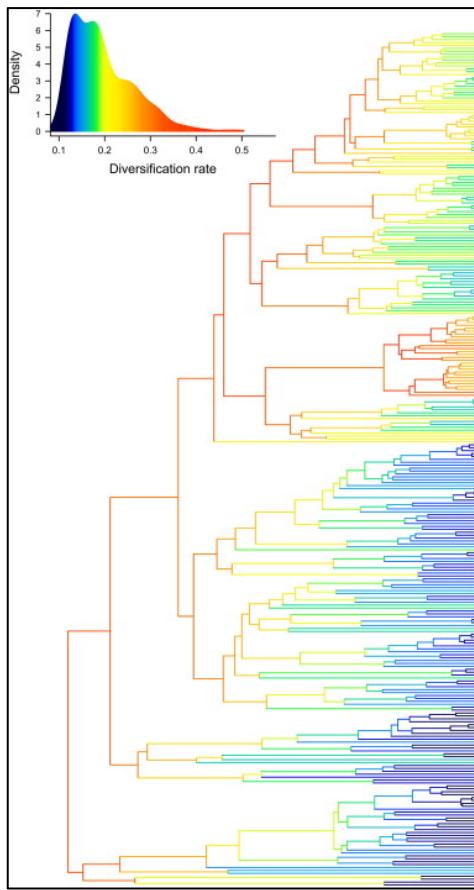


# DIVERSIFICACIÓN

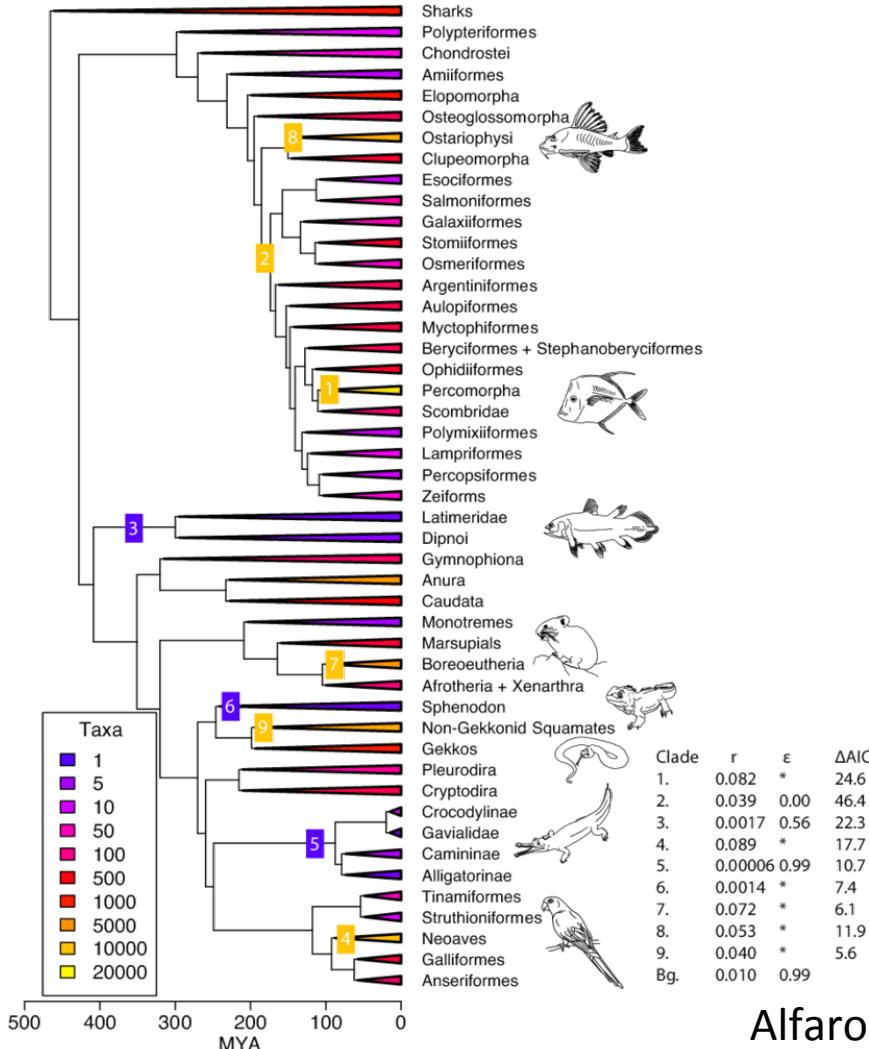


**Julián Aguirre-Santoro**

Instituto de Ciencias Naturales  
Universidad Nacional de Colombia  
Oficina 304

# ¿Qué tipo de preguntas aborda el estudio de la diversificación?

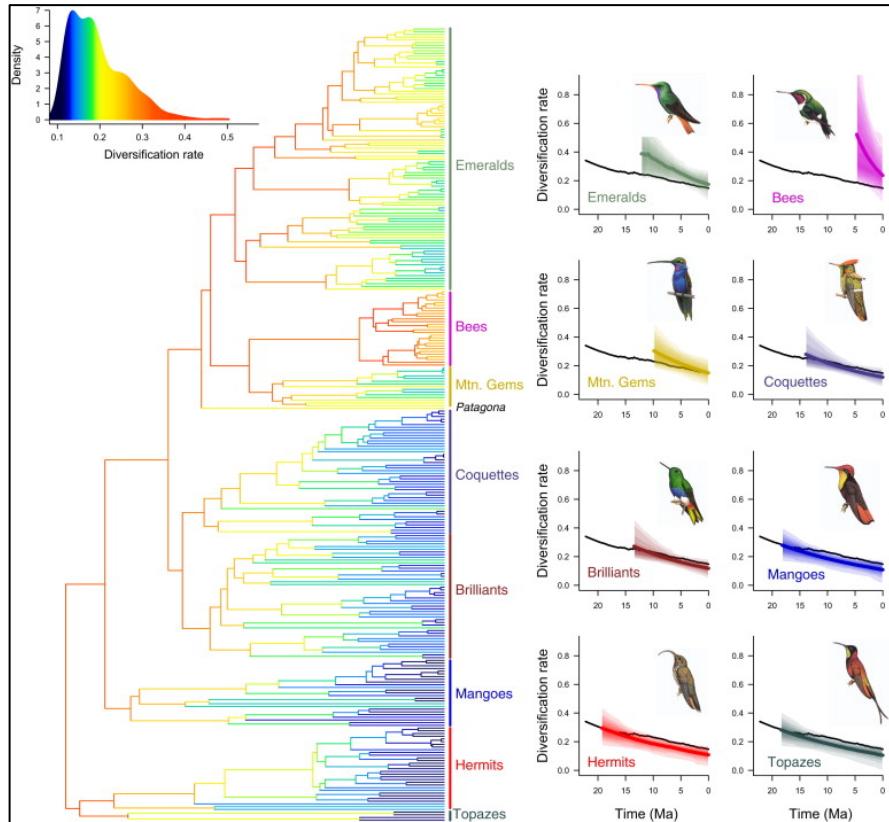
## 1. ¿Por qué la riqueza de especies varía entre grupos?



