

Introdução a Cladística (Sistemática Filogenética)

Diogo Figueiredo 2001

Índice

Sistemática Filogenética	2
Introdução	2
Graus da Relação Filogenética	2
Homologia	2
Sinapomorfias	4
Plesiomorfia	4
Homoplasia	5
Convergência:	6
Paralelismo:	6
Reversão:	7
Definição de Relação de Parentesco	7
a) Relações genealógicas	7
b) Relações filogenéticas: espécies como ancestrais	7
c) Relações filogenéticas: taxas supraespecíficos como ancestrais	8
Caracteres	10
Tipos de caracteres	11
a) Caracteres dicotômicos ou binários	11
b) Caracteres multiestado	11
c) Séries de transformações	11
Ordenação dos caracteres	12
Determinação da polaridade de um caráter	12
Método direto:	12
Método indireto:	12
Método do grupo externo:	13
Método ontogenético	15
Métodos do cladismo e reconstrução filogenética	16
Parcimônia	17
CLADOGRAMAS E ÁRVORES	19
Princípios para a Elaboração de Árvores Filogenéticas	20
Congruências evolutivas	20
Construção das árvores filogenéticas - Esquema de argumentação	22
Metodologia básica da Sistemática Filogenética	25

Sistemática Filogenética

Introdução

A Sistemática Filogenética nasceu com a publicação, em 1966, da edição inglesa do livro de Hennig "Phylogenetic Systematics". Hennig procurou criar um método de forma a implementar os conceitos de Darwin- ancestral-descendente, ou seja, uma forma coerente de representar a filogenia. Hennig redefiniu o grupo monofilético e apresentou dois novos conceitos: apomorfia e plesiomorfia. De acordo com a Sistemática Filogenética, os grupos são sempre monofiléticos e baseados em sinapomorfias. Não são admitidos os grupos parafiléticos e polifiléticos.

A metodologia empregue na Sistemática Filogenética tem sofrido modificações, que estão na origem do aparecimento de correntes diferenciadas, sobretudo no que diz respeito à metodologia utilizada para a elaboração da filogenia. O corpo central da teoria de Hennig tem permanecido mais ou menos intacto em todas as novas correntes que têm surgido. As da ramificação Sistemática Hennigiana deram lugar ao que atualmente se conhece como: *Phylogenetics* em Wiley, 1981, Análise filogenética em Davis & Nixon, 1992, Taxonomia filogenética em Christoffersen, 1995) e à Sistemática Cladista, Cladismo o Cladística (cladismo estrutural em Christoffersen, 1995).

Começamos por apresentar alguns dos conceitos mais importantes associados à Sistemática Filogenética, entendida no seu sentido mais geral, ou seja, incluindo a Sistemática ou Taxonomia Hennigiana e o Cladismo (também denominado- Sistemática Cladística).

Graus da Relação Filogenética

Homologia

Caracteres homólogos são, segundo Ax (1987) caracteres que se em duas ou mais espécies retrocedermos até à espécie troncal são o mesmo caráter. Podem ter surgido da espécie troncal sem ou com transformações evolutivas. A definição original de homologia foi dada por Owen (1848): Homólogo é o mesmo órgão em diferentes animais, apresentando com variedade de formas e funções.

A definição de Owen apesar de vaga na sua formulação faz já referência a órgãos em diferentes animais que são equivalentes por terem tido uma origem comum, como por exemplo, as patas de todos os quadrúpedes, as asas das aves com as mãos humanas, o pêlo dos mamíferos com as penas das aves, etc.

As homologias são a base de trabalho em sistemática filogenética. Porém, se a condição para o estabelecimento de homologias é o conhecimento da filogenia, chegamos a um argumento circular. A única forma de evitar esta situação é estabelecer hipóteses sobre homologias, confrontando-as posteriormente com o estabelecimento da filogenia.

- Para o reconhecimento de homologias é possível formular hipóteses mediante os denominados critérios de Remane (1952)

- Critério de posição. A homologia revela-se quando um caráter tem a mesma posição em complexos de caracteres compatíveis.
- Critério de qualidade especial. Estruturas similares podem ser consideradas homólogas quando são concordantes em numerosos caracteres particulares.
- Critério de continuidade. Estruturas não similares e estruturas com posicionamento diferente podem ser homólogas no caso de existirem formas de transição entre elas. As formas intermédias podem ocorrer durante a ontogênese.

Estes critérios apenas sugerem formas de procurar uma determinada direção das similitudes, que serão a base para conexões entre os caracteres que se suspeitam que sejam homólogos.

O princípio de parcimônia requer que, caráter por caráter, se aceite a hipótese de uma conexão homóloga. Apenas as incompatibilidades podem forçar a adotar hipóteses de não-homologia para caracteres similares ou concordantes. Este é o denominado Princípio auxiliar de Hennig: Se não se tem evidência do contrário assume-se que os caracteres são homólogos; a origem por convergência não deve ser assumida a priori. Ex: Segmentação das antenas versus antenas anelares nos insetos

Nos Entognatha (*Collembola*, *Protura*, *Diplura*) as antenas consistem em segmentos uniformes, a musculatura estende-se desde o primeiro segmento até ao penúltimo; o último não tem musculatura. Nos Ectognatha (*Archaeognatha*, *Zygentoma* e *Pterygota*) a antena é anelada e formada por um escapo, pedicelo e o flagelo; apenas o escapo possui musculatura. Este fato leva-nos a estabelecer a hipótese de que o flagelo dos Ectognatha é homólogo do último segmento das antenas dos Entognatha.

O termo homologia não se estende à ausência primária de um órgão. A compartilha de uma ausência é uma simplesiomorfia e não homologia. A ausência de asas nos Cnidários e nos Crustáceos não é uma característica homóloga, mas sim uma simplesiomorfia (um caráter primitivo). Porém, a ausência de asas nas pulgas é uma homologia, uma vez que as posições relativas das asas são identificáveis.

Alomorfia

Num caráter que evolui numa determinada direção, a forma primitiva denomina-se plesiomorfia e a novidade evolutiva é a apomorfia. O conceito de apomorfia é o mesmo de novidade evolutiva. As novidades evolutivas (apomorfias) que interessam são apenas aquelas que se encontram fixas geneticamente e por outro lado são comuns a toda a espécie ou monofilo estudado. Se as apomorfias não se encontram fixas podemos estar perante possíveis fenômenos de especiação ou cladogênese (subespécies). Estes devem ser tratados com uma atenção especial.

Autapomorfia

Os caracteres apomórficos, característicos de um grupo monofilético e presentes exclusivamente nesse grupo, denominam-se caracteres autapomórficos de um grupo monofilético (Hennig, 1966)

As autapomorfias são, portanto, apomorfias que pertencem de forma exclusiva a um grupo monofilético. O estabelecimento da monofilia de um grupo pode reduzir-se a encontrar as autapomorfias que os definem como tal. Por exemplo, o monofiletismo da ordem Collembola é comprovado pelas seguintes autapomorfias:

- 1 Redução do abdômen a 6 segmentos
- 2 Ausência da articulação tíbio-tarsal
- 3 Palpo maxilar reduzido a 1 segmento
- 4 Sistema nervoso unicamente com 3 gânglios torácicos já que todos os gânglios abdominais fundem-se com o gânglio metatorácico
- 5 Redução completa do sistema traqueal
- 6 Coxitos dos 3 pares de apêndices estão fundidos juntos medianamente formando a sincoxa.

Sinapomorfias

A presença de caracteres apomórficos em várias espécies denomina-se sinapomorfias (Hennig, 1966). Por sinapomorfias entende-se que seja uma apomorfia compartilhada por um grupo monofilético.

Na realidade, apomorfia, autapomorfia e simplesiomorfia fazem referência às mesmas novidades evolutivas. Uma apomorfia de um monofilo pode ser considerada uma sinapomorfias para uma parte desse monofilo ou uma autapomorfia para o monofilo completo. A diferença entre os conceitos está na ênfase colocada na pertinência da apomorfia.

