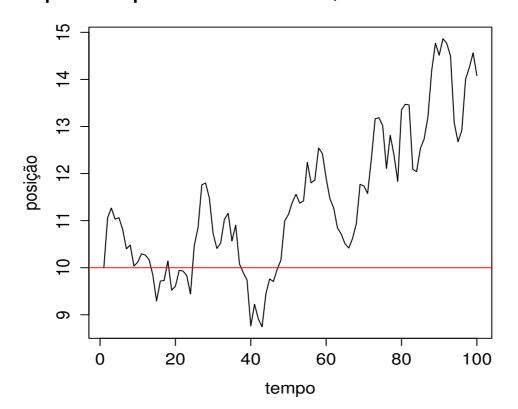
#### Agora vamos:

- Descrever alguns modelos de métodos comparativos.
- Explorar as funções de likelihood e as suas superfícies.

#### **Brownian Motion (BM)**

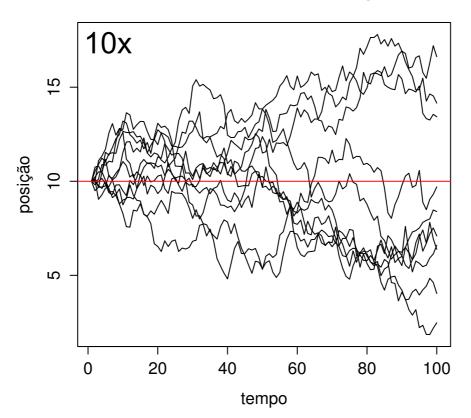
- Descreve a evolução de características contínuas.
- Apresenta dois parâmetros:
  - a) 'rate'
  - b) 'root value' ou 'mean'
- É um dos modelos mais simples e base para muitos PCMs para características contínuas.

O modelo **BM** é conhecido como o "andar do bêbado". O próximo passo pode aumentar, diminuir ou não mudar.





Em média o valor não muda ao longo do tempo. Mas a variância aumenta em função do tempo.





Mudança do valor (em cada ramo) pode ser descrita como:

$$dX_{(t)} = \sigma dB_{(t)}$$

Mudança do valor (em cada ramo) pode ser descrita como:

$$dX_{(t)} = \sigma dB_{(t)}$$

Desvio padrão regula o processo. É a taxa do modelo BM.

Retirado de uma distribuição normal com média 0.



$$dX_{(t)} = \sigma dB_{(t)}$$

$$\sigma = 0.02$$

$$\sigma = 0.1$$

$$\sigma = 0.1$$

$$\sigma = 0.1$$

Filogenia simulada.

Vamos usar o BM para simular um fenótipo evoluindo de acordo com essa árvore.

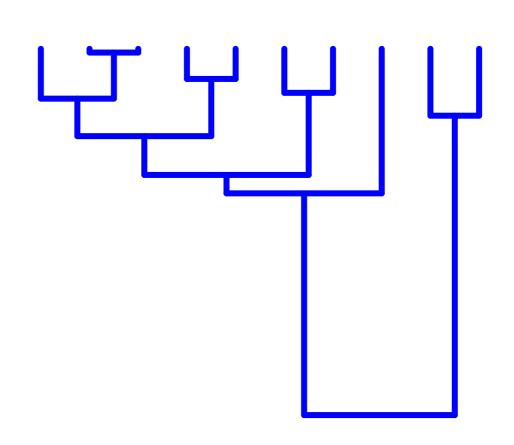


Figura com o processo BM na filogenia.

