



Universidade Federal da  
Bahia



Pró-Reitoria de Ensino de Graduação

INSTITUTO DE BIOLOGIA

DEPARTAMENTO DE ZOOLOGIA

MUSEU DE ZOOLOGIA

CURSO DE GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

# CONCEITOS BÁSICOS DE SISTEMÁTICA FILOGENÉTICA

**DISCIPLINA:** BIOLOGIA COMPARADA

**DOCENTE RESPONSÁVEL:** PROF. DR. LUIZ AUGUSTO MAZZAROLO

INSECTA - LABORATÓRIO DE SISTEMÁTICA  
DE INSETOS

MUSEU DE ZOOLOGIA/ UFBA

OUTUBRO - 2005

ÍNDICE

1. Introdução	03
2. Objetivos da Sistemática	05
3. Método de Recuperação da Informação Filogenética	08
3.1. O Processo Evolutivo: Anagênese e Cladogênese	08
3.2. A Evolução dos Caracteres	10
4. Agrupamentos Taxonômicos	15
4.1. Grupos Monofiléticos vs. Grupos Merofiléticos	15
5. Homoplasias	18
6. Depósito de Informação sobre a Diversidade Biológica	21
7. Conclusões	23
8. Bibliografia Recomendada	24

## 1. Introdução

Atualmente, um dos temas mais estudados nas Ciências Biológicas é o da **Biodiversidade**. São várias as suas definições ou enfoques e, aqui, vamos nos ater a apenas três delas:

- a) Biodiversidade de ecossistemas: relacionada com os diferentes biotas encontrados nos diversos ecossistemas. Por exemplo, a biodiversidade da Caatinga é bastante diferente daquela da Mata Atlântica. Trata mais de aspectos ecológicos.
- b) Biodiversidade intraespecífica: relacionada com as diferenças entre indivíduos de uma mesma espécie. Trata mais de aspectos genéticos.
- c) Biodiversidade interespecífica: relacionada com as diferentes espécies existentes. Por exemplo, em todo o mundo conhece-se cerca de dois milhões de espécies de seres vivos. Esta terceira definição parece ser aquela mais comum de analisarmos quando falamos em Biodiversidade e é a que mais interessa para os sistematas.

Uma vez visto algumas definições de Biodiversidade, precisamos agora mensurá-la. Dois aspectos devem ser abordados. O primeiro é aquele que enfoca a **dimensão da diversidade em relação ao número de espécies** existentes em nosso planeta. Atualmente, existem cerca de dois milhões de espécies conhecidas, descritas, de seres vivos na Terra. Entretanto, estimativas sugerem que o número real deve ser de trinta ou até mais de cem milhões de espécies. Analisando esses números, podemos concluir que nosso conhecimento sobre o número de espécies pode ser de cerca de um pouco menos de 10% (2 milhões para 30 milhões) ou entre 1 e 2% (2 milhões para mais de 100 milhões). Em ambos os casos, encontramos um número bastante baixo sobre o conhecimento humano sobre esse aspecto da Biodiversidade.

O segundo aspecto que deve ser analisado, quando nos referimos à dimensão da Biodiversidade, é aquele relacionado ao **número de características** que as espécies apresentam. Essa estimativa é um pouco mais difícil de ser feita. Tomemos como uma possibilidade o número de genes que compõe os organismos. Nesse sentido, temos cerca de 4.300 genes em uma bactéria, 13.600 em uma *Drosophila* (pequena mosca) e 100.000 no homem (estimativa).

De qualquer modo, temos que o cruzamento das informações destes dois aspectos da Biodiversidade forma a **base de dados** de que trata a Sistemática Biológica.

Como vimos, então, muitos aspectos sobre a Biodiversidade são debatidos nos dias atuais, como, por exemplo, as relações ecológicas entre os organismos, estratégias para a sua conservação e ações para a sua sustentabilidade. Entretanto, um aspecto básico cuja correta compreensão é imprescindível para qualquer análise posterior é aquele que trata da **origem e evolução** da Biodiversidade, buscando inferir condições básicas e séries de transformação para as características e, conseqüentemente, formulando hipóteses acerca da relação de parentesco entre os táxons.

Nesse contexto insere-se a Sistemática Biológica de um modo geral, e mais especificamente a escola da **Sistemática Filogenética**, a qual fornece um método objetivo para a reconstrução da história evolutiva dos grupos (relação ancestral-descendente) através de uma análise diferenciada das características do grupo em estudo, o que veremos mais detalhadamente a seguir (item 3).

## 2. Objetivos da Sistemática

Vimos, então, que uma das áreas das Ciências Biológicas que estuda a Biodiversidade é a **Sistemática Biológica**. Basicamente temos quatro grandes objetivos na Sistemática:

- A) Descrição da diversidade  $\Rightarrow$  busca-se **descrever** o mais detalhadamente possível **os objetos** de estudo, **as espécies**, que compõe a Biodiversidade. Geralmente mais relacionada com a morfologia externa, mas pode-se (ou deve-se) incluir qualquer característica herdada (anatomia interna, fisiologia, bioquímica, genética, comportamento, etc.). Neste caso, são raros os choques de opinião, uma vez que se busca "apenas" a descrição do objeto, onde diferentes pesquisadores devem apresentar descrições bastante semelhantes. Este é o passo inicial para qualquer estudo posterior em Sistemática, sendo a informação básica para recuperar a informação histórica (filogenética) dos grupos. Como vimos anteriormente, são muitas as espécies ainda a serem descobertas; logo são muitos os objetos a serem descritos.
- B) Ordenação da diversidade  $\Rightarrow$  aqui se busca encontrar **padrões** dentro da Biodiversidade. Ou seja, não se deve reunir as espécies aleatoriamente e, sim, baseando-se em algum critério. No passado, o critério utilizado era intuitivamente com base em semelhanças gerais. A partir do século XIX, utiliza-se a idéia de ancestralidade comum devido à maior credibilidade dada às idéias evolucionistas.
- C) Gênese da diversidade  $\Rightarrow$  procura-se compreender o(s) **processo(s)** que originou a Biodiversidade, incluindo aí os padrões encontrados. Até o século XIX, entendia-se que esse processo era a vontade divina, baseada nas idéias do criacionismo (criação divina das espécies) e do fixismo (espécies fixas, não se modificam ao longo do tempo, não evoluem). Desde o século XIX, entende-se que esse processo geral é a **EVOLUÇÃO**.
- D) Sistemas gerais de referências  $\Rightarrow$  busca-se aqui propor **classificações** aos padrões encontrados ou inferidos para a Biodiversidade, com o intuito principal de facilitar a compreensão e a comunicação sobre as informações sistemáticas. Esse objetivo deve existir desde os primórdios da humanidade, onde as espécies poderiam ser classificadas como, por exemplo, aquelas que são úteis ao homem,

