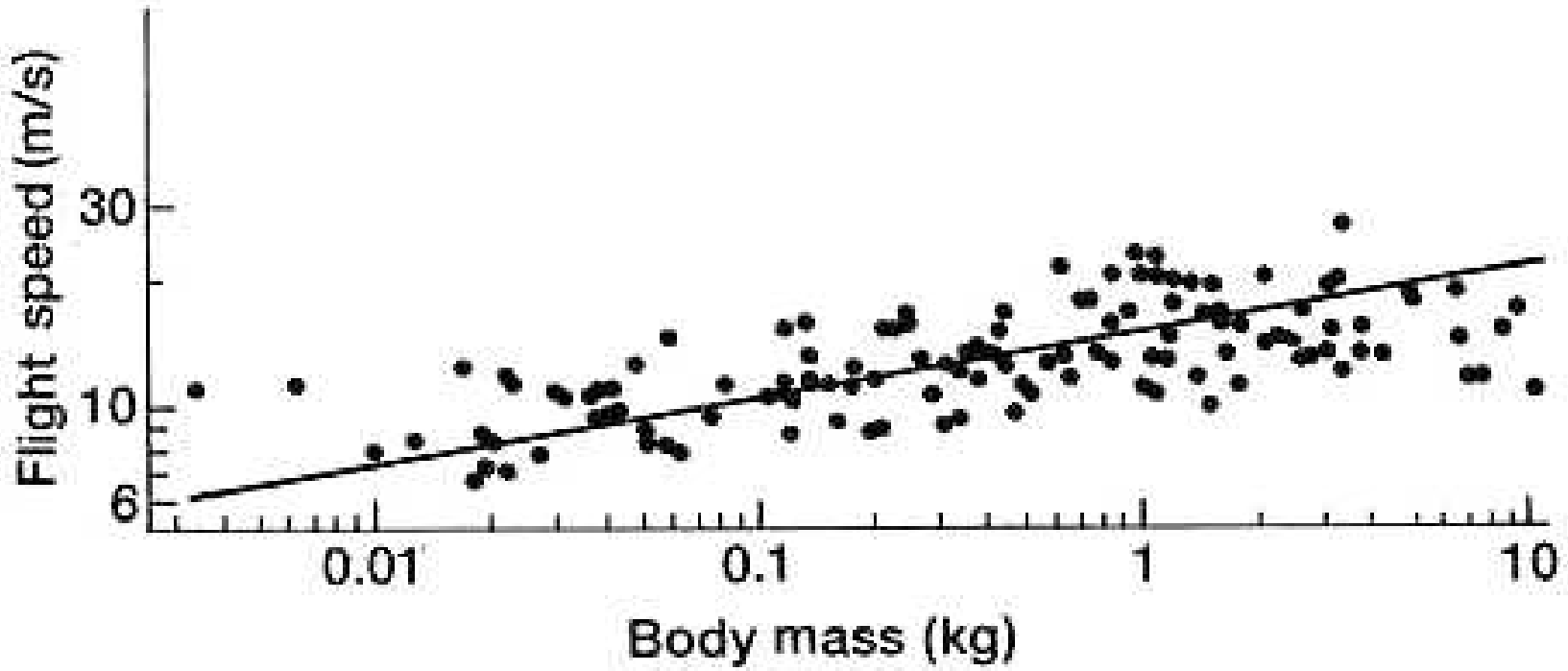
RECONSTRUCCIÓN FILOGENÉTICA Y MACROEVOLUCIÓN

Problemas de las comparaciones interespecíficas

1) Correlación no implica causación

2) Variables incontroladas

3) Falta de independencia entre las especies que se comparan debido a sus relaciones filogenéticas



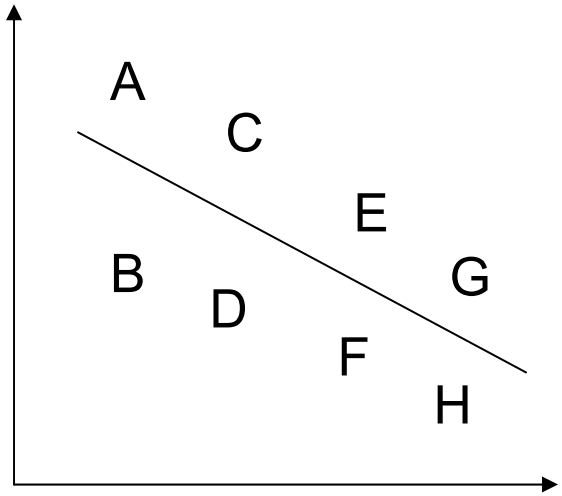
METODOS COMPARATIVOS FILOGENÉTICOS

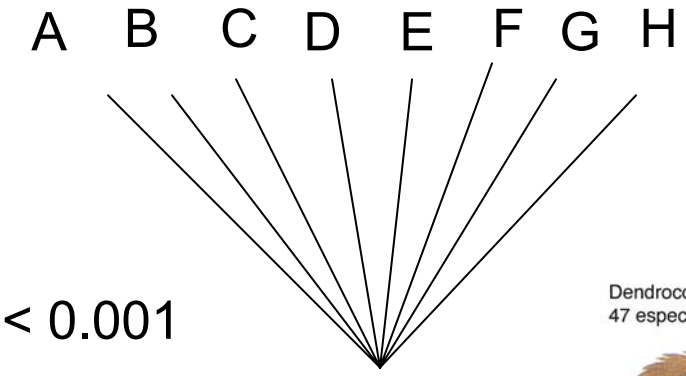
Los MCF han surgido como consecuencia de la incorporación del componente histórico a los estudios ecológicos y evolutivos, y a la aceptaciór de que una parte sustancial del parecido entre los taxa es producto de su ancestralidad común.

Estos métodos constituyen herramientas estadísticas que incorporan la información sobre el parentesco de los taxa al análisis de los datos comparativos, descontando el efecto que las relaciones filogenéticas pueden tener sobre la asociación de caracteres.

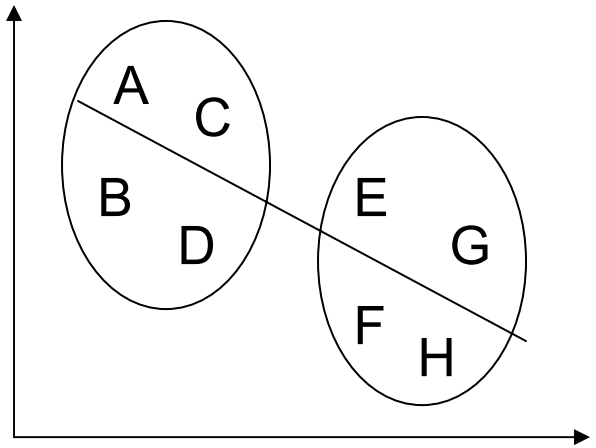
En este proceso se corrigen también los grados de libertad del análisis, que ya no están dados por el número de especies involucradas sino por la cantidad de instancias evolutivamente independientes de asociación entre los caracteres que se estudian.

Ejemplo

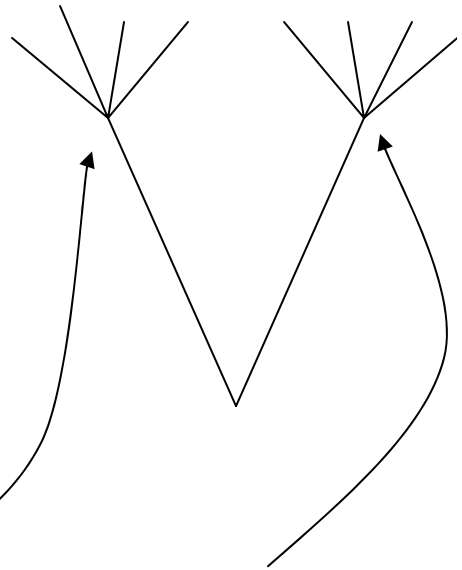




$P < 0.001$

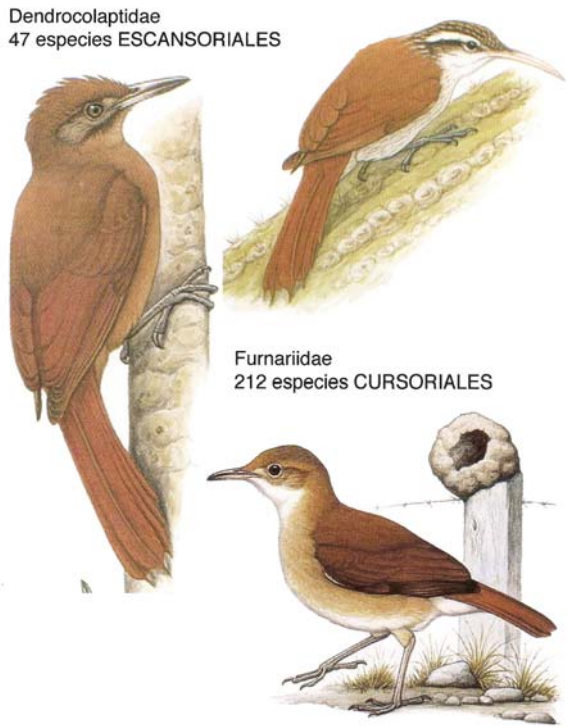


NS



Ancestro común de todos los Furnariidae

Ancestro común de todos los Dendrocolaptidae



Tipos de métodos comparativos filogenéticos

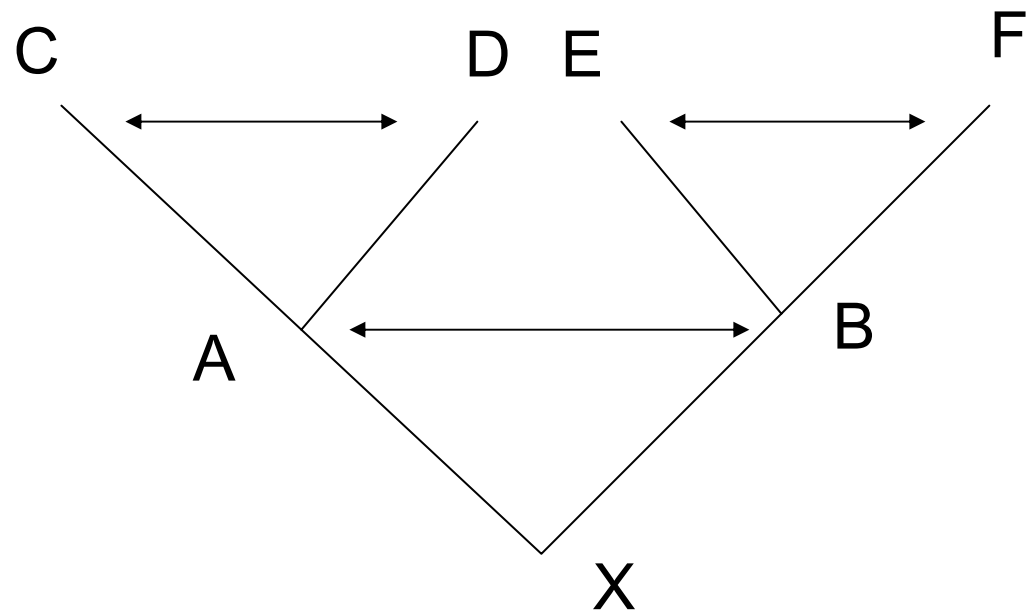
A) Contrastes filogenéticamente independientes (para caracteres cuanti-cuanti o cuanti-cuali).

B) Mapeo Filogenético de Caracteres (para caracteres cuali-cuali).

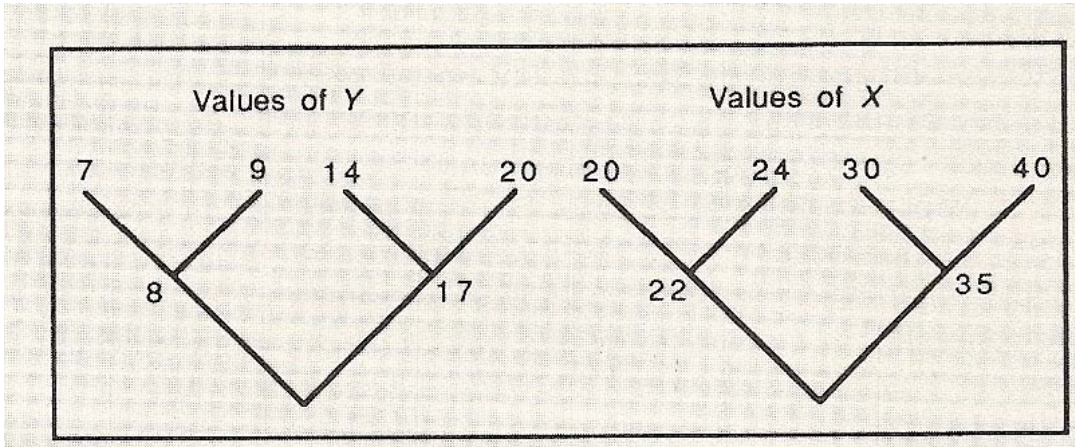
Test de Cambios Concentrados (Maddison 1990)
Test de Estados Contingentes (Sillen-Tulberg 1993)

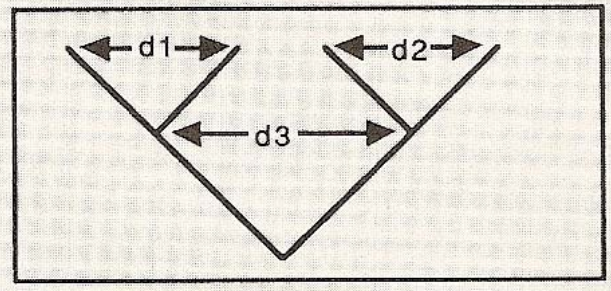
Contrastes Filogenéticamente Independientes

Este método fue desarrollado por Felsenstein (1985) y se basa en que las diferencias o "contrastes" en los valores de un carácter entre especies hermanas son independientes de las diferencias entre cualquier otro par de especies hermanas, y están, por lo tanto, libres del efecto filogenético.

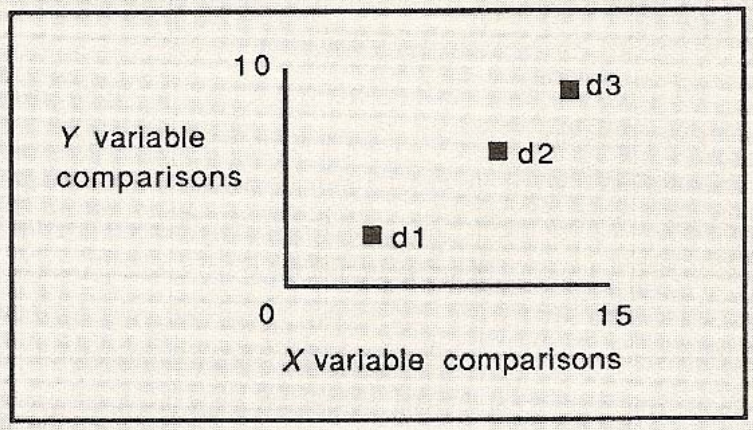


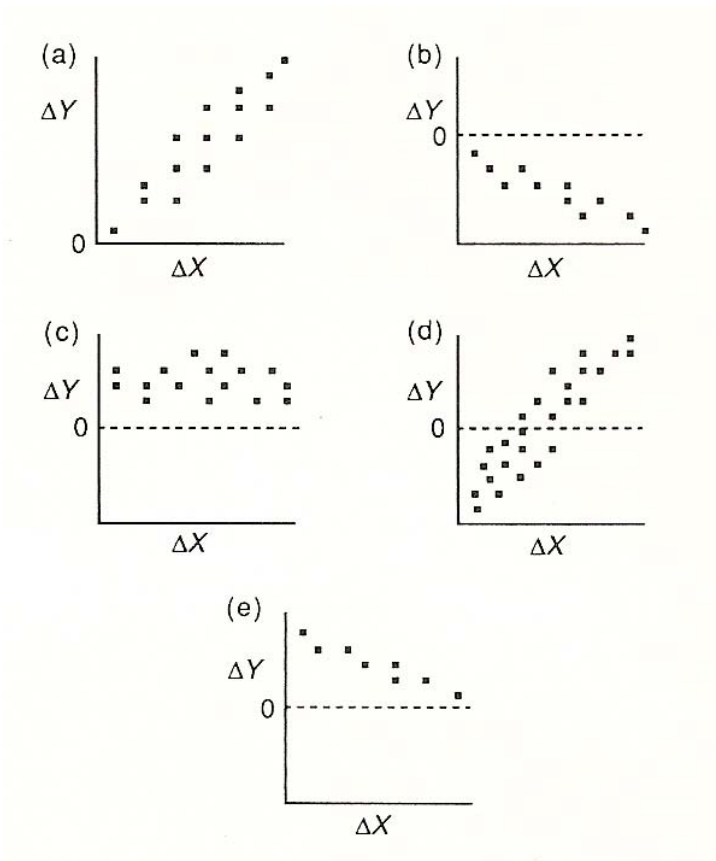
En el caso de tratarse de especies ancestrales para las que no se conocen directamente los valores de las variables a comparar, son necesarios métodos de reconstrucción de ancestros.

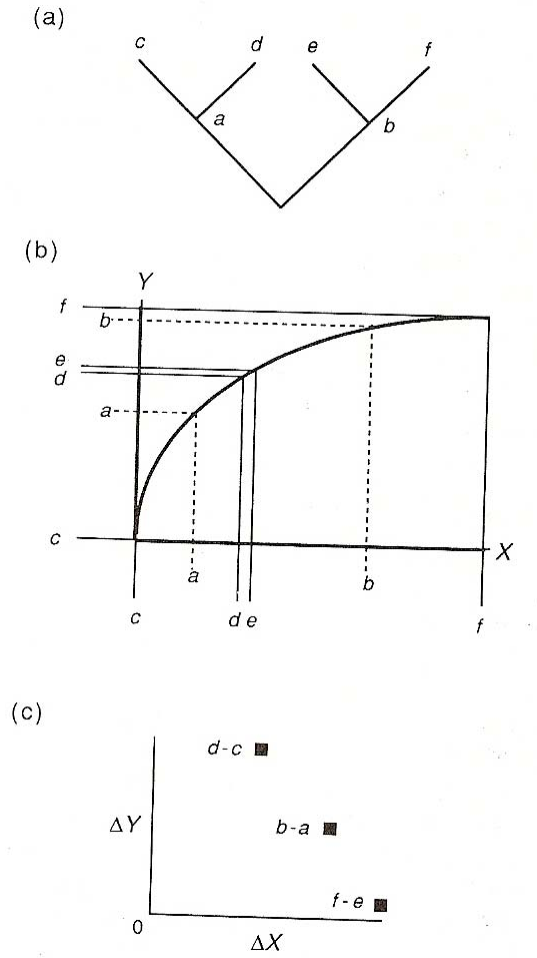




	Y	X
d1	2	4
d2	6	10
d3	9	13





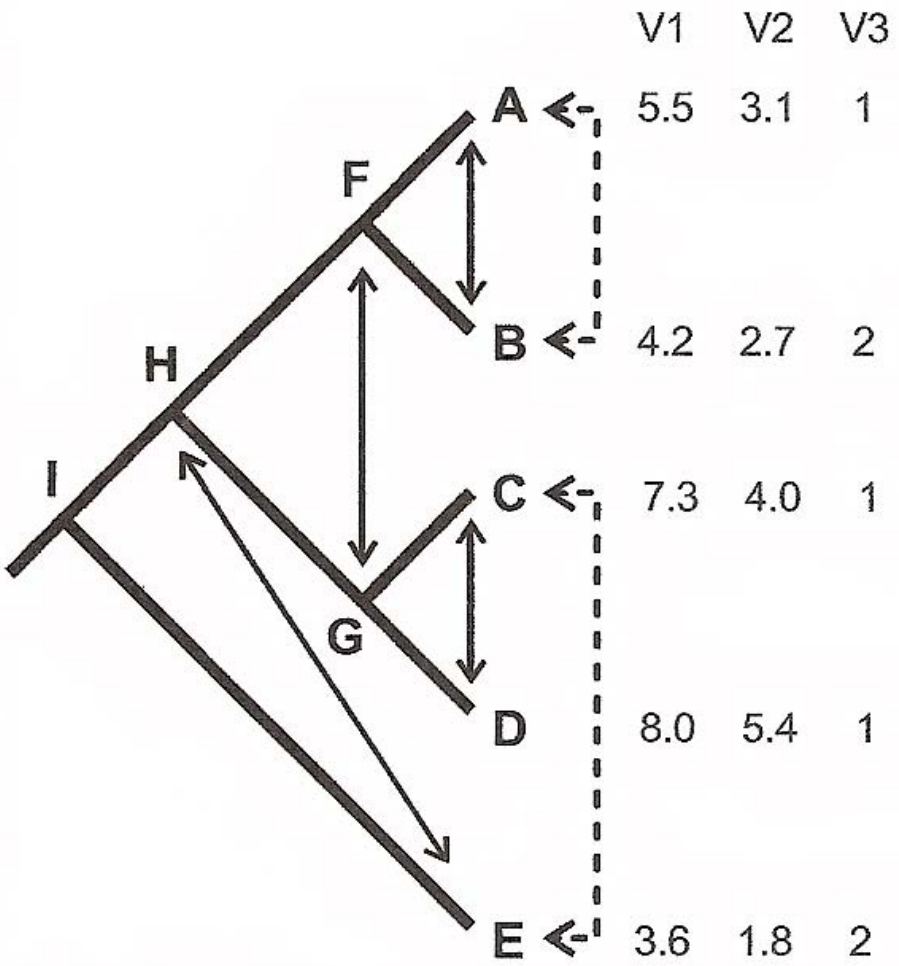


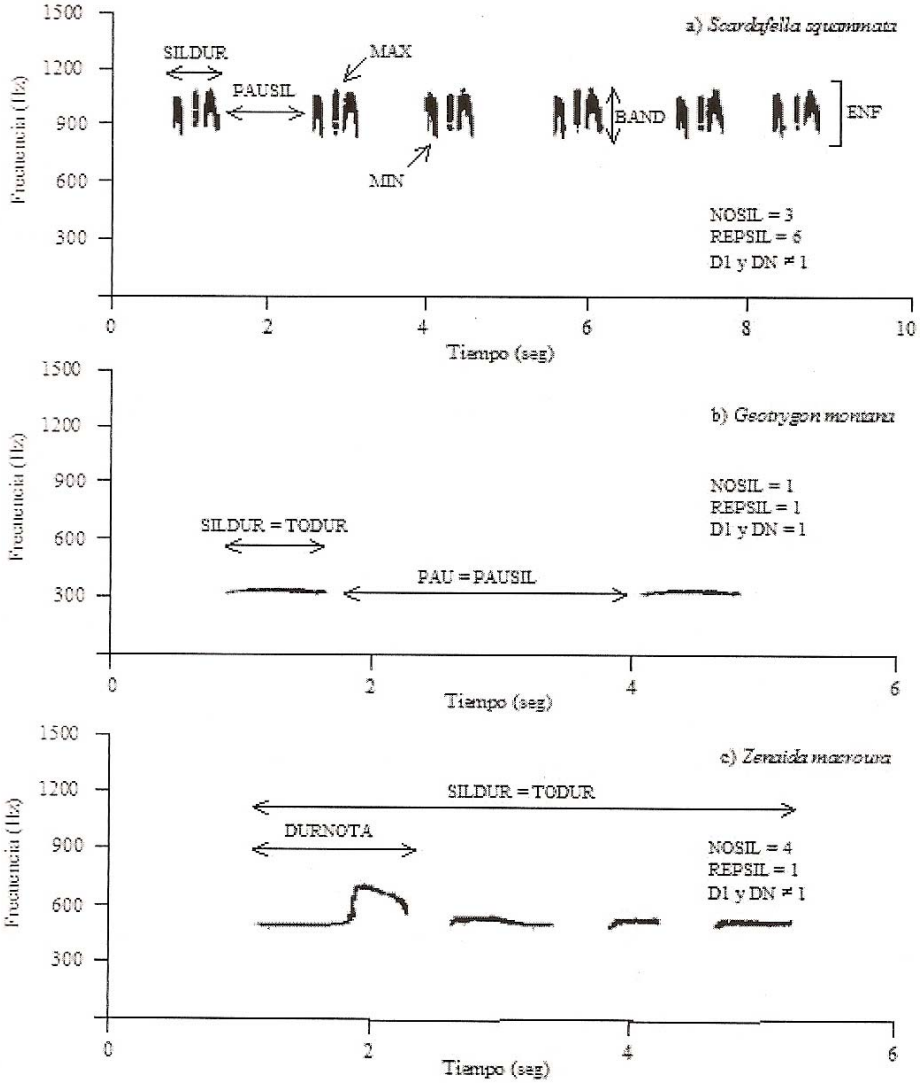
Cuando la relación entre las variables es creciente pero se va atenuando, los contrastes pueden tener una tendencia opuesta a la de las variables originales. Esto podría llevar a errores de interpretación, que se corrigen forzando las regresiones a “0” (sin ordenada al origen).

