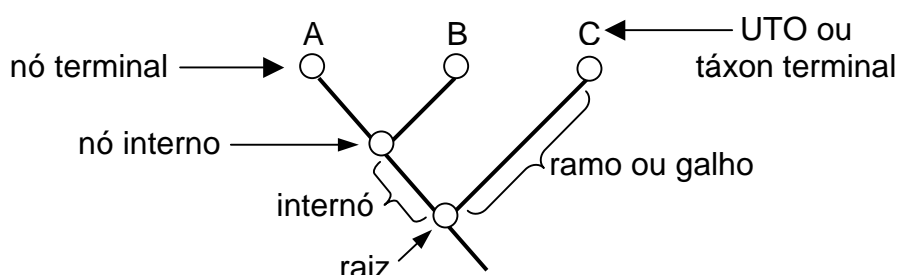


## INTRODUÇÃO: TERMOS E CONCEITOS

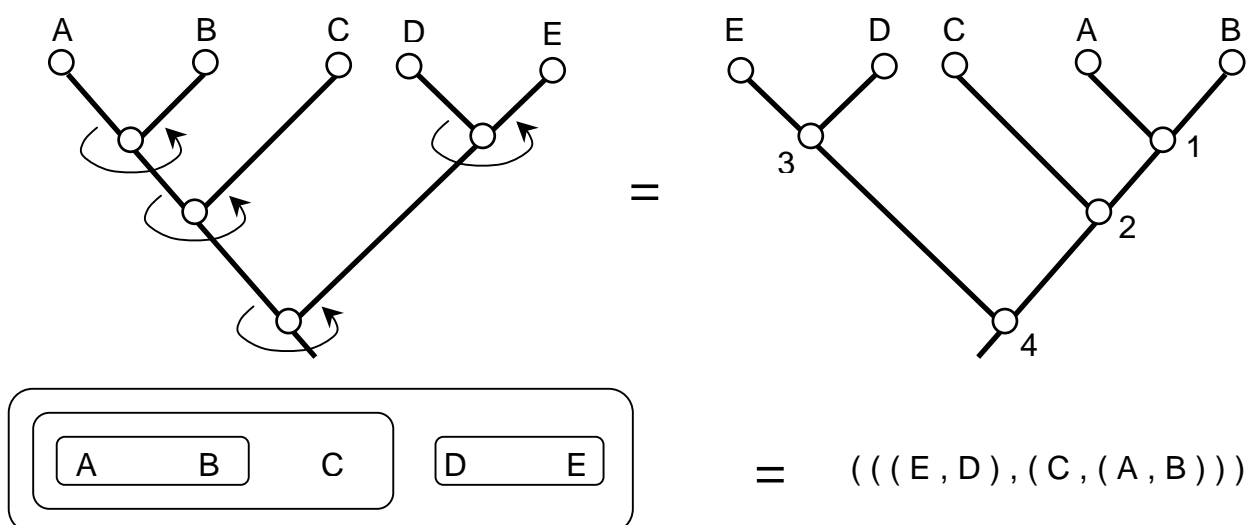
Árvore filogenética, árvore evolutiva ou **filogenia**: representa as relações de ancestralidade comum entre táxons ou grupos. Uma filogenia sempre representa uma **hipótese** de relações entre grupos, inferida com base nos dados estudados, que podem ser caracteres morfológicos, moleculares, etc. Essa hipótese está sujeita a ser confirmada ou refutada no futuro, assim como qualquer hipótese dentro do método científico (**hipotético-dedutivo**). Isso pode ocorrer caso sejam realizadas análises que incluam mais táxons ou mais caracteres, por exemplo, e/ou que utilizem diferentes métodos de inferência filogenética. Não há como confirmar se a filogenia obtida é igual a verdadeira árvore da vida ou quão próxima ela está dela. A árvore da vida já “aconteceu” (e continua “acontecendo”) e é portanto um evento histórico, sendo que a filogenia pode ser **inferida**, e não aferida.

Os principais termos utilizados estão indicados na figura abaixo.