aquelas que devemos evitar, aquelas com ações medicinais, etc. Em meados do século XVIII, Linnaeus propõe um modelo de classificação cujas bases se mantêm até os dias atuais. Mais recentemente, encontramos algumas escolas de Sistemática que trataram do assunto de formas diversas. Por exemplo, na **Escola Catalográfica** do início do século XX, o taxônomo propunha classificações baseadas em "seu" conhecimento prévio do grupo. Quanto mais importante ou respeitado o taxônomo, mais considerada era a sua proposta de classificação. Nesta escola, nota-se um alto subjetivismo, sem a utilização de um método objetivo e claro, e sem a necessidade estrita de seguir a Evolução nas suas classificações. Já na **Escola Gradista** ("Evolutionary Taxonomy"), com auge entre os anos de 1940-1960, mas ainda com muitas classificações suas aceitas até hoje, as classificações buscavam refletir graus ("grades") da evolução dos grupos. Ela buscava (ou busca ainda) refletir as idéias neodarwinistas, associando as idéias de Darwin com as de Mendel (Teoria Sintética da Evolução). Entendem-se alguns casos como graus da evolução de grupos, que os levaria a serem classificados separados de outros. Por exemplo, um grande salto ou diferenciação morfológica entre táxons deve reuni-los em grupos diferentes. O mesmo para grupos que venham a ocupar zonas adaptativas exclusivas (as aves por voarem, ou os animais que atingem o ambiente terrestre), ou ainda, no caso de grupos com uma grande riqueza de espécies (alta diversidade). Apesar dessa escola buscar refletir a evolução, em determinadas situações, essa opção era preterida em relação à reflexão dos tais graus evolutivos. Por exemplo, apesar de se entender que os "peixes pulmonados" são mais próximos evolutivamente dos Tetrápodos, ainda assim eles são classificados como peixes (Classe Pisces entre os Vertebrata). Uma opção que surge nos anos de 1950-1960 é a proposta pela **Escola Fenética** (também chamada de Taxonomia Numérica). Essa escola se baseia na idéia de maior semelhança geral sem uma diferenciação inicial dos caracteres, e suas classificações não se preocupam em refletir a Evolução, apesar de ter o mérito de se basear em um método numérico bastante objetivo. Esta intimamente relacionada com o desenvolvimento dos primeiros computadores, e está virtualmente extinta (por não levar em consideração a Evolução). Finalmente, a partir da década de 1970, a **Escola Filogenética** (também conhecida

como Cladismo) tem seus conceitos básicos aceitos gradativamente por virtualmente toda a comunidade que trabalha com a Sistemática Biológica, sendo que atualmente quase a totalidade de trabalhos que discutem relações entre táxons baseia-se nesses conceitos. São eles a busca da reflexão estrita da evolução dos grupos, inferindo relações de parentesco através de um método o mais objetivo possível utilizando-se da análise diferenciada dos caracteres, tendo como produto a delimitação de grupos naturais.

### 3. Método de Recuperação da Informação Filogenética.

Como vimos, o método da **Escola da Sistemática Filogenética busca estritamente refletir o processo evolutivo**, delimitando grupos naturais a partir de uma análise diferenciada dos caracteres. Ou seja, a partir do estudo das características das espécies recentes (e também de espécies fósseis, quando for o caso) pode-se inferir uma hipótese acerca da história evolutiva pretérita do grupo em estudo. Desse modo, **se reconstruirá não somente a história do grupo, mas, também, como se deu a evolução de suas características**, o que é tão ou mais importante.

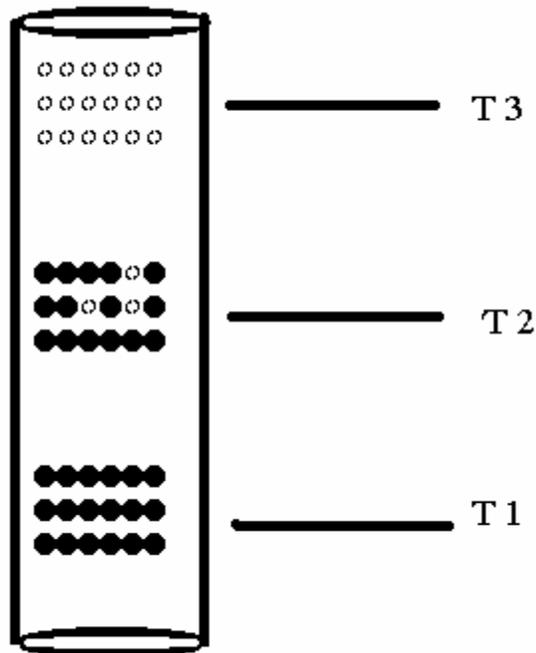
Entretanto, antes de nos atermos ao método propriamente dito, devemos entender como os Filogeneticistas compreendem o processo evolutivo.