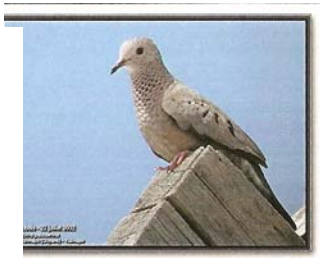
Existe una variante de este método que se aplica cuando una de las variables es cualitativa.

En este caso los contrastes se calculan entre cualquier par de especies que difieran en el valor de la variable discreta (que actúa como variable predictiva), teniendo la precaución de involucrar pares de especies que hayan acumulado diferencias a través de ramas no comunes de la filogenia.

Ej. Estudio de la relación entre la masa corporal y las frecuencias acústicas de los cantos de las palomas americanas







Columbina passerina

Columbina picui

Columbina cruziana

Scardafella squammata

Claravis pretiosa - macho

Claravis pretiosa - hembra

Zenaida galapagoensis

Zenaida auriculata

Leptotila jamaicensis

Geotrygon costaricensis

Starnoenas cyanocephala

Columba fasciata

Como se observa en la figura, la mayorïa de los contrastes de peso corporal están asociados a contrastes de frecuencia de signo contrario; confirmando que las especies con pesos corporales mayores emiten vocalizaciones con frecuencias acústicas menores.

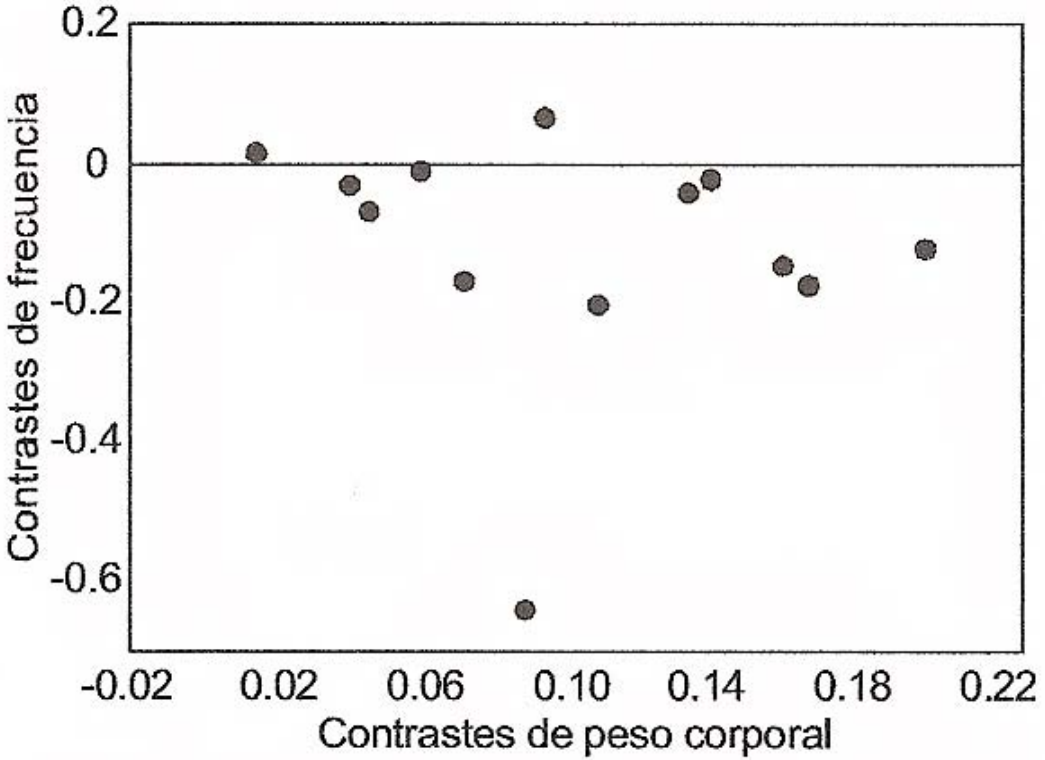
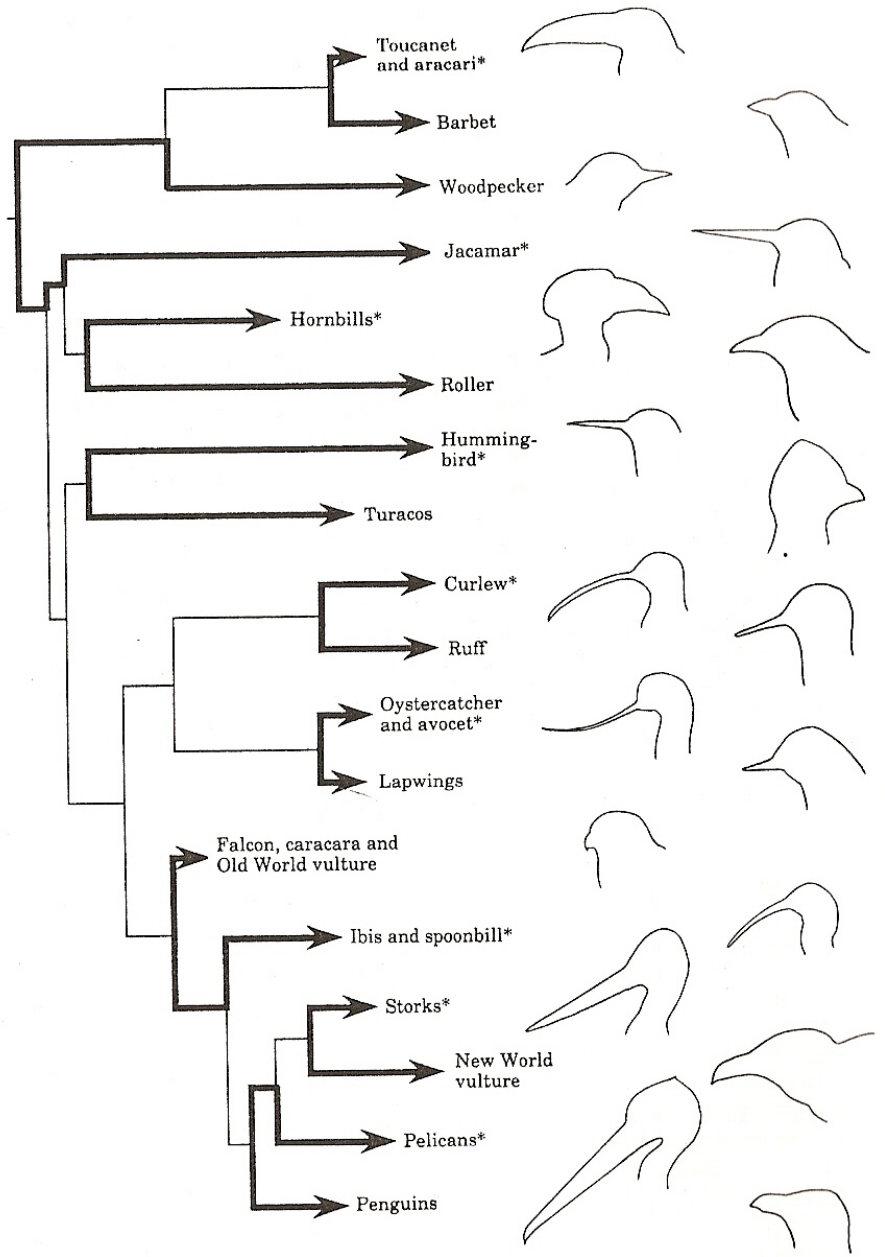
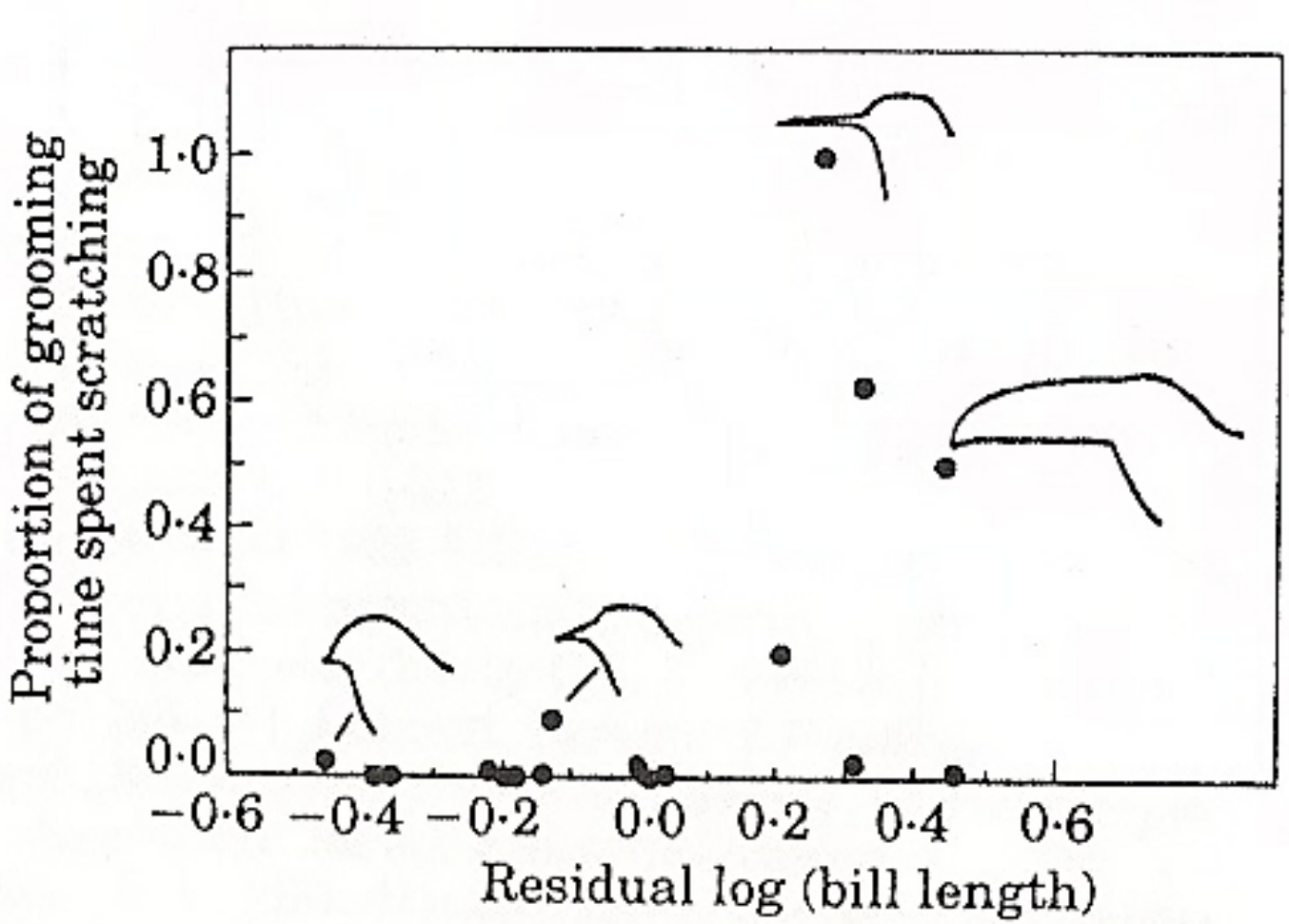


Figura 3. Contrastes de peso corporal versus contrastes de frecuencias acústicas del canto para 13 pares de especies hermanas de palomas, calculados siguiendo el método de Contrastes Filogenéticamente Independientes. Figura tomada de Tubaro y Mahler [21].

Tamaño de Pico y Scratching

Clayton & Cottgreave (1994) analizaron la relación entre el tamaño del pico y la proporción del tiempo de grooming realizado con las patas (scratching), para testear la hipótesis de que a pico más grande aumenta el scratching ya que el pico no se puede usar para alcanzar ciertas partes del cuerpo. Aplicaron un test de contrastes filogenéticamente independientes, con la técnica de "brunch", luego de descontar la relación entre el tamaño de pico y el tamaño corporal.




Proportion of grooming time spent scratching
1·0
0·8
0·6
0·4
0·2
0·0
−0·6
−0·4
−0·2
0·0
0·2
0·4
0·6
Residual log (bill length)

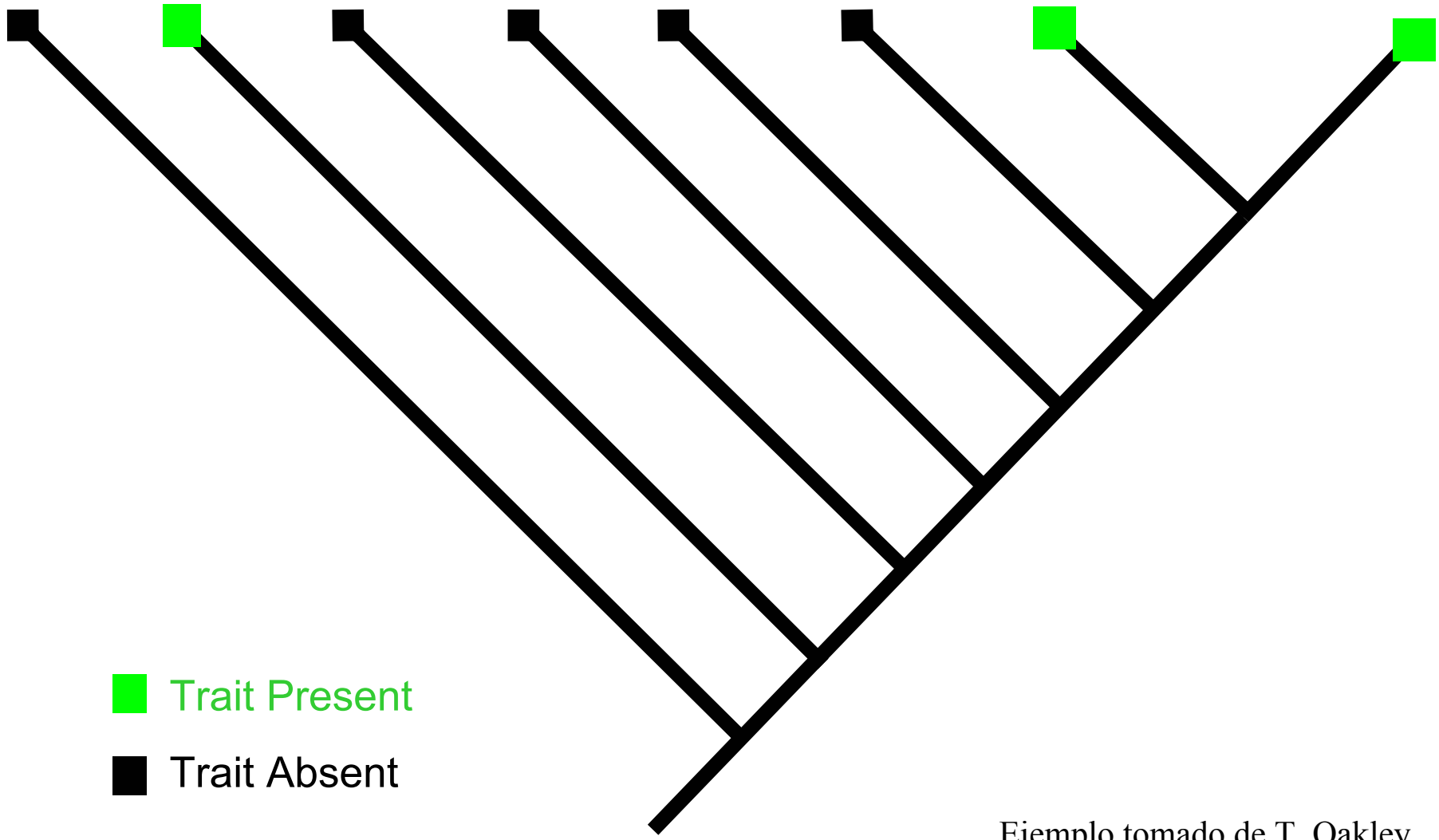
Métodos que implican un “mapeo de caracteres”

Estos métodos se utilizan para caracteres cualitativos (discretos) y se basan en la reconstrucción de los estados del carácter para todos los nodos internos, o ancestros hipotéticos, de la filogenia.

Este proceso, también conocido como optimización o “mapeo” de caracteres, se realiza habitualmente mediante el criterio de parsimonia, minimizando el número de pasos implicados en la transformación de un carácter.

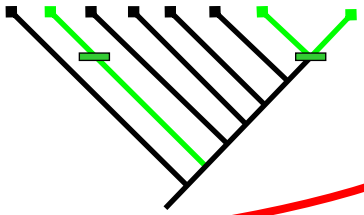
¿COMO SE MAPEAN LOS CARACTES?

(estimación de los estados ancestrales, por ejemplo usando parsimonia)

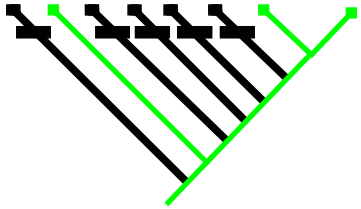


Ejemplo tomado de T. Oakley

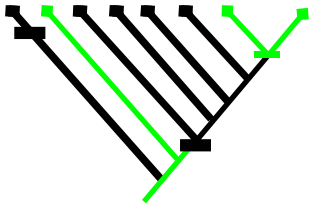
Scenario 1 – Two Steps



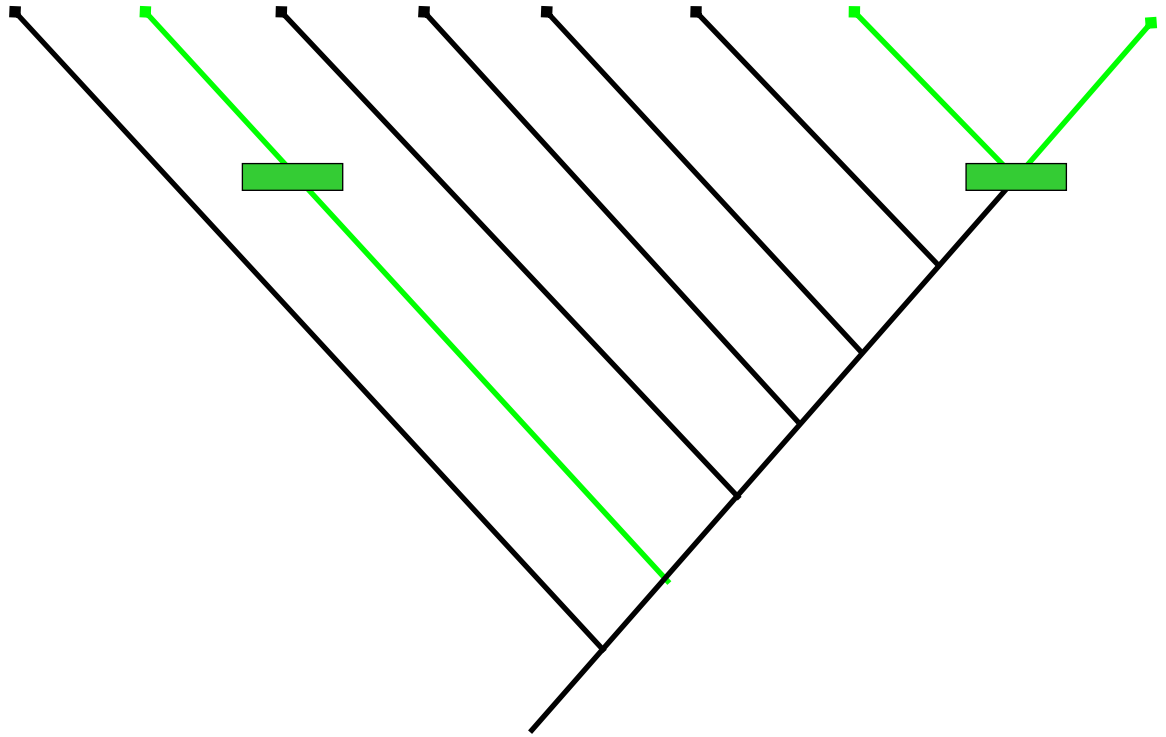
Scenario 2 – Five Steps



Scenario 3 – Three Steps



Fíjense que esto nos lleva necesariamente al concepto de Homología y Homoplasia.

