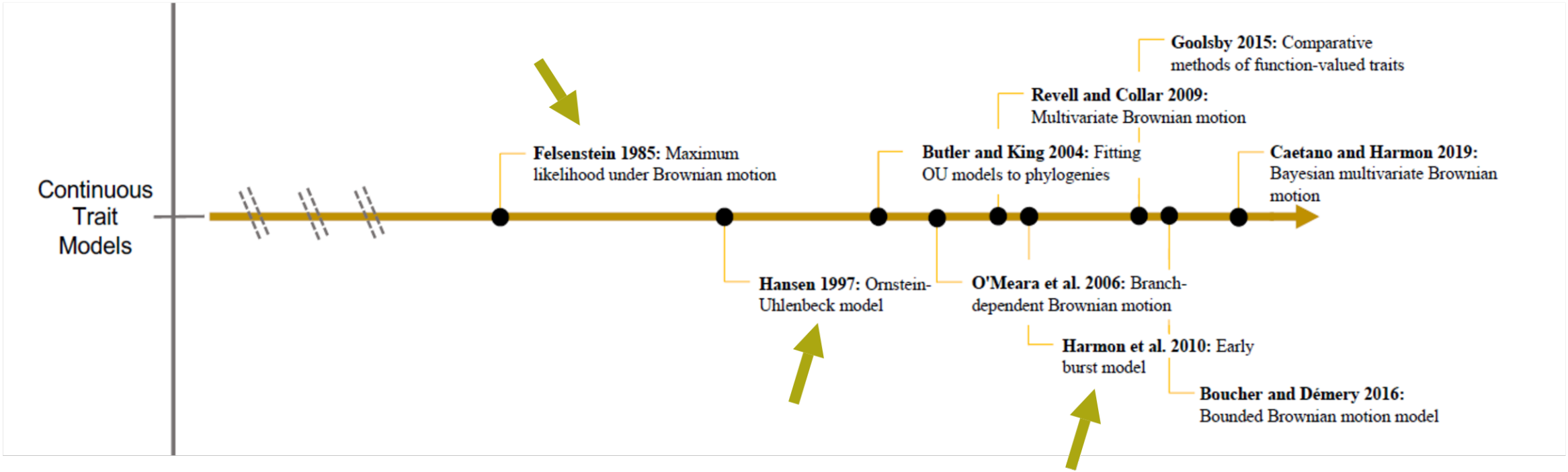


Modelos de evolución morfológica



Modelos de evolución de rasgos continuos



Tribble et al. (2026), *Systematic Biology*

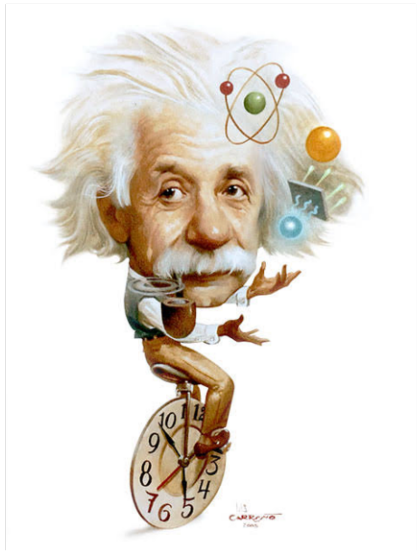
Movimiento Browniano

Robert Brown (1827)



Formulación teórica

Einstein (1905)



Jean Perrin (S. XX)



Vincula el movimiento observable con la existencia y comportamiento de los átomos

Filogenética

Felsenstein (1985)