Plesiomorfia

De um par de homólogos, o caráter plesiomórfico é o caráter que surge no tempo em primeiro lugar e que dá lugar a outro, apomórfico. Um caráter plesiomórfico, tal como um caráter apomórfico, é apenas relativo a um determinado nível. Assim, um caráter pode dar lugar a um apomórfico a' e este, por sua vez, produzir outro a'' . Desta forma a' é apomórfico relativamente a a e plesiomórfico relativamente a a'' (Fig. 1).

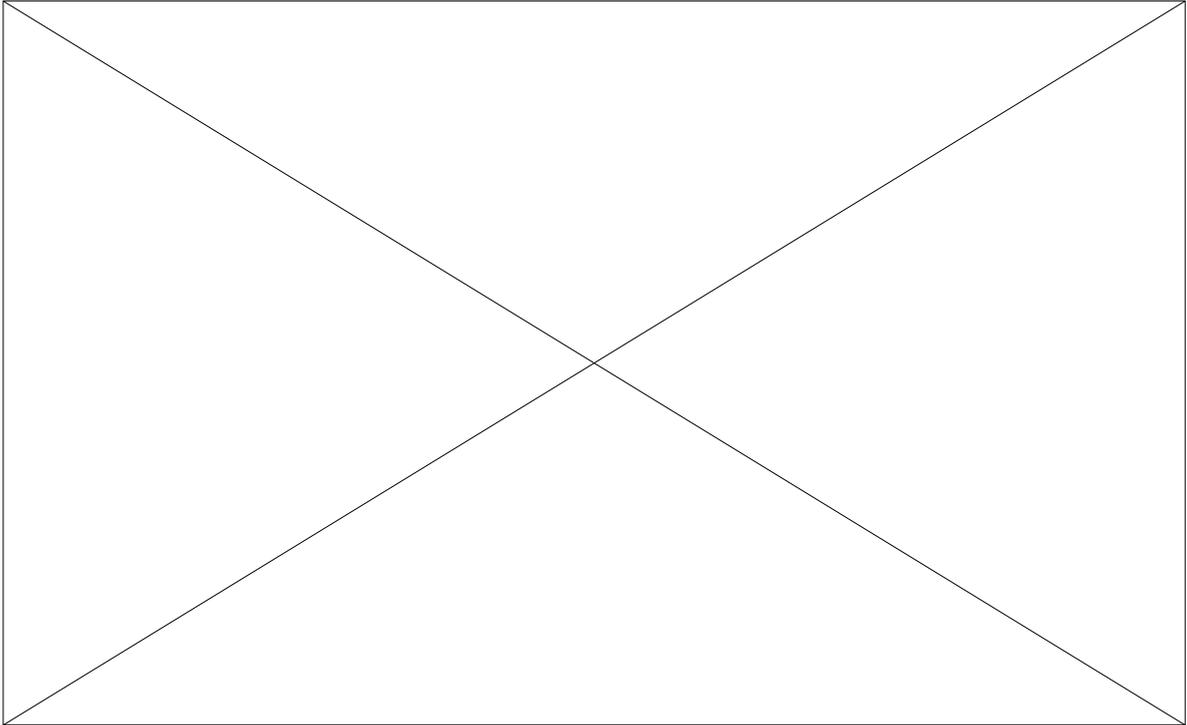


Figura 1. O caráter *a* é uma apomorfia ou sinapomorfias para A(BC), porém é uma plesiomorfia para (C). *a'* é uma autapomorfia para (BC).

Homoplasia

O termo homoplasia é o oposto de homologia. A homoplasia diz respeito a caracteres que não correspondem ao mesmo caráter quando se retrocede até à espécie troncal comum.

"Uma semelhança entre grupos de espécies monofiléticas ou espécies evolutivas relativamente a um caráter que estava ausente na sua última espécie troncal comum e previamente desenvolvido, de forma independente, nas linhas das unidades após a sua separação"

A idéia de homoplasia é evolutiva, com efeito, se dois órgãos que em principio pareciam relacionados filogeneticamente se verifica depois a espécie troncal de ambos não os possuía, estes órgãos não são homólogos.

O termo homoplasia é sinônimo de analogia que foi descrito por Owen (1843): "Análogo. Uma parte ou um órgão de um animal que tem a mesma função que outra parte ou órgão num animal diferente"

Podemos distinguir três formas diferentes de homoplasia: convergência, paralelismo e reversão.

Convergência:

Os caracteres convergentes são similares na estrutura e função, porém surgiram de forma independente como resultado de adaptações semelhantes entre espécies diferentes. A convergência tem origem caracteres ancestrais diferentes. Por exemplo, o lobo europeu (*Canis lupus*, Linnaeus 1758) e o lobo de Tasmânia (*Thylacinus cynocephalus*) são muito semelhantes, mas estão muito afastados filogeneticamente. O lobo de Tasmânia é um marsupial, enquanto o lobo europeu é um placentário. É um caso de convergência morfológica devido a um sistema de vida semelhante, com as mesmas necessidades de adaptação.

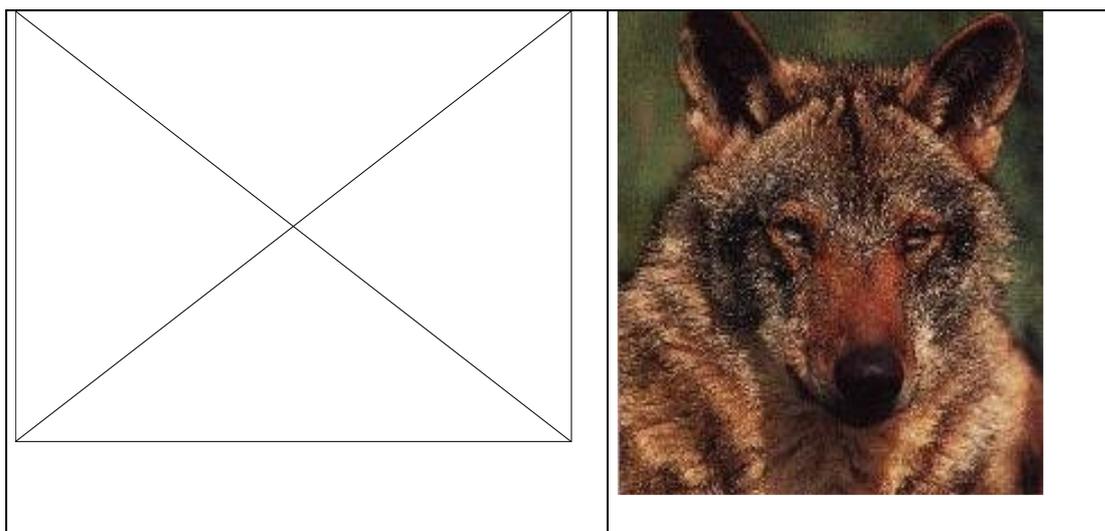


Fig. 2- Lobo da Tasmânia (placentário) e Lobo Ibérico

Outro exemplo de convergência é a ausência de patas nas serpentes e em alguns lagartos como *Anguis fragilis* Linnaeus 1758. As asas de um inseto e as de uma ave são convergentes; a sua função é a mesma, mas a sua história evolutiva é diferente. Se a convergência ocorre em grupos próximos então se trata de paralelismo. As aranhas terrestres e os artrópodes com traquéias têm órgãos excretores semelhantes, estão situados entre o intestino médio e o reto na cavidade corporal- Tubos de Malpighi em aranhas, miriápodes e insetos. As aranhas e os Xifosuros pertencem ao *taxon* Chelicerata. Os insetos e miriápodes e os crustáceos formam o *taxon* Mandibulata. Nem os xifosuros nem os mandibulados apresentam tubos de Malpighi.

Paralelismo:

É uma semelhança adquirida de forma independente em distintos *taxa*: um mesmo estado apomórfico é adquirido em vários níveis de forma independente a partir de um mesmo caráter ancestral. A diferença entre paralelismo e a convergência é mais teórica que real. No primeiro caso trata-se do mesmo órgão que por caminhos diferentes deu lugar a estruturas semelhantes, no segundo, dois órgãos diferentes dão origem a estruturas semelhantes.