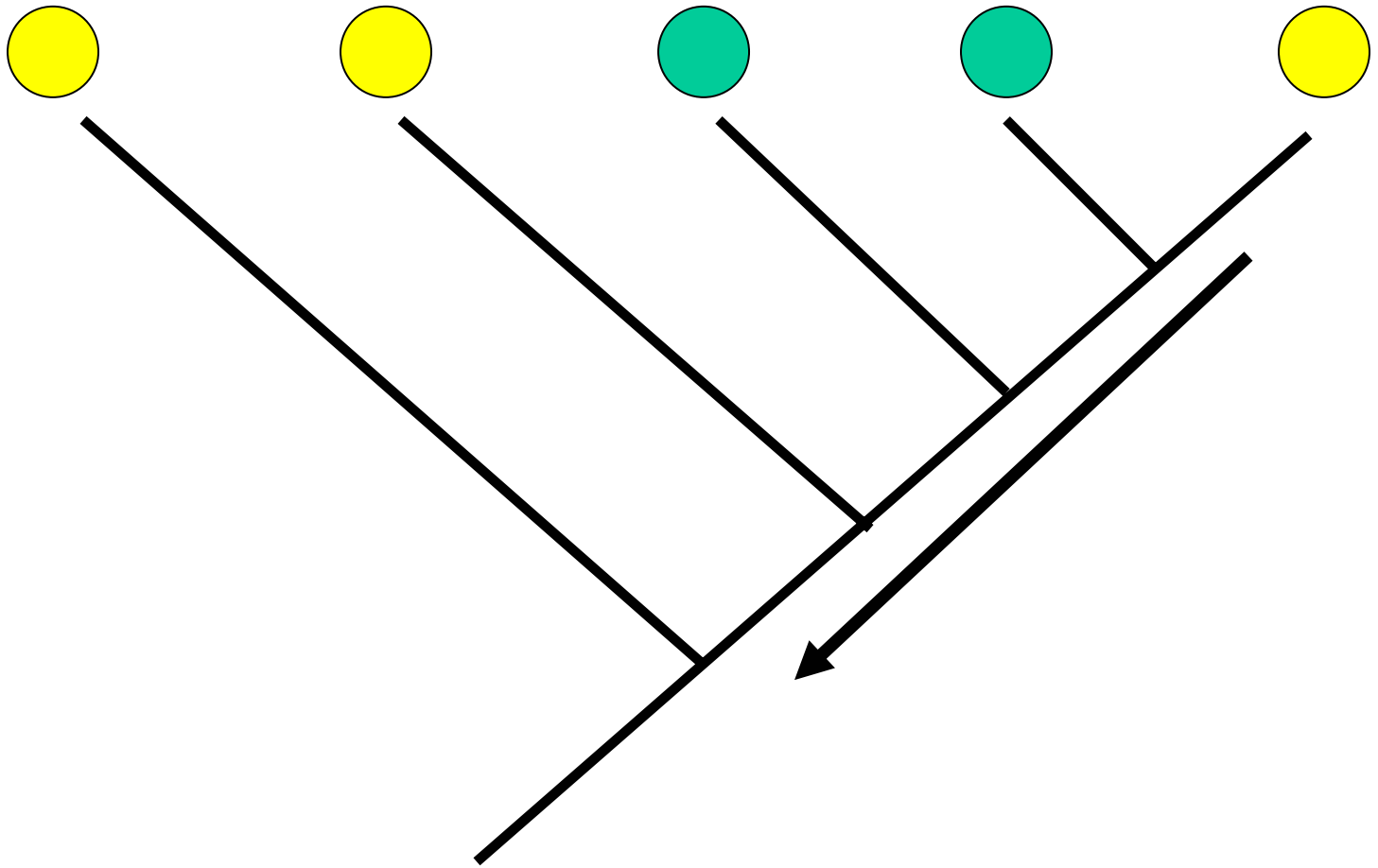


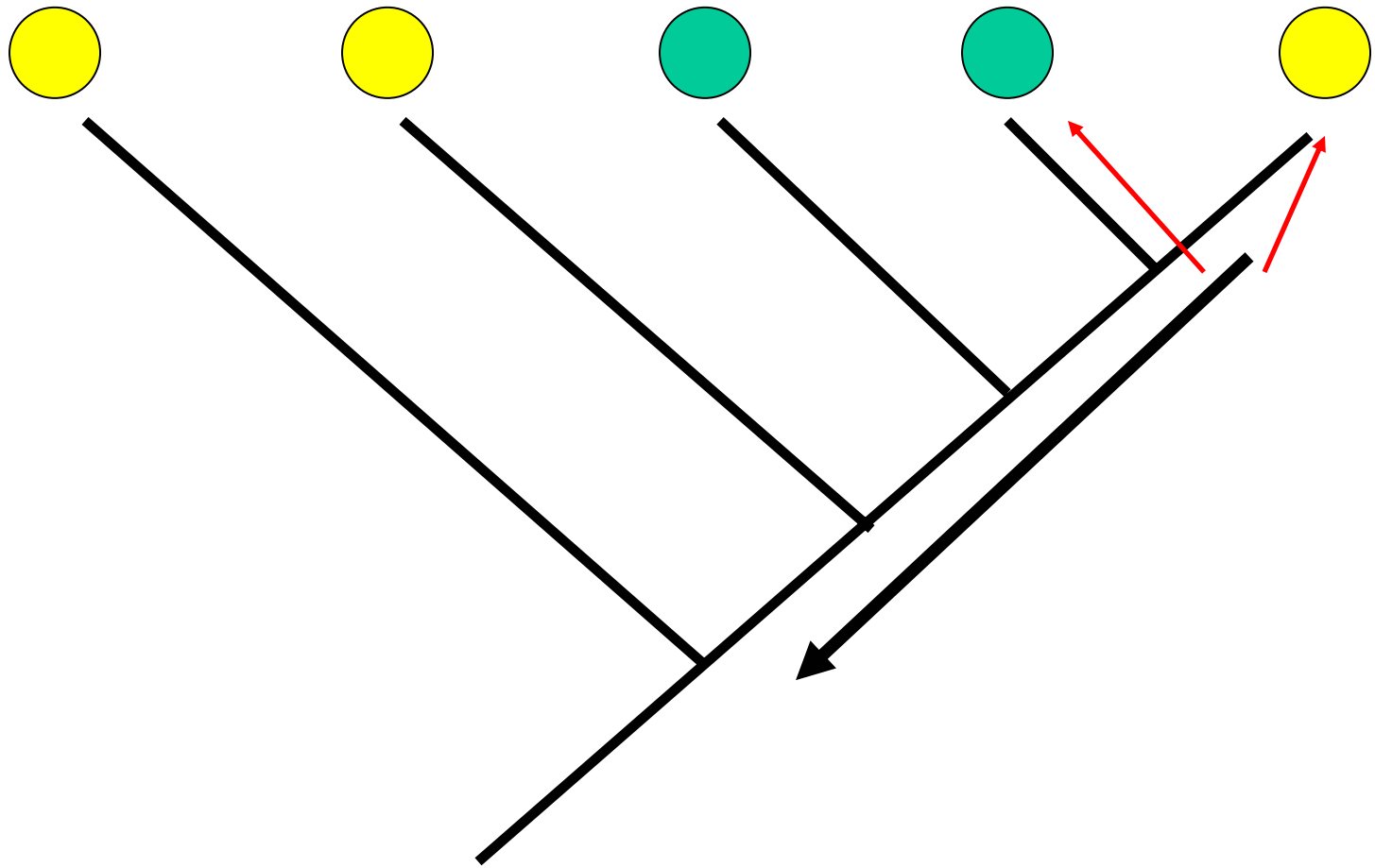
Para mapeos “más complicados” se utilizan dos reglas

- Si los descendientes comparten el mismo estado, asignar ese estado compartido al ancestro.
- Si los descendientes no comparten un estado en común, asignarle al ancestro la unión de ambos estados.

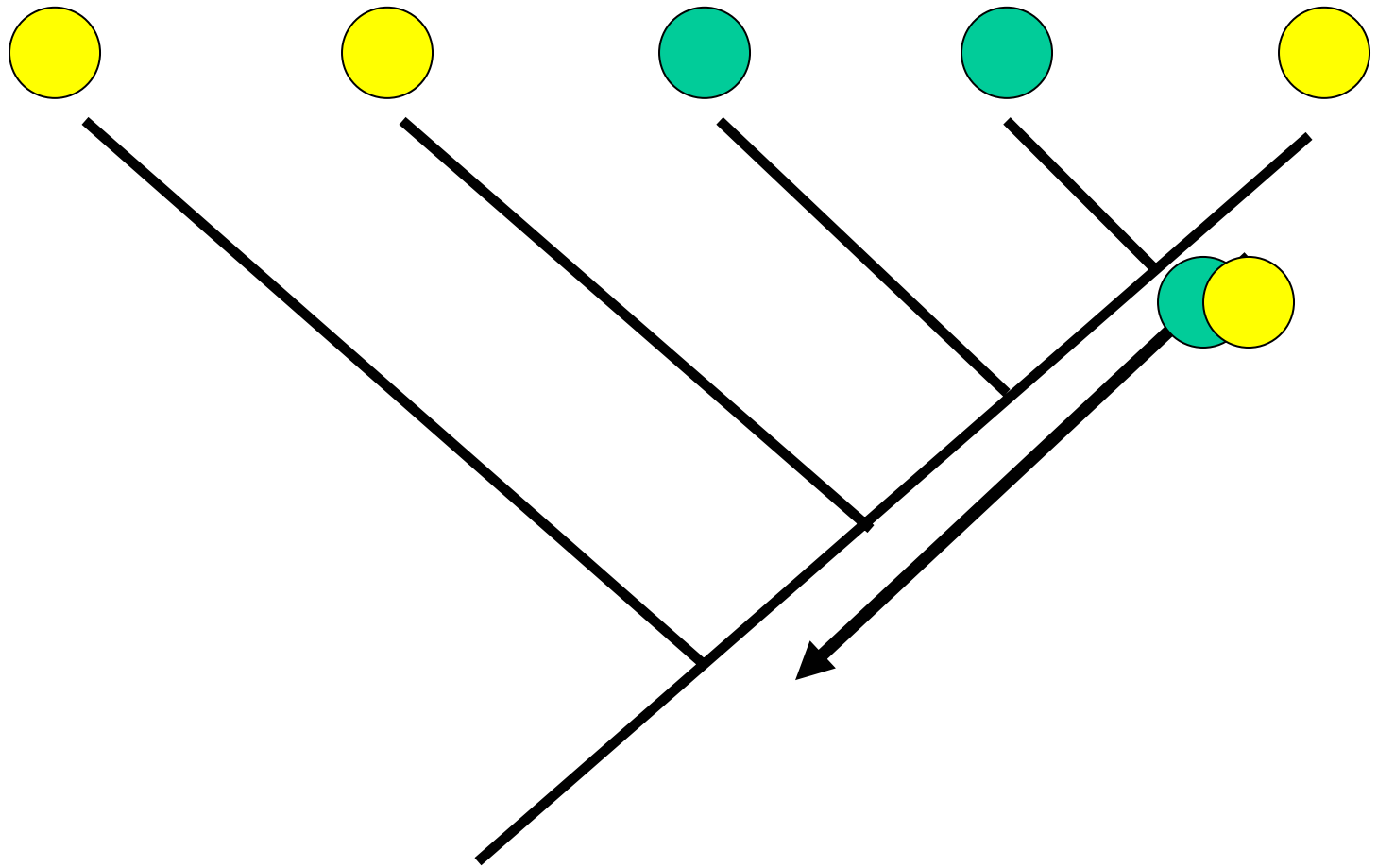
Primero se analiza el árbol hacia abajo y luego se vuelve a repasar hacia arriba

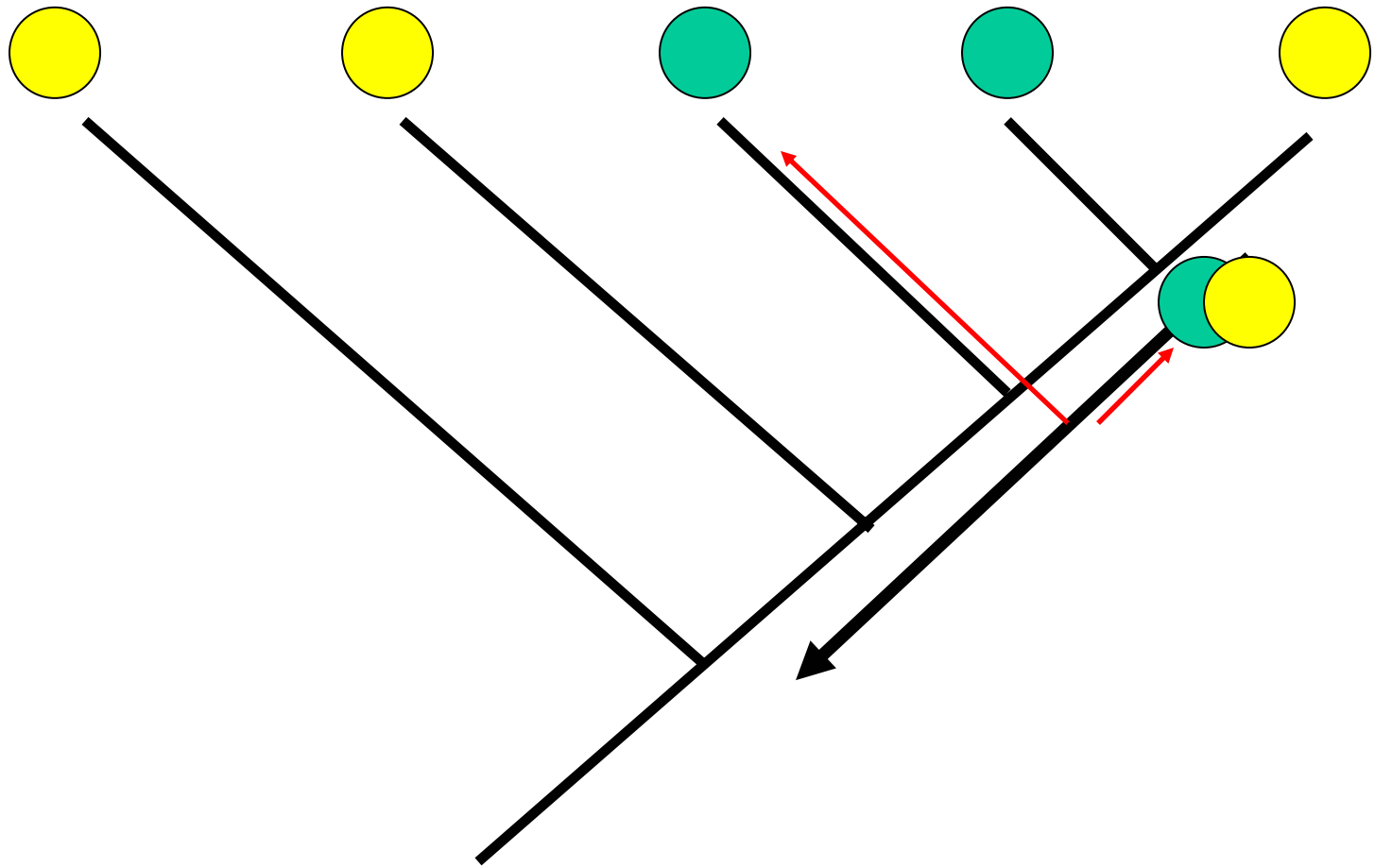
Pasaje hacia abajo



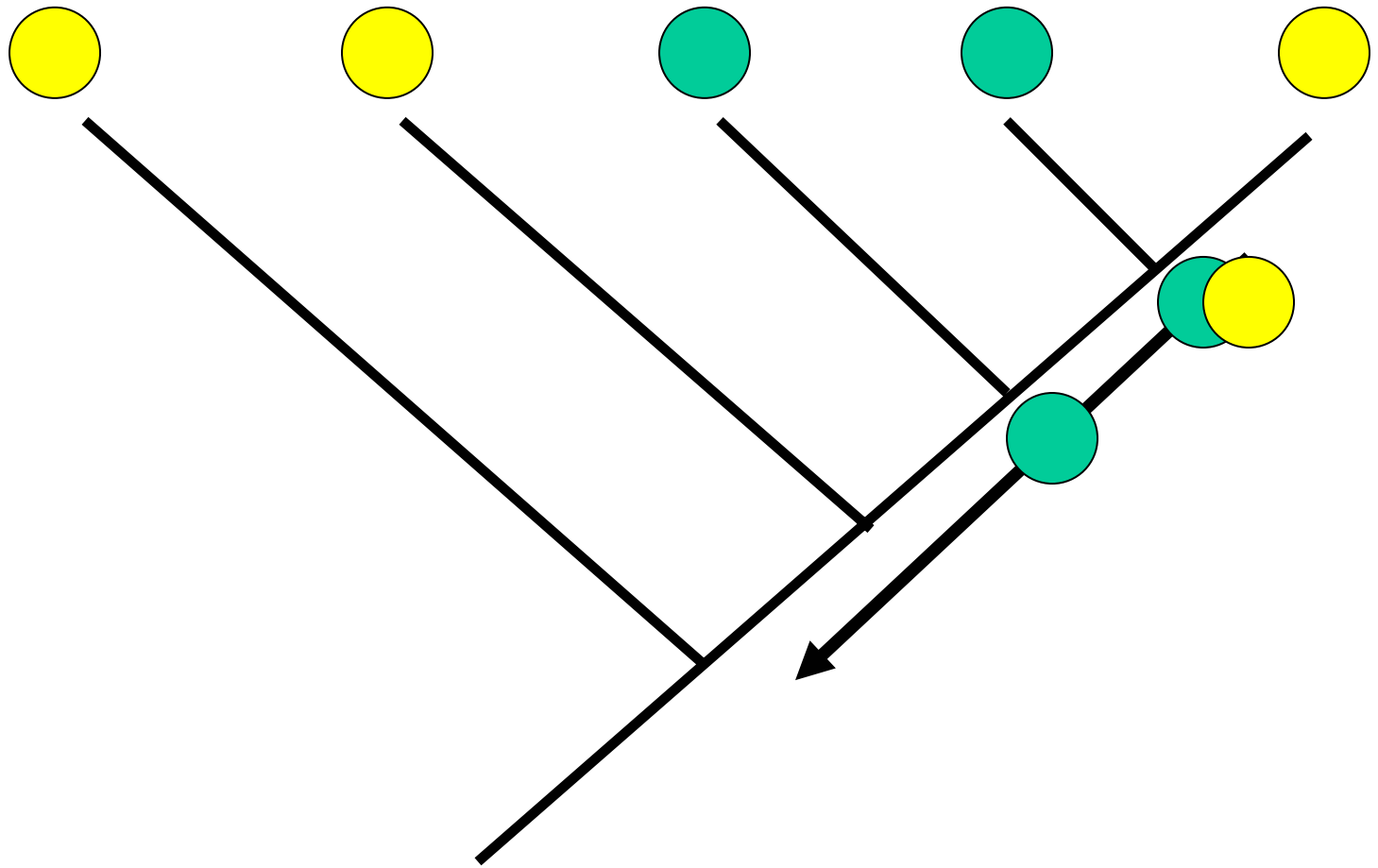


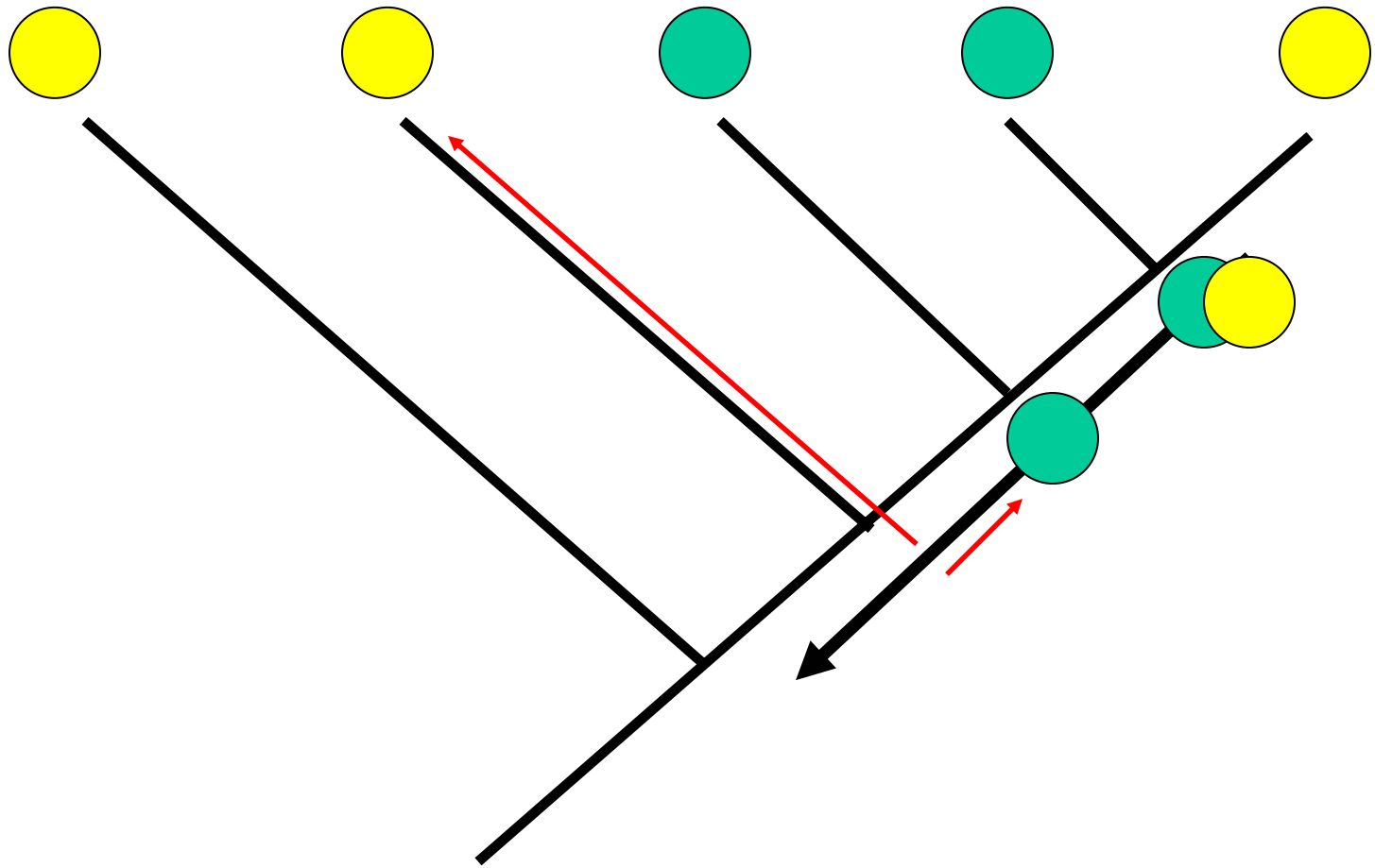
En este caso los descendiente no comparen el mismo estado por lo que se le asigna la unión de estados al ancestro.