$$\mu = 0$$

$$\sigma = 0.02$$

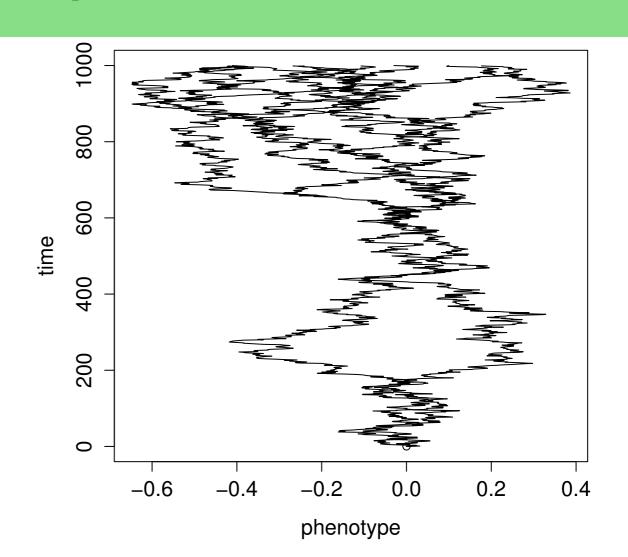
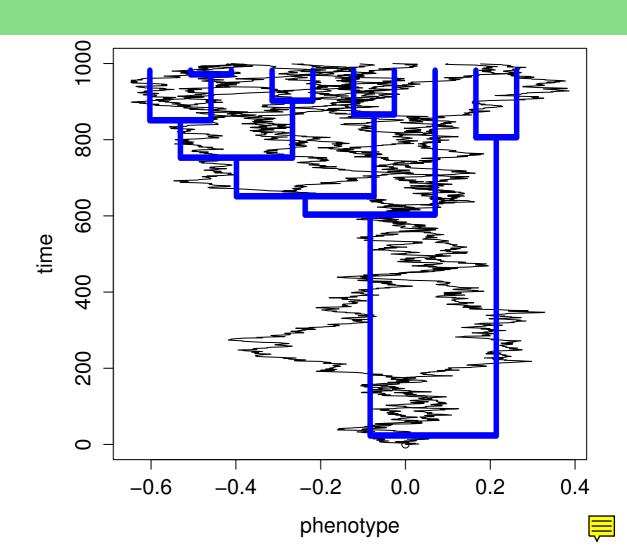
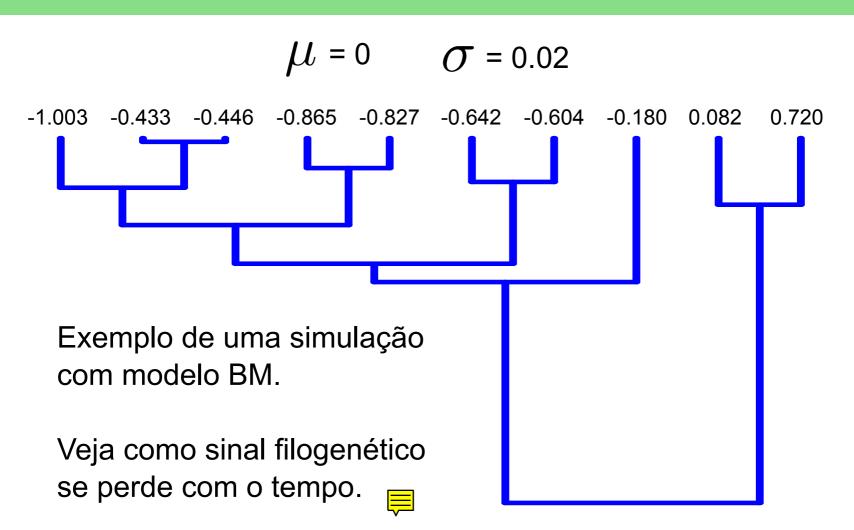


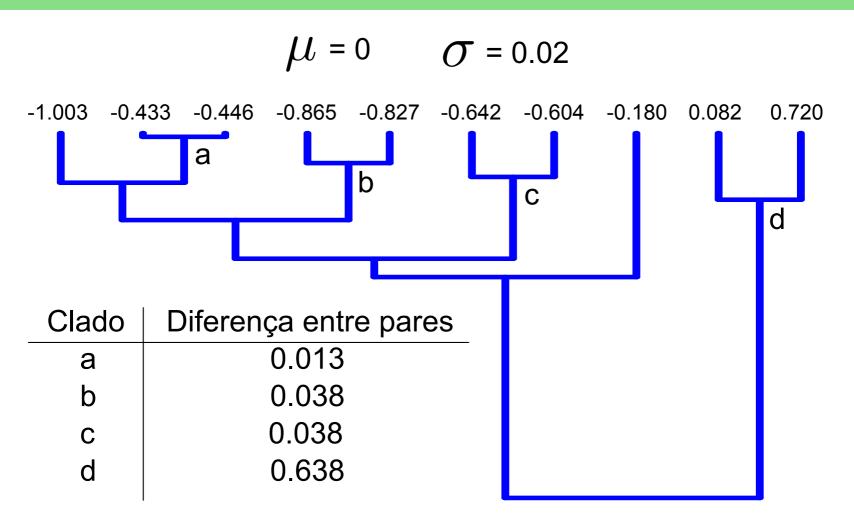
Figura com o processo BM na filogenia.

$$\mu = 0$$

$$\sigma = 0.02$$







Função de verossimilhança do modelo BM

$$\log P(y|\mu, \sigma^2, \mathbf{V}) = -0.5(y - \mu \mathbf{1})^T \mathbf{V}^{-1}(y - \mu \mathbf{1})$$
$$-\log \left(\sqrt{(2\pi)^{n \det(\mathbf{V})}}\right)$$

onde:

$$\mathbf{V} = \sigma^2 \mathbf{C}$$

 ${\mathcal Y}$  dados das espécies (tips).

