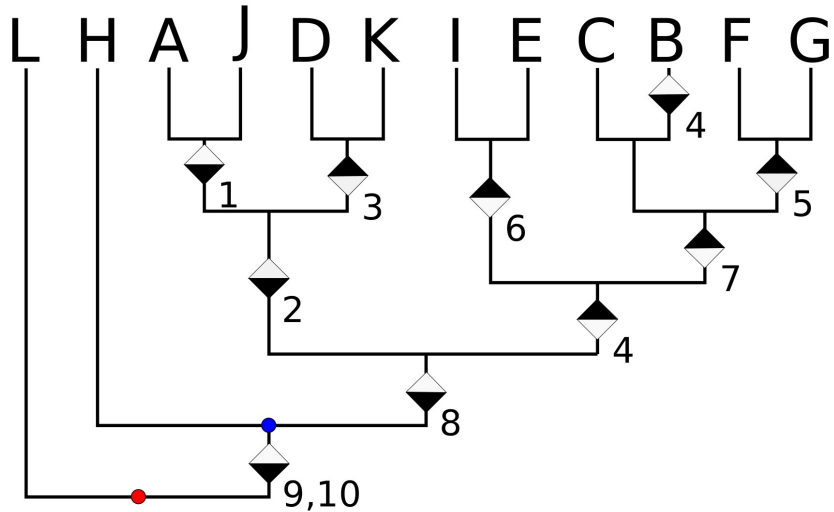
Propriedade 5: Note que a direção da transformação muda dependendo do enraizamento.



Note os caracteres que sofreram mudanças de **polarização**.

# Enraizamento de diagramas:

Propriedade 5: Ambiguidade na região da raiz.



POLARIZAÇÃO:

- 1: 1  $\Rightarrow$  0
- 2: 1  $\Rightarrow$  0
- 3: 0  $\Rightarrow$  1
- 4: 0  $\Rightarrow$  1  $\Rightarrow$  0
- 5: 0  $\Rightarrow$  1
- 6: 1  $\Rightarrow$  0
- 7: 0  $\Rightarrow$  1
- 8: 1  $\Rightarrow$  0
- 9: 1  $\rightarrow$  0
- 10: 1  $\rightarrow$  0

POLARIZAÇÃO:

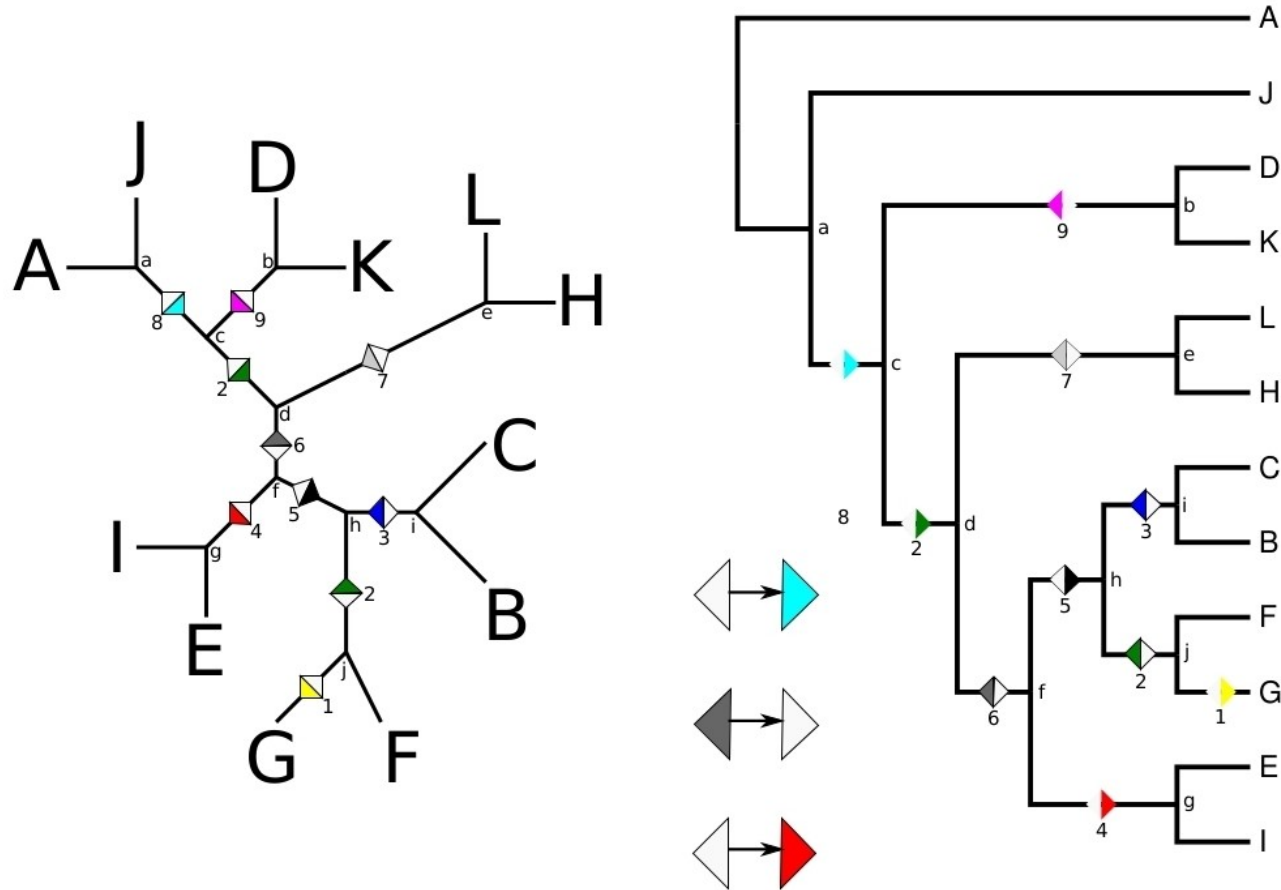
- 1: 1  $\Rightarrow$  0
- 2: 1  $\Rightarrow$  0
- 3: 0  $\Rightarrow$  1
- 4: 0  $\Rightarrow$  1  $\Rightarrow$  0
- 5: 0  $\Rightarrow$  1
- 6: 1  $\Rightarrow$  0
- 7: 0  $\Rightarrow$  1
- 8: 1  $\Rightarrow$  0
- 9: 0  $\rightarrow$  1
- 10: 0  $\rightarrow$  1

$\rightarrow$  = ambiguidade

$\Rightarrow$  = sem ambiguidade

# *Enraizamento e termos para estados de caráter:*

Em diagramas enraizados, todas as transformações envolvem a mudança de um estado **plesiomórfico** para um estado **apomórfico**.

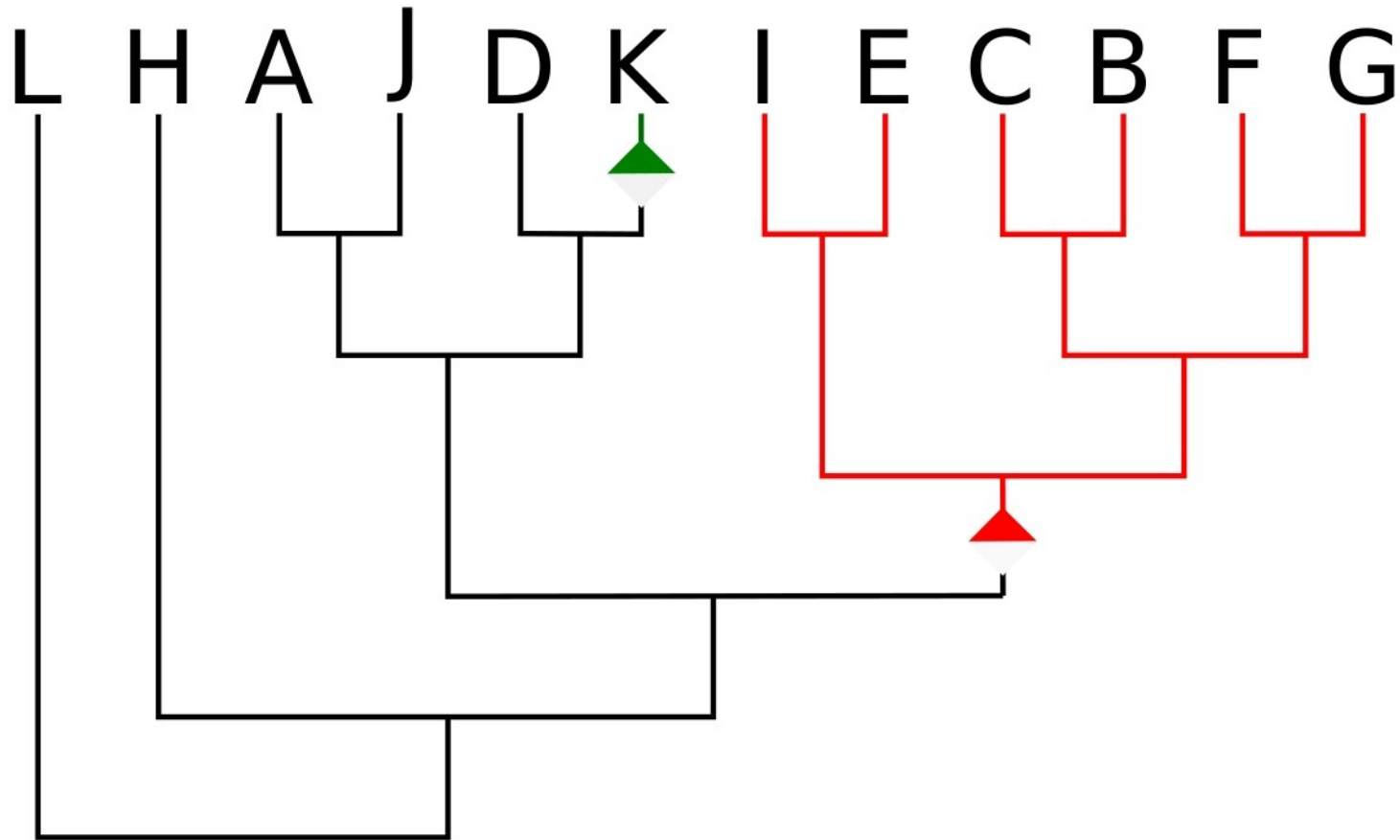


PLESIOMÓRFICO  APOMÓRFICO

# *Enraizamento e termos para estados de caráter:*

Apomorfias: compartilhadas e não compartilhadas.

PLESIOMÓRFICO  APOMÓRFICO



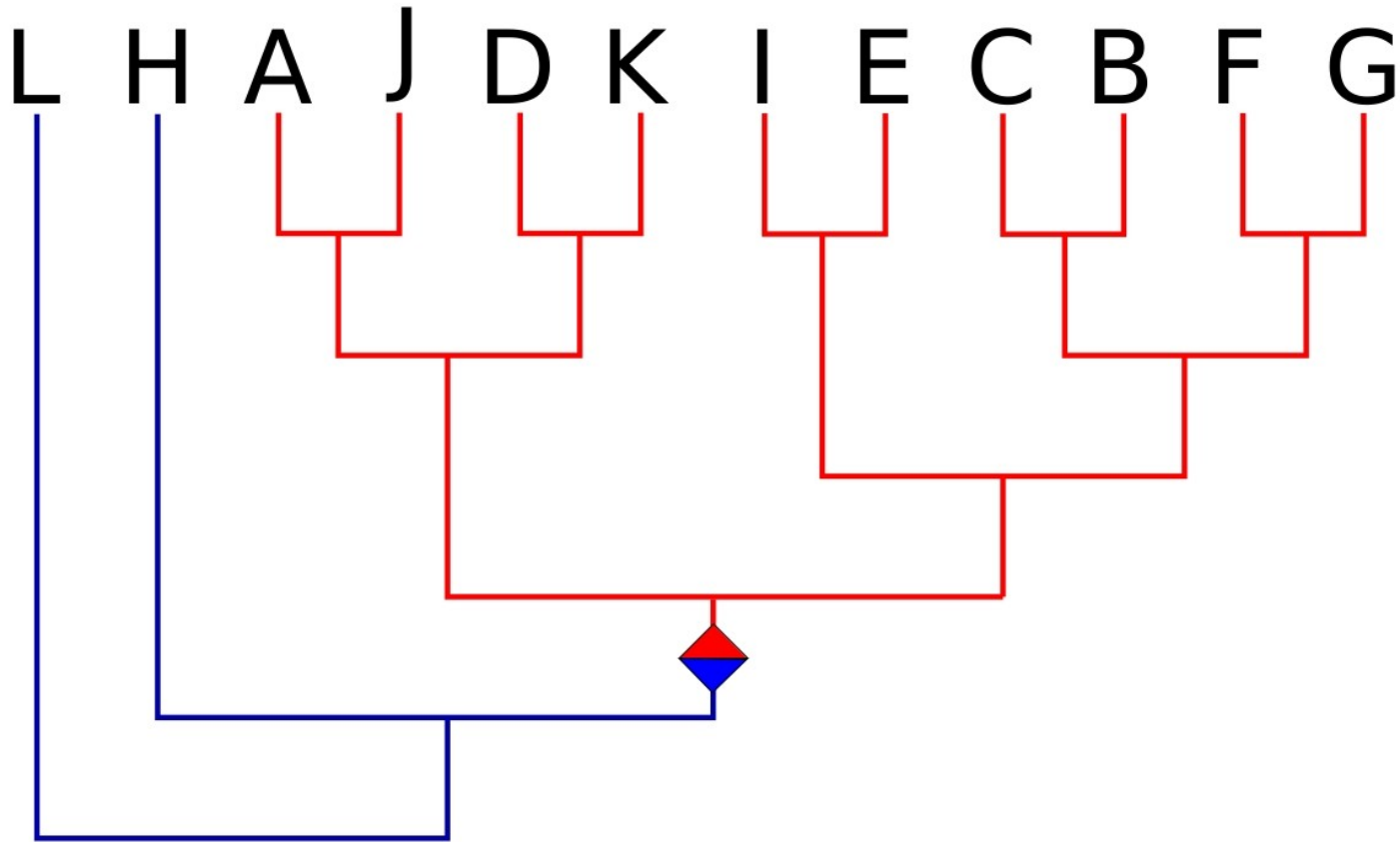
**SINAPOMORFIAS:** Apomorfias compartilhadas.

**AUTAPOMORFIAS:** Apomorfias não compartilhadas.

# *Enraizamento e termos para estados de caráter:*

Plesiomorfias compartilhadas.

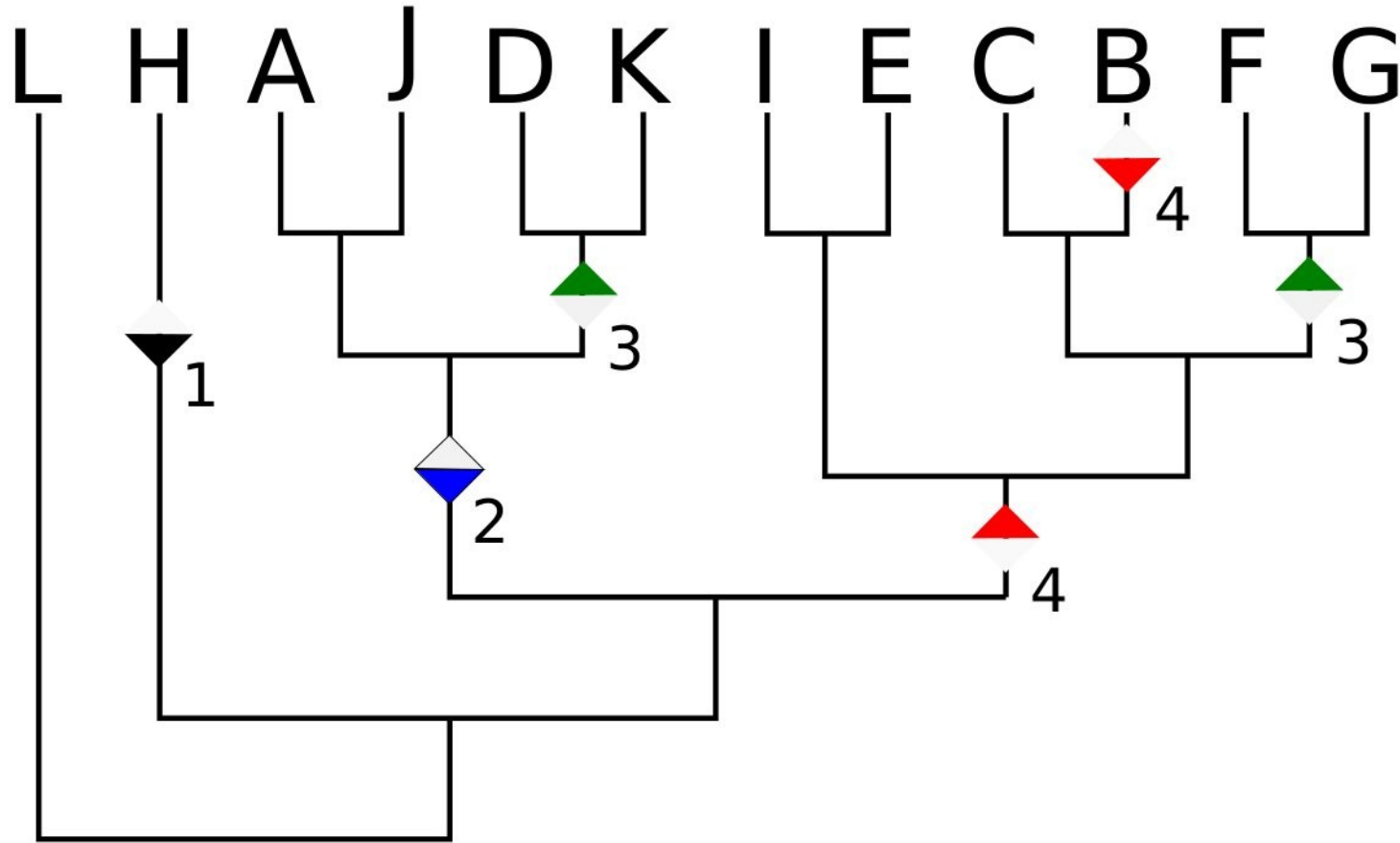
PLESIOMÓRFICO  APOMÓRFICO



**SIMPLESIOMORFIAS:** Plesiomorfias compartilhadas pelos membros do grupo {L H}.

# *Enraizamento e termos para estados de carácter:*

Quais seriam os termos aplicáveis aos caracteres abaixo?



