



WELLINGTON DONIZET FERREIRA

**MÉTODOS BAYESIANOS APLICADOS A INFERÊNCIA
FILOGENÉTICA DE DADOS MORFOLÓGICOS: UM ESTUDO
UTILIZANDO VESPAS SOLITÁRIAS (HYMENOPTERA,
VESPIDAE, EUMENINAE)**

**LAVRAS - MG
2020**

WELLINGTON DONIZET FERREIRA

**MÉTODOS BAYESIANOS APLICADOS A INFERÊNCIA FILOGENÉTICA DE
DADOS MORFOLÓGICOS: UM ESTUDO UTILIZANDO VESPAS SOLITÁRIAS
(HYMENOPTERA, VESPIDAE, EUMENINAE)**

Monografia apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Curso de Ciências Biológicas, para a obtenção do título de Bacharel.

Prof. Dr. Marcel Gustavo Hermes
Orientador

**LAVRAS - MG
2020**

WELLINGTON DONIZET FERREIRA

**MÉTODOS BAYESIANOS APLICADOS A INFERÊNCIA FILOGENÉTICA DE
DADOS MORFOLÓGICOS: UM ESTUDO UTILIZANDO VESPAS SOLITÁRIAS
(HYMENOPTERA, VESPIDAE, EUMENINAE)**

**BAYESIAN METHODS APPLIED TO THE PHILOGENETIC INFERENCE OF
MORPHOLOGICAL DATA: A STUDY USING SOLITARY WASPS (HYMENOPTERA,
VESPIDAE, EUMENINAE)**

Monografia apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Curso de Ciências Biológicas, para a obtenção do título de Bacharel.

Aprovada, em 21 de agosto de 2020.
Dra. Suzana Maria dos Santos Costa – UFLA
Dr. Rodolpho Santos Telles de Menezes – NMNH

Prof. Dr. Marcel Gustavo Hermes
Orientador

**LAVRAS - MG
2020**

RESUMO

Caracteres morfológicos historicamente são uma importante fonte de dados para a inferência filogenética e para a compreensão da evolução dos fenótipos. Mesmo com a dominância de análises filogenéticas baseadas em dados de sequências moleculares, o uso de dados morfológicos para esse propósito ainda é relevante tanto para espécies fósseis quanto para espécies viventes. Além da parcimônia, análises bayesianas, baseadas em modelos, têm se tornado comuns na inferência de relações de parentesco entre táxons a partir de dados morfológicos. O objetivo do presente estudo foi avaliar o uso de métodos bayesianos para inferência filogenética, baseando-se em matrizes de dados morfológicos já publicadas para uma subfamília de vespas (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae). As inferências bayesianas foram realizadas considerando taxas iguais para a evolução dos caracteres morfológicos e taxas que seguiam a distribuição gama, em ambos os casos sob o modelo Mk. As árvores inferidas foram comparadas a resultados obtidos por parcimônia para os mesmos conjuntos de dados. Utilizando métodos bayesianos de inferência filogenética foram obtidas árvores com menor resolução topológica, mas que recuperavam muitas das relações de parentescos dos estudos originais. Mesmo com a não congruência dos resultados, o uso de inferência bayesiana é interessante por revelar padrões mais acurados que aqueles resultantes de análises por parcimônia.

Palavras-chave: dados anatômicos; filogenética probabilística; Modelo Mk.

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	7
2 MATERIAL E MÉTODOS	9
2.1 Obtenção dos dados	9
2.2 Inferência filogenética	10
3 RESULTADOS	11
4 DISCUSSÃO	27
5 CONSIDERAÇÕES FINAIS	29
REFERÊNCIAS	30
ANEXOS	34

1 INTRODUÇÃO

Atributos fenotípicos anatômicos, geralmente referidos como caracteres morfológicos, são uma importante fonte de dados para a inferência filogenética e, historicamente, a base para os sistemas de classificações biológicas (Scotland et al., 2003; Tarasov, 2020). Mesmo com a proliferação e dominância atual do uso de dados obtidos a partir de sequências moleculares de nucleotídeos e aminoácidos, dados morfológicos ainda têm papel central para se compreender a história evolutiva dos organismos (Assis, 2009). Por meio do exame de atributos morfológicos podemos inserir determinados grupos fósseis nas análises filogenéticas, incluir informações sobre tendências evolutivas de traços morfológicos em cladogramas e modelar a evolução de complexos anatômicos (Tarasov et al., 2019; Wheeler, 2012; Wright, 2019).

Recentemente, o uso de ferramentas para a obtenção e exploração de dados morfológicos têm suscitado um renascimento dos estudos em morfologia e sua utilidade para fins filogenéticos (Lee & Palci, 2015). Filogenias baseadas em dados morfológicos são incluídas em publicações de revistas especializadas, tanto para grupos fósseis (Baron et al., 2017; Lee & Palci, 2015; Xu et al., 2011) quanto para grupos recentes (Grandinete et al., 2015; Hermes & De Oliveira, 2016; Lucena et al., 2019). Também é prática comum, em livros-texto, a referência direta de caracteres morfológicos associados a circunscrição de táxons em um contexto evolutivo (p. ex. Brusca et al., 2018; Pough et al., 2013).

A parcimônia, tradicionalmente, é o critério de otimalidade mais utilizado para a inferência filogenética baseada em dados morfológicos, seja utilizando pesagem igual dos caracteres ou pesagem diferencial (Goloboff et al., 2019; Wright, 2019). O uso desse critério por vezes é justificado por suas bases filosóficas “fortes” e por seu apelo intuitivo (The Editors, 2016; Wheeler, 2012). Além disso, como existe uma dificuldade em se modelar a evolução de atributos morfológicos, devido à complexidade dos mecanismos evolutivos envolvidos, a parcimônia é preferida em relação aos métodos baseados em modelos explícitos (Goloboff et al., 2019).

Todavia, mesmo com seu uso disseminado para análises morfológicas, a parcimônia sofre de problemas metodológicos e teóricos já identificados em estudos com conjunto de dados empíricos e/ou simulados (O’Reilly et al., 2018; O’Reilly et al., 2016; Puttick et al., 2017; Wright & Hillis, 2014). Em análises que apresentam grande quantidade de dados faltantes, por exemplo, a parcimônia pode levar a resultados espúrios ou mesmo errôneos (Rosa et al., 2019). Outro ponto, é que para conjunto de dados que apresentam grande quantidade de homoplasias (substituições múltiplas) a parcimônia se mostra estatisticamente inconsistente (Felsenstein,

2001), problema inicialmente identificado para conjunto de dados moleculares, mas que também pode se aplicar a morfologia .

Desse modo, explorar novos métodos de inferência filogenética para dados morfológicos justifica-se uma vez que a resolução das relações de parentesco resultantes de uma análise por parcimônia pode não ser uma representação mais acurada da realidade (O'Reilly et al., 2016). Já foi sugerido, por exemplo, que métodos baseados em modelos explícitos de evolução morfológica, implementando análises bayesianas, por exemplo, seriam mais recomendados que a parcimônia (O'Reilly et al., 2016, 2018; para uma crítica a essa posição consultar Goloboff et al., 2019).

Nos últimos anos há um crescimento expressivo em abordagens novas para se analisar dados morfológicos, para fins filogenéticos, como alternativas à inferência com parcimônia (Tarasov et al., 2019; Wright, 2019). Os métodos bayesianos baseados em modelos explícitos de evolução morfológica para a inferência filogenética têm ganhado espaço, devido principalmente, a disponibilidade de *softwares* que permitem a análise de matrizes morfológicas (ver Wright, 2019, p. 10) e as novas proposições de modelos matemáticos que englobam aspectos da evolução de caracteres anatômicos (Lewis, 2001; Wright et al., 2016). Além disso, métodos de análise cada vez mais sofisticados que permitem a partição do conjunto de dados (Lanfear et al., 2017; Rosa et al., 2019) e um relaxamento dos modelos de evolução morfológica, incorporando, por exemplo, a heterogeneidade de taxas de evolução para os caracteres (Wright et al., 2016), representam avanços e ao mesmo tempo vantagens dos métodos bayesianos.

Neste sentido, o presente estudo teve como foco testar o uso de métodos bayesianos de inferência filogenética em matrizes de dados baseadas em caracteres morfológicos analisadas, em publicações anteriores, por meio de parcimônia. Como grupo de estudo foi escolhido as vespas solitárias da subfamília Eumeninae (Hymenoptera, Vespidae), devido a disponibilidade de filogenias baseadas em dados morfológicos presentes na literatura (Bolívar Rafael Garcete-Barrett & Hermes, 2010; Grandinete et al., 2015; Hermes & Carpenter, 2012; Hermes & De Oliveira, 2016; Hermes & Melo, 2008; Oliveira et al., 2019).

Foram comparadas as filogenias presentes nos estudos originais, resultantes de análises com parcimônia, com as árvores geradas por inferência bayesiana. O uso de métodos bayesianos para a inferência filogenética e a comparação entre diferentes critérios de otimalidade para esses conjuntos de dados e grupo de estudo ainda não havia sido avaliada, sendo esta uma contribuição inédita neste sentido.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Obtenção dos dados

Matrizes de dados baseados em caracteres morfológicos foram extraídas dos seguintes estudos focados em determinados gêneros de Eumeninae com hipóteses filogenéticas propostas baseadas em parcimônia: *Alphamenes* van der Vecht (Oliveira et al., 2019); *Cephalastor* Giordani Soika (Garcete-Barrett, 2002; Garcete-Barrett & Hermes, 2010); *Minixi* Giordani Soika (Hermes & Oliveira, 2016); *Monobia* de Saussure e *Montezumia* de Saussure (Hermes & Carpenter, 2012); *Pachymenes* de Saussure (Grandinete et al., 2015); e, *Pseudodynerus* de Saussure (Hermes, 2010; Hermes & Melo, 2008). Também foi incluída uma matriz de dados ainda não publicada referente ao gênero *Stenosigma* Giordani Soika (Ferreira & Hermes, submetido) (Tabela 1).

Tabela 1 – Estudos utilizados para a extração de matrizes de dados baseadas em caracteres morfológicos para gêneros de vespídeos da subfamília Eumeninae.

Estudo	Gênero em estudo	Nº de caracteres	Nº de terminais	Pesagem(ns) aplicada(s)
Oliveira et al. 2019	<i>Alphamenes</i>	42	25	implícita
Garcete-Barrett & Hermes 2010	<i>Cephalastor</i>	34	21	igual e implícita*
Hermes & Oliveira 2016	<i>Minixi</i>	34	14	implícita
Hermes & Carpenter 2012	<i>Monobia/Montezumia</i>	49	38	igual e implícita*
Grandinete et al. 2015	<i>Pachymenes</i>	44	22	implícita
Hermes 2010	<i>Pseudodynerus</i>	48	21	igual* e implícita
Ferreira & Hermes <i>submetido</i>	<i>Stenosigma</i>	40	12	igual

Nota - Em todos os estudos o critério de otimalidade utilizado foi a parcimônia. O tipo de pesagem dos caracteres também está indicado (igual ou implícita). *Tipo de pesagem utilizado para a discussão no presente estudo.

Fonte: Do Autor (2020).

As topologias resultantes das análises dos autores citados também foram compiladas (Anexo 3). Naqueles casos em que o trabalho apresenta mais de uma topologia, devido a métodos de análise diferentes (diferentes esquemas de pesagem, por exemplo), optou-se por se utilizar como referência a árvore que fundamentou as discussões dos autores (em geral, a árvore com maior resolução topológica).

Para os gêneros *Pachymenes* e *Minixi*, em que as hipóteses filogenéticas foram acompanhadas por alterações de cunho taxonômico (sinonímias) ao nível dos gêneros (Grandinete et al., 2015; Hermes & Oliveira, 2016), os nomes dos sinônimos juniores *Santamenes* (Giordani Soika) e *Pachyminixi* (Giordani Soika) foram considerados para a discussão das topologias. A matriz de dados e a árvore resultante de uma análise com pesagem igual dos caracteres para o gênero *Stenosigma* estão apresentadas, respectivamente, nos Anexos 1 e 2. Em todas as análises foram considerados como grupos-externos os táxons propostos nas publicações de onde foram retiradas as matrizes de caracteres.

2.2 Inferência filogenética

As inferências filogenéticas utilizando métodos bayesianos foram executadas com o uso do software MrBayes v. 3.2 (Ronquist et al., 2012). Foram realizadas duas corridas independentes, com quatro cadeias por 10 milhões de gerações e amostragem a cada 1000 gerações, com 25% de burn-in descartado, para cada análise.

A convergência dos parâmetros foi avaliada por meio do programa Tracer v. 1.7 (Rambaut et al., 2018). Resultados com ESS (*effective sample size*) maior que 200 foram aceitos. Naqueles casos em que a convergência não foi obtida (ESS < 200), foi realizada uma nova análise aumentando as gerações das cadeias (20 milhões de gerações) e diminuindo a amostragem nas gerações (100).

Como modelo de evolução de caracteres morfológicos foi utilizado o modelo Mk, baseando-se em Lewis (2001). O modelo Mk é uma adaptação do modelo Junkes-Cantor (JC69), proposto como modelo de substituição para dados moleculares (Junkes & Cantor, 1969). Nesse modelo qualquer mudança de um estado para o outro tem a mesma probabilidade de ocorrência e os estados têm igual frequência [modelo simétrico] (Lewis, 2001; Wright, 2019).

Buscando-se testar o efeito da heterogeneidade de taxas na evolução dos caracteres as análises foram reexecutadas utilizando a distribuição gama para a heterogeneidade das taxas, como uma forma de flexibilizar o modelo Mk (Wright et al., 2016). Na proposta inicial de Lewis (2001), o modelo Mk considera taxas iguais de evolução para os caracteres morfológicos.