#### 3.1. O Processo Evolutivo: Anagênese e Cladogênese.

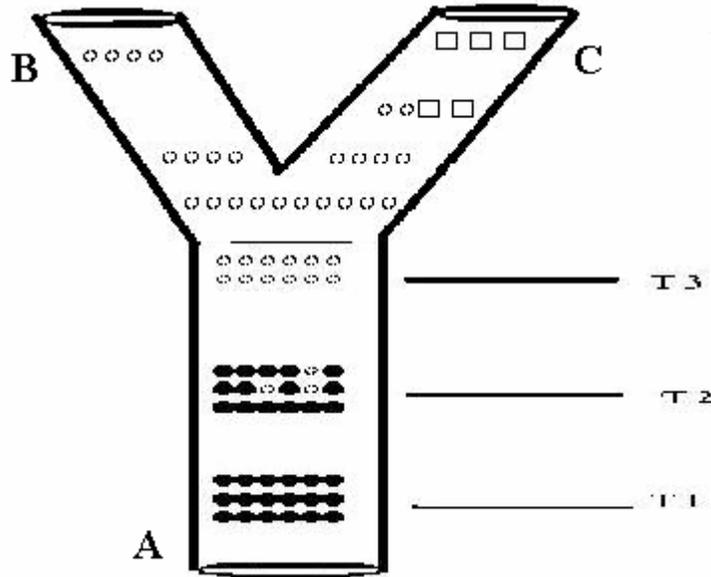
A **Evolução** (ou o Processo Evolutivo) é entendido como sendo composto por repetições intercaladas de dois sub-processos: a **ANAGÊNESE** e a **CLADOGÊNESE**.

A **anagênese** é a parte do processo evolutivo onde a forma se modifica ao longo do tempo. Ou seja, é na anagênese que as características de uma determinada espécie podem se modificar, evoluir, com o decorrer do tempo. Por exemplo, durante a anagênese da espécie **A**, a cor negra de seus olhos pode ser substituído por uma cor branca ao longo de algumas gerações. Esse processo se daria da seguinte forma teórica simplificada: imaginemos que num determinado tempo inicial T1 todos os indivíduos da espécie **A** apresentem os olhos com a cor negra. Em um tempo seguinte T1, através de uma mutação, nasçam alguns indivíduos com os olhos com a cor branca. Imaginemos, então, que esse novo estado do caráter cor do olho seja adaptativo, ou seja, dê certa vantagem competitiva (por alimento, por parceiros reprodutivos, etc.) aos indivíduos que apresentam os olhos brancos. Nesse caso, este novo estado (ou estado derivado) será selecionado pela pressão ambiental, e gradativamente irá aumentando o número de indivíduos com olhos brancos até ocorrer o desaparecimento nessa espécie de indivíduos com olhos negros. Então, ao final da anagênese da espécie **A**, tempo T3, todos os seus indivíduos apresentarão os olhos brancos.

É importante notar que, apesar da modificação da forma ao longo do tempo, **SEMPRE** existiu uma única espécie, a espécie **A**, ou seja, não ocorreu aumento da diversidade.



Para que ocorra o aumento da diversidade é necessário que essa espécie A (agora chamada espécie ancestral) origine duas espécies descendentes, B e C, a partir de um evento de **cladogênese**. Ou seja, a cladogênese é o evento de quebra de uma espécie ancestral em duas espécies descendentes (**especiação**), gerando um aumento na diversidade. Essa quebra **DEVE interromper o fluxo gênico** (combinação e troca entre genes) entre os indivíduos das espécies descendentes, agora isoladas uma da outra. Ou seja, no nosso exemplo acima, não deve mais ocorrer fluxo gênico entre os indivíduos da espécie descendente B com os indivíduos da espécie descendente C e vice-versa. As espécies descendentes B e C estão agora isoladas entre si e são consideradas duas espécies distintas. Provavelmente, na maioria dos casos, os eventos de cladogênese são provocados por uma **quebra espacial**, ou seja, a partir da quebra da área geográfica ocorre a divisão da espécie (ou das espécies) que vive nela, originando as espécies descendentes. A quebra espacial que gerou um aumento da diversidade (eventos de especiação) mais reconhecida é a quebra do continente ancestral Pangea nos diversos continentes atuais.



### 3.2. A Evolução dos Caracteres.

Uma vez exposta a compreensão acerca do processo gerador da biodiversidade, a Evolução, devemos agora procurar compreender o método proposto pela Sistemática Filogenética para a recuperação da informação filogenética (ao menos dos padrões obtidos).

Então, pergunta-se: *Como recuperar a história evolutiva de um grupo através do estudo de suas características?*

Inicialmente devemos discutir o conceito de **homologia**. São considerados caracteres homólogos aqueles que tem a **mesma origem ontogenética** (embrionária), podendo ou não apresentar a mesma função. Por exemplo, são considerados homólogos o braço direito de um homem e o de um chimpanzé, bem como o braço direito de um homem e a perna anterior direita de um cavalo. Ao compararmos estruturas homólogas estamos analisando estruturas que tiveram origens na mesma estrutura ontogenética, ou seja, são a "mesma" estrutura. Não poderíamos, por exemplo, comparar o braço direito de um homem com a perna posterior direita de um cavalo, pois esta perna do cavalo não é homóloga ao braço direito e sim à sua perna direita do homem (membros posteriores). Aparentemente, encontrar homologia entre diferentes estruturas parece mais fácil do que realmente o é, e um engano nessa fase inicial do estudo comprometerá toda a análise sobre a evolução da estrutura e, conseqüentemente, toda a inferência filogenética decorrente desse processo.

Após construirmos uma hipótese confiável sobre a homologia das estruturas a serem comparadas, passamos para a etapa seguinte. Nesse momento, a partir dos dois estados diferentes encontrados para a mesma estrutura, devemos buscar compreender como foi a **série de transformação desse caráter**, dessa estrutura, ou seja, devemos propor uma hipótese a respeito de como essa estrutura evoluiu, de como ela se modificou ao longo do tempo. Devemos nos lembrar que as modificações nas estruturas ocorrem durante o processo de ANAGÊNESE. Desse modo, lembrando dos exemplos anteriores, devemos conseguir recuperar a informação de que os olhos negros se transformaram em olhos brancos, ou devemos conseguir inferir se a perna anterior do cavalo se transformou no braço do homem ou se o que ocorreu foi o contrário, a partir de um braço ocorreu a transformação em perna anterior.