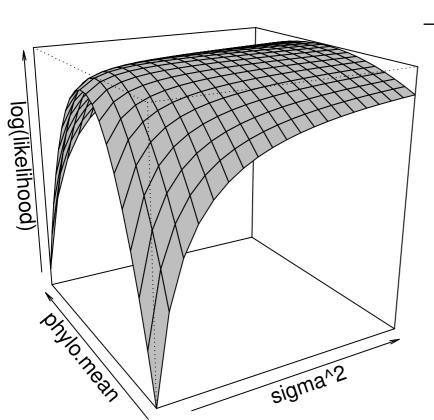
 $\mu_{\rm a}$  valor para a raíz (root).

 $\sigma^2$  taxa do modelo (desvio padrão).

C matrix de variância-covariância da filogenia.

 $oldsymbol{1}$  vetor de '1' com comprimento igual a y .

log 
$$P(y|\mu, \sigma^2, \mathbf{V}) = -0.5(y - \mu \mathbf{1})^T \mathbf{V}^{-1}(y - \mu \mathbf{1})$$



 $-\log\left(\sqrt{(2\pi)^{n\det(\mathbf{V})}}\right)$ 

Superfície de verossimilhança se assemelha à distribuição normal.



#### **Ornstein-Uhlenbeck (OU)**

- Introduz a noção de um *ótimo* para uma característica.
- O valor do ótimo é dado pelo parâmetro heta .
- O modelo **OU** é uma extenção do modelo **BM**.
- Diferente do modelo BM, OU introduz uma noção mecanistica de macroevolução. Agora as características evoluem em função da seleção que puxa os valores para próximo do valor ótimo.



# Brownian Motion (BM) $dX_{(t)} = \sigma dB_{(t)}$

Ornstein-Uhlenbeck (OU)  $dX_{(t)} = \alpha(\theta - X_{(t)})dt + \sigma dB_{(t)}$ 

#### **Brownian Motion (BM)**

$$dX_{(t)} = \sigma dB_{(t)}$$

#### Ornstein-Uhlenbeck (OU)

$$dX_{(t)} = \alpha(\theta - X_{(t)})dt + \sigma dB_{(t)}$$

Este termo adicional representa o efeito de atração para o valor de ótimo.

# Ornstein-Uhlenbeck (OU)

$$dX_{(t)} = \alpha(\theta - X_{(t)})dt + \sigma dB_{(t)}$$

onde:

"força" da seleção para o ótimo.

valor do ótimo.

 $X_{(t)}$  valor da característica no tempo ( $\it t$ ).

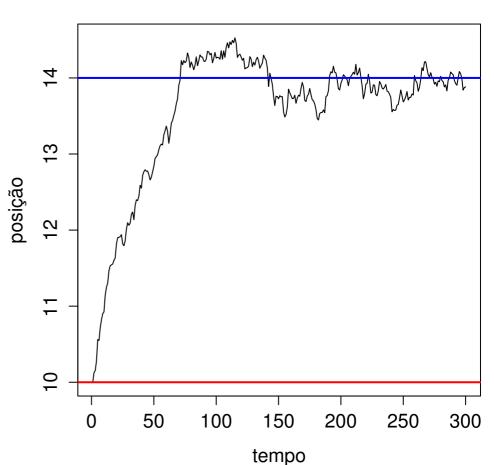
 $\sigma dB_{(t)}$  processo de Brownian motion.

