

Cladística

(Unidade curricular BIO10328 – Sistemática e Taxonomia. Mestrado de Paleontologia, Universidade de Évora.
Apontamentos para a aula de 18-jan2013, atualizados subsequentemente. Versão atual para a aula de 26-jan-2017)

Classificação natural e classificação artificial

Classificar é agrupar, usando critérios de semelhança, que permite seguir o aforismo de Lineu (*os caracteres não definem os géneros, mas os géneros definem os caracteres*).

Pode haver muitos critérios de semelhança, por isso pode haver muitas classificações, mas só uma é a “natural”. Vantagens: por um lado, acaba por ser a maneira *mais informativa* de agrupar os táxones, e por outro lado as novas espécies, em geral, encaixam em sistemas já estabelecidos sem alterarem a definição consensual de cada grupo. É um dogma da Biologia (e da Paleontologia) classificar desta maneira. A classificação natural usa como critério a afinidade genética, que com a Teoria da Evolução se traduz em parentesco comum, isto é, a classificação natural é genealógica.

Classificação fenética e classificação filogenética

Originalmente a classificação fenética apenas pretendia determinar, globalmente, semelhanças morfológicas, sem com isso implicar inferências filogenéticas. Mas, pela ideia de fazer corresponder às distâncias parentescos, tornou-se na origem de todas as abordagens filogenéticas com distâncias: não são os caracteres em si que contam, mas sim a dedução estatística das distâncias entre OTUs (*Operational Taxonomic Units*), com base na quantificação de contrastes entre estados de carácter.

A classificação filogenética, introduzida por Willi Hennig, visa refletir as linhagens evolutivas, isto é, estabelece estritamente que os grupos taxonómicos sejam *monofiléticos*, ou clados. Um clado é formado assim por todos os membros, atuais ou extintos, que descendem dum ancestral comum, que também pertence a esse clado sem pertencer a nenhum outro. Assim, um clado inclui a sua própria origem.

1. A hierarquia de classificação é a hierarquia de abrangência de cada ancestral comum inferido, ou seja, é uma hierarquia de antiguidades relativas: o ancestral comum do género *Homo*, ou seja o primeiro *Homo* sp., pertence por sua vez ao clado em comum com o dos *Australopithecus*, cujo ancestral comum se integra no clado em comum com o dos *Pan*, etc.. Uma vez estabelecida esta hierarquia, ou seja a topologia das ramificações evolutivas, fica estabelecido um cladograma, em cujos ramos se pode fazer o mapeamento das transições evolutivas.
2. Pelo contrário, a classificação fenética pode não conseguir estabelecer com clareza as transições evolutivas, e tem dificuldade em distinguir analogias (que produzem agrupamentos polifiléticos) de homologies; mas isso nem sempre é de desprezar, ver o aproveitamento que é feito disso no artigo de Wroe & Milne 2007.
3. Um grupo parafilético não é um clado, porque o ancestral comum inferido está na origem de outros grupos. Por exemplo, o grupo Gymnospermae é parafilético pois o seu ancestral comum está também na origem do grupo Angiospermae; o mesmo se pode dizer do grupo Reptilia (*sensu* Sauropsida), cujo ancestral comum inclui Aves.

Cladística

(Unidade curricular BIO10328 – Sistemática e Taxonomia. Mestrado de Paleontologia, Universidade de Évora. Apontamentos para a aula de 18-jan2013, atualizados subsequentemente. Versão atual para a aula de 26-jan-2017)

- Um grupo polifilético não é um clado, porque reúne um grupo parafilético e pelo menos mais outro cujo ancestral comum não é mesmo desse grupo parafilético. Por exemplo, o antigo filo Protozoa, que reúne partes dos Excavata, Amebozoa, Rhizaria, Stramenopila, Alveolata, etc., ou o grupo das Algas eucarióticas (Excavata, Stramenopila, Archaeplastida, Alveolata) ou o que em Micologia é conhecido como gasteromicetos (diversos grupos dentro dos Agaricomycetes).