Por exemplo, a asa de um morcego e a asa de uma ave têm origem no mesmo órgão, que, de forma independente, sofreu transformações que conduziram a estruturas de voo.

Reversão:

Dentro de uma série de transformações de um caráter é o retorno a um estado morfológico parecido a um dos precedentes. Isto pode dar lugar a falsas interpretações já que pode ser considerado um caráter primitivo, mas, na realidade, é um caráter avançado. Por exemplo, a perda secundária da capacidade de voo de alguma aves como a avestruz. Em geral, entram nesta categoria todas as reversões evolutivas.

Definição de Relação de Parentesco

a) Relações genealógicas

As relações genealógicas fazem referência às conexões entre indivíduos e gerações no interior das espécies. Há vários tipos:

- **Reprodução uniparental:** Um simples indivíduo é o antecessor da geração seguinte, não há conexões horizontais, são todas verticais.
- **Reprodução biparental:** Dois indivíduos são os antecessores da geração seguinte. Há uma conexão vertical e horizontal. As relações genealógicas são reticulares pelo que não é aplicável o conceito de monofilia, tal como se entende ao nível específico.

Este tipo de relações não está incluído na análise filogenética. A filogenética apenas estuda os grupos monofiléticos, mais concretamente as unidades sobre as quais atual a evolução: as espécies. A reprodução uniparental tem interesse para a Sistemática Filogenética apenas do ponto de vista da formação de novas espécies - especiação.

b) Relações filogenéticas: espécies como ancestrais

Basicamente podemos distinguir dois tipos de especiação:

- **Bifurcação:** no processo de especiação uma espécie é a antecessora (espécie troncal) e as conexões são verticais; trata-se de uma estrutura hierárquica como na reprodução uniparental.
- **Hibridação:** uma comunidade descende de duas porções parciais de espécies troncais. A hibridação deve ser considerada como um processo subordinado de especiação, que só se pode formar quando depois de estabelecido um sistema hierárquico de espécies por bifurcação.

Os ancestrais considerados pela sistemática filogenética correspondem unicamente ao tipo específico, ou seja, uma espécie é a que dá lugar a outras, já que a evolução atual unicamente a este nível.

c) Relações filogenéticas: taxas supraespecíficas como ancestrais

Os "Thecodontia" (Ordem) são apontados como o grupo de espécies a partir das quais se formaram os Dinossauros, Crocodilos e as Aves. Isto está em contradição com os conceitos atrás referidos sobre especiação, já que uma espécie só pode surgir de outra e não de um grupo de espécies.

Esta forma de apresentar o problema é um artefato, ou melhor, uma aproximação à realidade já que de uma das populações de uma espécie de "Thecodontia" terá dado lugar às aves e outra aos Crocodilos. O conceito de taxon supraespecífico como antecessor não poderá corresponder à realidade.

Uma das mais importantes contribuições de Hennig foi a forma precisa como definiu a relação biológica de parentesco e como essa relação pode ser identificada. O conceito de parentesco é relativo e pode ser representado pela fig.1

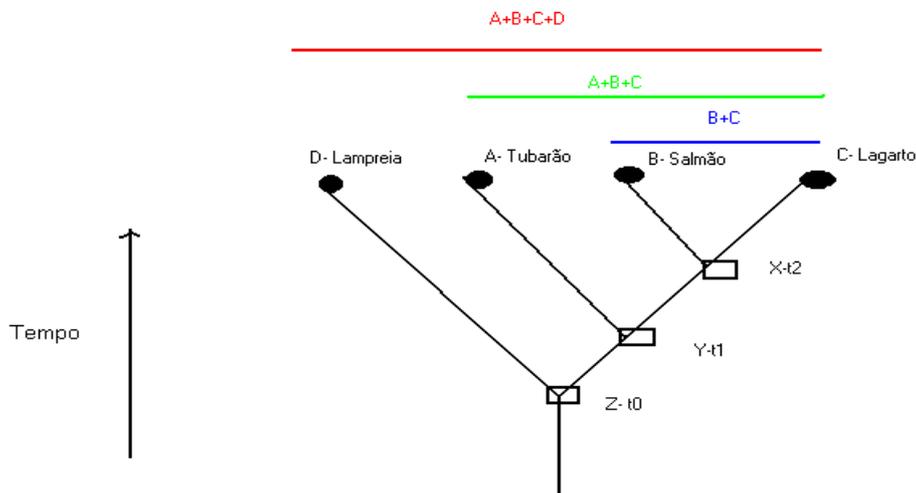


Fig. 1- Conceito de parentesco de acordo com Hennig. Por exemplo, a lagarto e o salmão estão mais próximos um do outro, do que relativamente ao tubarão, porque compartilham o mesmo ancestral, X, (que viveu no tempo t2) (in Kitching et al., 1998)

Considerando três taxa, o salmão e o lagarto estão mais próximos um do outro, do que relativamente ao tubarão. O salmão e o lagarto compartilham o mesmo ancestral (X), que por sua vez não é partilhado pelo tubarão, nem por qualquer outro taxon. Por sua vez, o tubarão está mais próximo do grupo salmão+lagarto, porque partilham o mesmo ancestral (Y). O salmão e o lagarto denominam-se grupos-irmãos, enquanto o tubarão é um grupo-irmão do grupo combinado salmão+lagarto.

O objetivo da análise cladística hierarquizar grupos-irmão e expressar esta hierarquização sob a forma de diagramas de ramificação, os denominados cladogramas, para fazer referência ao fato de representarem unidades genealógicas ou cladas. Trata-se de esquema dicotômico que representa uma hipótese sobre as relações filogenéticas entre várias taxa. Os cladogramas não refletem o grau de divergência. Cada nó de ramificação é definido por uma ou várias sinapomorfias.

Os grupos-irmãos são estudados através da análise de caracteres. Estes caracteres podem ser de diferentes origens (ecológicos, moleculares, morfológicos, etc.). Todavia, a análise cladística implica que todos os caracteres sejam transformados em variáveis discretas.

Relativamente ao grau de parentesco, Hennig identificou a existência de três tipos de grupos, conhecidos com base na relação ancestral-descendente. Na fig. 2 podem reconhecer-se esses três tipos de grupos: monofilético, parafilético e polifilético definidos em termos da distribuição dos caracteres.

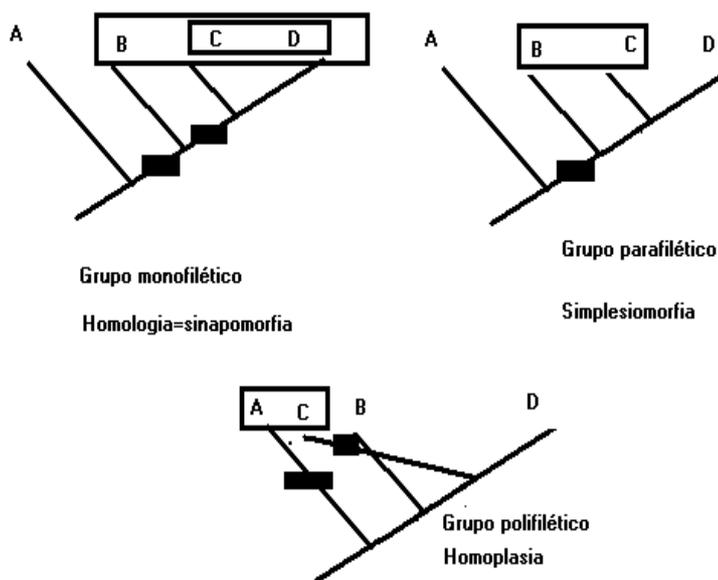


Fig. 2- Distribuição dos caracteres nos grupos monofilético, parafilético e polifilético (in Kitching et al., 1998)

Os grupos monofiléticos podem ser reconhecidos através de homologias, enquanto os grupos parafiléticos através identificados através de simplesiomorfias, que correspondem a um nível mais inclusivo na hierarquia. Os grupos polifiléticos são reconhecidos através da distribuição de caracteres homoplásticos.