Como vimos, os estados dos caracteres podem ser diferenciados em primitivos, mais antigos, denominados plesiomórficos, ou **plesiomorfias**, e derivados, mais recentes, denominados apomórficos, ou **apomorfias**. Uma apomorfia deriva, modifica-se, a partir de uma plesiomorfia.

Agora temos duas novas perguntas a serem respondidas:

1. *Para que distinguir entre uma apomorfia e uma plesiomorfia?*
2. *Como distinguir entre uma apomorfia e uma plesiomorfia?*

Para respondermos a primeira devemos nos reportar a como é compreendido o processo evolutivo. Ele é um conjunto de anagêneses intercaladas por um conjunto de cladogêneses. Se as duas espécies descendentes recebem o estado modificado do caráter (apomorfia) de sua espécie ancestral comum e exclusiva, o pensamento inverso também é válido. **Se duas espécies apresentam o estado derivado do caráter (apomorfia), isso sugere que elas o receberam de uma espécie ancestral comum e exclusiva, onde o estado primitivo se modificou, durante sua anagênese, no estado derivado.** Este estado derivado compartilhado por duas (ou mais) espécies é denominado **sinapomorfia**.

Então, a identificação de sinapomorfias sugere a existência de ancestrais comuns exclusivos, o que indica maior relacionamento de parentesco entre os táxons que a compartilham. Ou seja, **podemos reconstruir o padrão filogenético de um grupo a partir da identificação de estados de caráter derivados compartilhados (sinapomorfias).**

Para respondermos à segunda pergunta formulada (*Como distinguir entre uma apomorfia e uma plesiomorfia?*), temos dois métodos que podem ser utilizados para o que denominamos **polarização** do caráter:

- a) **Método Ontogenético:** imaginemos que o grupo que estamos estudando, buscando reconstruir suas relações de parentesco, seja composto por alguns táxons que apresentem, nos indivíduos adultos, um estado de caráter X e por outros que apresentem o estado de caráter Y. Então, nossa dúvida é inferir qual desses dois estados é o derivado, apomórfico, que indicará a existência de um ancestral comum exclusivo para os táxons que o possuem, entendendo-o, pois, como um estado derivado compartilhado, ou seja, uma sinapomorfia. Se, ao estudarmos o **desenvolvimento ontogenético**, embriológico, de um indivíduo de um dos táxons que apresentam o estado X no adulto e verificarmos que na fase jovem este caráter aparece no estado Y, ou seja, durante o desenvolvimento do indivíduo o estado Y se transformou no estado X, podemos extrapolar esta transformação individual para a análise do grupo como um todo. Então, nossa hipótese sobre a série de transformação do caráter indicaria que o estado Y seria o primitivo, plesiomórfico, e a partir dele teria surgido o estado derivado X, apomórfico. Conseqüentemente, agora poderíamos inferir a existência de um ancestral comum e exclusivo para os táxons que compartilham o estado apomórfico X. É importante frisar que para aceitarmos esta hipótese sobre a série de transformação do caráter, devemos confirmar que, durante o desenvolvimento ontogenético de táxons que apresentem nos adultos o estado Y, estes apresentem também esse mesmo estado durante a fase jovem. Pois, se observarmos nesses indivíduos a transformação do estado X em Y, teríamos então observadas as duas possibilidades, ou seja, a transformação de Y em X durante o desenvolvimento ontogenético de indivíduos pertencentes a alguns táxons e, da mesma forma, a transformação do estado X em Y durante o desenvolvimento ontogenético de indivíduos pertencentes a outros táxons. E, nesse caso, a dúvida inicial sobre a série de transformação do caráter permaneceria.
- b) **Método do Grupo-Externo** (out group): imaginemos a mesma situação descrita acima, onde o grupo que estamos estudando, buscando reconstruir suas relações de parentesco, seja composto por alguns táxons que apresentem, nos indivíduos adultos, um estado de caráter X e

por outros que apresentem o estado de caráter Y. No método do grupo-externo devemos observar qual é o estado desse caráter em indivíduos pertencentes a táxons que não fazem parte do nosso grupo em estudo, ou seja, **externos** ao grupo de nosso interesse. O estado verificado nos grupos-externos será, então, inferido como sendo o **estado primitivo, plesiomórfico**, e, por conseqüência, o estado diferente daquele observado nos grupos-externos será o derivado, apomórfico, indicando que esses táxons de nosso grupo em estudo que compartilham o apomorfia possuem um ancestral comum e exclusivo, apresentando, então, uma maior relação de parentesco. Para compreendermos o porquê de aceitarmos o estado encontrado nos grupos-externos como plesiomórfico é importante introduzirmos a idéia de **PARCIMÔNIA**. Podemos entender a idéia de parcimônia como sinônimo de economia. Então, por exemplo, uma hipótese mais parcimoniosa é aquela mais econômica. E entendemos que **a evolução deve se processar do modo mais parcimonioso**, mais econômico, possível. Voltemos, então, ao processo evolutivo. Vimos que a transformação de um caráter de seu estado primitivo em seu estado derivado se dá através de uma mutação inicial, com posteriores adaptação, seleção e fixação pelo meio ambiente durante o processo denominado Anagênese. Inferimos, também, que as mutações ocorrem ao acaso e que diferentes ambientes em diferentes épocas podem (ou devem) selecionar diferentes estados de caracteres. Desse modo, o esperado é que uma determinada transformação de um caráter (por exemplo, modificação de olhos negros em olhos brancos) deva ocorrer uma única vez (ou ao menos, o menor número de vezes possível). Essa seria a hipótese mais parcimoniosa para a evolução do caráter. Retornemos, agora, ao método do grupo-externo. Se o estado encontrado no grupo-externo é o primitivo, então devemos admitir uma **única** transformação do caráter, do estado primitivo para o derivado, durante a anagênese do ancestral exclusivo dos táxons incluídos em nosso grupo em estudo (grupo-interno ou in group) que apresentam o agora inferido estado apomórfico. Entretanto, se compreendermos que o estado presente no grupo-externo é o derivado, então, nesse caso, teremos que admitir duas transformações idênticas durante a evolução desse caráter: uma durante a anagênese do grupo-externo e outra durante a anagênese do ancestral exclusivo dos táxons incluídos no grupo em estudo (grupo-interno) que apresentam este agora inferido como estado derivado do caráter. Entretanto, ainda pode nos restar uma