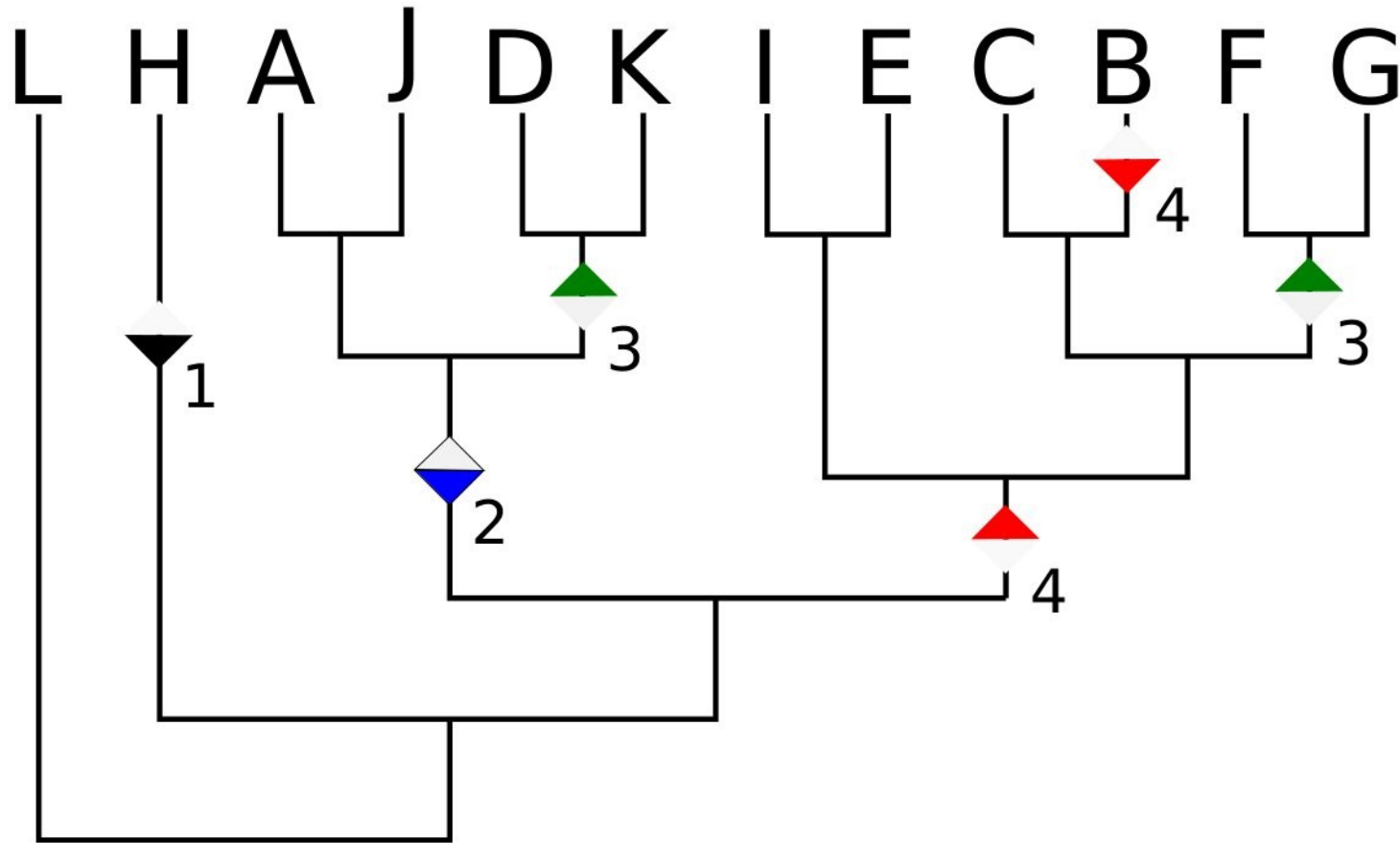
## **Exemplo:**

Carácter 3: homoplástico, sinapomorfia para D e K e para F e G.



# *Enraizamento e termos para estados de caráter:*

*Qual a relação entre homologia, sinapomorfias, simplesiomorfias e homoplasia?*

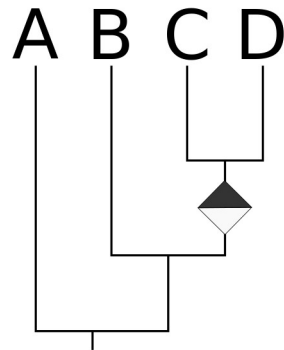


# *Enraizamento e termos para estados de caráter:*

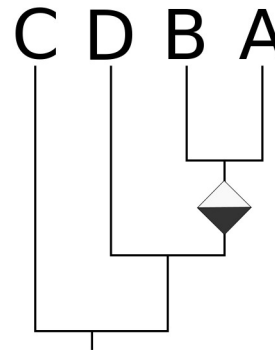
*Qual a relação entre homologia, sinapomorfias, simplesiomorfias e homoplasia?*

Considere:

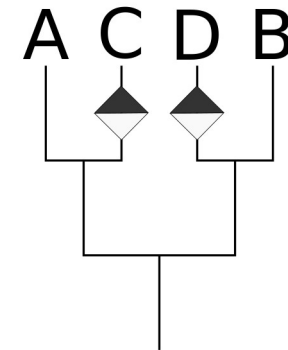
	$c_1$
A	0
B	0
C	1
D	1



Hipótese 1



Hipótese 2



Hipótese 3

**Grant & Kluge (2004):**

**Homologia** refere-se à relação entre partes que resultaram do mesmo evento de transformação.

**Sinapomorfia** refere-se ao compartilhamento de estados de caráter derivados (apomorfias), independentemente deste compartilhamento ser o resultado de uma mesmo evento de transformação (homologia) ou eventos distintos (homoplasia)

**Tautologia:**

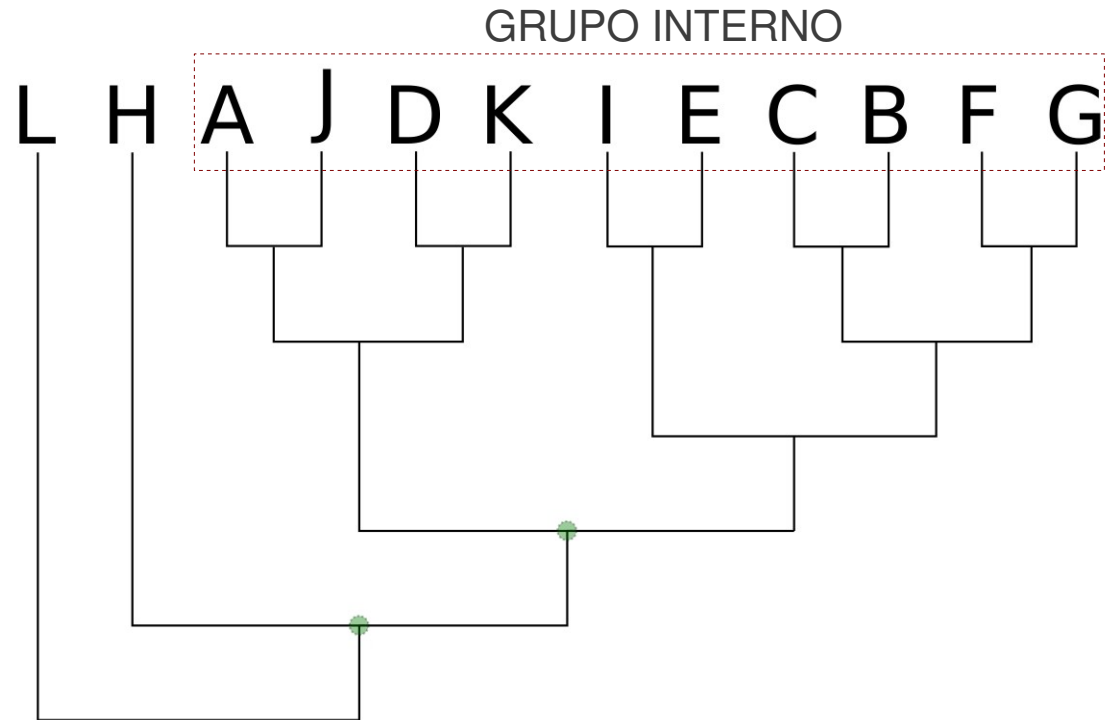
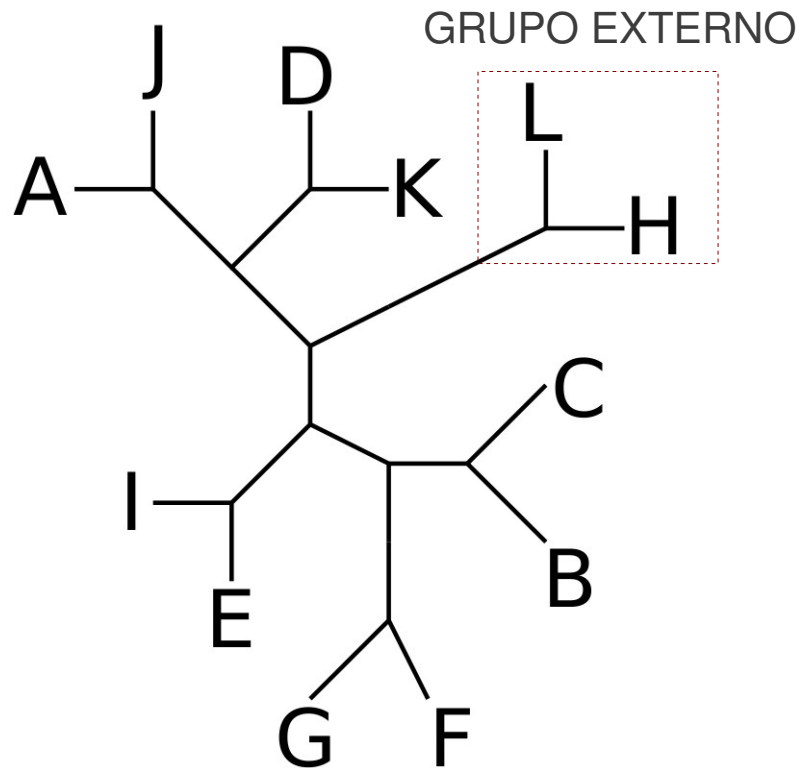
“homologia” = “sinapomorfia”

“sinapomorfia” = “caracteres apomórficos compartilhados”

“estados de caráter compartilhados devido à homologia” = “homologia devido à homologia”

# Método de enraizamento:

Grupos: externos e interno

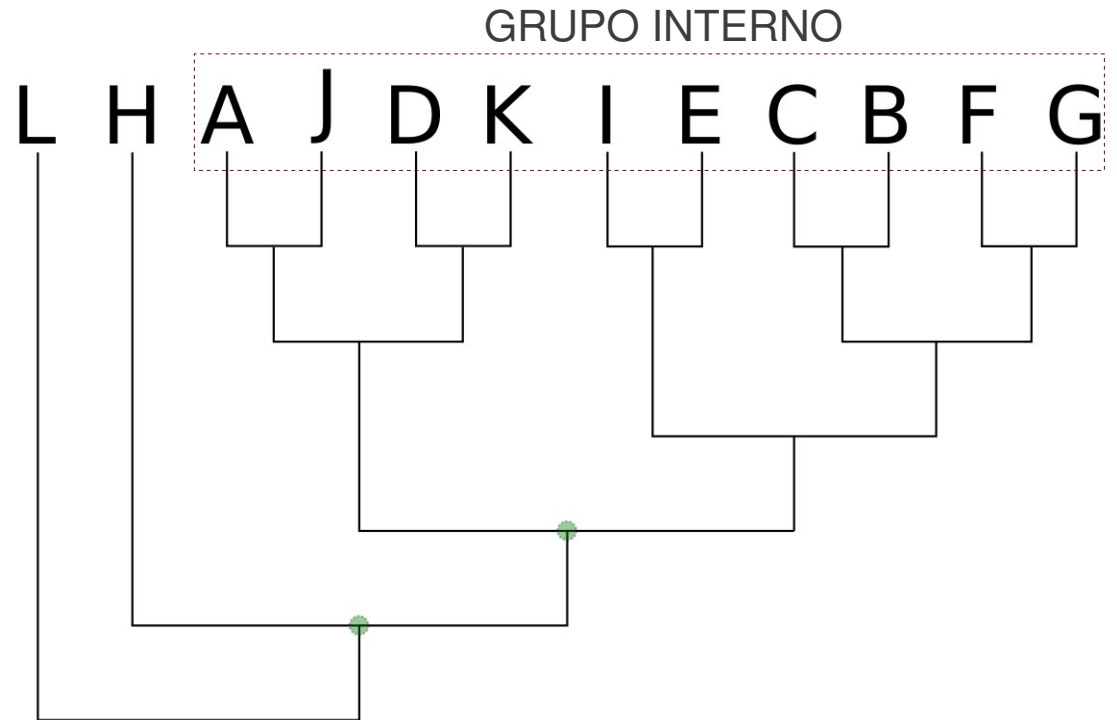
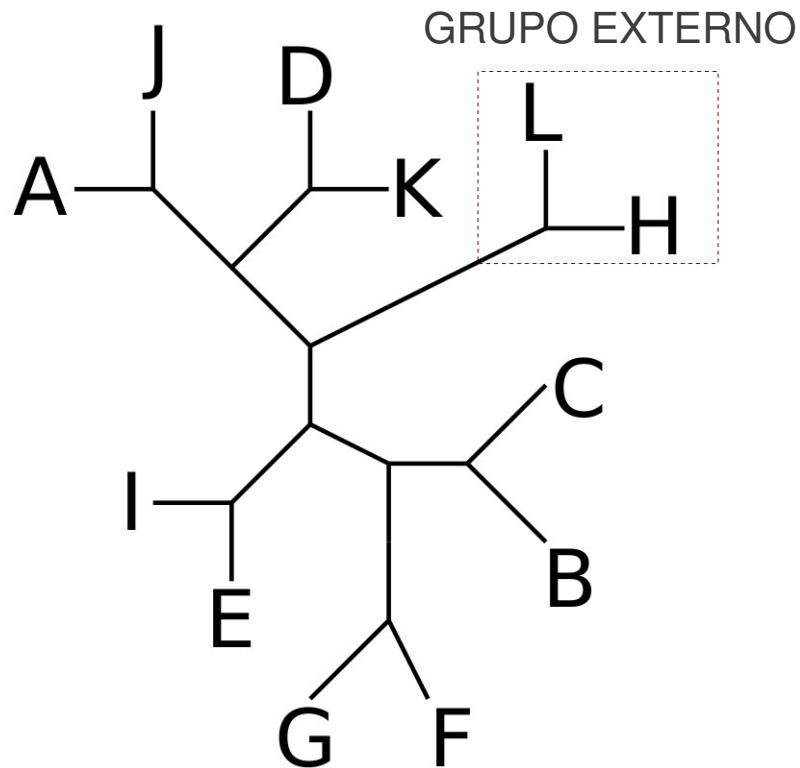


Mito 1: O grupo externo não precisa ser o grupo-irmão do grupo interno.

Mito 2: O(s) grupo(s) externo(s) não precisa(m) ser monofilético em relação ao grupo interno

# Método de enraizamento:

Grupos: externos e interno

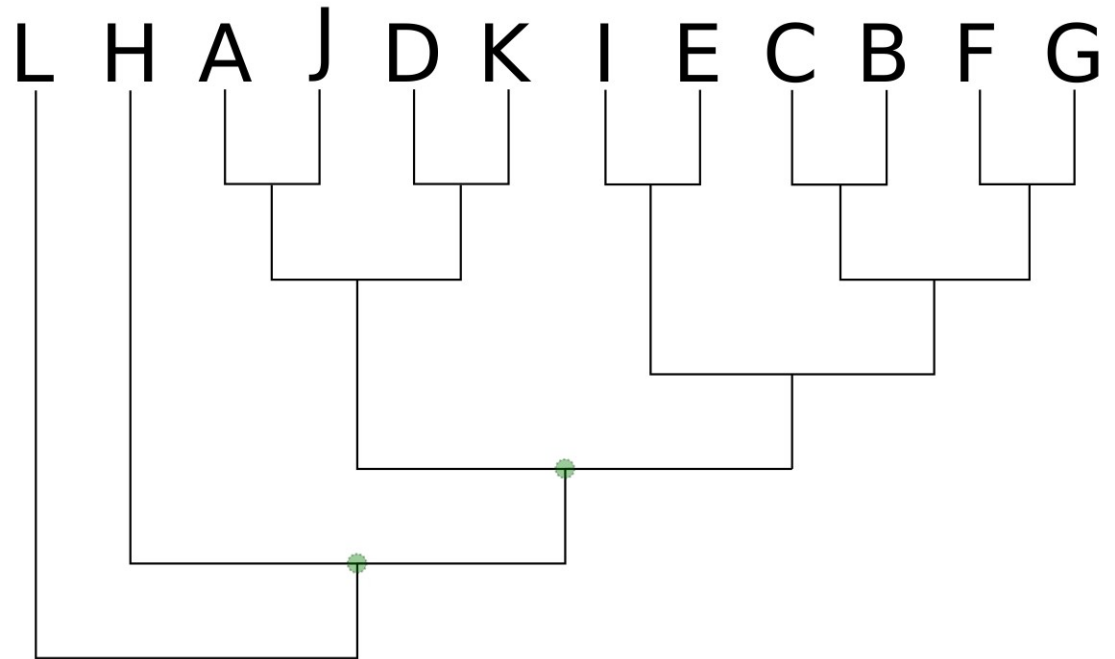
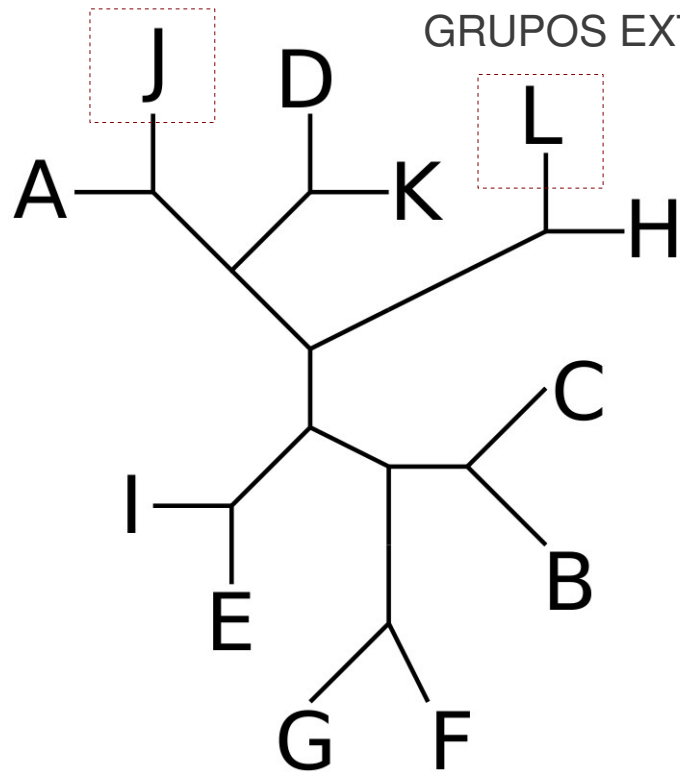


Mito 1: O grupo externo não precisa ser o grupo-irmão do grupo interno.

Mito 2: O(s) grupo(s) externo(s) não precisa(m) ser monofilético em relação ao grupo interno

# Método de enraizamento:

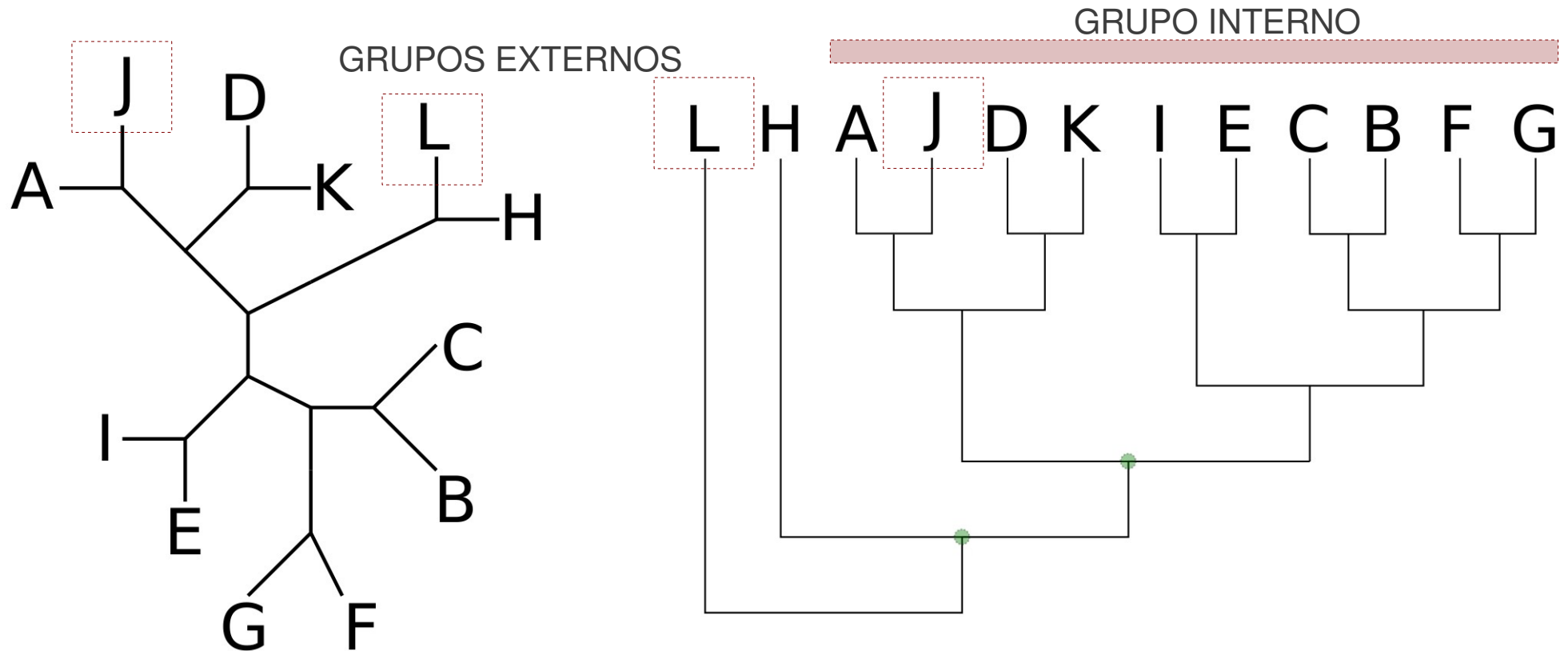
Grupos: externos e interno



*O que aconteceria se escolhêssemos estes terminais como grupos externos?*

# Método de enraizamento:

Grupos: externos e interno



*O que aconteceria se escolhêssemos estes terminais como grupos externos?*

- Violaríamos a premissa de que o grupo interno é monofilético.