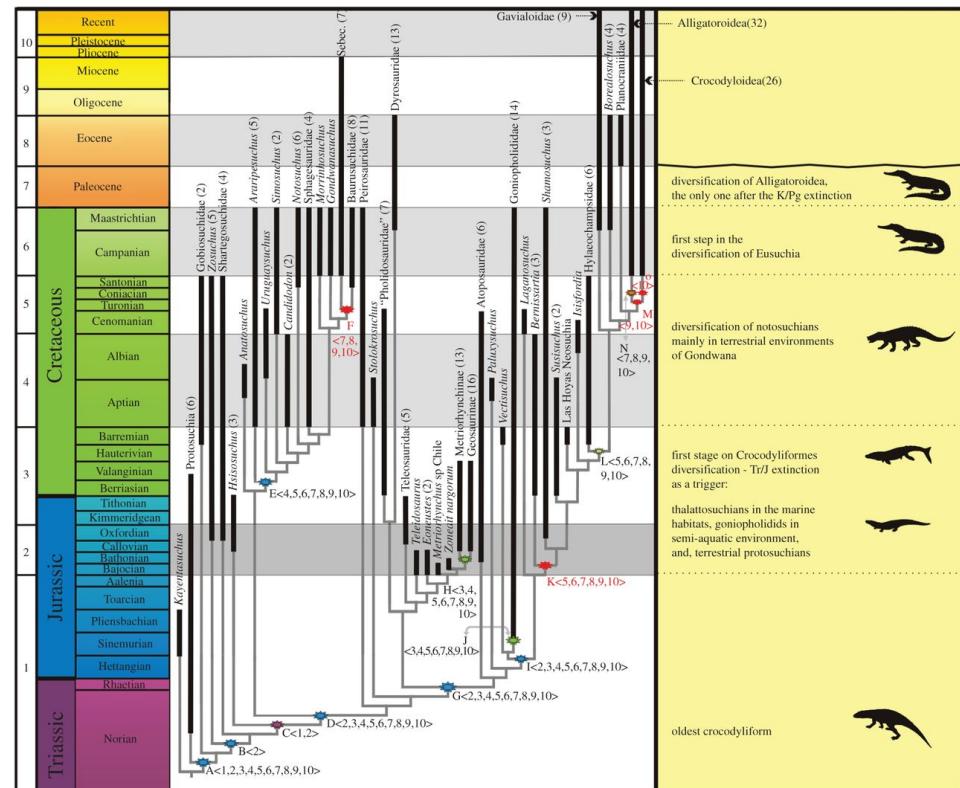
Alfaro et al 2009

# ¿Qué tipo de preguntas aborda el estudio de la diversificación?

2. ¿Cuáles son las tasas de especiación y extinción en un árbol o clado? ¿Por qué unos diversifican más rápido que otros? ¿Existen cambios a través del tiempo?



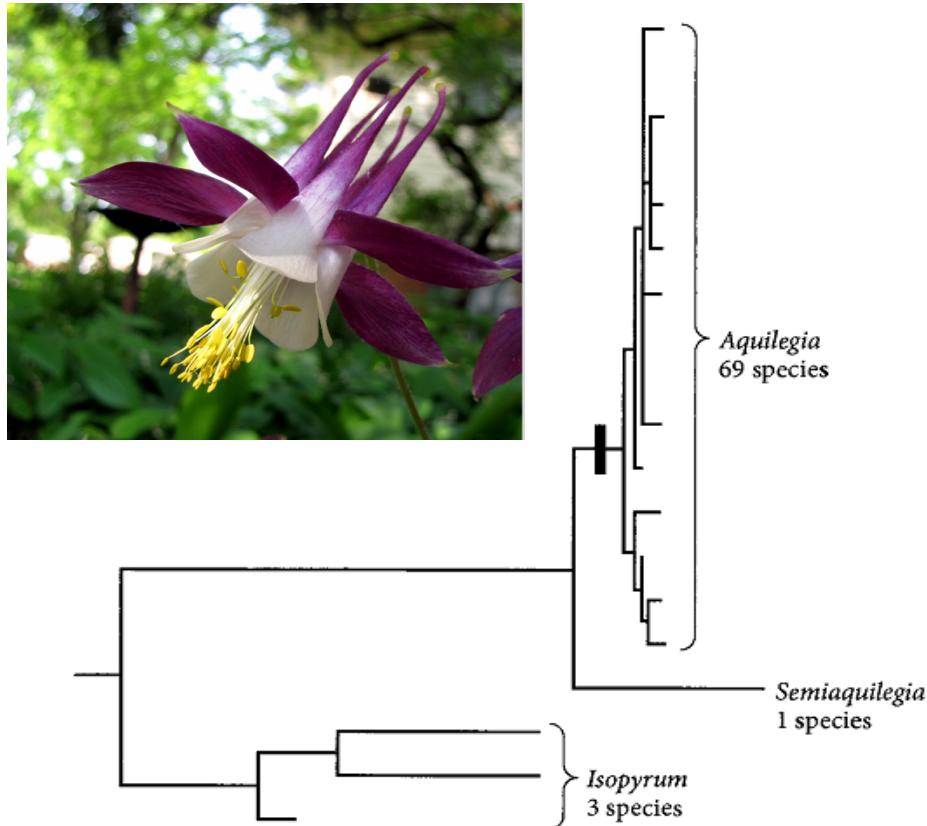
McGuire et al 2014



Bronzati et al 2014

# ¿Qué tipo de preguntas aborda el estudio de la diversificación?

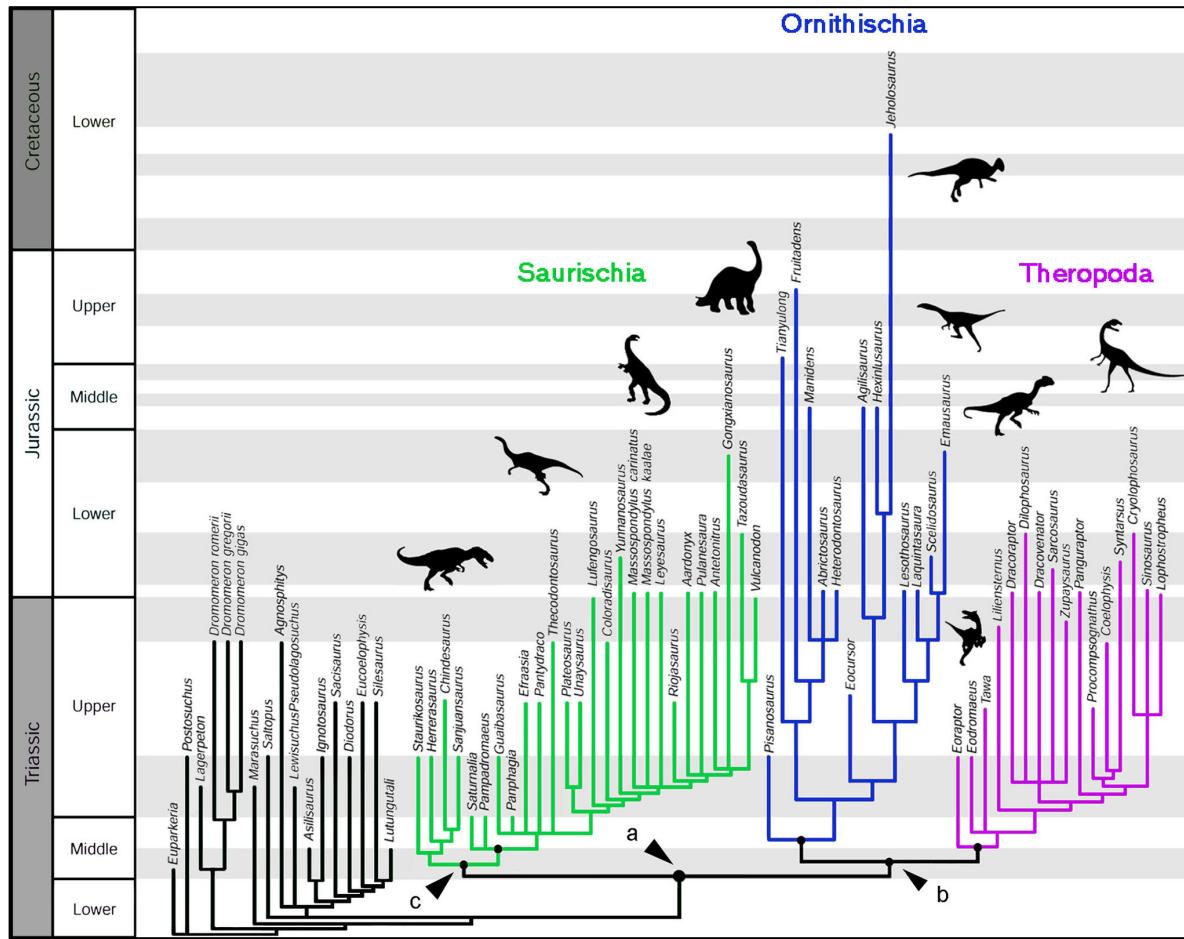
1. ¿Existen caracteres (o otros atributos) que afectan la diversificación de los linajes?