dúvida: *Como escolher o(s) grupo(s)-externo(s)?* Com vimos, são considerados grupos-externos todo e qualquer táxon que não estaria incluído no grupo em estudo (grupo-interno). Mas, como também vimos anteriormente, é necessário que comparemos estruturas homólogas e sabemos ser muito mais fácil compararmos estruturas homólogas entre **grupos relativamente próximos** do que entre grupos distantes. Por exemplo, se nosso grupo-interno é um gênero da ordem Diptera (moscas e correlatos, composta por diversas famílias) com qualquer número de espécies, devemos inicialmente eleger como grupo-externo uma espécie de Diptera pertencente a outro gênero da mesma família, pois será muito mais fácil a comparação entre suas características do que se utilizarmos um anelídeo ou um vertebrado ou até mesmo um inseto pertencente a outra ordem.

Ao compararmos os dois métodos de polarização dos caracteres podemos verificar que apesar de o método ontogenético mostrar diretamente a transformação do estado plesiomórfico no apomórfico, para que ele possa ser utilizado é imprescindível que seja conhecido o desenvolvimento ontogenético de, ao menos, alguns dos táxons incluídos no grupo-interno. Tal informação nem sempre está disponível, especialmente quando estamos analisando grupos de animais invertebrados, por exemplo. Já o método do grupo-externo, apesar da desvantagem de ser indireto, apresenta a vantagem de que a informação necessária para a sua utilização está virtualmente sempre disponível, pois virtualmente sempre é possível a observação dos estados dos caracteres nos grupos-externos.

#### 4. Agrupamentos Taxonômicos

Como vimos, o estado apomórfico do caráter passa da espécie ancestral para todas as espécies descendentes. Logo, o raciocínio inverso também é válido, ou seja:

**“Todas as espécies que apresentam o estado apomórfico devem ser descendentes de um ancestral comum e exclusivo”.**

Ou:

**“Sinapomorfias são indícios de ancestralidade comum exclusiva”.**

Essa é a essência do Método Filogenético.

Então, podemos frisar dois aspectos do método:

- ele **diferencia as semelhanças** entre táxons em plesiomórficas (primitivas) e apomórficas (derivadas).
- **resumo do Método:** listar sinapomorfias para delimitar grupos naturais (grupos monofiléticos ou clados).

##### 4.1. Grupos Monofiléticos vs. Grupos Merofiléticos

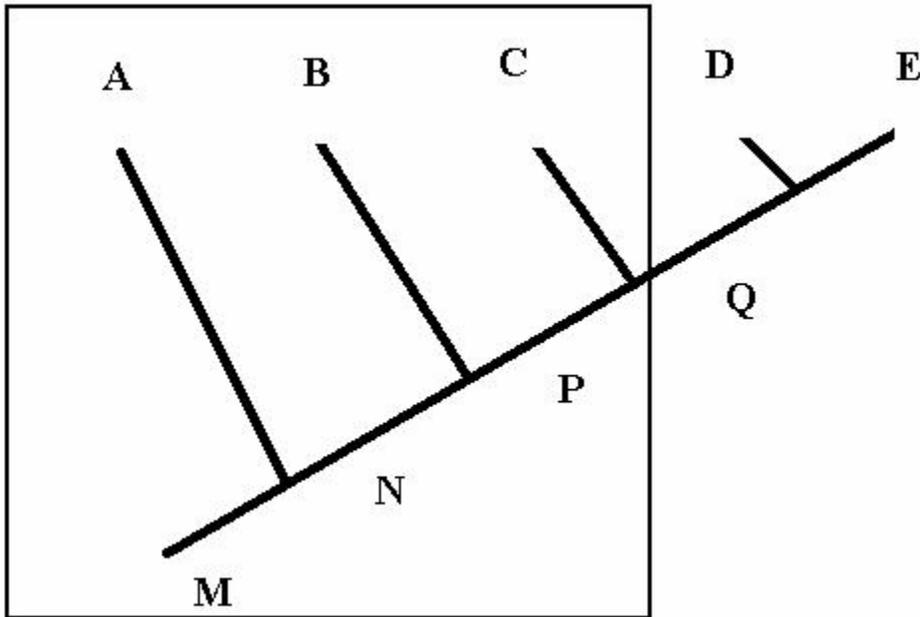
A idéia de **grupo monofilético** é fundamental para a Sistemática Filogenética. Sua definição indica que um grupo monofilético é formado por uma espécie ancestral e **TODAS** as suas espécies descendentes. Desse modo, podemos perceber que um grupo monofilético é reflexo estrito do processo evolutivo pelo qual o grupo passou. Entendemos, então, que se trata de um **grupo natural**, ou seja, que é um produto do processo natural, evolutivo. Essa também é a definição mais aceita para **clado**, de onde advém o outro nome da escola da Sistemática Filogenética, o **CLADISMO**.

Como discutimos anteriormente, a Sistemática Filogenética procura refletir estritamente o processo evolutivo, natural. Desse modo, ela propõe que somente se aceite grupos monofiléticos (naturais). Grupos propostos que não reflitam estritamente o processo evolutivo não devem ser aceitos pela Sistemática ou Biologia de um modo geral.