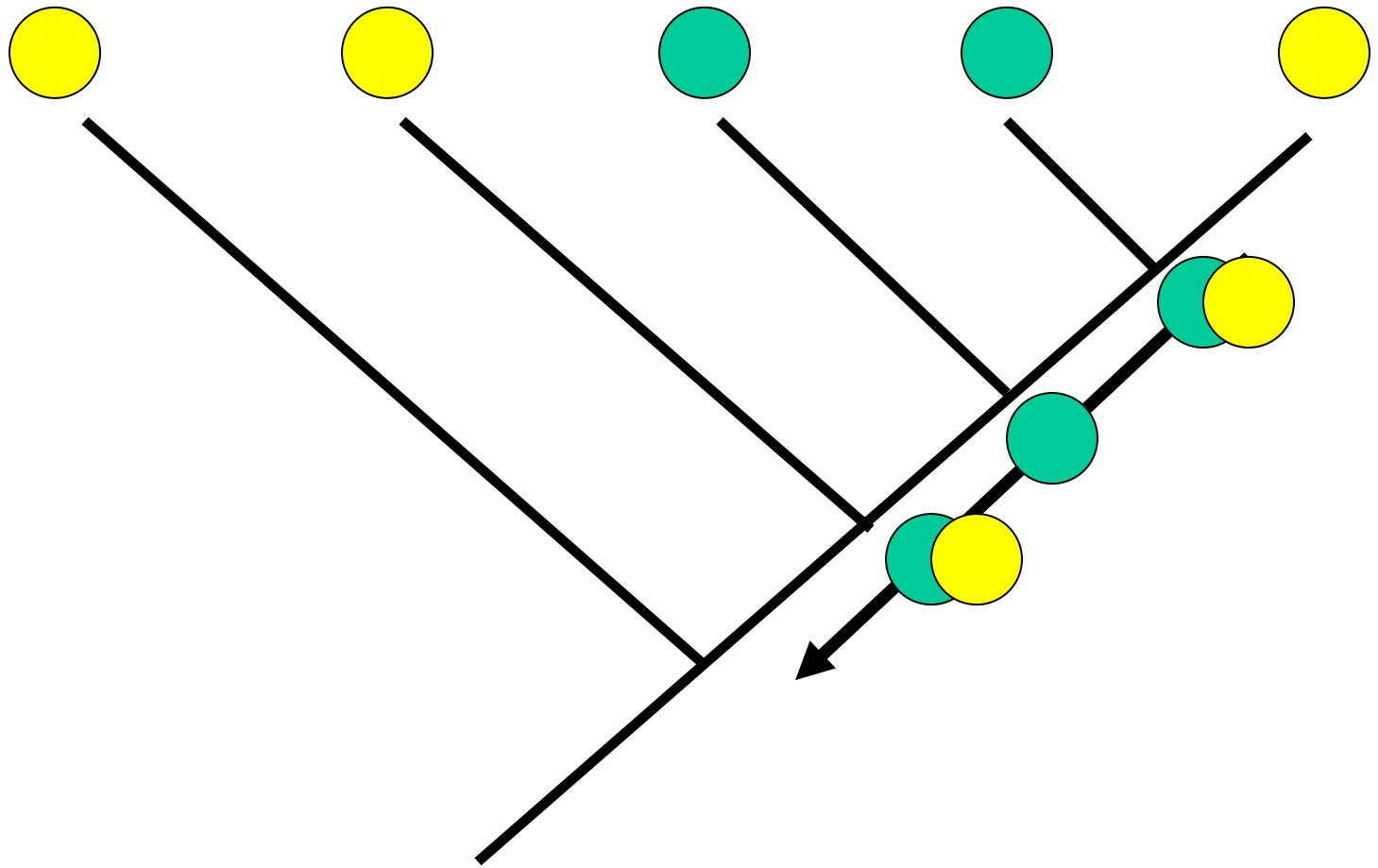


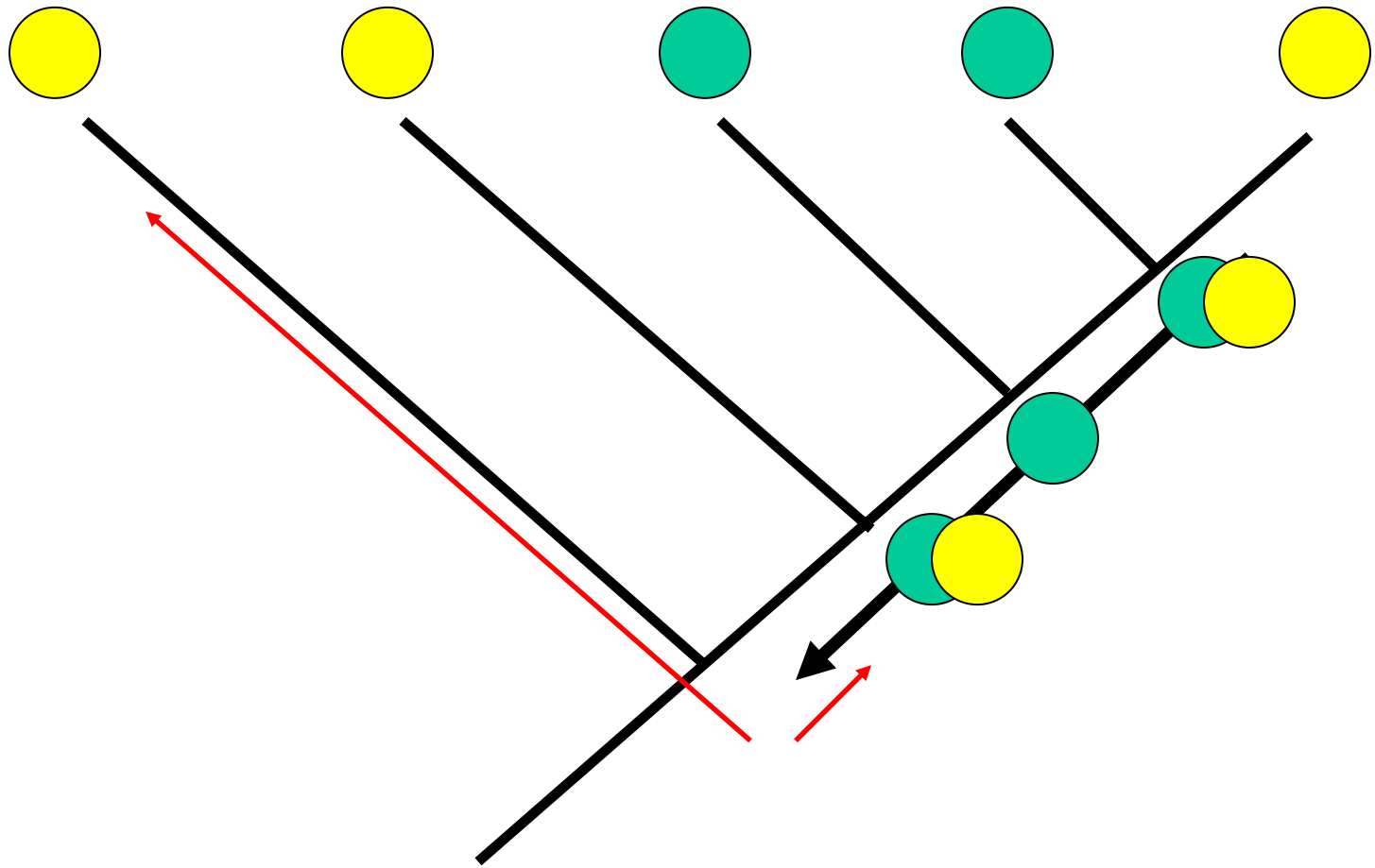
Los descendientes coparten el estado verde y por lo tanto se le asigna al ancestro.



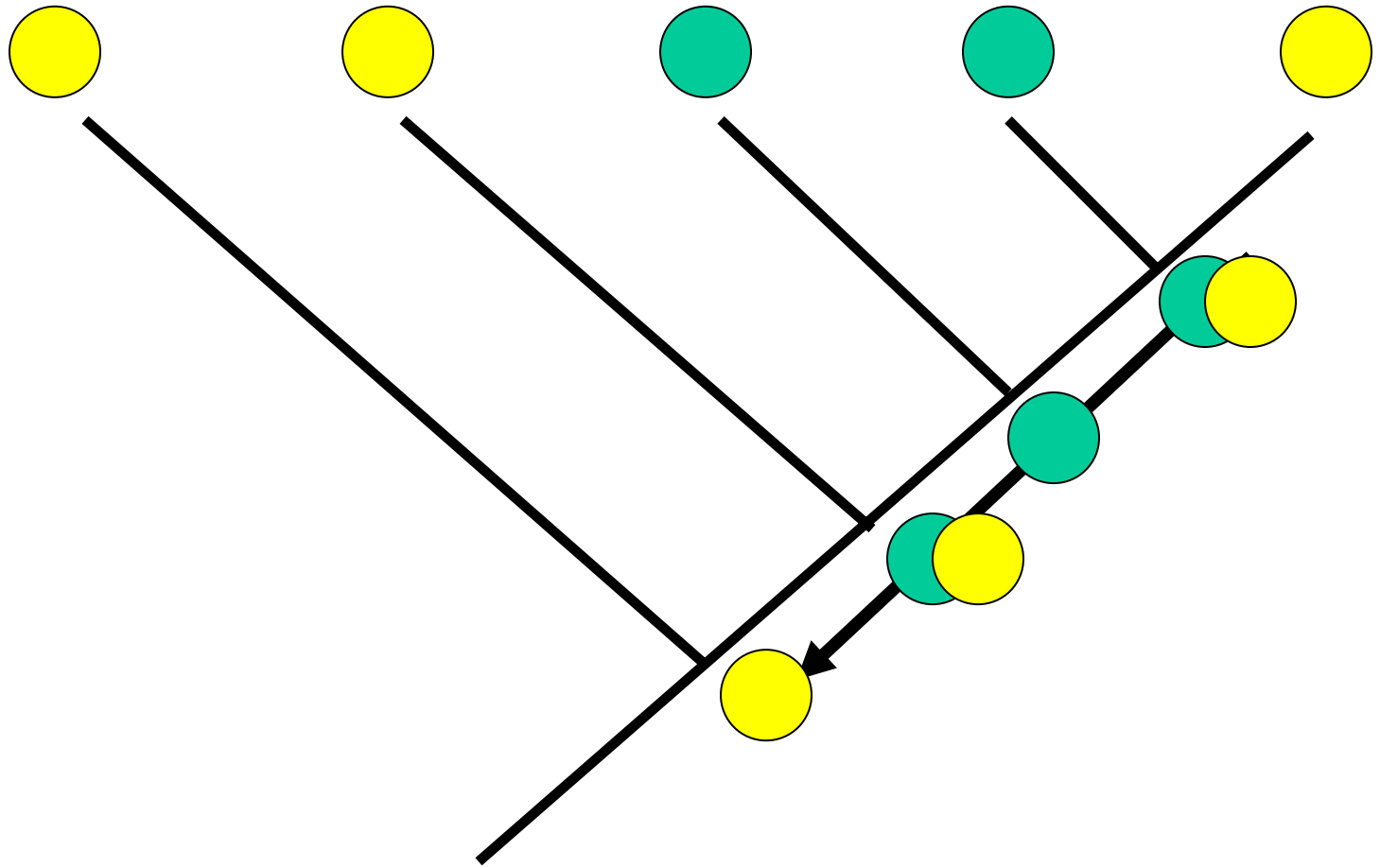


Nuevamente los descendientes no comparte el estado y se le asigna la unión al ancestro.

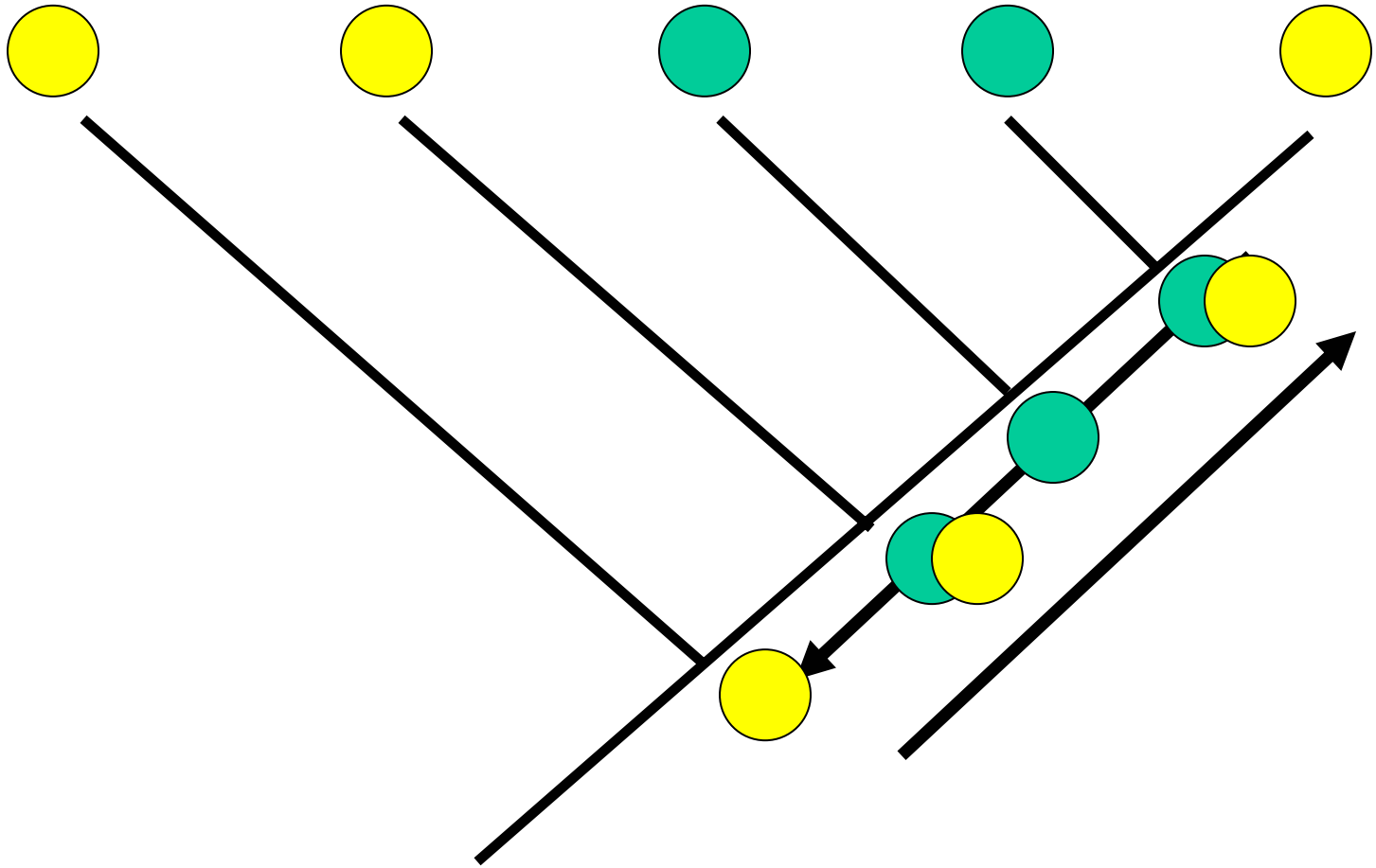




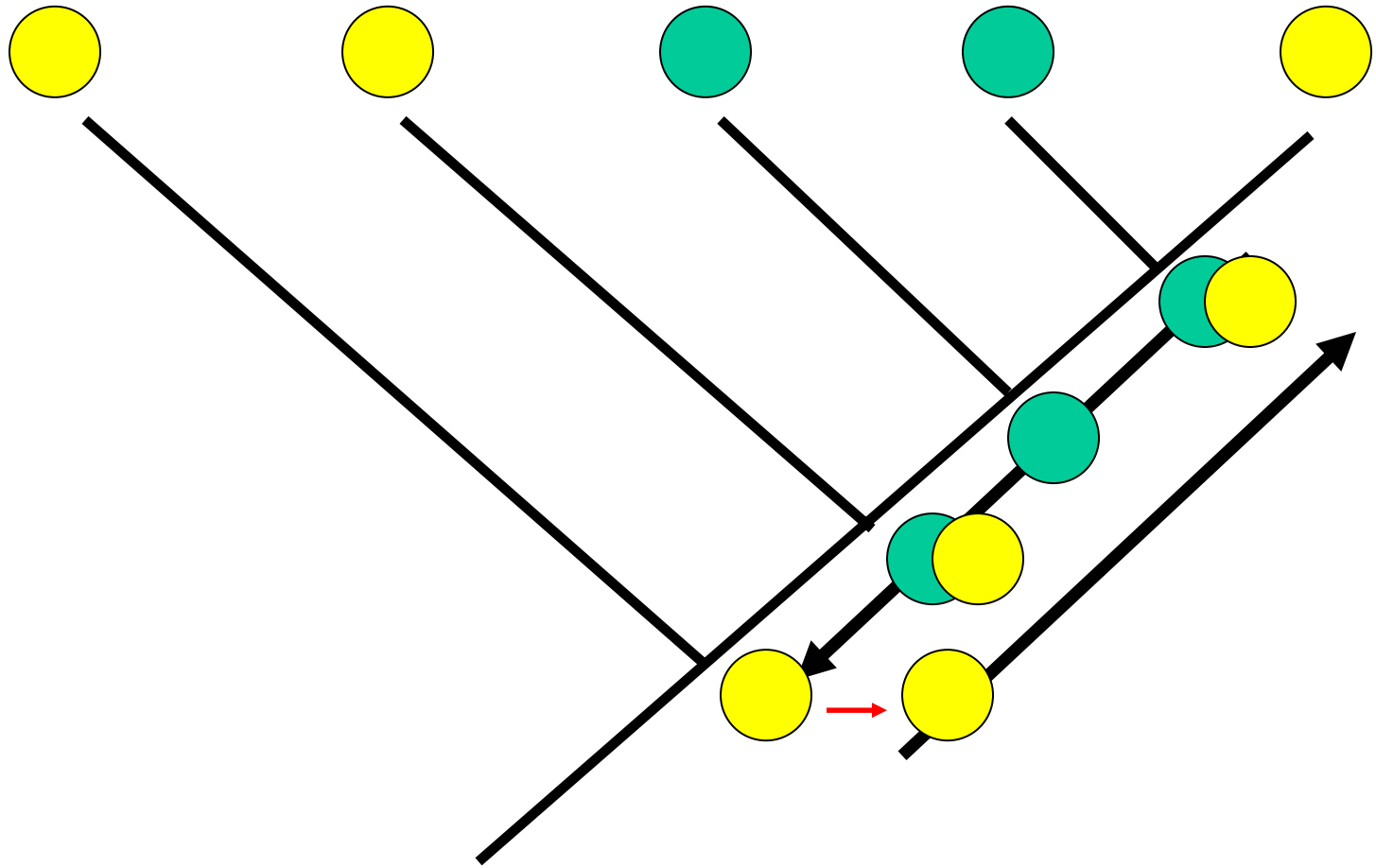
Los descendientes comparten el estado amarillo y por lo tanto se le asigna amarillo al ancestro.