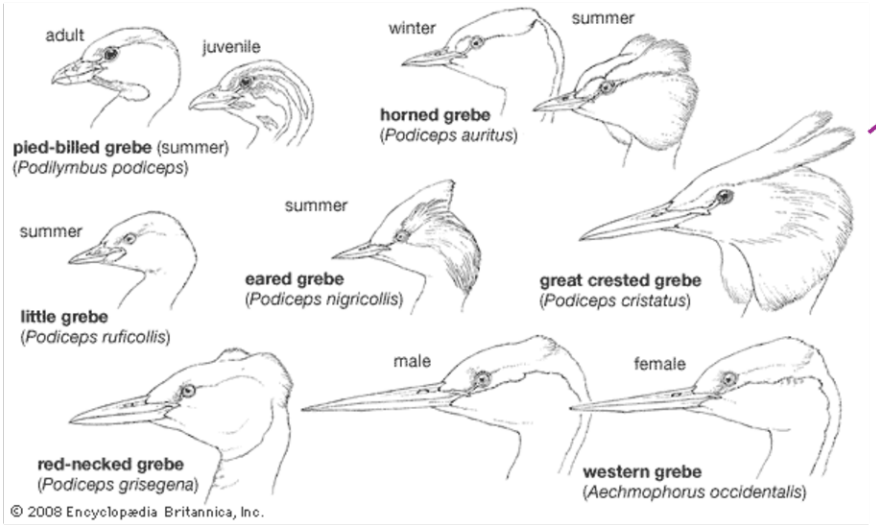


Filogenias y el método comparativo

Propiedades del movimiento Browniano

- Estocástico: En cualquier momento dado, un aumento en el valor del rasgo es tan probable como una disminución
- Proceso MK: La magnitud y dirección de los cambios son independientes del estado actual
- Estadística: Ajuste a una distribución Gaussiana

$$dX(t) = \sigma\, dB\,(t)$$



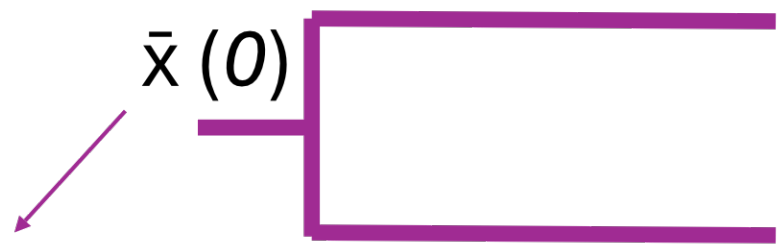
Dinámica de la media del carácter

$\bar{x}$

En un momento *t*

$\bar{x}\,(t)$

σ^2 → Tasa de cambio evolutivo



Valor inicial del rasgo

Tribble et al. (2026), *Systematic Biology*

Propiedades del movimiento Browniano

- $E\,[\bar{x}\,(t)] = \bar{x}\,(0)$

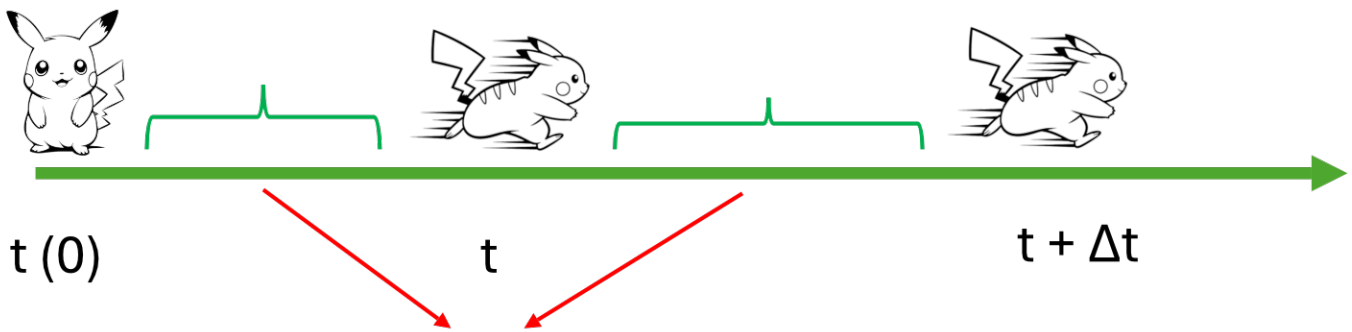
El valor esperado del carácter en cualquier momento t es igual al valor del carácter en el tiempo cero.

Se mueve por igual en direcciones positivas y negativas



No es aleatorio

- *Cada intervalo sucesivo de la "caminata" es independiente*



CAMBIOS Independientes

x(0) x(t) x(t+ Δt)