Entretanto, existem ainda muitos grupos artificiais (não naturais, não monofiléticos) nas classificações biológicas propostas associados a categorias

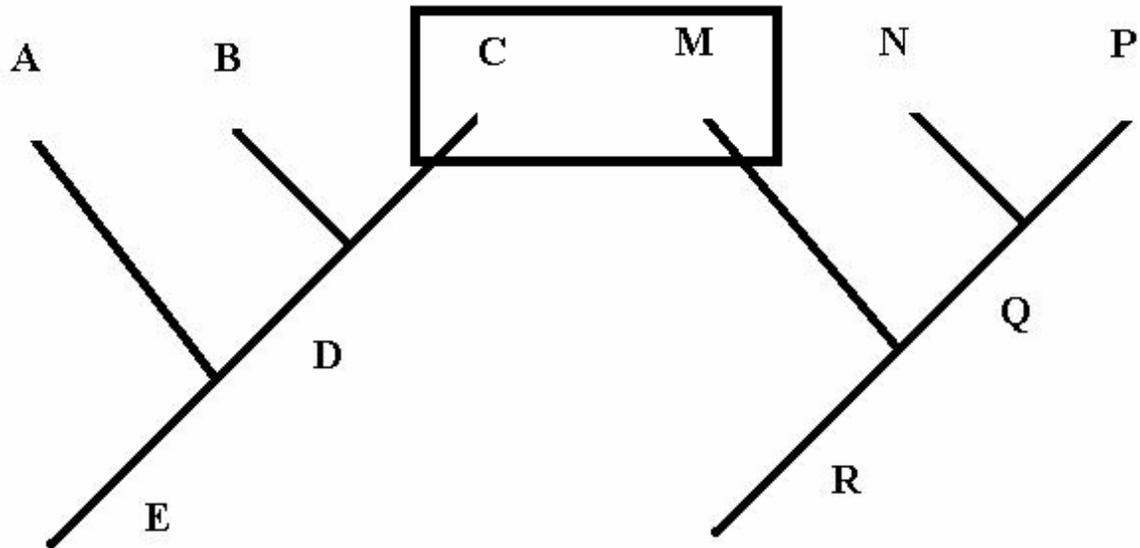
taxonômicas. Eles coletivamente são chamados de **Grupos Merofiléticos** e, como comentado acima, não devem ou não deveriam ser aceitos. O termo "Merofilético" foi proposto por um pesquisador brasileiro, Nelson Bernardi, para reunir os grupos Parafiléticos e os Polifiléticos, os quais definiremos a seguir:

1. Grupo Parafilético  $\Rightarrow$  é formado por uma espécie ancestral, mas não inclui todas as espécies descendentes. Ou seja, apresentam um ancestral comum, mas não exclusivo. Um exemplo clássico de um grupo parafilético é a Classe Pisces (peixes) entre os vertebrados.



No exemplo acima, dentro do retângulo está representado um grupo parafilético, pois ele é composto pela espécie ancestral M, mas não inclui todas as espécies descendentes (espécies Q, D e E aparecem excluídas).

2. Grupo Polifilético  $\Rightarrow$  é formado por espécies que apresentam dois ou mais ancestrais diferentes. Ou seja, não apresentam um ancestral comum.



No exemplo, dentro do retângulo está representado um grupo polifilético, pois as espécies C e M apresentam ancestrais distintos.

Em determinadas situações, não é tão óbvio reconhecer se um grupo é parafilético ou polifilético. Como em ambos os casos eles não refletem estritamente a evolução, seja qual for a conclusão ele não deve ser aceito. Ou seja, **se um grupo é não monofilético, não natural, ele será merofilético e, portanto, não deve ser aceito.**

## 5. Homoplasias

Como discutido anteriormente, o esperado acerca da evolução de um caráter é que sua modificação do estado primitivo no derivado ocorra uma única vez durante a anagênese de uma espécie (evolução anagenética). Entretanto, diversas vezes **um caráter pode modificar-se mais de uma vez independentemente**. Ou seja, em dois ou mais momentos distintos da evolução biológica um determinado caráter pode se modificar em seu estado derivado a partir da mesma ou de diferente condição primitiva. Esses casos são denominados de **homoplasias** e, diz-se que o caráter apresenta evolução homoplástica. Quando isso ocorre, pode gerar uma interpretação errônea acerca da evolução do caráter, pois uma origem múltipla independente do estado derivado (homoplasia) pode ser entendida como uma origem única compartilhada (sinapomorfia) e, desse modo, táxons não diretamente relacionados evolutivamente podem ser equivocadamente agrupados, supondo-se para eles uma ancestralidade comum exclusiva.

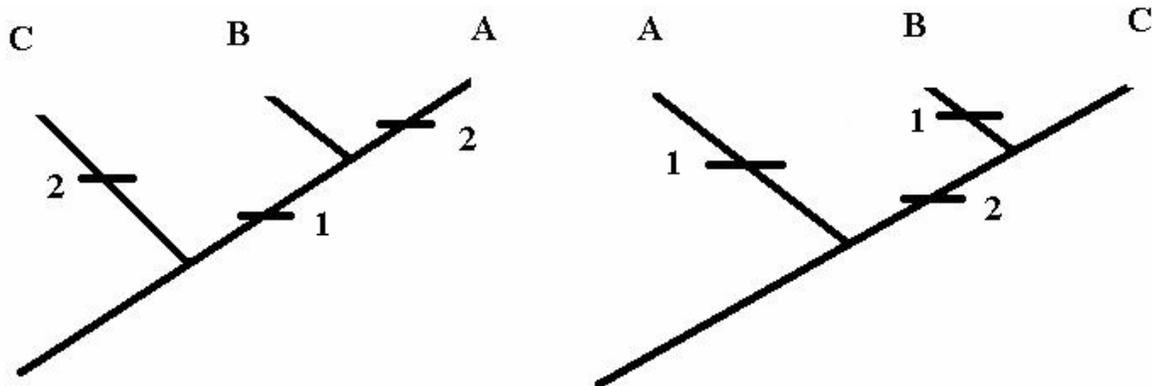
Existem três tipos de homoplasias:

- a) Paralelismo  $\Rightarrow$  é o caso em que a partir do **mesmo** estado primitivo surgem duas ou mais vezes o mesmo estado derivado.
- b) Convergência  $\Rightarrow$  é o caso em que a partir de **diferentes** estados primitivos surgem duas ou mais vezes o mesmo estado derivado.
- c) Reversão  $\Rightarrow$  é o caso em que a partir do estado derivado ocorre uma aparente **volta secundária**, reversão, para o estado primitivo. É importante notar que, como este estado "primitivo" modifica-se a partir do derivado, ele deve ser compreendido como "derivado a partir do derivado", ou seja, na realidade ele é um estado derivado com forma de primitivo, podendo, portanto, ser equivocadamente compreendido como sendo o estado primitivo (plesiomórfico).