As árvores obtidas foram visualizadas e editadas por meio do programa FigTree (Rambaut, 2016). Essas árvores foram utilizadas para comparação com as topologias resultantes dos trabalhos originais de onde foram extraídas as matrizes de caracteres. A comparação das

topologias foi realizada visualmente, considerando a disposição dos ramos e as relações de parentesco obtidas.

3 RESULTADOS

As análises bayesianas utilizando o modelo Mk, sem incluir a distribuição gama para a heterogeneidade das taxas de evolução (taxas iguais), resultaram nas árvores apresentadas nas Figuras 1, 3, 5, 7, 9, 11 e 13. Já as árvores resultantes das análises incluindo a distribuição gama para as taxas de evolução dos caracteres morfológicos estão apresentadas nas Figuras 2, 4, 6, 8, 10, 12 e 14. Em todas as análises os valores de ESS obtidos foram maiores que 200, significando uma convergência das corridas.

Em geral, as árvores geradas por inferência bayesiana corroboraram a monofilia dos gêneros que eram alvos dos estudos originais (exceto para o gênero *Minixi*, utilizando taxas iguais de evolução dos caracteres morfológicos, Figura 5). A resolução topológica variou dependendo do conjunto de dados: desde uma alta resolução das relações de parentesco para um conjunto de dados pequeno (árvores apresentadas nas Figuras 13 e 14, por exemplo) até pouca resolução das relações de parentesco (árvores apresentadas nas Figuras 5 e 6, por exemplo).

Para as análises realizadas a partir das matrizes de dados extraídas de Garcete-Barrett & Hermes, 2010 (grupo de estudo: gênero *Cephalastor*); Hermes, 2010 (grupo de estudo: gênero *Pseudodynerus*) e Ferreira & Hermes *submetido* (grupo de estudo: gênero *Stenosigma*) as topologias resultantes utilizando o modelo Mk com a distribuição gama e com taxas iguais de evolução foram idênticas, alterando-se apenas valores de probabilidade posterior (PP) e o comprimento dos ramos (Figuras: 3 vs 4; 11 vs 12; 13 vs 14).

Para as análises realizadas a partir da matriz de dados extraída de Oliveira et al., 2019, as relações de parentesco entre as espécies do grupo de estudo, o gênero *Alphamenes*, foram idênticas e este gênero foi recuperado como monofilético em ambas as análises (Figuras 1 vs 2). O mesmo ocorreu com o clado formado pelas espécies de *Laevimenes* que foi recuperado como grupo-irmão de *Alphamenes*. Contudo, a resolução das relações de parentesco entre as espécies do gênero *Minixi* e a posição do grupo formado pelas duas espécies de *Pachymenes* não coincidiram nas duas análises.

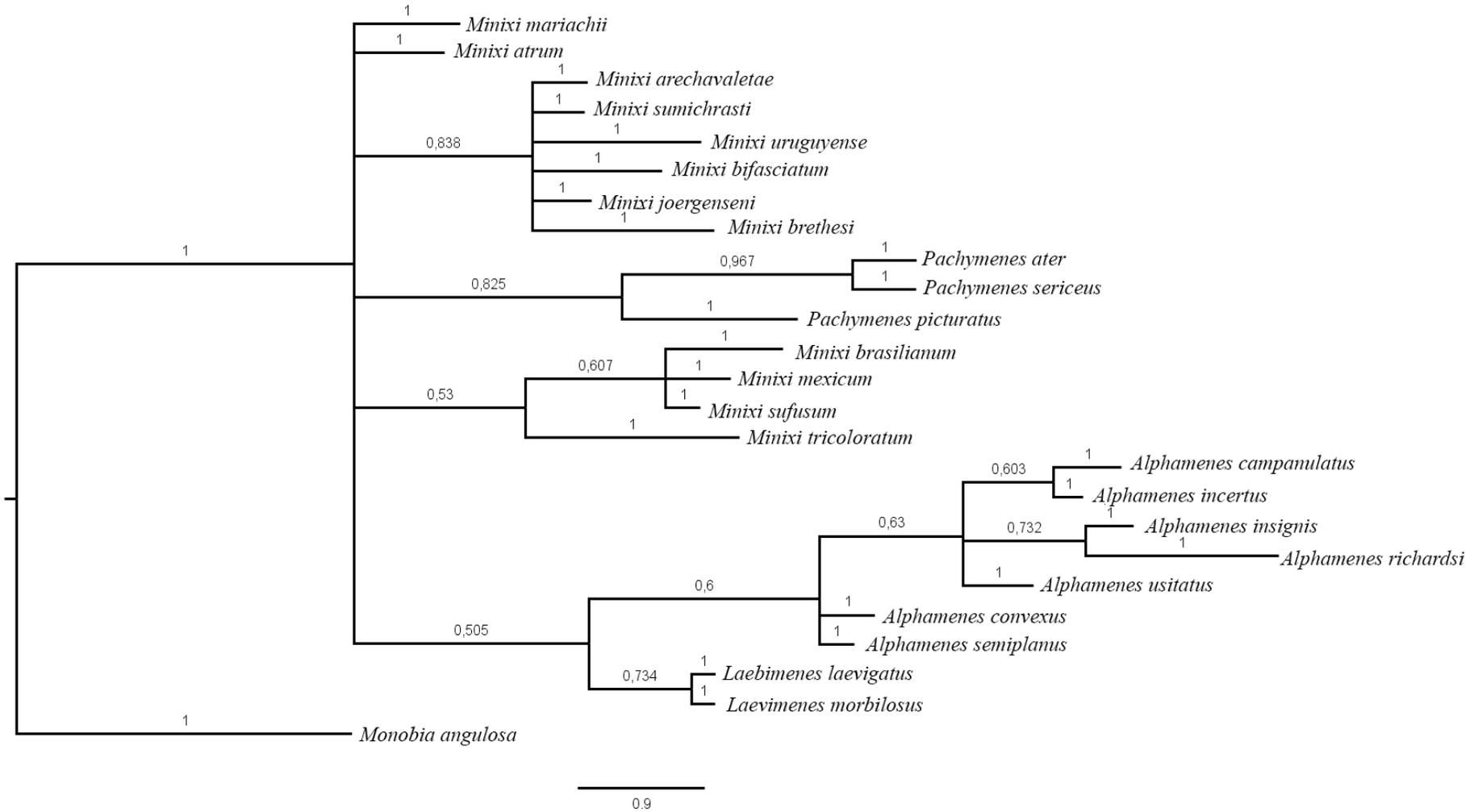
Para as análises realizadas a partir das matrizes de dados extraídas de Hermes & Carpenter, 2012 (grupo de estudo: *Monobia/Montezumia*), tanto o gênero *Monobia* quanto o gênero *Montezumia* foram recuperados como monofiléticos (Figuras 7 vs 8). Para essas análises

as relações de parentesco entre as espécies de *Montezumia* se mantiverem as mesmas com taxas iguais de evolução morfológica (Figura 7) e com a distribuição gama (Figura 8), já as relações de parentesco entre as espécies de *Monobia* alteram-se levemente. Apenas para a análise utilizando-se o modelo Mk com taxas iguais, as duas espécies de *Pseudodynerus* apareceram como um clado grupo-irmão de *Monobia* + *Montezumia* (Figura 7).

Para as análises realizadas a partir das matrizes de dados extraídas de Grandinete et al., 2015 (grupo de estudo: *Pachymenes*=*Santamenes*), o gênero *Pachymenes* foi recuperado como monofilético em ambas as análises, com formação de dois clados bem definidos (Figuras 9 vs 10). Entretanto, em nenhuma das análises foi possível determinar qual seria o possível grupo-irmão do gênero (*Alphamenes* ou *Laevimenes*). Além disso, as relações de parentesco entre as espécies componentes do Clado 2 (proposto por Grandinete et al., 2015), alteraram-se nas análises por meio de inferência bayesiana.

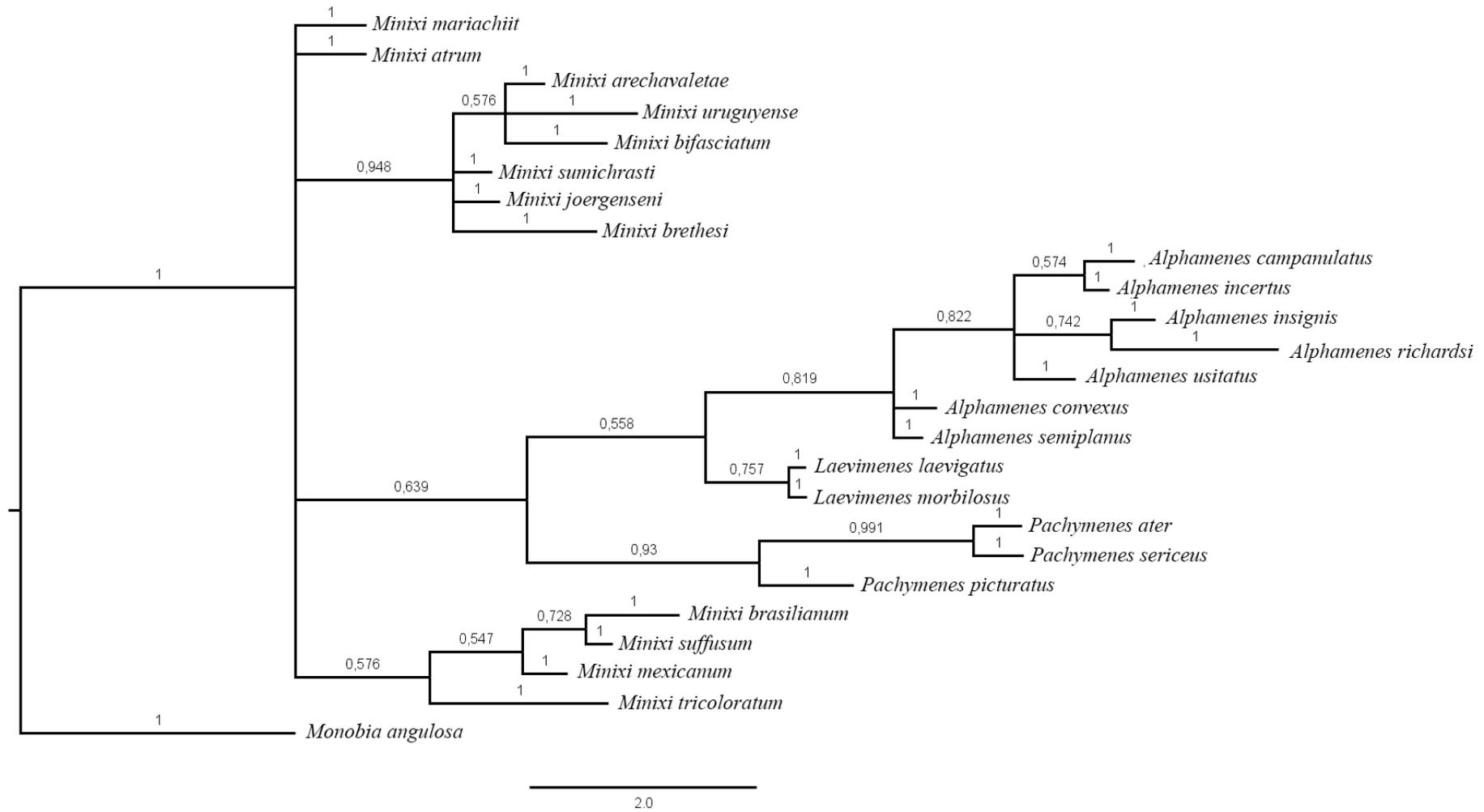
Para as análises realizadas a partir das matrizes de dados extraídas de Hermes & Oliveira (2016) (grupo de estudo: *Minixi*=*Pachyminixi*), o método utilizando o modelo Mk associado a distribuição gama resultou em uma melhor resolução topológica das relações de parentesco das espécies em estudo (Figura 6). Enquanto a análise utilizando o modelo Mk com taxas iguais resultou em uma politomia que inclui o clado formado pelas espécies de *Alphamenes* e clados formados pelas espécies de *Minixi* (Figura 5).

Figura 1 – Árvore resultante a partir de inferência bayesiana para as espécies de *Alphamenes* Van der Vecht e outros táxons de Eumeninae (Hymenoptera, Vespidae) baseada em uma matriz de dados com 42 caracteres morfológicos. Taxas iguais sob o modelo Mk. Valores de probabilidade posterior (PP) encontram-se sobre os ramos.



