

Aula 4

Evolução correlacionada (Pagel's method e threshold)
Modelos multi-regime e multi-taxas – prática SURFACE
Ajuste matrizes VCV – rate matrix

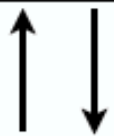
Correlações entre caracteres discretos

- Perguntas mais comuns:
- Os dois caracteres estão evoluindo de forma correlacionada?
- Quando o caracter A muda para o estado 1, é provável que o B também mude para 1?

Detecting correlated evolution on phylogenies: a general method for the comparative analysis of discrete characters

MARK PAGEL

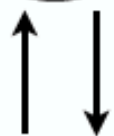
0



1

Character 1

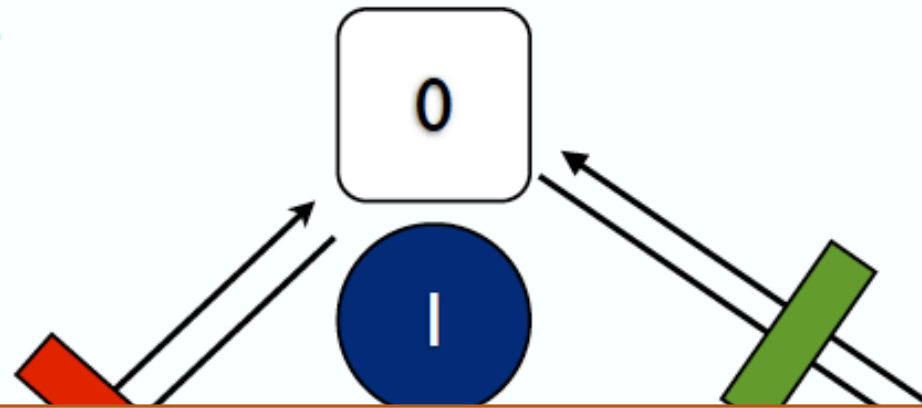
0



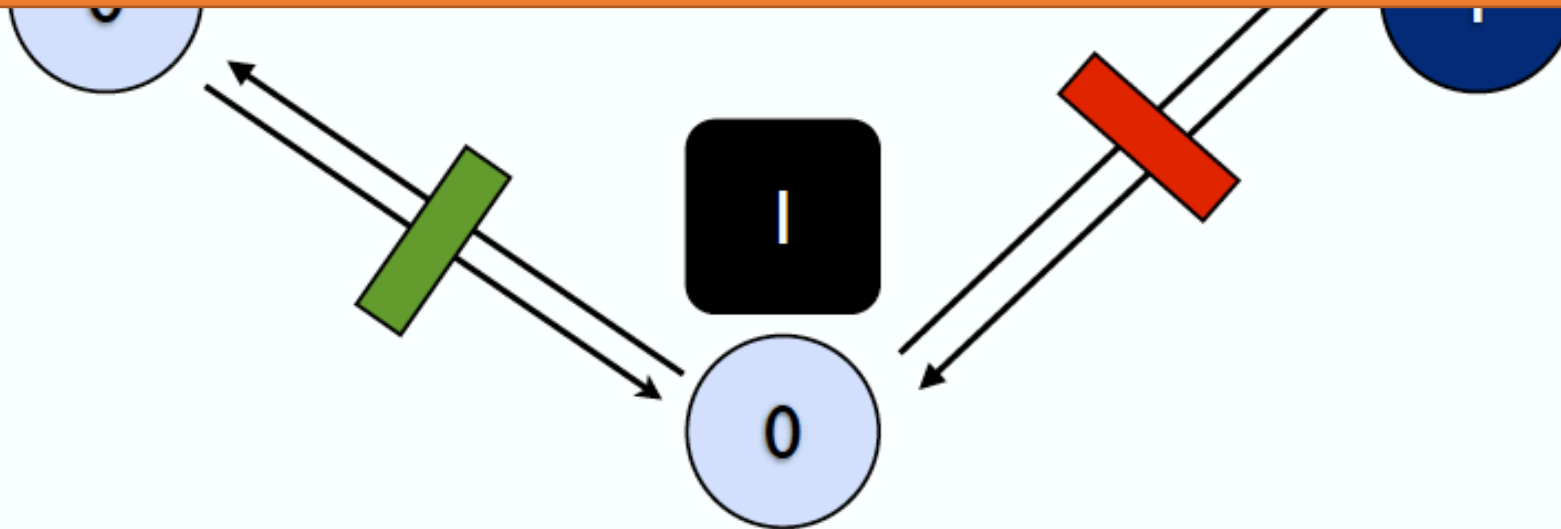
1

Character 2

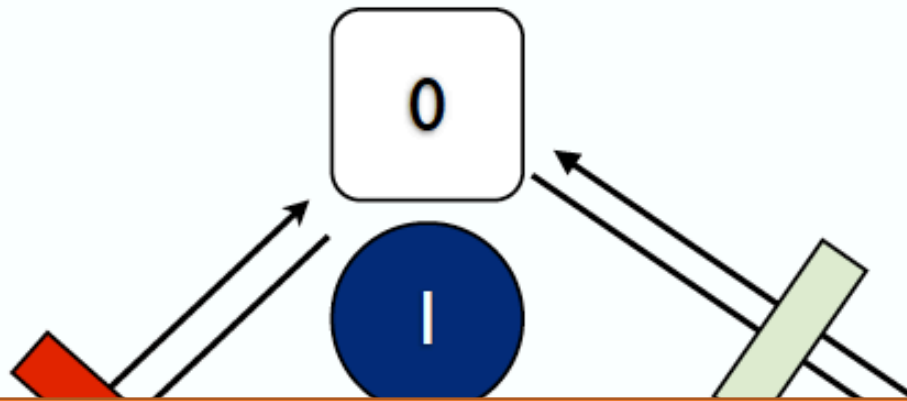
Independent
Model



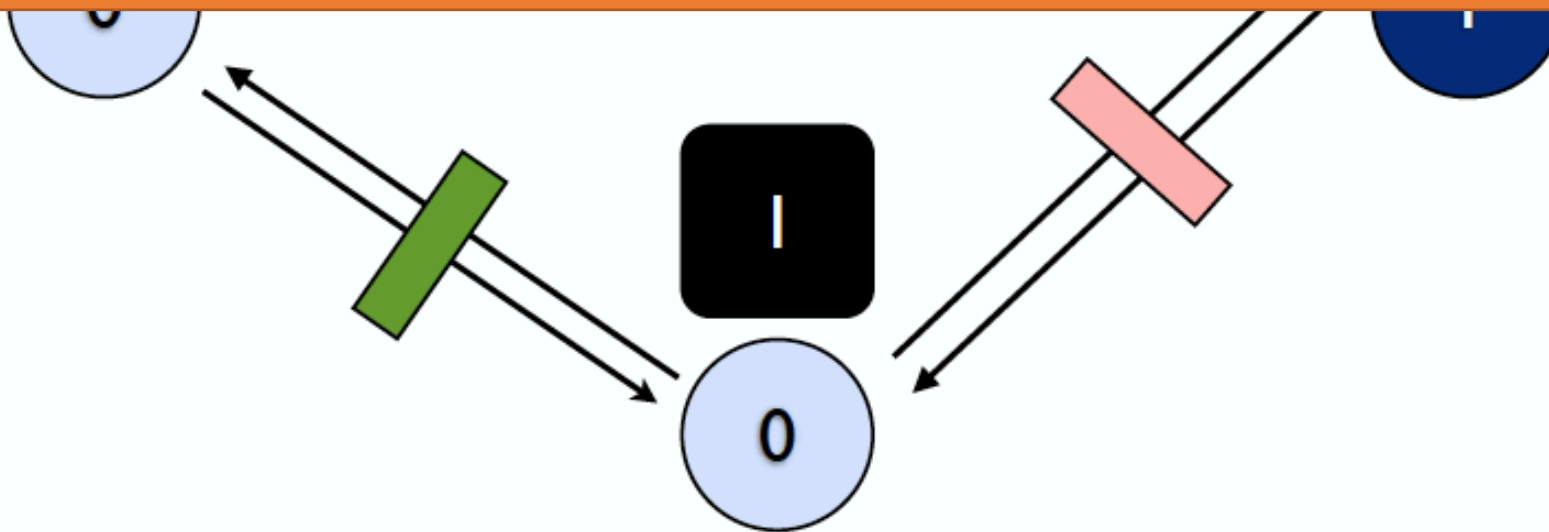
Taxas dos caracteres NÃO dependem do estado dos outros
caracteres



Dependent
Model



Taxas dos caracteres **DEPENDEM** do estado dos outros
caracteres



$$\mathbf{I} + \mathbf{Q}_D =$$

X, Y	$0, 0$	$0, 1$	$1, 0$	$1, 1$
$0, 0$	$1 -$ $(q_{12} + q_{13})$	q_{12}	q_{13}	0
$0, 1$	q_{21}	$1 -$ $(q_{21} + q_{24})$	0	q_{24}
$1, 0$	q_{31}	0	$1 -$ $(q_{31} + q_{34})$	q_{34}
$1, 1$	0	q_{42}	q_{43}	$1 -$ $(q_{42} + q_{43})$

Método taxa de correlação Pagel

- Ajuste dos dois modelos aos dados
- Verificar qual tem mais suporte
 - Valor "cru" do likelihood ou AICc
- Se o modelo mais simples (independente) for favorecido, não podemos dizer que as taxas de evolução dos dois caracteres estão correlacionadas

Modelo Threshold

A Comparative Method for Both Discrete and Continuous Characters Using the Threshold Model