A presença de homoplasias em uma análise que busca a reconstrução acerca da relação de parentesco entre táxons (relações filogenéticas) gera **incongruências entre os caracteres**, pois será necessário decidir qual caráter sofreu uma única modificação (sinapomorfia) e qual sofreu duas ou mais modificações independentes (homoplasia). Por exemplo, suponhamos um grupo formado por três táxons (A, B, C) onde uma primeira característica aparece em seu estado derivado nos táxons A e B. Imaginemos, agora, que uma segunda

característica apareça em seu estado derivado nos táxons B e C. *Como interpretar a evolução desses dois caracteres que se apresentam incongruentes?* Temos duas hipóteses ou explicações possíveis:

- a) O primeiro caráter é considerado uma sinapomorfia de A+B e o segundo, uma homoplasia de B e C. Ou seja, A e B apresentam um ancestral comum e exclusivo indicado pela primeira característica e a segunda característica modificou-se independentemente em B e em C, ou;
- b) Seria a situação inversa, ou seja, o segundo caráter é inferido como sendo uma sinapomorfia de B+C e o primeiro como uma homoplasia de A e B. Ou seja, B e C apresentam um ancestral comum e exclusivo indicado pela segunda característica e a primeira característica modificou-se independentemente em A e em B.

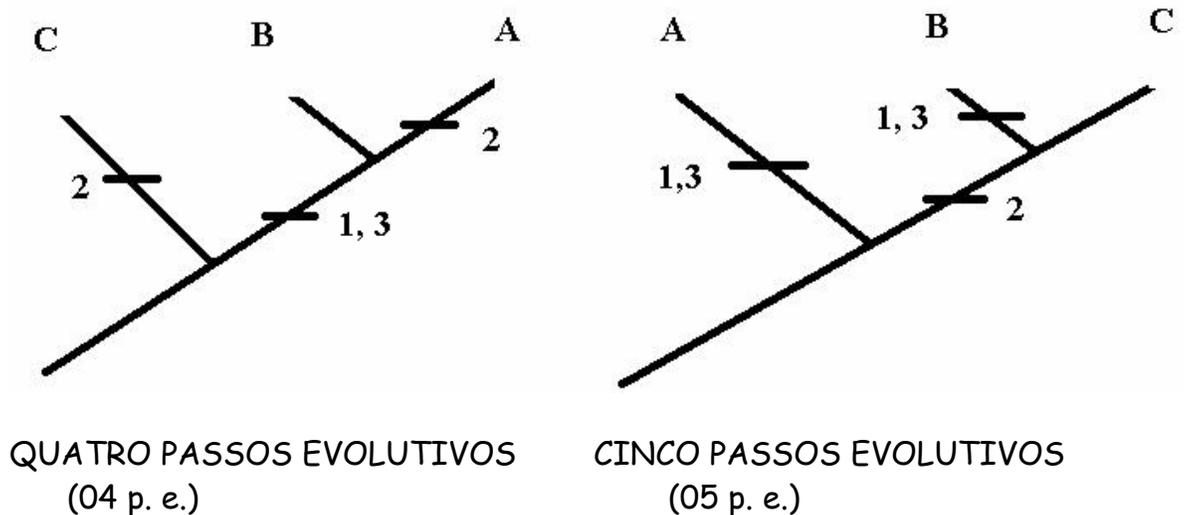


Note-se que o grupo monofilético (clado) formado nos dois casos é diferente (A+B no primeiro e B+C no segundo). *Como decidir qual das hipóteses é a mais provável?* Nesse caso específico, ambas as hipóteses seriam igualmente prováveis e não seria possível uma escolha. Entretanto, imaginemos agora que ao estudarmos um terceiro caráter, este se apresente derivado nos táxons A e B, ou seja, congruente com o primeiro caráter e incongruente com o segundo. Novamente, teríamos duas explicações possíveis:

- a) este terceiro caráter é uma sinapomorfia de A+B, ou;
- b) este terceiro caráter é uma homoplasia de A e B.

No primeiro caso, ficaríamos com a seguinte situação: teríamos duas sinapomorfias de A+B (caracteres 1 e 3) e uma homoplasia entre B e C (caráter

2). No segundo, teríamos uma sinapomorfia de B+C (caráter 2) e duas homoplasias entre A e B (caracteres 1 e 3). Se denominarmos cada modificação de caráter de passo evolutivo teríamos então, no primeiro caso dois passos evolutivos relativos às sinapomorfias (caracteres 1 e 3, cada um surgindo uma única vez no ancestral de A+B) e mais dois passos evolutivos relativos à homoplasia (caráter 2 surgindo uma vez em B e outra em C). Logo, o total seria de **quatro passos evolutivos** (4 p. e.) sustentando a primeira hipótese. Já no segundo caso, teríamos um passo evolutivo relativo a sinapomorfia de B+C (modificação única ocorrida no ancestral de B+C) e quatro passos evolutivos relativos às homoplasias (caráter 1 surgindo duas vezes independentemente, uma em A e outra em B, e, da mesma forma, caráter 3 surgindo duas vezes independentemente, uma em A e outra em B). Logo, o total seria de **cinco passos evolutivos** (5 p. e.) sustentando a segunda hipótese.



Nesse caso, para primeira hipótese ser aceita é necessário um número menor de passos evolutivos (quatro contra cinco da segunda hipótese). Então, a primeira hipótese é mais econômica, mais parcimoniosa, onde B é grupo irmão de A. Novamente é usado o **Princípio da Parcimônia**, também discutido na explicação do Método de Polarização do Caráter pelo Grupo-Externo. **A hipótese mais parcimoniosa é, em princípio, a mais provável, portanto, deve ser a aceita.**

## 6. Depósito de Informação sobre a Diversidade Biológica

Após toda a fase de análise da evolução dos caracteres, faz-se necessário reunir a informação gerada. Essa informação é reunida seguindo-se três etapas:

### 1. Lista de caracteres

Nessa etapa, como o próprio nome indica, lista-se os caracteres estudados, geralmente incluindo-se os estados plesiomórfico e apomórficos separados por barra oblíqua, ou ao menos o apomórfico.