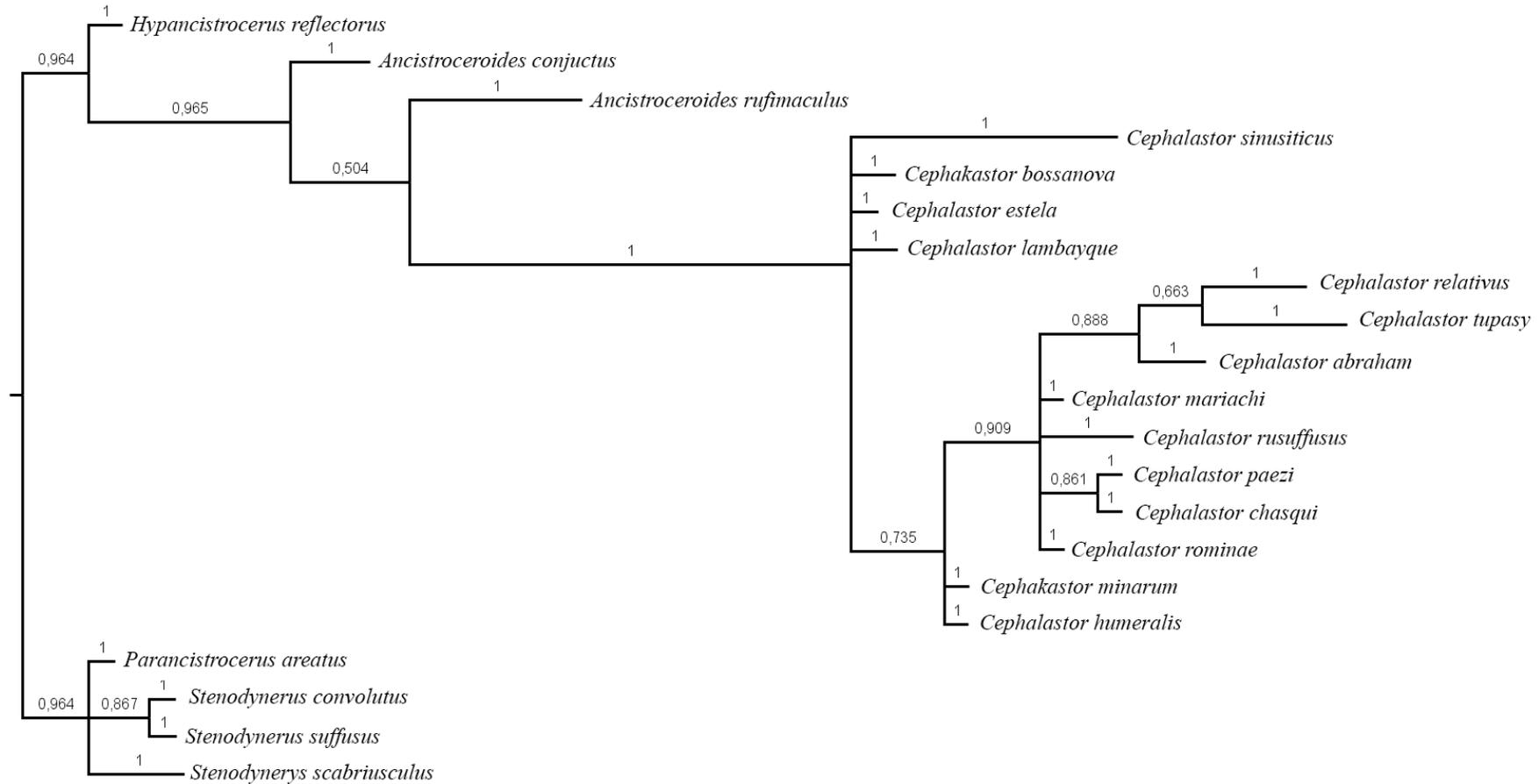
Fonte: Do Autor (2020).

Figura 2 – Árvore resultante a partir de inferência bayesiana para as espécies de *Alphamenes* Van der Vecht e outros táxons de Eumeninae (Hymenoptera, Vespidae) baseada em uma matriz de dados com 42 caracteres morfológicos. Taxas com distribuição gama sob o modelo Mk. Valores de probabilidade posterior (PP) encontram-se sobre os ramos.



Fonte: Do Autor (2020).

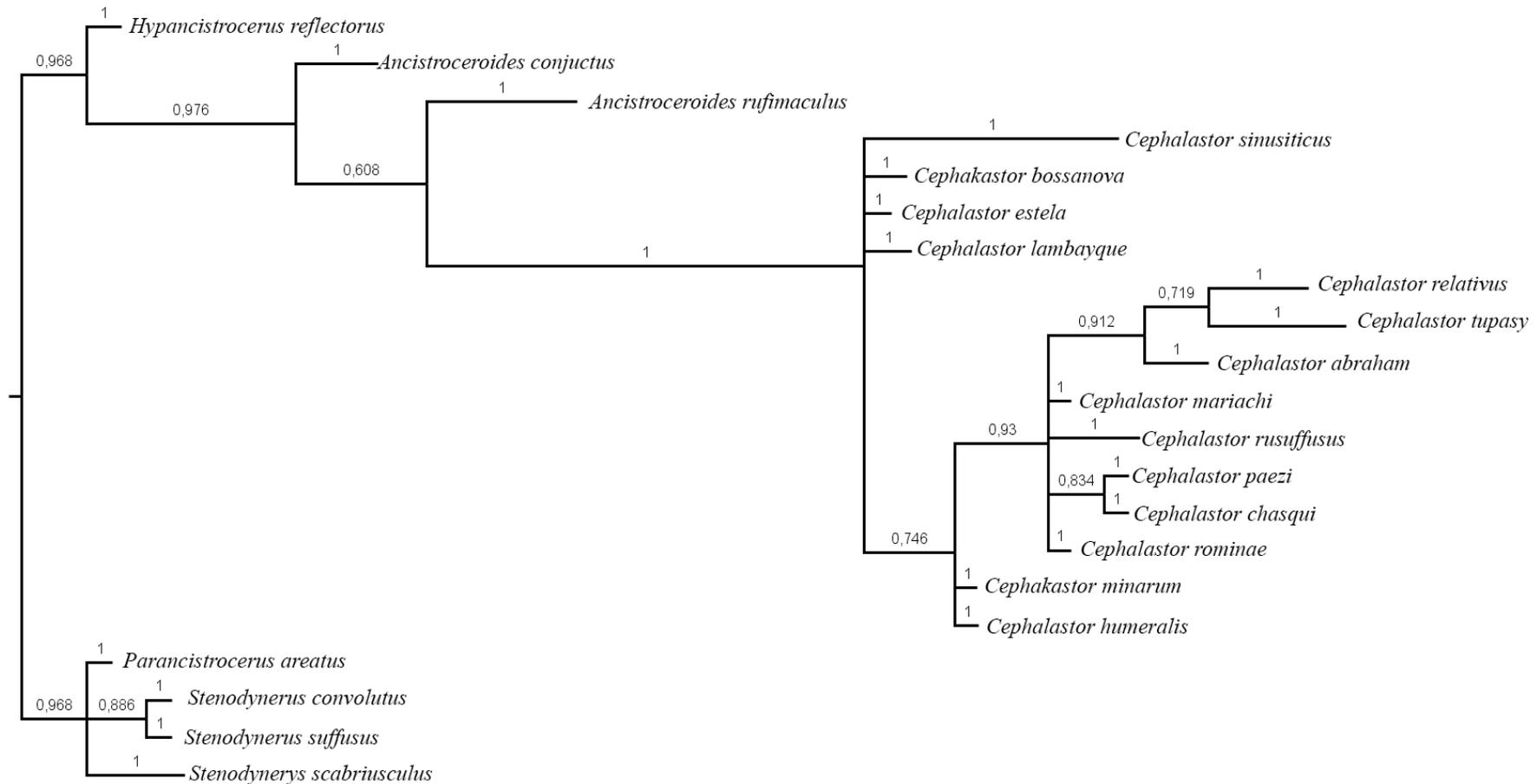
Figura 3 – Árvore resultante a partir de inferência bayesiana para as espécies de *Cephalastor* Giordani Soika e outros táxons de Eumeninae (Hymenoptera, Vespidae) baseada em uma matriz de dados com 34 caracteres morfológicos. Taxas iguais sob o modelo Mk. Valores de probabilidade posterior (PP) encontram-se sobre os ramos.



2.0

Fonte: Do Autor (2020).

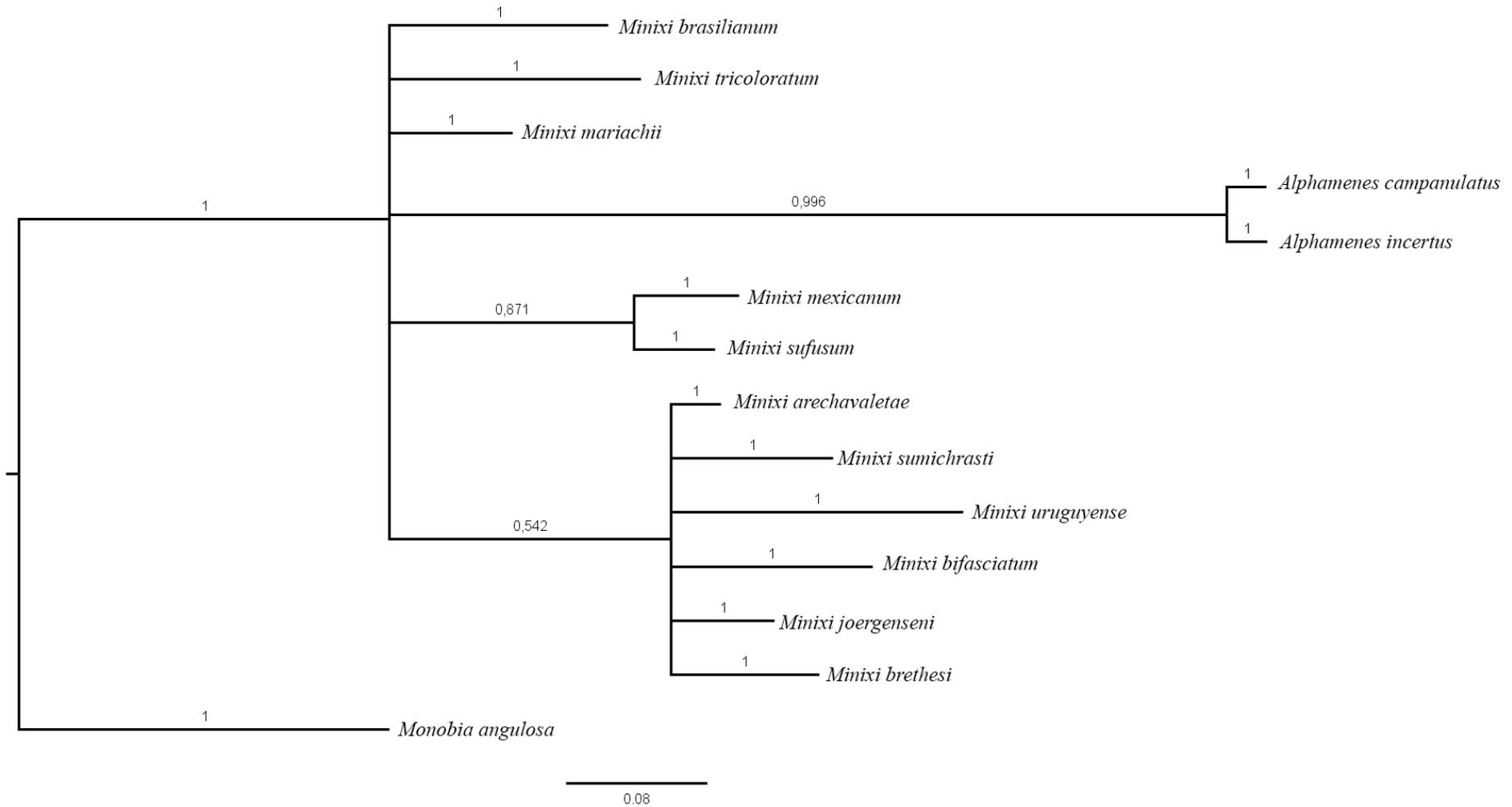
Figura 4 – Árvore resultante a partir de inferência bayesiana para as espécies de *Cephalastor* Giordani Soika e outros táxons de Eumeninae (Hymenoptera, Vespidae) baseada em uma matriz de dados com 34 caracteres morfológicos. Taxas com distribuição gama sob o modelo Mk. Valores de probabilidade posterior (PP) encontram-se sobre os ramos.



2.0

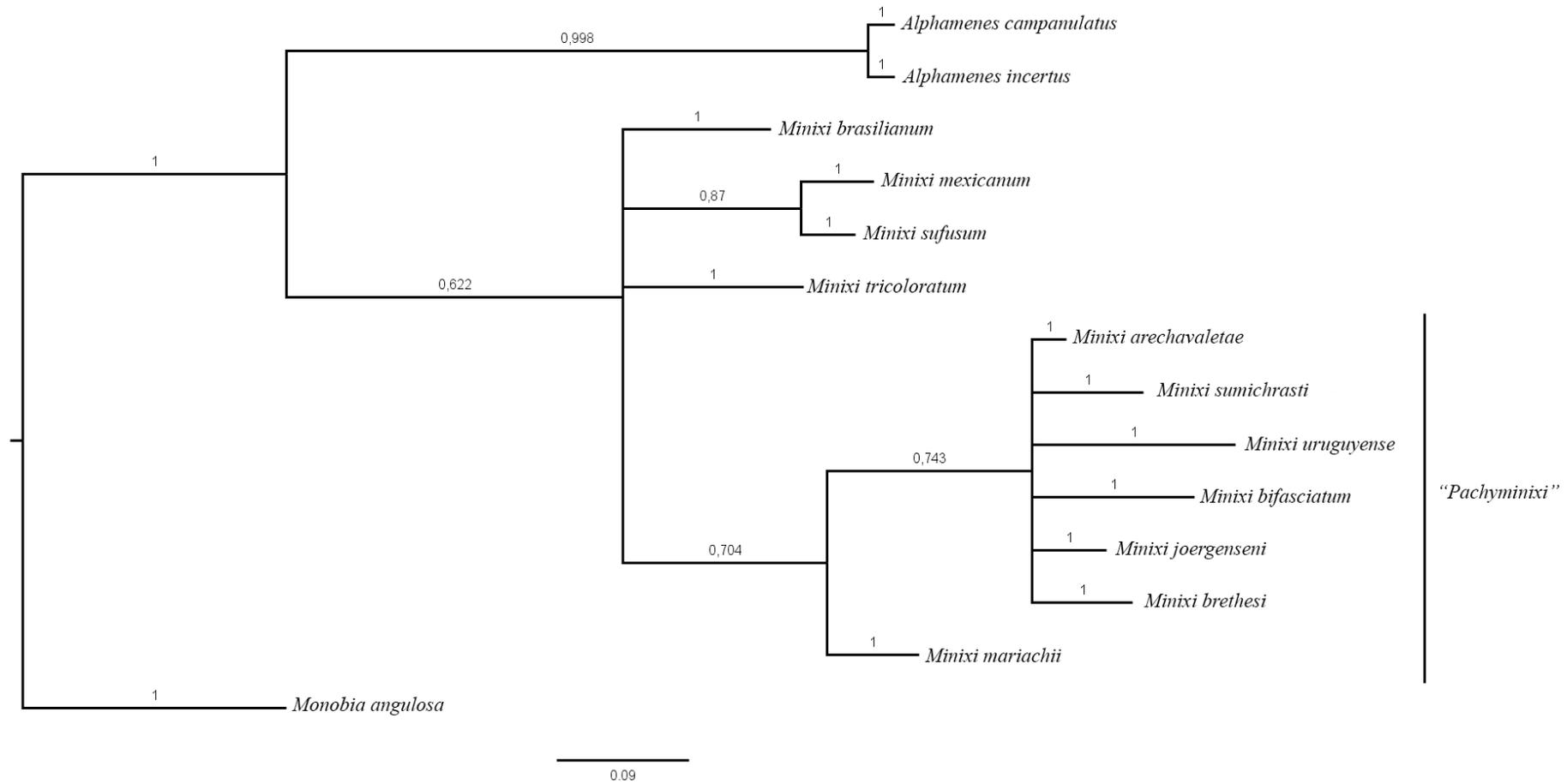
Fonte: Do Autor (2020).