Hodges 1997

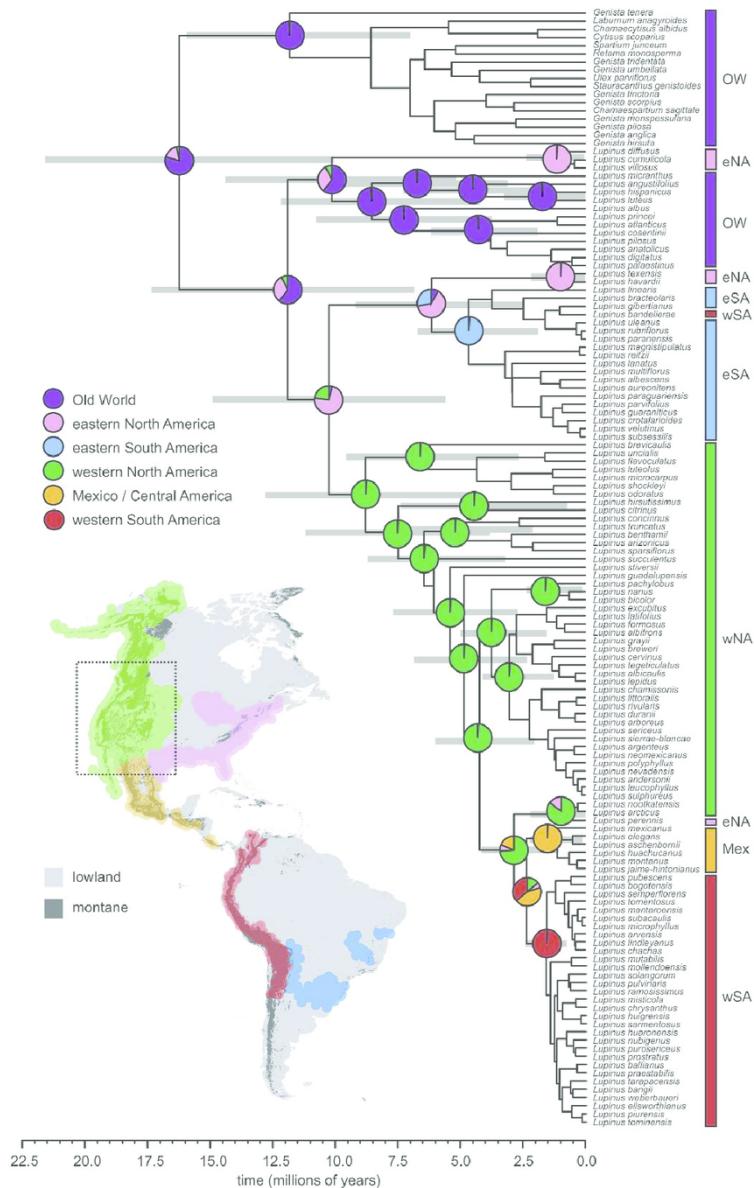
# ¿Qué tipo de preguntas aborda el estudio de la diversificación?

¡Las respuestas están en los árboles calibrados!



- Tiempo
- Longitud de las ramas
- # de especies por linaje

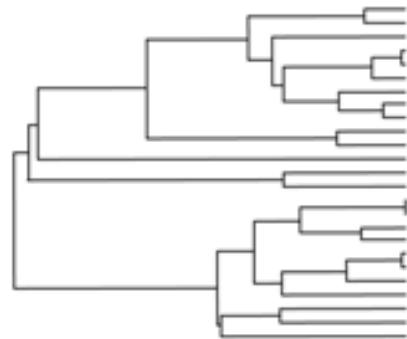
# ¿Qué tipo de preguntas aborda el estudio de la diversificación?



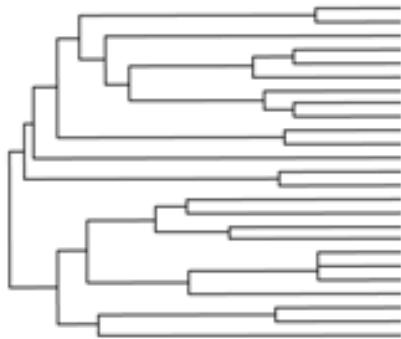
- Tiempo
- Longitud de las ramas
- # de especies por linaje

# GRÁFICAS DE LINAJES A TRAVÉS DEL TIEMPO

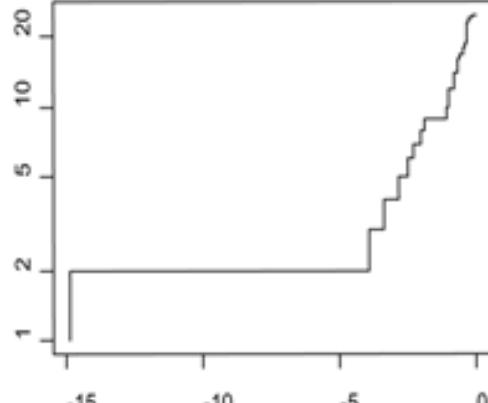
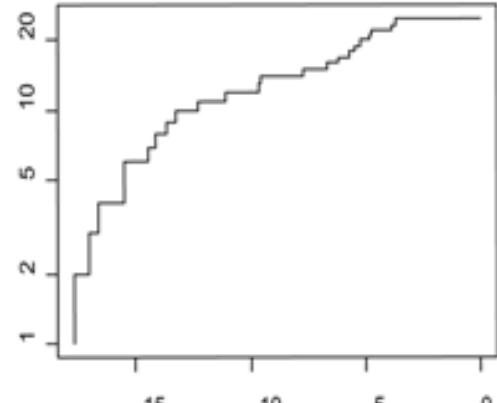
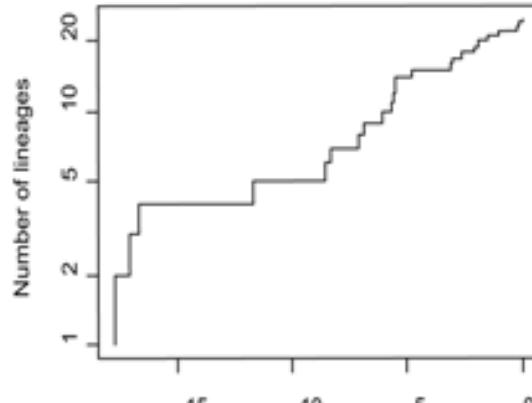
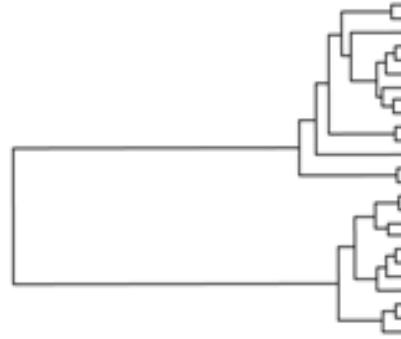
A.



B.



C.