O segundo aspeto da classificação filogenética (ou cladística, como lhe chamou Mayr e acabou por fixar-se) é a definição duma *polaridade evolutiva* nos caracteres: chamam-se plesiomórficos os caracteres “primitivos”, e apomórficos os caracteres derivados. Por exemplo, a existência dum núcleo é considerado um plesiomorfismo dos eucariotas, mas a presença de mitocôndrias é considerado um apomorfismo; quanto à ausência de mitocôndrias nalguns protistas anaeróbios (por exemplo *Giardia*), também se considera um apomorfismo, pois é interpretada como o resultado da perda secundária destes organelos; nas plantas, a reprodução por semente é um apomorfismo, enquanto a reprodução por esporos, mesmo que sexuais, é um plesiomorfismo; a presença de garras nos mamíferos é um plesiomorfismo, enquanto as unhas dos primatas é um apomorfismo; a postura ereta na linhagem humana é um apomorfismo, enquanto a locomoção em quatro membros é um plesiomorfismo.

É esta polaridade evolutiva que permite interpretar o mapeamento dos caracteres nos cladogramas.

Adicionalmente, define-se sinapomorfismo como sendo um carácter definidor dum clado, isto é, que é integrante da descrição dos organismos que o compõem. O prefixo sin- expressa a reunião de um grupo pelo respetivo carácter. O carácter que o precedeu e que se deduz estar presente no antepassado comum dum clado hierarquicamente inclusivo é um simplesiomorfismo. Finalmente, define-se autapomorfismo como um apomorfismo que ocorre apenas num táxon. Exemplos:

Echinodermata	Gnathostomata
Sinapomorfismo: simetria radial Simplesiomorfismo: simetria bilateral (representada ainda nas larvas) Autapomorfismo: simetria mista (Holothuroidea)	Sinapomorfismo: mandíbula e hioide Simplesiomorfismo: arcos branquiais anteriores Autapomorfismo: fusão completa da mandíbula (Mammalia)

Há três opções para delimitar um clado:

- seguindo a definição, a partir do ancestral comum; é a que se usa normalmente com filogenias de espécies atuais (nomeadamente, a partir do DNA); mas exclui os fósseis anteriores ao ancestral comum que eventualmente se venham a achar e estejam na mesma linhagem evolutiva, cuja classificação se tornaria problemática;
- a partir da ramificação anterior ao ancestral comum; é a mais inclusiva, mas arrisca-se a incluir fósseis que, tendo já divergido do clado “irmão”, não apresentam apomorfismos

Cladística

(Unidade curricular BIO10328 – Sistemática e Taxonomia. Mestrado de Paleontologia, Universidade de Évora. Apontamentos para a aula de 18-jan2013, atualizados subsequentemente. Versão atual para a aula de 26-jan-2017)

suficientemente diferenciadores, tornando problemática a descrição do clado;

- iii. a partir do primeiro sinapomorfismo desse clado; este sinapomorfismo, se ocorrer antes ainda do ancestral comum, constitui um compromisso entre as duas opções anteriores, mas arrisca-se a fazer do clado “irmão” parafilético, se este incluir as formas que ficam excluídas por não conterem ainda os necessários apomorfismos.

Ver o exemplo 3 mais adiante, sobre a delimitação do clado Aves.

Cladogénese vs. anagénese

A filogenética assume três princípios:

1. ascendência com modificação, ou seja, a linhagem sucessória, a herança vertical;
2. divergência por bifurcação, ou seja, todas as ramificações são dicotómicas; e
3. independência dos caracteres, ou seja, cada um tem a sua história própria, e como tal acrescenta informação aos restantes.

No que respeita à divergência por bifurcação, assume-se o princípio, consagrado nas diversas teorias sobre especiação, de que a formação de uma nova espécie resulta da sua autonomização genética a partir duma população pré-existente, de modo que a partir daí ambas começam a divergir entre si. Este processo é a cladogénese, e deixa implícito que pelo menos durante algum tempo as duas populações coexistem. Em contraste, quando o registo fóssil mostra uma espécie a ser substituída por outra, sendo que esta última terá derivado da primeira, fala-se de anagénese. Contudo, isto pode ser apenas uma ilusão resultante de não se conseguirem recuperar evidências daquela coexistência.