UTO = **Unidade Taxonômica Operacional**: termo originalmente cunhado por Sneath & Sokal (proponentes da Taxonomia Numérica) para denominar as unidades objeto da análise. Hoje o termo é universalmente utilizado para denominar os **táxons terminais** de uma árvore, podendo estes ser indivíduos, populações, espécies, gêneros, famílias, etc. (do inglês OTU = *Operational Taxonomic Unit*).

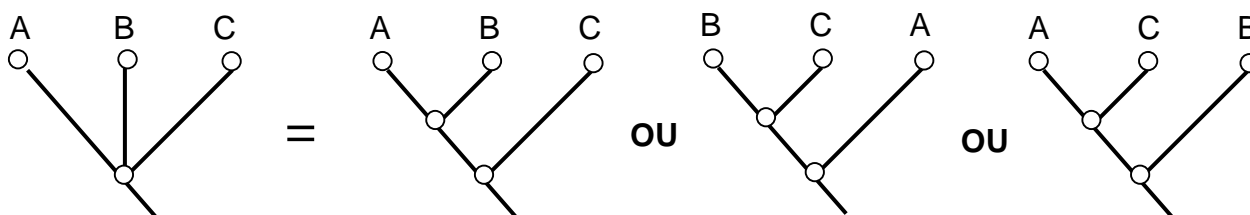
Árvores filogenéticas são como “móveis”. A ordem em que os táxons terminais aparecem não importa. Importa quem é o **ancestral comum mais recente (ACMR)**. Por exemplo, as duas árvores abaixo são idênticas em termos de filogenia, houve somente quatro rotações de ramos indicadas pelas setas. 1 = ACMR de A e B; 2 = ACMR de ABC; 3 = ACMR de D e E; 4 = ACMR de A, B, C, D e E.



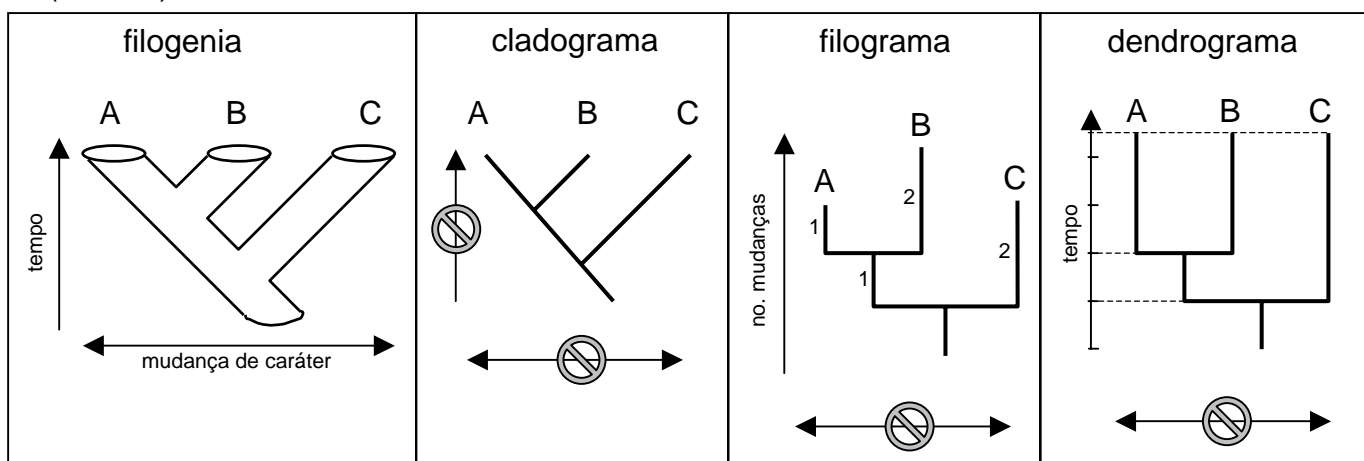
Outras formas de representar as relações filogenéticas entre os táxons sem necessidade de desenhar a árvore são o **diagrama de Venn** (à esquerda na figura acima) e a notação parentética (à direita na figura acima). São muito úteis em situações onde não é possível utilizar figuras, como resumos de trabalhos científicos, por exemplo. Ambas indicam níveis hierárquicos cada vez mais inclusivos para os táxons terminais.