# MODELOS DE DIVERSIFICACIÓN

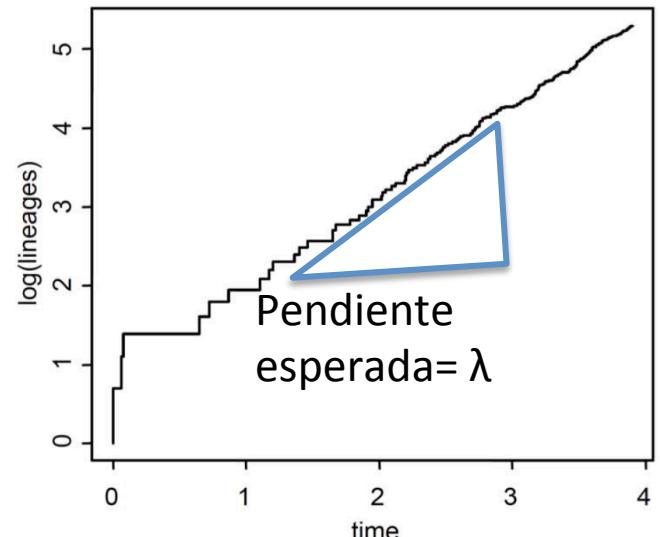
- Función matemática que describe un proceso y permite hacer predicciones
- Parámetros:
  - Tasas de especiación ( $\lambda$ )
  - Tasas de extinción ( $\mu$ )
  - Tasa neta de diversificación ( $r = \lambda - \mu$ )
  - Tasa relativa de extinción ( $\mu/\lambda$ )
  - Tiempo (longitud de ramas\*)
- Supuestos y propiedades

# MODELOS DE DIVERSIFICACIÓN

## Modelos generales (de tasas constantes):

- Modelo Yule (solo nacimiento “*pure-birth*”):
  - Crecimiento linear
  - Riqueza crece de manera exponencial  $N(t)=N(0)e^{\lambda t}$
  - Parámetros: lambda ( $\lambda$ )
  - Supuestos:
    - No hay extinción
    - La especiación es constante

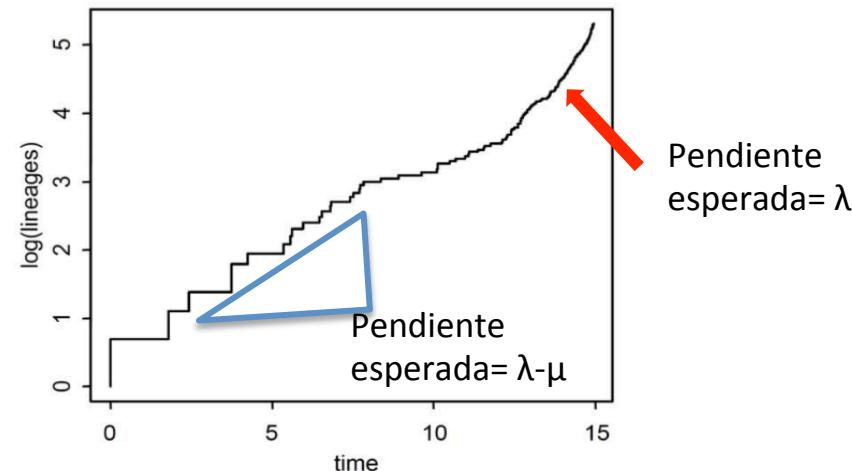
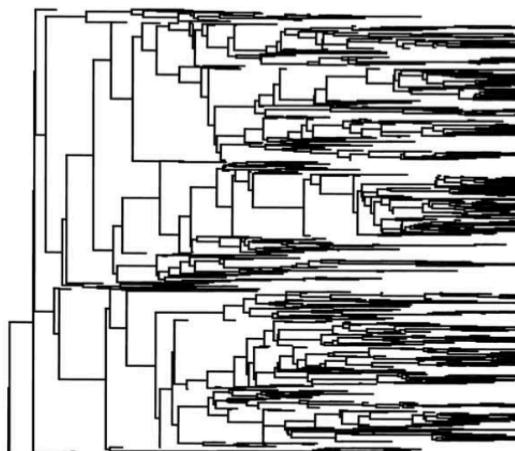
$$\text{Verosimilitud} = P(t_i) = e^{-\lambda t_i}$$



# MODELOS DE DIVERSIFICACIÓN

## Modelos generales (de tasas constantes):

- Modelo nacimiento-muerte (“*birth-death*”):
  - Crecimiento no linear
  - Riqueza crece de manera exponencial  $N(t)=N(0)e^{\lambda(b-\mu)t}$
  - Parámetros: lambda ( $\lambda$ ), mu ( $\mu$ ) -> estimados como  $\lambda-\mu$  y  $\mu/\lambda$
  - Supuestos:
    - Especiación y extinción son constantes



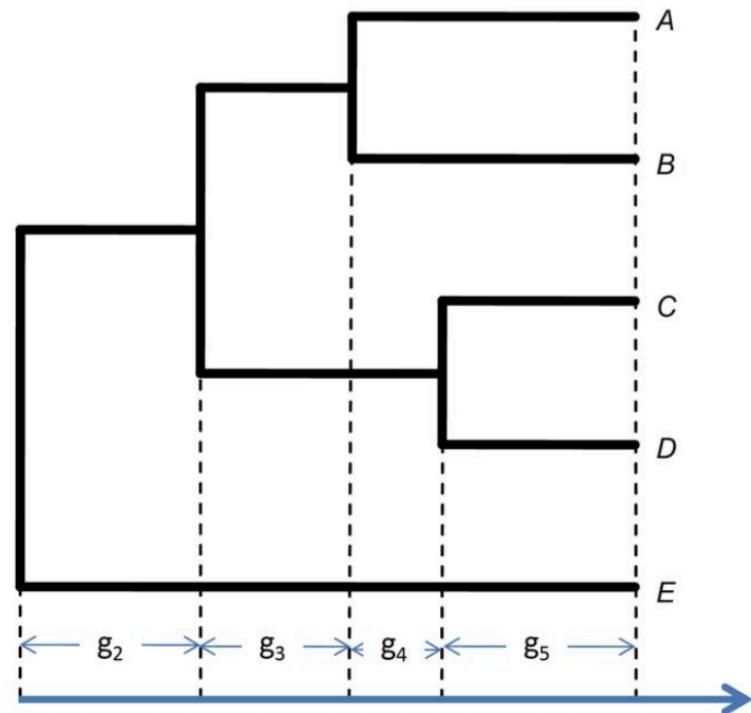
# MODELOS DE DIVERSIFICACIÓN

**Modelos complejos:** dependientes del tiempo, dependientes del linaje y dependientes de caracteres

## 1. Dependientes del tiempo:

El índice gamma ( $\gamma$ )

$$\gamma = \frac{\left( \frac{1}{n-2} \sum_{i=2}^{n-1} \sum_{k=2}^i k g_k \right) - \left( \frac{T}{2} \right)}{T \sqrt{\frac{1}{12(n-2)}}}, \quad T = \sum_{j=2}^n j g_j$$



# MODELOS DE DIVERSIFICACIÓN

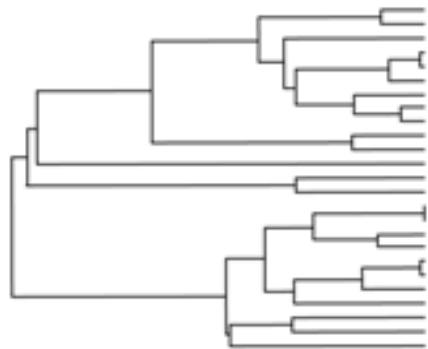
## El índice gamma ( $\gamma$ )

- Gamma = 0 indica que los nodos tienen una distribución balanceada, relativo a la expectativa bajo el modelo Yule
- Gamma significativamente (-) sugiere tasa de especiación alta al comienzo de la radiación, seguida de disminución
- Gamma significativamente (+) sugiere especiación lenta al comienzo y aceleración al final

# MODELOS DE DIVERSIFICACIÓN

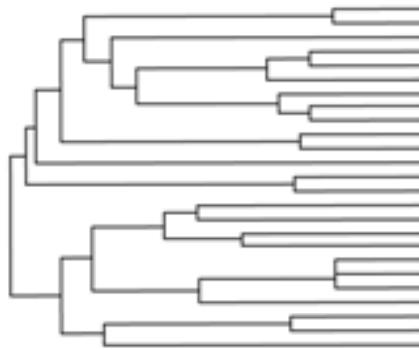
El índice gamma ( $\gamma$ )

A.