Figura 5 – Árvore resultante a partir de inferência bayesiana para as espécies de *Minixi* Giordani Soika e outros táxons de Eumeninae (Hymenoptera, Vespidae) baseada em uma matriz de dados com 34 caracteres morfológicos. Taxas iguais sob o modelo Mk. Valores de probabilidade posterior (PP) encontram-se sobre os ramos.



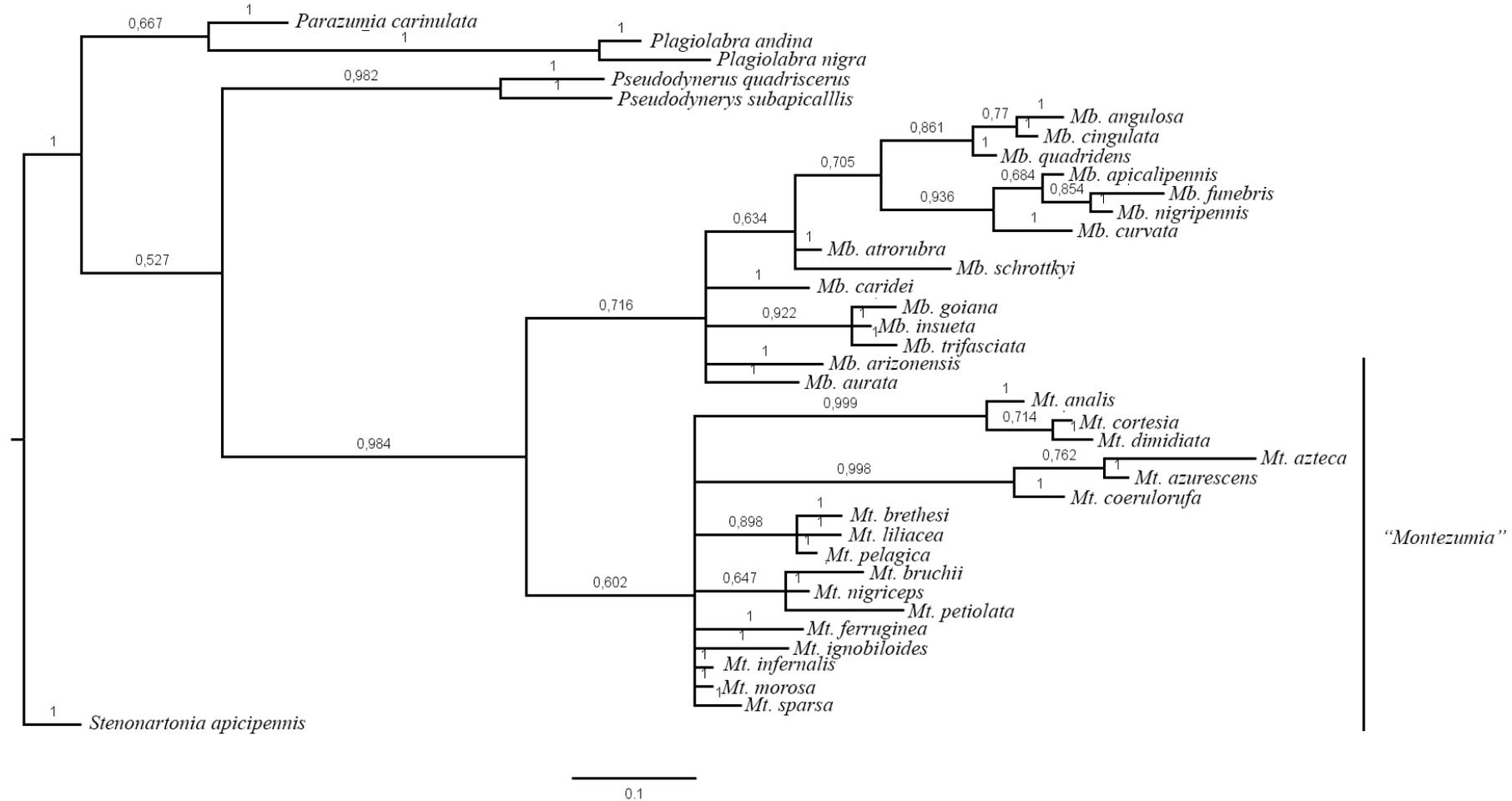
Fonte: Do Autor (2020).

Figura 6 – Árvore resultante a partir de inferência bayesiana para as espécies de *Minixi* Giordani Soika e outros táxons de Eumeninae (Hymenoptera, Vespidae) baseada em uma matriz de dados com 34 caracteres morfológicos. Taxas com distribuição gama sob o modelo Mk. Valores de probabilidade posterior (PP) encontram-se sobre os ramos.



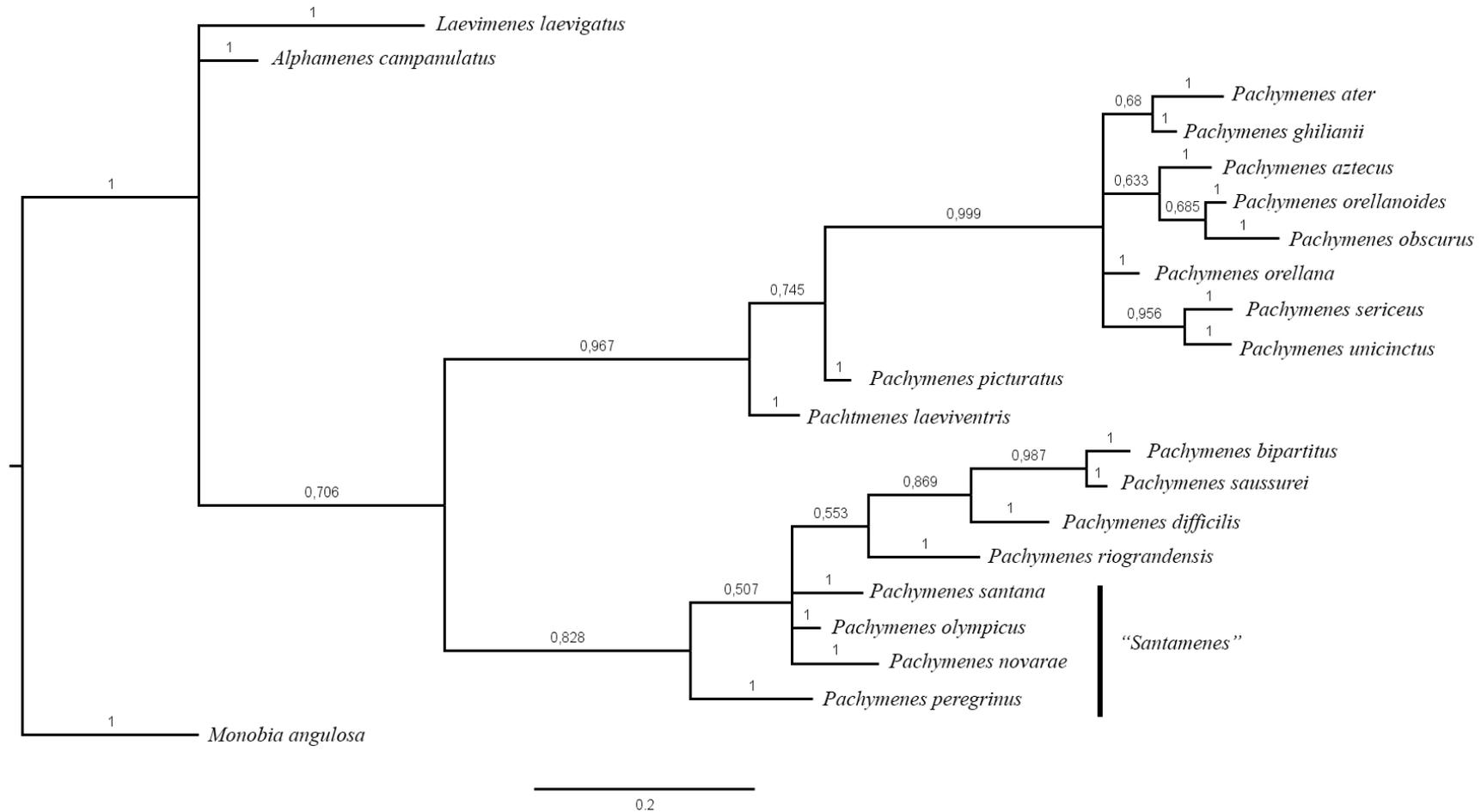
Fonte: Do Autor (2020).

Figura 7 – Árvore resultante a partir de inferência bayesiana para as espécies de *Monobia* de Saussure, *Montezumia* de Saussure e outros táxons de Eumeninae (Hymenoptera, Vespidae) baseada em uma matriz de dados com 49 caracteres morfológicos. Taxas iguais sob o modelo Mk. Valores de probabilidade posterior (PP) encontram-se sobre os ramos.



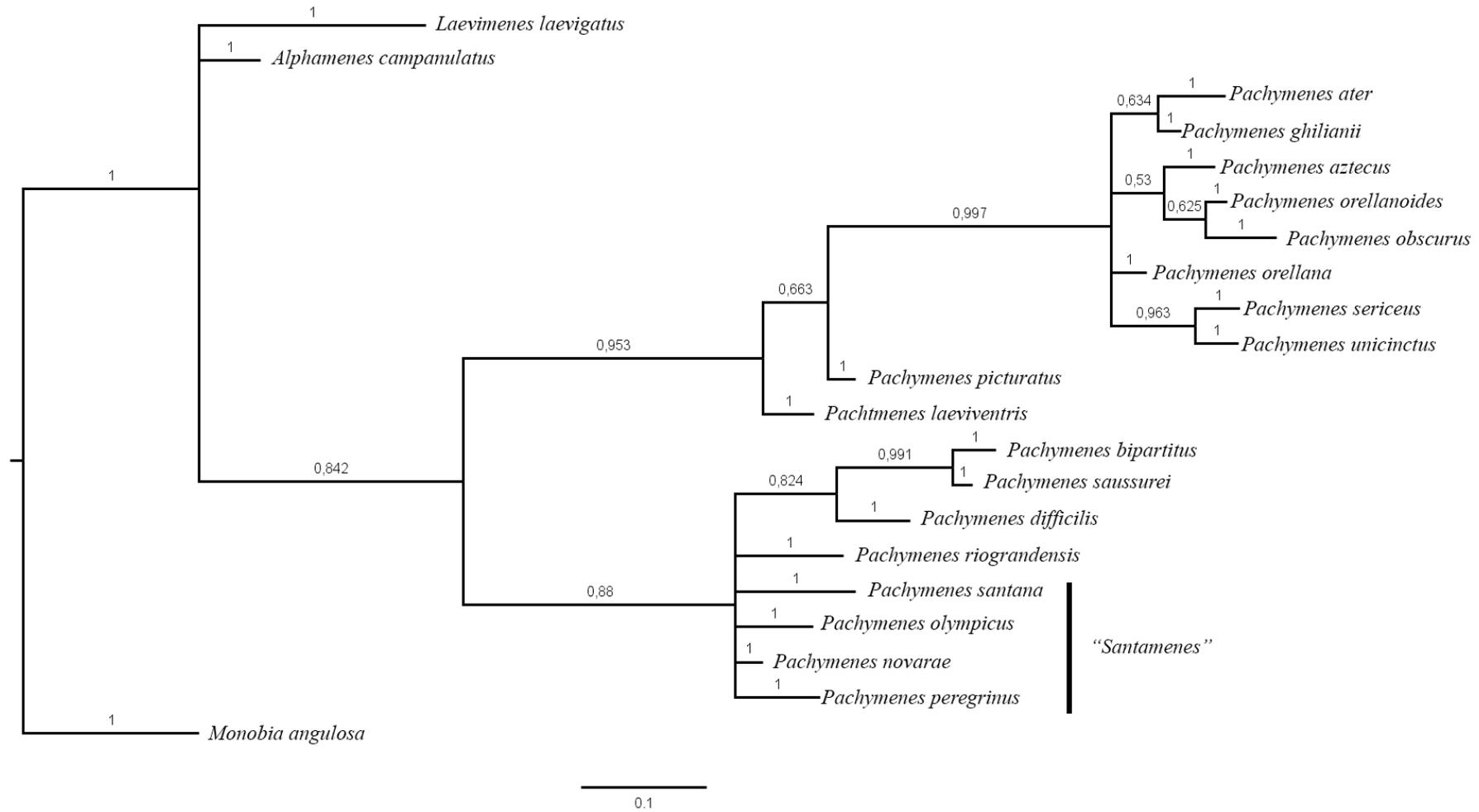
Fonte: Do Autor (2020).