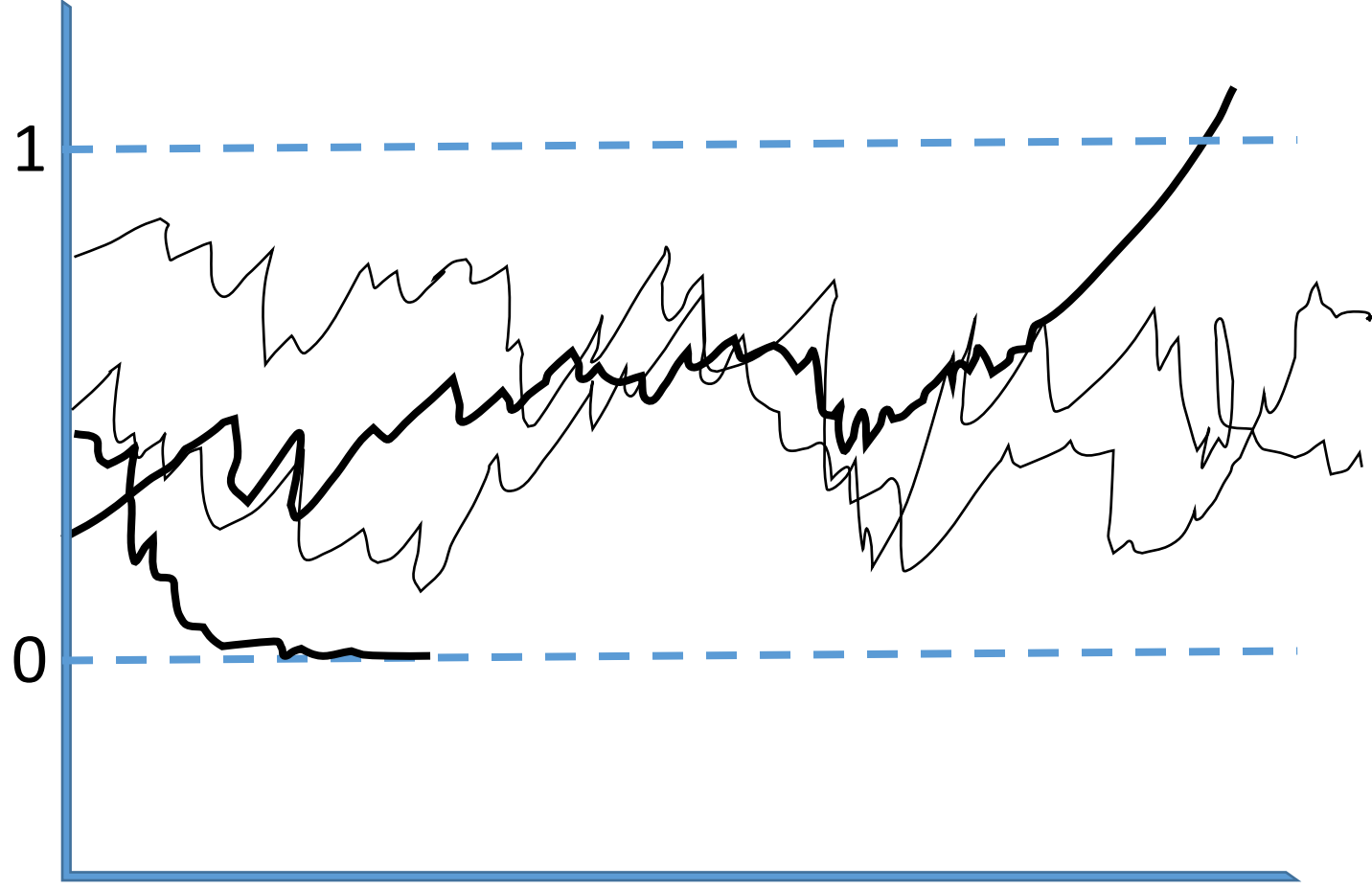
Joseph Felsenstein*

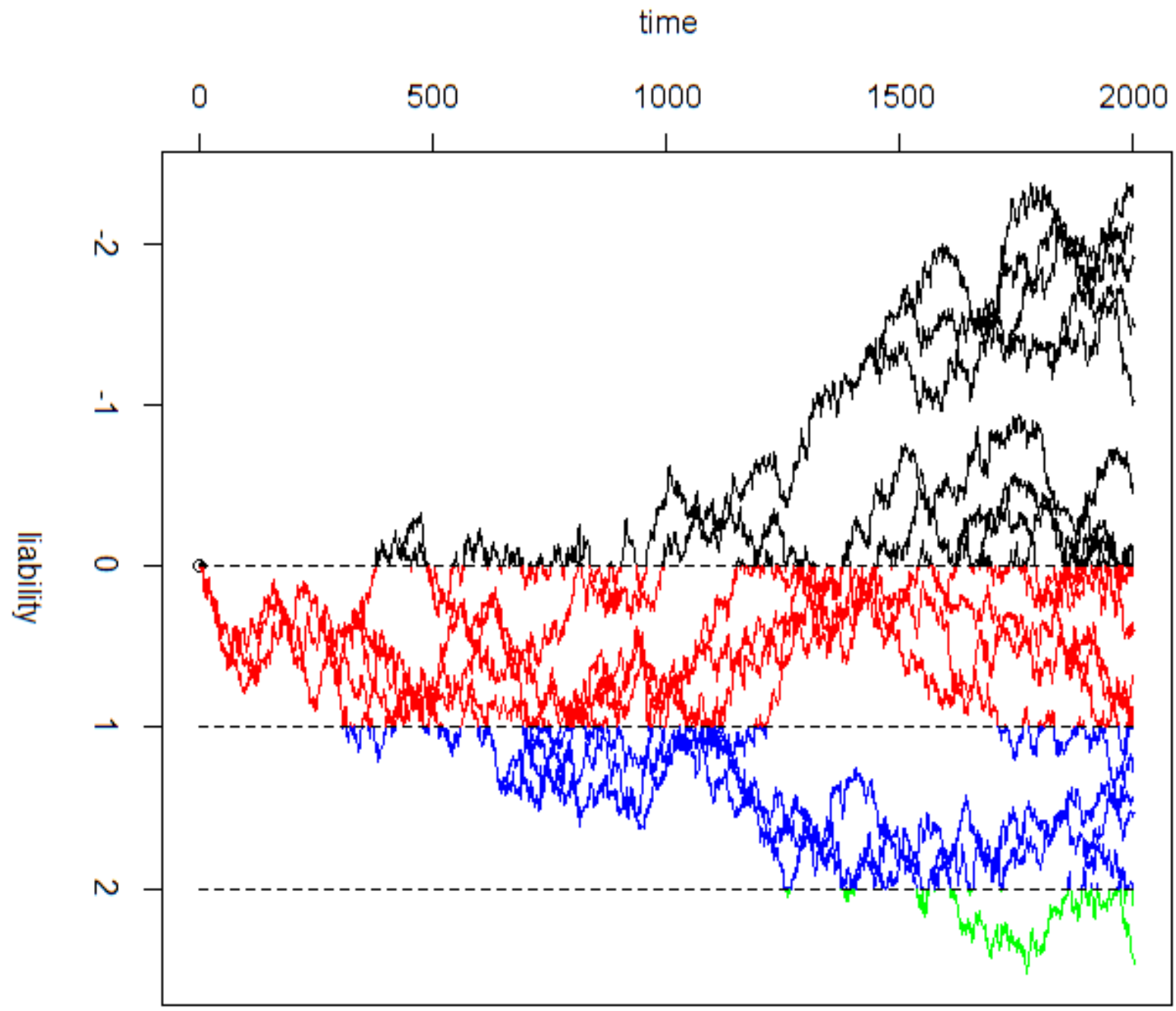
- Adaptou o modelo threshold (limiar) da genética quantitativa para análises comparativas
- Estimar a matriz VCV entre atributos discretos e contínuos
- Diferença entre modelo Mk
 - Taxas de transição entre caracteres são instantâneas e constantes
 - Quando um caracter muda de 0->1, ele assume a mesma probabilidade de mudar de 1->2. Ou seja, fixação do caracter é muito rápido
 - Não é um bom modelo pra caracteres morfológicos e ecológicos complexos

Modelo threshold

- Wright (1934, Genetics) modelo para entender polidactilia em porquinhos da Índia
- Fenótipos discretos (número de dedos) são determinados por um carácter contínuo subjacente e não observado chamado "liability"
- Se esse carácter contínuo cruzar um determinado limiar (threshold) o seu estado muda
- Proxy para caracteres modulados por vários genes

Estado do caracter - liability





Threshold model

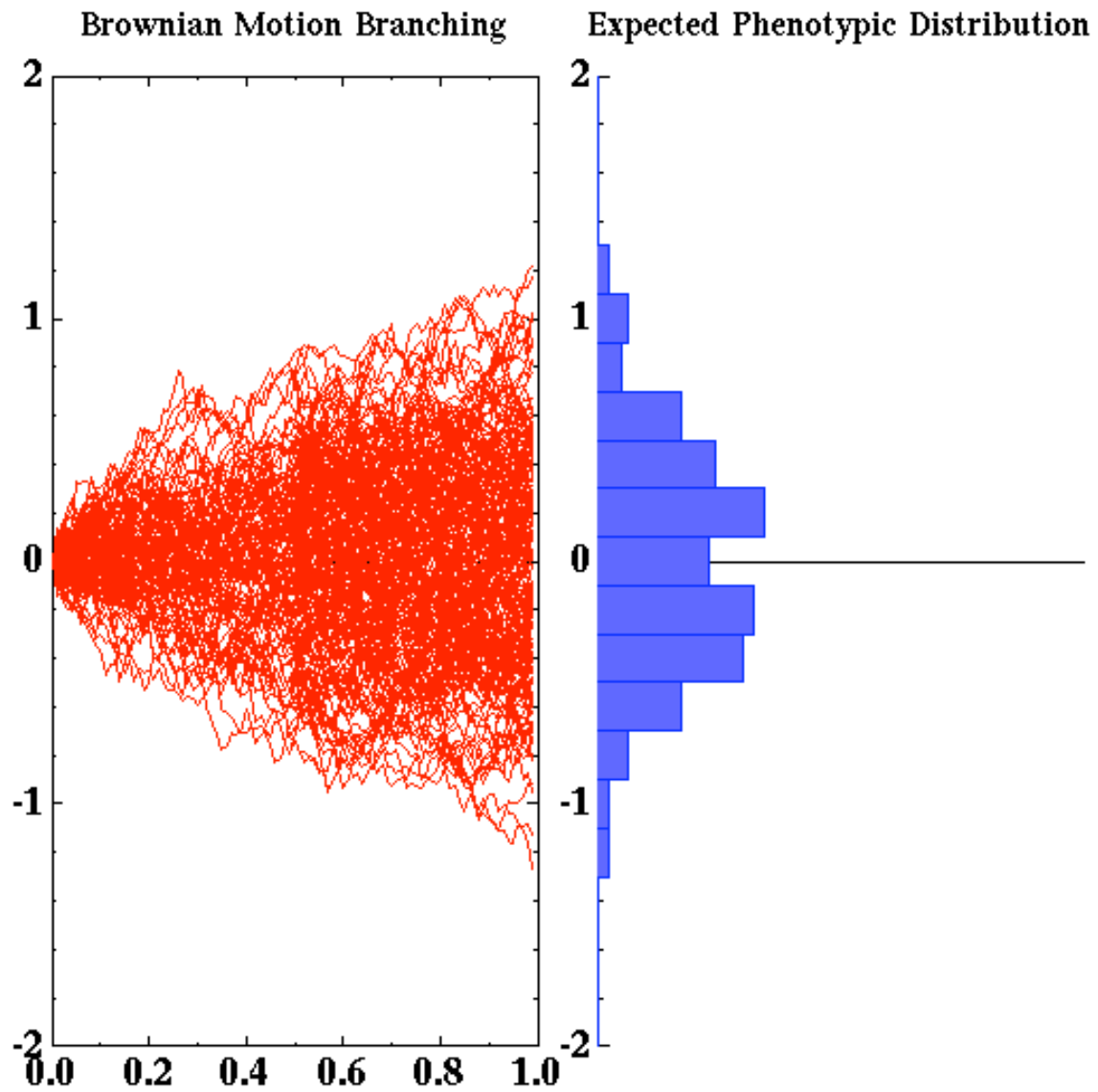
- Pode ser usado pra estimar correlação entre caracteres contínuos e categóricos ou entre 2 caracteres categóricos
- Correlação entre *liabilities*
- Implementação num framework Bayesiano no phytools ou por ML no software 'stand-alone' threshml escrito pelo J. Felsenstein