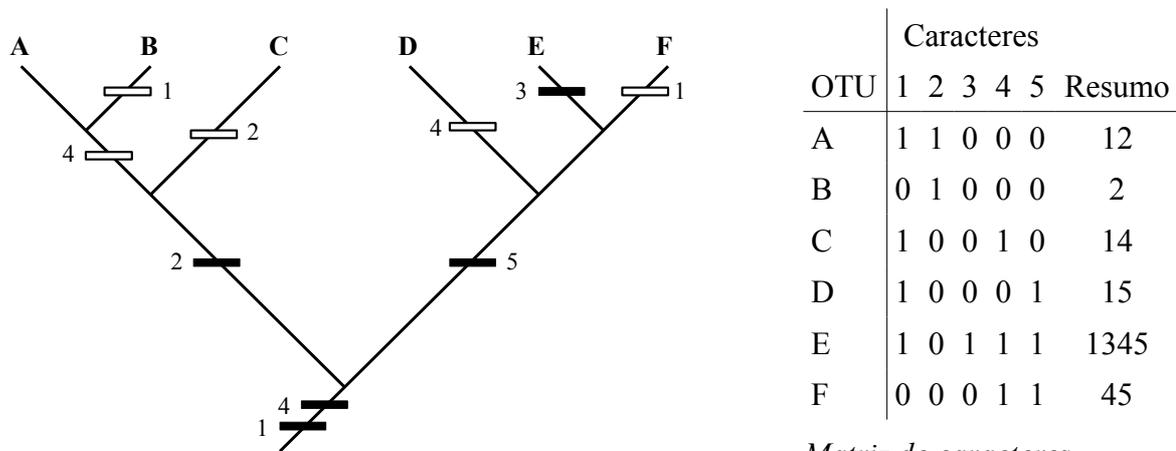
Um quarto princípio, que se assume em geral embora seja muito mais contencioso, é o da parcimónia evolutiva, que significa essencialmente que se deve assumir a evolução como procedendo através do número mínimo de transições.

Exemplos

1 O cladograma ilustrado a seguir representa o que realmente foi a evolução do *ingroup* formado por A-F. As barras horizontais a preto representam o aparecimento dum carácter (numerado), e as que estão a branco o seu desaparecimento (reversão). Definem-se assim 6 OTUs e 5 caracteres, que se dispõem numa matriz de caracteres (à direita), usando-se 1 para presença e 0 para ausência, que serve de base para a análise cladística:

Cladística

(Unidade curricular BIO10328 – Sistemática e Taxonomia. Mestrado de Paleontologia, Universidade de Évora.
Apontamentos para a aula de 18-jan2013, atualizados subsequentemente. Versão atual para a aula de 26-jan-2017)



OTU	Caracteres					Resumo
	1	2	3	4	5	
A	1	1	0	0	0	12
B	0	1	0	0	0	2
C	1	0	0	1	0	14
D	1	0	0	0	1	15
E	1	0	1	1	1	1345
F	0	0	0	1	1	45

Matriz de caracteres

Exemplo 1

Note-se que nesta história evolutiva o aparecimento de caracteres taxonómicos segue o princípio da ascendência, são eventos únicos; mas a maior parte dos eventos evolutivos dentro do *ingroup* são reversões (duas reversões do carácter 1, uma do 2 e duas do 4), produzindo na atualidade um padrão de caracteres que mal dá a ideia da verdadeira história evolutiva, até torna difícil perceber os caracteres 1 e 4 como sinapomorfismos deste clado.

O facto das duas reversões do carácter 1 (como as do 4) ocorrerem independentemente, isto é, sem se relacionarem com o parentesco entre as OTUs, viola o princípio da ascendência e dificulta enormemente a dedução da topologia correta. Em termos gerais, quando uma determinada transição evolutiva ocorre paralelamente num cladograma, o conjunto dessas transições independentes são homoplasias. São um grande problema, pois dos princípios acima enunciados, os procedimentos tendem a reconstruir outras soluções que não a real¹. Ou seja, embora geralmente a redução do número de homoplasias seja desejável, isso não quer dizer que seja verdadeira.

A solução passa por obterem-se mais dados para A-F, o que pode seguir três vias:

- i. complementar as observações com outros caracteres que sejam razoavelmente independentes dos já registados (com fósseis não é garantido que isso seja possível); para ilustrar a importância de haver tanta informação quanto possível, se apenas dispuséssemos do carácter 1 neste grupo, a sua presença/ausência levaria a formar dois subgrupos: (ACDE) (BF), ambos polifiléticos;
- ii. reavaliar os caracteres conhecidos, de modo a revelar mais informação (muitas vezes isso é possível, e quando é, pode permitir uma compreensão muito melhor da evolução do *ingroup*, bem para lá do interesse básico de conseguir uma topologia do cladograma mais correta);
- iii. paralelamente, encontrar mais OTUs dentro deste *ingroup* pode ajudar a documentar a sua

¹ O software winclada, usando-se um outgroup totalmente plesiomórfico (matriz exemploaula1.ss), apresenta 13 soluções igualmente prováveis, apenas uma delas razoavelmente semelhante à que seria a verdadeira, aqui representada.