Figura 9 – Árvore resultante a partir de inferência bayesiana para as espécies de *Pachymenes* de Saussure e outros táxons de Eumeninae (Hymenoptera, Vespidae) baseada em uma matriz de dados com 44 caracteres morfológicos. Taxas iguais sob o modelo Mk. Valores de probabilidade posterior (PP) encontram-se sobre os ramos.



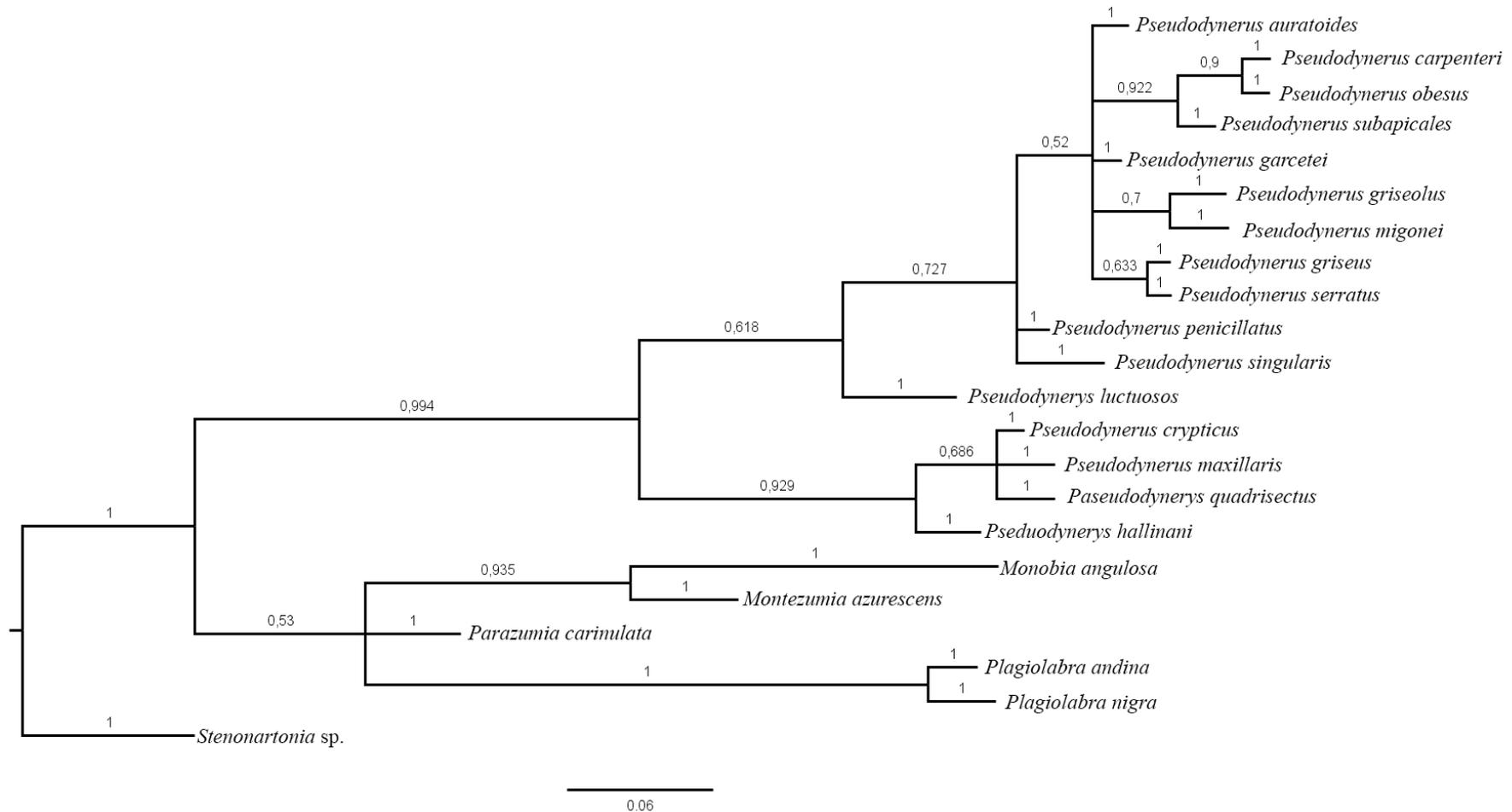
Fonte: Do Autor (2020).

Figura 10 – Árvore resultante a partir de inferência bayesiana para as espécies de *Pachymenes* de Saussure e outros táxons de Eumeninae (Hymenoptera, Vespidae) baseada em uma matriz de dados com 44 caracteres morfológicos. Taxas com distribuição gama sob o modelo Mk. Valores de probabilidade posterior (PP) encontram-se sobre os ramos.



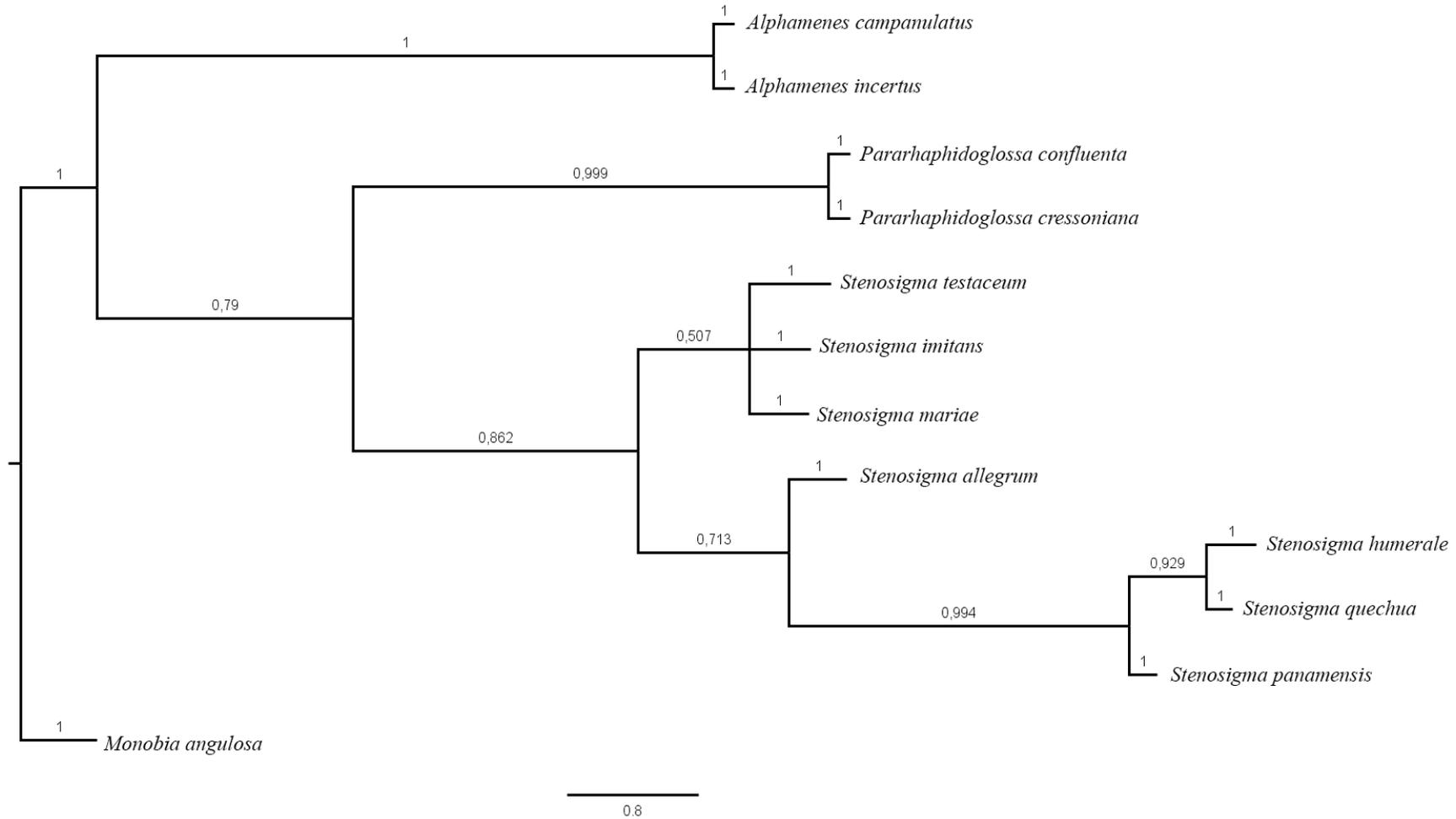
Fonte: Do Autor (2020).

Figura 12 – Árvore resultante a partir de inferência bayesiana para as espécies de *Pseudodynerus* de Saussure e outros táxons de Eumeninae (Hymenoptera, Vespidae) baseada em uma matriz de dados com 48 caracteres morfológicos. Taxas com distribuição gama sob o modelo Mk. Valores de probabilidade posterior (PP) encontram-se sobre os ramos.



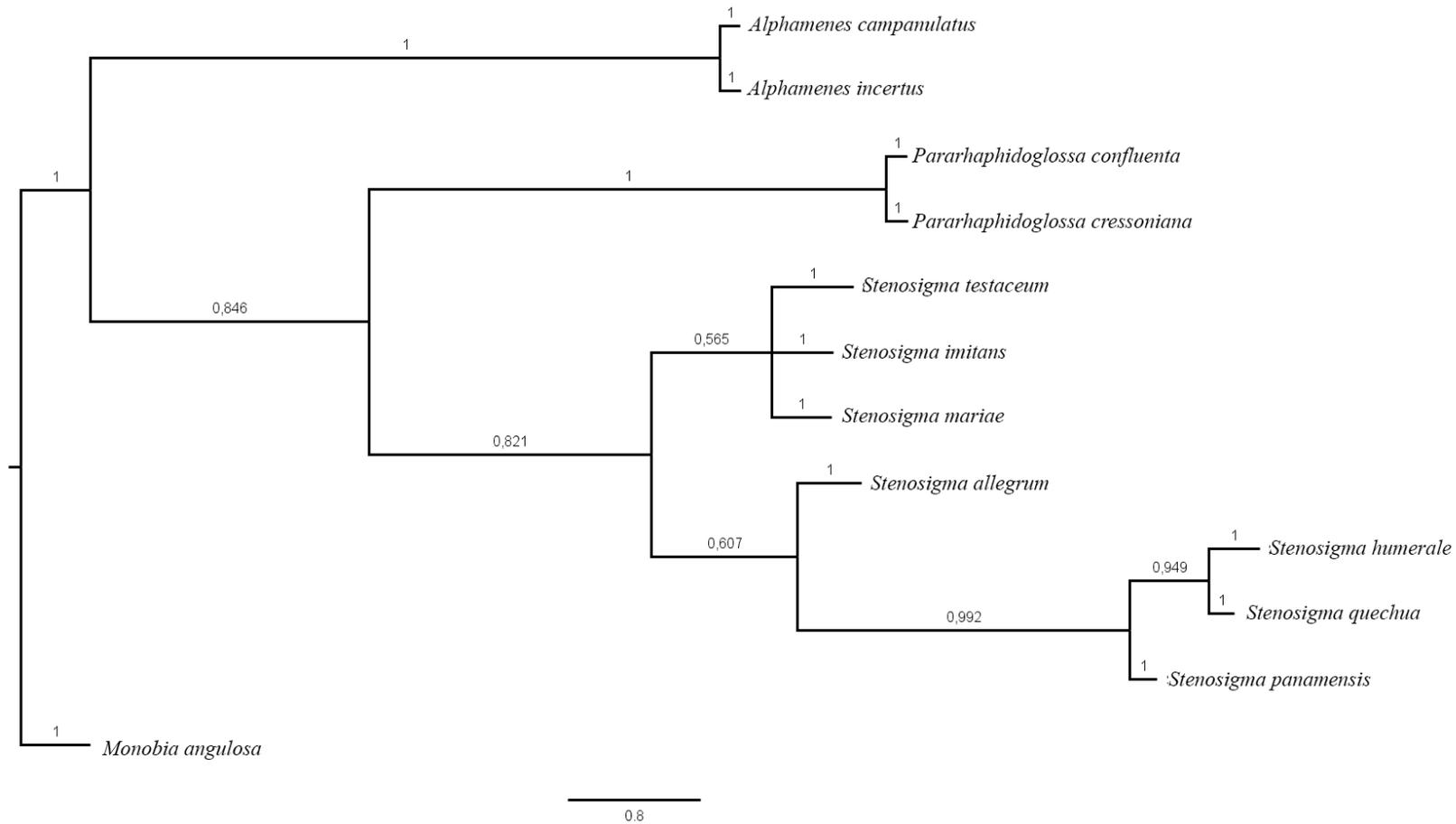
Fonte: Do Autor (2020).

Figura 13 – Árvore resultante a partir de inferência bayesiana para as espécies de *Stenosigma* de Saussure e outros táxons de Eumeninae (Hymenoptera, Vespidae) baseada em uma matriz de dados com 40 caracteres morfológicos. Taxas iguais sob o modelo Mk. Valores de probabilidade posterior (PP) encontram-se sobre os ramos.



Fonte: Do Autor (2020).