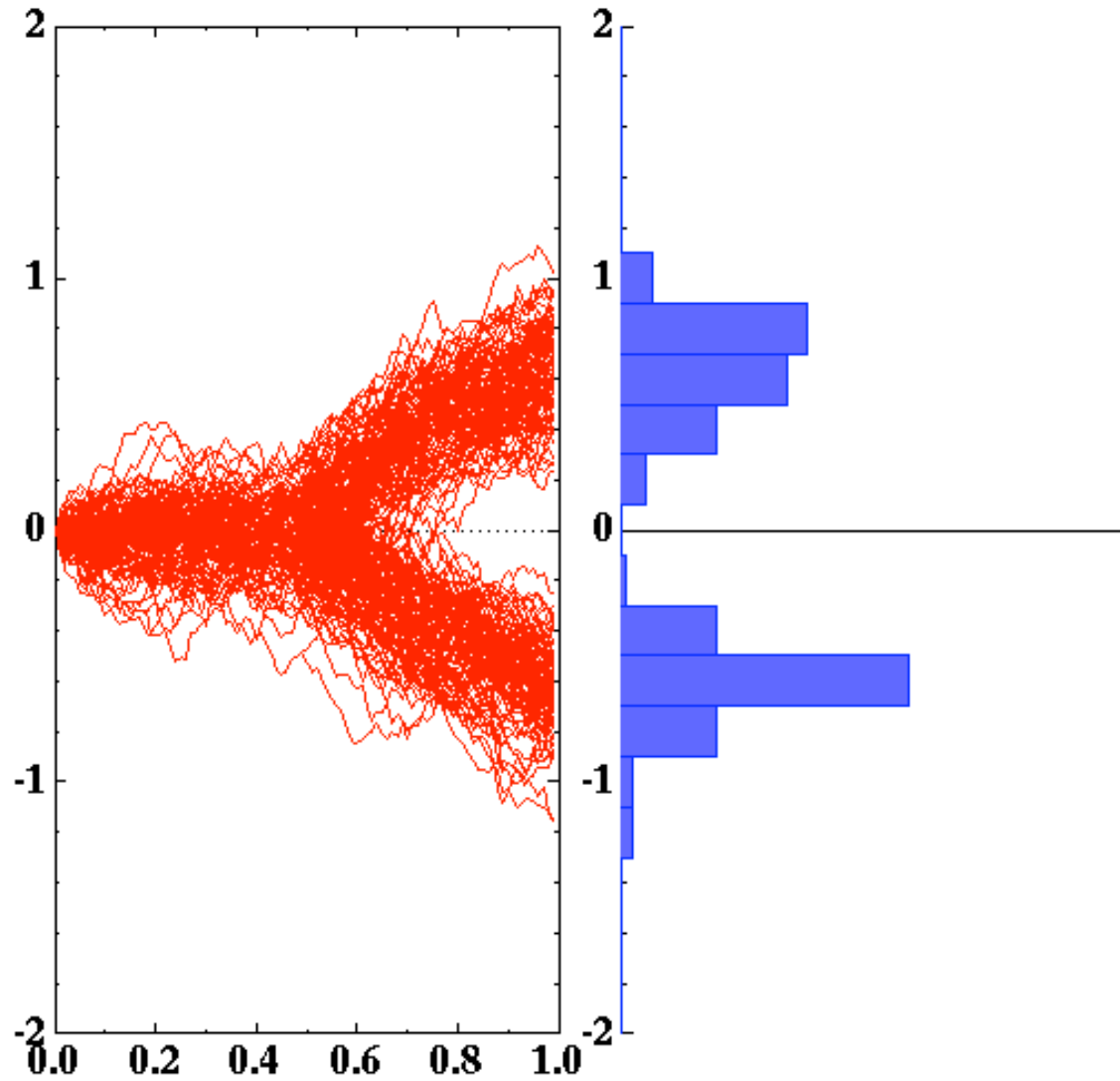
YES!

**AGORA BORA BOTAR A MÃO NA
MASSA!**

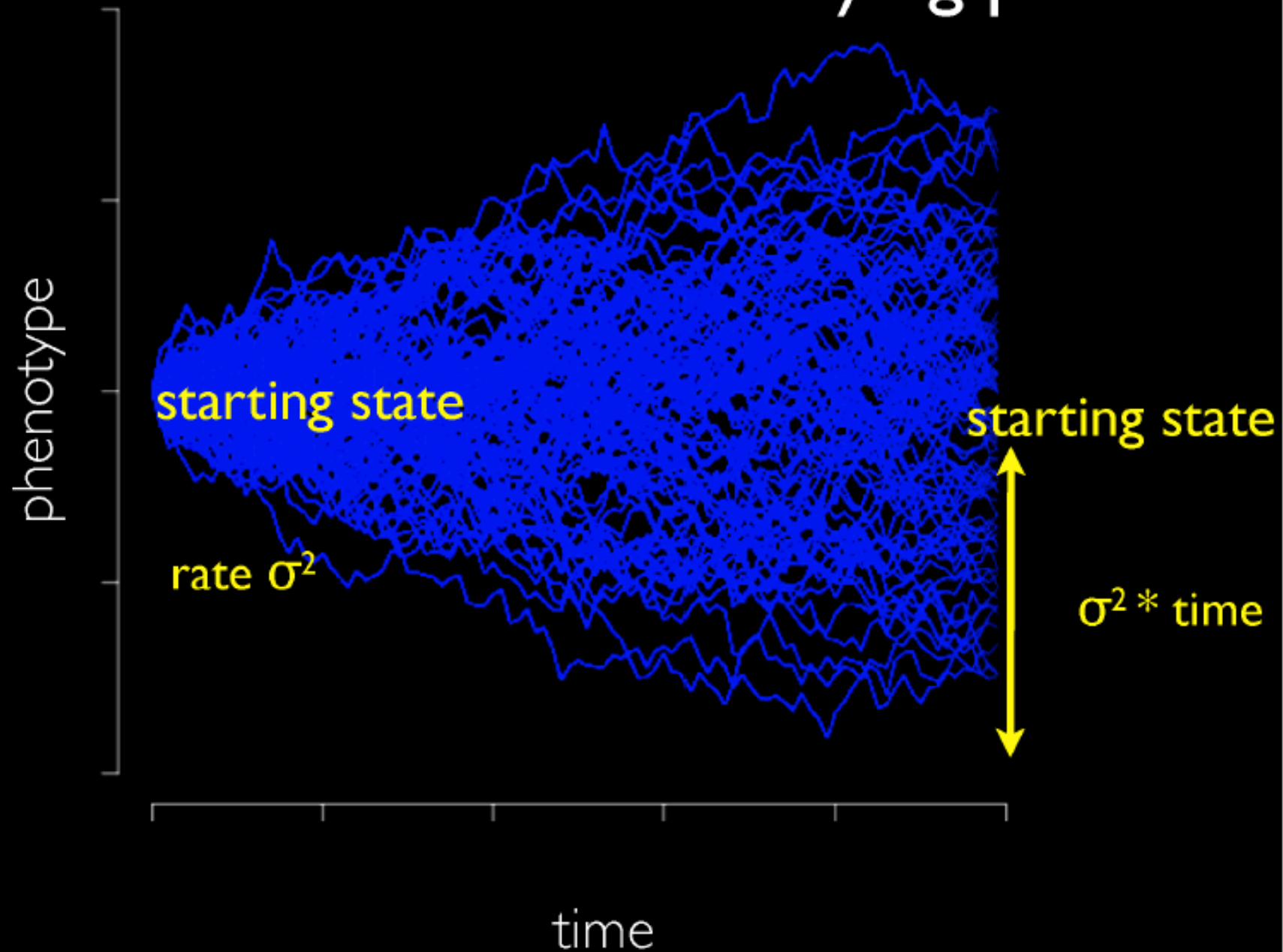
Destrinchando o modelo OU



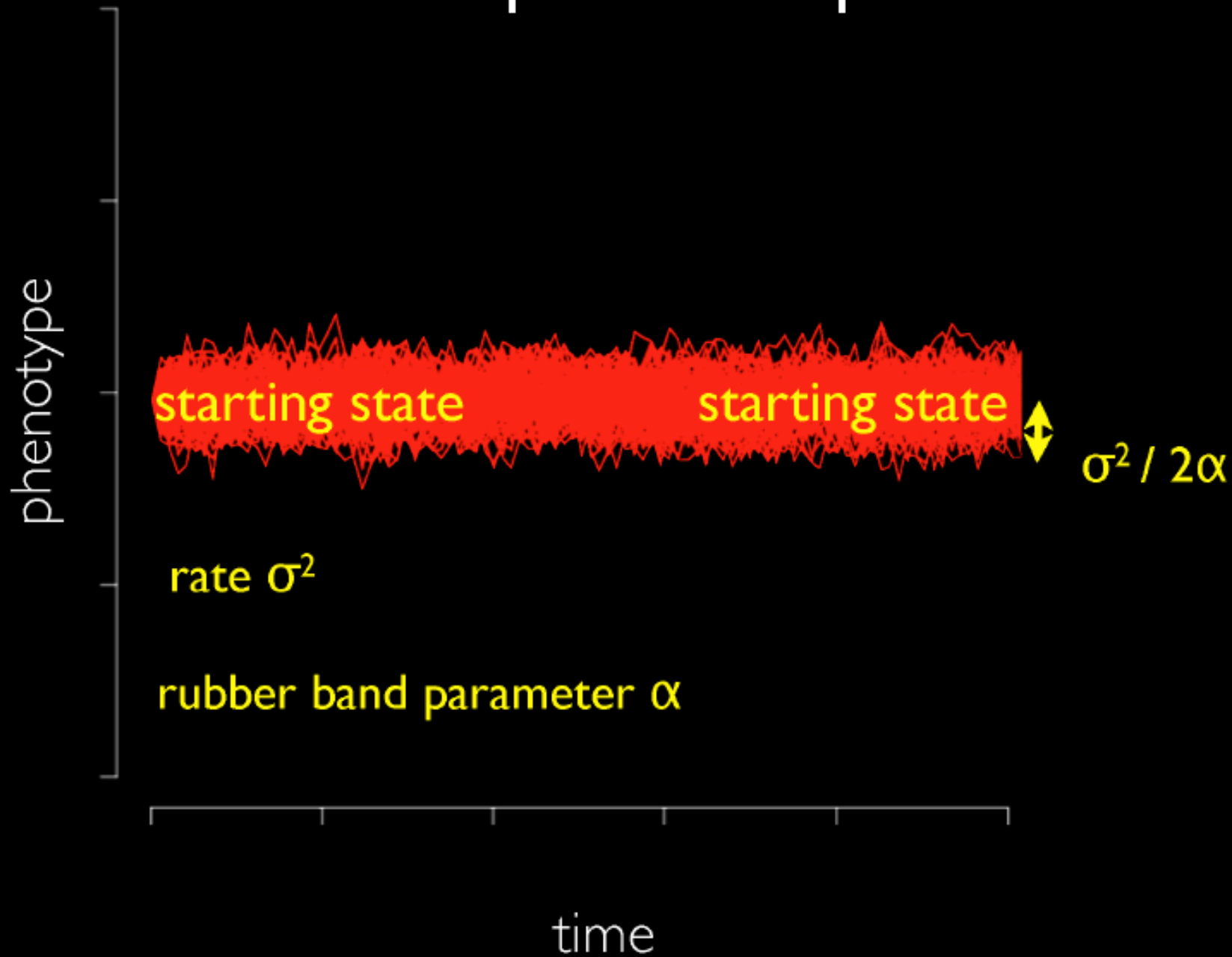
Dois regimes (ótimos)