# ***Conceitos fundamentais desta aula:***

*Cladogramas s/c comprimentos de ramo*

*Descrição de hipóteses filogenéticas*

*Suporte e ambiguidade*

*Consenso*

*Estrito*

*Semi-estricto*

*Regra de Maioria*

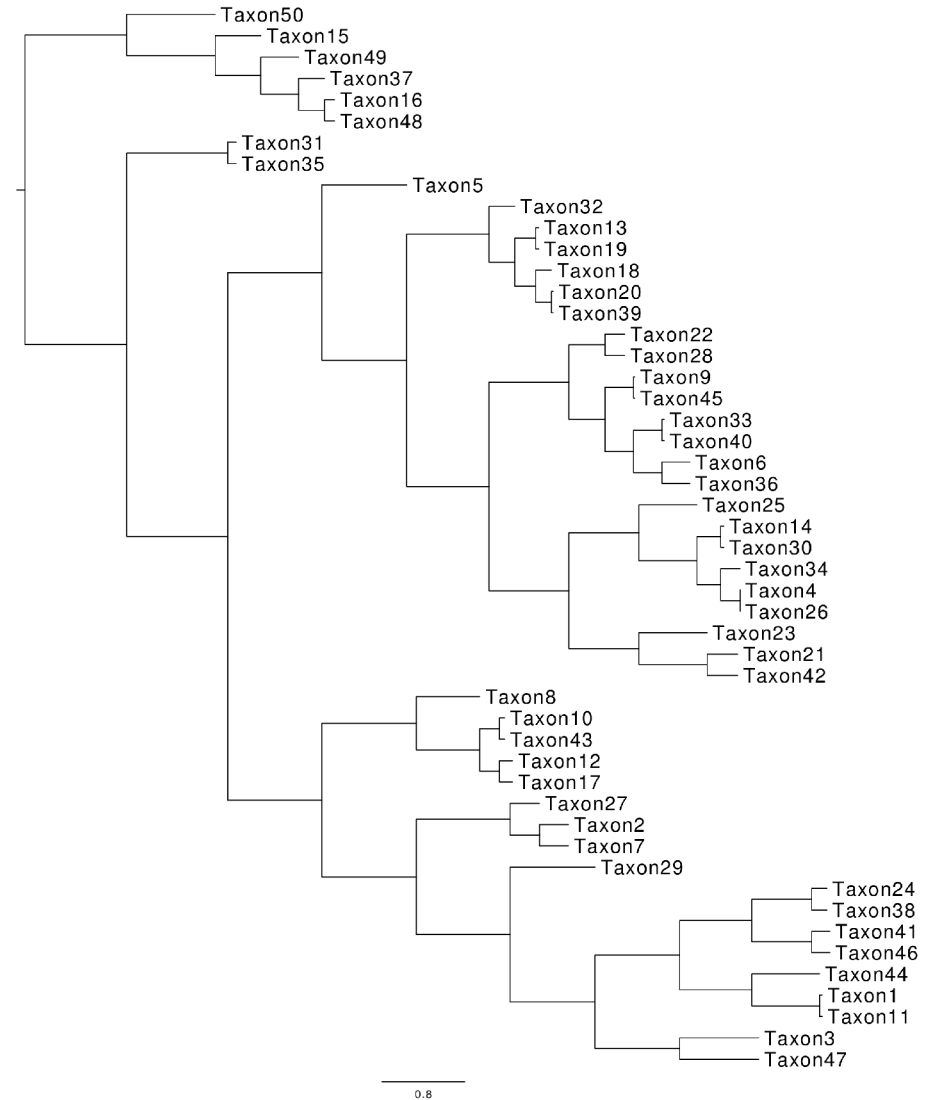
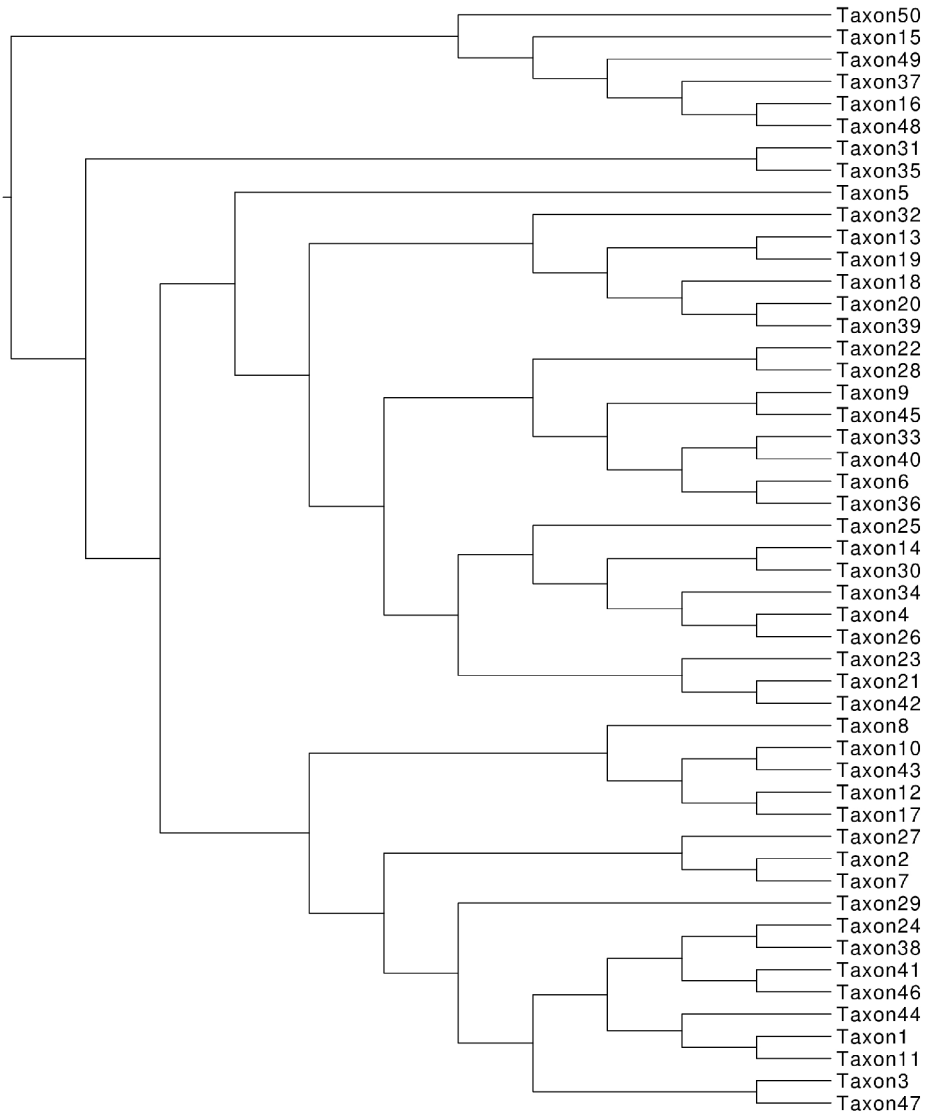
*Probabilismo*

*Verossimilhança e Probabilidades*

*Escolha de critérios de otimização*

# *Leitura de cladograma:*

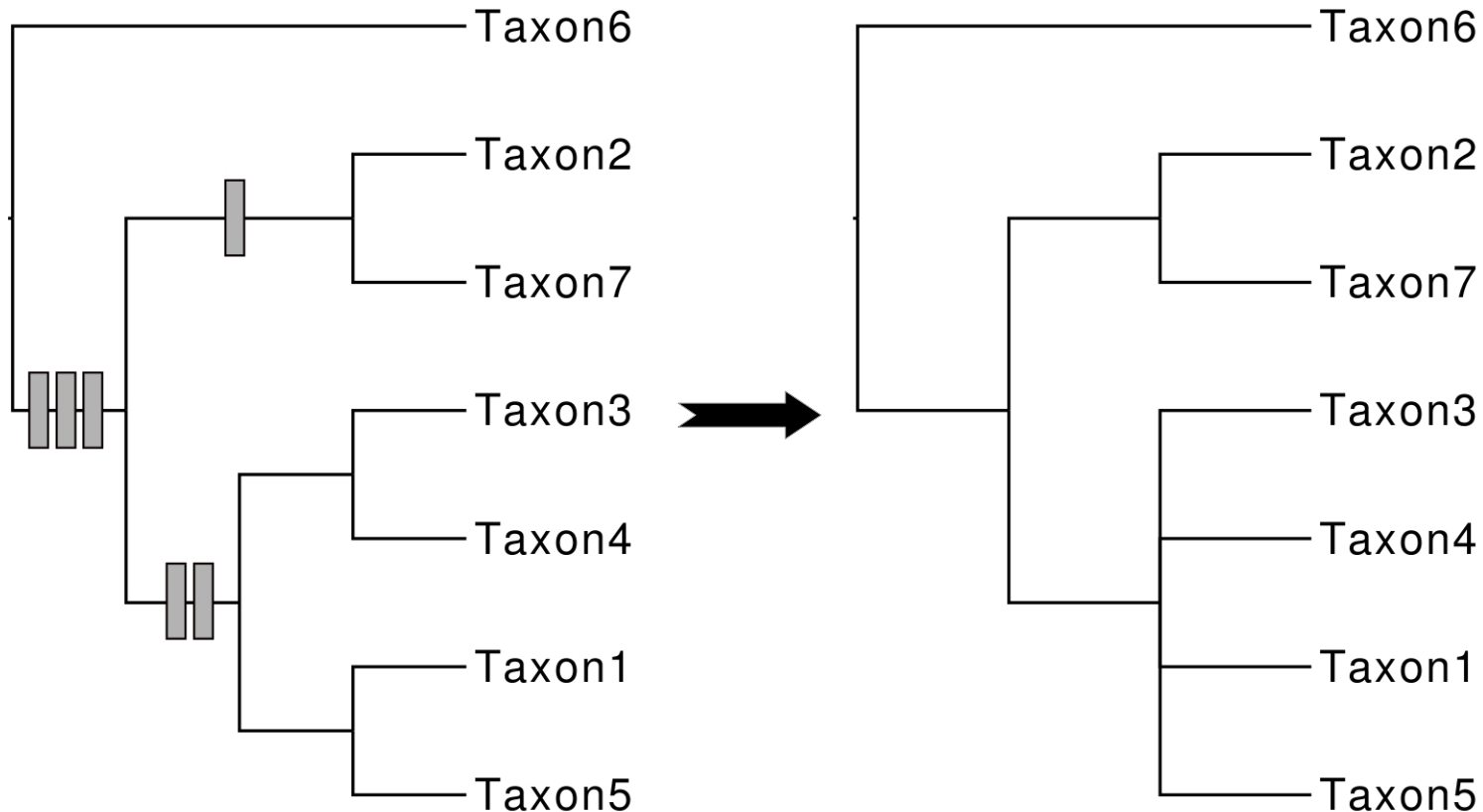
Há alguma diferença quanto ao conteúdo informativo entre estes dois diagramas?





# *Leitura de cladograma:*

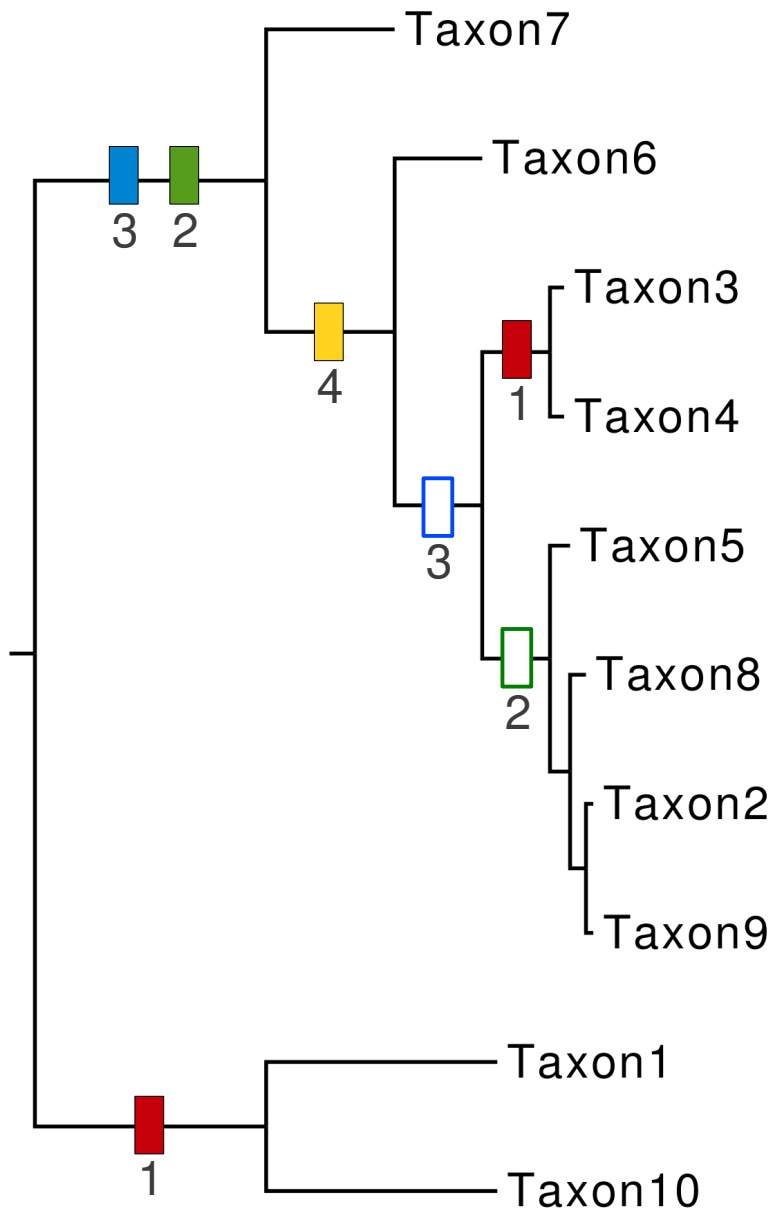
## Suporte e resolução



1. Não existe suporte (evidência) para os grupos: (Taxon2, Taxon4) e (Taxon1, Taxon5).
2. Não há resolução para o nó compartilhado pelos terminais: Taxon2, Taxon4, Taxon1 e Taxon5.
3. A resolução de um nó depende da existência de pelo menos uma transformação.

# *Leitura de cladograma:*

Suporte e resolução

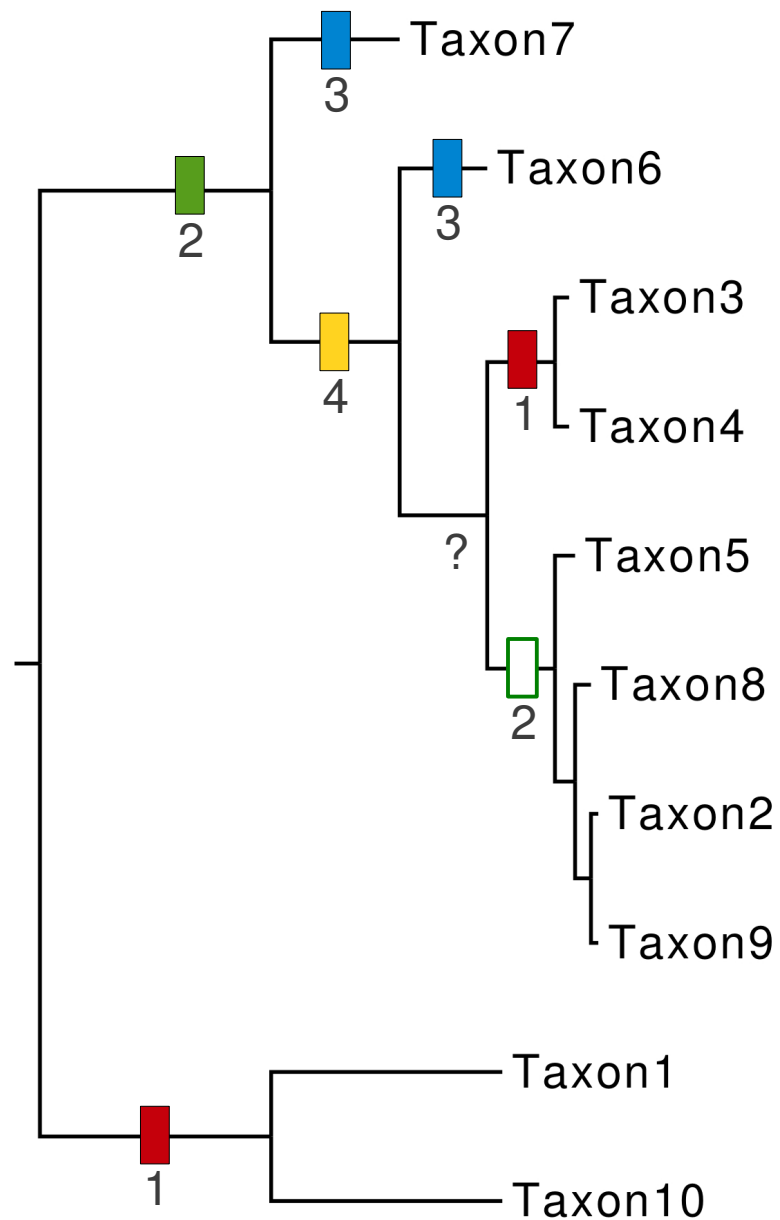
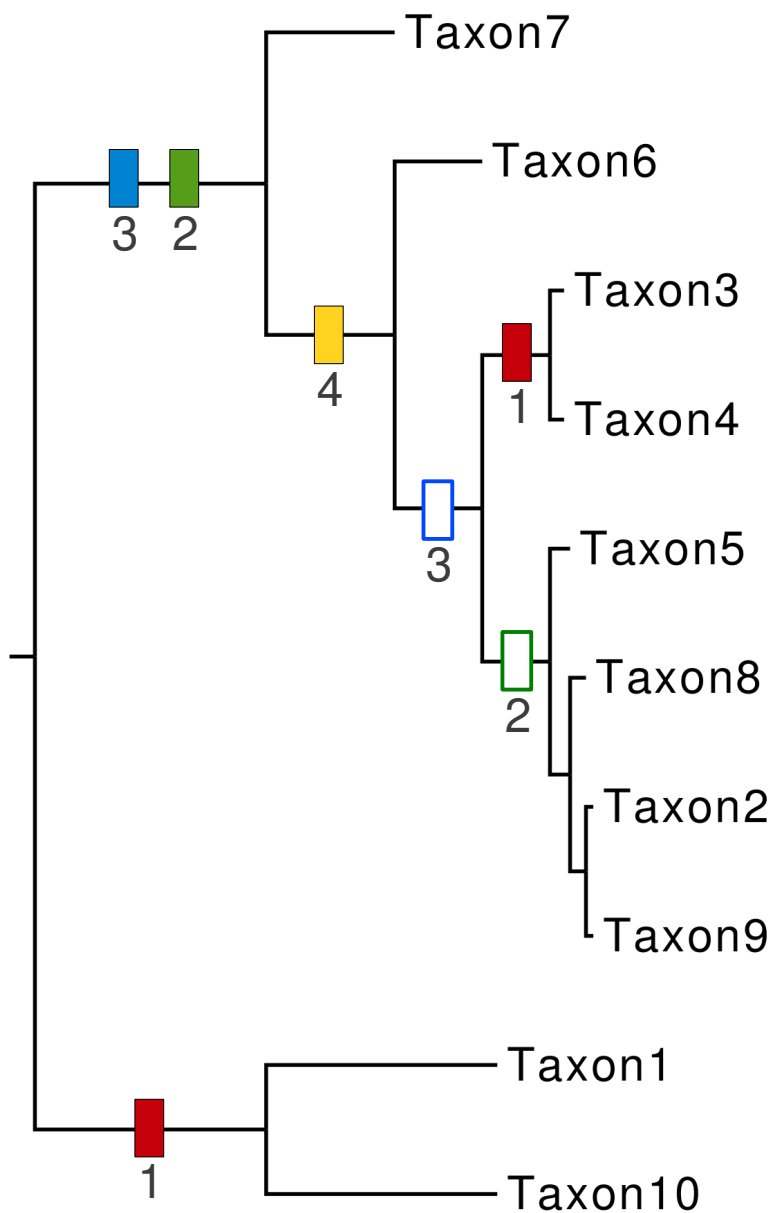


**Considere os nós que estão sendo sustentados por transformações e responda:**

Existe algum nó com suporte ambíguo neste cladograma?