Figura 14 – Árvore resultante a partir de inferência bayesiana para as espécies de *Stenosigma* de Saussure e outros táxons de Eumeninae (Hymenoptera, Vespidae) baseada em uma matriz de dados com 40 caracteres morfológicos. Taxas com distribuição gama sob o modelo Mk. Valores de probabilidade posterior (PP) encontram-se sobre os ramos.



Fonte: Do Autor (2020).

4 DISCUSSÃO

Utilizando como critério de otimalidade a parcimônia com pesagem implícita dos caracteres, Oliveira et al. (2019) obtiveram uma árvore com maior resolução topológica que as árvores apresentadas nas Figuras 1 e 2, resultantes de inferência bayesiana. A árvore resultante a partir de inferência bayesiana utilizando a distribuição gama para as taxas de evolução (Figura 2) foi similar ao resultado apresentado em Oliveira et al. (2019), Fig. 1, p. 76. Em ambas as análises (parcimônia e inferência bayesiana), as relações de parentesco entre as espécies do gênero *Alphamenes* foram parcialmente elucidadas. Todavia, por meio de inferência bayesiana, para este conjunto de dados, não foi encontrada uma resolução das relações de parentesco entre as espécies do gênero *Minixi*, resultado diferente do obtido a partir da análise com parcimônia (Oliveira et al., 2019).

Os caracteres morfológicos utilizados por Oliveira et al. (2019) são uma expansão da matriz de dados publicada por Hermes & Oliveira (2016). Hermes & Oliveira (2016) obtiveram uma árvore com maior resolução topológica, utilizando parcimônia com pesagem implícita dos caracteres, que as árvores inferidas por métodos bayesianos (Figuras 5 e 6). Novamente, a árvore resultante da inferência bayesiana utilizando modelo Mk, com taxas com distribuição gama, foi mais similar aos resultados da publicação original com uso de parcimônia (Hermes & Oliveira, 2016). Todavia, a parafilia das espécies anteriormente incluídas no gênero "*Pachyminixi*" em relação ao gênero *Minixi* não foi recuperada por meio de inferência bayesiana utilizando a distribuição gama para as taxas (Figura 6), ao contrário do resultado obtido por Hermes & Oliveira (2016, Fig. 38, p. 194).

Para estes dois conjuntos de dados (matrizes extraídas de Oliveira et al., 2019 e Hermes & Oliveira, 2016), a flexibilização do modelo Mk, alterando-se as taxas de evolução dos caracteres morfológicos, influenciou na resolução das relações de parentesco e resultou em árvores mais similares a análise de parcimônia com pesagem diferencial dos caracteres. É esperado que caracteres morfológicos se comportem com taxas heterogêneas de evolução (Goloboff et al., 2019), sendo a flexibilização do modelo Mk, incluindo taxas com distribuição gama, uma das formas de incorporar esse aspecto ao modelo (Wright et al., 2016). O fato de Hermes & Oliveira (2016) e Oliveira et al. (2019) apresentarem árvores com maior resolução topológica não indica necessariamente uma análise mais acurada, pois a parcimônia pode levar a "bons resultados" (alta resolução das relações de parentesco) mesmo quando estes resultados não correspondem a árvore real (O'Reilly et al., 2016, 2018).

Apesar de apresentarem determinados nós não resolvidos e menor resolução topológica, as árvores inferidas por métodos bayesianos a partir das matrizes de dados obtidas de Garcete-Barrett & Hermes (2010), Hermes (2010) e Ferreira & Hermes *submetido* (Anexo 1) foram similares aos resultados apresentados nos estudos originais, que utilizaram parcimônia com pesagem igual dos caracteres (Garcete-Barrett & Hermes, 2010, Fig. 35, p. 1622; Hermes, 2010, Fig. 7, p. 66; Ferreira & Hermes *submetido*, Anexo 2). Os gêneros avaliados nos estudos originais foram recuperados como monofiléticos e determinados clados destacados naqueles trabalhos também foram recuperados nas árvores apresentadas nas Figuras 3, 4, 11, 12, 13 e 14. Por exemplo, os dois grandes clados de *Pseudodynerus* discutidos por Hermes (2010) e as duas divisões dentro do gênero *Stenosigma* resultantes da análise de Ferreira & Hermes *submetido* também foram recuperados nas análises utilizando métodos bayesianos.

Puttick et al. (2017) demonstraram que o uso de parcimônia com pesagem igual dos caracteres é mais acurado estatisticamente do que seu uso com pesagem implícita. As árvores consideradas nos estudos de Garcete-Barrett & Hermes (2010), Hermes (2010) e Ferreira & Hermes *submetido*, são resultantes de análise com pesagem igual. É provável que a acurácia das análises utilizando parcimônia com pesagem igual dos caracteres aproximou os resultados dos autores dos trabalhos originais daqueles obtidos por inferência bayesiana para estes três conjuntos de dados. Métodos bayesianos são mais acurados estatisticamente (O'Reilly et al., 2016; Wright & Hillis, 2014) e para essas matrizes de dados mesmo o uso de um modelo mais simples (modelo Mk sob taxas iguais de evolução morfológica) resultou em árvores com relativa resolução topológica.

Para a matriz de dados extraída de Grandinete et al. (2015), a inferência bayesiana utilizando o modelo Mk com taxas iguais de evolução resultou em uma árvore com maior resolução topológica (Figura 10) e mais similar a árvore derivada de análise por parcimônia com pesagem implícita dos caracteres (Grandinete et al., 2015, Fig. 1, p. 369). A parafilia das espécies antes incluídas no gênero "*Santamenes*" em relação a *Pachymenes* foi recuperada nas análises utilizando inferência bayesiana (Figuras 9 e 10) assim como no estudo de Grandinete et al. (2015). Para este conjunto de dados, o modelo mais simples (modelo Mk com taxas iguais) resultou em uma árvore com maior resolução topológica e maior similaridade a árvore gerada por parcimônia. Wright & Hillis (2014) apontam que mesmo modelos mais simples podem ser eficientes dependendo do conjunto de dados. Em termos de resolução topológica, um modelo mais simples funcionou melhor para a matriz de dados de Grandinete et al. (2015) do que um modelo incorporando mais parâmetros.

Hermes & Carpenter (2012) apresentaram diferentes árvores, utilizando diferentes métodos de análise, em seu estudo (variando, por exemplo, o valor de k para a pesagem implícita de caracteres). Estes autores encontraram árvores com resolução topológica bastante similar as obtidas por métodos bayesianos (Figuras 7 e 8), inclusive com uma menor resolução topológica para as relações internas dos gêneros em estudo. Assim como em Hermes & Carpenter (2012), as árvores resultantes a partir de inferência bayesiana demonstraram a parafilía do gênero “*Montezumia*” *sensu* de Saussure em relação ao gênero *Monobia*.

As árvores obtidas por meio das análises utilizando métodos bayesianos apresentaram menor resolução topológica do que aquelas apresentadas nas publicações originais. Determinados nós não foram completamente resolvidos, todavia clados bem estabelecidos (como gêneros monofiléticos) foram recuperados. Mesmo com menor resolução topológica, o uso de inferência bayesiana utilizando o modelo Mk é indicado devido sua maior acurácia em relação a parcimônia (O’Reilly et al., 2016; Puttick et al., 2017; Wright & Hillis, 2014). A flexibilização do modelo Mk e a possibilidade da emergência de novos modelos torna o uso de métodos bayesianos para a inferência filogenética baseando-se em caracteres morfológicos uma prática cada vez mais comum (Wright, 2019).

Goloboff et al. (2019) apresentam uma posição defensiva contraindicando o uso de métodos probabilísticos para dados morfológicos, todavia a crescente sofisticação de modelos de evolução morfológica poderá, no futuro, solucionar a principal crítica em relação ao uso de métodos bayesianos para dados morfológicos (Wright, 2019). A análise particionada dos dados (Rosa et al., 2019) e o uso dos conceitos de modularidade e integração morfológica (Tarasov, 2020; Tarasov et al., 2019) são caminhos interessantes para novos estudos explorando dados morfológicos.

5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Não há nenhum método definitivo para inferir árvores filogenéticas a partir de conjuntos de dados morfológicos, mesmo que existam defensores de um lado ou do outro do campo de batalha: aqueles adeptos a parcimônia (Goloboff et al., 2019) e aqueles adeptos aos métodos baseados em modelos (O’Reilly et al., 2016). A aparente guerra metodológica às vezes turva nosso objetivo principal enquanto filogeneticistas: compreender as relações de parentesco entre os seres vivos (Wheeler, 2012). Para isso necessitamos de diferentes fontes de dados e métodos diversificados. A quase imposição de um método único, como realizado por determinados

círculos (The Editors, 2016), não é apenas contra científica como também impede que novos horizontes sejam explorados. Este trabalho foi uma tentativa de se explorar esses novos horizontes. Apesar da não congruência com as análises de parcimônia tradicionalmente utilizadas, alguns padrões emergentes foram identificados: (i) gêneros, bem definidos, são recuperados como monofiléticos independente do método; (ii) métodos bayesianos apresentam menor resolução topológica, mas aparentam ter maior acurácia.

REFERÊNCIAS

- Assis, L. C. (2009). Cladistics phylogenetic systematics. *Cladistics*, 25, 528–544.
<https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2009.00261.x>
- Baron, M. G., Norman, D. B., & Barrett, P. M. (2017). A new hypothesis of dinosaur relationships and early dinosaur evolution. *Nature*, 543(7646), 501–506.
<https://doi.org/10.1038/nature21700>
- Brusca, R. C.; Moore, W.; Schuster, S. M. Invertebrados. 3ª Ed. Guanabara Koogan, 2018.
- Felsenstein, J. (2001). The troubled growth of statistical phylogenetics. *Systematic Biology*, 50(4), 465–467. <https://doi.org/10.1080/10635150119297>
- Garcete-Barrett, Bolívar R. (2002). La Taxonomía Del Género *Cephalastor* Soika (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae), Parte Ii. *Bol. Mus. Nac. Hist. Nat. Parag*, 14(12), 80–97.
- Garcete-Barrett, Bolívar Rafael, & Hermes, M. G. (2010). Two new species of *Cephalastor* Giordani Soika (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae), with a review of the phylogeny of the genus. *Journal of Natural History*, 44(25), 1609–1630.
<https://doi.org/10.1080/00222930903384774>
- Goloboff, P. A., Pittman, M., Pol, D., & Xu, X. (2019). Morphological data sets fit a common mechanism much more poorly than DNA sequences and call into question the Mk_v model. *Systematic Biology*, 68(3), 494–504. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syy077>
- Grandinete, Y. C., Hermes, M. G., & Noll, F. B. (2015). Systematics and phylogeny of the Neotropical *Pachymenes* de Saussure and *Santamenes* Giordani Soika (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae). *Systematic Entomology*, 40(2), 365–384.
<https://doi.org/10.1111/syen.12105>
- Hermes, M. G. (2010). A new eumenine wasp in the genus *Pseudodynerus* de Saussure (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae). *Zootaxa*, 68(2441), 63–68.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.2441.1.6>
- Hermes, M. G., & Carpenter, J. M. (2012). Are *Monobia* and *Montezumia* Monophyletic? A Cladistic Analysis of their Species Groups Based on Morphological Data (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae). *American Museum Novitates*, 3733(3733), 1–23.

<https://doi.org/10.1206/3733.2>

- Hermes, M. G., & De Oliveira, L. A. (2016). Morphological cladistic analysis resolves the generic limits of the Neotropical potter wasp genera *Minixi* Giordani Soika and *Pachyminixi* Giordani Soika (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae). *Invertebrate Systematics*, 30(3), 187–200. <https://doi.org/10.1071/IS15031>
- Hermes, M. G., & Melo, G. A. R. (2008). Revision and cladistic analysis of the eumenine wasp genus *Pseudodynerus* de Saussure (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae). *Systematic Entomology*, 33(2), 361–394. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3113.2008.00421.x>
- Jukes TH & Cantor CR (1969) Evolution of protein molecules. In Munro HN, editor, *Mammalian Protein Metabolism*, pp. 21-132, Academic Press, New York.
- Lanfear, R., Frandsen, P. B., Wright, A. M., Senfeld, T., & Calcott, B. (2017). Partitionfinder 2: New methods for selecting partitioned models of evolution for molecular and morphological phylogenetic analyses. *Molecular Biology and Evolution*, 34(3), 772–773. <https://doi.org/10.1093/molbev/msw260>
- Lee, M. S. Y., & Palci, A. (2015). Morphological phylogenetics in the genomic age. *Current Biology*, 25(19), R922–R929. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.07.009>
- Lewis, P. O. (2001). A likelihood approach to estimating phylogeny from discrete morphological character data. *Systematic Biology*, 50(6), 913–925. <https://doi.org/10.1080/106351501753462876>
- Lucena, D. A. A., Kimsey, L. S., & Almeida, E. A. B. (2019). Phylogenetic relationships and biogeography of the Ipsiura cuckoo wasps (Hymenoptera: Chrysididae). *Systematic Entomology*, 44(1), 192–210. <https://doi.org/10.1111/syen.12320>
- O’Reilly, J. E., Puttick, M. N., Parry, L., Tanner, A. R., Tarver, J. E., Fleming, J., Pisani, D., & Donoghue, P. C. J. (2016). Bayesian methods outperform parsimony but at the expense of precision in the estimation of phylogeny from discrete morphological data. *Biology Letters*, 12(6). <https://doi.org/10.1098/rsbl.2016.0081>
- O’Reilly, J. E., Puttick, M. N., Pisani, D., & Donoghue, P. C. J. (2018). Probabilistic methods surpass parsimony when assessing clade support in phylogenetic analyses of discrete morphological data. *Palaeontology*, 61(1), 105–118. <https://doi.org/10.1111/pala.12330>
- Oliveira, L. A. d., Inez, T. G., Ferreira, W. D., & Hermes, M. G. (2019). A phylogenetic investigation of the Neotropical genus *Alphamenes* van der Vecht, 1977 (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 63(1), 73–79. <https://doi.org/10.1016/j.rbe.2018.11.006>
- Pough, F. H.; Janis, C. M.; Heiser, J. B. *Vertebrate Life*. 9th Ed. Pearson, 2013.
- Puttick, M. N., O’Reilly, J. E., Tanner, A. R., Fleming, J. F., Clark, J., Holloway, L., Lozano-Fernandez, J., Parry, L. A., Tarver, J. E., Pisani, D., & Donoghue, P. C. J. (2017). Uncertain-tree: Discriminating among competing approaches to the phylogenetic