Cladística

(Unidade curricular BIO10328 – Sistemática e Taxonomia. Mestrado de Paleontologia, Universidade de Évora.
Apontamentos para a aula de 18-jan2013, atualizados subsequentemente. Versão atual para a aula de 26-jan-2017)

verdadeira história; é o caso, muito frequente, de fósseis que vêm esclarecer (ou até revolucionar) a compreensão da filogenia do grupo.

2 A classificação filogenética, ao respeitar estritamente os requisitos de monofiletismo, acaba frequentemente por produzir demasiados níveis taxonómicos. Veja-se a seguinte comparação entre a taxonomia tradicional dos vertebrados e a que é considerada correta filogeneticamente (apresentam-se apenas os táxones atuais):

Exemplo 2

Esquema tradicional

Subfilo Vertebrata
 Superclasse Pisces
 Classe Cyclostomata
 Classe Chondrichthyes
 Classe Osteichthyes
 Subclasse Actinopterygii
 Subclasse Sarcopterygii
 Superclasse Tetrapoda
 Classe Amphibia
 Classe Reptilia
 Classe Aves
 Classe Mammalia

Esquema filogenético

Vertebrata
 Cyclostomata
 Gnathostomata
 Chondrichthyes
 Osteichthyes
 Actinopterygii
 Sarcopterygii
 Crossopterygii
 Rhipidistia
 Dipnomorpha
 Tetrapodomorpha
 Lissamphibia
 Amniota
 Synapsida
 Sauropsida
 Lepidosauromorpha
 Archosauromorpha
 Pantestudines
 Archosauriformes
 Crocodylia
 Dinosauria
 Aves

Na cladística os níveis taxonómicos não têm qualquer significado real, são meras conveniências (mesmo a espécie limita-se a ser uma convenção, e há que lembrar que Darwin dizia isso mesmo). Mesmo assim, os taxonomistas consensualizam a atribuição de níveis taxonómicos a alguns dos níveis de integração dos clados (ver Nixon et al. 2003). Neste exemplo, temos o subfilo Vertebrata, o infrafilo Gnathostomata, as superclasses Cyclostomata e Osteichthyes, as classes Chondrichthyes, Actinopterygii, Sarcopterygii, as subclasses Rhipidistia, Lissamphibia, a infraclasse Lepidosauromorpha (neste esquema, tanto Crocodylia como Aves estão integrados na ordem Saurischia, embora apareçam, segundo os esquemas taxonómicos, como ordem e como classe respetivamente).

O esquema tradicional, que considera ao mesmo nível Amphibia, Reptilia, Aves e Mammalia, é o exemplo clássico dos problemas com a chamada escola evolutiva de classificação (Mayr, Simpson et

Cladística

(Unidade curricular BIO10328 – Sistemática e Taxonomia. Mestrado de Paleontologia, Universidade de Évora.
Apontamentos para a aula de 18-jan2013, atualizados subsequentemente. Versão atual para a aula de 26-jan-2017)

al.), que dava a ênfase ao dificilmente definível *grau de divergência adaptativa*: admite grupos parafiléticos, e para justificá-los admite a utilização de homologias ancestrais partilhadas (isto é, os grupos taxonómicos definem-se através de simplesiomorfismos e não de sinapomorfismos.

3 Porquê agrupar as aves com os crocodilos? Diferem no número de membros adaptados à locomoção terrestre (e/ou sustentação do corpo sobre o solo), na superfície externa e na temperatura do corpo; mas o tipo de locomoção terrestre é transicional nos crocodilos (semiereto) e têm em comum o crânio do tipo diápsido (2 aberturas temporais (arcossauro); 1 nos sáurios (lepidossauro)). Como atribuir maior importância a um critério do que a outro?

Fundamentar a polaridade evolutiva dos caracteres é por isso essencial. Neste exemplo, há uma sequência de apomorfismos na locomoção (locomoção reptante para semiereta, e desta para bipedal) acompanhada por uma sequência *concordante*, em princípio independente, no crânio (lepidossauro para arcossauro²). Esta dupla sequência é um argumento muito forte de polaridade, especialmente se o registo fóssil permitir datar o aparecimento sucessivo destes apomorfismos. O bipedalismo, a plumagem e a homeotermia são autapomorfismos só dos Dinosauria³.