# *Leitura de cladograma:*

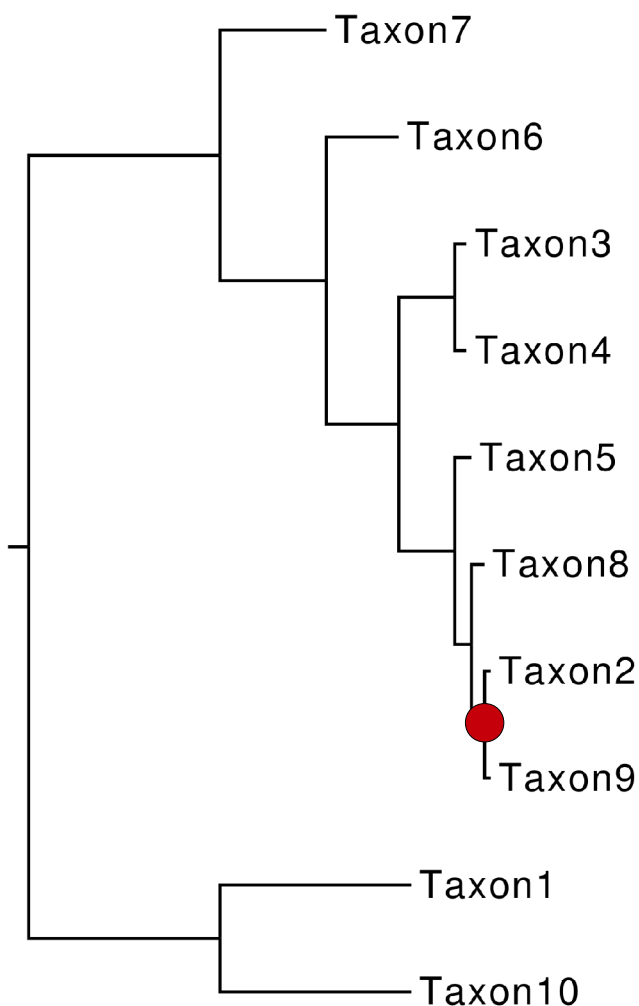
## Suporte e resolução



# Leitura de cladograma:

Descrição das relações de parentesco

Notação parentética



(T10,T1,T7,T6,T3,T4,T5,T8,T2,T9)  
((T10,T1),T7,T6,T3,T4,T5,T8,T2,T9)  
((T10,T1),(T7,T6,T3,T4,T5,T8,T2,T9))  
((T10,T1),(T7,(T6,T3,T4,T5,T8,T2,T9)))  
((T10,T1),(T7,(T6,(T3,T4,T5,T8,T2,T9))))  
((T10,T1),(T7,(T6,((T3,T4),T5,T8,T2,T9))))  
((T10,T1),(T7,(T6,((T3,T4),(T5,T8,T2,T9))))))  
((T10,T1),(T7,(T6,((T3,T4),(T5,(T8,T2,T9)))))))  
((T10,T1),(T7,(T6,((T3,T4),(T5,(T8,(T2,T9))))))))

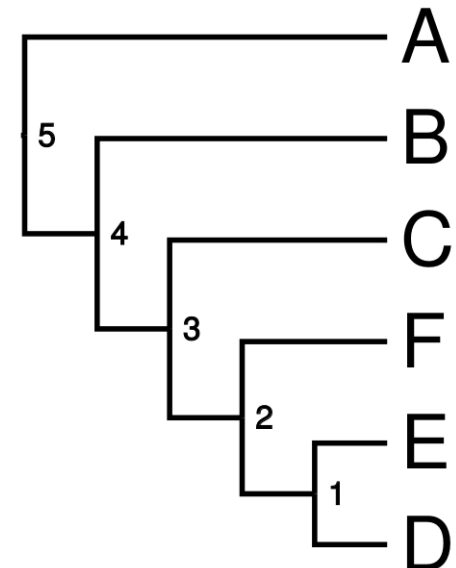
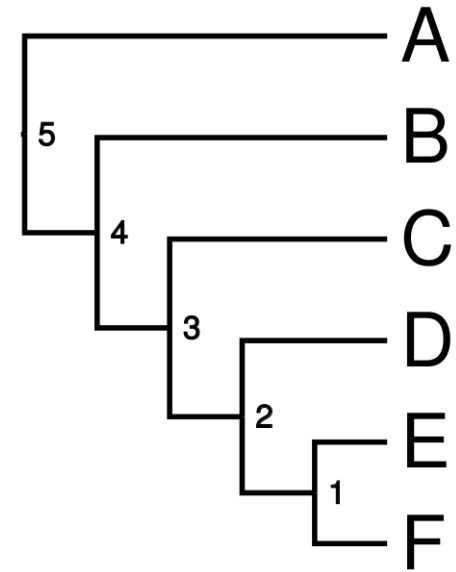
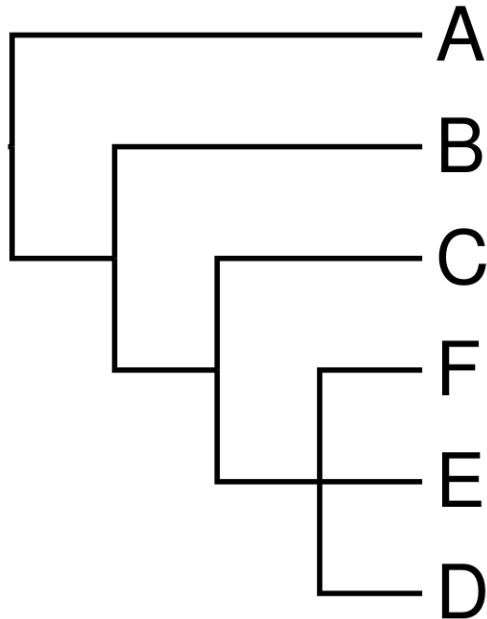
# Consenso

Considere os seguintes cladogramas fundamentais:

Componentes  
comuns:

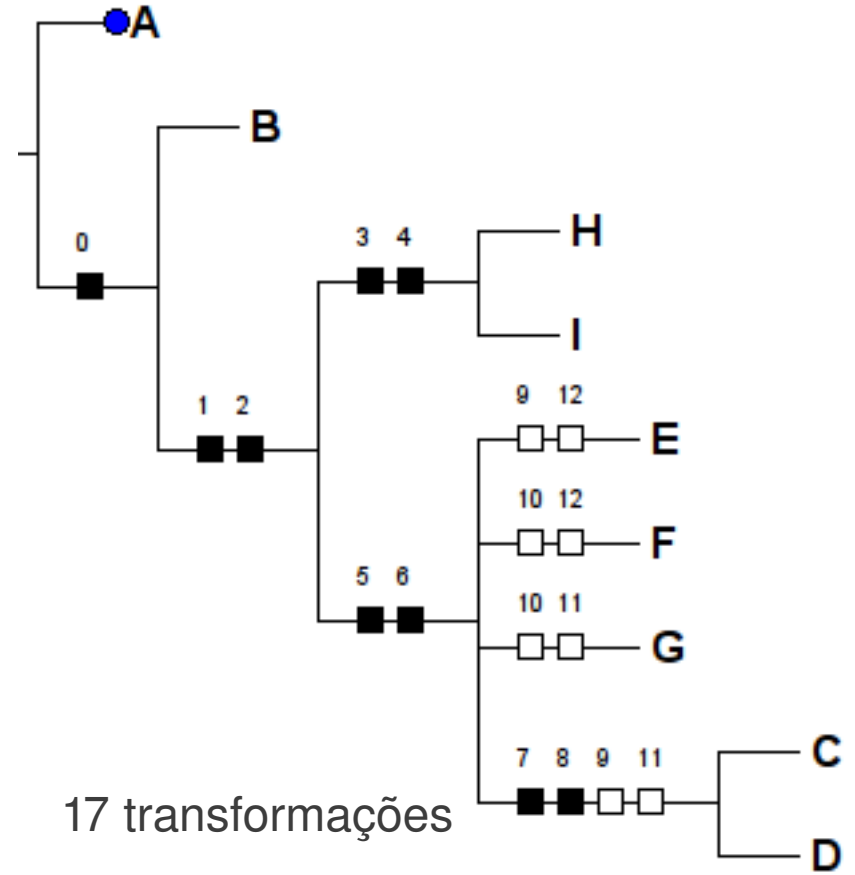
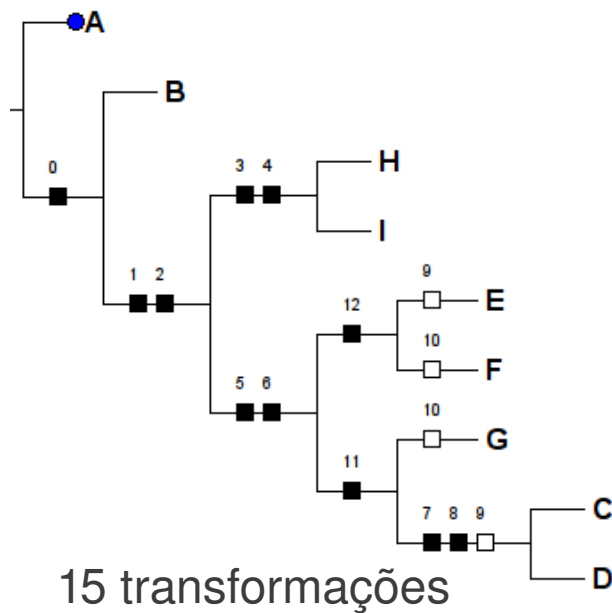
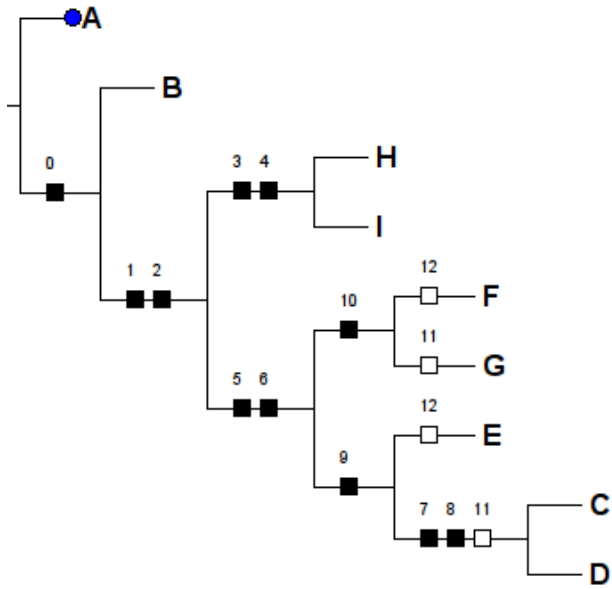
(ABCDEF)  
(BCDEF)  
(CDEF)  
(DEF)

Consenso estrito:



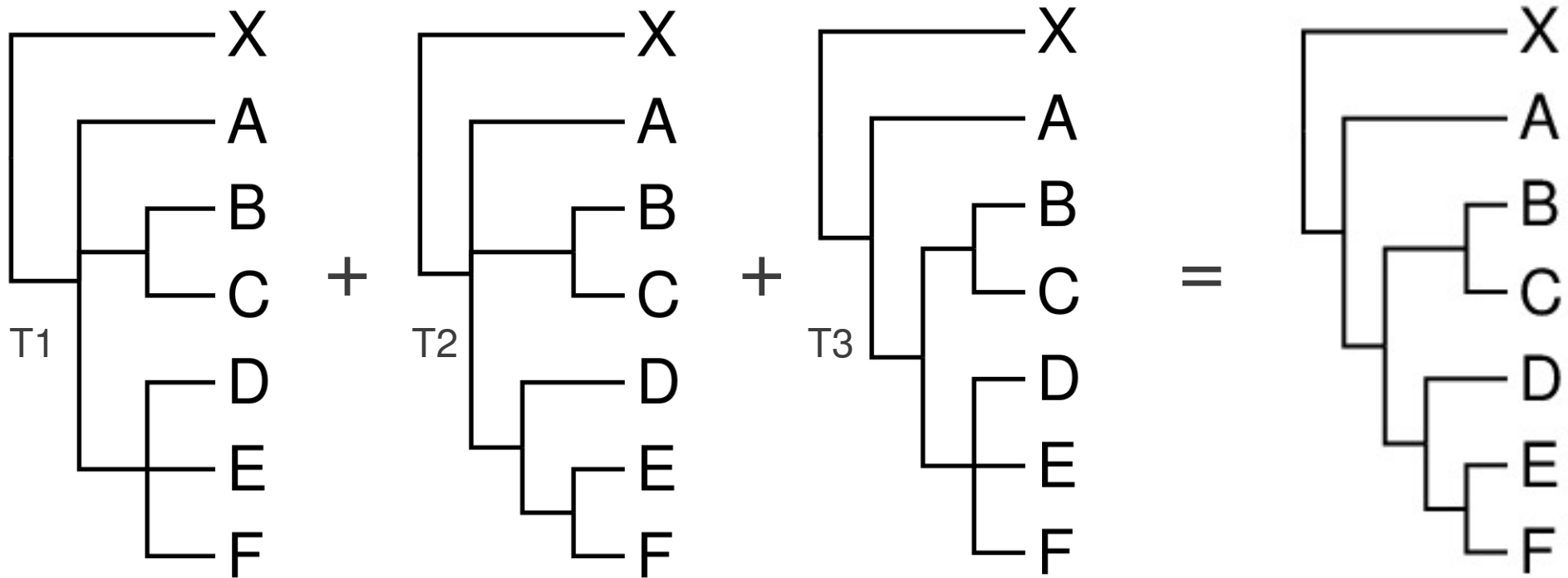
# Consenso

## Exemplo 3



# Consenso

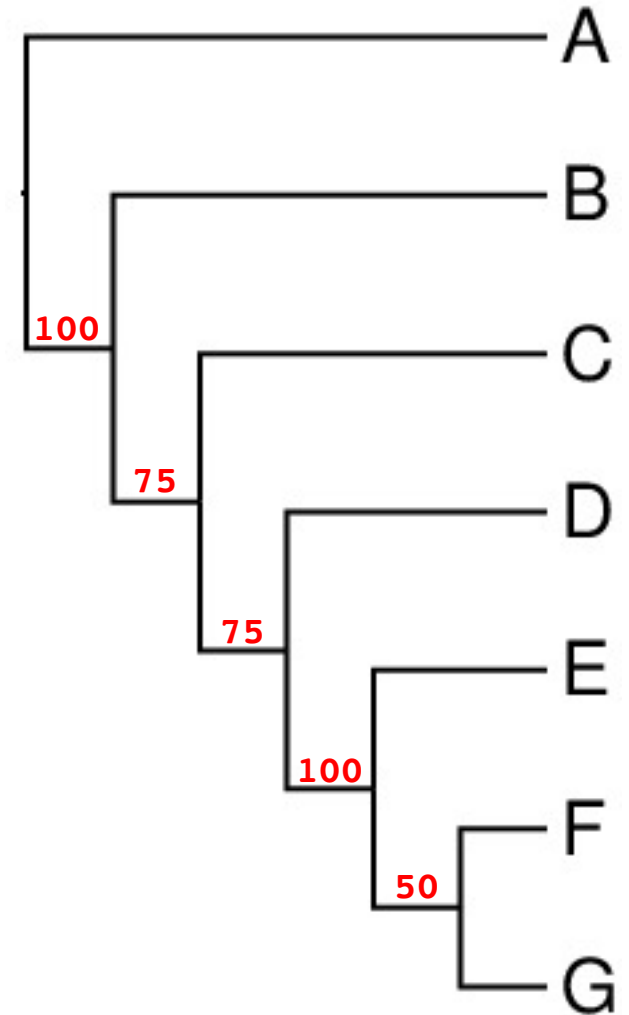
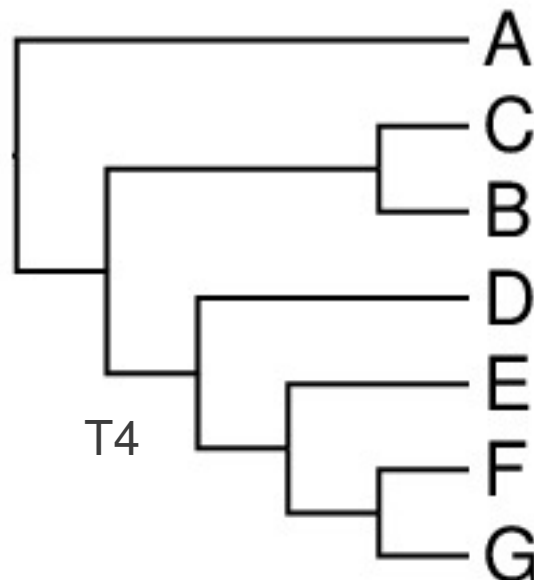
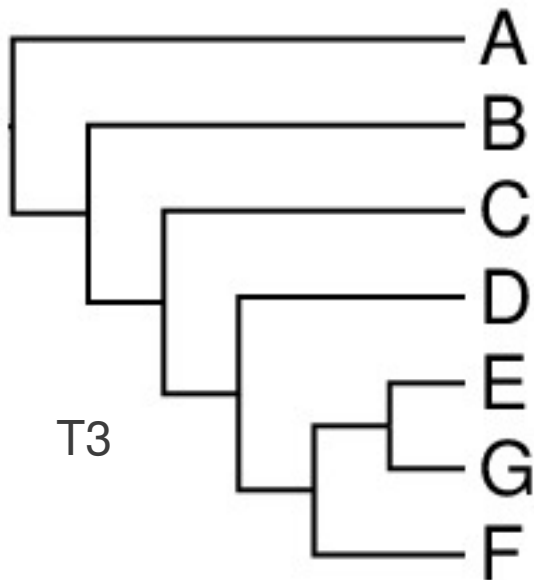
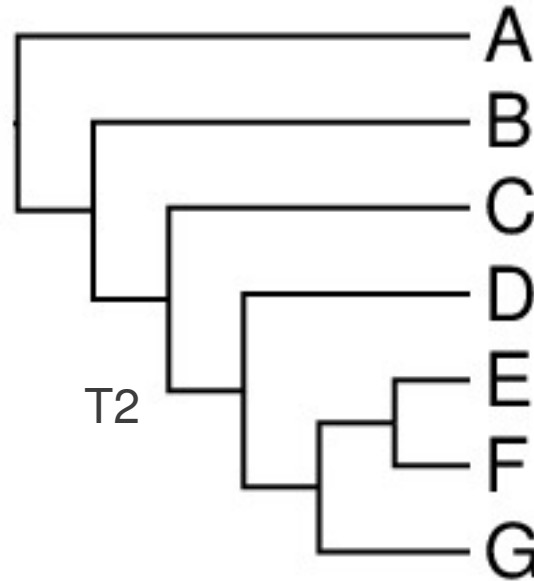
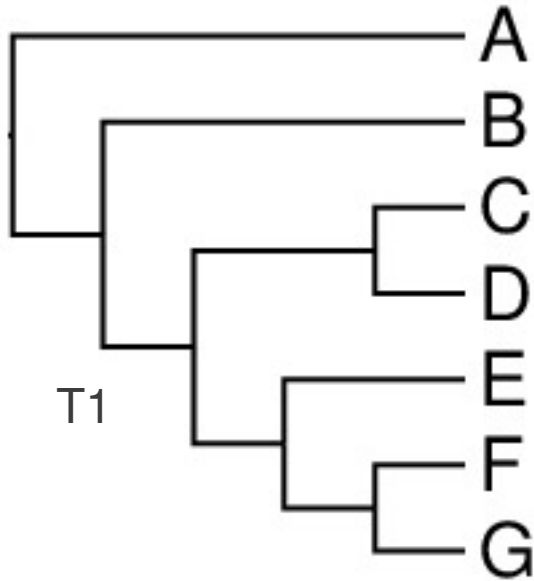
Semi-estrito (“compatible components”)



1. Note que o componente resolvido da T2 envolvendo (DEF) não contradiz o mesmo componente nas topologias T1 e T3.
2. Note que o componente resolvido da T3 envolvendo (BCDEF) não contradiz o mesmo componente nas topologias T1 e T2.
3. Portanto, a topologia de consenso pode ser mais resolvida do que as topologias fundamentais.