Exemplo:

1. Cor dos olhos: negros/ brancos
2. Membro anterior: perna/ asa
3. Etc...

### 2. Matriz de Caracteres

A **matriz de caracteres** será uma tabela onde serão cruzadas as informações entre os táxons e os estados dos caracteres. Por exemplo:

Táxons/ Caracteres	Grupo-Externo	A	B	C	D
1. Cor do olho	negra	Negra	negra	branca	branca
2. Membro anterior	perna	Perna	asa	asa	asa
3. Formato da cabeça	quadrada	circular	circular	circular	Circular
4. Número de dentes	vinte	Vinte	vinte	dez	dez

Essa matriz inicial pode ser transformada em uma **Matriz Polarizada**, onde os estados dos caracteres serão substituídos por códigos numéricos (números). Por convenção atribuí-se aos estados plesiomórficos o código 0 (zero) e aos estados apomórficos o código 1 (um). Nesse sentido, a matriz acima ficaria da seguinte forma:

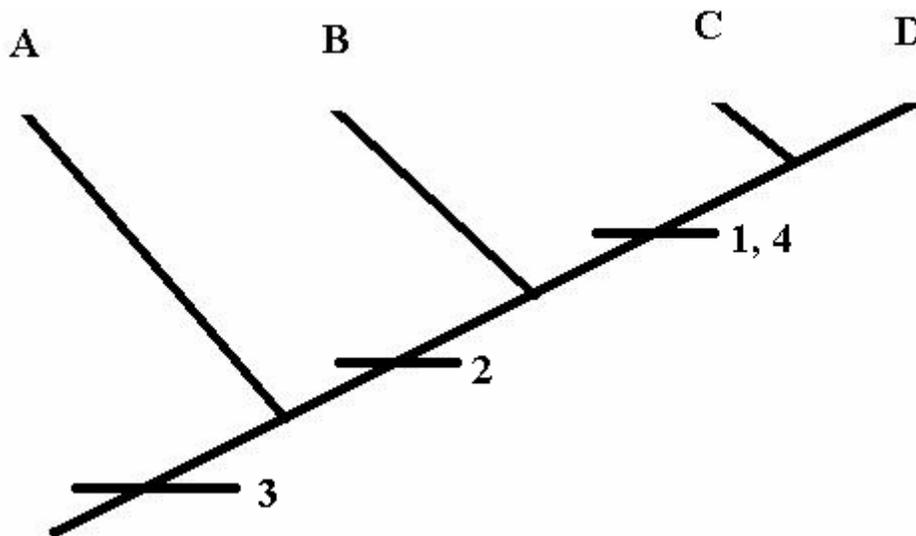
Táxons/ Caracteres	Grupo-Externo	A	B	C	D
-----------------------	---------------	---	---	---	---

1. Cor do olho	0	0	0	1	1
2. Membro anterior	0	0	1	1	1
3. Formato da cabeça	0	1	1	1	1
4. Número de dentes	0	0	0	1	1

### 3. Cladograma

Nessa etapa, a partir da matriz polarizada será construído o **cladograma**, que é um diagrama que reflete a hipótese sobre as relações filogenéticas entre os táxons estudados, indicando relações ancestral-descendente e relações entre grupos-irmãos.

A partir da matriz acima, construiríamos o seguinte cladograma:



A presença de homoplasias possibilita a construção de mais de um cladograma a partir da mesma matriz. Quando um deles for mais parcimonioso, em princípio, este é que deve ser o aceito.

Diferentes conjuntos de caracteres podem sugerir diferentes cladogramas.

## 7. Conclusões

O objetivo principal da Escola da Sistemática Filogenética é **reconstruir hipóteses acerca dos padrões de relação de parentesco entre táxons**, inferindo relações de ancestral-descendente e entre grupos-irmãos e buscando compreender as origens da Biodiversidade.

Entende-se que o processo evolutivo é constituído por um conjunto de **anagêneses** (modificação da forma ao longo do tempo) intercaladas por um conjunto de **cladogêneses** (quebras do fluxo gênico, gerando especiação e o aumento da Biodiversidade).

O método proposto utiliza uma **análise diferenciada dos caracteres** apresentados pelos táxons recentes (e fósseis, quando possível), explicitando a diferença no significado evolutivo entre estados primitivos (plesiomorfias) e estados derivados (apomorfias).

Estados derivados compartilhados (**sinapomorfias**) são indícios de ancestralidade comum exclusiva.

Somente são aceitos e devem ser classificados **grupos monofiléticos**, que são produto do processo natural (Evolução).

O **resumo do método** está em identificar e listar sinapomorfias (estados derivados compartilhados) e delimitar grupos monofiléticos (naturais).

Homoplasias, que são **origens múltiplas independentes do estado derivado** do caráter, confundem as análises, pois podem gerar interpretações equivocadas acerca da evolução dos caracteres.

A **somatória da informação filogenética** adquirida sobre o grupo em estudo encontra-se depositada no cladograma final obtido.

## 8. Bibliografia Recomendada

- AMORIM, D.S. 1997. *Elementos Básicos de Sistemática Filogenética*. 2ª. Edição. Holos, Editora. Ribeirão Preto, São Paulo.
- \_\_\_\_\_. 2002. *Fundamentos de Sistemática Filogenética*. 1ª. Edição. Holos, Editora. Ribeirão Preto, São Paulo.
- BROOKS, D. R. & D. A. McLENNAN. 1991. *Phylogeny, Ecology and Behavior*. 1ª. Edição. The University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- HENNIG, W. 1966. *Phylogenetic Systematics*. University of Illinois Press, Urbana.
- WILEY, E. O. 1981. *Phylogenetics: the theory and practice of phylogenetic systematics*. 1ª. Edição. John Wiley and Sons, New York.
- WILEY, E. O., SIEGEL-CAUSEY, D., BROOKS, D.R. & V. A. FUNK. 1991. *The Compleat Cladist: a primer of phylogenetic procedures*