- analysis of phenotype data. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284(1846). <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.2290>
- Rambaut, A. (2016) FigTree. Computer software and documentation distributed by the author [WWW document]. URL <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/> [accessed on 30 October 2017].
- Rambaut, A., Drummond, A. J., Xie, D., Baele, G., & Suchard, M. A. (2018). Posterior summarization in Bayesian phylogenetics using Tracer 1.7. *Systematic Biology*, 67(5), 901–904. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syy032>
- Rambaut, A., Suchard, M.A., Xie, D. & Drummond, A.J. (2014) Tracer v1.6. Computer Software and Documentation Distributed by the Authors [WWW document]. URL <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/tracer/> [accessed on 30 October 2017].
- Ronquist, F., Teslenko, M., Van Der Mark, P., Ayres, D. L., Darling, A., Höhna, S., Larget, B., Liu, L., Suchard, M. A., & Huelsenbeck, J. P. (2012). Mrbayes 3.2: Efficient bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic Biology*, 61(3), 539–542. <https://doi.org/10.1093/sysbio/sys029>
- Rosa, B. B., Melo, G. A. R., & Barbeitos, M. S. (2019). Homoplasy-Based Partitioning Outperforms Alternatives in Bayesian Analysis of Discrete Morphological Data. *Systematic Biology*, 68(4), 657–671. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syz001>
- Scotland, R. W., Olmstead, R. G., & Bennett, J. R. (2003). Phylogeny Reconstruction: The Role of Morphology. *Systematic Biology*, 52(4), 539–548. <https://doi.org/10.1080/10635150390223613>
- Tarasov, S. (2020). The Invariant Nature of a Morphological Character and Character State: Insights from Gene Regulatory Networks. *Systematic Biology*, 69(2), 392–400. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syz050>
- Tarasov, S., Mikó, I., Yoder, M. J., & Uyeda, J. C. (2019). PARAMO: A Pipeline for Reconstructing Ancestral Anatomies Using Ontologies and Stochastic Mapping. *Insect Systematics and Diversity*, 3(6). <https://doi.org/10.1093/isd/ixz009>
- The Editors. (2016). Editorial. *Cladistics*. 2, 12148.
- Wheeler, W. C. (2012). Systematics: A Course of Lectures. In *Systematics: A Course of Lectures*. <https://doi.org/10.1002/9781118301081>
- Wright, A. M. (2019). A Systematist’s Guide to Estimating Bayesian Phylogenies From Morphological Data. *Insect Systematics and Diversity*, 3(3). <https://doi.org/10.1093/isd/ixz006>
- Wright, A. M., & Hillis, D. M. (2014). Bayesian Analysis Using a Simple Likelihood Model Outperforms Parsimony for Estimation of Phylogeny from Discrete Morphological Data. *PLoS ONE*, 9(10). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0109210>
- Wright, A. M., Lloyd, G. T., & Hillis, D. M. (2016). Modeling character change heterogeneity

in phylogenetic analyses of morphology through the use of priors. *Systematic Biology*, 65(4), 602–611. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syv122>

Xu, X., You, H., Du, K., & Han, F. (2011). An Archaeopteryx-like theropod from China and the origin of Avialae. *Nature*, 475(7357), 465–470. <https://doi.org/10.1038/nature10288>

ANEXOS

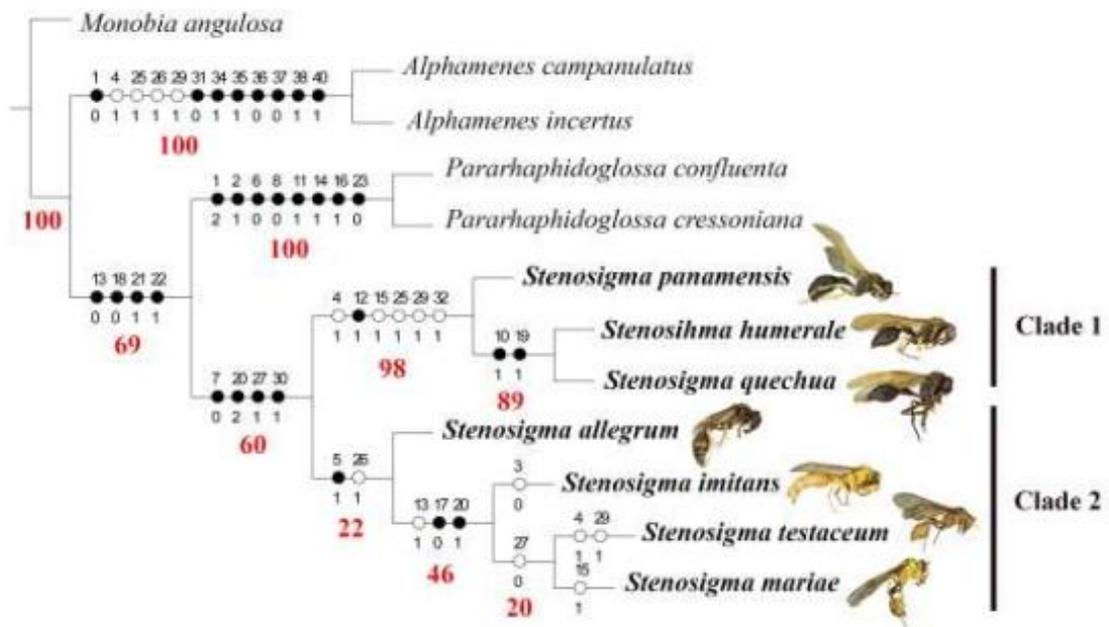
Anexo 1

Matriz de dados morfológicos utilizada como referência para as análises realizadas para o grupo de estudo *Stenosigma* Giordani Soika (dados não publicados: Ferreira & Hermes, *no prelo*).

Character:	0000000001	1111111112	2222222223	3333333334
Taxon:	1234567890	1234567890	1234567890	1234567890
<i>Monobia angulosa</i>	1000011100	0010001100	0010000000	1110011000
<i>Alphamenes campanulatus</i>	0011011110	0010001100	0010110110	0011100111
<i>Alphamenes incertus</i>	0011011110	0010001100	0010110110	0011100111
<i>Pararhaphidoglossa confluenta</i>	2110001010	1001011000	110-000100	1000011000
<i>Pararhaphidoglossa cressoniana</i>	2110001010	1001011000	110-000100	1000011000
<i>Stenosigma testaceum</i>	1011110110	0010000001	1111010011	1000011000
<i>Stenosigma imitans</i>	1000110110	0010000001	1111011001	1000011000
<i>Stenosigma mariae</i>	10101101?0	0010100001	1111010001	100????????
<i>Stenosigma allegrum</i>	1010110110	0000001002	1111011001	1000011010
<i>Stenosigma humerale</i>	1011010111	0100101012	1111101011	1110011010
<i>Stenosigma quechua</i>	10110101?1	0100101012	1111101011	111????????
<i>Stenosigma panamensis</i>	1011010110	0100101002	1111101011	1110011010

Anexo 2

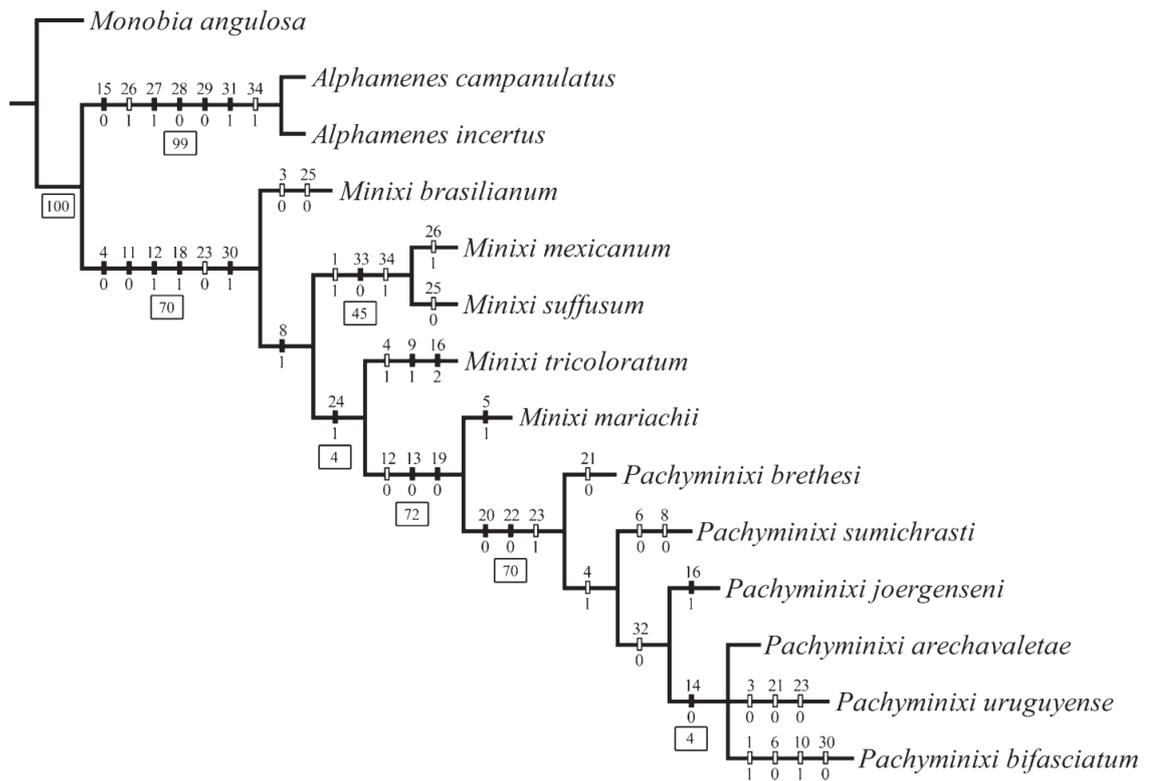
Árvore mais parcimoniosa obtida a partir de pesagem igual de caracteres, com comprimento (L) = 57; índice de consistência = 73; índice de consistência = 83. Círculos pretos correspondem a transformações únicas (sinapomorfias) e círculos brancos correspondem a homoplasias. Valores de suporte (calculados por reamostragem simétrica) estão representados acima dos ramos (valores GC). Apenas mudanças não ambíguas são mostradas. (dados não publicados: Ferreira & Hermes *no prelo*).



Anexo 3

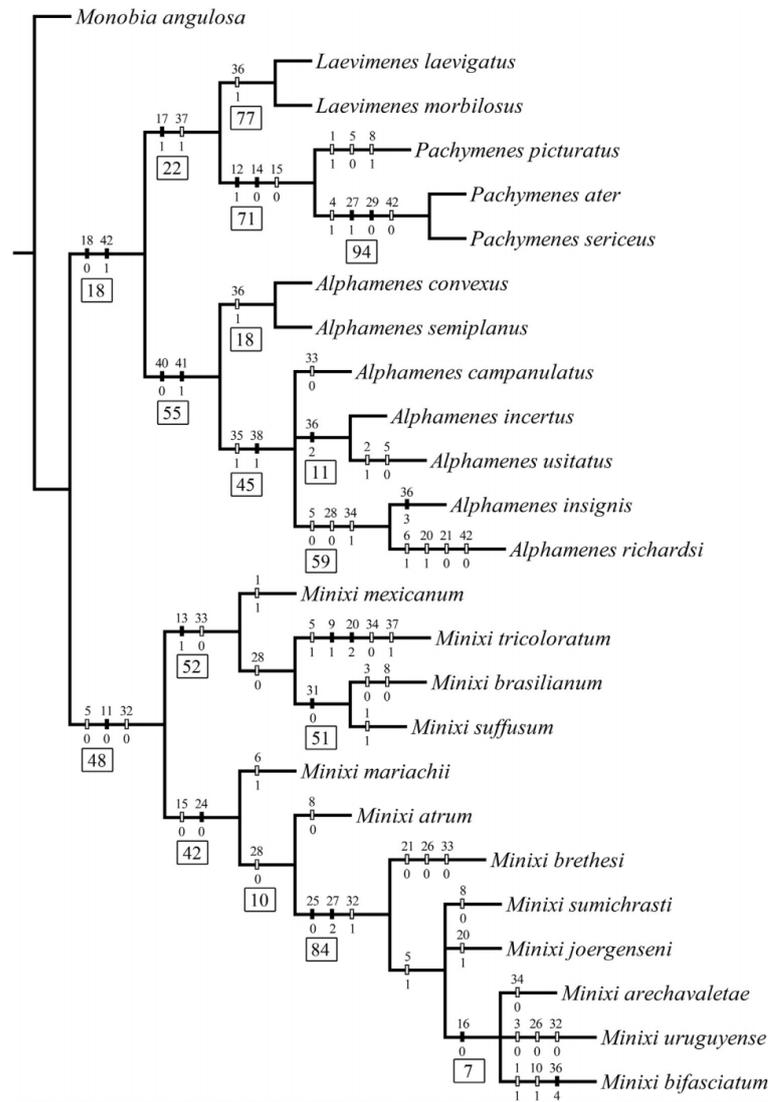
Árvores filogenéticas baseadas em parcimônia compiladas dos trabalhos originais.