# Consenso

Maioria (“majority rule”)



1. Neste consenso são considerados os componentes com maior frequência.
2. Note que a topologia de consenso não existe no conjunto de árvores fundamentais.



# O desenvolvimento da Cladística

## Dados moleculares e modelos probabilísticos

Aristóteles – 384-322 A.C.



Darwin  
1809-1882



1859

Período essencialista

Mundo dinâmico

Resistência e Nova Síntese

Sistemática Evolutiva

1936 - 1947

1960's

Fenética

1970's

Cladística

1990's

Probabilismo

Carolus Linnaeus  
1707-1778



Buffon  
1707-1788



Lamarck  
1744 -1829



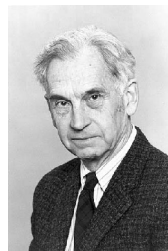
St-Hilair  
1772 -1844



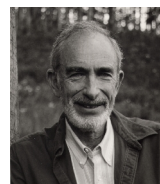
Cuvier  
1769 -1832



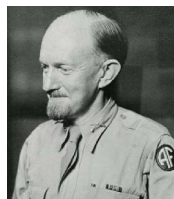
Ernest Mayr  
1904 - 2005



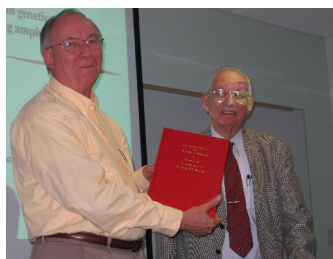
Paul Erlich



G.G. Simpson  
1902 - 1984

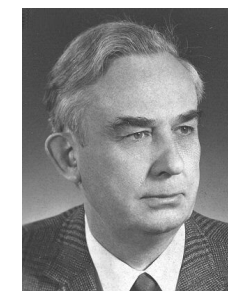


Theodosius Dobzhansky  
1900 -1975



James Rohlf

R. Sokal  
1926 -



Willi Hennig  
1913 - 1976



Steve Farris



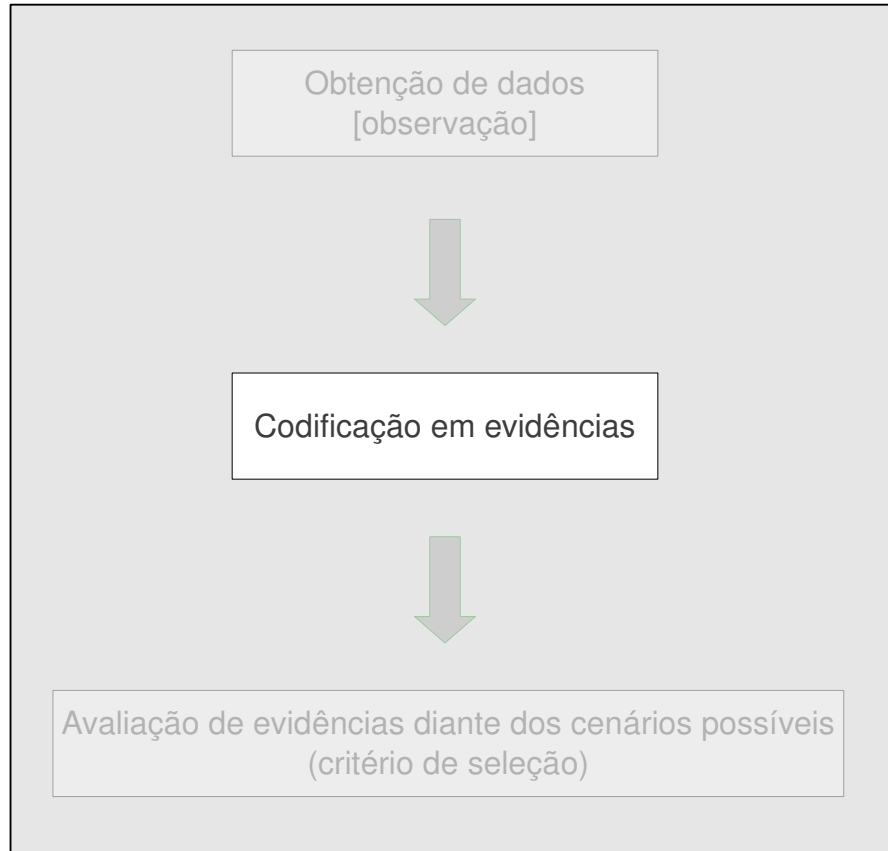
Joe Felsenstein



David Hillis

# Lógica da inferência filogenética

↓ ↓ ↓  
 sp.X CTGGCTACGT  
 sp.A TGGAGTAAGT  
 sp.B CCTAGCAAGT  
 sp.C CCTGATTGCA



## Parcimônia:

EVIDÊNCIAS: transformação de estados de caracteres

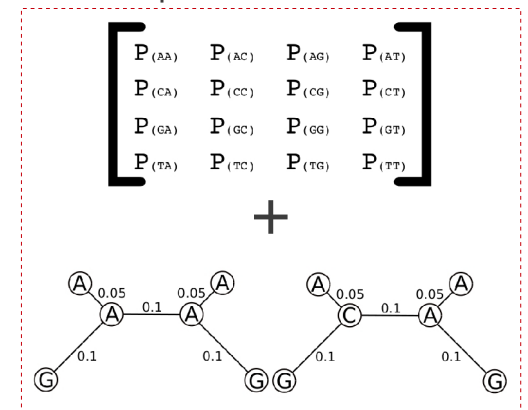
- 1a. posição: C ↔ T
- 3a. posição: G ↔ T
- 10a. posição: T ↔ A

CODIFICAÇÃO: matriz de dados

	c <sub>1</sub>	c <sub>2</sub>	c <sub>3</sub>	c <sub>4</sub>	c <sub>5</sub>	c <sub>6</sub>	c <sub>7</sub>	c <sub>8</sub>	c <sub>9</sub>	c <sub>10</sub>
sp.X	1	3	2	2	1	3	0	1	2	3
sp.A	3	2	2	0	2	3	0	0	2	3
sp.B	1	1	3	0	2	1	0	0	2	3
sp.C	1	1	3	2	0	3	3	2	1	0

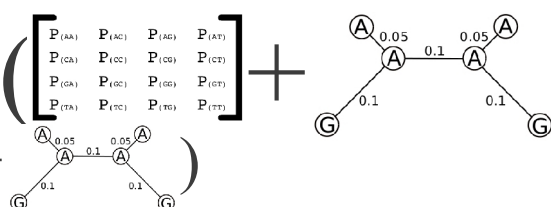
## Probabilística (ML):

EVIDÊNCIAS: modelo de transformações + topologia que melhor explicam seus dados.



sp.X CTGGCTACGT  
 sp.A TGGAGTAAGT  
 sp.B CCTAGCAAGT  
 sp.C CCTGATTGCA

# Lógica da inferência filogenética: Likelihood

$$L = \Pr \left( \begin{matrix} P_{(AA)} & P_{(AC)} & P_{(AG)} & P_{(AT)} \\ P_{(CA)} & P_{(CC)} & P_{(CG)} & P_{(CT)} \\ P_{(GA)} & P_{(GC)} & P_{(GG)} & P_{(GT)} \\ P_{(TA)} & P_{(TC)} & P_{(TG)} & P_{(TT)} \end{matrix} \right) + \left( \begin{matrix} \text{sp. X} & \text{CTGGCTACGT} \\ \text{sp. A} & \text{TGGAGTAAGT} \\ \text{sp. B} & \text{CCTAGCAAGT} \\ \text{sp. C} & \text{CCTGATTGCA} \end{matrix} \right)$$


Modelo de substituição:

	<b>A</b>	<b>C</b>	<b>G</b>	<b>T</b>
<b>A</b>	$P_{(A,A)}$	$P_{(A,C)}$	$P_{(A,G)}$	$P_{(A,T)}$
<b>C</b>	$P_{(C,A)}$	$P_{(C,C)}$	$P_{(C,G)}$	$P_{(C,T)}$
<b>G</b>	$P_{(G,A)}$	$P_{(G,C)}$	$P_{(G,G)}$	$P_{(G,T)}$
<b>T</b>	$P_{(T,A)}$	$P_{(T,C)}$	$P_{(T,G)}$	$P_{(T,T)}$

$$P_{ij}(t) = \frac{1}{4} - \frac{1}{4}e^{-4\nu/3}$$

probabilidade de mudança de estado

$$P_{ii}(t) = \frac{1}{4} + \frac{3}{4}e^{-4\nu/3}$$

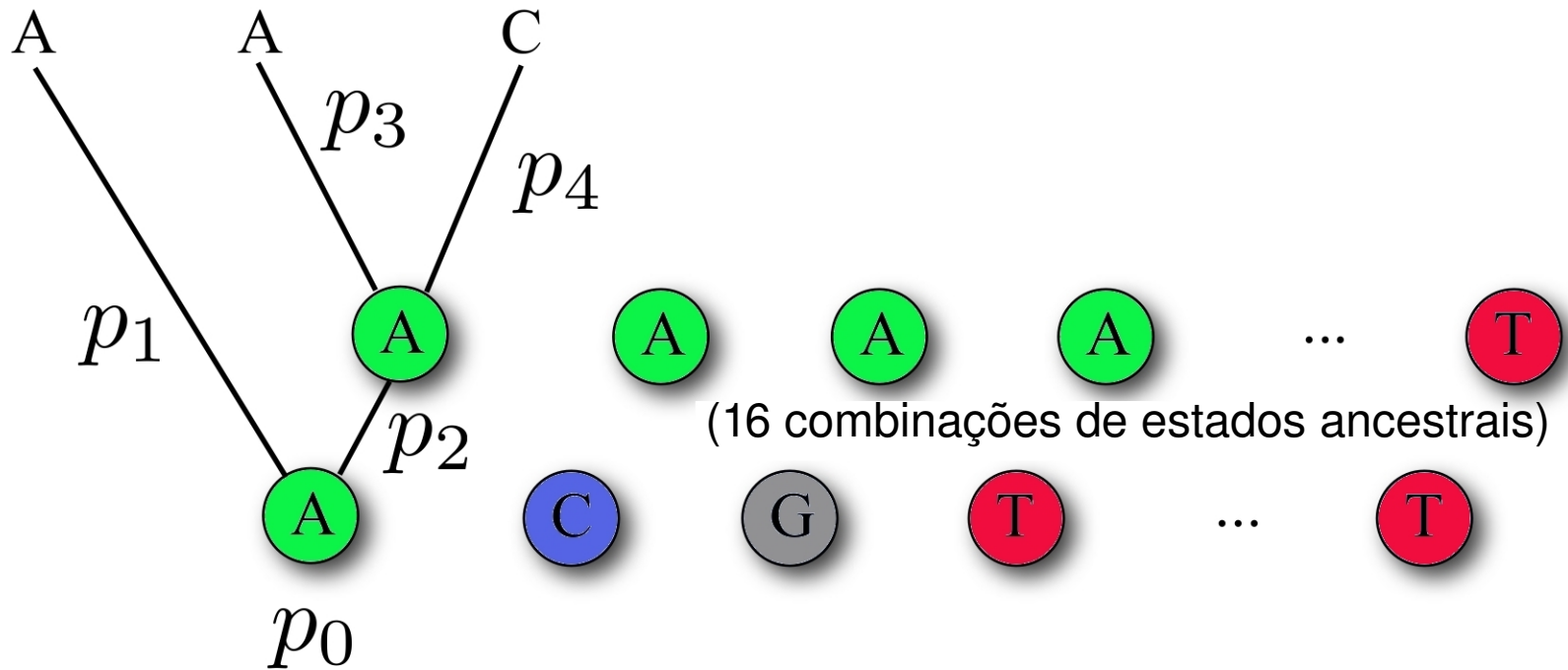
probabilidade de não mudança de estado

$\nu = 0.1$				
	A	C	G	T
A	0.9064	0.0312	0.0312	0.0312
C	0.0312	0.9064	0.0312	0.0312
G	0.0312	0.0312	0.9064	0.0312
T	0.0312	0.0312	0.0312	0.9064

$\nu = 0.05$				
	A	C	G	T
A	0.9516	0.0161	0.0161	0.0161
C	0.0161	0.9516	0.0161	0.0161
G	0.0161	0.0161	0.9516	0.0161
T	0.0161	0.0161	0.0161	0.9516

**Modelo probabilístico:** “*is an explicit model of potential observations that includes a description of the uncertainty of those observations due to natural variation, to errors in measurements, or to complete information, [...].*”

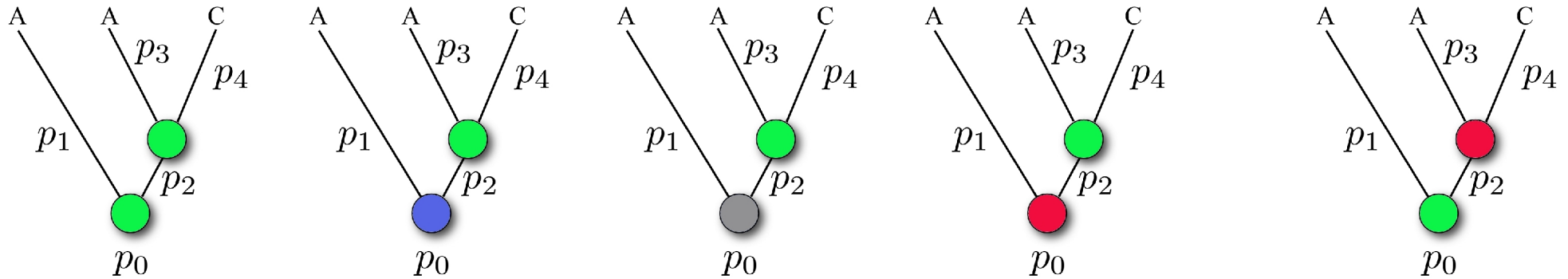
# Lógica da inferência filogenética: Likelihood



**Regra 5:** lintersecção de eventos, ou probabilidade conjunta:  $P_{(A \text{ e } B)} = P_{(A)} * P_{(B)}$ .

$$\text{Reconstrução 1} = P_0 * P_1 * P_2 * P_3 * P_4$$

# Lógica da inferência filogenética: Likelihood



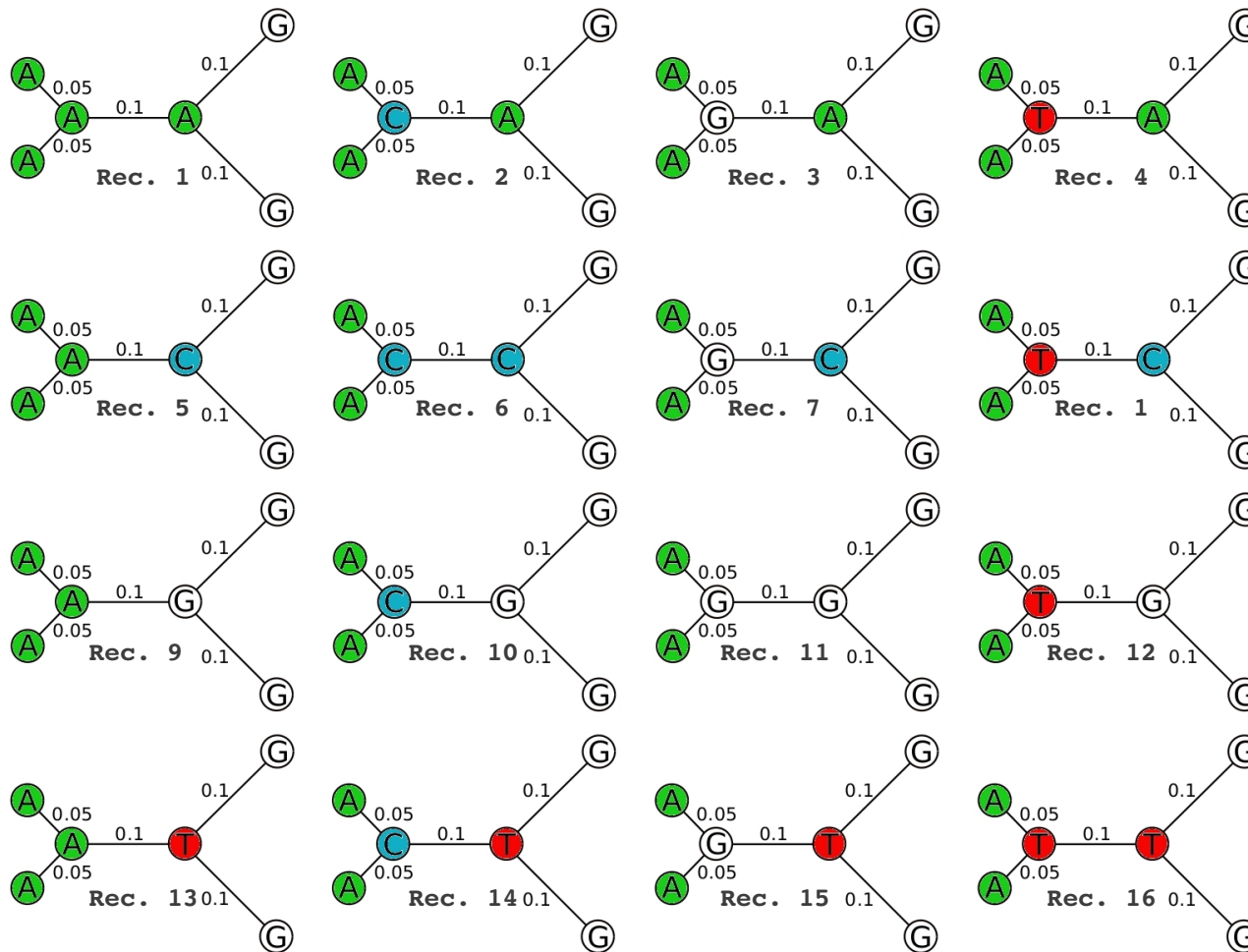
*Reconstrução 1 + Reconstrução 2 + Reconstrução 3 + Reconstrução 4 + ... + Reconstrução 16*

**Regra 3:** Eventos disjuntos:  $P_{(A \text{ ou } B)} = P_{(a)} + P_{(b)}$

# Lógica da inferência filogenética: Likelihood

$$L = \Pr \left( \begin{matrix} P_{(AA)} & P_{(AC)} & P_{(AG)} & P_{(AT)} \\ P_{(CA)} & P_{(CC)} & P_{(CG)} & P_{(CT)} \\ P_{(GA)} & P_{(GC)} & P_{(GG)} & P_{(GT)} \\ P_{(TA)} & P_{(TC)} & P_{(TG)} & P_{(TT)} \end{matrix} \right) + \left( \begin{matrix} A & 0.05 & 0.05 & A \\ & A & 0.1 & \\ G & 0.1 & & G \end{matrix} \mid \begin{matrix} \text{sp. X CTGGCTACGT} \\ \text{sp. A TGGAGTAAGT} \\ \text{sp. B CCTAGCAAGT} \\ \text{sp. C CCTGATTGCA} \end{matrix} \right)$$

Avaliação de todas as reconstruções possíveis



# Lógica da inferência filogenética: o cálculo

Para,	1	2..	j	N							
sp.X	C	TGG	C	T	...	C	G	T			
sp.A	T	GG	A	G	T	...	A	G	T		
sp.B	C	C	T	A	G	C	A	...	A	G	T
sp.C	C	C	T	G	A	T	...	G	C	A	

A Verossimilhança Máxima de um **determinado caráter** (i.e., sítio) é:

$$L_{(j)} = P_{(rec. 1)} + P_{(rec. 2)} + P_{(rec. 3)} + \dots + P_{(rec. n)}$$

A Verossimilhança Máxima ( $L^*$ ) de uma **determinada hipótese** é dada por:

$$L = L_{(1)} * L_{(2)} * L_{(3)} * \dots * L_{(n)} = \prod_{j=1}^N L_{(j)}$$

\* tradicionalmente ela é avaliada pela soma dos logaritmos neperianos das probabilidades de cada caráter:

$$\ln L = \ln L_{(1)} + \ln L_{(2)} + \ln L_{(3)} + \dots + \ln L_{(n)} = \sum_{j=1}^N \ln L_{(j)}$$

# *Escolha de critérios de otimização*

Qual é o melhor método?