Caracteres

A análise filogenética baseia-se no estudo de determinados caracteres que se supõem importantes para a evolução dos grupos taxonômicos. É com base nestes caracteres que será possível estabelecer as relações filogenéticas, tendo em conta diferentes graus ou estados evolutivos observados entre eles.

A Sistemática filogenética define caráter como sendo "um atributo particular que pode assumir duas ou mais formas diferentes ou estados de caráter" (Platnick, 1979).

Hennig faz a distinção entre dois tipos de caracteres, ou estados de caráter. Esta distinção depende da sua localização na história filogenética do grupo. O caráter ou estado que está presente no ancestral morfotipo é denominado "plesiomórfico" (próximo da morfologia ancestral) e o caráter derivado ou estado é denominado "apomórfico" (afastado da morfologia ancestral). Estes termos são termos relativos, ou seja, relativos a um determinado problema taxonômico ou sistemático. Na fig. 3, o caráter "a" é plesiomórfico e "a' " é apomórfico. Presume-se que o estado "a" esteve presente no morfotipo ancestral e reapareceu no taxon B. Em (B) "a' " é apomórfico relativamente a "a", mas plesiomórfico relativamente a "a' ".

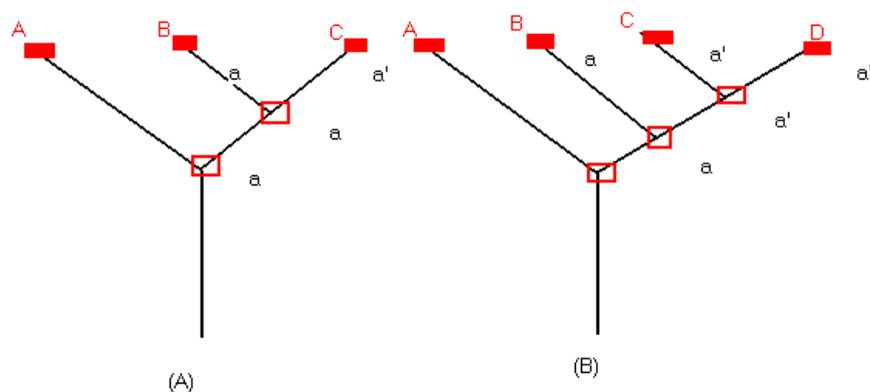


Fig. 3- Plesiomorfia e apomorfia são termos relativos. (A) estado de caráter "a" é plesiomórfico e "a' " é apomórfico. (B) O estado de caráter "a' " é apomórfico relativamente a "a", mas é plesiomórfico relativamente a "a' " (in Kitching et al., 1998).

Os caracteres podem ser discretos ou contínuos. Por exemplo, a presença de 12 artículos na antena de um inseto ou a sua ausência é um caráter discreto. O comprimento dessa mesma antena é um caráter contínuo. O maior problema que apresentam estes caracteres é o seu significado filogenético; estes caracteres devem ser codificados em estados discretos.

Os programas de análise filogenética utilizam, praticamente sem exceção, caracteres discretos, pelo que os caracteres de tipo contínuo deverão ser transformados em discretos.

O principal problema que apresentam os caracteres é o seu significado filogenético e o modo como devem ser codificados em estados discretos.

Os estados de um caráter são valores específicos que um caráter pode assumir num determinado *taxon* ou em uma seqüência. Normalmente representam-se por 0 e 1, no caso dos caracteres dicotômicos e 0,1,2,... para as séries de transformação.

Tipos de caracteres

a) *Caracteres dicotômicos ou binários*

Este tipo de caracteres consta de dois únicos estados, que normalmente se representam com 0 e 1; estes valores por si só não significam nada em especial. Por exemplo, nos Metazoários podemos considerar o caráter sobre a presença de células nervosas. O filo Porifera (Esponjas) não possui este caráter, mas os restantes metazoários possuem. Podemos assim assinalar a ausência de células nervosas com 0 e a presença com 1. Os caracteres dicotômicos podem seguir o caminho evolutivo 0→1 ou 1→0.

b) *Caracteres multiestado*

São caracteres que podem apresentar mais que dois estados; podem-se codificar mediante a atribuição de números inteiros: 0,1,2. Tomando como exemplo as cores da cabeça de um inseto:

Caráter: *cor da cabeça*
vermelho- 0
amarelo- 1
negro- 2

Os caracteres podem estar ordenados ou desordenados. Neste caso, o caminho evolutivo, no caso de um caráter com três estados, pode ser:

0→1, 0→2	0→1→2
1→0, 1→2	1→0→2
2→0, 2→1	1→2→0
	2→0→1
	2→1→0

c) *Séries de transformações*

É semelhante aos caracteres multiestado, porém faz referência a um caráter que pode sofrer uma transformação mais ou menos contínua desde um estado a outro. Por exemplo, o número de estames poderia ter sofrido o seguinte incremento: 1 estame, 2 estames, 3 estames, etc. Assim, um órgão aumenta progressivamente o seu tamanho.

Ordenação dos caracteres

Os caracteres podem ser ordenados de forma a poder estabelecer filogenia. A ordenação indica-nos a precedência dos caracteres: 0, 1, 2 (o 0 está sempre seguido ou precedido pelo 1 e o 1 sempre é seguido ou precedido pelo 0; e o 2 é sempre precedido do 1).

A polarização indica-nos a direção da mudança, no exemplo anterior poderia ser:

0 → 1 → 2

Determinação da polaridade de um carácter

A polaridade pode determinar-se de dois modos:

Método direto: Por determinação independente através do método ontogênico, estratigráfico, entre outros.

Método indireto: *Recorrendo ao grupo externo.*

A determinação da polaridade dos caracteres é especialmente importante na detecção dos caracteres primitivos e derivados. A codificação binária 0 a 1, indica que 0 é estado primitivo de um carácter e que dele deriva 1.

Por exemplo, a perda de pelo denso do corpo do Homem (1) é um carácter derivado presença do mesmo na Ordem dos Primatas (0).

Uma má polarização dos caracteres conduz a uma filogenia sem qualquer significado. A polarização dos caracteres permite determinar a raiz da árvore (árvore dirigida) (fig. 1). A raiz é o nó a partir do qual têm origem todos os terminais. Metodologicamente pode-se seguir o caminho inverso, primeiro determina-se a raiz da árvore, por exemplo, mediante o método do grupo externo, e uma vez dirigida, estabelece-se a polaridade dos caracteres.

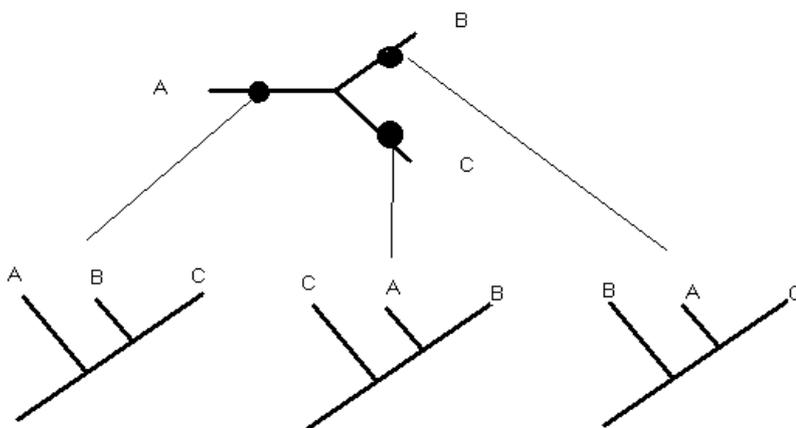


Figura 1. Uma rede (árvore não dirigida) pode dar origem a 3 árvore filogenéticas, segundo o lugar em que se coloca a raiz.

Uma árvore sem raiz é uma rede que não permite conhecer a história evolutiva dos terminais, uma vez que não é possível reconhecerem-se os grupos monofiléticos, ou seja, os grupos irmãos.

Método do grupo externo: Método indireto.