Retomando a questão de como delimitar um clado, Aves pode ser:

- a) Archosauria com plumas (Avifilopluma); porém, poderia incluir todos os Dinosauria, especialmente desde a descoberta de plumas num *Tianyulong*, classificado nos Ornithischia, ou mesmo incluindo os Pterosauria considerando a existência de estruturas semelhantes a plumas nalguns fósseis destes últimos;
- b) Archosauria mais próximos das aves atuais que dos crocodilos (Avemetarsalia);
- c) Archosauria que conseguem voar (Avialae);
- d) O grupo definido pelas aves atuais e o seu ancestral comum (dentro dos Ornithurae); esta definição exclui, por exemplo, *Archaeopteryx* e outras “aves” fósseis de cauda longa.

4 A evolução nos sinapsídeos, desde os pelicossauros no Pennsylvanian (–300 Ma) até ao aparecimento dos mamaliformes na segunda metade do Triásico (–225 Ma), é um exemplo invulgar de concordância de vários caracteres: dentes de coroa complexa e diferenciados ao longo das arcadas alveolares, articulação mandibular mais frontal (mordida mais precisa; permitiu a conversão de dois ossos atrás da mandíbula em ossículos do ouvido médio) e com musculatura muito mais poderosa (mandíbula só constituída por um osso e mais desenvolvida, com inserção do masséter, que insere na arcada zigomática, por sua vez derivada da conversão da fenestra temporal para fossa temporal), passagem da locomoção reptante para a marcha ereta, e homeotermia. Este

2 Quanto aos quelónios (Testudines), a ausência de aberturas temporais levou a considerá-los como os sobreviventes dum grupo relativamente primitivo, os Anapsida/Parareptilia; o DNA tem revelado que são na verdade o grupo mais afim dos Archosauromorpha, o que implica ter havido uma reversão das aberturas temporais, que são um sinapomorfismo dos Sauropsida.

3 A homeotermia dos Mammalia é considerada um paralelismo em relação à dos Dinosauria, e não uma homologia, o que é corroborado nas diferentes fisiologias de manutenção da temperatura — em rigor, não é uma homoplasia.

Cladística

(Unidade curricular BIO10328 – Sistemática e Taxonomia. Mestrado de Paleontologia, Universidade de Évora.
Apontamentos para a aula de 18-jan2013, atualizados subsequentemente. Versão atual para a aula de 26-jan-2017)

conjunto documenta muito ricamente a polaridade evolutiva, à qual facilmente se acrescenta a interpretação ecológica: um progressivo aperfeiçoamento de caracteres envolvidos na obtenção de comida (nomeadamente em predadores, com maior persistência de atividade, metabolismo elevado) associada às modificações cranianas relacionadas com a invenção da mastigação. Os neo-darwinistas interpretam esta sequência dizendo que a seleção natural atuou *durante 40 Ma* para operar estas mudanças, visto que elas conduzem a um outro tipo de modo adaptativo. Embora não-intencionalmente, tal formulação pode dar a entender que ao longo desse tempo as espécies que se sucederam eram *work-in-progress*, dentro dum raciocínio claramente teleológico, com a seleção natural a empurrá-las paulatinamente num certo sentido. Antes deve pensar-se que as espécies existentes em cada momento eram as que conseguiam sobreviver, e que nessa luta pela sobrevivência, exacerbada na primeira metade do Triásico com a crescente predominância de diversos grupos de arcossauros, as inovações adaptativas dentro dos sinapsídeos implicavam principalmente a obsolescência das formas *mais próximas* (Darwin não se cansa de frisar esta implicação), por isso implicando a extinção dessas formas, isto é, dentro dos sinapsídeos. Na realidade, a história evolutiva deste grupo só ficaria completa com a revelação da muito maior diversidade de formas dentro do grupo que ainda não foram descobertas, demonstrando que houve muito mais que uma só maneira de evoluir dentro dos sinapsídeos. O mesmo acontece com qualquer linhagem, mas nem sempre com a mesma congruência (sinapsídeos são o *freak-example*?). Outro exemplo de “experiências” em paralelo é a diversidade de coroas dentárias que só se conhecem no registo fóssil de mamíferos de períodos posteriores; esta diversidade já extinta observa-se um pouco por todas as linhagens e faz da Paleontologia um campo de observação imensamente rico.