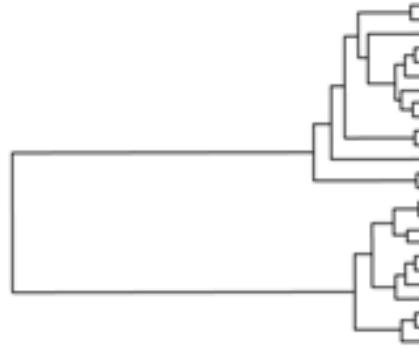
$$\gamma = 0.05$$

B.

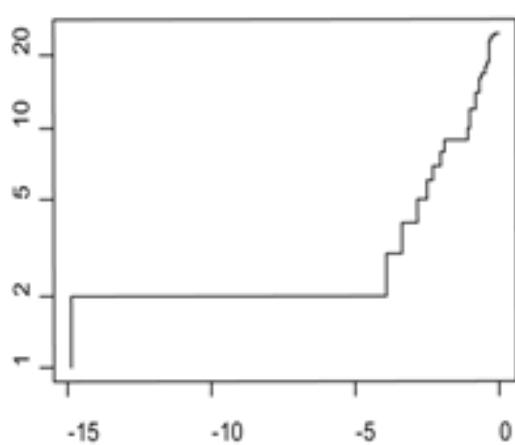
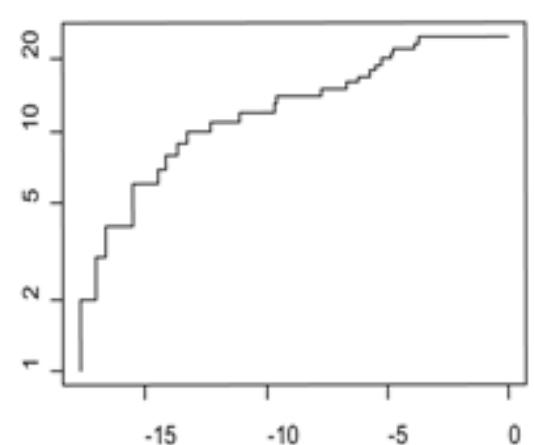
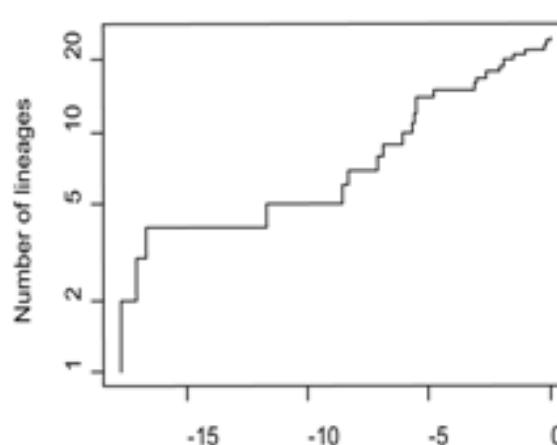


$$\gamma = -3.39$$

C.



$$\gamma = 3.20$$

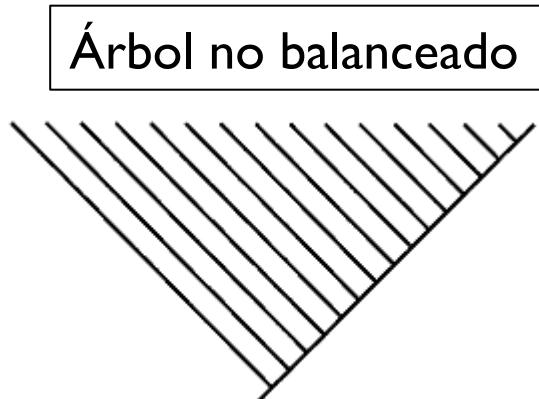
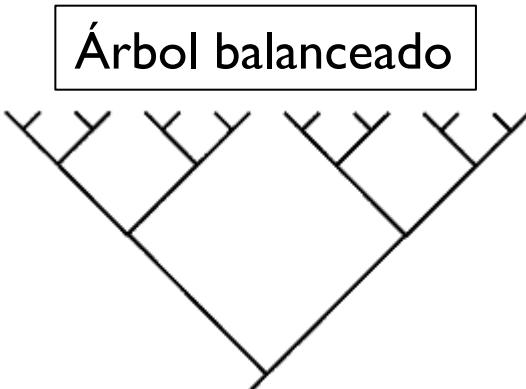


# **MODELOS DE DIVERSIFICACIÓN**

**Modelos complejos:** dependientes del tiempo, dependientes del linaje y dependientes de caracteres

**2. Dependientes del linaje:** ¿Por qué hay linajes más diversos que otros?

- Chance
- Edad de los clados
- Variación en las tasa evolutivas



# MODELOS DE DIVERSIFICACIÓN

**Modelos complejos:** dependientes del tiempo, dependientes del linaje y dependientes de caracteres

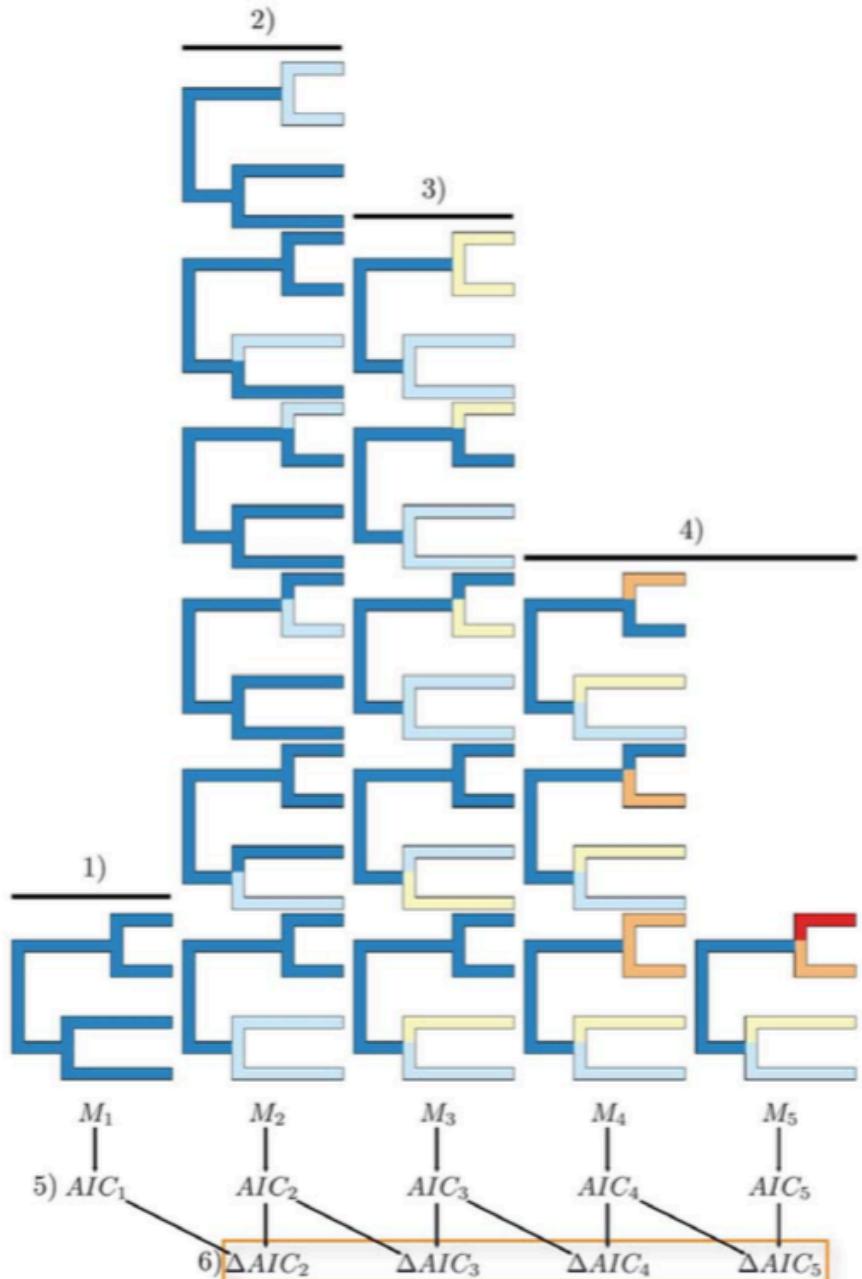
**2. Dependientes del linaje:** estimación de tasas en linajes específicos