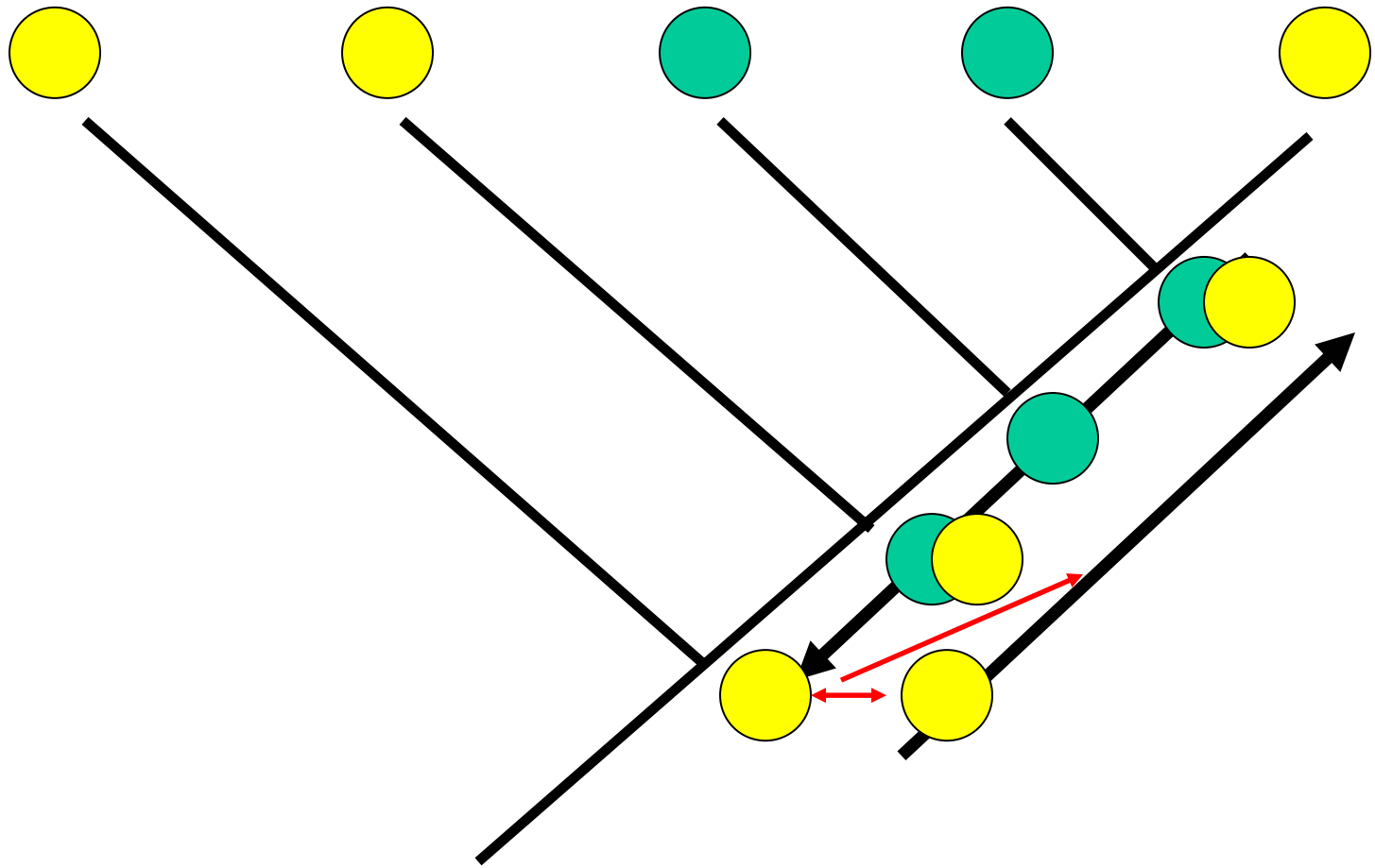


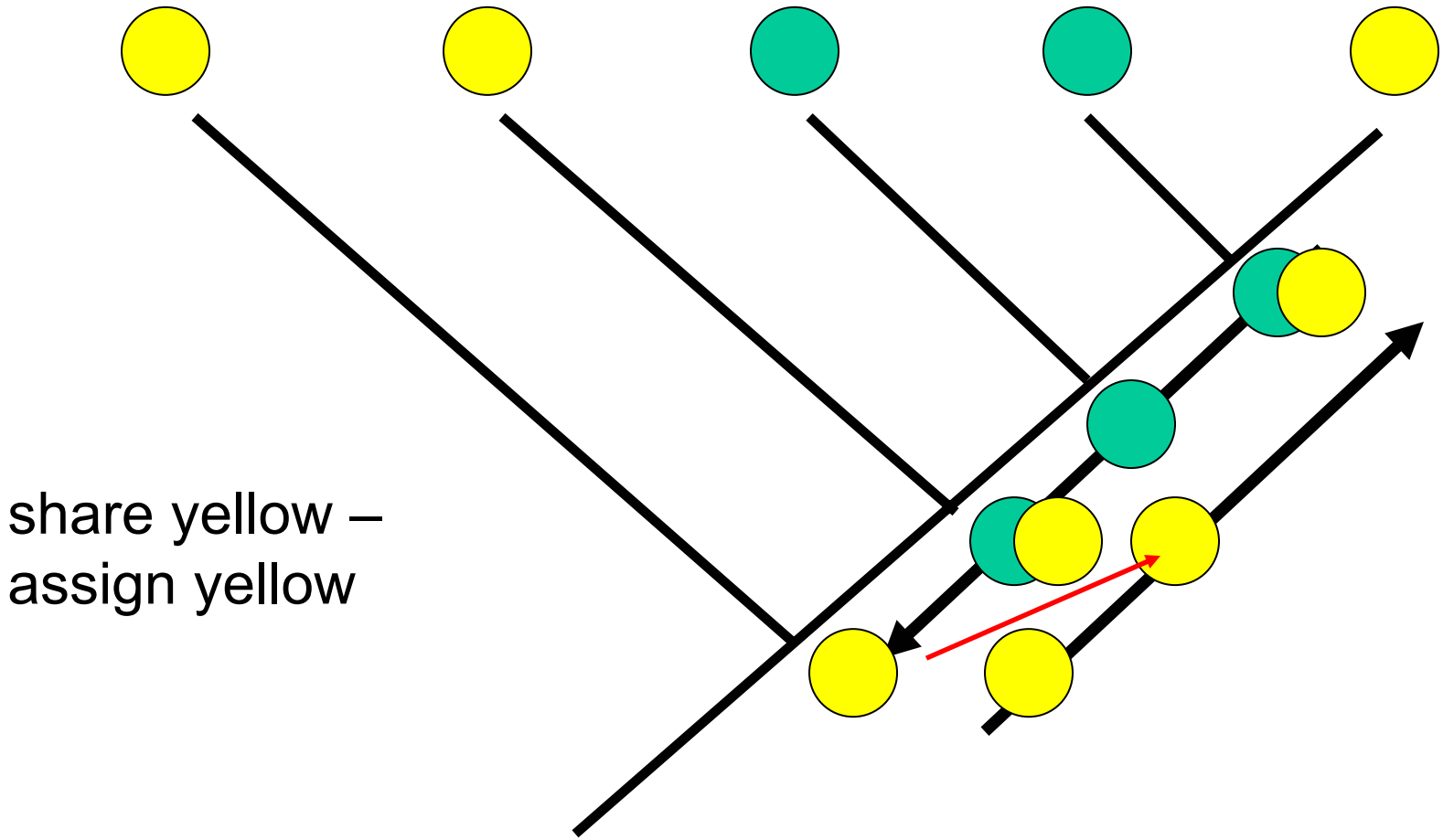
Pasaje hacia arriba

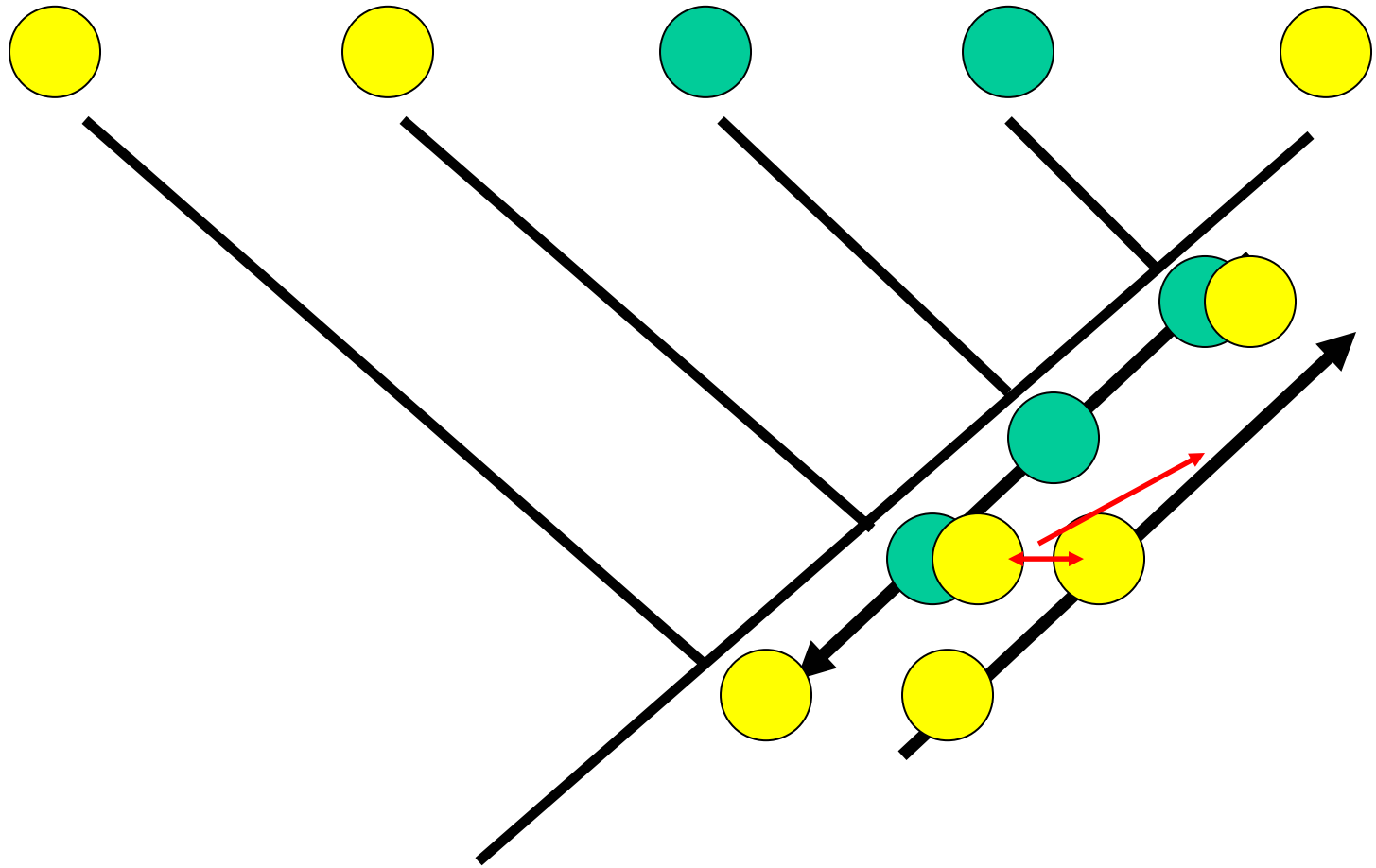


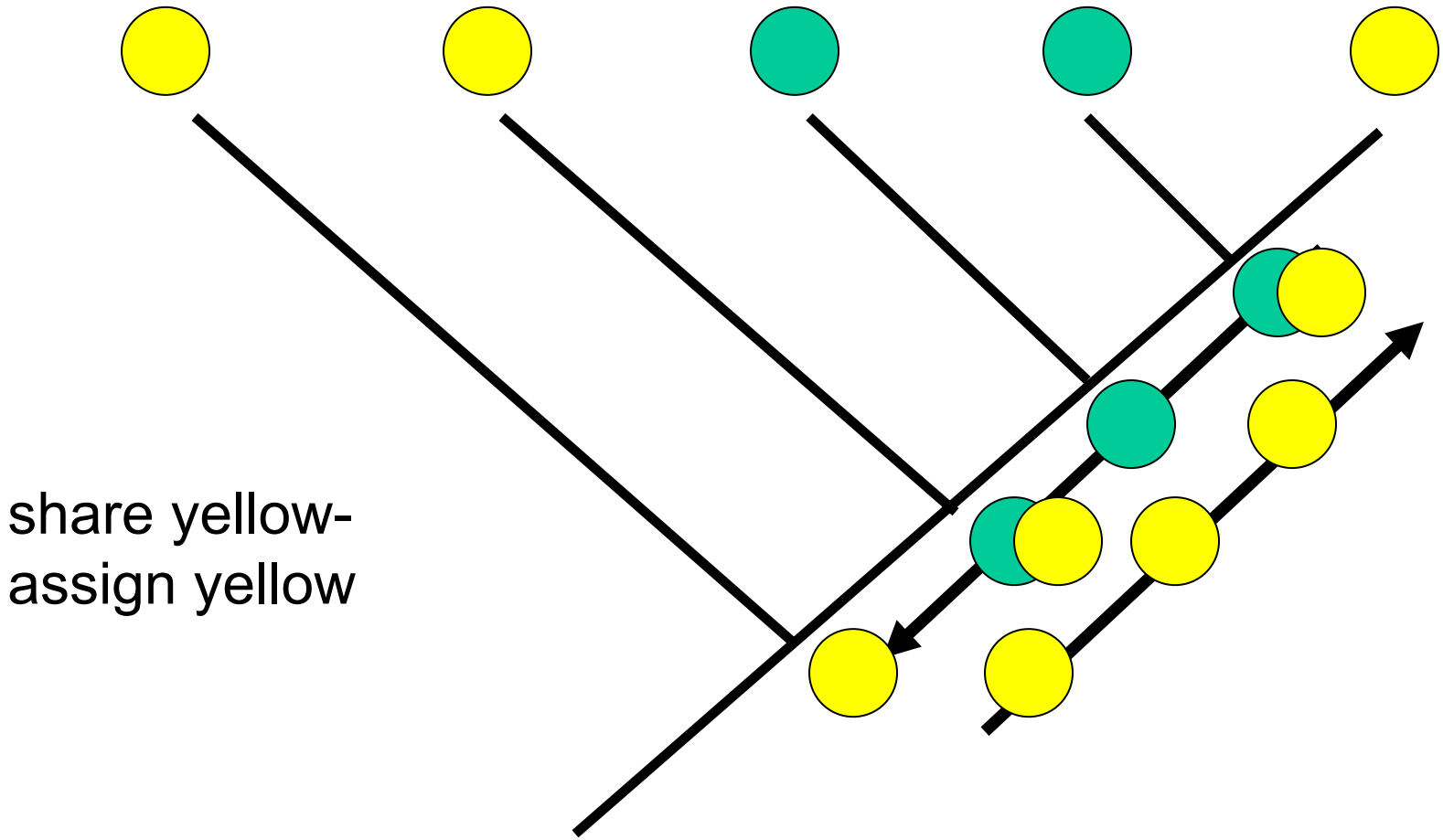
Uppass at Root = Downpass at Root

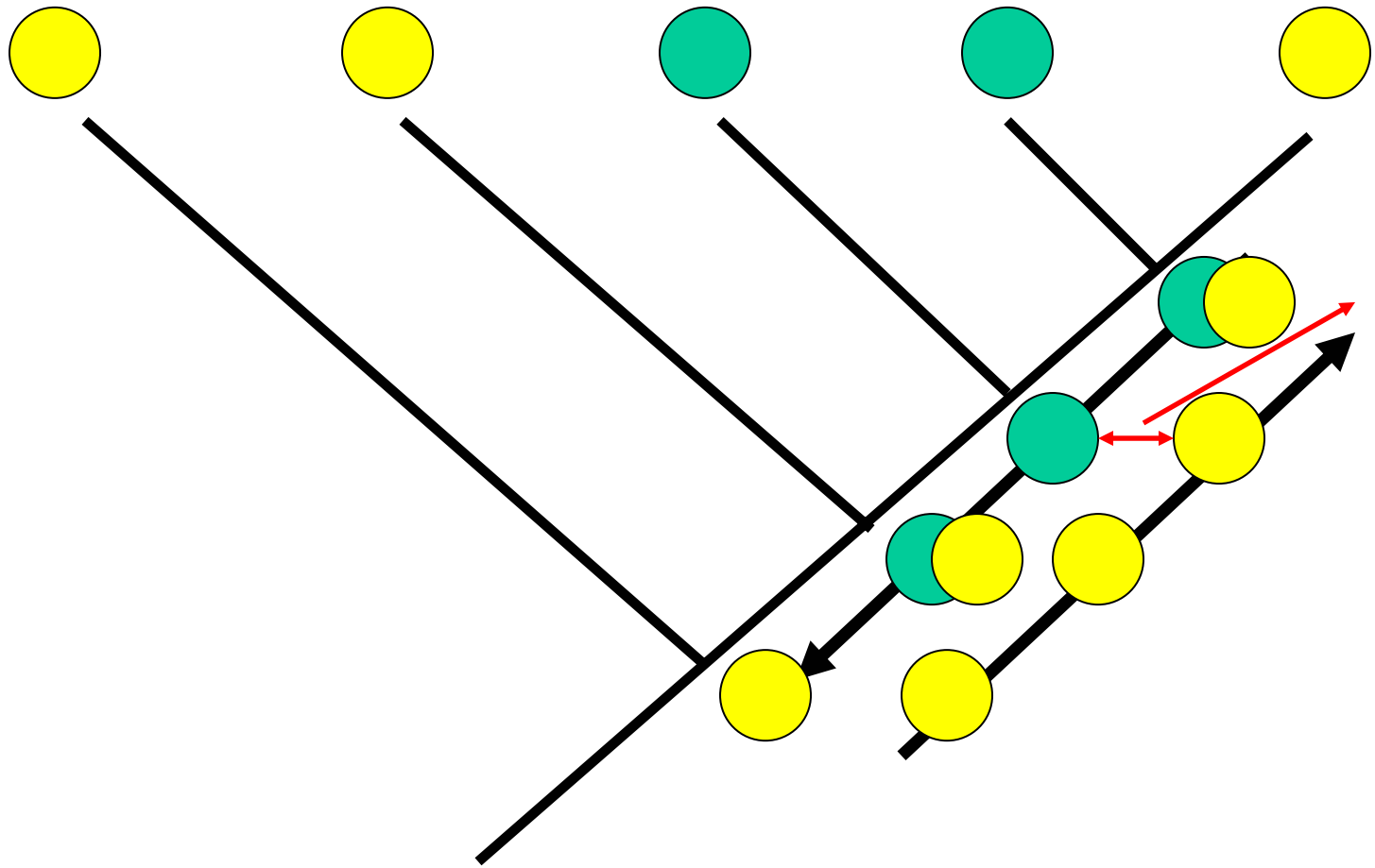


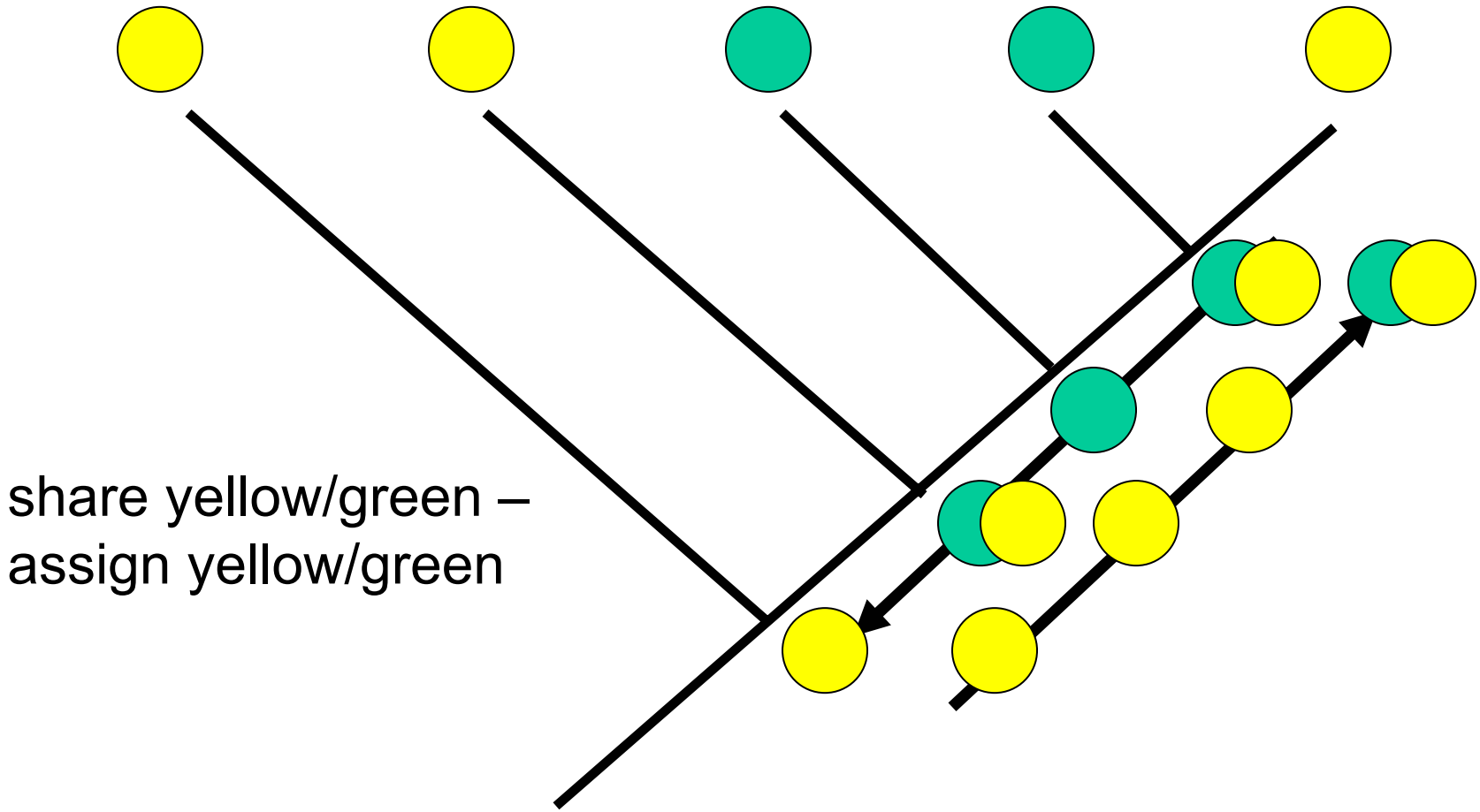



share yellow –
assign yellow