Qual é a melhor árvore (topologia)?

*Não há uma única resposta para a pergunta e para ambas perguntas é necessário adotar um critério para avaliação objetivo!*

## MÉTODOS DE DISTÂNCIA E DE TRANSFORMAÇÃO DE CARACTERES

Problemas centrais com o métodos de distância:

Impossibilidade de identificar transformações

Impossibilidade de reconstruir estados ancestrais hipotéticos

Impossibilidade de postular hipóteses de homologia



# *Escolha de critérios de otimização*

Méritos relativos dos métodos:

## **Epistemologia**

Comportamento estatístico

Performance

Congruência (?)

Como nós "sabemos" as coisas?

Como hipóteses científicas são propostas e testadas?

Qual é a relação entre observação e inferência?

## **4. Teste de hipóteses e critério de otimização**

Inferência hipotético-dedutiva pode ser feita via etapa de falsificação baseada em qualquer função de otimização objetiva:

**Requer:** hipóteses devem competir matematicamente de forma objetiva.

**Questão central:** a função de otimização é apropriada?

# Escolha de critérios de otimização

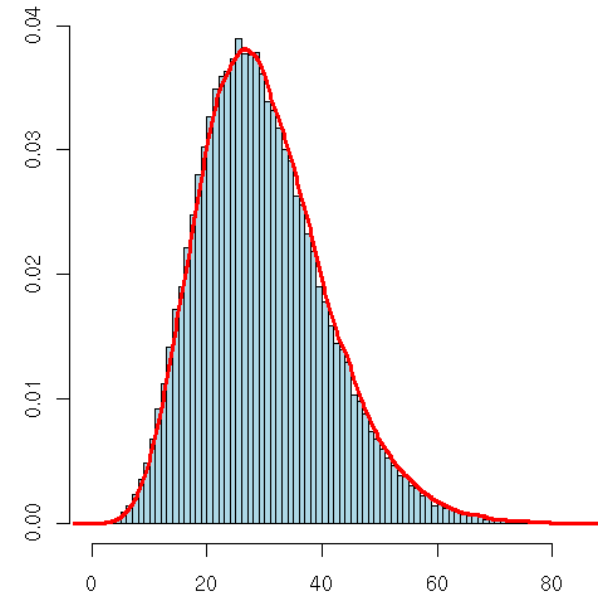
Méritos relativos dos métodos:

## Epistemologia

Comportamento estatístico

Performance

Congruência (?)



## Probabilidades: duas interpretações

i. Grau de crença:

Confiança relativa em determinado resultado, considere

"Esta moeda tem 80% de chance de ser honesta."

Mas a moeda é ou não é honesta!



# Escolha de critérios de otimização

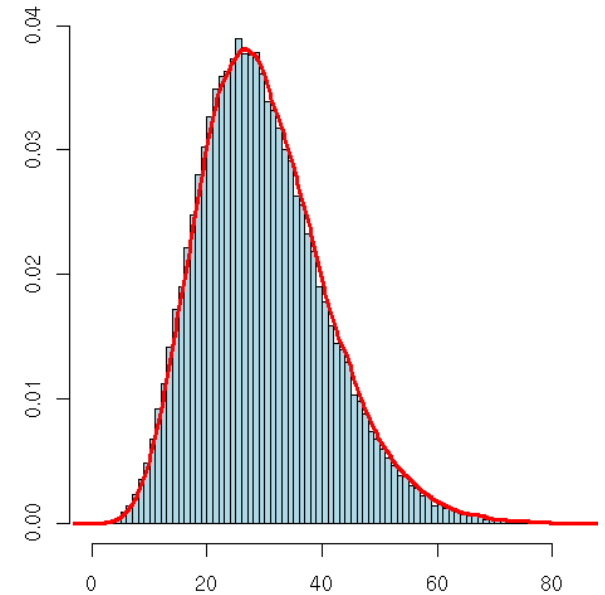
Méritos relativos dos métodos:

## Epistemologia

Comportamento estatístico

Performance

Congruência (?)



## Probabilidades: duas interpretações

ii. Uma proposição verdadeira sobre o universo natural semelhante à eventos repetidos:

Implica em uma proposição sobre o que é ontologicamente real, considere:

"Esta moeda tem 80% de chance de dar coroa em uma jogada."



Oferece uma propriedade da moeda e uma proposição relacionada à sua realidade física.

# *Escolha de critérios de otimização*

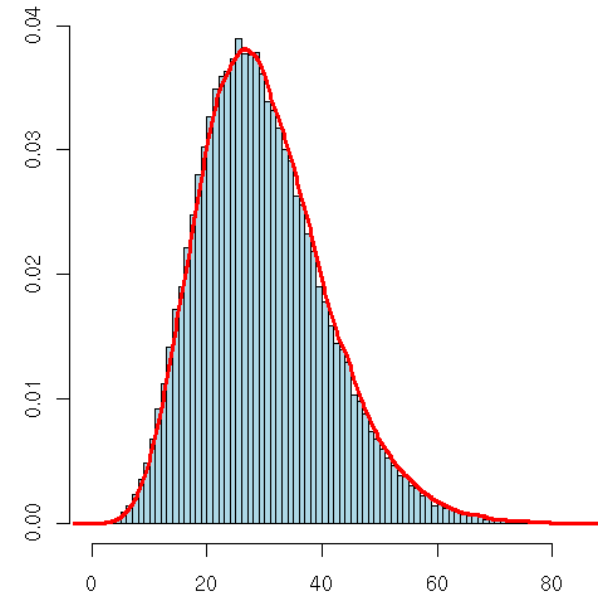
Méritos relativos dos métodos:

**Epistemologia**

Comportamento estatístico

Performance

Congruência (?)



**Probabilidades:**

**Ciências históricas não permitem facilmente a interpretação frequencista (i.e., ii)**

**Considere:**

"Qual é a probabilidade de que Tiradentes e Joaquim José da Silva Xavier eram a mesma pessoa?"

# *Escolha de critérios de otimização*

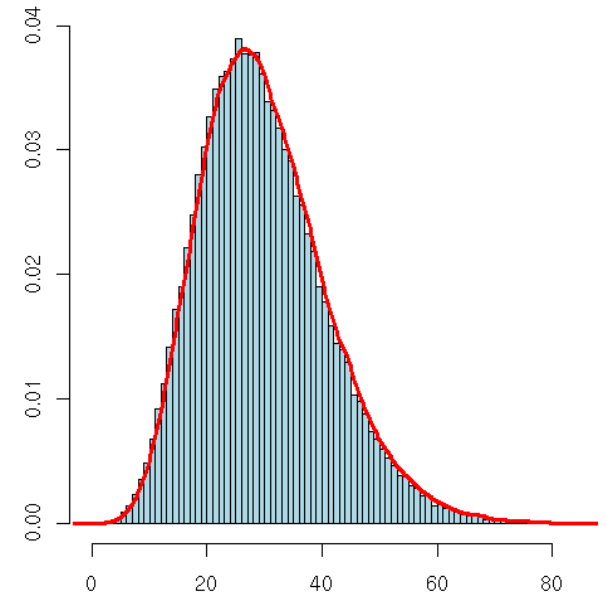
Méritos relativos dos métodos:

**Epistemologia**

Comportamento estatístico

Performance

Congruência (?)



**Probabilidades:**

**Ciências históricas não permitem facilmente a interpretação frequencista (i.e., ii)**

**Considere:**

"A e B são grupos-irmãos?"

# *Escolha de critérios de otimização*

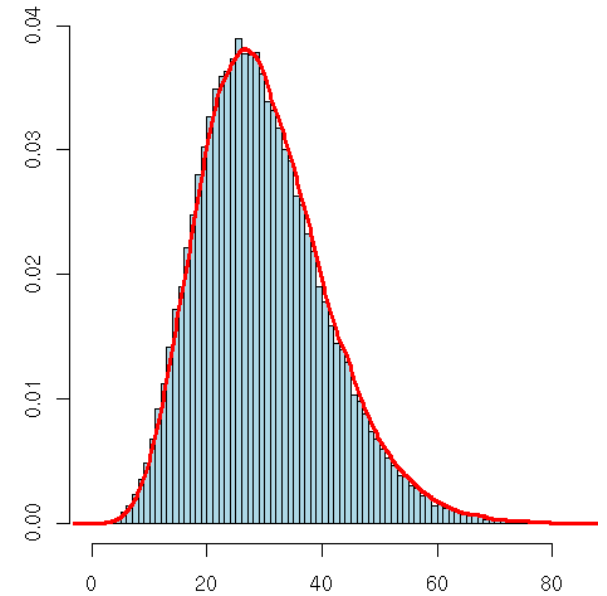
Méritos relativos dos métodos:

**Epistemologia**

Comportamento estatístico

Performance

Congruência (?)



**Probabilidades:**

**Ciências históricas não permitem facilmente a interpretação frequencista (i.e., ii)**

**Considere:**

"Asas de morcego e asas de passarinho são homólogas?"

# Escolha de critérios de otimização

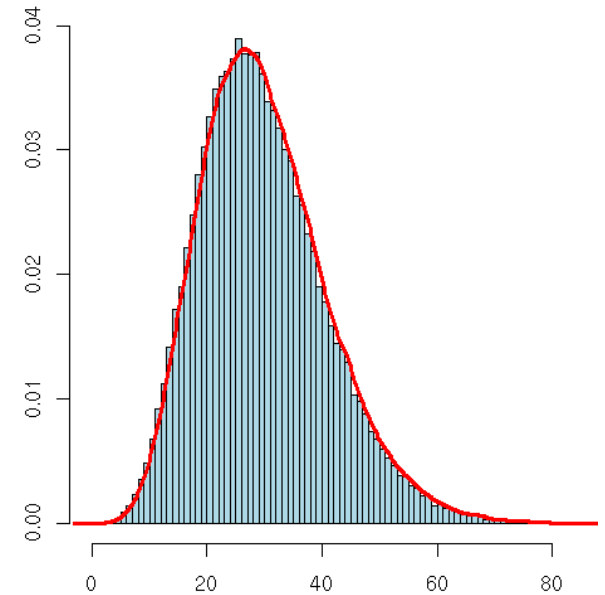
Méritos relativos dos métodos:

## Epistemologia

Comportamento estatístico

Performance

Congruência (?)



## Probabilidades:

**Ciências históricas não permitem facilmente a interpretação frequencista (i.e., ii)**

Nesse contexto, qualquer interpretação de probabilidade está restrita ao nosso grau de crença. Portanto probabilidades associadas a eventos históricos conferem:

- i.* grau de suporte entre hipóteses e não sua realidade;
- ii.* elas não descrevem o universo natural, mas sim nosso entendimento dele.

*"We cannot say whether a given set of historical statements (i.e., a tree) is true, but we can say we have relative degree of belief based on empirical observation and an optimality criterion"*

(Wheeler 2012:274)

# *Escolha de critérios de otimização*

## *Como escolher?*

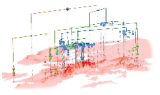
Epistemologia não oferece caminho inequívoco

- i. Todos os métodos podem participar do processo hipotético-dedutivo.
- ii. Todos estão sujeitos à comportamentos inconsistentes.

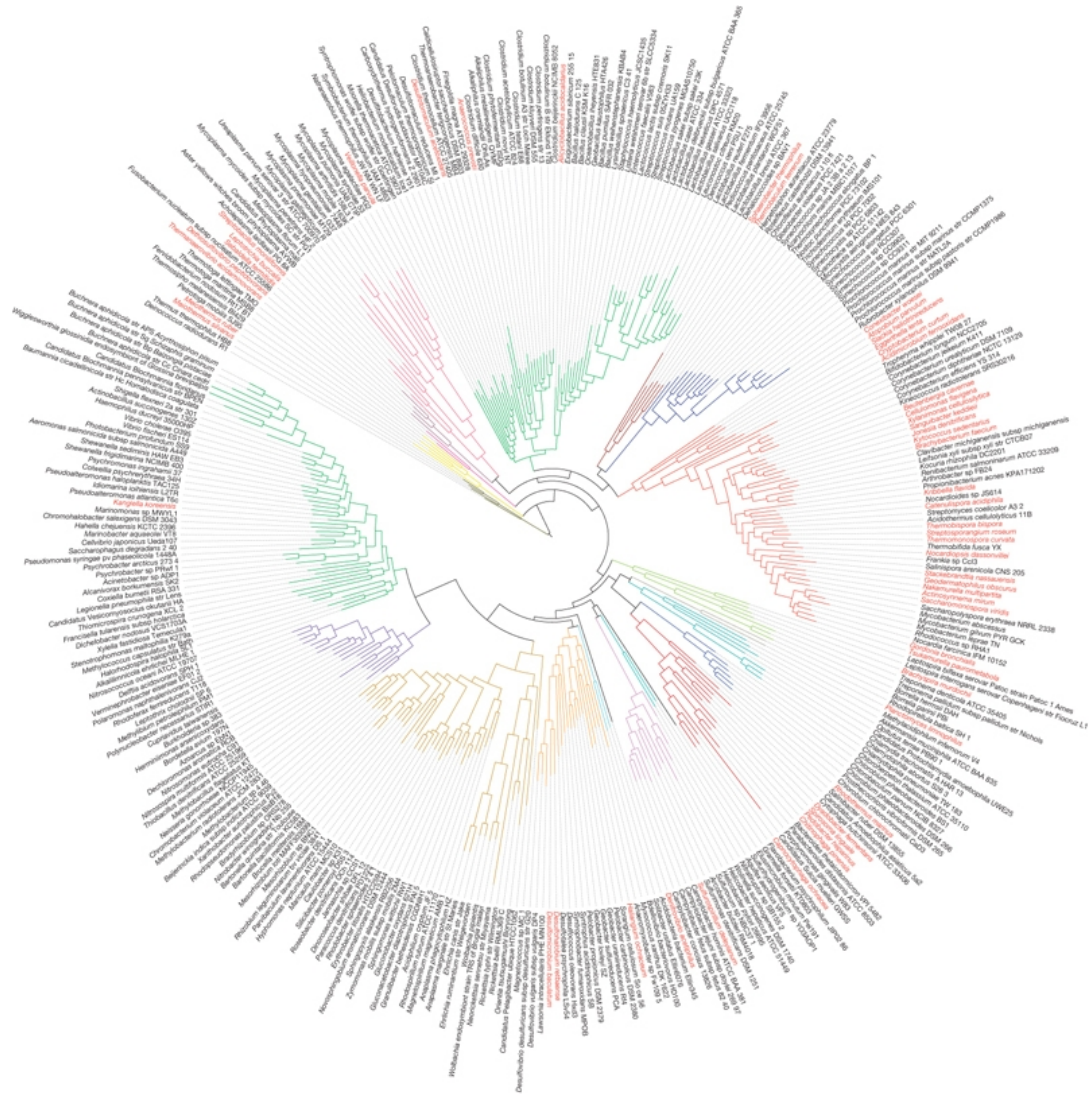
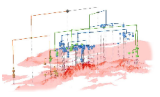
Uma possibilidade: sincretismo

- i. Convergência de resultados é trivial, embora rara.
- ii. Na maioria dos casos há incongruências, o que fazer?
  - a. critérios de otimização possuem diferentes motivações e epistemologias subjacentes.
  - b. Consenso é um caminho ilógico.





?