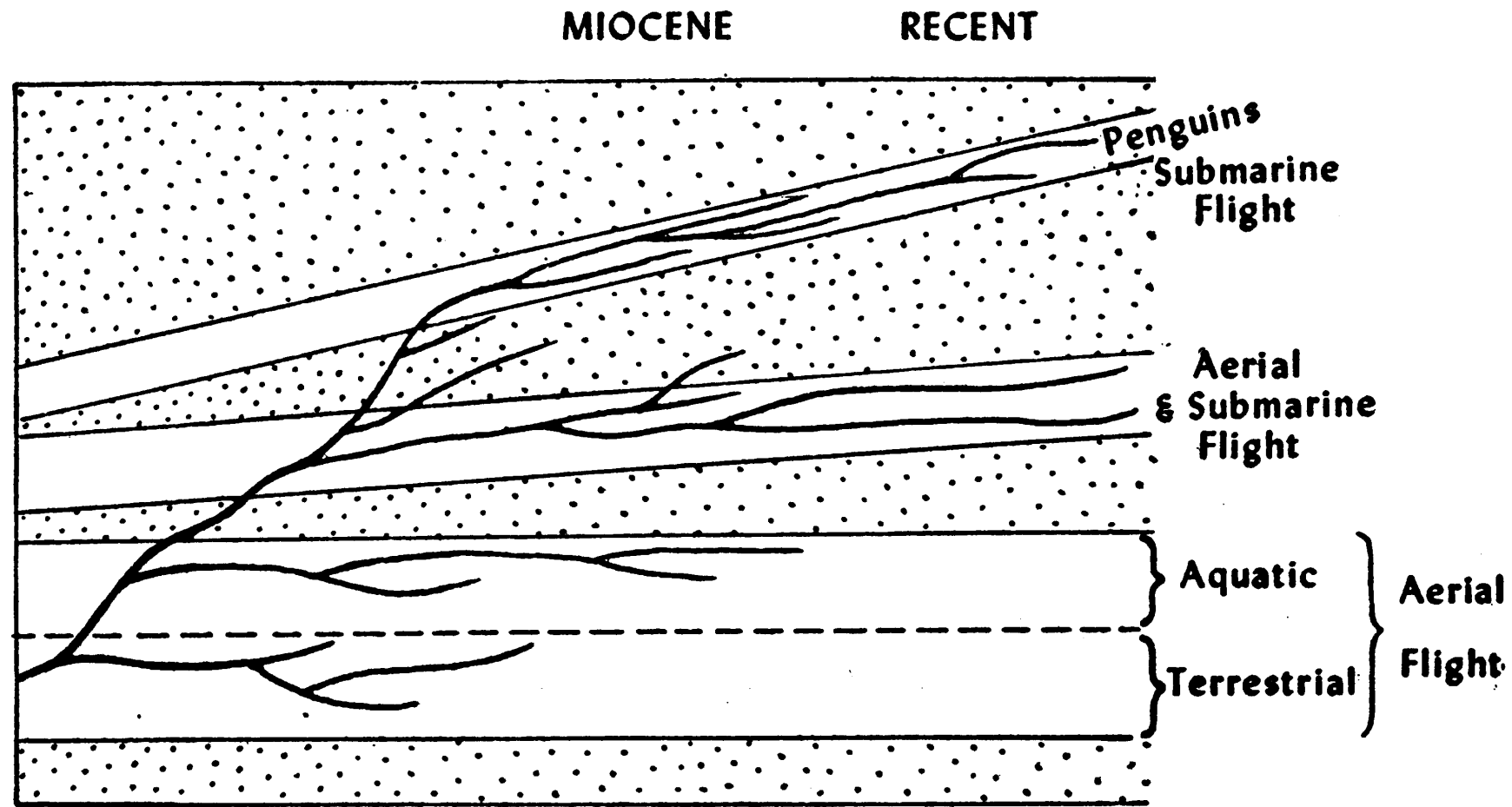
Brownian motion is a diversifying process



OU is an equilibrium process



Simpsonian landscape



George Gaylord Simpson
(1946)

FIG. 31. Grid diagram of the theory of penguin evolution proposed in this paper.

Radiação adaptativa

- Critérios do Simpson para detectar radiações
 - Dispersão para novas áreas geográficas
 - Surgimento de um atributo chave (key trait)
 - Extinção em massa de competidores
- Ocupação de novos "nichos" ou zonas adaptativas
 - Adaptação novos ambientes – restrições evolutivas
- Atributos evoluem com taxas diferentes em diferentes linhagens
 - Comparar modelos com taxas (σ^2) e ótimos (θ) diferentes

TESTING FOR DIFFERENT RATES OF CONTINUOUS TRAIT EVOLUTION
USING LIKELIHOOD

BRIAN C. O'MEARA,¹ CÉCILE ANÉ,² MICHAEL J. SANDERSON,^{3,4} AND PETER C. WAINWRIGHT^{3,5}

**Comparative analyses of the influence
of developmental mode on phenotypic
diversification rates in shorebirds**

Gavin H. Thomas^{1,*}, Robert P. Freckleton² and Tamás Székely¹

Programa BROWNIE

- Modelo BM com diferentes taxas
- Identificar a priori os clados

A NOVEL COMPARATIVE METHOD FOR IDENTIFYING SHIFTS IN THE RATE OF CHARACTER EVOLUTION ON TREES

Jonathan M. Eastman,^{1,2} Michael E. Alfaro,^{3,4} Paul Joyce,^{5,6} Andrew L. Hipp,^{7,8,9} and Luke J. Harmon^{10,11}

3578

© 2011 The Author(s). *Evolution* © 2011 The Society for the Study of Evolution.
Evolution 65-12: 3578–3589

BROWNIE com detecção automática das mudanças de taxas (rate shifts) baseado no framework Bayesiano (rjMCMC)

Vantagens do modelo OU

- Tratável matematicamente
- Parâmetros podem ter interpretação biológica
- Alpha pode ser usado pra limitar/restringir o Movimento Browniano
- Theta pode representar diferentes regimes/ótimos/zonas adaptativos

NATURAL SELECTION AND RANDOM GENETIC DRIFT
IN PHENOTYPIC EVOLUTION

RUSSELL LANDE

Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, Massachusetts 02138

EVOLUTION 30:314–334. June 1976

Ann. Rev. Ecol. Syst. 1988. 19:445–71

Copyright © 1988 by Annual Reviews Inc. All rights reserved

PHYLOGENIES AND QUANTITATIVE CHARACTERS

Joseph Felsenstein

EVOLUTION

INTERNATIONAL JOURNAL OF ORGANIC EVOLUTION

PUBLISHED BY
THE SOCIETY FOR THE STUDY OF EVOLUTION

Vol. 51

October 1997

No. 5

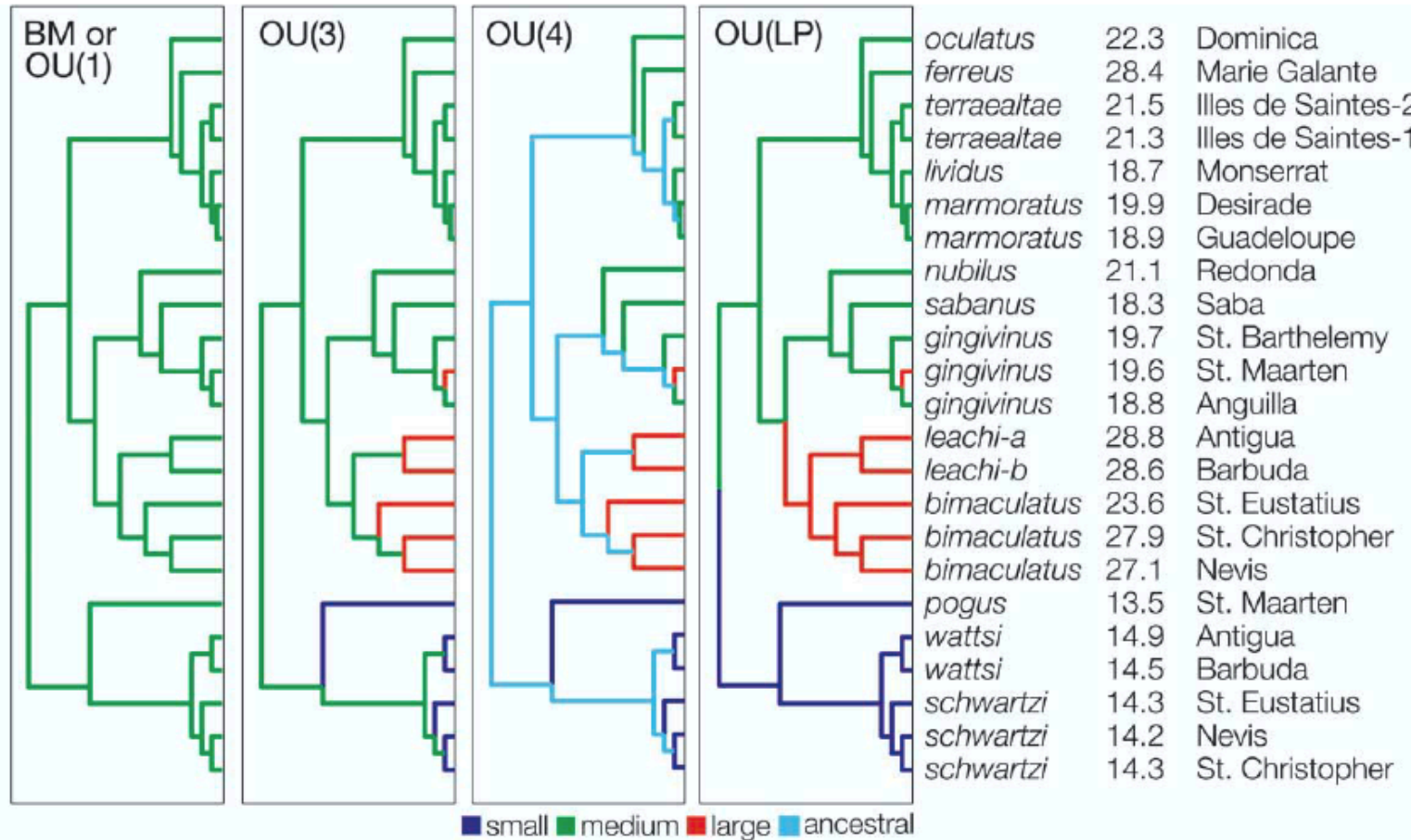
Evolution, 51(5), 1997, pp. 1341–1351

STABILIZING SELECTION AND THE COMPARATIVE ANALYSIS OF ADAPTATION

THOMAS F. HANSEN

Phylogenetic Comparative Analysis: A Modeling Approach for Adaptive Evolution

Marguerite A. Butler* and Aaron A. King†



- Pacote ouch
- 1a implementação do modelo OU (Hansen model)
- Detecção de Múltiplos regimes (precisa de atribuição a priori dos clados)

MODELING STABILIZING SELECTION: EXPANDING THE ORNSTEIN–UHLENBECK MODEL OF ADAPTIVE EVOLUTION

Jeremy M. Beaulieu,^{1,2} Dwueng-Chwuan Jhwueng,^{3,4} Carl Boettiger,⁵ and Brian C. O’Meara⁶

Pacote OUwie

Estimativa de θ , σ^2 e α pra cada regime

Ajustando modelos OU com múltiplos picos

- Idéia de paisagem adaptativa

Metáfora da paisagem adaptativa de S. Wright

X. SEWALL WRIGHT (1889-)

THE ROLES OF MUTATION, INBREEDING, CROSSBREEDING
AND SELECTION IN EVOLUTION

¹Reprinted from Proceedings of The Sixth International
Congress of Genetics, Vol. I, 1932, pp. 356-66.