Este método foi definido por Wartous & Wheeler (1981) do seguinte modo: "Para um determinado caráter com dois ou mais estados dentro do grupo, o estado que ocorre simultaneamente num grupo próximo, assume-se que é o estado plesiomórfico".

É preferível que o grupo externo seja um grupo "irmão" do grupo interno, porém como esta condição conduz a uma situação sem sentido, em que para estabelecer a filogenia de um grupo deveria conhecer toda a filogenia do resto dos cladas de ordem superior, recomenda-se que seja um grupo filogeneticamente próximo (Forey et al., 1992).

Ax (1987) sobre o grupo externo afirma: "Se uma característica ocorre "em alternativa" num suposto grupo de espécies monofiléticas, então o estado da característica que também ocorre no grupo externo é provavelmente a plesiomórfica. O grupo externo não é necessário que seja um grupo irmão do grupo interno nem que seja um monofilo. É suficiente se os organismos do grupo externo possuem uma das características alternativas do grupo interno.

No caso do estudo das espécies de um gênero, o grupo externo pode ser um gênero afim, pertencente à mesma família ou subfamília. No caso de uma família, o grupo externo podem ser espécies de outra família pertencentes à mesma ordem.

Quando o estado de carácter se encontra no grupo externo, segundo Wartrous & Wheeler (1981), é considerado plesiomórfico e o do grupo interno é apomórfico. Desta forma, por exemplo, estudando os insetos Pterygota (com asas), podemos utilizar como grupo externo os insetos que tradicionalmente se designam Apteriyotas (sem asas).

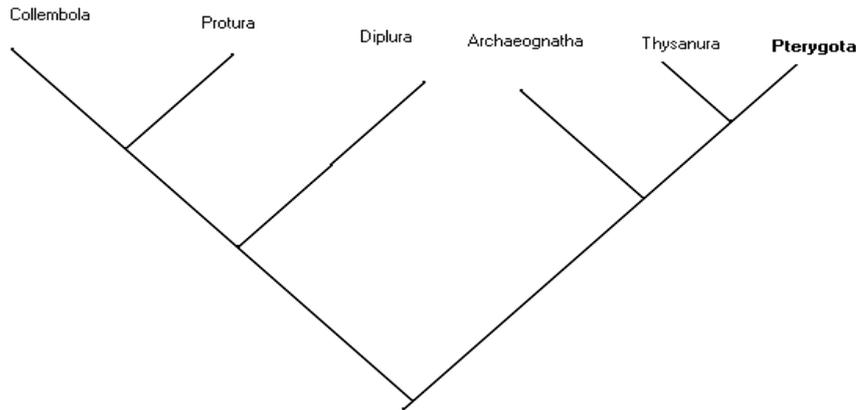


Figura 2. Para estudar a filogenia interna de Pterygota pode utilizar-se como grupo externo os restantes Hexapodos (Apteriyotas)

A presença de asas é exclusiva dos Pterygota, pelo que se pode supor que as asas são uma condição derivada do estado mais primitivo relativamente ao que não tem asas. Este é o único método admitido claramente pelo cladismo.

Monofiletismo do grupo interno (ingroup)(fig. 3)

Quando se estuda o monofiletismo do grupo interno não pode usar-se apenas o grupo externo, já que os caracteres que se procuram são autapomorfias do grupo interno e, portanto, plesiomorfias para cada um dos taxa terminais. A presença de um determinado estado no grupo externo não assegura que este seja uma plesiomorfia, já que pode ser uma autapomorfia (*) do mesmo. Como já foi atrás referido autapomorfias são apomorfias que pertencem de forma exclusiva a um grupo monofilético. O estabelecimento da monofilia de um grupo reduz-se a encontrar autapomorfias que o definem como tal.

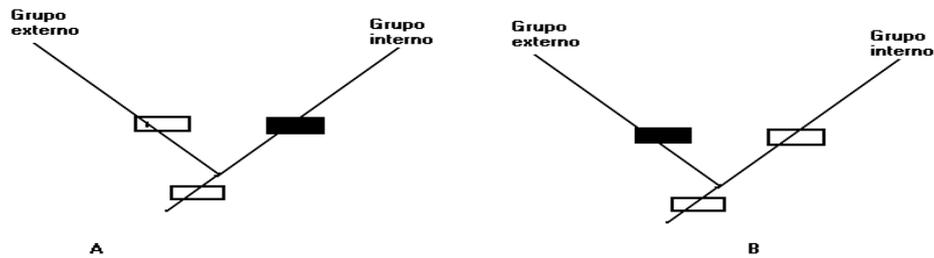


Figura 3. Um grupo externo não assegura que um caráter que este presente em todo o grupo interno seja apomórfico ou plesiomórfico. A alomorfia do grupo interno em A não se pode diferenciar da plesiomorfia do mesmo em B.

Método ontogenético. Método direto.

Se duas espécies, A e B, têm dois caracteres x e y, a este nível não é possível tomar nenhuma decisão sobre qual é mais primitivo. Se no estudo da ontogenia de A e B, se observa que os embriões de ambas as espécies possuem o caráter x, porém durante o desenvolvimento ontogenético, na espécie B, o caráter x se transforma em y, então podemos afirmar que x é mais primitivo que y.

Ax (1987) define este método do seguinte modo: "se no interior de um suposto grupo monofilético o estado de caráter ocorre só na ontogenia de certas espécies, porém também nos adultos de outro, então é provável que seja o estado plesiomórfico do caráter. Nos cetáceos, os *Odontocei* (cachalote) têm dentes e os *Mysticets* (baleias) não. Nestes últimos a presença de dentes ocorre só durante a ontogenia. As baleias têm dentes que são reabsorvidos totalmente durante o crescimento. Assim, aparentemente, a presença de dentes é mais primitiva que a sua ausência.

No *taxon* Hominidae, os orangotangos têm 9 ossos carpais, enquanto o homem e o gorila e o macaco têm 8. Durante a ontogenia destas três espécies aparecem 9 ossos, porém os dois centrais fundem-se e ficam apenas 8.

Comparação com a linha troncal do taxon

Num suposto grupo monofilético de espécies, se um atributo ocorre sob a forma de alternativas, então, a alternativa também presente na linha troncal do *taxon* é provavelmente a plesiomórfica. Isto significa que os caracteres ou estados de caracteres também presentes nas espécies fósseis são interpretados como primitivos e os que estão presentes nas espécies atuais como derivados.

A comparação com a linha troncal pode suprir a ausência de um grupo externo. Na análise da distribuição dos caracteres é importante a dimensão temporal, sobretudo quando se pretende seqüenciar as mudanças evolutivas.

Todavia, a seqüência de fósseis não demonstra automaticamente a passagem de um caráter primitivo a derivado. Os fósseis mais antigos podem conduzir a estados derivados de um determinado atributo, enquanto os mais recentes podem reter a alternativa primitiva.

Métodos do cladismo e reconstrução filogenética

Os grupos-irmãos são reconhecidos pela identificação de caracteres apomórficos, inferindo que eles tiveram origem o seu mais recente ancestral comum. Esta partilha de apomorfias, ou sinapomorfias, pode corresponder a homologias evolutivas, isto é, a estruturas herdadas do ancestral comum mais recente. Na fig. 4, os caracteres 3 e 4 são sinapomorfias, sugerindo que o lagarto e o salmão partilham um único ancestral "X". De acordo com o cladograma, os caracteres 3 e 4 surgiram no ancestral "X" e foram posteriormente herdados tanto pelo salmão como pelo lagarto.