Determinação da polaridade dos caracteres

Para além da poderosa concordância de transições nas sequências evolutivas, existem outros modos de determinação da polaridade:

1. A ontogenia, pois, para além do esclarecimento de homologias, a 1ª lei de von Baer estipula que, durante o desenvolvimento, os caracteres gerais são mais precoces que os caracteres especiais.
2. A comparação com grupos de referência (*outgroups*). Isso é relativamente fácil com caracteres irreversíveis (Camin-Sokal), e em especial se se trata de sequências (caracteres aditivos ou de Farris) como nos exemplos acima; mas noutros casos é imprescindível contar com a reversibilidade dos estados de carácter, a qual é essencialmente de dois tipos: completamente reversíveis (caracteres Wagner), ou surgindo uma única vez mas podendo reverter várias (caracteres Dollo, ilustrados pelos números 1 e 4 do exemplo 1).
3. Finalmente, a decisão sobre o que é homólogo passa, na medida do possível, pela interpretação ontogénica da anatomia comparada (abordagem de Owen). As filogenias moleculares, apesar de envolverem essencialmente caracteres Wagner (mutações pontuais), são a mais direta evidência de linhagem genética, e tornaram-se o padrão para a inferência filogenética nos grupos atuais (mas ainda naqueles, como por exemplo os Fungi, para os quais o registo fóssil é quase nulo). São muito importantes para enquadrar todos os táxones, partindo dos existentes para eventualmente incluir muitos fósseis; contudo, no material fóssil há muitos exemplos intermédios, e linhagens divergentes, que não podem ser enquadrados pela estrita representação nos táxones atuais (exemplos: sinapsídeos, anfíbios).

Cladística

(Unidade curricular BIO10328 – Sistemática e Taxonomia. Mestrado de Paleontologia, Universidade de Évora.
Apontamentos para a aula de 18-jan2013, atualizados subsequentemente. Versão atual para a aula de 26-jan-2017)

Ver através dos fósseis

Constraint: as formas derivadas são inerentes ao potencial evolutivo das correspondentes formas primitivas, isto é, as novas formas que surgem resultam forçosamente de modificações dum programa de desenvolvimento fenotípico pré-estabelecido (ontogenia), e por isso dentro dos limites deste último. Quando se trata duma transição entre estados de carácter, então trata-se de saber como é que um estado (plesiomorfismo) pode dar origem ao outro (apomorfismo). Isto aplica-se mesmo quando o plesiomorfismo é ausência dum carácter, havendo que perguntar nesse caso como é que uma inovação evolutiva se encaixa naquele programa. Atenção, que tais inovações são muitas vezes o que se designa por reutilização de processos ontogénicos, geralmente por alterações subtis em genes reguladores, por isso não é uma inovação do zero, há é que identificar o estado de carácter pré-existente. Atenção também ao facto de comparações muito remotas poderem obscurecer a *constraint*, e no entanto ela existe *sempre*, quando se trate de estruturas homólogas; é fundamental dispor de formas de transição.

Um exemplo clássico de homoplasias múltiplas é o dos marsupiais carnívoros, em comparação com os Carnivora. No entanto, uma inspeção cuidadosa, mesmo sem recorrer a sinapomorfismos como a placenta, permite perceber que derivam de soluções ontogénicas verdadeiramente diferentes (ver Wroe & Milne 2007).

Descent: as populações mais recentes derivam de populações que as precederam, e são unidas por uma linhagem genética que se perpetua com o tempo, onde é possível ocorrer alterações (mutações). A divergência morfológica que as separa é por isso a resultante dessas alterações. Excetuando mutações em genes *master regulator* que podem ser responsáveis por transições de vulto (a ideia dos *hopeful monsters* de Goldschmidt para explicar a macroevolução), em geral deve assumir-se a orientação de Darwin que postula uma modificação gradual, cumulativa de múltiplas alterações, que se integram entre si fisiologicamente em sucessivos aperfeiçoamentos condicionados pela seleção natural. Tendo este princípio como base, e descontando todo o ruído neo-darwinista à volta do tema, percebe-se que o equilíbrio pontuado não contradiz essa orientação: em termos gerais, as radiações evolutivas podem dar uma ilusão de descontinuidade, como por exemplo o aparecimento dos Articulata após a extinção de todos os outros grupos de crinoides na transição Pérmico-Triásico.

A principal exceção aos postulados filogenéticos de descendência por modificação e de divergência por bifurcação relaciona-se com o hibridismo interespecífico. A sua duração e preponderância são em geral demasiado limitadas para ser aparente entre os fósseis existentes, mas a aprendizagem com a análise genética das espécies atuais implica que não é de excluir que certas formas possam originar-se de tais fenómenos, sobretudo em transições evolutivas rápidas (“pontuações”).