1

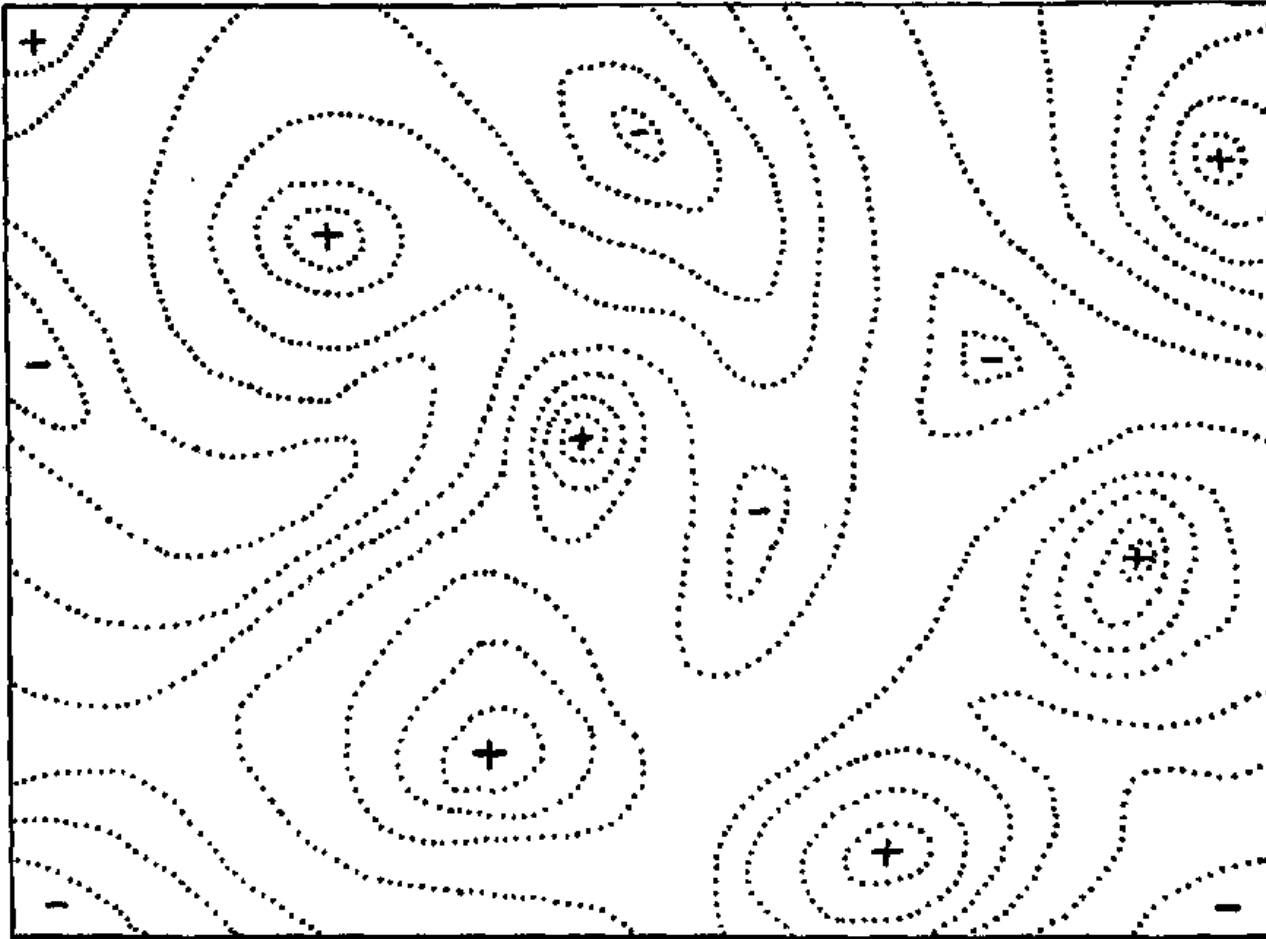
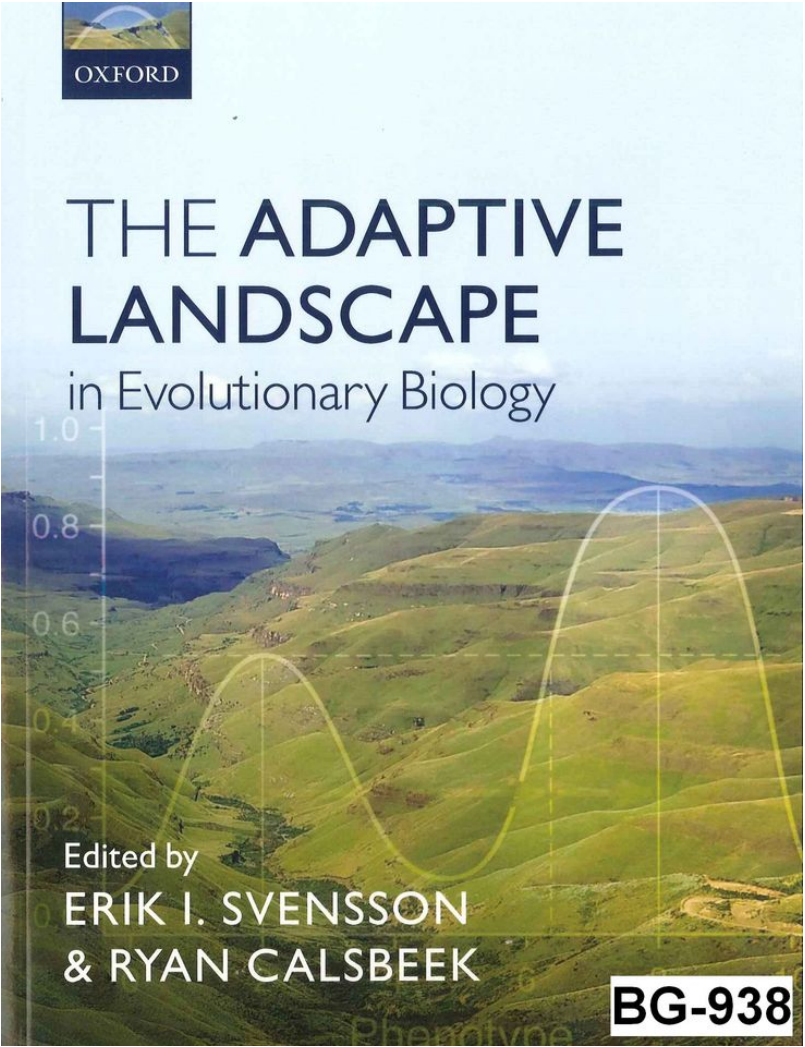
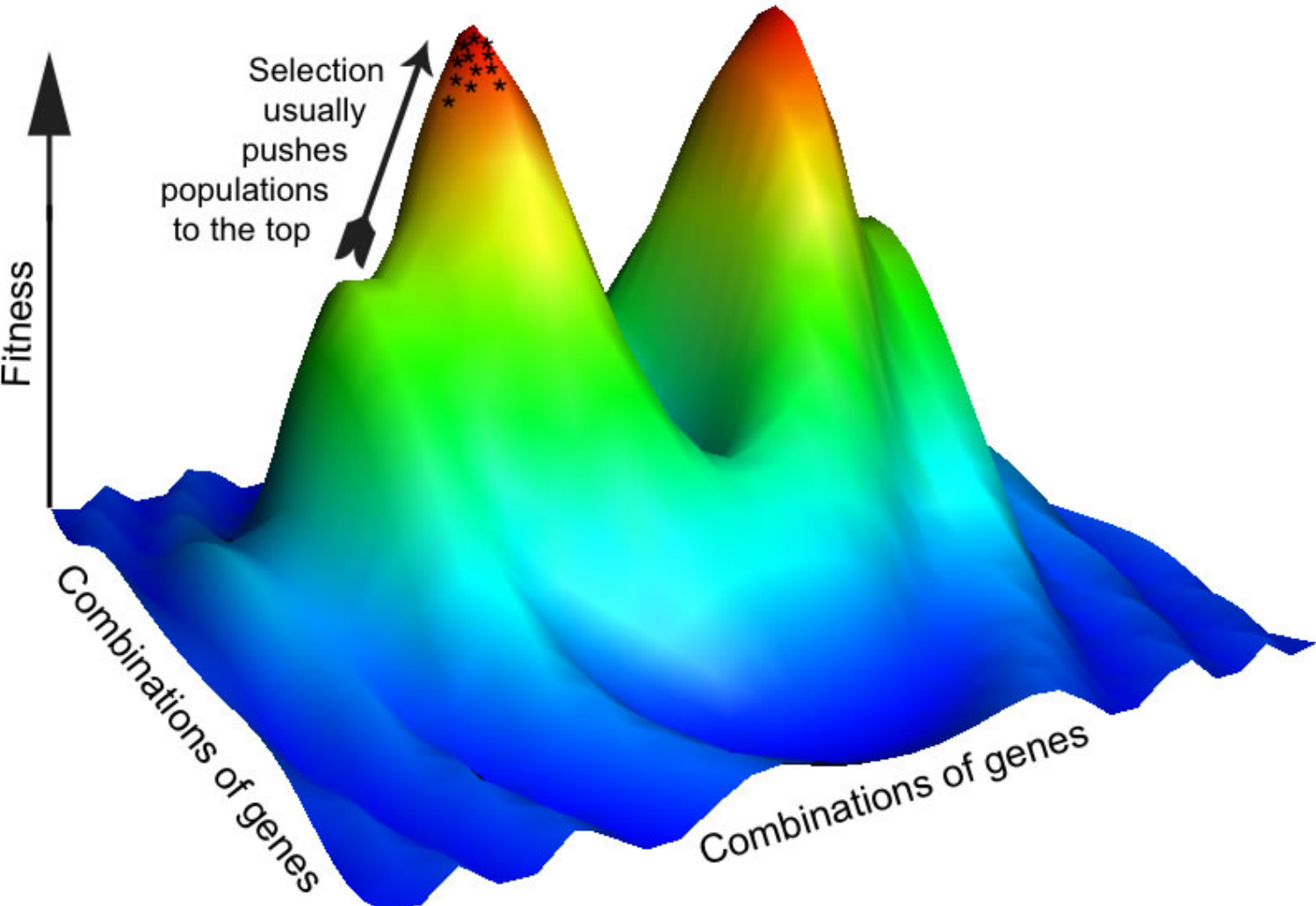


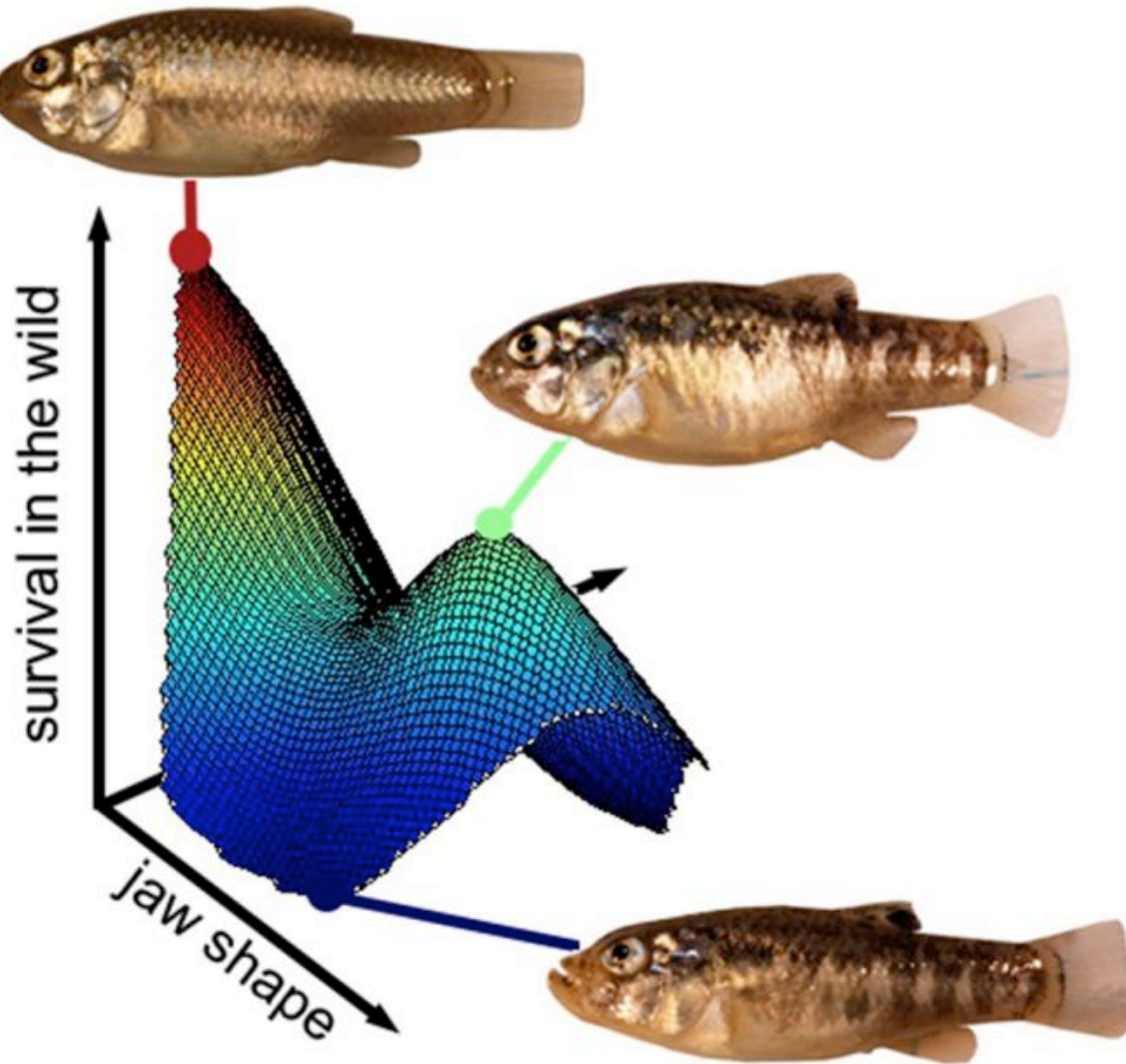
FIGURE 2.—Diagrammatic representation of the field of gene combinations in two dimensions instead of many thousands. Dotted lines represent contours with respect to adaptiveness.