lpha = força de seleção

$$\sigma^2$$
 = taxa de BM

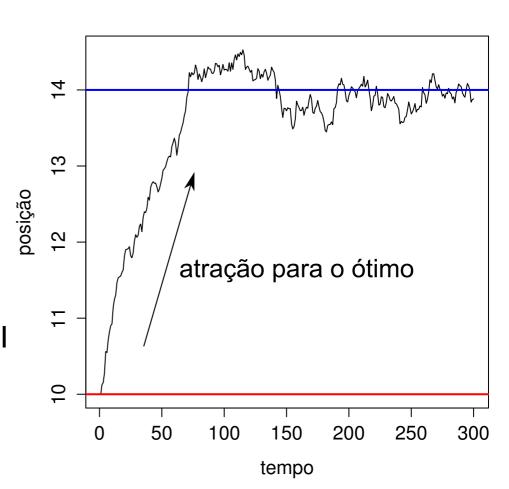
 $\theta$  = valor ótimo

$$X_{(t=0)}$$
 = valor inicial

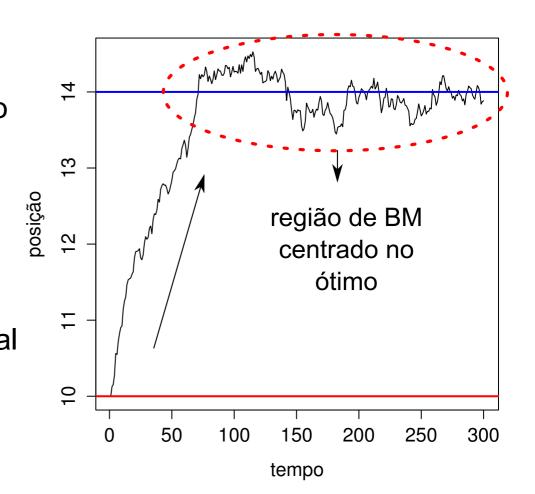




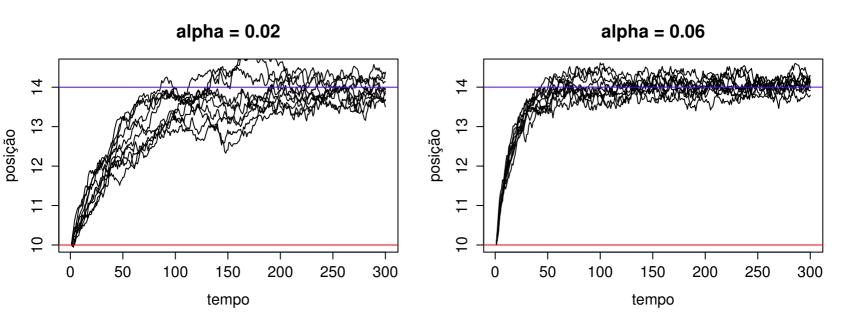
$$\alpha$$
 = força de seleção  $\sigma^2$  = taxa de BM  $\theta$  = valor ótimo  $X_{(t=0)}$  = valor inicial



$$\alpha$$
 = força de seleção  $\sigma^2$  = taxa de BM  $\theta$  = valor ótimo  $T_{t=0}$  = valor inicial

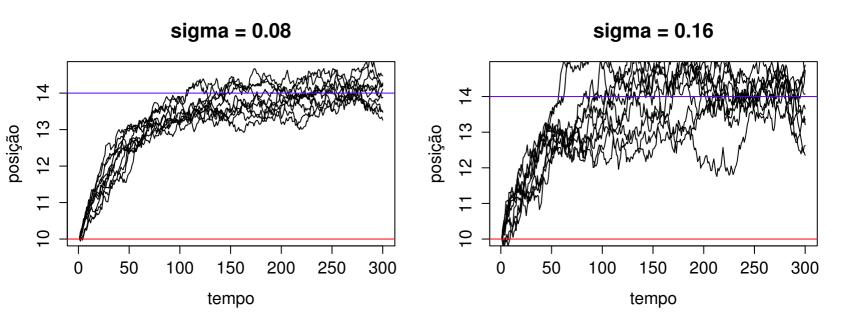


Valores maiores de  $\alpha$  fazem com que o processo chegue no ótimo mais rapidamente.

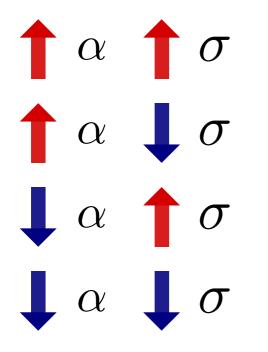


Valores maiores de  $\sigma$  inflam a variância da parte BM que faz parte do modelo OU.

A variância do trajeto é limitada pelo  $\alpha$ , pois a força de seleção é impede o desvio do valor ótimo.



Dois parâmetros controlam a variância do processo em relação ao valor ótimo. Diferentes combinações podem mostrar padrões semelhantes:



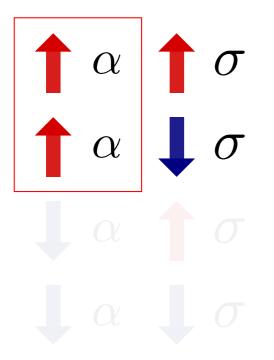
Baixa variância no ótimo.

Baixa variância no ótimo.

Alta variância no ótimo.

Baixa variância no ótimo.

Podemos diferenciar entre estes diferentes cenários?