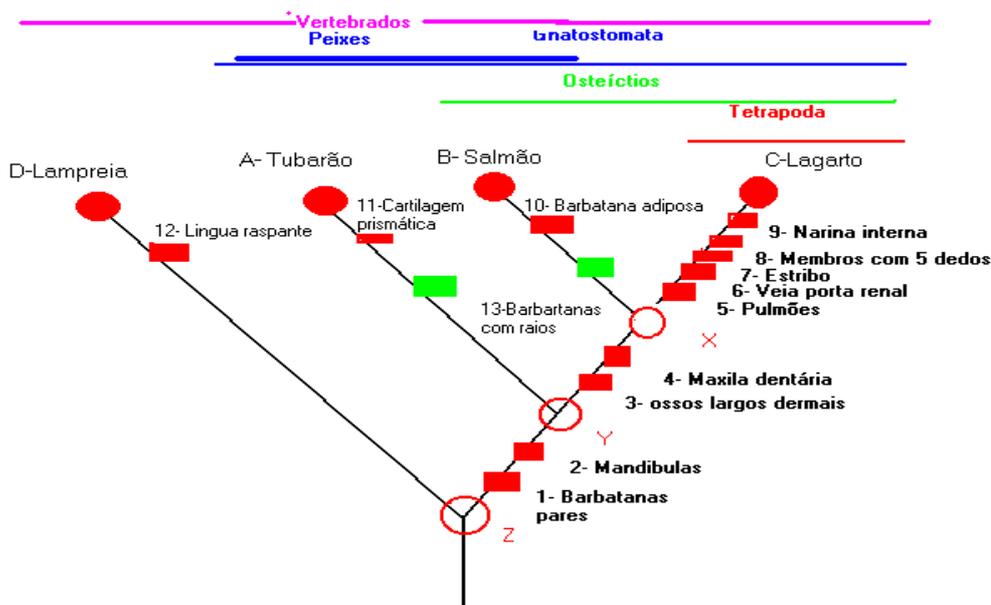


Fig. 4- Cladograma para a lampreia, tubarão, salmão e lagarto. Os grupo monofiléticos foram estabelecidos com base em sinapomorfias (caracteres 1-4), enquanto as autapomorfias (caracteres 5-12) definem os taxa terminais. O caráter 13 entra em conflito com esta hipótese de parentesco, sugerindo uma relação entre o tubarão e o salmão (in Kitching et al., 1998).

A partilha dos caracteres 1 e 2 pelo salmão e o lagarto não implica a existência de um único ancestral comum, porque estes atributos estão também presentes no tubarão. As partilha de caracteres primitivos (simplesiomorfias) são caracteres herdados de um ancestral remoto e como tal é irrelevante para o problema do parentesco, neste caso entre o salmão e o lagarto. Contudo, ao nível do parentesco entre os três taxa (tubarão, salmão e lagarto), os caracteres 1 e 2 são relevantes. A este nível são sinapomorfias, sugerindo que estes três taxas foram um grupo com um ancestral comum, Y.

A sinapomorfias e a simplesiomorfia descrevem o estatuto dos caracteres relativamente a um problema particular. Por exemplo, os caracteres 3 e 4 são

sinapomorfias quando se estuda a relação de parentesco entre o salmão, o lagarto e o tubarão, mas são simplesiomorfias se o problema envolver diferentes espécies de lagartos ou diferentes espécies de salmões.

Henning reconhece um terceiro tipo de caráter, que corresponde aos caracteres que são únicos para uma dada espécie ou um grupo, como por exemplo, os caracteres 5-9 no lagarto, 10 no salmão, 11 no tubarão e 12 na lampreia. Estes caracteres são denominados autapomorfias e na fig. 4 definem os taxa terminais A-D.

Os caracteres usados para determinar os parentescos são caracteres apomórficos ou estados de caráter e isto implica a aceitação da teoria da transformação (ausência-presença, ou a condição a-a').

Parcimônia

O Princípio da parcimônia é uma regra científica que postula "que se existem duas respostas a um problema ou a uma questão, então a mais simples das duas é a mais correta. Na Sistemática Filogenética (Cladística) a reconstrução filogenética que requer menos "passos evolutivos" é mais parcimoniosa que outra que requer mais "passos".

A análise cladística ordena as sinapomorfias de modo a obter uma classificação hierárquica (árvores) dos taxa terminais em estudo, recorrendo, sempre, à "via mais simples", ou seja, baseando-se no princípio da parcimônia.

Na fig. 4, para a grande maioria dos caracteres, assume-se que cada um deles surgiu uma única vez na história evolutiva daqueles grupos e foi retido por todos os descendentes. Todavia, os dados disponíveis nem sempre sugerem a formação dos mesmos agrupamentos. Por exemplo, na fig. 4, o caráter 13 é apenas compartilhado pelo tubarão e o salmão, sugerido um agrupamento tubarão+salmão (que representa o tradicional grupo lineano- Peixes). Porque razão a análise cladística sugere outra forma de agrupar?(fig.4).

Podem ser consideradas duas alternativas. Na fig. 5 (a) é reconhecido o grupo Peixes (tubarão + salmão) baseado numa sinapomorfias, o caráter 13. Em contrapartida, o cladograma da fig 5 (b) reconhece o grupo Osteichthyes (salmão + lagarto), com base em duas sinapomorfias (caracteres 3 e 4). No segundo cladograma o caráter 13 é considerado homoplástico. De acordo com a Sistemática Filogenética este cladograma é o mais correto, relativamente ao anterior, porque é mais parcimonioso. O caráter 13 pode continuar uma sinapomorfias, mas a um nível mais inclusivo.

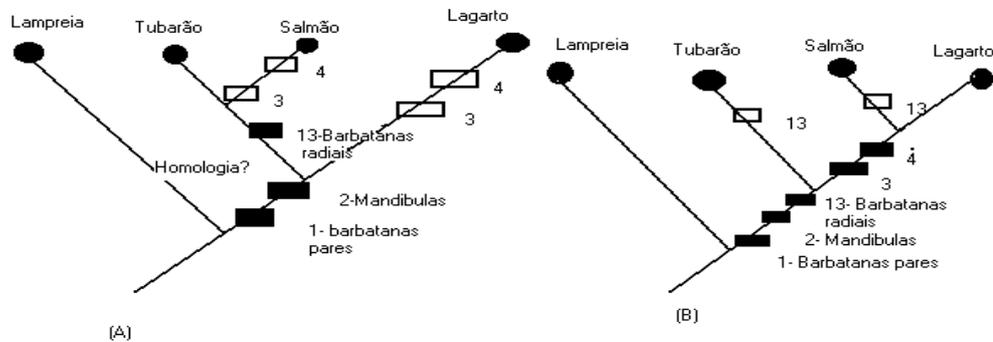


Fig. 5- Uso da parcimônia na escolha entre duas hipóteses de parentesco (in Kitching et al., 1998).

A parcimônia é fundamental na análise cladística. Na matriz da tabela I representa-se a distribuição de 6 caracteres em 4 taxa. O taxon A, ao contrário dos outros três taxa, não apresenta caracteres apomórficos. Os caracteres 2 e 4 são autapomorfias, uma vez que cada um deles apenas está presente num único taxa (2-B e 4-C). Os caracteres 1, 3, 5 e 6 estão presentes em mais de um taxon.

Tabela I-Distribuição de 6 caracteres em 4 Taxa.Os caracteres Plesiomórficos são apresentados por c e os apomórficos por < (in Kitching et al., 1998).

	Caracteres					
Taxa	1	2	3	4	5	6
A	c	c	c	c	c	c
B	<	<	c	c	c	<
C	<	c	<	<	<	<
D	<	c	<	c	<	c

Uma vez que três taxa apresentam informação "potencialmente informativa", existem três vias através das quais se podem arrumar os taxa de forma dicotômica (Fig. 6, b, c e d). Ao colocar-se cada um dos caracteres, de acordo com os grupos que eles especificam, em cada um dos possíveis cladogramas (Fig. 6 e, f e g), obtêm-se três resultados diferentes. No cladograma (e), apenas um caráter não aparece uma única vez- caráter 6. Nesta solução, assume-se que o caráter 6 surge em duas ocasiões- uma no taxon B e outra no taxon C, que não são grupos irmão. Nos outros dois cladogramas (f) e (g) assume-se que dois ou mais caracteres tenham surgido na história evolutiva em mais de duas ocasiões. Assim, é a solução (e) aquela em que a distribuição de caracteres é feita de forma mais econômica- mais parcimoniosa.