Metáfora da paisagem adaptativa de S. Wright



Sewall Wright (1932)

Conexões entre paisagem adaptativa (Wrightian landscape) e radiação adaptativa (Simpsonian landscape)



- Formato da mandíbula
- Especialização dieta
 - Especialistas em caramujos
- diversificam + rápido

REPORTS

Multiple Fitness Peaks on the Adaptive Landscape Drive Adaptive Radiation in the Wild

Christopher H. Martin* and Peter C. Wainwright



0:00 / 14:07

Martin: Exploring complex fitness landscapes supporting novel adaptive zones in Caribbean pupfishes



Evolution2016 Videos

Inscrito



417

111 visualizações

Próximo

Reprodução automática



Ostevik: Multiple reproductive barriers separate recently diverged sunflower ecotypes

Evolution2016 Videos
79 visualizações

10:48

Ajustando modelos OU com múltiplos picos

- Idéia de paisagem adaptativa
- Ajuste de modelos com vários picos (OU1, OU2 ... OUn)
- Detecção automática => SURFACE
 - conjuntos de espécies que compartilhem um regime/ótimo adaptativo
 - Mudança de regime
 - Parâmetros do modelo: valor ótimo do(s) atributo(s)
 - Ajuste de modelos, adicionando regimes
 - Duas fases: forward e backward (detecção de convergência)
 - Seleção de modelos
 - Teste de "significância" para convergência

SURFACE: detecting convergent evolution from comparative data by fitting Ornstein-Uhlenbeck models with stepwise Akaike Information Criterion

Travis Ingram^{1*} and D. Luke Mahler²

Syst. Biol. 63(6):902–918, 2014

© The Author(s) 2014. Published by Oxford University Press, on behalf of the Society of Systematic Biologists. All rights reserved.

For Permissions, please email: journals.permissions@oup.com

DOI:10.1093/sysbio/syu057

Advance Access publication July 30, 2014

A Novel Bayesian Method for Inferring and Interpreting the Dynamics of Adaptive Landscapes from Phylogenetic Comparative Data

JOSEF C. UYEDA* AND LUKE J. HARMON

Methods in Ecology and Evolution



British Ecological Society

Methods in Ecology and Evolution 2016

doi: 10.1111/2041-210X.12534

Fast and accurate detection of evolutionary shifts in Ornstein–Uhlenbeck models

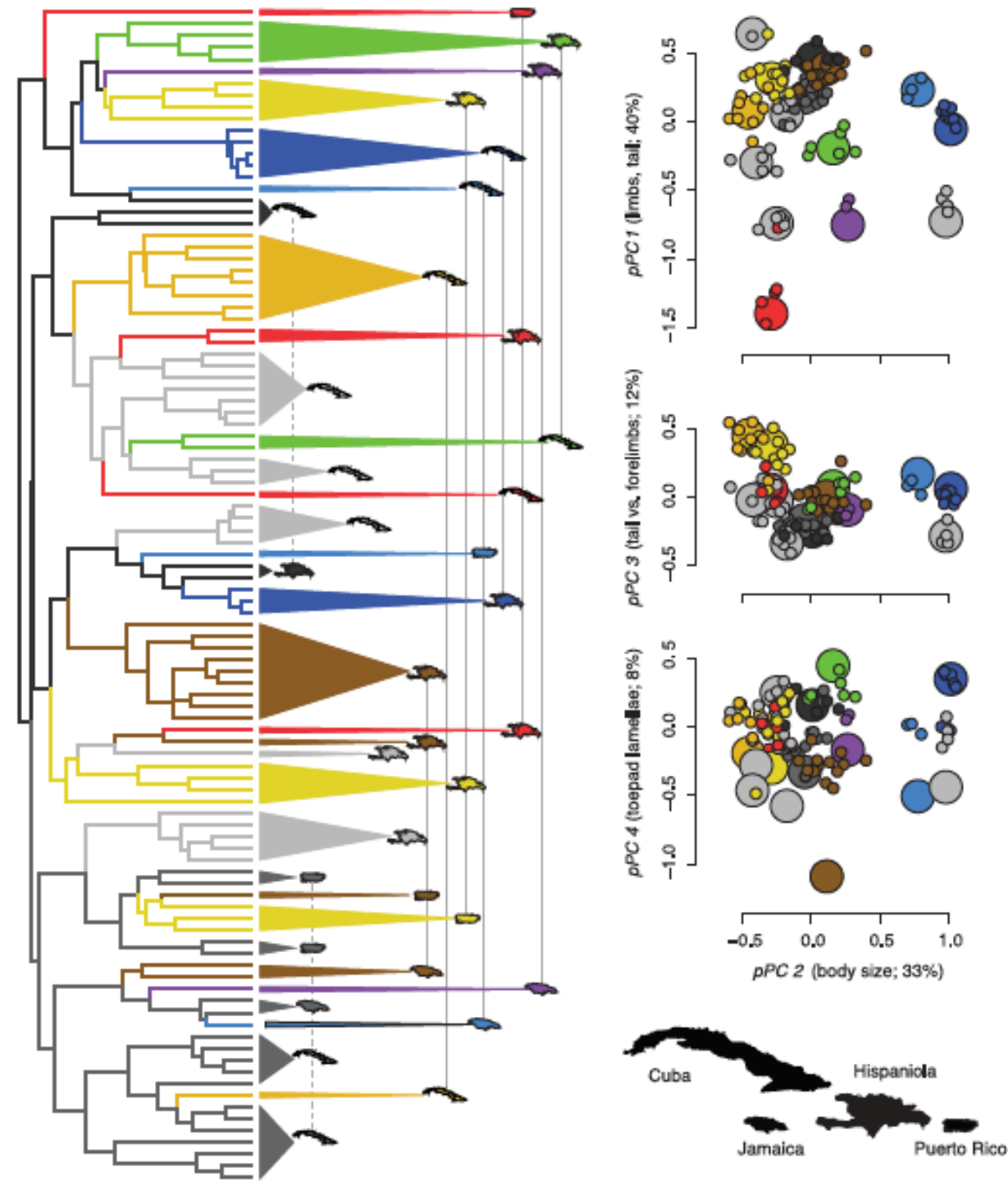
Mohammad Khabbazian¹, Ricardo Kriebel², Karl Rohe³ and Cécile Ané^{2,3*}

Exceptional Convergence on the Macroevolutionary Landscape in Island Lizard Radiations

D. Luke Mahler,^{1*} Travis Ingram,² Liam J. Revell,³ Jonathan B. Losos²

19 JULY 2013 VOL 341 SCIENCE www.sciencemag.org

- Convergência em *Anolis* no caribe
- Padrões repetidos de convergência em ecomorfos nas ilhas
- Espécies distantes ocupando os mesmos habitats
- Desenvolvendo mesma morfologia
- Restrições do hábitat
- Preenchimento espaço de nicho
- Evolução pode ser predita?



SURFACE

- Abordagem baseada em seleção de modelos step-wise
 - Semelhante ao MEDUSA (Alfaro et al. 2009) para detectar mudanças em diversificação
- **Problemas**
 - Tende a superestimar o número de mudanças

Intrinsic inference difficulties for trait evolution with Ornstein-Uhlenbeck models

Lam Si Tung Ho¹ and Cécile Ané^{1,2*}

- Dificuldade em se estimar os parâmetros do modelo OU, especialmente mudanças nos regimes seletivos
- Razão entre número de espécies e número de atributos
- Problemas com o estimados por ML
- Detecção da posição mudanças de regimes depende pouco do tamanho da árvore
- Seleção de modelos por AIC e BIC tendem a favorecer modelos mais complexos
- Recomendações: 1) usar BIC corrigido pela filogenia

Intrinsic inference difficulties for trait evolution with Ornstein-Uhlenbeck models

Lam Si Tung Ho¹ and Cécile Ané^{1,2*}

- 2) Implementações Bayesianas sofrem menos do que baseadas em step-wise model selection
- 3) compare a meia vida filogenética ($\ln(2)/\alpha$) com o comprimento total da árvore
 - Se meia vida for muito alta, α pode ser superestimado
- 4) Ausência do shift pode ser devido à falta de poder, mesmo para árvores grandes
- 5) abordagem Bayesiana
 - Testar a influência do prior



A cautionary note on the use of Ornstein Uhlenbeck models in macroevolutionary studies

NATALIE COOPER^{1,2,3*†}, GAVIN H. THOMAS^{4†}, CHRIS VENDITTI⁵, ANDREW MEADE⁵
and ROB P. FRECKLETON⁴

- Erro do tipo I é alto quando tamanho da amostra é pequeno
- Likelihood ratio tests devem ser evitados
 - Prefira abordagens de seleção de modelos bayesiano
- Erro de medida inflam erro do tipo I
- Alpha é difícil de estimar a partir dos dados
 - Verifique se o valor de alpha faz sentido para os seus dados
 - Use uma medida derivada, tal como phylogenetic half-life ($\ln(2)/\alpha$)

Shedding light on the ‘dark side’ of phylogenetic comparative methods

Natalie Cooper^{1,2*}, Gavin H. Thomas³ and Richard G. FitzJohn⁴

- Para dados com pouco erro de medida (ou quando se ignora variação intraespecífica), o modelo OU tende a se ajustar melhor aos dados mesmo com um parâmetro a mais, já que pode acomodar mais variância em direção aos tips da filogenia, e não necessariamente devido a uma causa biológica
- Leitura cuidadosa antes de utilizar os métodos no R
- Sempre ser crítico sobre os resultados
- Importância de se reportar as análises utilizando ferramentas de reprodutibilidade (R Markdown, LaTeX etc)



Limitations of Phylogenetic Comparative Methods



Methods in Ecology and Evolution

✓ Inscrito ⚙️ 853

600 visualizações

+ Adicionar a 🗨️ Compartilhar ⋮ Mais

👍 5 🗨️ 0

Próximo vídeo

Reprodução automática



59:45

Comparative method and phylogenies

NIMBioS
270 visualizações

A Novel Bayesian Method for Inferring and Interpreting the Dynamics of Adaptive Landscapes from Phylogenetic Comparative Data