Figura 1. Árvore obtida por parcimônia, com pesagem implícita dos caracteres, para espécies do gênero *Minixi* e táxons relacionados.



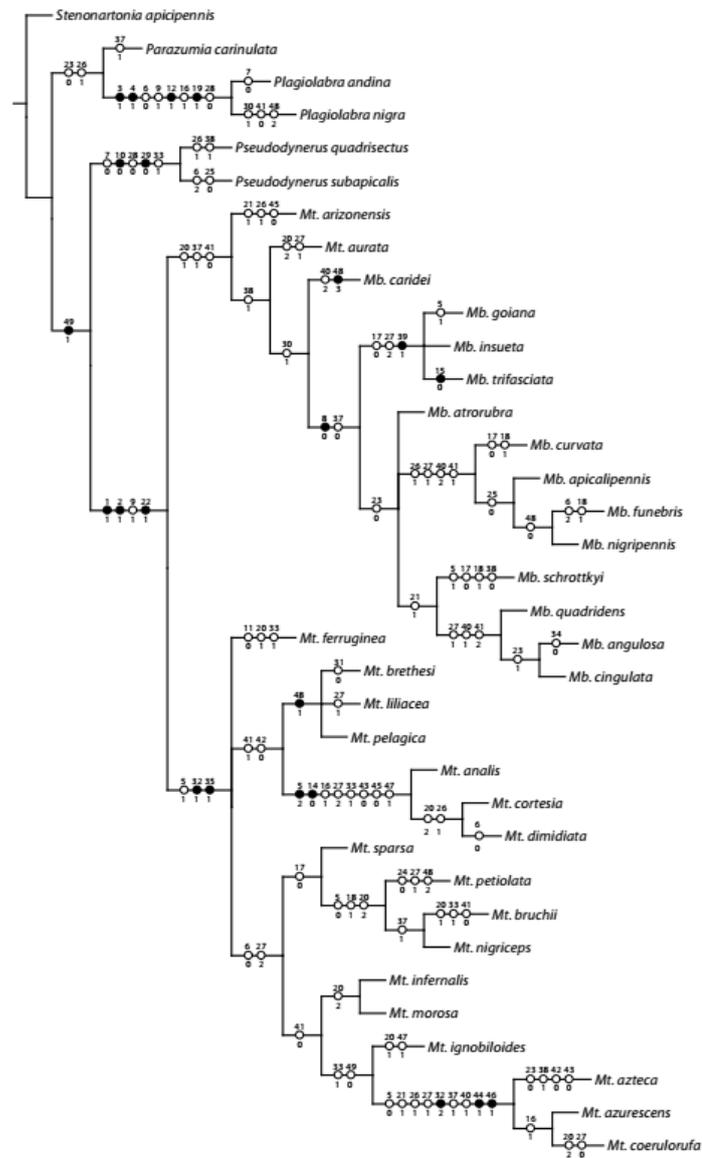
Fonte: Hermes & Oliveira (2016).

Figura 2. Árvore obtida por parcimônia, com pesagem implícita dos caracteres, para espécies do gênero *Alphamenes* e táxons relacionados.



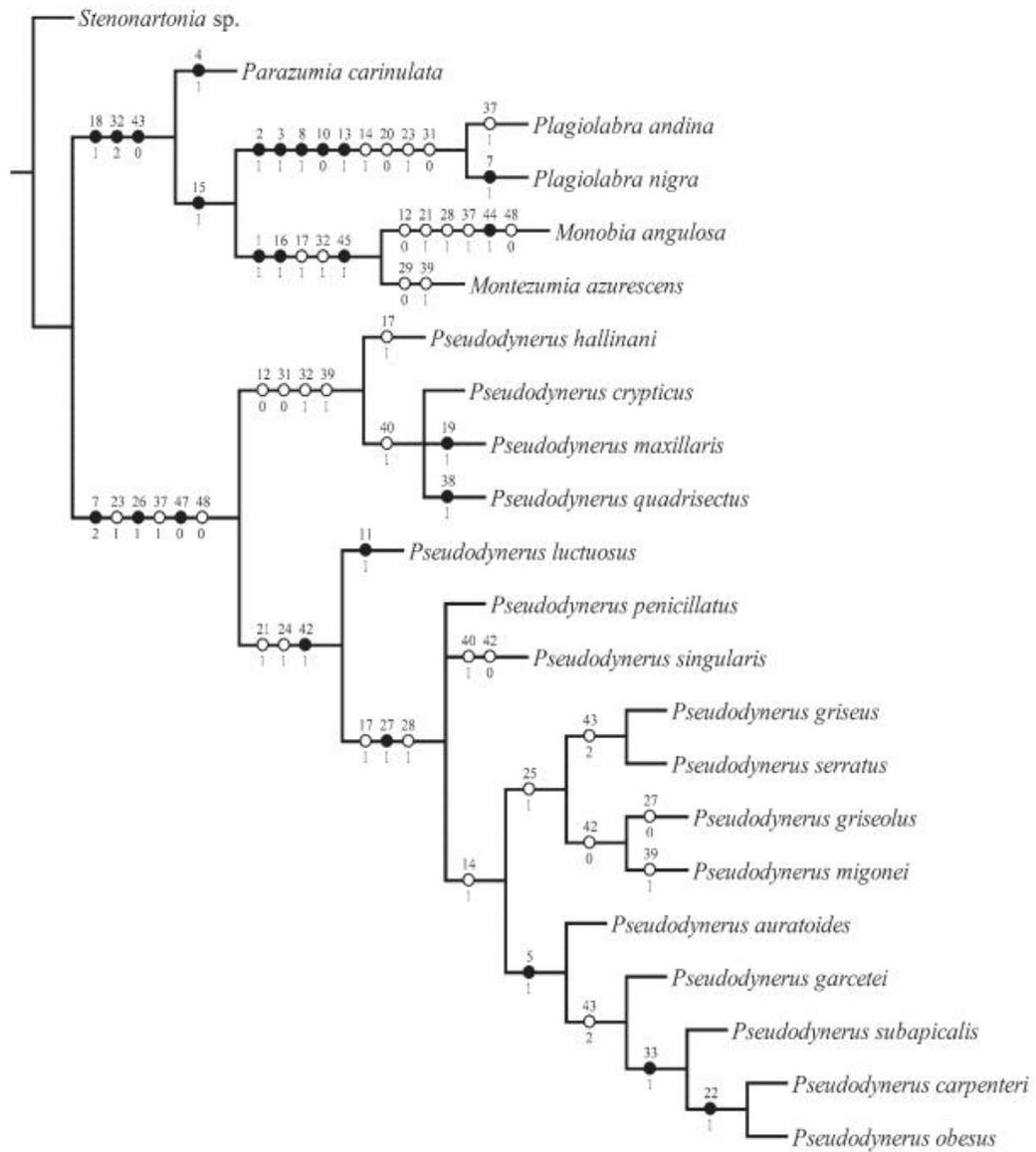
Fonte: Oliveira et al. (2019).

Figura 3. Árvore obtida por parcimônia, com pesagem implícita dos caracteres, para espécies dos gêneros *Monobia* e *Montezumia* e táxons relacionados.



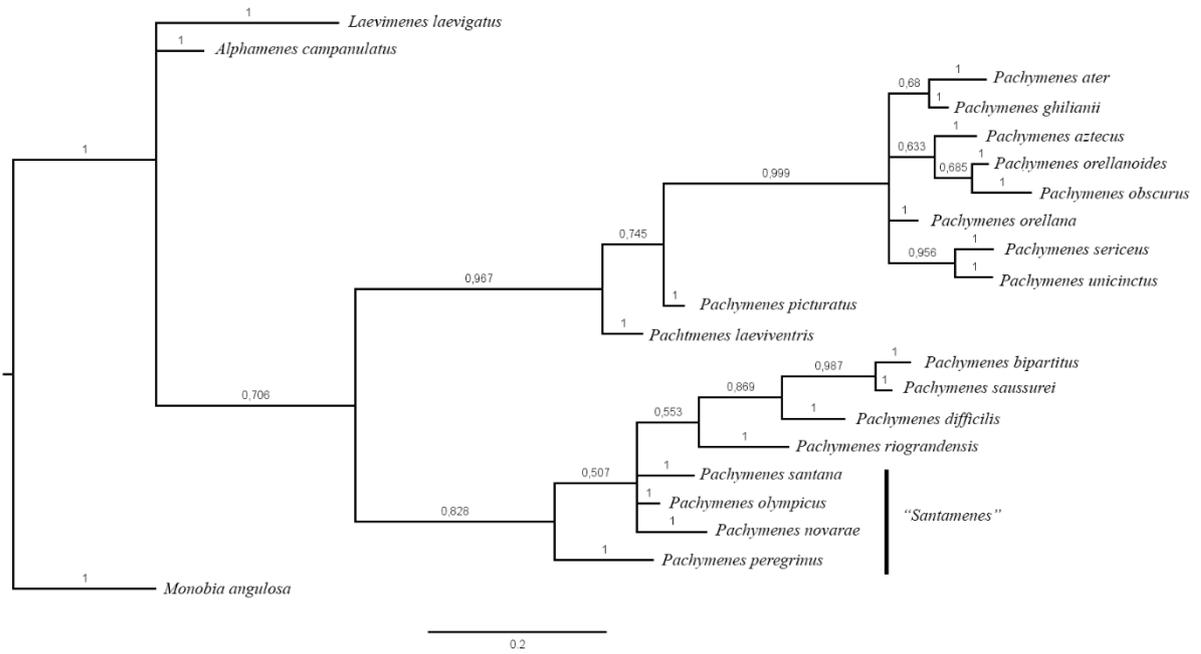
Fonte: Hermes & Carpenter (2012).

Figura 4. Árvore obtida por parcimônia, com pesagem igual dos caracteres, para espécies do gênero *Pseudodynerus* e táxons relacionados.



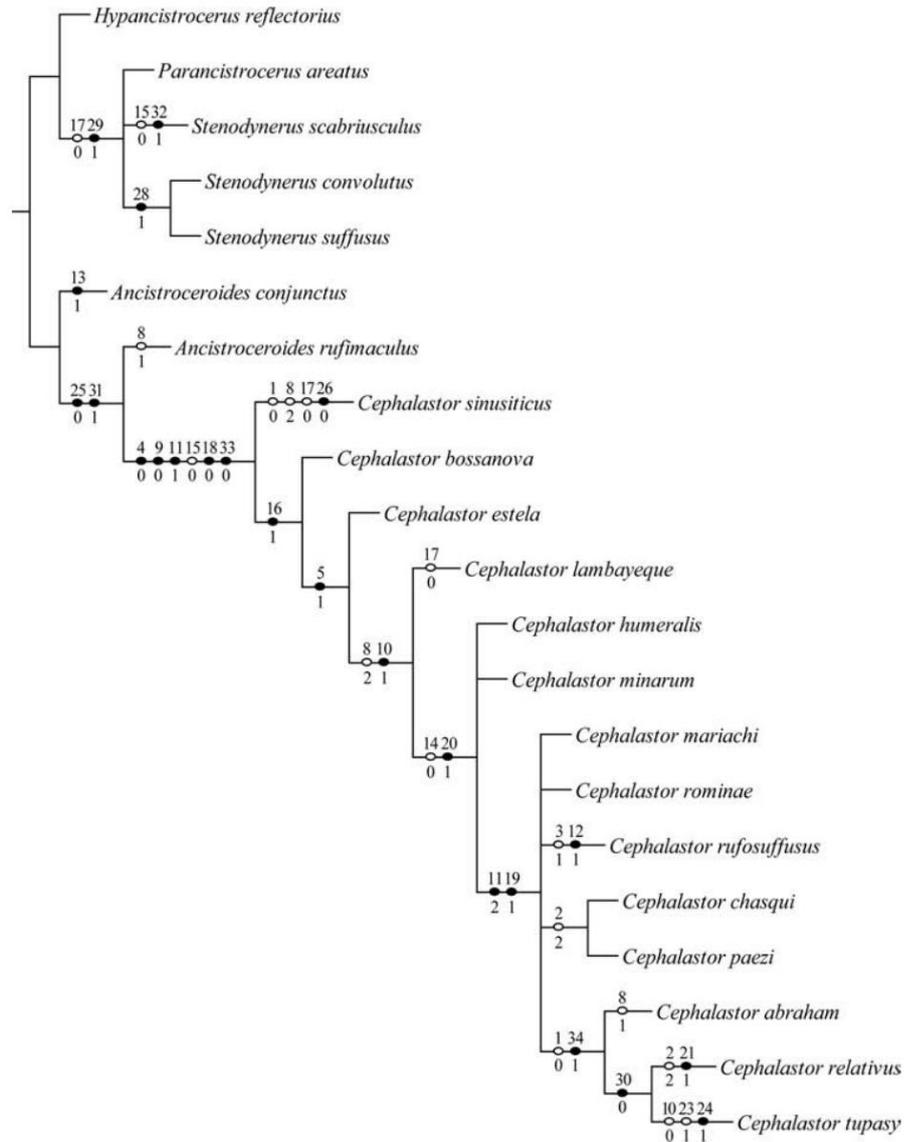
Fonte: Hermes (2010).

Figura 5. Árvore obtida por parcimônia, com pesagem implícita dos caracteres, para espécies do gênero *Pachymenes* e táxons relacionados.



Fonte: Grandinete et al. (2015).

Figura 6. Árvore obtida por parcimônia, com pesagem igual dos caracteres, para espécies do gênero *Cephalastor* e táxons relacionados.



Fonte: Garcette-Barrete & Hermes (2010).