**Grupo irmão:** grupos (ou OTU's) que compartilham um ACMR são chamados de grupos irmãos. Na figura acima, por exemplo: A e B são grupos irmãos (A é irmão de B e vice-versa); C é grupo irmão de A+B; D e E são grupos irmãos; D+E são o grupo irmão de C+(A+B). **Grupo interno:** é o grupo de estudo em uma análise filogenética. Todos os táxons que o pesquisador pretende inferir as relações filogenéticas pertencem ao grupo interno. **Grupo externo:** teoricamente é qualquer OTU que não pertença ao grupo interno. Na prática são táxons próximos ao grupo interno, mas que não pertençam a ele e que servirão de referência na polarização dos caracteres e no enraizamento da árvore (ver abaixo).

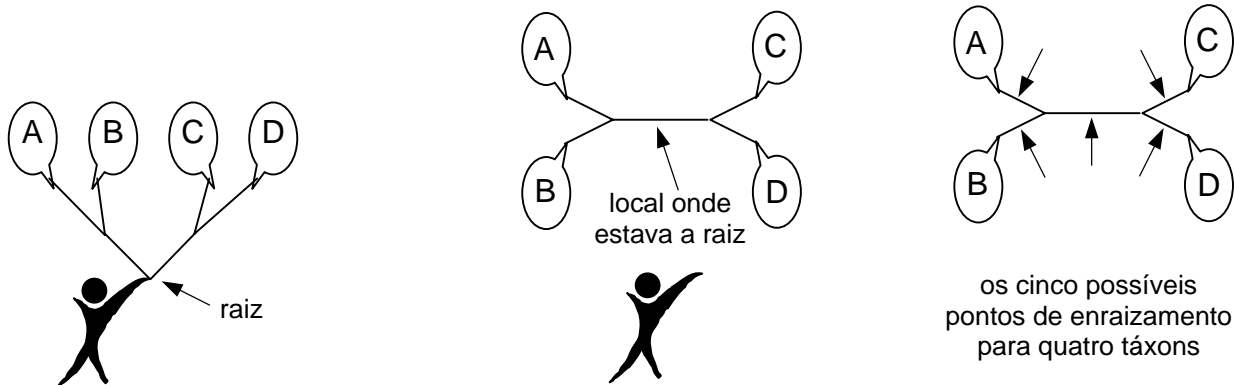
**Politomia:** diz-se quando não há dicotomia, ou seja, quando um ancestral comum dá origem a mais de dois descendentes. Isso significa que qualquer relação de parentesco é possível entre os táxons envolvidos. As politomias podem ser "macias" (*soft polytomy*), ou seja, resultado de dados insuficientes ou conflitantes e portanto um artefato de técnica ou "duras" (*hard polytomy*) que indicam um evento real de especiação praticamente simultânea de mais de dois grupos, como no caso de uma radiação adaptativa, por exemplo. Quando existem três grupos envolvidos é chamada de **tricotomia**, como mostrada na figura abaixo.



Existem dois componentes importantes que podem ser utilizados quando comparamos duas filogenias: a **topologia**, que indica a posição dos táxons na árvore, ou seja a relação entre grupos-irmãos e os **comprimentos dos ramos**, que indicam a quantidade de mudanças que ocorreram em cada ramo da árvore. Existem três formas básicas de se representar uma filogenia: o **cladograma**, que mostra somente a topologia, o **filograma** (ou árvore aditiva) que mostra a topologia e o comprimento dos ramos, e o **dendrograma** (ou árvore ultramétrica), que mostra a topologia e o comprimento dos ramos na forma de tempo absoluto. Essas três formas estão na figura abaixo em relação à filogenia real de três táxons (A, B, C).