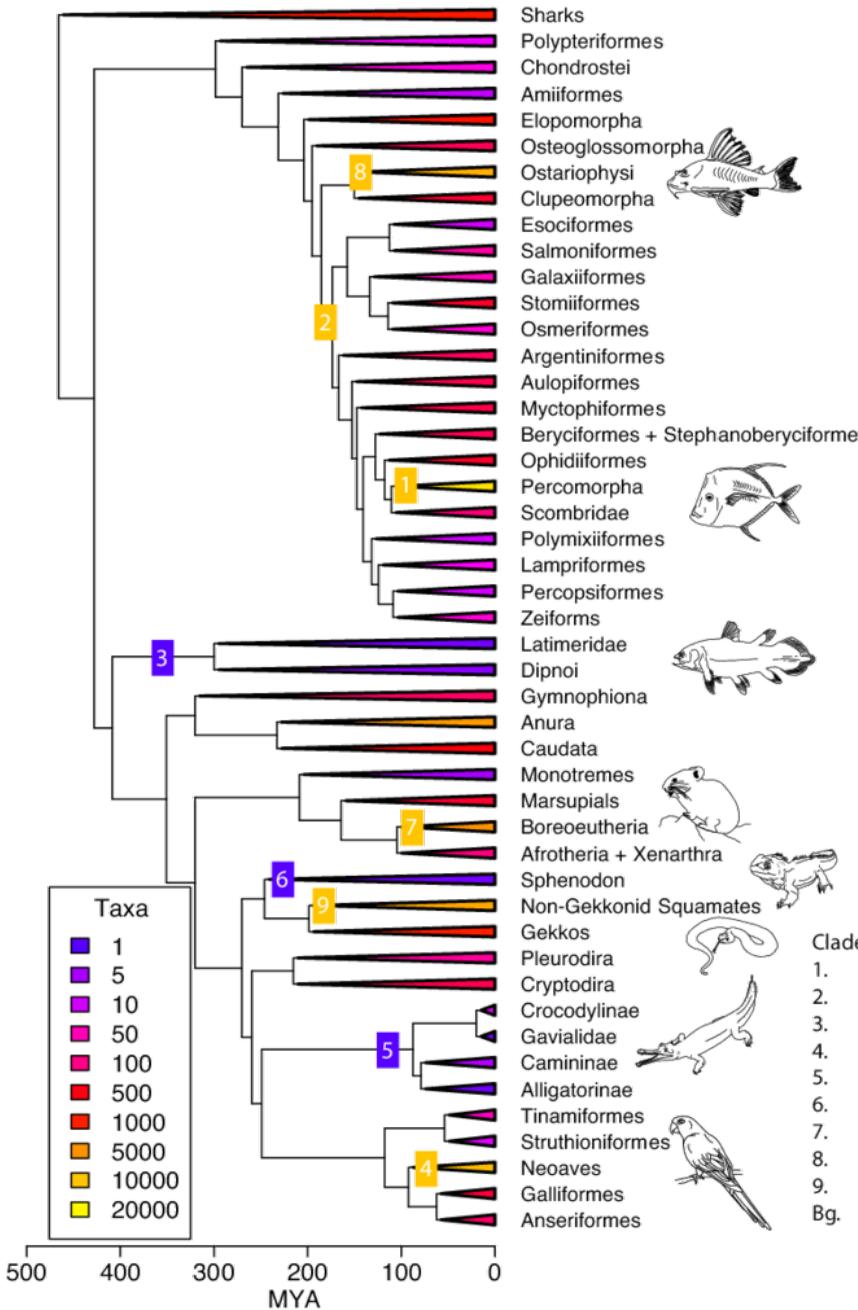
Modeling Evolutionary Diversification  
Using Stepwise AIC

# MEDUSA

1. Inferir bajo modelo de 1 tasa de diversif.
2. Inferir bajo todos los modelos de dos tasas
3. Inferir bajo todos los modelos de tres tasas que contenga el mejor modelo de dos tasas
4. Continuar con modelos más complejos
5. Computar AIC del mejor modelo en cada nivel de complejidad
6. Comenzando por el modelo de 1 tasa, aceptar el siguiente modelo más complejo si el AIC mejora significativamente