Ecology: clima, recursos disponíveis, competição, são as condicionantes da luta pela existência tão bem sistematizada por Darwin (nomeadamente os capítulo 3 e 4 da *Origem das Espécies*). Toda a interpretação acaba por passar por aqui. Atenção aos muito frequentes lapsos de linguagem da

Cladística

(Unidade curricular BIO10328 – Sistemática e Taxonomia. Mestrado de Paleontologia, Universidade de Évora.
Apontamentos para a aula de 18-jan2013, atualizados subsequentemente. Versão atual para a aula de 26-jan-2017)

literatura, por conceitos confusos ou mesmo erróneos.

Metodologia e dificuldades de aplicação

1. Selecionar cuidadosamente as OTU's, tanto do *ingroup* (pode ser de utilidade, na prática, omitir OTUs redundantes) como do *outgroup*. Se possível, usar no *outgroup* mais que uma OTU, mas evitando táxones muito afastados filogeneticamente.

2. Rever cuidadosamente a definição dos caracteres do ponto de vista da independência duns em relação aos outros, e para a informação que contêm:

- a) O registo dos estados de carácter deve permitir comparações com significado (por exemplo, dentições completas, ou dente por dente, enumeração vs. qualitativo, etc.).
- b) Importante assegurar independência entre caracteres (alometrias, abordagem comparativa, podem ser de grande auxílio). Através da história evolutiva do grupo, a verificação de caracteres concordantes pode com alguma objetividade revelar interdependência.
- c) É necessário abstrair os estados de carácter polimórficos na comparação entre diferentes organismos (morfologia comparativa).
- d) Variáveis contínuas em geral não se adequam, mas se houver descontinuidades (mesmo que incompletas) entre OTUs, podem ser quantizadas (pequeno vs. grande, por exemplo).
- e) Nas comparações remotas, os vestígios discerníveis de homologia podem ter sido perdidos se não houver fósseis de transição.

3. Descartar analogias óbvias. Pistas para excluir convergências evolutivas: embriologia e morfologia comparativa, sequências evolutivas.

4. Detetar eventuais analogias, depois de assumidas inicialmente como homologias.

5. Determinar a polaridade evolutiva de estruturas homólogas, usando outros meios: *outgroup* (princípio da parcimónia), ontogenia (exemplo: osso é pré-formado por cartilagem, cartilagem também precede osso na evolução), escala de tempo fóssil (sequências evolutivas).

6. Definir se os caracteres são aditivos (Farris), irreversíveis (Camin-Sokal), totalmente reversíveis (Wagner) ou reversíveis mas aparecendo apenas uma vez (Dollo).

7. Aplicar parcimónia máxima: a topologia que requer o número mínimo de eventos evolutivos.
Comentários:

- i. Definição geral de parcimónia: *é preferível uma explicação com um mínimo de assunções não documentadas do que outras que requerem maior número de assunções para as quais não há evidências*. Aplicado à análise filogenética, a topologia que requer o número mínimo de mudanças de estado de carácter é aquela que é melhor apoiada pela informação existente.

Cladística

(Unidade curricular BIO10328 – Sistemática e Taxonomia. Mestrado de Paleontologia, Universidade de Évora.
Apontamentos para a aula de 18-jan2013, atualizados subsequentemente. Versão atual para a aula de 26-jan-2017)

- ii. Este princípio é particularmente evidente na redução do número de homoplasias (que não são explicadas pela assunção de ascendência comum). Um exemplo de absurdo ilustra como o princípio da parcimónia é importante: na hipótese de plesiomorfismo para o carácter um dedo nas extremidades, que se observa nos equídeos, então todos os outros (anfíbios, répteis+aves e grande parte dos mamíferos) desenvolveram dedos adicionais de maneira independente, isto é, homoplasticamente! Mas o critério de parcimónia máxima pode não ser a opção correta (ver Sober, capítulo 4 especialmente) se houver alguns caracteres que violam o princípio da ascendência comum (paralelismo dum estado de carácter apomórfico, ou Dollo com reversões muito frequentes).
- iii. Topologias empatadas (ou quase) por causa das diferentes homoplasias que se apresentam, de umas para as outras, implicam que mais vale não decidir por nenhuma, o que se traduz em cladogramas de consenso (através de *bootstrap*, decaimento de Bremer, etc.) onde nem todas as ramificações são estritamente por bifurcação. O ideal é obter mais dados, para definir as bifurcações corretas, mas a causa para estas dificuldades também se relaciona muitas vezes com radiações evolutivas (“pontuações” evolutivas), pois não houve tempo para se registarem os passos intermédios e seus caracteres distintivos.
- iv. Pode tradicionalmente decidir-se pela topologia que tem o maior número de caracteres concordantes, isto é, que não são homoplásicos para a topologia em causa (e os que concordam com topologias alternativas deixariam então de poder ser sinapomorfismos).
- v. Uma regra muito utilizada (mas há exceções) consiste em considerar plesiomorfismo um estado de carácter que caracteriza, ou pelo menos é mais frequente, no *outgroup*.