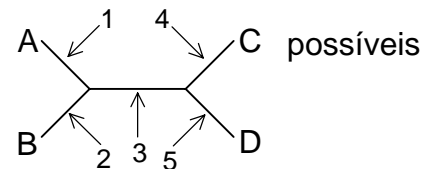


Todas as árvores mostradas até o momento possuem uma raiz, o nó mais basal que vai determinar a direção das transformações de caracteres. Uma árvore **enraizada** é como um conjunto de balões presos por linhas e seguros nas mãos de uma pessoa, como na figura abaixo. Se a pessoa soltar a linha, os balões flutuam se transformando em uma árvore **não-enraizada**.

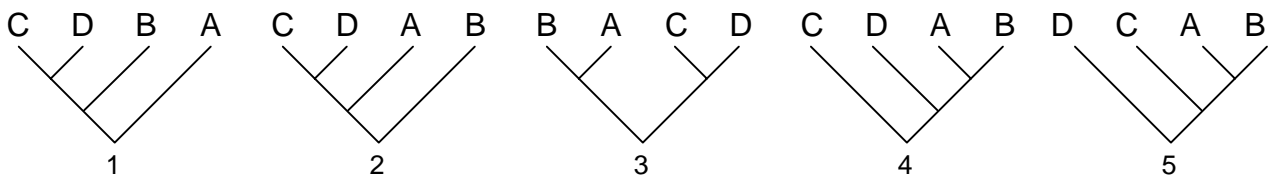


Para cada árvore não enraizada com  $n$  táxons, existem  $2n - 3$  possíveis topologias enraizadas. Por exemplo, com 4 táxons, existem  $8 - 3 = 5$  árvores enraizadas (vide figuras abaixo); com 5 táxons existem  $10 - 3 = 7$  topologias possíveis, etc.

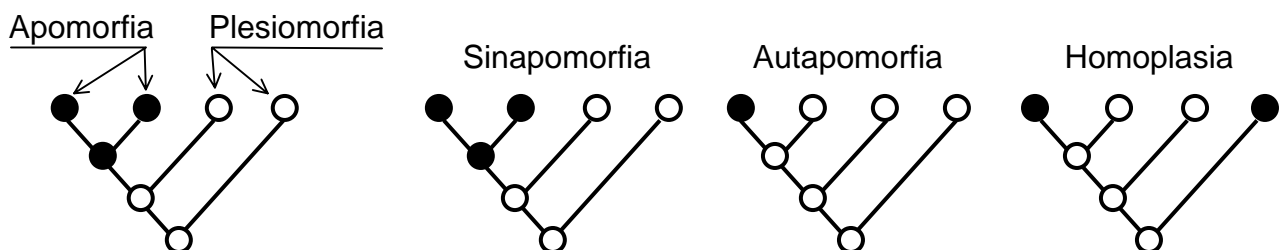
Árvore não-enraizada de 4 táxons (A, B, C, D) e os cinco pontos de enraizamento (1-5):



As cinco possíveis árvores enraizadas nos pontos de enraizamento mostrados acima:

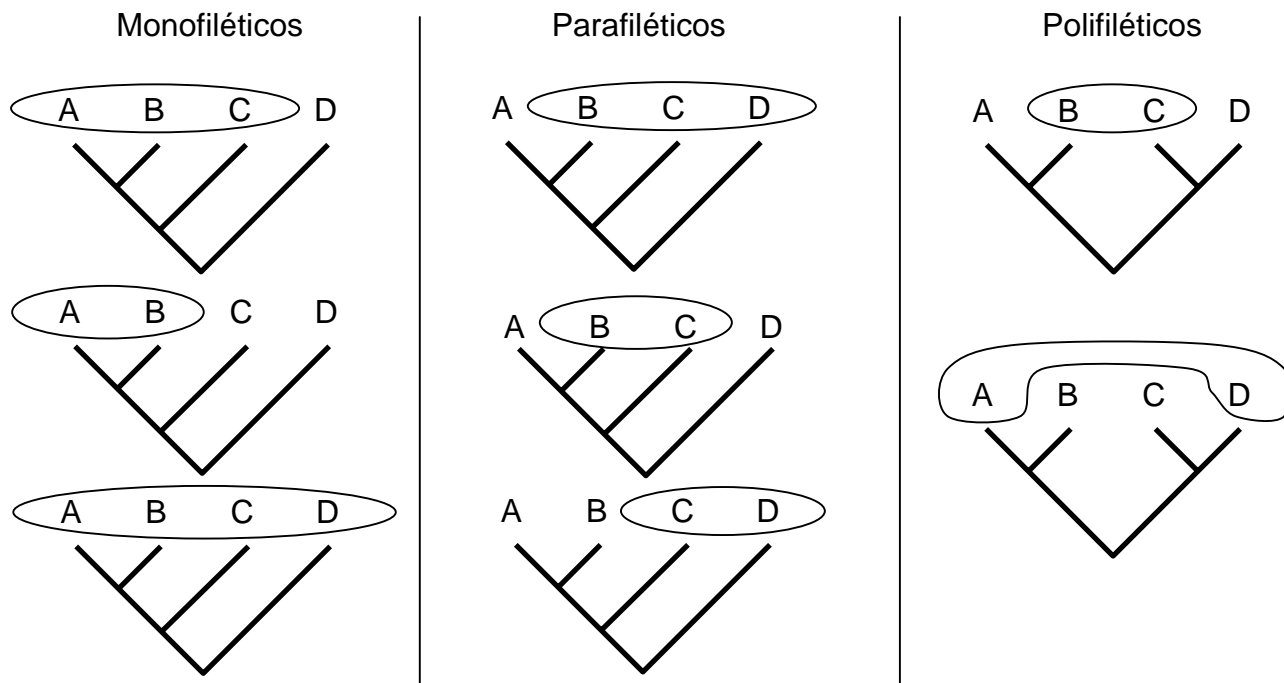


Usando a terminologia de Hennig, em uma dada árvore, um **caráter** possui dois **estados**: **plesiomórfico** (ancestral ou primitivo) e **apomórfico** (derivado). Quando um estado de caráter plesiomórfico é compartilhado por dois ou mais táxons, o chamamos de **simplesiomorfia**. Quando um estado de caráter apomórfico é compartilhado por dois ou mais táxons, chamamos de **sinapomorfia**. Quando somente um dos táxons na árvore possui a condição apomórfica, chamamos de **autapomorfia**. Na figura abaixo, os círculos brancos representam a condição primitiva e os pretos, a derivada.



As sinapomorfias são homologias especiais, pois agrupam todos os descendentes de um ancestral comum. O grupo formado por todos os descendentes de um ancestral comum em uma filogenia é chamado de **monofilético**. Esse grupo é caracterizado por sinapomorfias. Caso o grupo não inclua todos os descendentes de um ancestral, ele é chamado de

**parafilético.** Esse grupo é caracterizado por simpliesiomorfias. Um grupo que agrupa táxons filogeneticamente distantes com base em **homoplasias** (características que evoluíram independentemente por reversão ou paralelismo) é chamado de **polifilético**. A diferença entre grupos para e polifiléticos nem sempre é clara. Alguns autores consideram os termos **homologia** e sinapomorfia sinônimos, enquanto outros consideram tanto as sinapomorfias quanto as simpliesiomorfias como homologias, pois foram herdadas de um ancestral comum.



Os táxons ou grupos mais próximos da raiz na filogenia podem ser chamados de **basais** e aqueles mais distantes, de **apicais**. Eles não devem ser chamados de primitivos ou derivados, pois esses termos se aplicam a estados de caráter e não a táxons. Todos os táxons são um mosaico de caracteres primitivos e derivados em diferentes níveis. Por definição, todos os táxons são representados por nós terminais em um cladograma, mesmo aqueles extintos, representados por fósseis, por exemplo. Os nós internos representam sempre ancestrais **hipotéticos**, e não ancestrais reais. Em um cladograma, um táxon extinto (que pode ser uma ancestral real) torna-se o grupo-irmão de todos os seus descendentes. Todos os táxons (vivos ou extintos) possuem autapomorfias, que somente podem existir para os táxons terminais em um cladograma. Na figura abaixo, por exemplo, cinco possíveis árvores evolutivas são representadas por um mesmo cladograma. Os táxons hipotéticos (ancestrais) estão representados por círculos brancos e os táxons reais (ancestrais ou descendentes) por círculos pretos.