*What is this shit all about?*

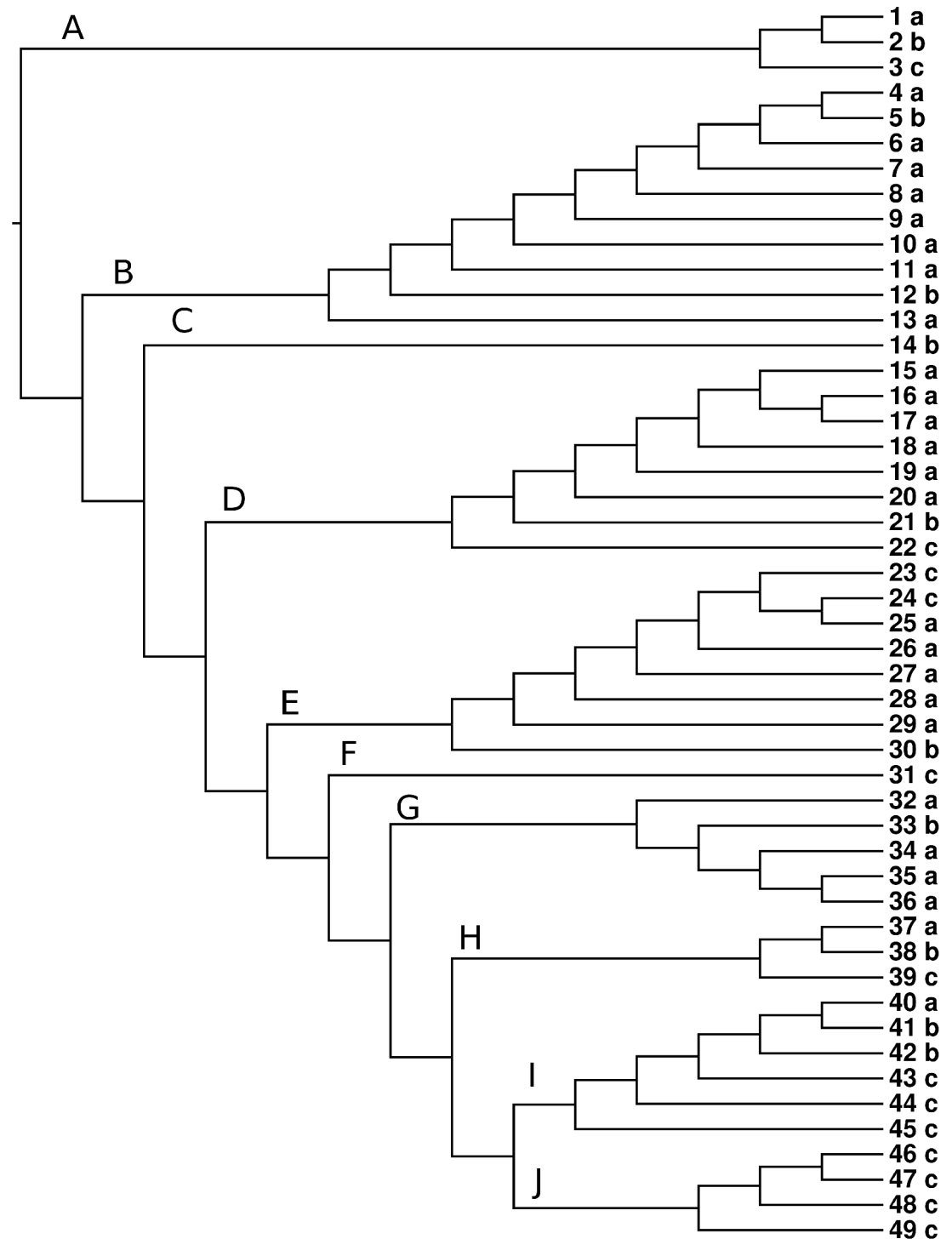
## Exercício 1:

A topologia apresentada representa o relacionamento de 49 linhagens históricas (1-49) que estão distribuídas em três áreas (i.e., **a**, **b** e **c**). As letras maiúsculas neste cladograma representam táxons mais inclusivos (e.g., gêneros, famílias e etc).

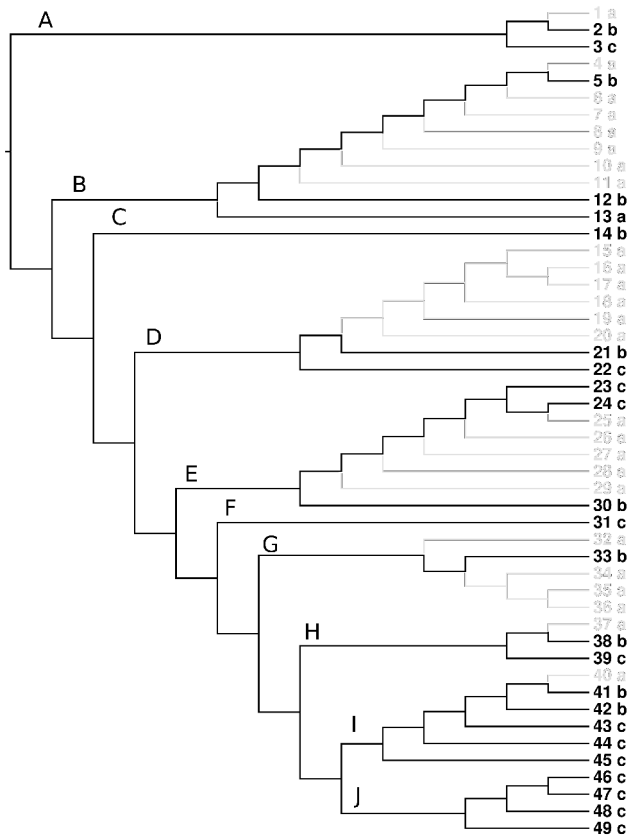
Baseado nessas informações, responda:

Qual das áreas tem a maior variedade de histórias macroevolutivas inferidas a partir da presença de táxons mais inclusivos?

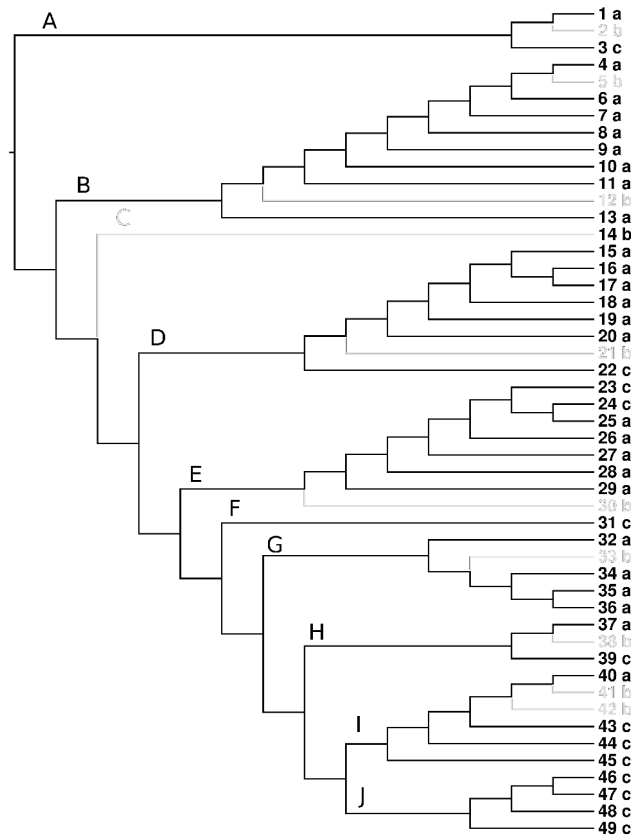
Qual destas áreas sofreria maior impacto sobre sua diversidade caso recebesse empreendimento industrial grande porte que causasse a extinção de suas linhagens nestas respectivas áreas ?



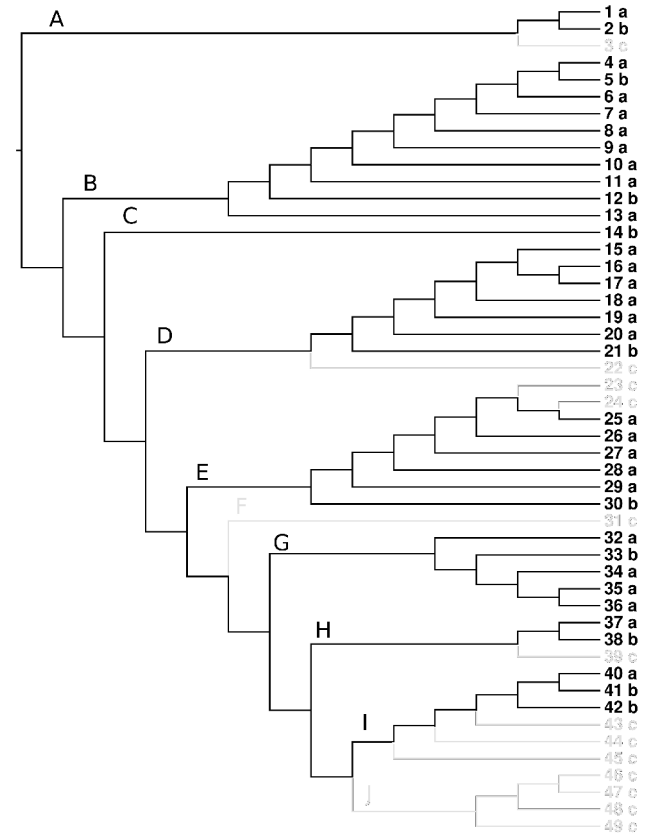
# Exercício 1:



26 linhagens extintas  
0 linhagem macroevolutiva afetada



10 linhagens extintas  
1 linhagem macroevolutiva afetada



13 linhagens extintas  
2 linhagens macroevolutivas afetadas

Qual das áreas tem a maior variedade de histórias macroevolutivas inferidas a partir da presença de táxons mais inclusivos?

Qual destas áreas sofreria maior impacto sobre sua diversidade caso recebesse empreendimento industrial grande porte que causasse a extinção destas linhagens nestas respectivas áreas ?

## Exercício 2:

Um pesquisador está interessado em responder a seguinte pergunta: “O gênero *Stupidus* é o táxon mais diverso da família Politucusidae?” Para responder essa pergunta ele compilou os seguintes dados [número de espécies entre colchetes; \* = grupo externo]:

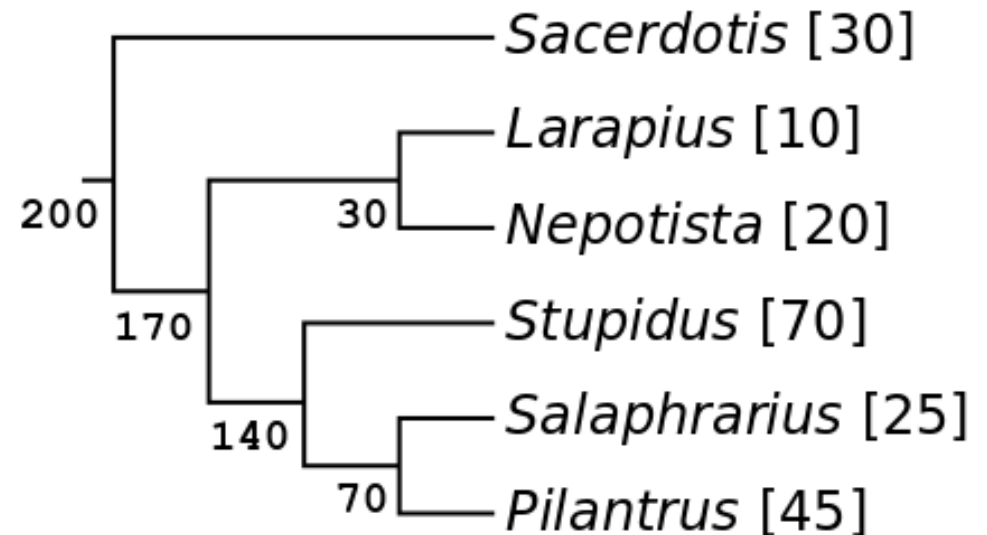
<b>Táxon/Caráter</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>
<i>Sacerdotis</i> * [30]	0	0	0	1	0
<i>Larapius</i> [10]	1	0	0	1	1
<i>Nepotista</i> [20]	1	0	0	1	1
<i>Stupidus</i> [70]	1	1	0	1	0
<i>Salaphrarius</i> [25]	1	1	1	0	0
<i>Pilantrus</i> [45]	1	1	1	0	0

- Qual seria sua resposta para a pergunta acima sem considerar o relacionamento filogenético entre estes táxons?
- Com base na matriz acima construa uma hipótese filogenética para a família e responda a pergunta acima?

## Exercício 2:

Um pesquisador está interessado em responder a seguinte pergunta: “O gênero *Stupidus* é o táxon mais diverso da família Politucusidae?” Para responder essa pergunta ele compilou os seguintes dados [número de espécies entre colchetes; \* = grupo externo]:

Táxon/Caráter	1	2	3	4	5
<i>Sacerdotis</i> * [30]	0	0	0	1	0
<i>Larapius</i> [10]	1	0	0	1	1
<i>Nepotista</i> [20]	1	0	0	1	1
<i>Stupidus</i> [70]	1	1	0	1	0
<i>Salaphrarius</i> [25]	1	1	1	0	0
<i>Pilantrus</i> [45]	1	1	1	0	0



a. Qual seria sua resposta para a pergunta acima sem considerar o relacionamento filogenético entre estes táxons?

Não há como responder essa pergunta sem contextualizá-la filogeneticamente.

b. Com base na matriz acima construa uma hipótese filogenética para a família e responda a pergunta acima?

*Stupidus* ! ue aparentemente possui o n"mero maior de esp#cies possui diversidade id\$ntica ao seu grupo -irmão *Salaphrarius*%*Pilantrus*.

### *Exercício 3:*

Muitos carcinologistas (*i.e.*, especialistas em crustáceos) acreditam que eventos de oligomerização (*i.e.*, redução em números de segmentos) regem a evolução de Crustacea. Essa suposição pode ser testada com as seguintes informações:

- i. Cada caráter na tabela abaixo refere-se ao número de seguimentos de um determinado apêndice.
- ii. *Hyas* deve ser utilizado para o enraizamento deste grupo:

<b>Táxon/Caráter</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>
<i>Hyas</i>	<b>5</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>1</b>	<b>3</b>
<i>Mithrax</i>	<b>7</b>	<b>1</b>	<b>3</b>	<b>3</b>	<b>2</b>
<i>Libinia</i>	<b>7</b>	<b>1</b>	<b>3</b>	<b>3</b>	<b>2</b>
<i>Leucippa</i>	<b>7</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>1</b>	<b>2</b>
<i>Pisa</i>	<b>7</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>1</b>	<b>2</b>
<i>Maja</i>	<b>7</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>1</b>	<b>3</b>

Se o que pensam estes carcinólogos é verdade, qual seria a hipótese que você avaliaria com

Estes dados suportam a hipótese em questão?

### *Exercício 3:*

Muitos carcinologistas (*i.e.*, especialistas em crustáceos) acreditam que eventos de oligomerização (*i.e.*, redução em números de segmentos) são prevalentes na evolução de Crustacea. Essa suposição pode ser testada com as seguintes informações:

i. Cada caráter na tabela abaixo refere-se ao número de seguimentos de um determinado apêndice.

ii. *Hyas* deve ser utilizado para o enraizamento deste grupo:

<b>Táxon/Caráter</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>
<i>Hyas</i>	5	2	3	1	3
<i>Mithrax</i>	7	1	3	3	2
<i>Libinia</i>	7	1	3	3	2
<i>Leucippa</i>	7	1	2	1	2
<i>Pisa</i>	7	1	2	1	2
<i>Maja</i>	7	2	3	1	3

Se o que pensam estes carcinólogos é verdade,  
qual seria a hipótese que você avaliaria com os dados acima?

& hip' tese seria de !ue prevaleceria transforma()es de caracteres  
!ue resultam em redu()es estruturais.

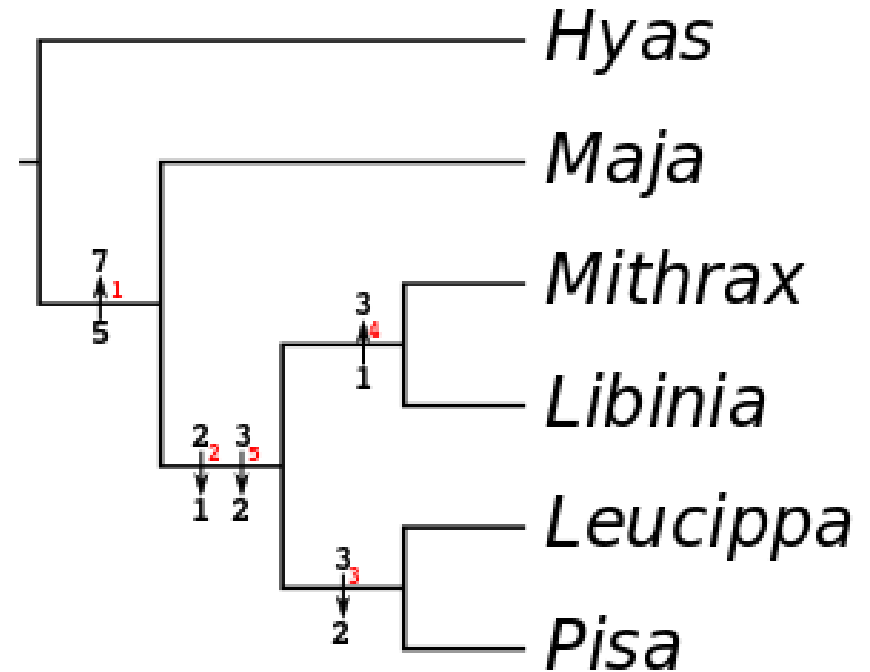


## Exercício 3:

Muitos carcinologistas (*i.e.*, especialistas em crustáceos) acreditam que eventos de oligomerização (*i.e.*, redução em números de segmentos) são prevalentes na evolução de Crustacea. Essa suposição pode ser testada com as seguintes informações:

- Cada caráter na tabela abaixo refere-se ao número de segmentos de um determinado apêndice.
- Hyas* deve ser utilizado para o enraizamento deste grupo:

Táxon/Caráter	1	2	3	4	5
<i>Hyas</i>	5	2	3	1	3
<i>Mithrax</i>	7	1	3	3	2
<i>Libinia</i>	7	1	3	3	2
<i>Leucippa</i>	7	1	2	1	2
<i>Pisa</i>	7	1	2	1	2
<i>Maja</i>	7	2	3	1	3



Estes dados suportam a hipótese em questão

\*s dados são am+,guos no sentido de !ue 2-. das transforma()es não estão de acordo com o !ue estaria previsto pela hip' tese.

## Exercício 4:

Em 1986, um dentista **HIV** positivo que praticou seu ofício por dois anos mesmo sabendo que havia contraído o vírus foi acusado por uma paciente (**A**), diagnosticada como portadora de **HIV**, de ter sido responsável pela contração do vírus. O caso foi parar na justiça da Califórnia e pela primeira vez um estudo filogenético fez parte dos autos de um processo judicial. A obtenção de dados moleculares das linhagens de **HIV** de um **controle\_externo** (i.e., indivíduo fora do estado da Califórnia), 3 **controles\_locais** (i.e., indivíduo residentes na mesma cidade), 3 **pacientes** e do **dentista** resultou na seguinte base de dados:

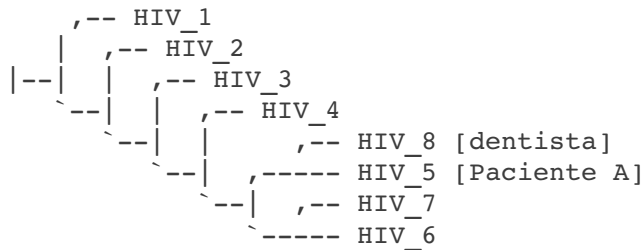
ORIGEM	LINHAGEM	DADOS MOLECULARES
controle externo	HIV_1	A G T C A T C A G G T A A A
controle local 1	HIV_2	C G T C C T C A G G T A A A
controle local 2	HIV_3	C G G C C T C A G G T A A A
controle local 3	HIV_4	C T G A C T C A G G T A G A
paciente A	HIV_5	C T G A T A C A T C A A T A
paciente B	HIV_6	C T G A T A T G G G A A A A
paciente C	HIV_7	C T G A T A T G G G T A A A
Dentista	HIV_8	C T G A T A C A T C T C A A

- Com base nesses dados moleculares você seria capaz de decidir este caso judicial? Qual seria sua conclusão sobre o caso?
- Você seria capaz de criar um cenário evolutivo (i.e., uma filogenia) para essas linhagens de HIV que seria capaz de reverter sua decisão sobre o caso? Qual seria este cenário?

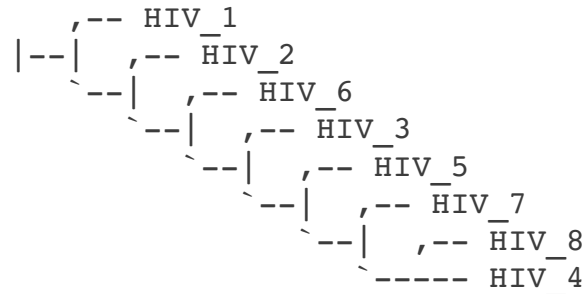
## Exercício 4:

a. Com base nesses dados moleculares você seria capaz de decidir este caso judicial? Qual seria sua conclusão sobre o caso?