Bibliografia

- Colbert, E.H. 1969. *Evolution of the Vertebrates : a History of the Backboned Animals Through Time*. 2nd Ed. John Wiley & Sons.
- Darwin, C. R. 1872. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*, 6th Ed. John Murray, London.
- Fong J. J., Brown J. M., Fujita M. K., Boussau B. (2012) A Phylogenomic Approach to Vertebrate Phylogeny Supports a Turtle-Archosaur Affinity and a Possible Paraphyletic Lissamphibia. *PLoS ONE* 7(11): e48990. doi:10.1371/journal.pone.0048990
- Futuyma, D. J. 1986. *Evolutionary biology*. 2nd Ed. Sinauer Associates.
- Lewontin, R. C. 1985. Adaptação. In *Orgânico/Inorgânico – Evolução* (Enciclopédia Einaudi, Vol. 6). pp. 217-233. Imprensa Nacional/Casa da Moeda. Incluído na pasta Leituras Recomendadas.
- Minelli, A. 1993. *Biological Systematics, the State of the Art*. Chapman & Hall.
- Ridley, M. 1996. *Evolution*. 2nd Ed. Blackwell Science.
- Sober, E. 1988. *Reconstructing the Past: Parsimony, Evolution, and Inference*. The MIT Press. (capítulo 6 disponível nas Leituras recomendadas; capítulo 4 parcialmente disponível em

Cladística

(Unidade curricular BIO10328 – Sistemática e Taxonomia. Mestrado de Paleontologia, Universidade de Évora. Apontamentos para a aula de 18-jan2013, atualizados subsequentemente. Versão atual para a aula de 26-jan-2017)

http://books.google.pt/books/about/Reconstructing_the_Past.html?id=WIUL_r06GnEC ver ainda artigos em <http://sober.philosophy.wisc.edu/selected-papers#TOC-Philosophy-of-Evolutionary-Theory>)

- Construção de cladogramas, apresentação (Cladogramas.ex_, corrigir extensão de ex_ para exe; apenas em Windows)
- Checklist de material informático
 - Software Winclada, com dados adicionais e ficheiros de ajuda.
 - Software TNT, idem, a começar com um guião incluindo diversas referências online.
- Pasta Leituras Recomendadas (todos os ficheiros começam pelo nome do 1º autor):
 - Adaptação (transcrição do artigo de Lewontin acima referenciado)
 - O legado de Darwin, Haeckel, Weissmann: excerto dos apontamentos para estudo pelos alunos da disciplina de Genética e Evolução (Paulo de Oliveira)
 - Cladistic analysis or cladistic classification? Debate entre Ernst Mayr e Willi Hennig, 1974
 - Comparative Biology and the Importance of Cladistic Classification, um exemplo interessante (Schwenk 1994)
 - Willi Hennig, the Cautious Revolutioniser, uma biografia (Schmitt 2010)
 - Systematics, do filósofo Elliot Sober
 - Nixon K. C., Carpenter J. M., Stevenson, D. W. 2003. The PhyloCode Is Fatally Flawed, and the Linnaean System Can Easily Be Fixed. *The Botanical Review* 69(1): 111-120
 - Wroe S., Milne N. 2007. Convergence and Remarkably Consistent Constraint in the Evolution of Carnivore Skull Shape. *Evolution* 61: 1251-1260
 - Cameron, C. B. 2005. A phylogeny of the hemichordates based on morphological characters. *Can. J. Zool.* 83: 196–215 doi: 10.1139/Z04-190, um bom exemplo de uso da análise filogenética. O mesmo autor contribui para um artigo da pasta Adicionais que fornece um exemplo semelhante (Mitchell et al. 2012).
 - Dois atalhos, um para um glossário, e outro para o que parece ser a sede da nomenclatura Phylocode (mas ver o artigo de Nixon et al., acima)
 - Uma pasta com leituras adicionais, incluindo de novos softwares e de Morfogénese.