# MEDUSA

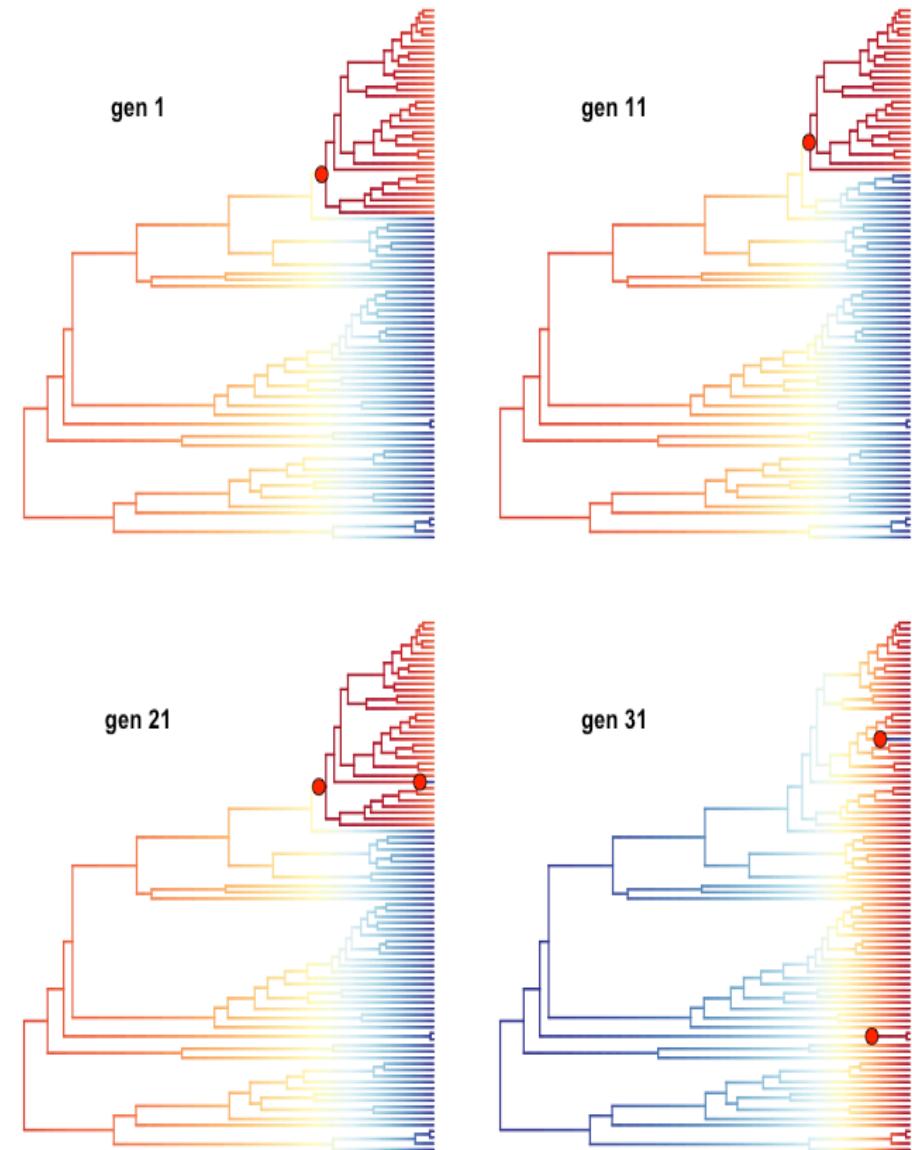


Disminución de tasas

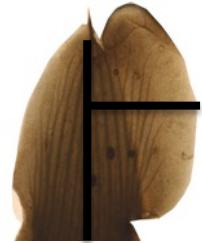
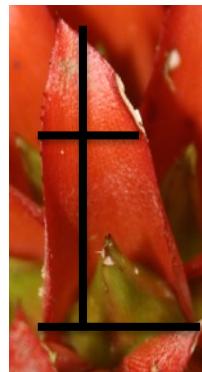
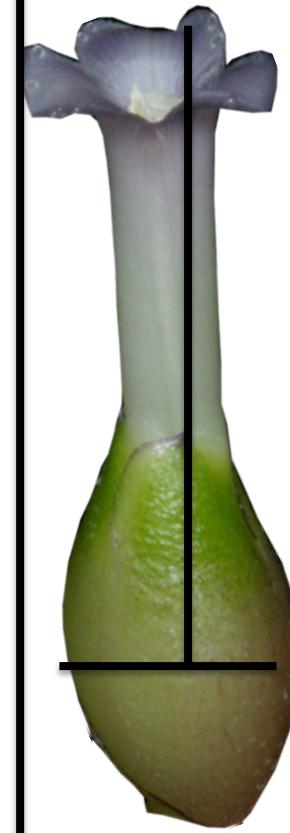
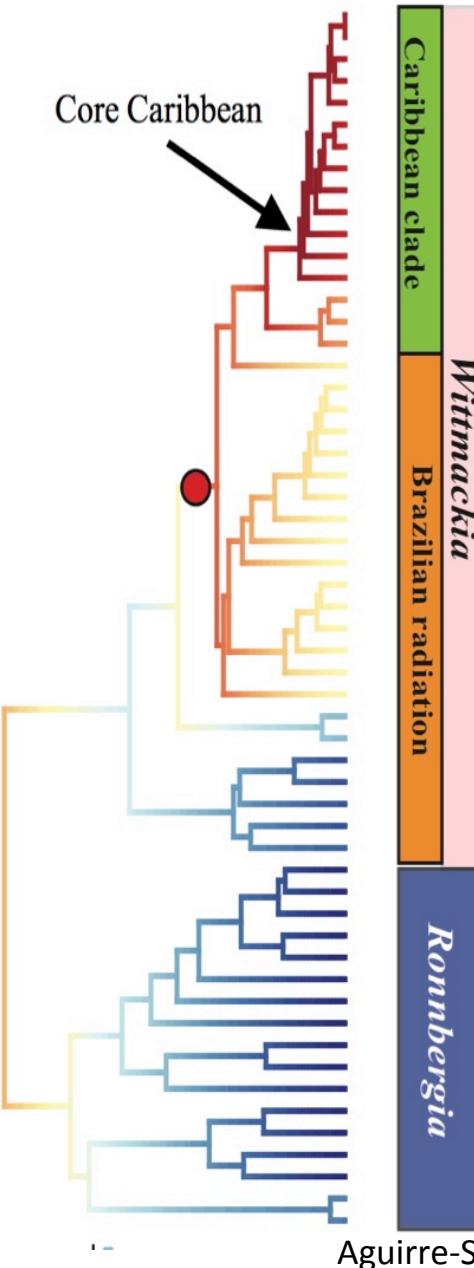
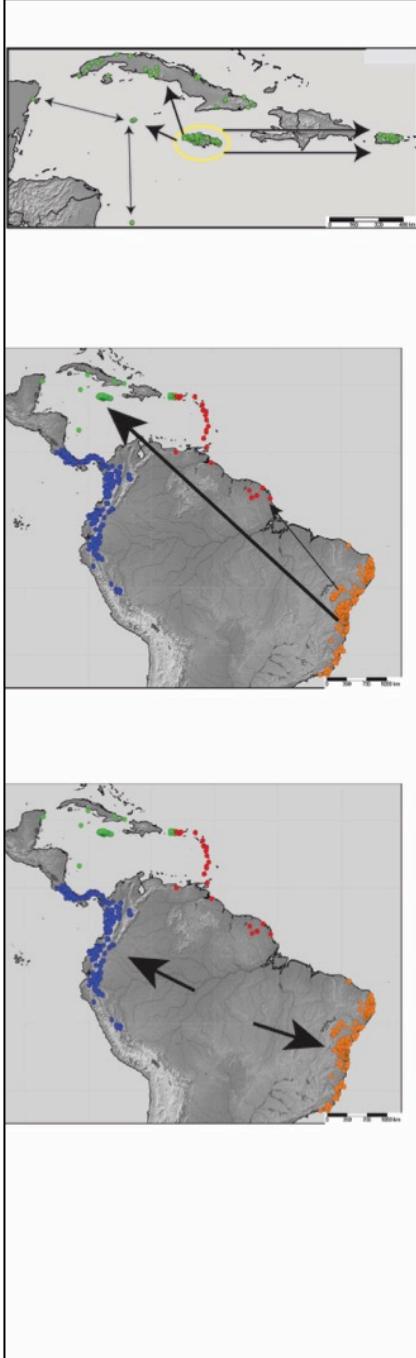
Aumento de tasas

# BAMM

- Tasas varían discretamente a través del tiempo
- Simulación de miles de escenarios donde hay cambios en las tasas de diversificación
- RJ-MCMC para visitar los modelos más frecuentes
- Escoge y resume los mejores escenarios de cambio en las tasas