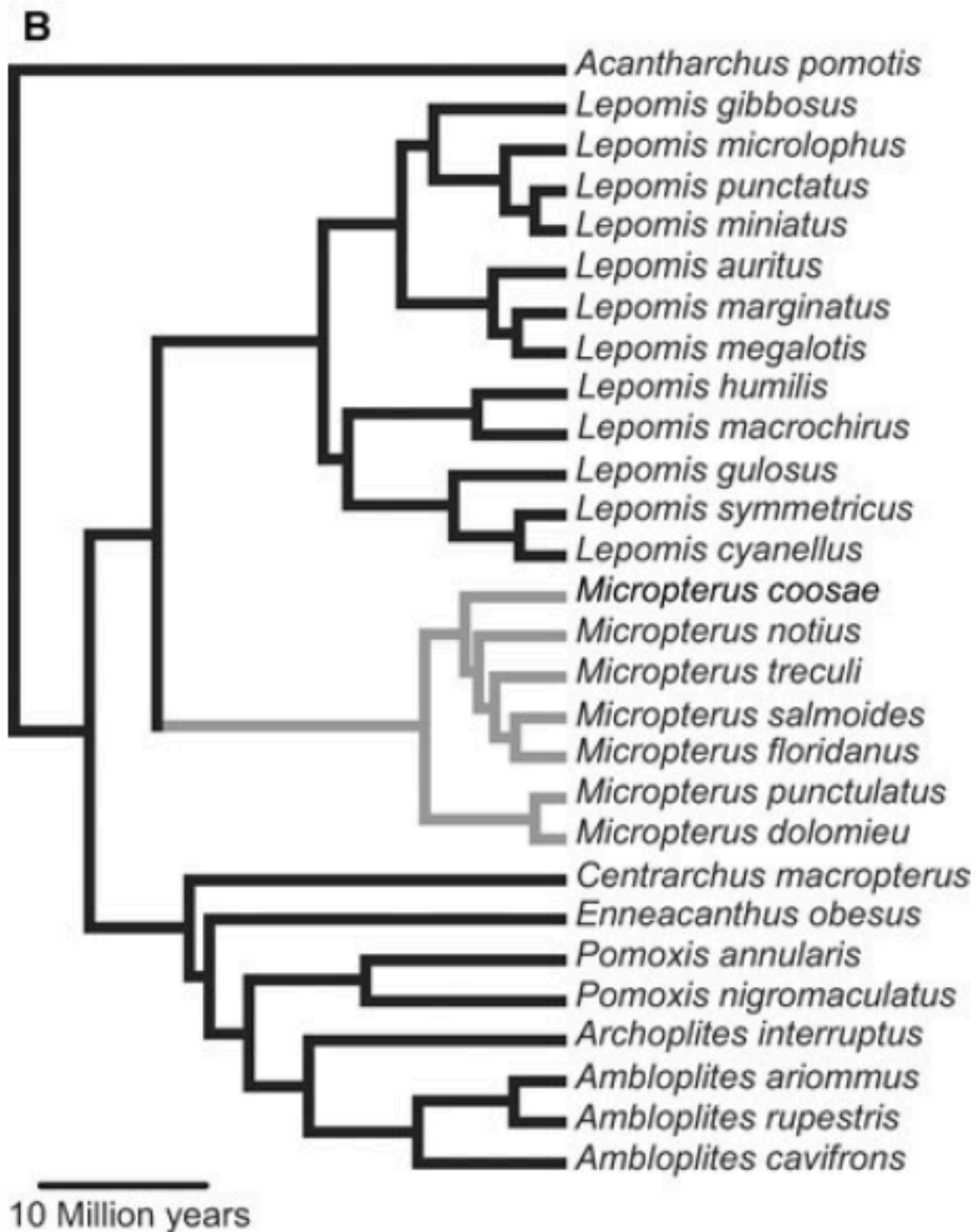
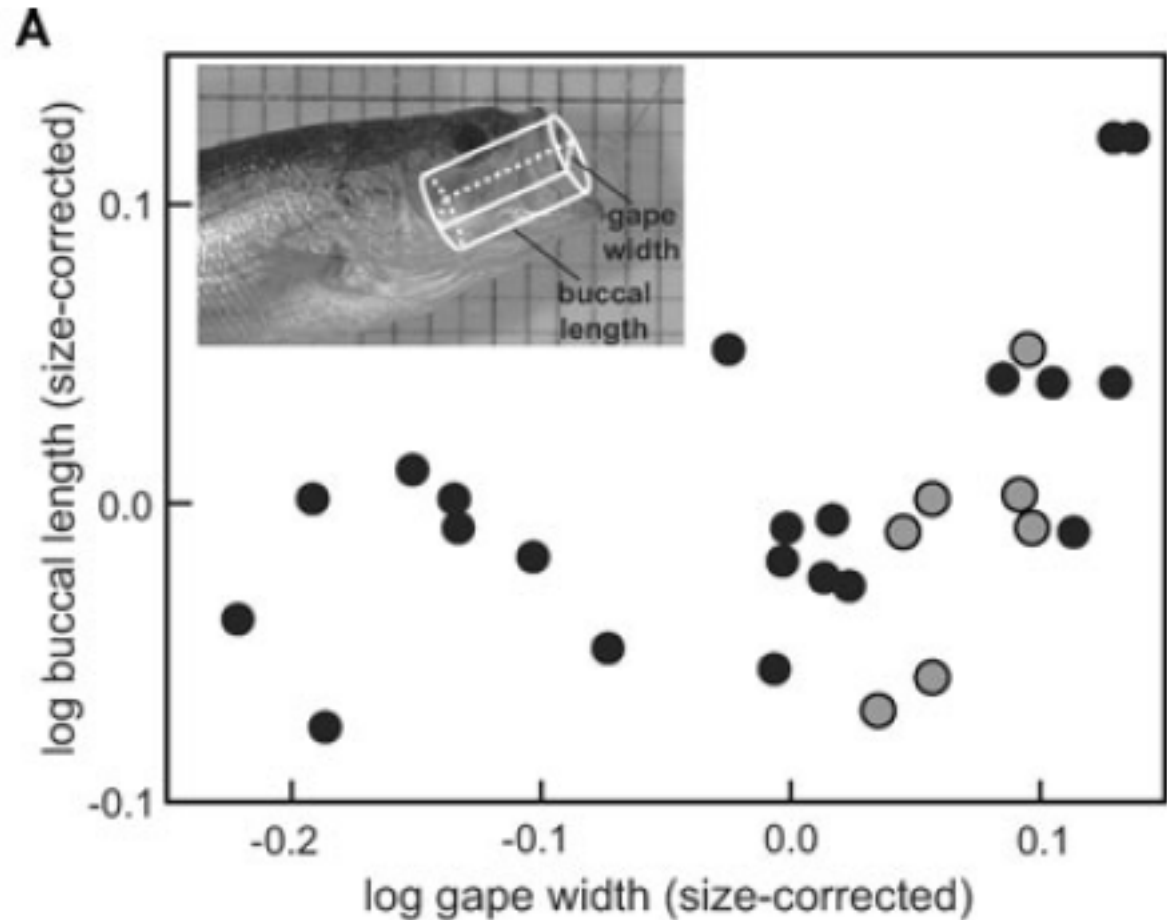
JOSEF C. UYEDA* AND LUKE J. HARMON

- Implementação bayesiana (MCMC)
- Prior para estimativa do número de mudanças de regime
- Pode detectar convergência
- Só implementa um atributo por vez
- Desvantagem: complexidade da abordagem Bayesiana

Ajuste de matrizes VCV

PHYLOGENETIC ANALYSIS OF THE EVOLUTIONARY CORRELATION USING LIKELIHOOD

Liam J. Revell^{1,2,3} and David C. Collar^{1,3,4}



Matrizes VCV
de cada linhagem

Clados precisam ser
definidos à priori

$$\text{MLE}(\mathbf{R}_1) = \begin{bmatrix} 7.17 & 1.37 \\ 1.37 & 2.10 \end{bmatrix} \times 10^{-4}$$

$$\text{MLE}(\mathbf{R}_2) = \begin{bmatrix} 2.33 & 2.84 \\ 2.84 & 5.40 \end{bmatrix} \times 10^{-4}$$

10 Million years

B

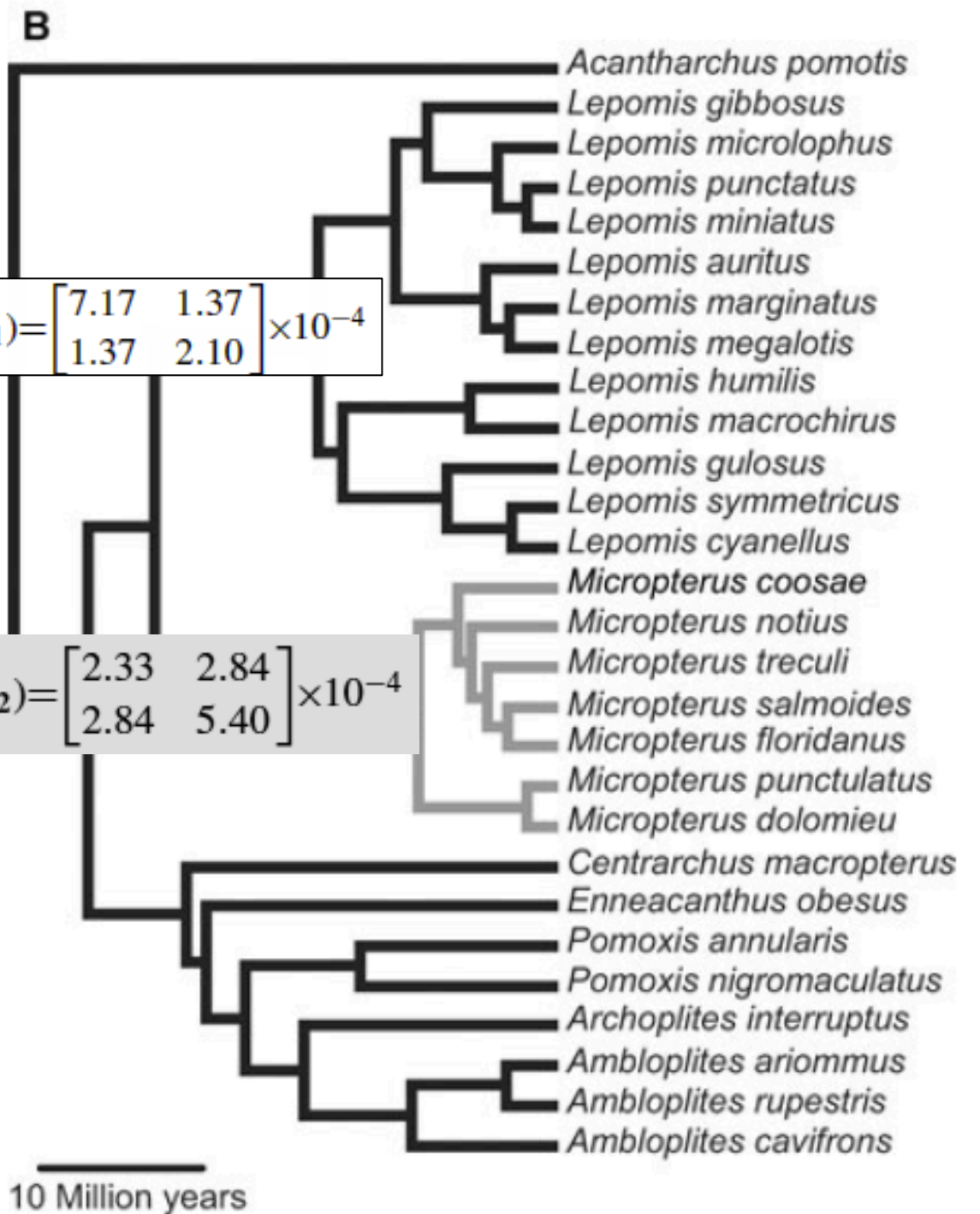
Acantharchus pomotis
Lepomis gibbosus
Lepomis microlophus
Lepomis punctatus
Lepomis miniatus
Lepomis auritus
Lepomis marginatus
Lepomis megalotis
Lepomis humilis
Lepomis macrochirus
Lepomis gulosus
Lepomis symmetricus
Lepomis cyanellus
Micropterus coosae
Micropterus notius
Micropterus treculi
Micropterus salmoides
Micropterus floridanus
Micropterus punctulatus
Micropterus dolomieu
Centrarchus macropterus
Enneacanthus obesus
Pomoxis annularis
Pomoxis nigromaculatus
Archoplites interruptus
Ambloplites ariommus
Ambloplites rupestris
Ambloplites cavifrons