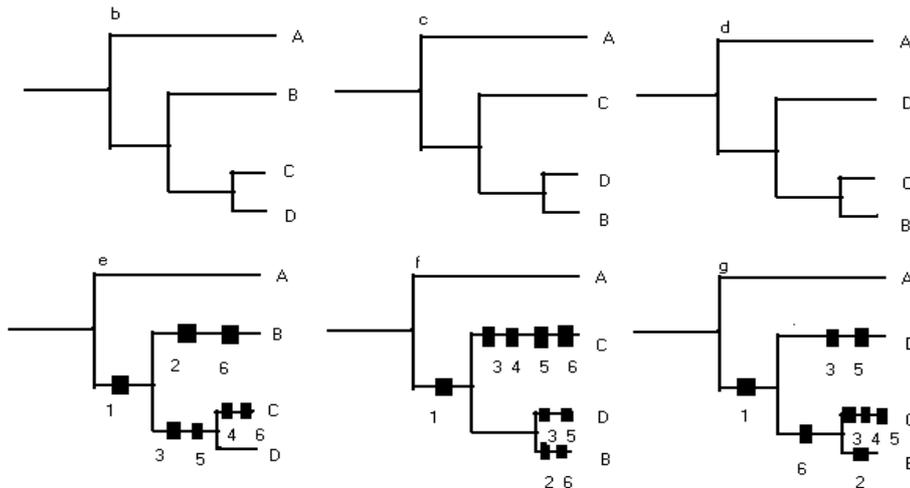


Fig. 6- Demonstração da parcimônia relativamente à análise da distribuição dos caracteres (in Kitching et al., 1998).

A distribuição de caracteres pode também ser analisada em função de "passos" do cladograma. Na fig. 6 o número de passos representa o número de vezes que o caráter foi "adquirido". No cladograma (e) existem 7 "passos". Nos outros dois o número de "passos" representa mais custos, 9 e 8 passos, respectivamente. Todavia, esta idéia de "passos" pode não ser a mais correta, porque um único caráter pode surgir num determinado ponto do cladograma, voltar a aparecer noutro ponto. Por exemplo, uma outra explicação relativamente ao caráter 6 no cladograma (e) é que ele foi adquirido pelos taxa B+C+D e posterior "perdido" pelo taxon D. Neste exemplo, "ganhar" ou "perder" é considerado também um "passo". Neste exemplo, estas mudanças correspondem a dois passos.

Na Sistemática Filogenética a solução mais parcimoniosa dá origem ao cladograma ótimo, enquanto as outras possibilidades de cladogramas são consideradas as soluções sub-ótimas.

É possível existirem duas ou mais soluções igualmente parcimoniosas para um determinado conjunto de caracteres. Nestes casos é preferível aceitar uma das soluções com base num outro critério, como por ex. informações paleontológicas ou atribuindo a um caráter um peso diferente relativamente a outro.

CLADOGRAMAS E ÁRVORES

Cladogramas (a)

Trata-se de um esquema dicotômico que representa uma hipótese sobre as relações filogenéticas de vários taxos (fig. 9). Constrói-se **com base nos pressupostos da análise cladística**. Os cladogramas não refletem os grau de divergência. Cada um dos nós é definido por uma ou várias sinapomorfias. Os cladogramas são direcionados já que de outro modo não se poderiam identificar os cladas.

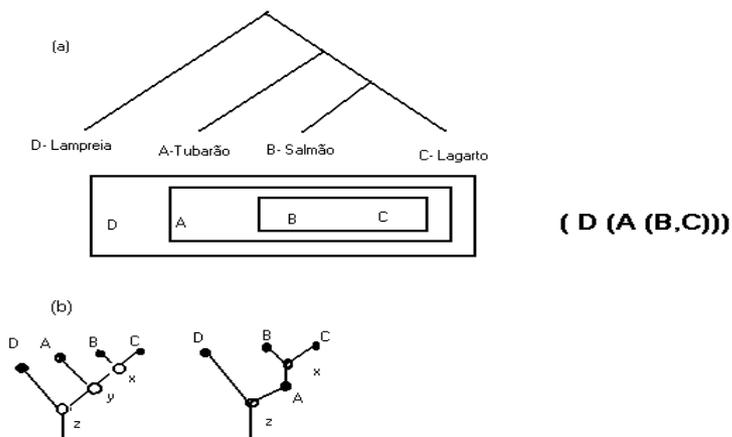


Fig. 9- cladogramas (a) e árvores (b) in Kitching et al., (1998)

Árvores (b)

É gráfico que representam as relações filogenéticas entre os diferentes taxa (fig. 9 b). Trata-se de uma hipótese sobre as relações filogenéticas de um taxon. Neste sentido qualquer árvore que indique relações filogenéticas pode ser considerada uma árvore filogenética, porém o seu uso é exclusivo da Sistemática Filogenética.

Princípios para a Elaboração de Árvores Filogenéticas

Congruências evolutivas

a) Grupos baseados em autapomorfias. Grupos monofiléticos (fig. 10)

Os grupos formados a partir de autapomorfias produzem grupos monofiléticos ou monofilum; têm uma espécie troncal ou ancestral única e comum aos taxa do grupo. São os únicos grupos que se podem aceitar. Por exemplo, a classe Insecta apresenta 3 pares de patas (autapomorfia).

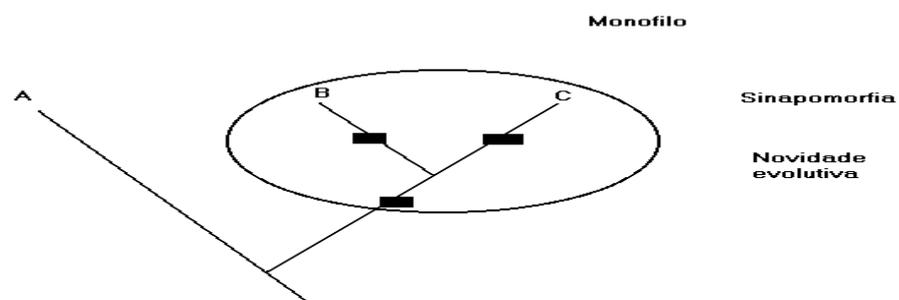


Fig. 10- As sinapomorfias conduzem ao estabelecimento de monofilos.

b) Grupos baseados em simplesiomorfias. Grupos parafiléticos (fig. 11).

Um grupo formado por homologias não apomórficas, ou seja, por simplesiomorfias; os taxa que formam este grupo tem ancestral, mas que não é exclusivamente comum a eles. Portanto um grupo parafilético é um grupo que compreende uma espécie ancestral e só uma parte de seus descendentes, estando definidos por, pelo menos, uma simplesiomorfia. A classe Reptilia é um grupo parafilético já que está agrupada com base em caracteres primitivos.

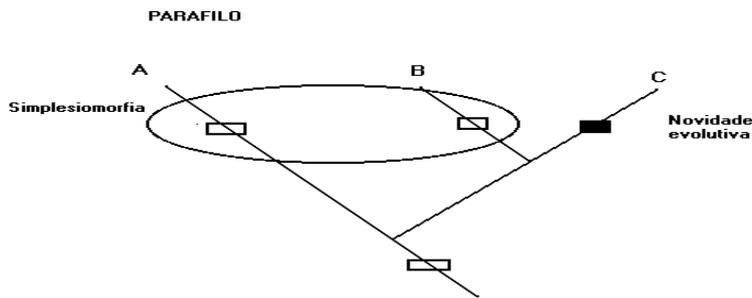


Figura 11. Um grupo baseado numa plesiomorfia é um grupo parafilético ou parafilo

c) Grupos baseados em homoplasia. Grupos polifiléticos (fig. 12)

Quando se agrupam taxa com base em falsas homologias os grupos assim formados denominam-se polifiléticos.