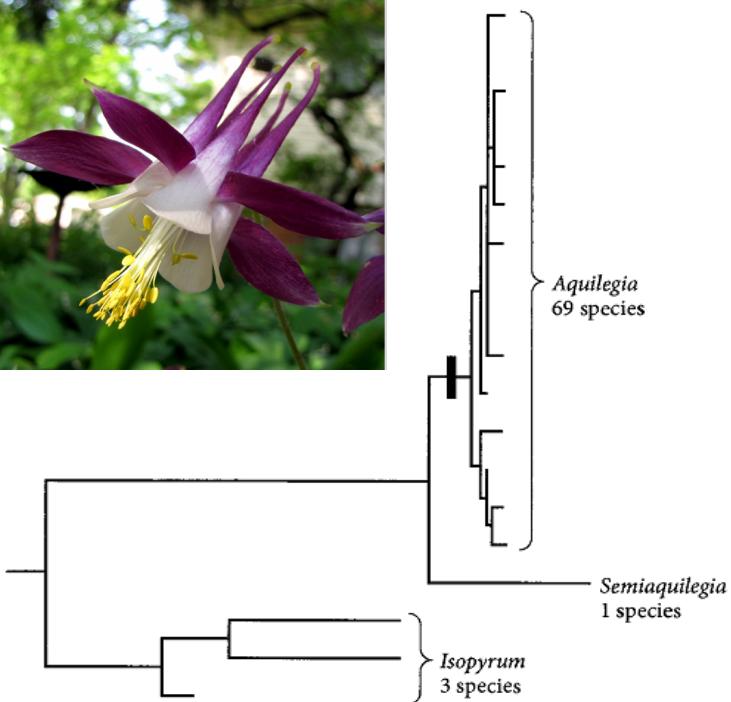
# BAMM



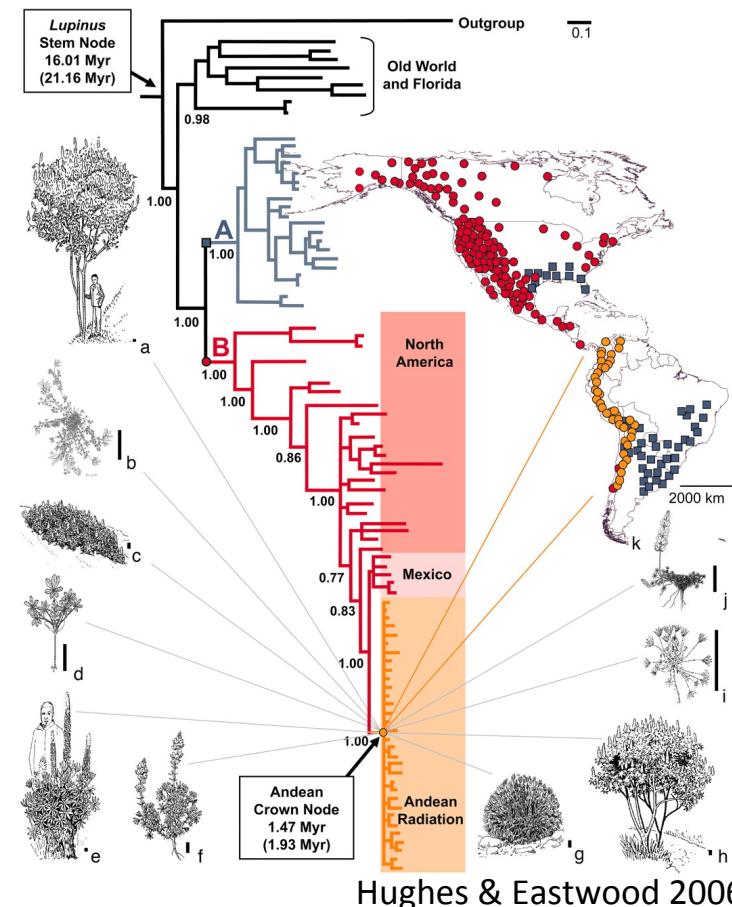
# MODELOS DE DIVERSIFICACIÓN

**Modelos complejos:** dependientes del tiempo, dependientes del linaje y dependientes de caracteres

## 3. Dependientes de caracteres (o otros atributos):



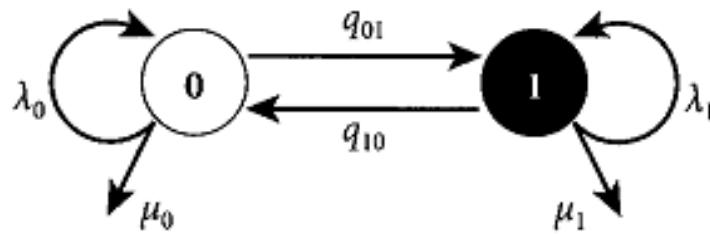
Hodges 1997



Hughes & Eastwood 2006

# MODELOS DE DIVERSIFICACIÓN

BiSSE: Binary-state Speciation-extinction (Maddison et al. 2007)



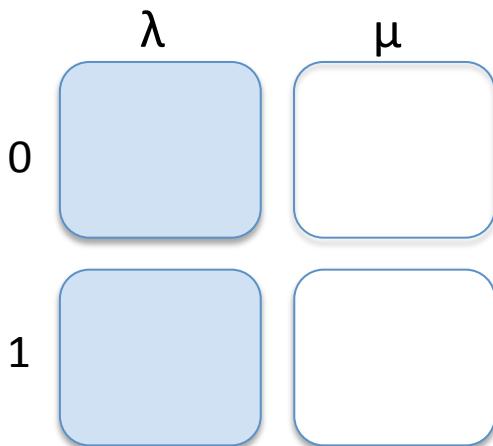
Modelo independiente del carácter

Vs.

Modelo dependiente del carácter

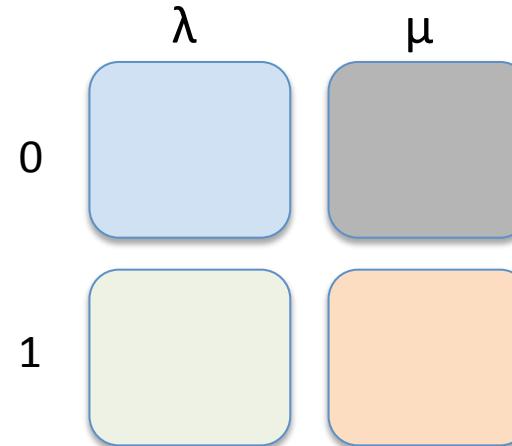
Tasa de diversificación

Estado de carácter



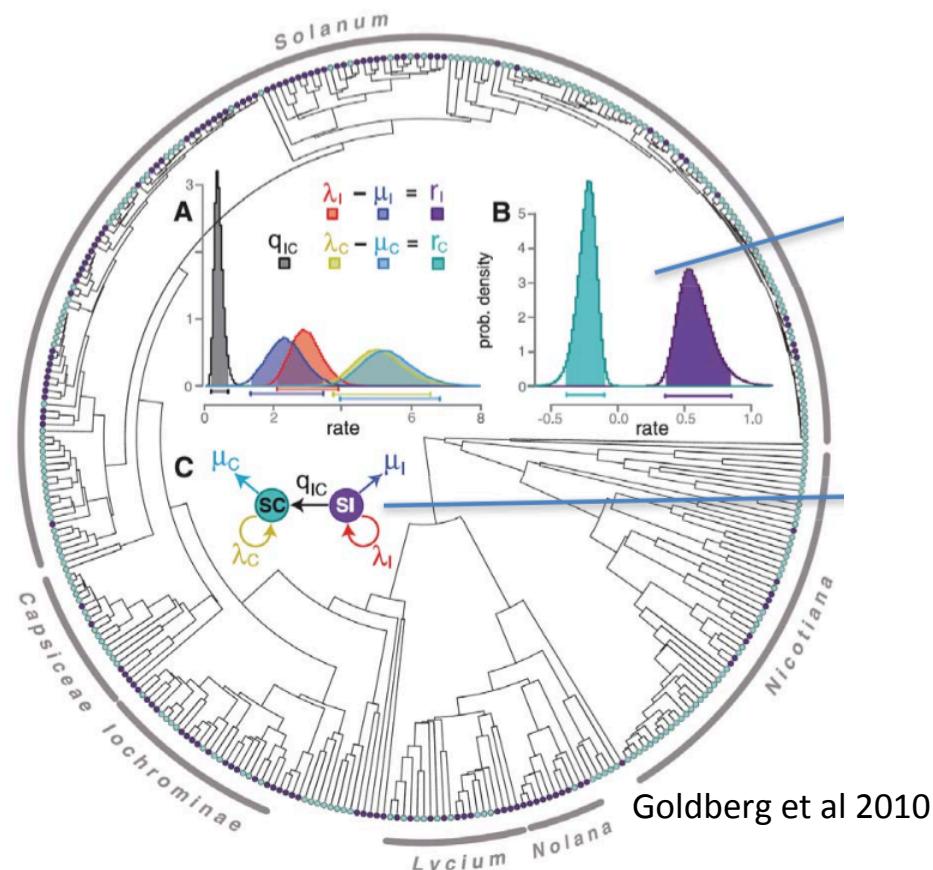
Tasa de diversificación

Estado de carácter



# MODELOS DE DIVERSIFICACIÓN

- Autoincompatibilidad se correlaciona con altas tasas de diversificación (vs. autocompatibilidad)
- Diversificación negativa en linajes con autoincompatibilidad (aunque 57% de las especies)
- Tasas de transición Autoinc. a Autocomp. más altas que al contrario



# MODELOS DE DIVERSIFICACIÓN

## Variaciones al modelo BiSSE:

- **MuSSE**: Multi-state SE (Fitzjohn et al. 2009)
  - $(2^n - 2) + 2n$  parámetros
- **GeoSSE**: geographic state SE (Goldberg et al. 2011)
  - 3 estados (áreas), siete parámetros
- **QuaSSE**: quantitative state SE (Fitzjohn 2010)
  - Múltiples parámetros
- **HiSSE**: hidden state SE (Beaulieu & O'Meara 2016)
  - Múltiples parámetros
- **FiSSE**: fast, intuitive SSE (Rabosky & Goldberg 2017)
  - No paramétrico

# EJERCICIO PRÁCTICO EN R

1. Simulación de árboles bajo modelos Yule y nacimiento-muerte
2. Inferencia de verosimilitud y estimación de parámetros bajo modelos simples de tasa constante
3. Cambios en las tasas de diversificación a través del tiempo – índice gamma
4. Cambios en diversificación entre clados – MEDUSA
5. Diversificación dependiente de estados de carácter - BiSSE