/im de acordo com a análise filogenética dos dados moleculares o vírus do paciente # grupo-irmão do vírus controlado pela Oanice1

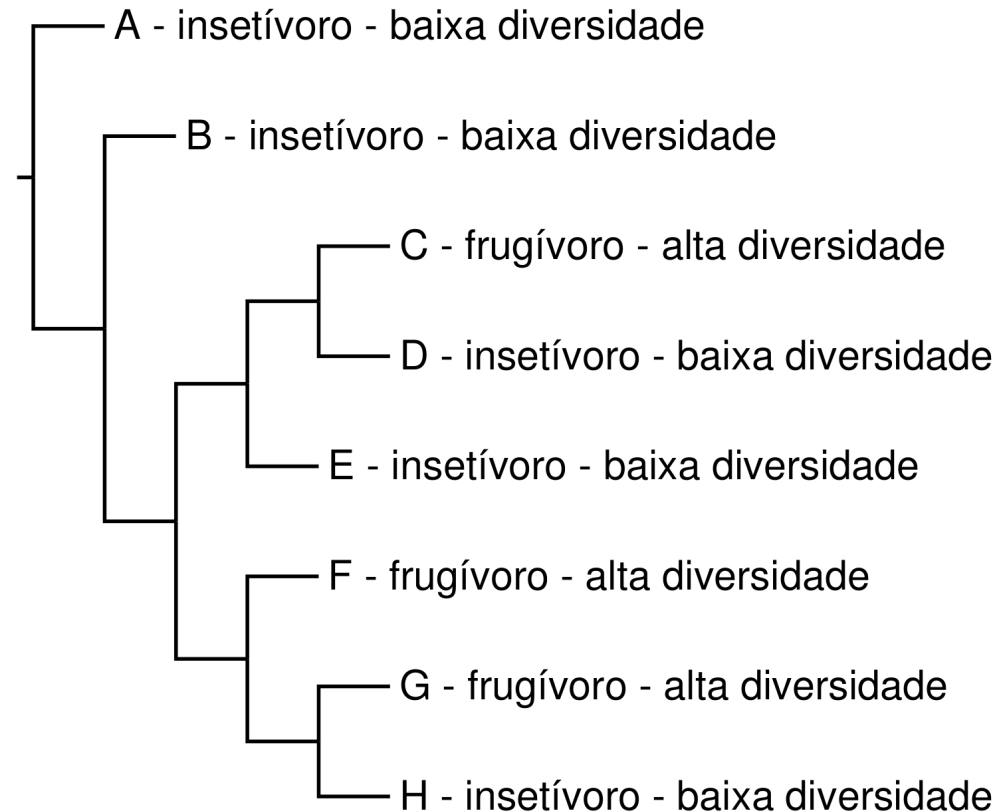


b. Você seria capaz de criar um cenário evolutivo (i.e., uma filogenia) para essas linhagens de HIV que seria capaz de reverter sua decisão sobre o caso? Qual seria este cenário?



## *Exercício 5:*

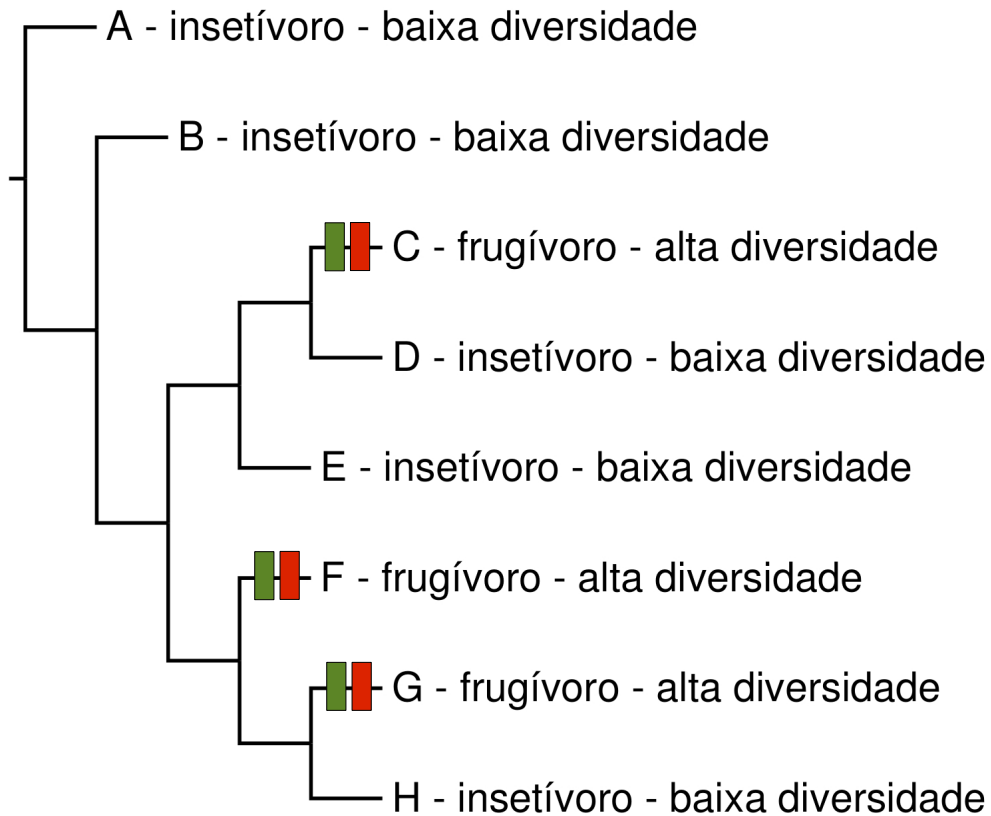
Um ecólogo evolutivo quer testar a hipótese de que a diversidade de determinados grupos de morcegos está relacionada a transição para a fugivoria (i.e., hábito alimentar à base de frutos). Para testar esta hipótese o pesquisador obtem os seguintes dados:



*Estes dados falsificam ou corroboram a hipótese acima?*

## Exercício 6:

Um ecólogo evolutivo quer testar a hipótese de que a diversidade de determinados grupos de morcegos está relacionada a transição para a frugivoria (i.e., hábito alimentar à base de frutos). Para testar esta hipótese o pesquisador obtem os seguintes dados:

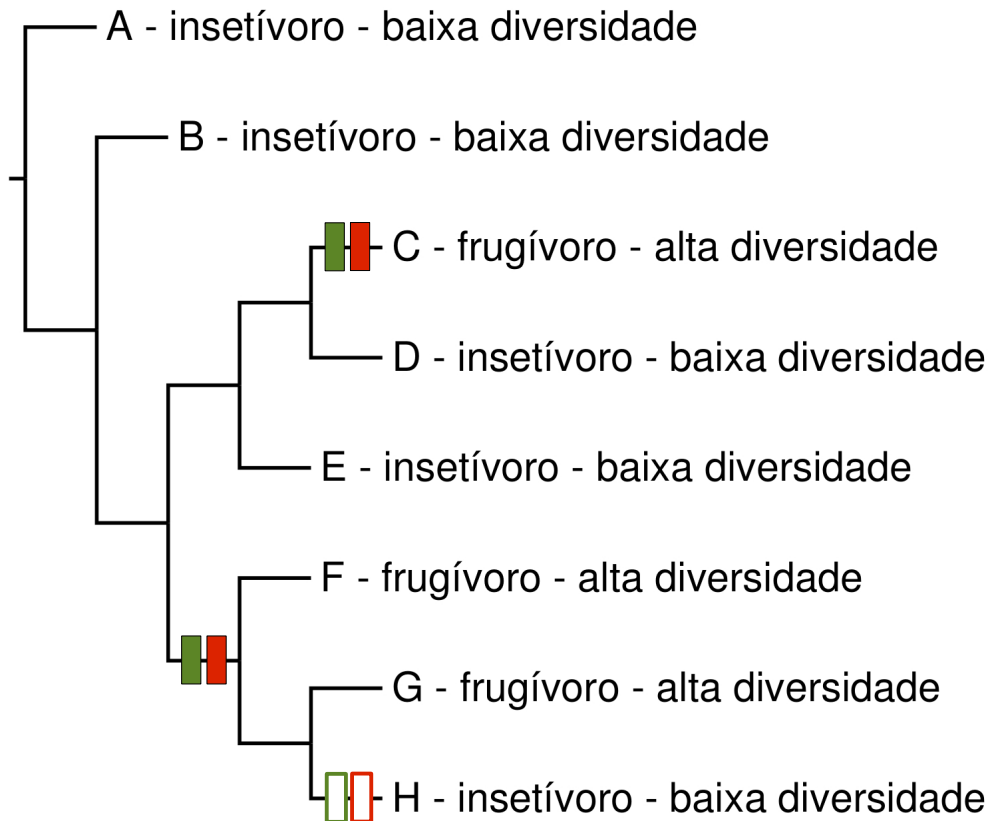


*Estes dados falsificam ou corroboram a hipótese acima?*

/e a co - ocorrência de transformações # evidência de que há relação causal entre frugivoria e aumento de diversidade esta otimização corrobora a hipótese do pesquisador. No entanto ...

## Exercício 5:

Um ecólogo evolutivo quer testar a hipótese de que a diversidade de determinados grupos de morcegos está relacionada a transição para a frugivoria (i.e., hábito alimentar à base de frutos). Para testar esta hipótese o pesquisador obtem os seguintes dados:

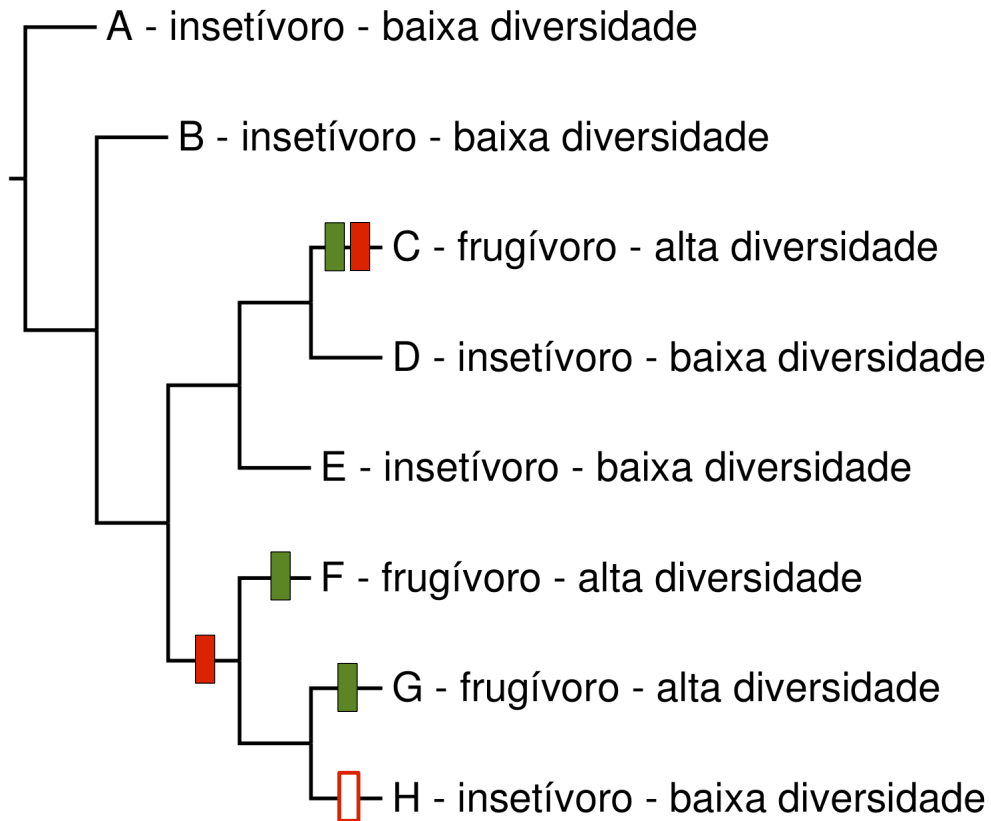


*Estes dados falsificam ou corroboram a hipótese acima?*

No entanto existe essa otimização! ue não deixa de ser compatível com a hipótese. &gora ...

## Exercício 5:

Um ecólogo evolutivo quer testar a hipótese de que a diversidade de determinados grupos de morcegos está relacionada a transição para a frugivoria (i.e., hábito alimentar à base de frutos). Para testar esta hipótese o pesquisador obtem os seguintes dados:

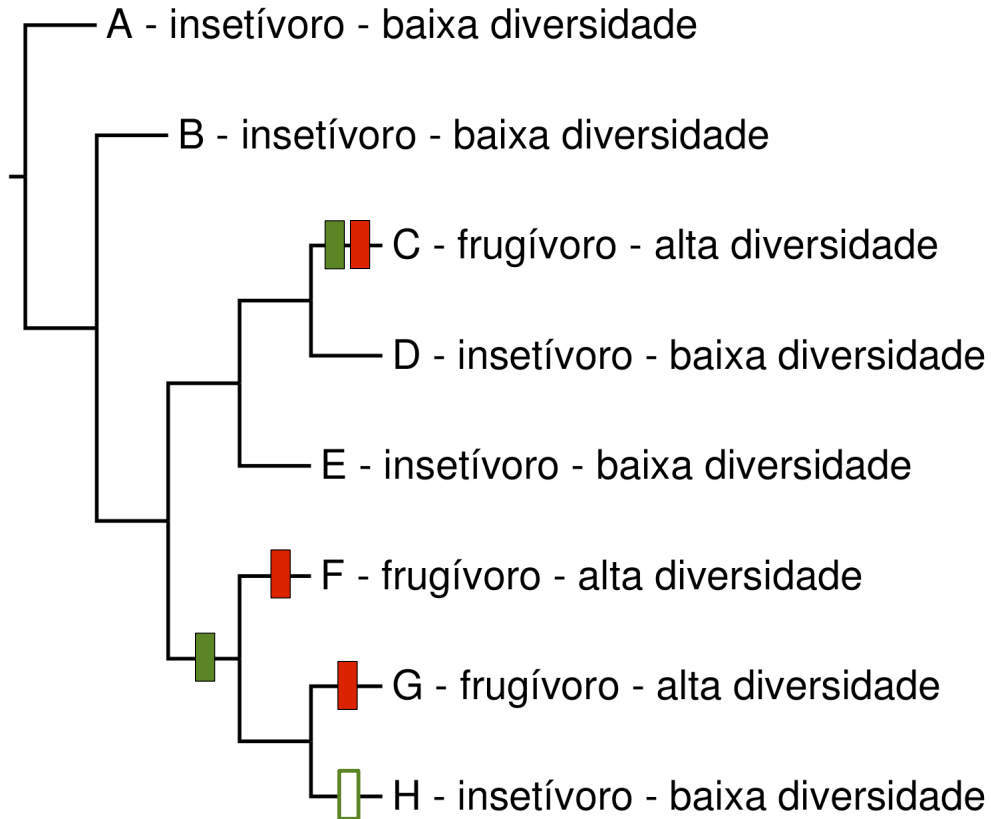


*Estes dados falsificam ou corroboram a hipótese acima?*

&gora neste caso essa correlação não existe mais. 2 tem mais ...

## Exercício 5:

Um ecólogo evolutivo quer testar a hipótese de que a diversidade de determinados grupos de morcegos está relacionada a transição para a frugivoria (i.e., hábito alimentar à base de frutos). Para testar esta hipótese o pesquisador obtem os seguintes dados:



*Estes dados falsificam ou corroboram a hipótese acima?*

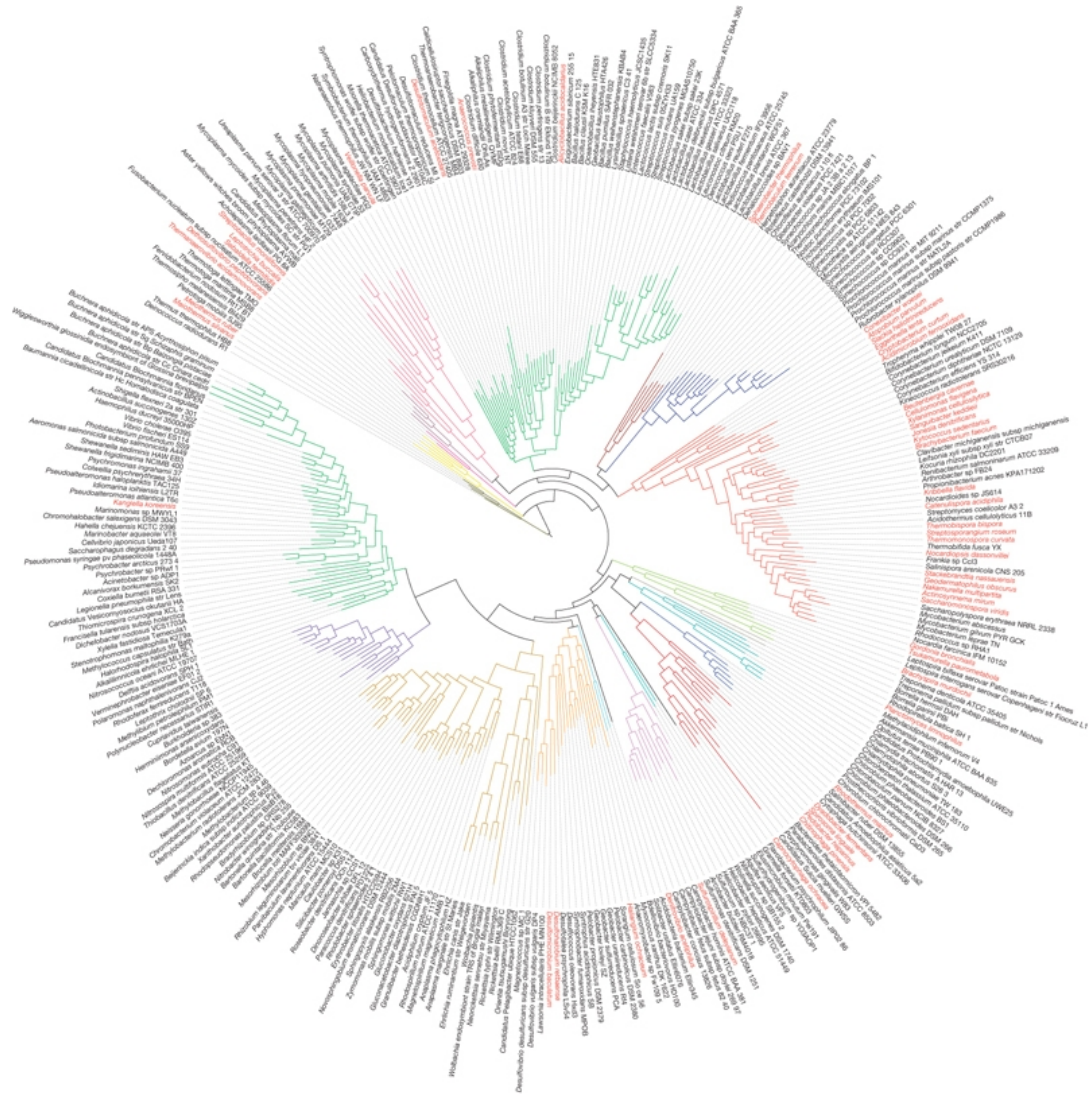
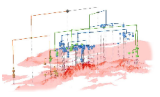
2 tem mais neste caso tam+#m3



## *Exercício 6:*

Abaixo, crie um exemplo hipotético usando qualquer topologia com 5 terminais e o número de caracteres que considerar suficientes para que você possa demonstrar as propriedades do enraizamento de diagramas não enraizados relacionadas a:

- a. identificação/definição de grupos monofiléticos.
- b. identificação/definição de grupos irmãos.
- c. ordenamento e polarização de caracteres.
- d. identificação/definição de autapomorfias.
- e. identificação/definição de sinapomorfias.
- f. identificação/definição de simplesiomorfias.
- g. identificação/definição de homoplasias.



*That is what it is all about!*