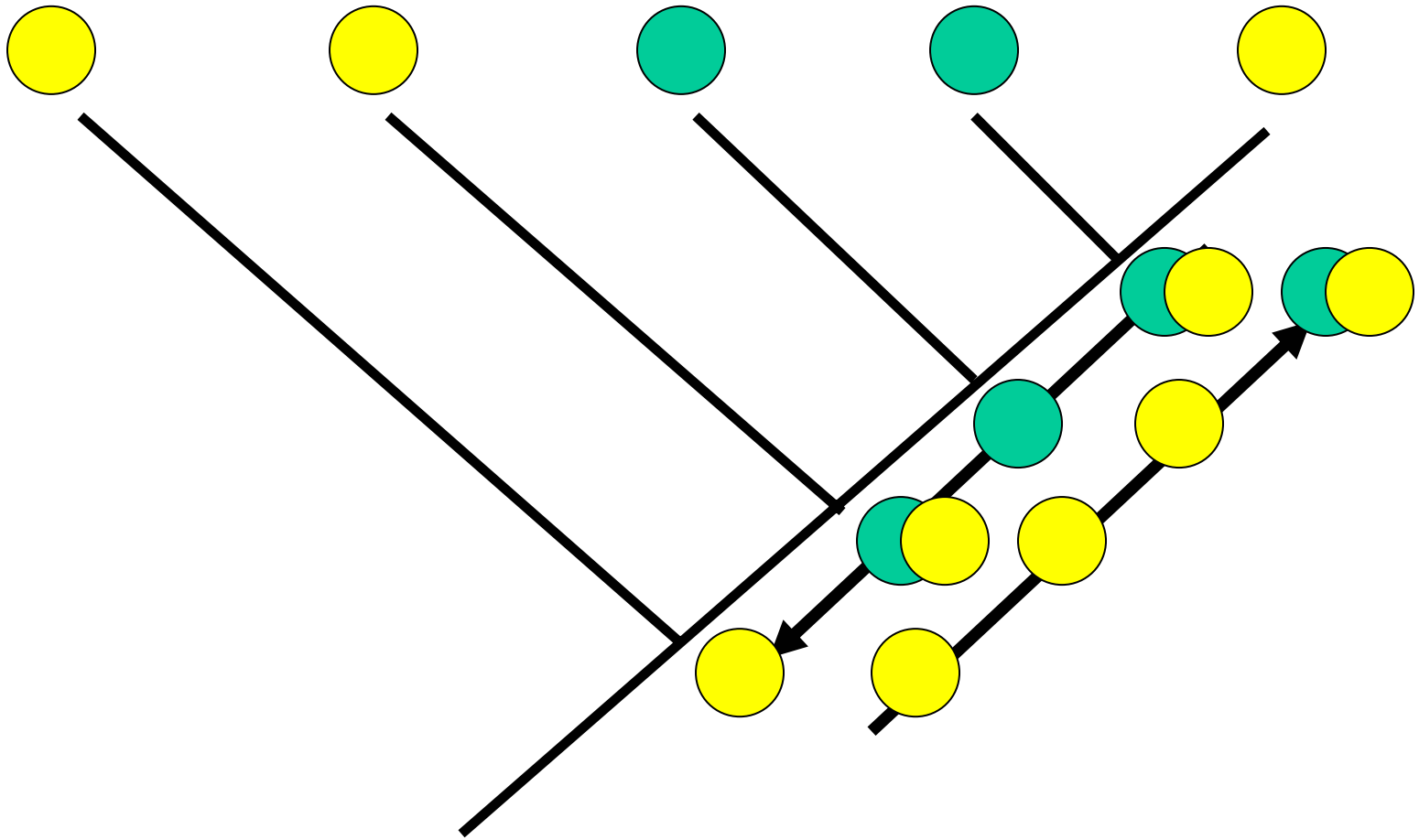

share yellow-
assign yellow

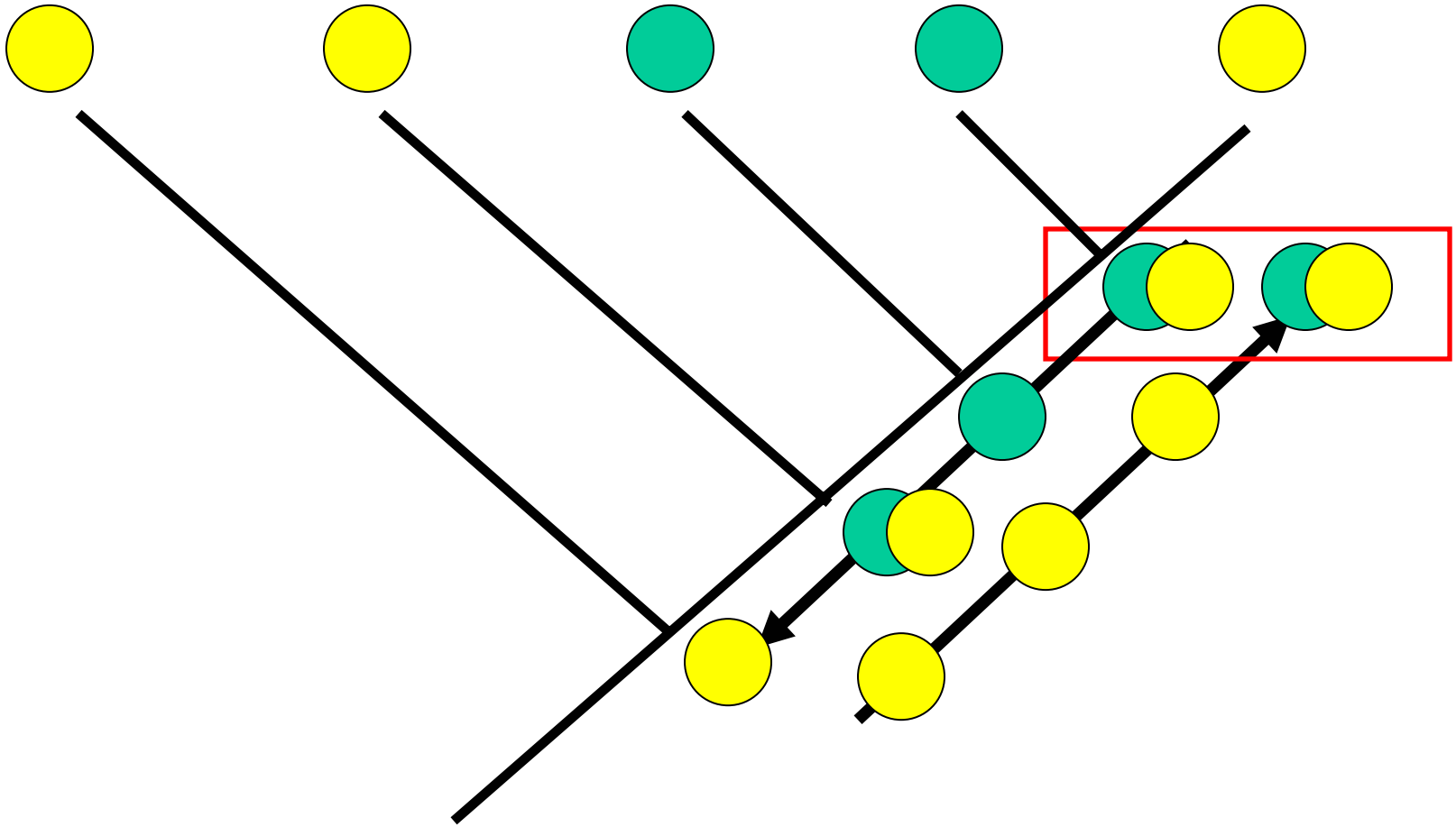


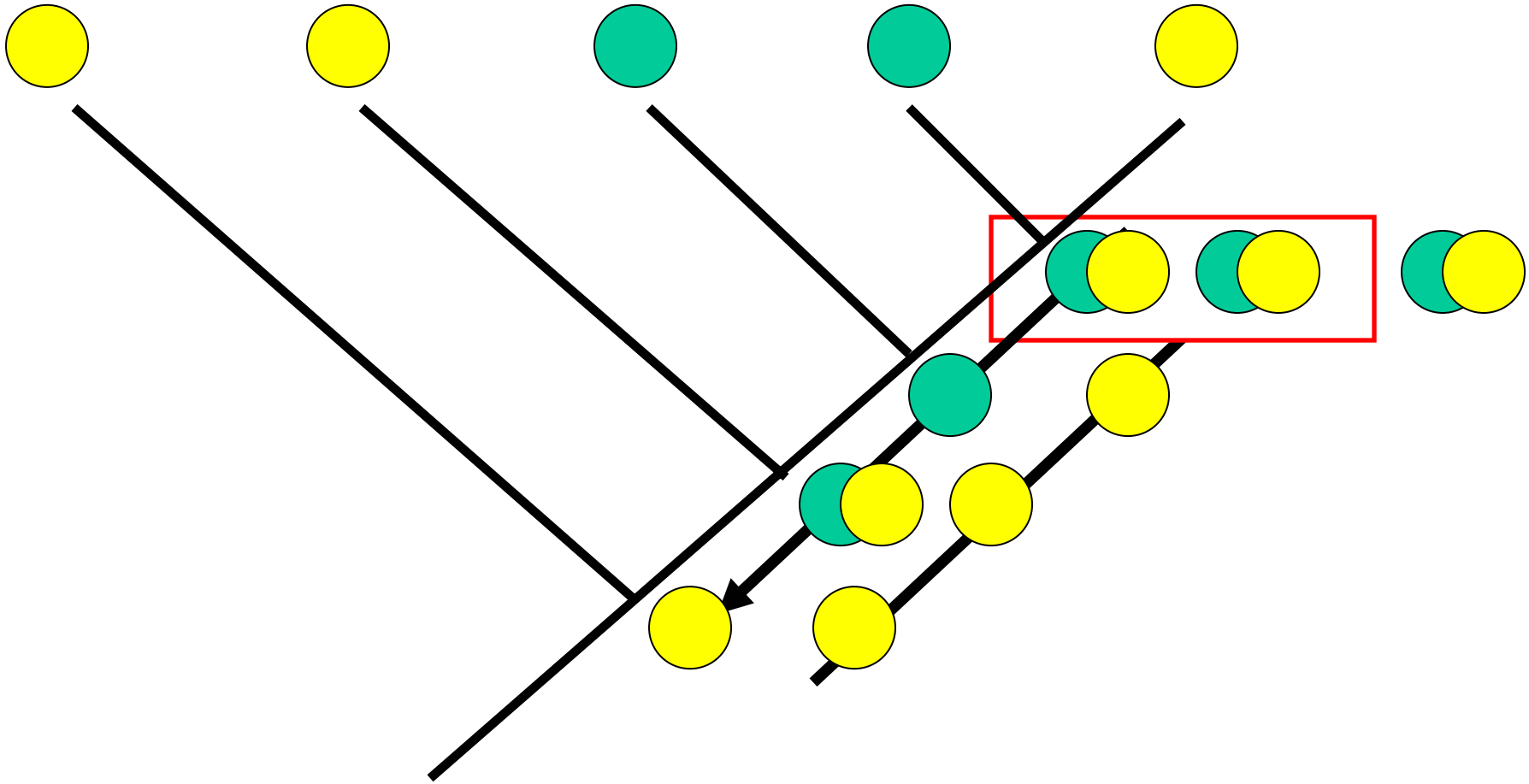

share yellow/green –
assign yellow/green

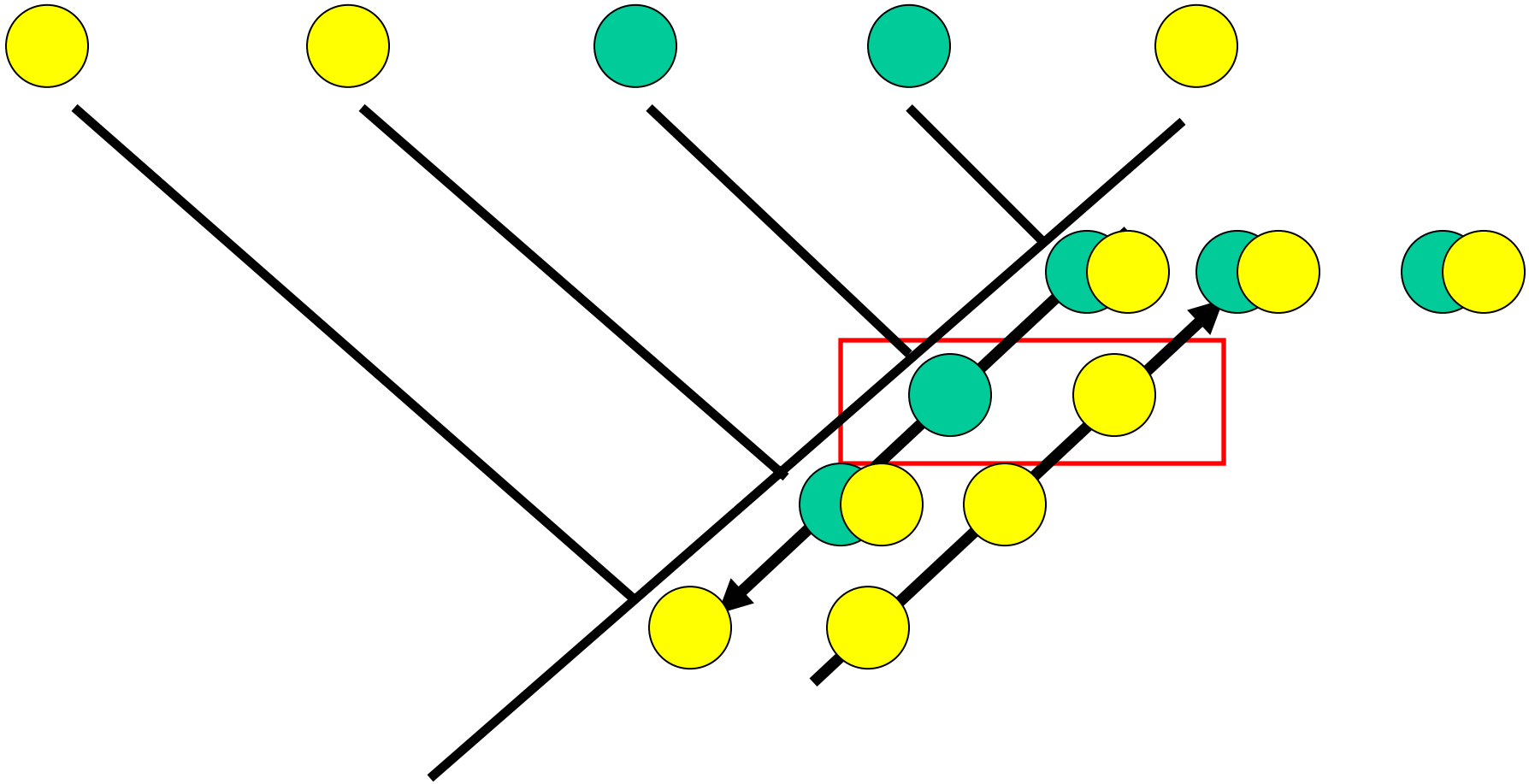
Optimización final

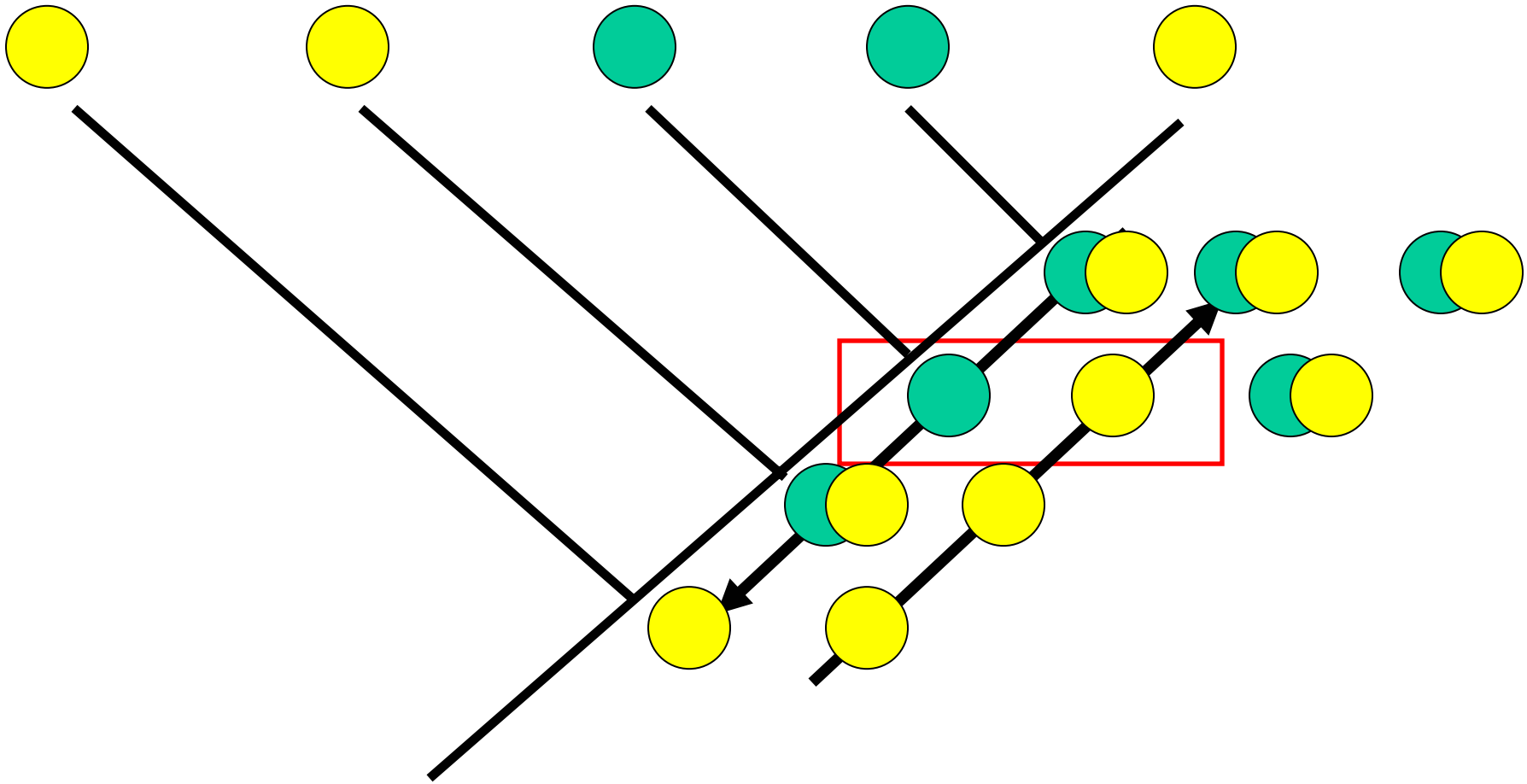
Se aplica la regla de la mayoría y los empates quedan como estados ambiguos.