Matrizes VCV
de cada linhagem

$$\text{MLE}(\mathbf{R}_1) = \begin{bmatrix} 7.17 & 1.37 \\ 1.37 & 2.10 \end{bmatrix} \times 10^{-4}$$

$$\text{MLE}(\mathbf{R}_2) = \begin{bmatrix} 2.33 & 2.84 \\ 2.84 & 5.40 \end{bmatrix} \times 10^{-4}$$

- Correlação entre 2 atributos contínuos
- Maneira de incorporar não-estacionaridade na correlação ao longo da filogenia
- Ajustar modelos com diferentes matrizes e testar ajuste (likelihood ratio test)



Model	r	$\log(L)$	AIC	AICc
One matrix model				
$\text{MLE}(\mathbf{R}) = \begin{bmatrix} 5.97 & 1.73 \\ 1.73 & 2.91 \end{bmatrix} \times 10^{-4}$	0.415	72.19	-134.4	-131.7
Two matrix model				
$\text{MLE}(\mathbf{R}_1) = \begin{bmatrix} 7.17 & 1.37 \\ 1.37 & 2.10 \end{bmatrix} \times 10^{-4}$	0.353	76.85	-137.7	-130.1
$\text{MLE}(\mathbf{R}_2) = \begin{bmatrix} 2.33 & 2.84 \\ 2.84 & 5.40 \end{bmatrix} \times 10^{-4}$	0.801			
Hypothesis tests			Model selection	
Likelihood-ratio test			$\text{AIC}_1 - \text{AIC}_2$	$\text{AICc}_1 - \text{AICc}_2$
$-2\log(L_1/L_2) = 9.317$	$P(\chi^2, \text{df}=3) = 0.0254$ $P(\text{simulation}) = 0.0380$		3.317	-1.535

Model	r	$\log(L)$	AIC	AICc
One matrix model				
$\text{MLE}(\mathbf{R}) = \begin{bmatrix} 5.97 & 1.73 \\ 1.73 & 2.91 \end{bmatrix} \times 10^{-4}$	0.415	72.19	-134.4	-131.7
Two matrix model				
$\text{MLE}(\mathbf{R}_1) = \begin{bmatrix} 7.17 & 1.37 \\ 1.37 & 2.10 \end{bmatrix} \times 10^{-4}$	0.353	76.85	-137.7	-130.1
$\text{MLE}(\mathbf{R}_2) = \begin{bmatrix} 2.33 & 2.84 \\ 2.84 & 5.40 \end{bmatrix} \times 10^{-4}$	0.801			
Hypothesis tests			Model selection	
Likelihood-ratio test			$\text{AIC}_1 - \text{AIC}_2$	$\text{AICc}_1 - \text{AICc}_2$
$-2\log(L_1/L_2) = 9.317$	$P(\chi^2, \text{df}=3) = 0.0254$ $P(\text{simulation}) = 0.0380$		3.317	-1.535

<https://github.com/Caetanods/ratematrix>

Received: 2 February 2017

Accepted: 18 April 2017

DOI: 10.1111/2041-210X.12826

APPLICATION

Methods in Ecology and Evolution

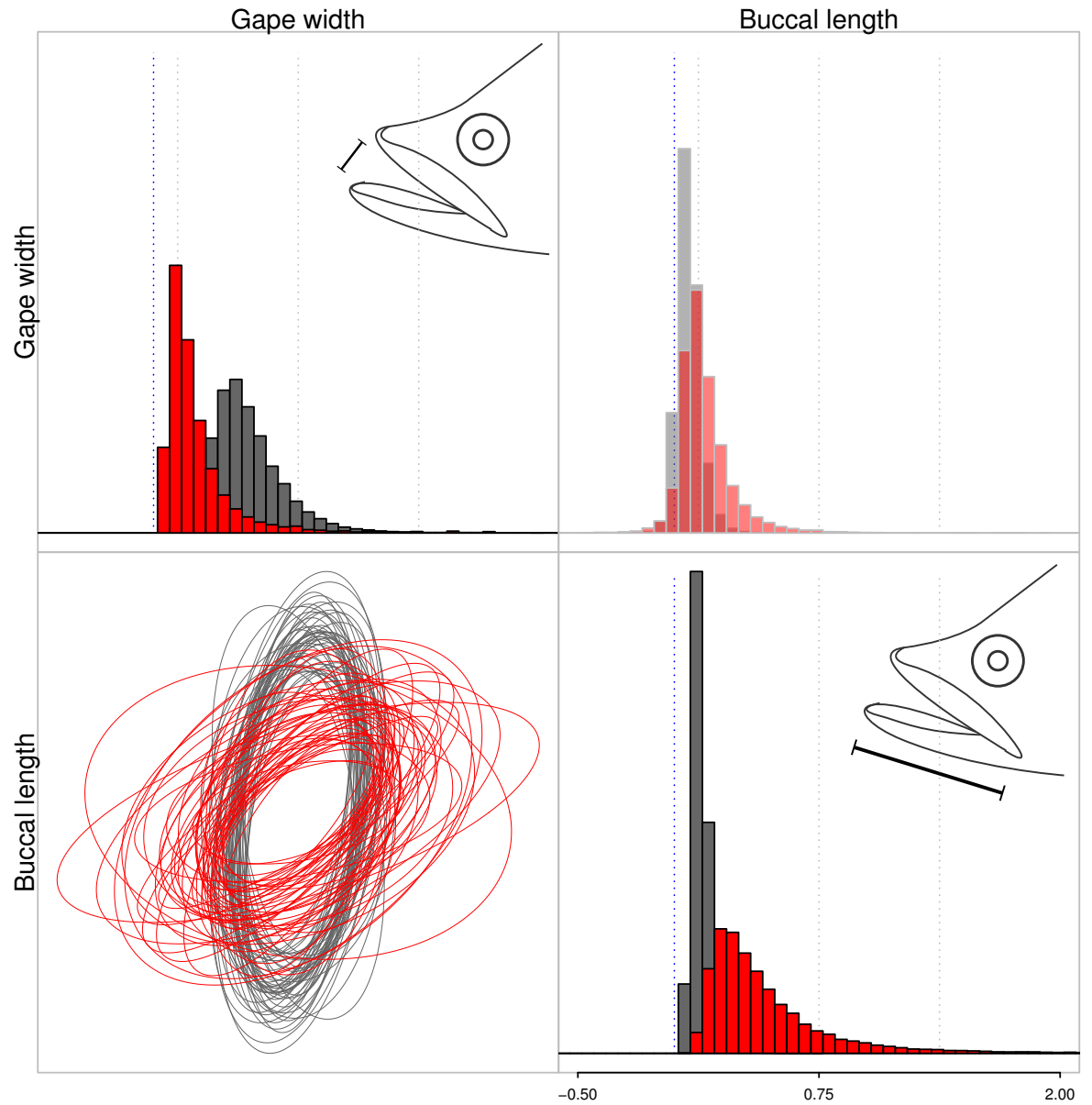
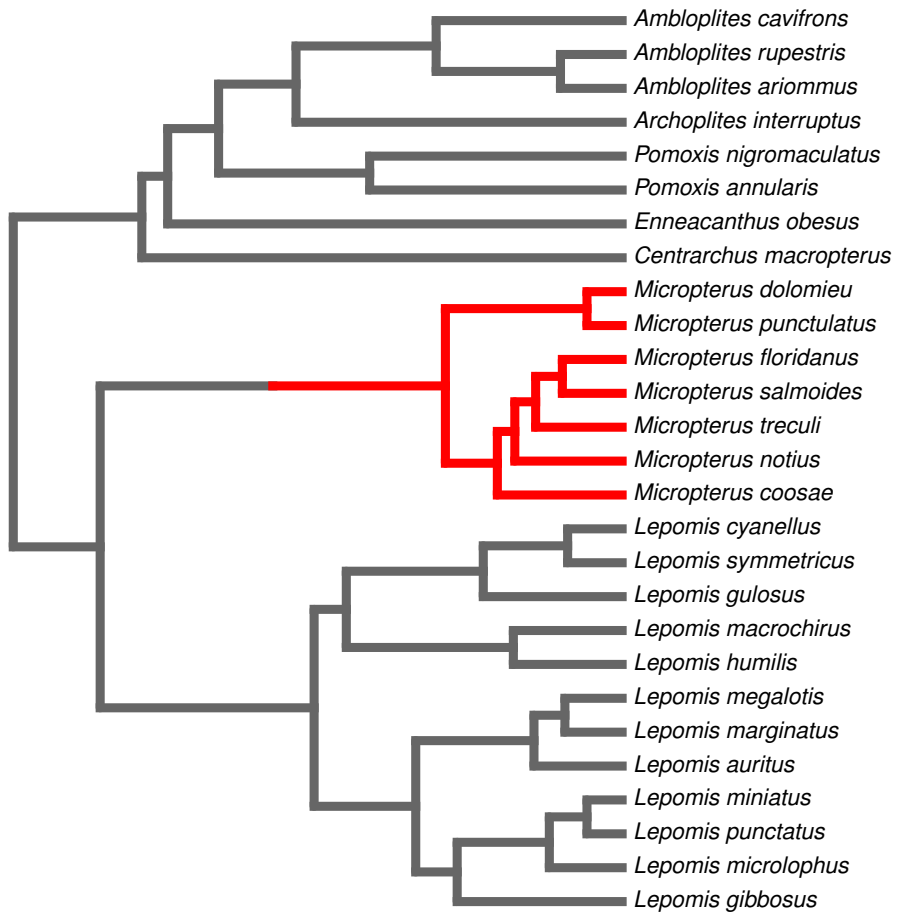
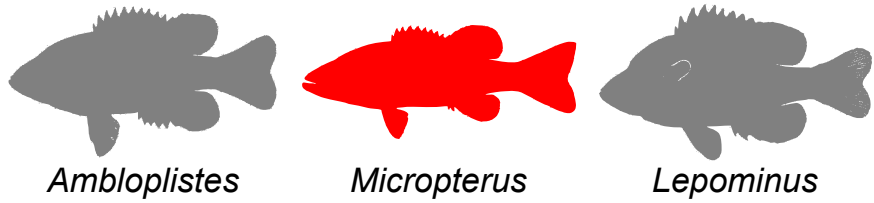


`ratematrix`: An R package for studying evolutionary integration among several traits on phylogenetic trees

Daniel S. Caetano  | Luke J. Harmon



Implementação bayesiana do `evol.vcv` (Revell & Collar 2009 *Evolution*)





YES!

**AGORA BORA BOTAR A MÃO NA
MASSA!**