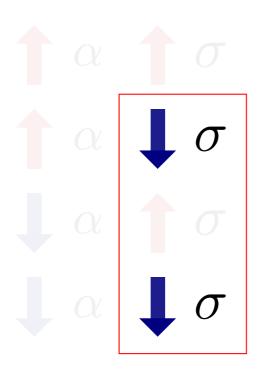
Altos valores de  $\alpha$  erodem o sinal filogenético, pois a atração para o valor de ótimo produz forte convergências.

**Alta** variância no ótimo.

**Baixa** variância no ótimo.



Podemos diferenciar entre estes diferentes cenários?



Baixa variância no ótimo.

Baixa variância no ótimo.

Baixa taxa  $(\sigma^2)$  produz menor variância mas não erode o sinal filogenético.

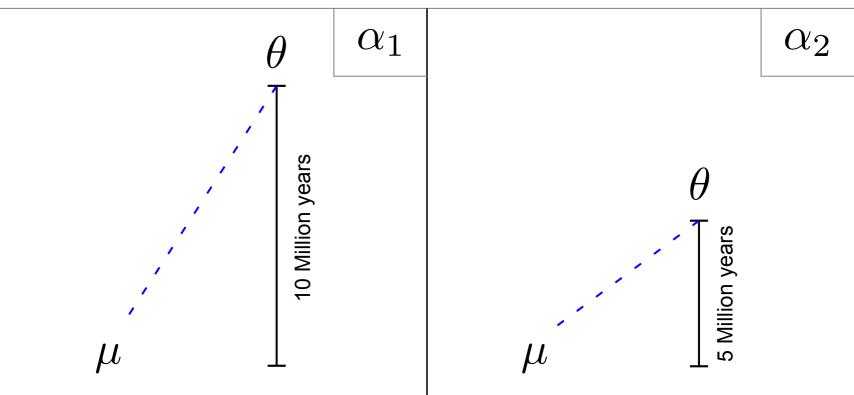
Baixa variância no ótimo.



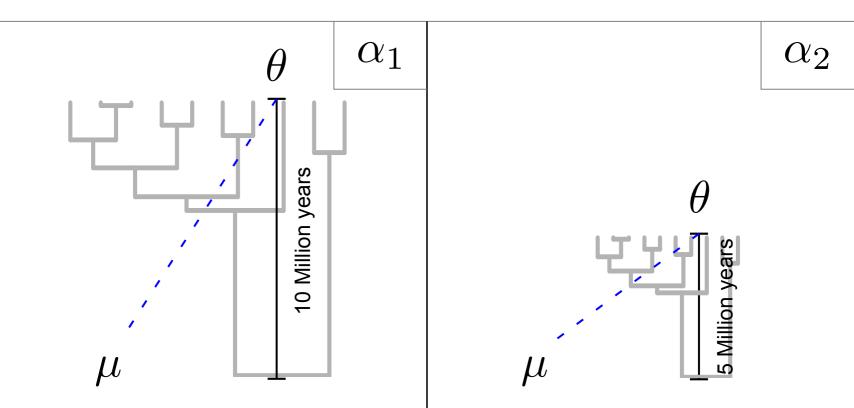
It is important to note, however, that although the OU model is frequently described and interpreted as a model of 'stabilizing selection', this is inaccurate and misleading. As formulated by Hansen (1997), a trait has a primary optimum that is the mean of individual species optima for that trait. Under this formulation,  $\alpha$  can be considered as the strength of the pull towards a central trait value (the primary optimum; Hansen, 2012). However, this is not an estimate of stabilizing selection in the population genetics sense, where it is a measure of selection within a population towards a fitness optimum on an adaptive landscape (Lande, 1976). This is a qualitatively different process to trait evolution among species which is more akin to a trait tracking movement of the adaptive optima itself.

Cooper et al., 2015 - Biol J Linn Soc

$$\alpha_1 < \alpha_2$$



$$\alpha_1 < \alpha_2$$



O valor de alpha estimado depende da altura da arvore filogenética.

Muitas vezes é pouco informativo interpretar o valor absoluto da estimativa de alpha. Temos, portanto, que usar uma quantidade relativa.

Para tal usamos o "phylogenetic half-life" (Hansen, 1997):

$$t_{\frac{1}{2}} = \frac{\ln(2)}{\alpha}$$

 $t_{\frac{1}{2}}$  tempo que leva uma linhagem para evoluir até metade do caminho até o valor ótimo.

Agora vamos explorar o modelo BM e OU no



Próximo passo será o tão esperado método de MCMC!!