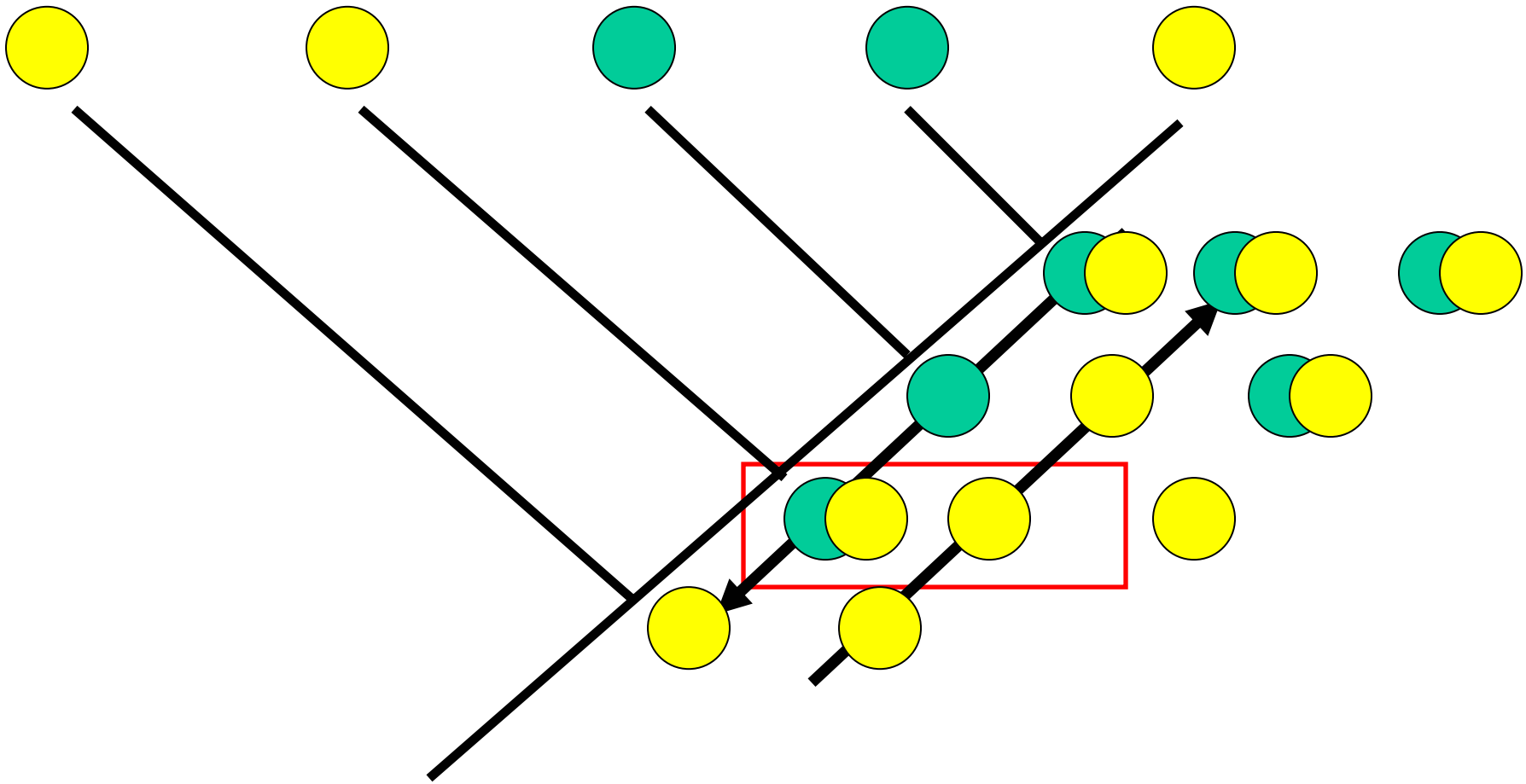


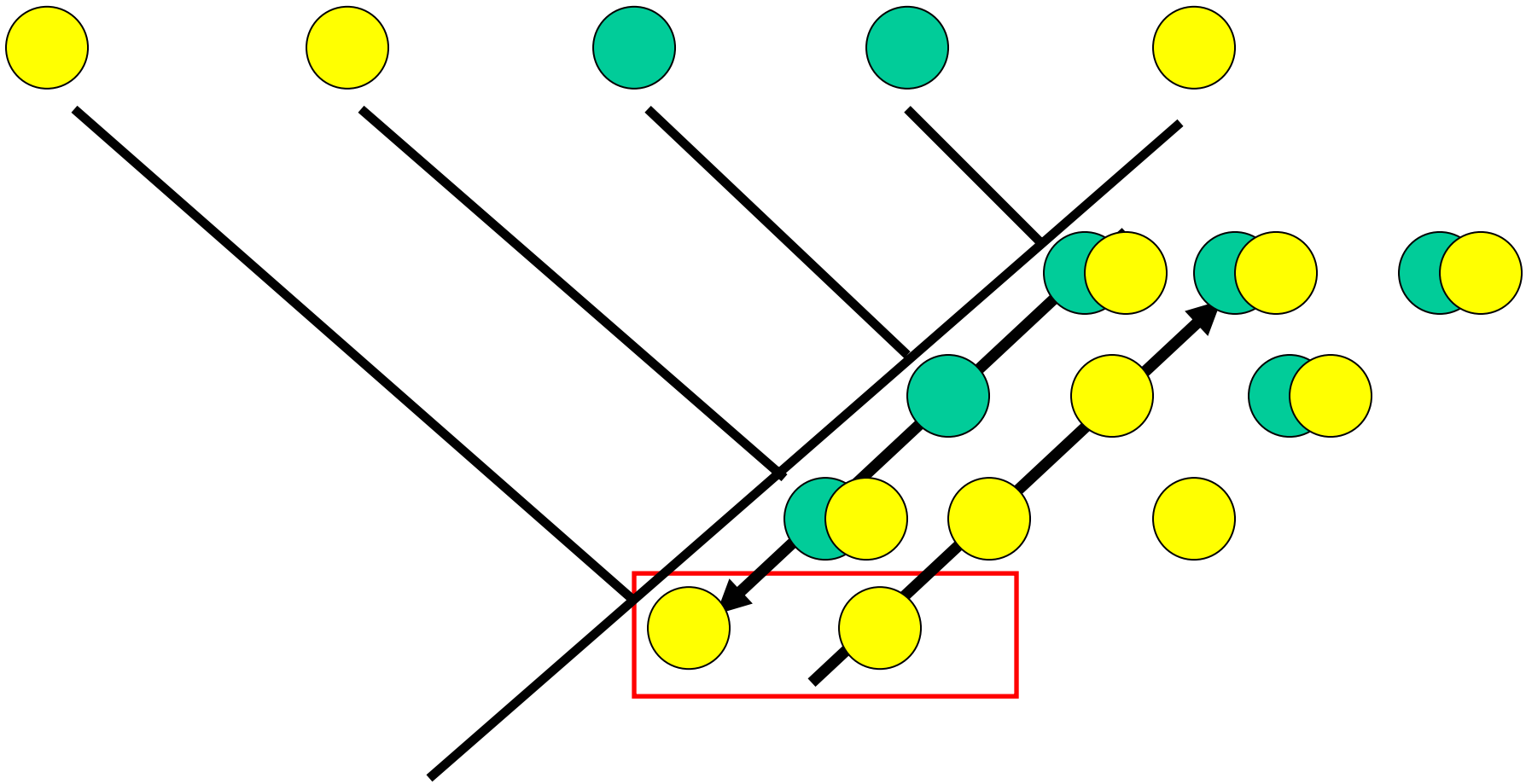


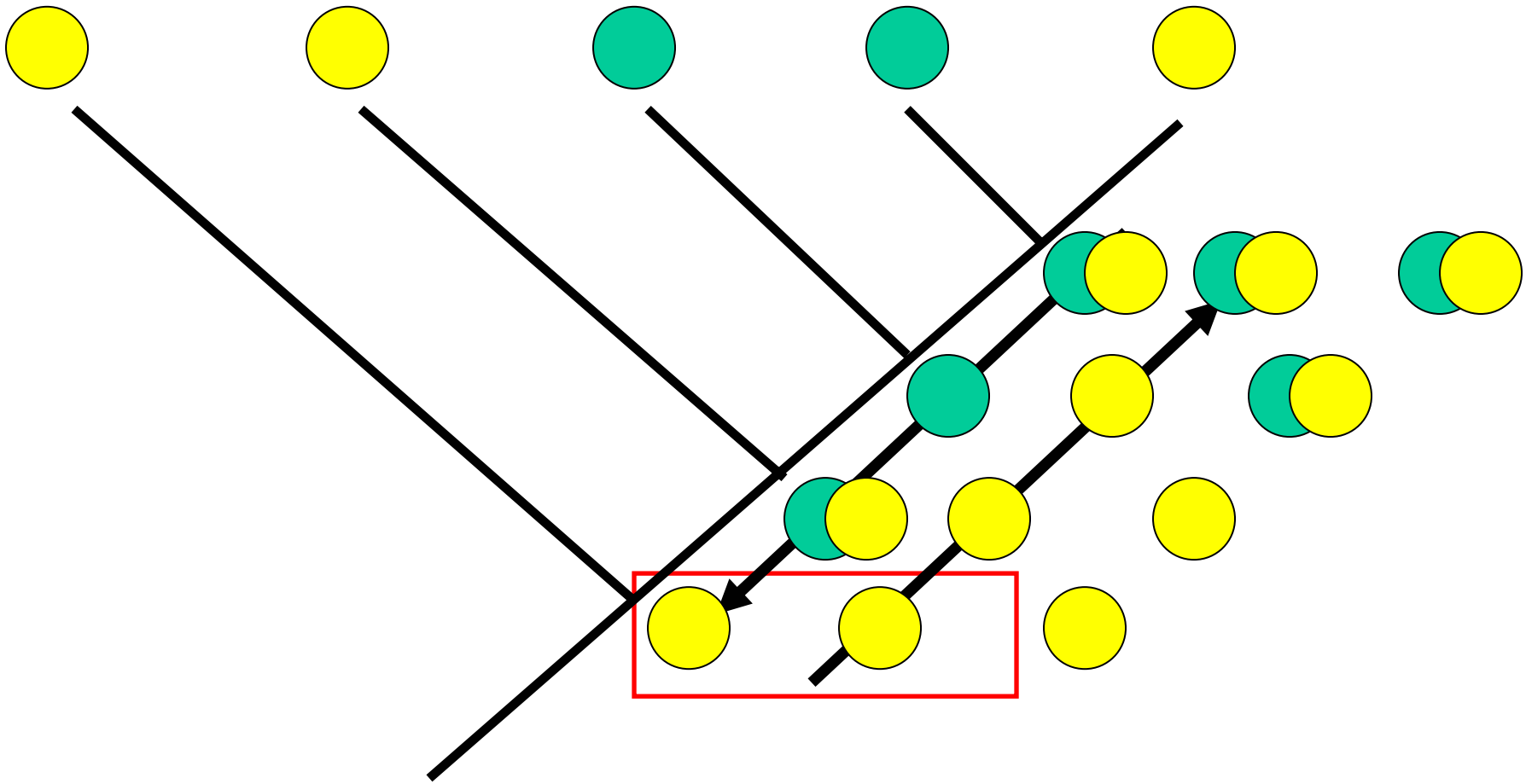




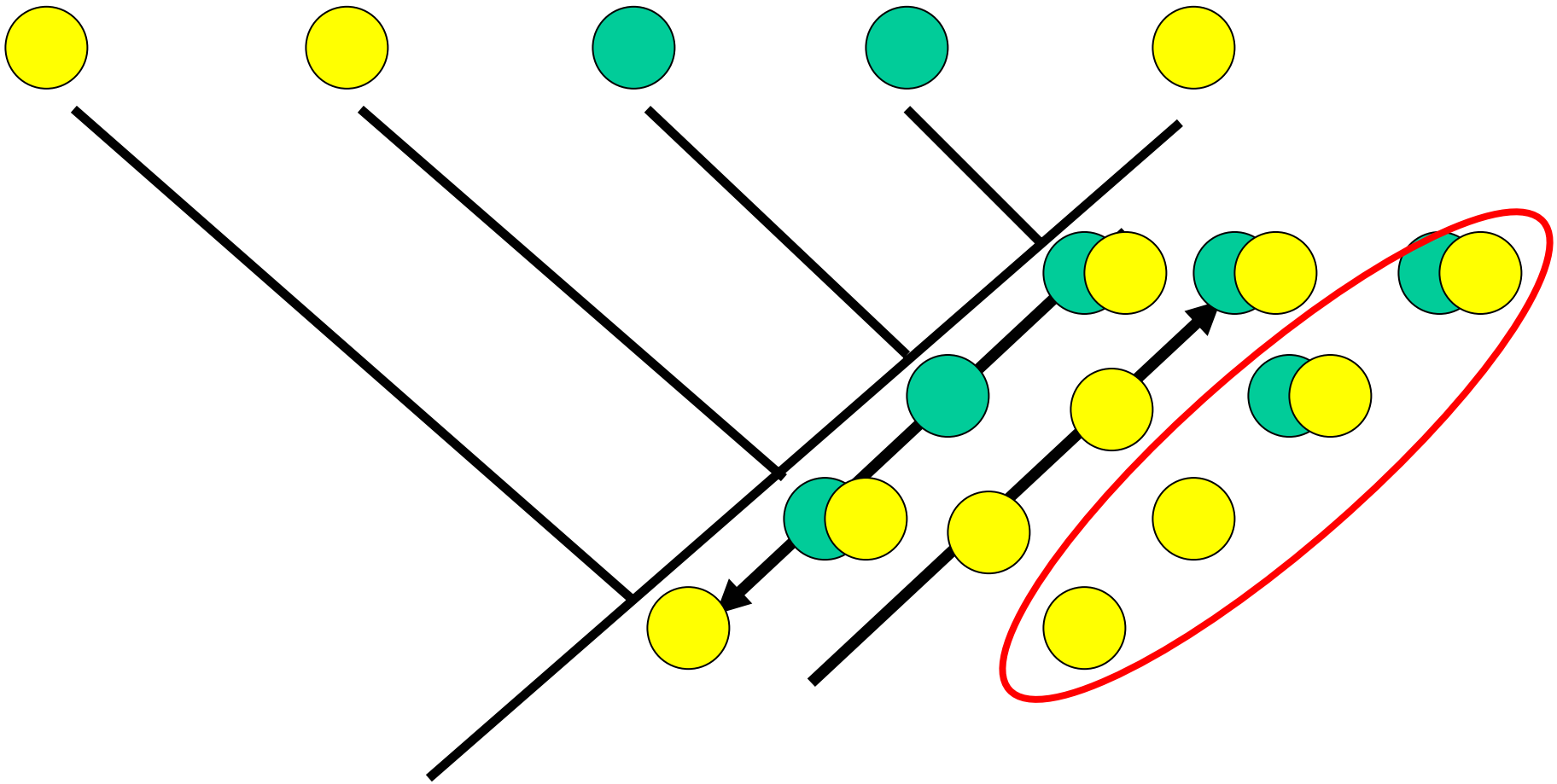




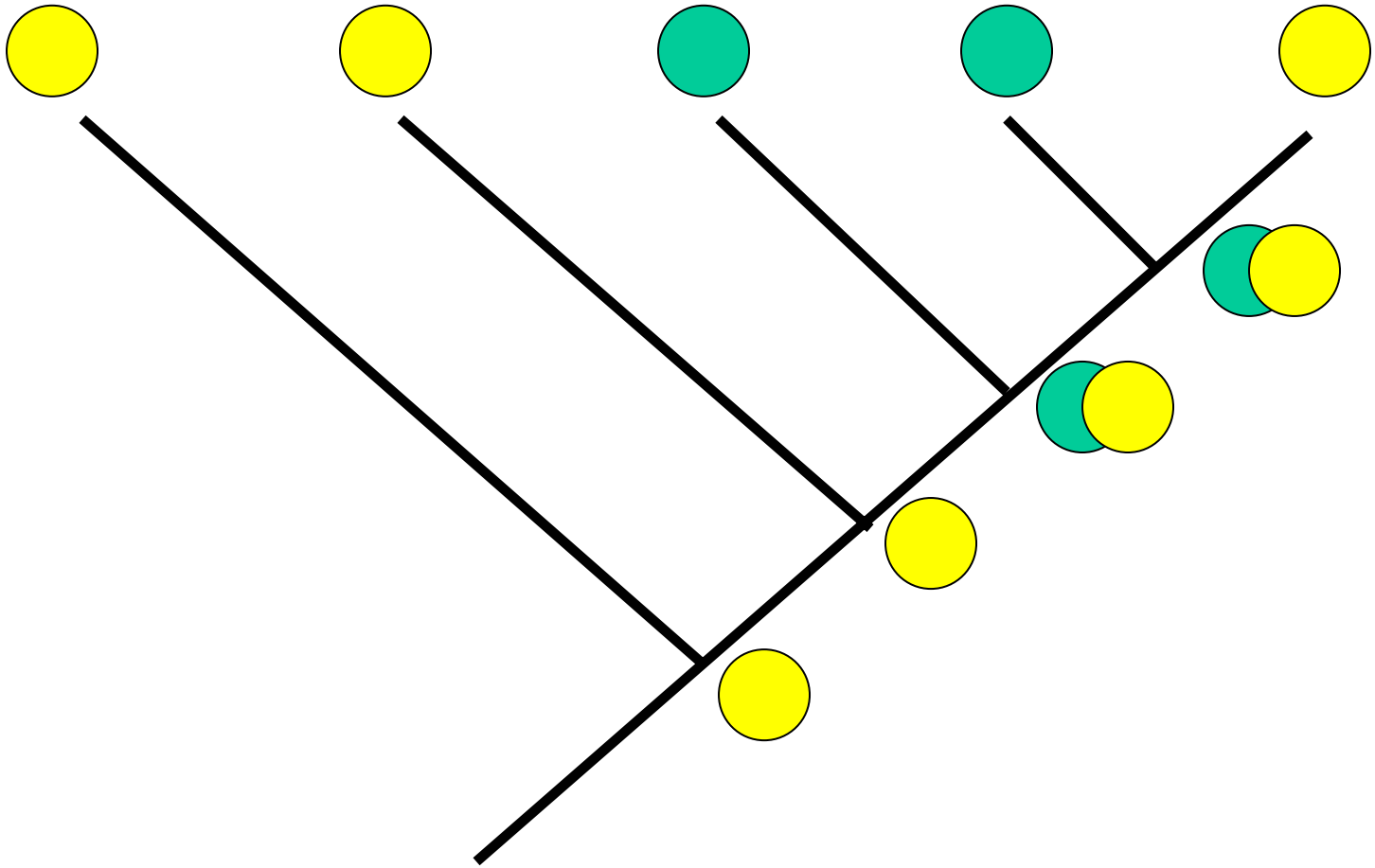




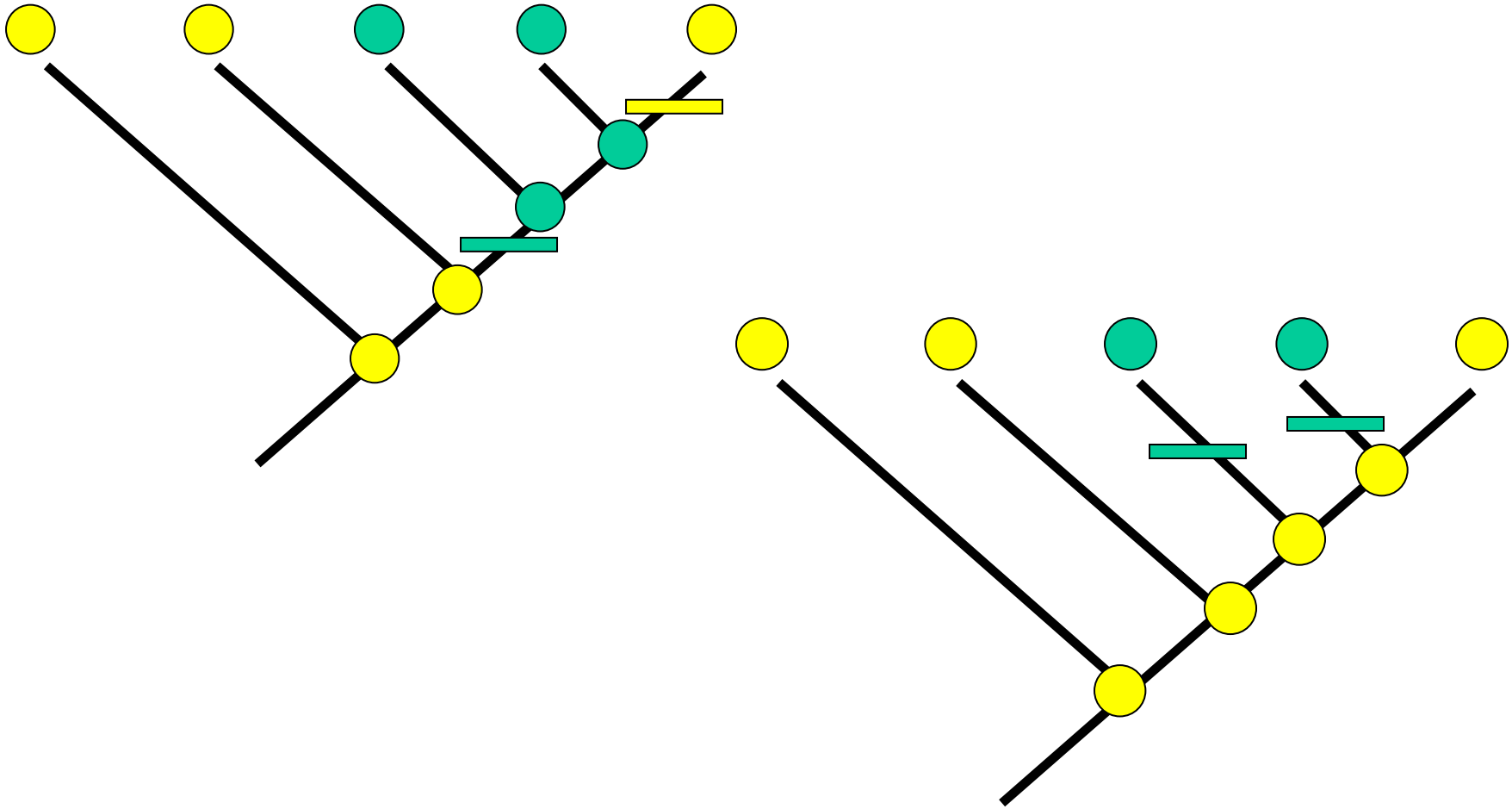
Optimización final



Optimización final



Reconstrucciones equivalentes



Igualmente parsinoniosas

Un problema simple (1 variable): la evolución del repertorio de cantos en los ictéridos.

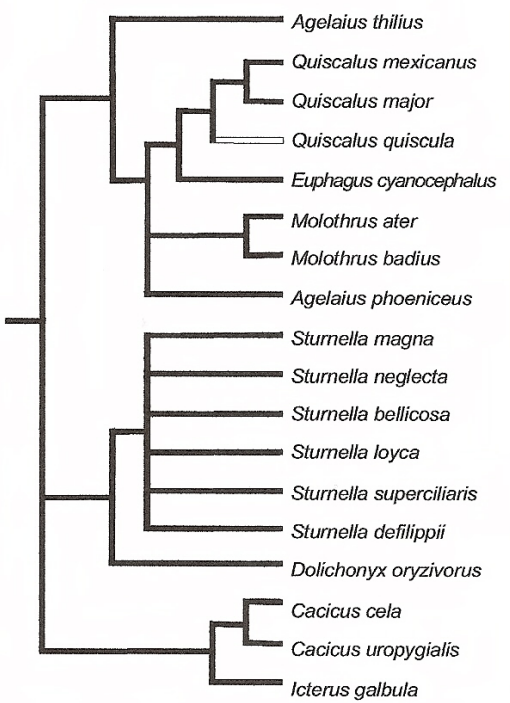
Hipótesis: los repertorios de cantos evolucionan a partir de cantos simples.

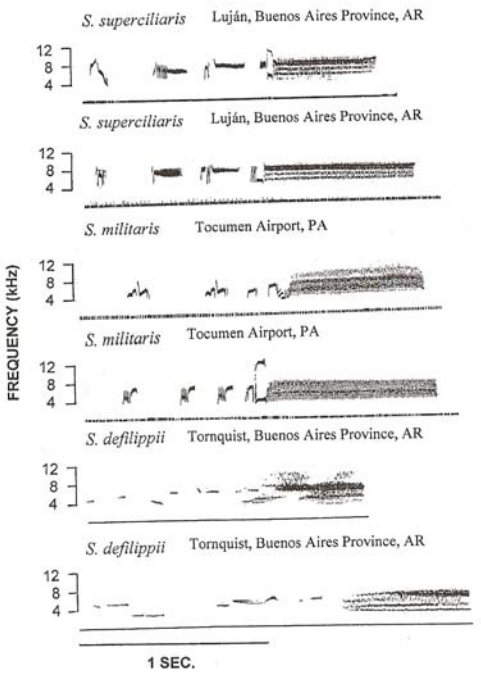
Predicción: los repertorios de canto deberían ser la condición apomórfica y los cantos simples la condición plesiomórfica.

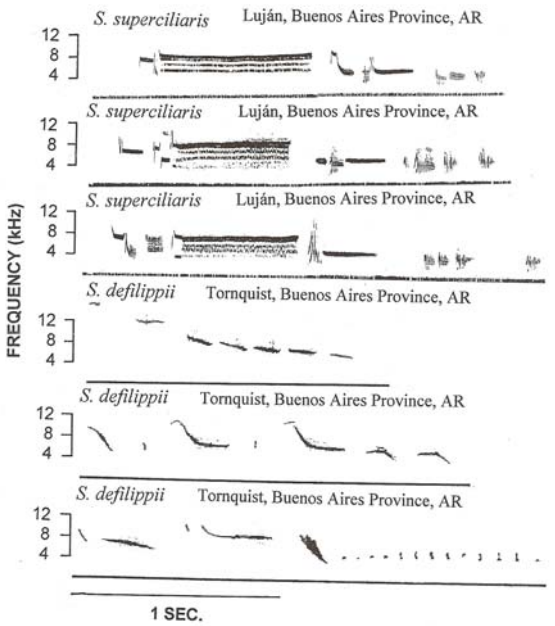
Se trabajará con la matriz de datos de Gray & Hagelin (1996) que incluye a 18 especies de Ictéridos.

Species	Repertoire
Agelaius thilius	Present
Quiscalus mexicanus	Present
Quiscalus major	Present
Quiscalus quiscula	Absent
Euphagus cyanocephalus	Present
Molothrus ater	Present
Molothrus badius	Present
Agelaius phoeniceus	Present
Sturnella magna	Present
Sturnella neglecta	Present
Sturnella bellicosa	Present
Sturnella loyca	Present
Sturnella superciliaris	Present
Sturnella defilippii	Present
Dolichonyx orizivorus	Present
Cacicus cela	Present
Cacicus uropygialis	Present
Icterus galbula	Present

Se mapeará sobre la filogenia de Lanyon 1994 los estados del carácter repertorio.







Al mismo tiempo que resulta posible establecer secuencias de cambios de un determinado carácter durante la evolución de un grupo de especies, los métodos de "mapeo" permiten estudiar la asociación entre dos o más variables discretas. Dos de los métodos más utilizados para este tipo de análisis son la
Prueba de Cambios Concentrados y la de Estados Contingentes.

Esencialmente. Los dos métodos comparan con una distribución nula (que difiere entre ambos) el número de veces que un estado de la variable dependiente aparece sobre ramas de la filogenia que presentan un determinado estado de la variable considerada independiente, y analizan si esta asociación es significativa.

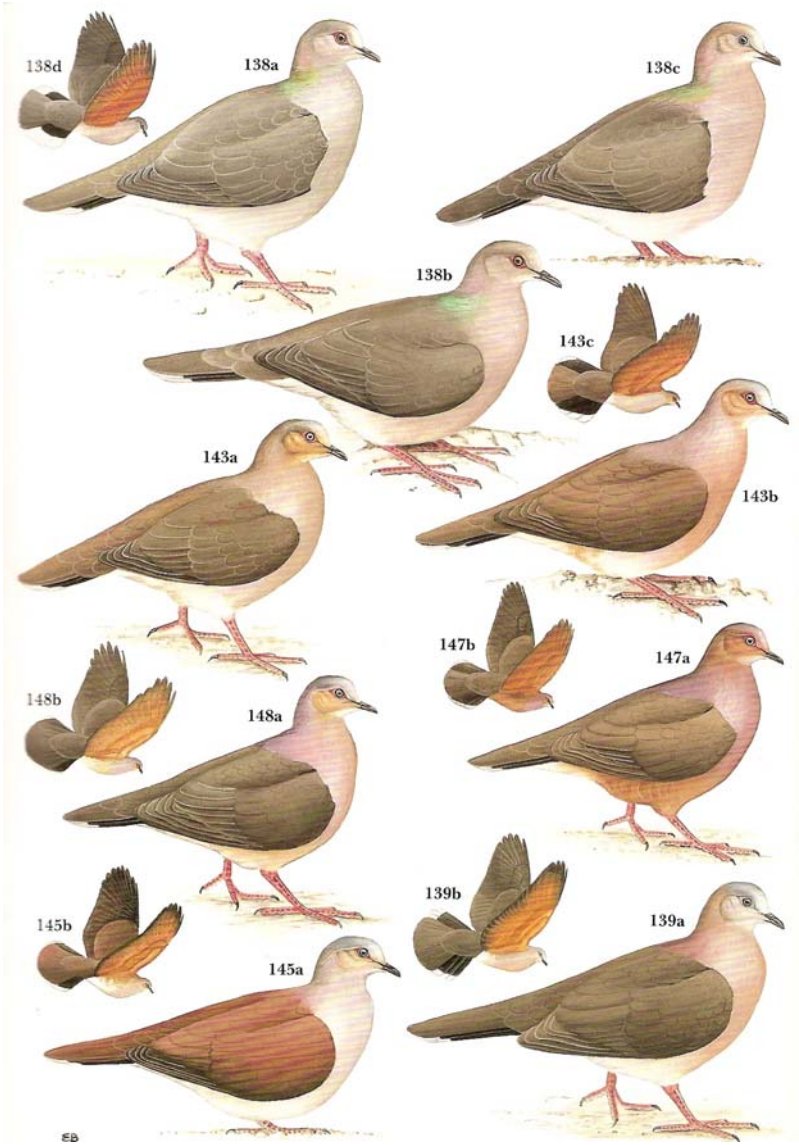
Similitudes:
Los dos test están basados en un análisis de parsimonia (para el mapeo).
Ambos son para caracteres cualitativos.

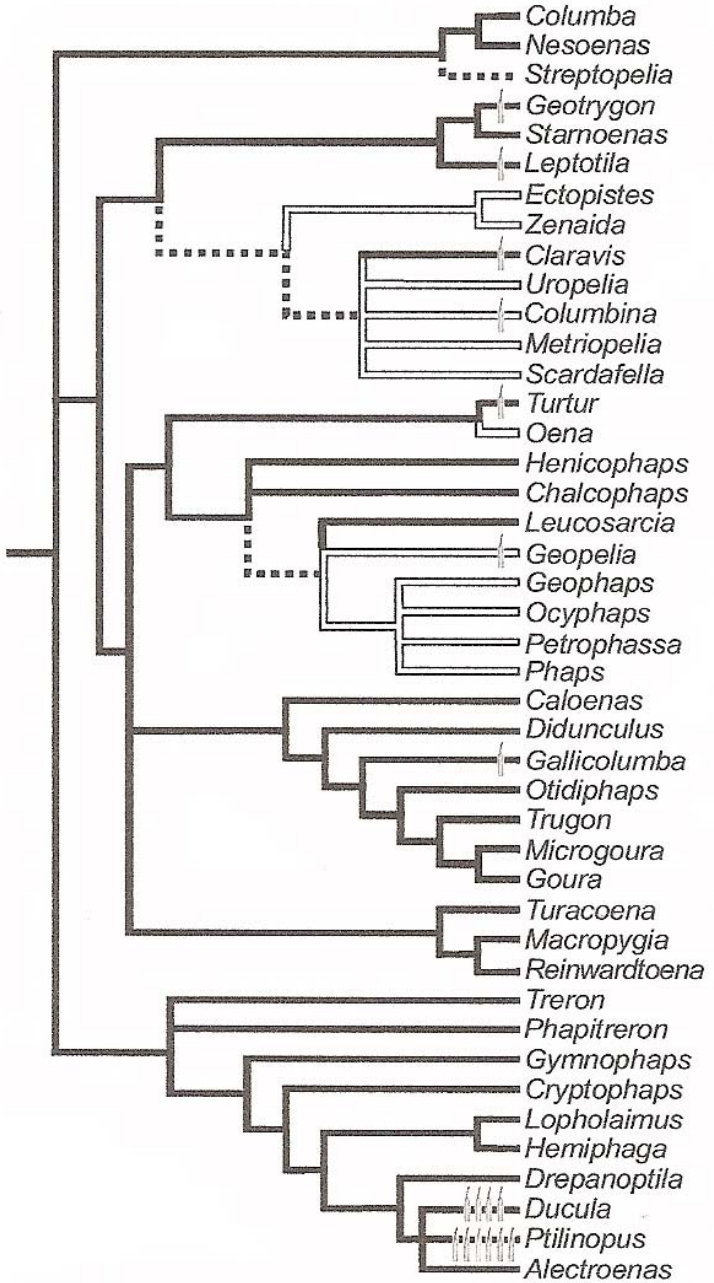
Diferencias:
TCC usa el número inferido de originaciones y reversiones de los estados del carácter y evalúa si éstos cambios están concentrados en uno de los dos estados del segundo carácter.

TEC usa el número de internodos de cada estado del segundo carácter y se pregunta si difieren en la probabilidad condicional de originación de un determinado estado del primer carácter. No toma en cuenta las reversiones.