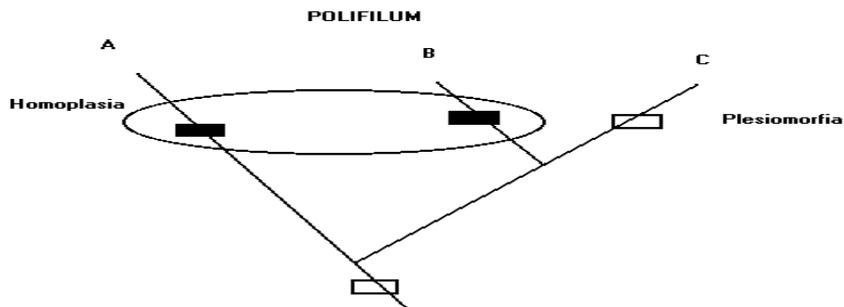


Fig.12- Um grupo baseado numa homoplasia é um grupo parafilético ou polifilético

Os termos parafilético e polifilético não têm demasiada importância na sistemática filogenética. Efetivamente, ambos os grupos não existem na natureza são

"erros" humanos na concepção evolutiva das espécies. Por este motivo alguns autores só distinguem os grupos: monofiléticos e os não monofiléticos

Construção das árvores filogenéticas - Esquema de argumentação

Hennig (1966) denominou **esquema de argumentação** o processo que estabelece a hipótese de qual de dois caracteres é o apomorfo. Trata-se de uma série de deduções lógicas baseadas nas definições filogenéticas das homologies: apomorfias e plesiomorfias.

A argumentação começa postulando, baseando-se em critérios de similitude, que as estruturas em duas espécies diferentes são homólogas e que são sinapomorfias. Se forem consideradas plesiomorfias, então se estende o nível de estudo taxonômico para incluir todos os taxa que têm o mesmo caráter. A única forma de saber que um caráter não é plesiomorfo é incluindo no estudo a espécie ancestral para demonstrar que esta não tem o caráter objeto de estudo.

Quando se está na presença de dois caracteres sobre os quais se estabeleceu a hipótese de que são sinapomorfos pode-se utilizar a lógica dedutiva.

Se o caráter 1 no *taxon* X e o caráter 1 no *taxon* Y são sinapomorfos no nível composto por X, Y e Z, então X e Y partilham um ancestral comum a ambos, não compartilhado por Z (fig. 13).

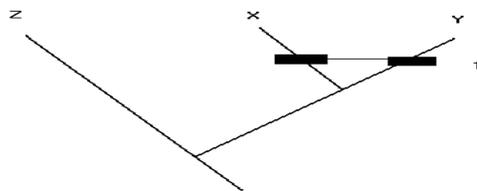


Fig.13. Se duas espécies partilham um caráter sinapomorfo, essas duas espécies têm um antecessor comum que não têm as outras, neste caso Z.

- Se outro caráter, 2, é partilhado apenas por X e Y, então fica corroborada a hipótese estabelecida com o caráter 1. Se, pelo contrário, o caráter 2 é partilhado por X e Z, mas não por Y, surge um conflito que se pode sintetizar em:
- Se o caráter 1 é uma verdadeira sinapomorfia, então X e Y partilham uma única espécie ancestral e Z não (Fig 14). O caráter 2 é uma homoplasia.

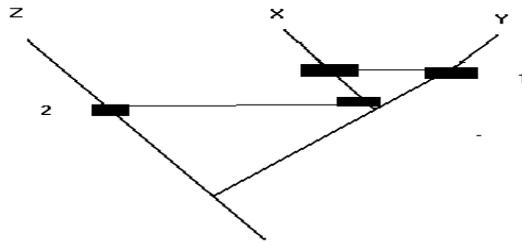


Fig. 14- O caráter 1 é uma sinapomorfia entre X e Y. X y Z não partilham um ancestral único.

- Se o caráter 2 é uma verdadeira apomorfia entre X e Z, então ambas as espécies partilham uma espécie comum única a ambas e 1 é uma homoplasia.

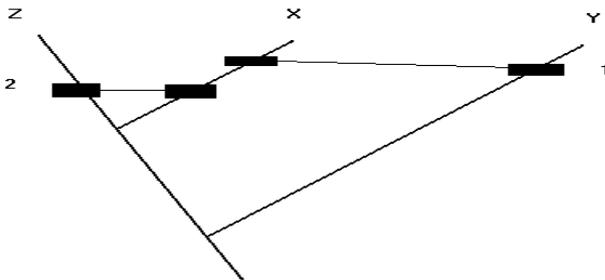


Fig. 15- O caráter 2 é uma sinapomorfias entre Z e X- estas espécies partilham o mesmo ancestral.

Como ambas as opções não podem estar simultaneamente corretas pode deduzir-se que uma das duas é falsa ou são as duas. Pode-se agora juntar um terceiro caráter-caráter 3. Este está presente em X e Y e não em Z, ou em qualquer outro *taxon* (Fig. 16). Isto permite eliminar a hipótese de 2 ser uma sinapomorfia. O que será então o caráter 2?

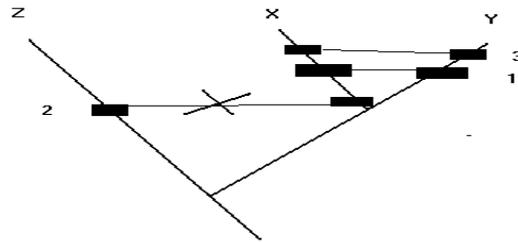


Fig. 16- O caráter 2 é uma homoplasia. As espécies X e Y têm um antecessor comum não compartilhado.

Pode ser uma homoplasia, um caso de convergência, paralelismo ou reversão. Pode ser uma simpliesiomorfia, ou seja, um caráter primitivo que a espécie Y perdeu. Apesar disso o caráter 2 será sempre uma homologia.

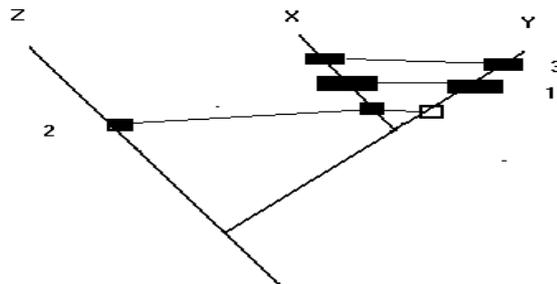


Fig. 17- O caráter 2 é uma simpliesiomorfia que teve origem antes da separação dos três *taxa*, posteriormente o *taxon* Y perdeu-a. Não obstante 2 é uma homologia.

Trata-se de um exemplo da lógica do esquema de argumentação. O objetivo desta análise é dupla, por um lado determinar as relações filogenéticas entre os organismos e por outro clarificar a evolução dos caracteres. **Este método que pode utilizar conhecimentos evolutivos das espécies e seus caracteres é recusado pelo cladismo que não tem premissas evolutivas.** Quando o número de caracteres é elevado utilizam-se programas que ajudam a realizar esta tarefa, aproximando-se então do cladismo. Todavia, o resultado informático pode-se considerar parte do esquema de argumentação quando se realiza uma análise em termos evolutivos dos resultados obtidos.

Metodologia básica da Sistemática Filogenética

A Sistemática Filogenética utiliza as apomorfias como único meio para estabelecer a evolução. Os novos caracteres partilhados pelas espécies asseguram que estas espécies estão relacionadas filogeneticamente.

A metodologia a seguir é a seguinte:

1. Seleciona-se os *taxa* que serão objeto de estudo. Os *taxa* devem ser monofiléticos. Como isto é impossível de saber antecipadamente, o estudo deve ter a base suficiente para pressupor que são monofiléticos.
2. Determinam-se os caracteres a usar no estudo e examinam-se os *taxa*.
3. Discute-se a polarização dos caracteres, mediante alguns dos métodos já referidos, geralmente o grupo externo.
4. Mediante a procura de autapomorfias o esquema de argumentação constrói a árvore filogenética, minimizando os conflitos.

ATENÇÃO

Estas notas não dispensam a leitura dos livros:

Kitching, I.J., P. Lorey, C. Humphries, & D. Williams. 1998. *Cladistics*. Oxford Science Publication, 227pp.

Quick, D.L. 1993. Principles and Techniques of Contemporary Taxonomy. Blackie Academic & Professional