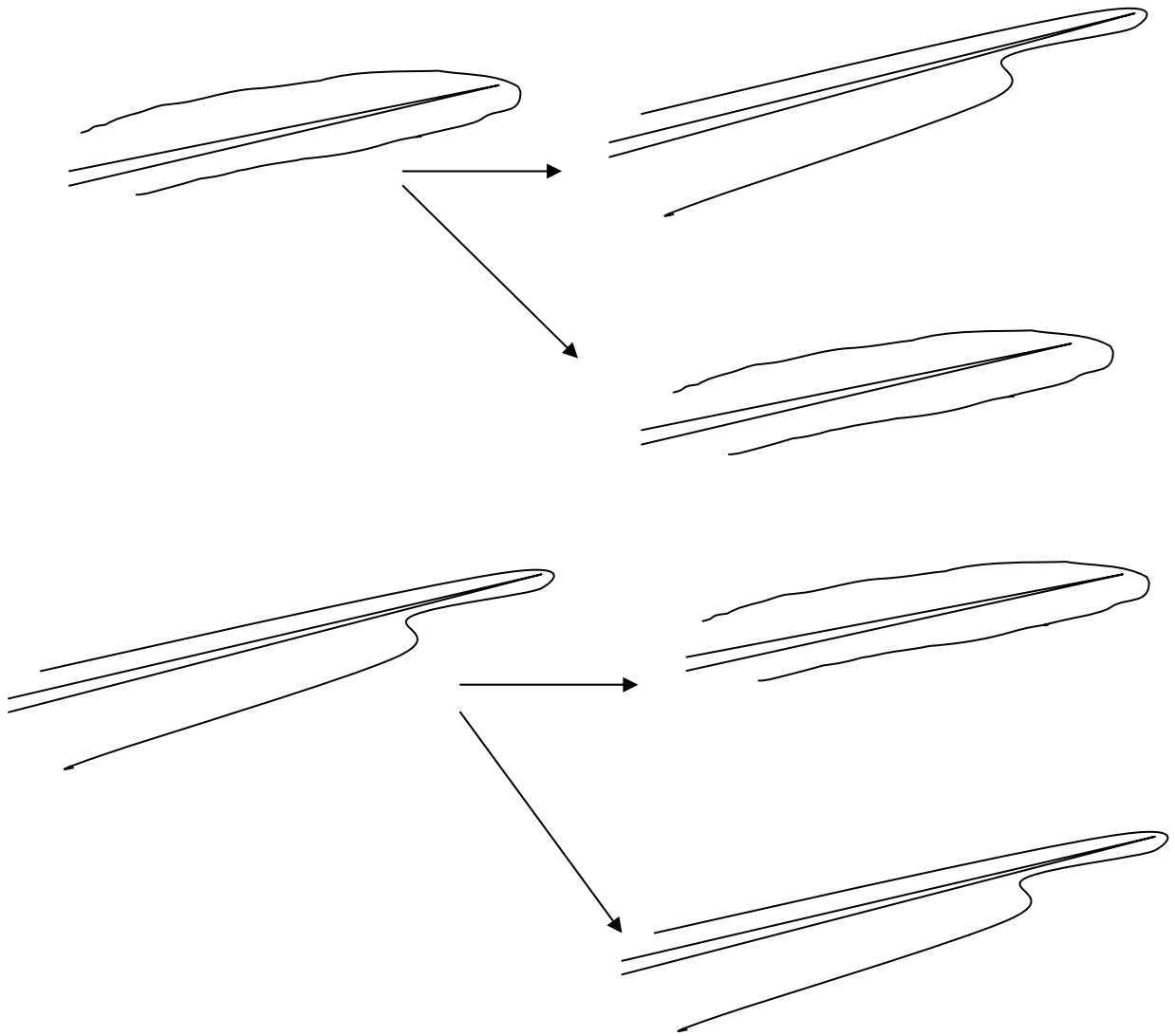
Esto último se debe a que originación y reversiones aluden a cosas distintas (origen y mantenimiento del carácter).

Ej. La atenuación de la primaria externa en palomas.





ATENUACIÓN: reducción distal de la lámina interna de la primaria externa (número 10).



HIPÓTESIS AERODINÁMICA:

La atenuación es una adaptación al vuelo en ambientes con muchos obstáculos (follaje, ramas, etc.) pues permite mayor maniobrabilidad (Goodwin 1983).

- Predicción: la atenuación debe aparecer en las especies que habitan bosques y selvas (hábitats cerados).

Análisis Naive de la presencia de atenuación considerando a las especies como puntos de comparación independientes

	Observada	Esperada
Hábitat cerrado	50	27
Hábitat abierto	4	27

S

Presencia de atenuación considerando sólo las instancias independientes de evolución de la atenuación

	Observada	Esperada
Hábitat cerrado	15	8.5
Hábitat abierto	2	8.5

S

Presencia de atenuación considerando las especies (todas) como puntos de comparación independientes.

	Observada	Esperada
Hábitat cerrado	50	229
Hábitat abierto	4	20

NS

Si sólo considero las apariciones independientes de la atenuación en relación a las ramas de la filogenia que podrían haber cambiado de estado (Test de Estados Contingentes).

Distribution of events in the character attenuation of the 10th primary feather on branches reconstructed as having closed or open habitat.

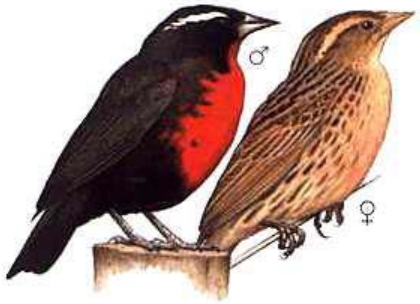
	Closed habitat	Open habitat
Maintenance of normal primary	370	136
Acquisition of attenuated primary	15	2
Maintenance of attenuated primary	73	6
Loss of attenuated primary	3	0

NS

Ej. 2. Evolución del dimorfismos sexual en los sistemas de apareamiento tipo lek.

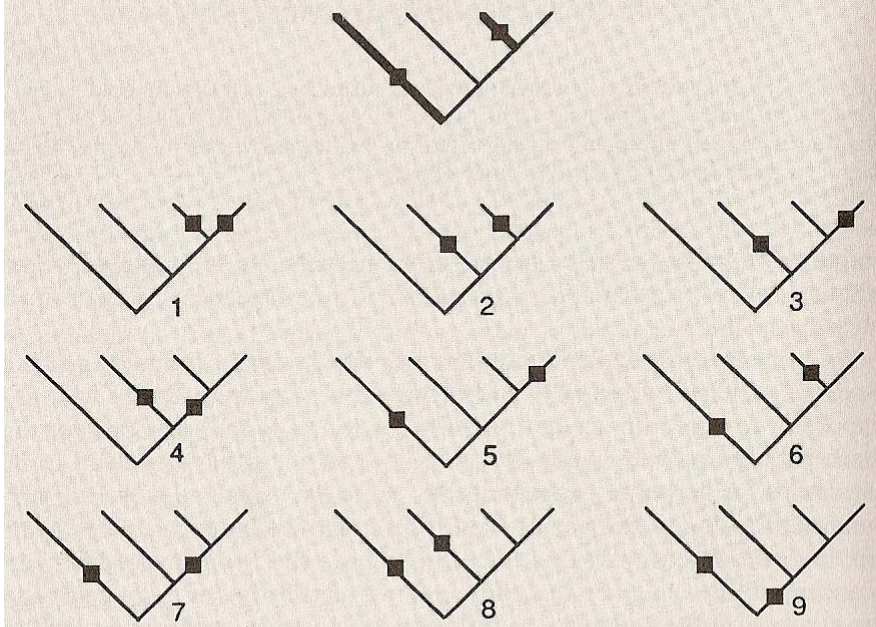
Tabla 1. (a) Presencia/ausencia de dimorfismo de tamaño y de plumaje en 114 especies de aves con sistemas de apareamiento tipo lek o distintos de lek. (b) Instancias independientes de evolución de dimorfismo de tamaño y de plumaje en presencia de sistemas de apareamiento tipo lek o distintos de lek, teniendo en cuenta la filogenia de las 114 especies de aves. Tabla tomada de Höglund [8].

	Dimorfismo de tamaño			Dimorfismo de plumaje		
Sistema de apareamiento	Presente *n* (%)	Ausente *n* (%)	*P*	Presente *n* (%)	Ausente *n* (%)	*P*
(a)						
Tipo lek	69 (79)	18 (21)	0.001	55 (62)	33 (38)	< 0.01
Distinto de lek	13 (50)	13 (50)		8 (31)	18 (69)	
(b)						
Tipo lek	11 (55)	9 (45)	> 0.18	11 (58)	8 (42)	> 0.23
Distinto de lek	6 (40)	9 (60)		6 (46)	7 (54)	



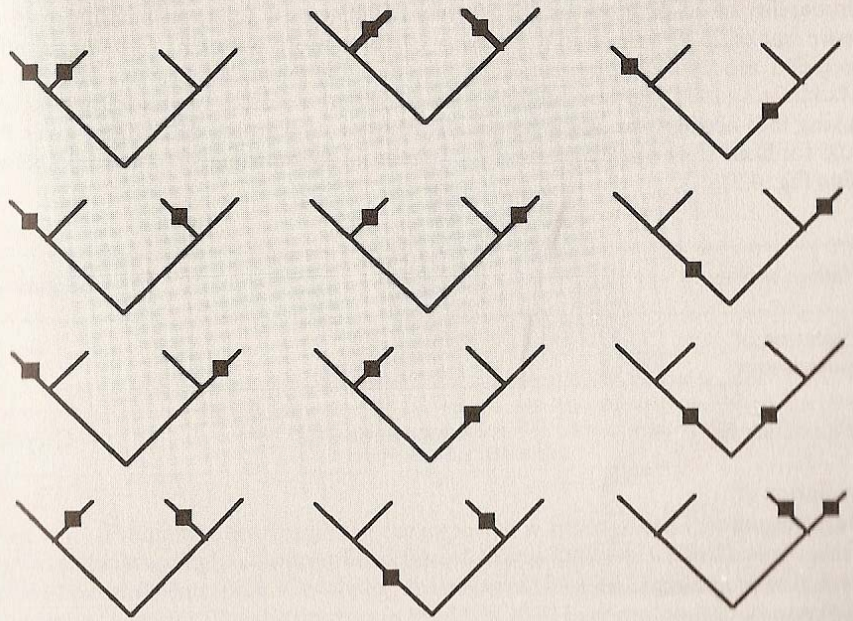
El test de cambios concentrados estima la probabilidad de que la aparición (y pérdida) del dimorfismo hayan ocurrido en las ramas que correspondían a un sistema de apareamiento tipo lek, dada la cantidad total de apariciones (y pérdidas) del dimorfismo existentes en todo el árbol y la cantidad de ramas tipo lek que hay.

Box 4.1. The nine possible ways that 1 can evolve twice on the phylogenetic tree in Fig. 4.4 (top tree here)



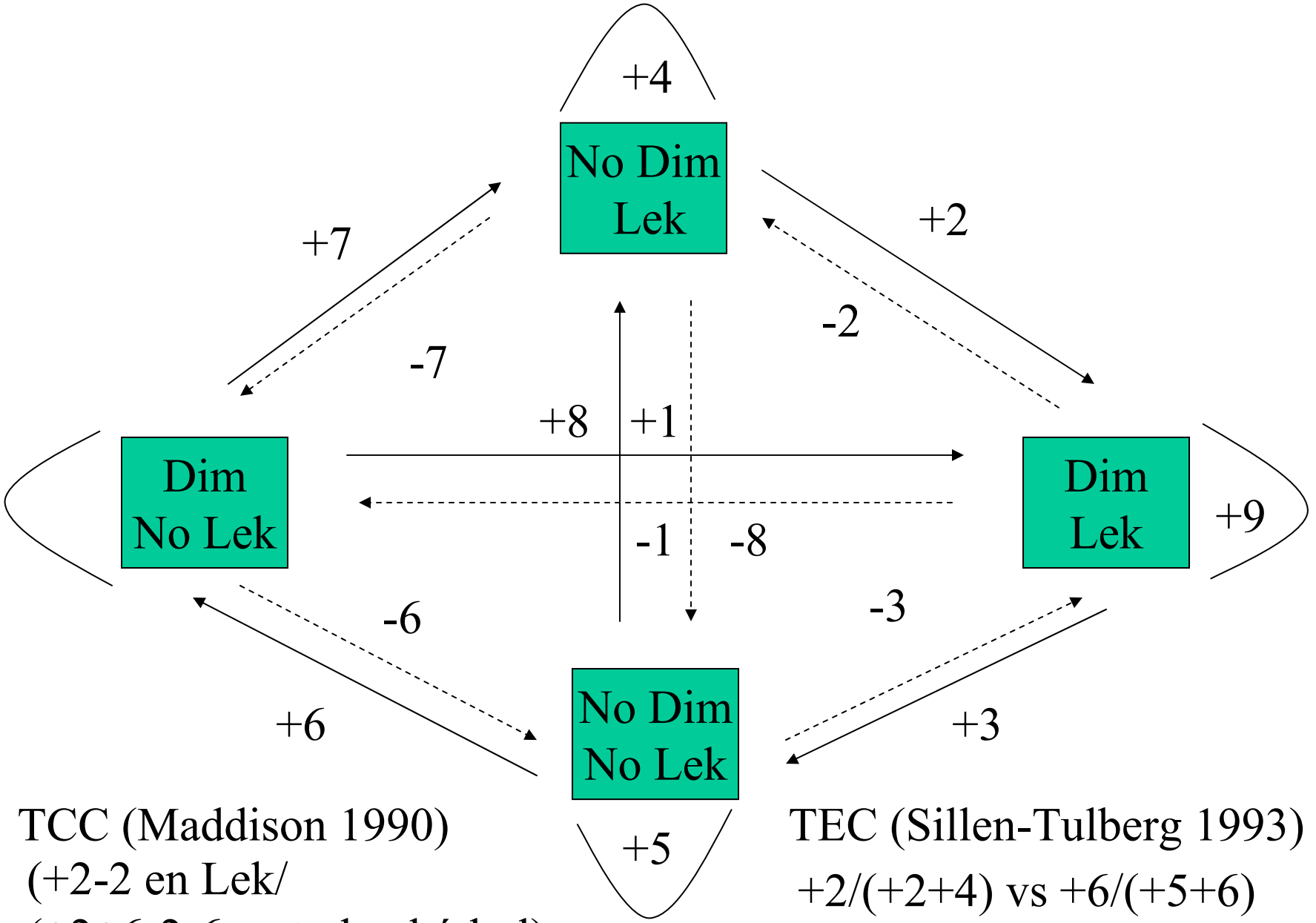
The nine redistributions of character states exhaust the possible ways of evolving the character 1 twice on the tree. Only one of them corresponds to the character evolving both times in the bold branches of the tree. Thus Maddison's test would assign a probability 1/9 to the likelihood that both 0→1 transitions occurred on bold branches by chance alone.

Box 4.2. How tree topology can influence the likelihood of correlated evolutionary events



The top centre phylogenetic tree has several similarities with the tree shown in Fig. 4.4: it has the same number of branches in states *B* (bold) and *W*, the same number of character state transitions from 0 to 1, and both transitions occur on the *B* branches. However, the 11 ways that the character transition 0→1 can occur (as enumerated by the trees drawn next to and below the top centre tree) contrast with the nine arrangements for the tree shown in Fig. 4.4 (see Box 4.1).

Ojo que el resultado depende de la forma del árbol



TCC (Maddison 1990)
(+2-2 en Lek/
(+2+6-2-6 en todo el árbol)

TEC (Sillen-Tulberg 1993)
+2/(+2+4) vs +6/(+5+6)

Problemas de los métodos comparativos filogenéticos

Dependencia de la filogenia disponible. Las filogenias son hipótesis de parentesco entre los taxa. La utilización de una filogenia equivocada tiene dos consecuencias: 1) quela reconsturcción de los ancestros sea errónea y 2) que las comparaciones se realicen entre pares de taxa equivocados.

Sesgos en la elección del clado.

Problema en la reconstrucción de los estados ancestrales.
Relacionarlo con los modelos de evolución utilizados para reconstruir los caracteres en los ancestros. Ej. la parsimonia puede no ser apropiada cuando las tasas de evolución son altas o las probabilidades de adquisición y pérdida del carácter no son iguales. También hay que tener en cuenta problemas por diferencias en los largos de ramas y tasas de evolución. Finalmente hay también problemas vinculados a la incompletitud del árbol.

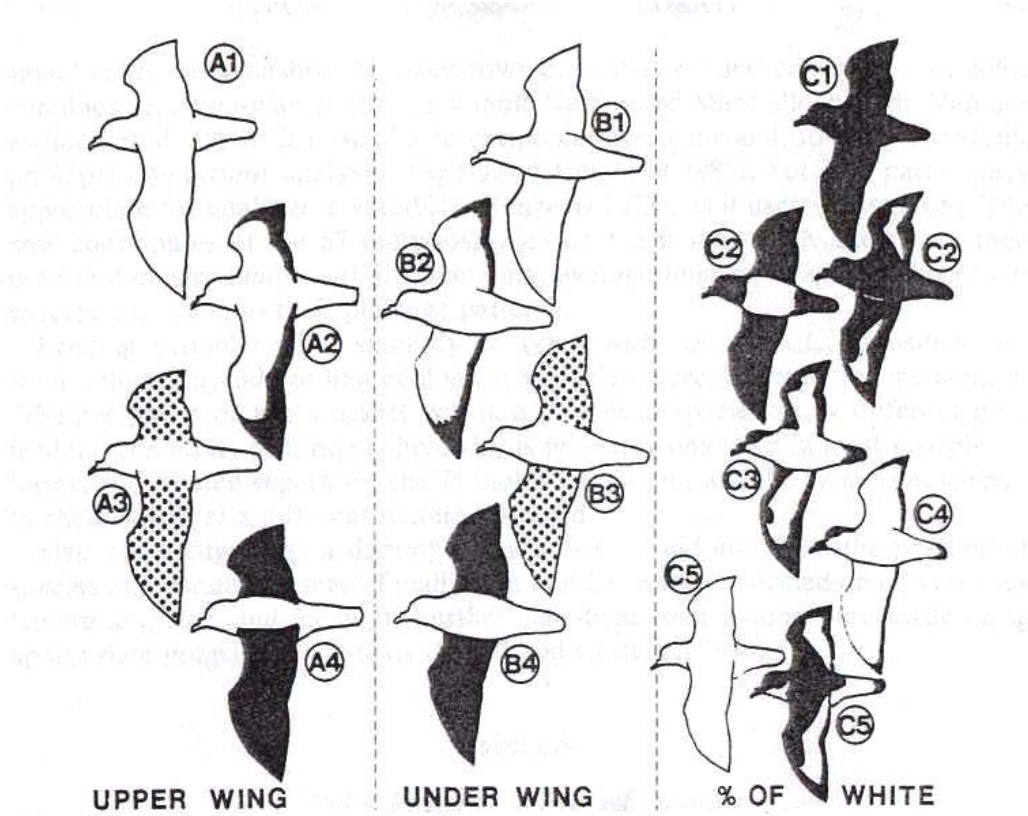
Inferencias sobre causalidad y procesos adaptativos. Estrictamente hablando no se muestra causalidad sino asociación. Menos aún se muestra que los cambios son debidos a al aumento del fitness que trajeron aparejados. El rechazo de la Ho de no asociación no implica aceptación de una H1 de cambio adaptativo.

Un problema complejo (asociación entre múltiples variables): evolución de la coloración en Procellariiformes.

Hipótesis: El plumaje de las aves marinas se caracteriza por ser dorsalmente más oscuro y ventralmente más claro, pues evolucionó como una estrategia de camouflage conocida como "countershading" que reduce el contraste de brillo. Esto sería adaptativo para la pesca.

Predicción: las aves marinas que pescan evolucionaron plumaje oscuros en la región dorsal y claros en la región ventral.

Se trabajará con la matriz de datos de Betragnolle (1993), que incluye 73 especies de Procellariiformes y los siguientes caracteres:



Se mapearán los caracteres sobre el superárbol de Kennedy & Page (2002).

Species	Upper wing	Under wing	contrast	subsurface feeding	% white underparts
Diomedea exulans	A2	B1	counter shadow	present	mucho
Diomedea epomophora	A2	B1	counter shadow	absent	mucho
Diomedea irrorata	A3	B2	counter shadow	absent	poco
Diomedea albatrus	A2	B1	counter shadow	absent	bastante
Diomedea nigripes	A3	B3	no contrast	absent	nada
Diomedea inmutabilis	A4	B2	counter shadow	absent	bastante
Diomedea melanophryys	A4	B2	counter shadow	present	bastante
Diomedea bulleri	A4	B2	counter shadow	present	mucho
Diomedea cauta	A4	B1	counter shadow	present	mucho
Diomedea chlororhynchos	A4	B1	counter shadow	present	mucho
Diomedea chrysostoma	A4	B2	counter shadow	present	bastante
Phoebetria fusca	A4	B4	no contrast	absent	nada
Phoebetria palpebrata	A4	B4	no contrast	present	nada
Macronectes halli	A3	B3	no contrast	present	nada
Macronectes giganteus	A3	B3	no contrast	present	nada
Fulmarus glacialoides	A3	B1	counter shadow	absent	mucho
Fulmarus glacialis	A3	B1	counter shadow	present	mucho
Thalassoica antarctica	A2	B1	counter shadow	present	mucho
Daption capense	A2	B1	counter shadow	present	mucho
Pagodroma nivea	A1	B1	no contrast	present	mucho
Pterodroma macroptera	A4	B4	no contrast	absent	nada
Pterodroma lessonii	A3	B4	anti counter shadow	absent	poco
Pterodroma cahow	A4	B2	counter shadow	absent	bastante
Pterodroma phaeopygia	A4	B1	counter shadow	absent	mucho
Pterodroma externa	A3	B1	counter shadow	absent	mucho
Pterodroma ultima	A4	B4	no contrast	absent	nada
Pterodroma incerta	A4	B4	no contrast	absent	poco
Pterodroma alba	A4	B4	no contrast	absent	poco
Pterodroma inexpectata	A3	B1	counter shadow	present	bastante
Pterodroma neglecta	A4	B4	no contrast	absent	poco
Pterodroma mollis	A4	B4	no contrast	absent	poco
Pterodroma cooki	A4	B1	counter shadow	absent	mucho
Pterodroma leucoptera	A3	B1	counter shadow	absent	bastante
Pterodroma hypoleuca	A3	B2	counter shadow	absent	bastante
Pterodroma nigripennis	A3	B2	counter shadow	absent	bastante
Halobaena caerulea	A3	B1	counter shadow	present	mucho
Pachyptila vittata	A3	B1	counter shadow	present	mucho
Pachyptila salvini	A3	B1	counter shadow	present	mucho
Pachyptila desolata	A3	B1	counter shadow	present	mucho
Pachyptila turtur	A3	B1	counter shadow	present	mucho
Bulweria bulwerii	A4	B4	no contrast	present	nada
Procellaria cinerea	A3	B3	no contrast	present	poco
Procellaria aequinoctialtialis		A4	B4	no contrast	present	nada
Procellaria westlandica	A4	B4	no contrast	present	nada
Procellaria parkinsoni	A4	B4	no contrast	present	nada
Calonectris diomedea	A3	B2	counter shadow	present	bastante
Puffinus creatopus	A4	B2	counter shadow	present	bastante
Puffinus carneipes	A4	B4	no contrast	present	nada
Puffinus gravis	A4	B2	counter shadow	present	bastante
Puffinus pacificus	A4	B2	counter shadow	absent	bastante
Puffinus bulleri	A3	B1	counter shadow	present	mucho
Puffinus griseus	A4	B3	counter shadow	present	nada
Puffinus tenuirostris	A4	B3	counter shadow	present	nada
Puffinus nativitatis	A4	B4	no contrast	present	nada
Puffinus puffinus	A4	B2	counter shadow	present	bastante
Puffinus huttoni	A4	B2	counter shadow	present	bastante
Puffinus assimilis	A4	B1	counter shadow	present	mucho
Puffinus lherminieri	A4	B2	counter shadow	present	bastante
Oceanites oceanicus	A4	B4	no contrast	present	nada
Oceanites gracilis	A4	B2	counter shadow	absent	poco
Garrodia nereis	A4	B2	counter shadow	present	bastante
Pelagodroma marina	A4	B2	counter shadow	absent	bastante
Fregetta tropica	A4	B2	counter shadow	present	bastante
Hydrobates pelagicus	A4	B4	no contrast	absent	nada
Oceanodroma tethys	A4	B3	counter shadow	absent	nada
Oceanodroma castro	A4	B4	no contrast	absent	nada
Oceanodroma leucorhoa	A4	B4	no contrast	absent	nada
Oceanodroma tristrami	A4	B4	no contrast	absent	nada
Oceanodroma melania	A4	B4	no contrast	absent	nada
Oceanodroma homochroa	A4	B4	no contrast	absent	nada
Oceanodroma furcata	A4	B2	counter shadow	absent	bastante
Pelecanoides georgicus	A4	B1	counter shadow	present	bastante
Pelecanoides urinator	A4	B1	counter shadow	present	bastante