VALORES no son independientes

Propiedades del movimiento Browniano



X 10 | 10.3 | 9.9 | 10.5

+0.3 | -0.4 | +0.6

Cambios independientes

Cada uno se construye del anterior

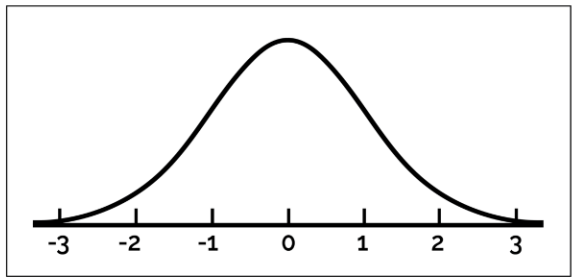
Propiedades del movimiento Browniano

- $\bar{x}\,(t) \sim N(\bar{x}\,(0), \sigma^2\, t)$

σ^2 → Tasa de cambio evolutivo

$\bar{x}\,(0)$

Valor inicial del rasgo



$\bar{x}$

σ^2

Proporcional al producto de la tasa de evolución y el tiempo

La varianza aumenta a través del tiempo

Parámetros del movimiento Browniano

t=10

σ^2 =1

t=50

σ^2 =1

t=100

σ^2 =1

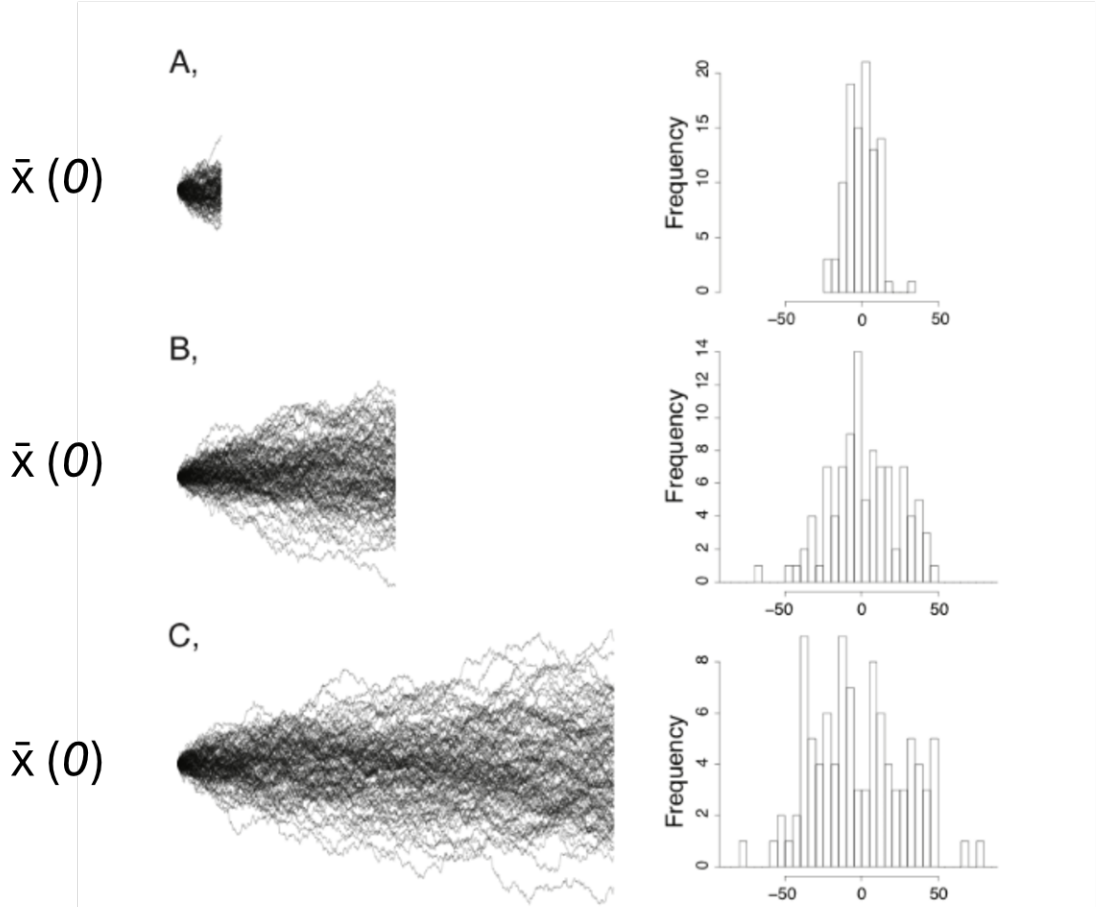


Figure 3.1. Examples of Brownian motion. Each plot shows 100 replicates of simulated Brownian motion with a common starting value and the same rate parameter $\sigma^2 = 1$. Simulations were run for three different times: (A) 10, (B) 50, and (C) 100 time units. The right-hand column shows a histogram of the distribution of ending values for each set of 100 simulations. Image by the author, can be reused under a CC-BY-4.0 license.

La varianza aumenta a través del tiempo

Parámetros del movimiento Browniano

100 simulaciones

t=1000

σ^2 =1

σ^2 =5

σ^2 =25

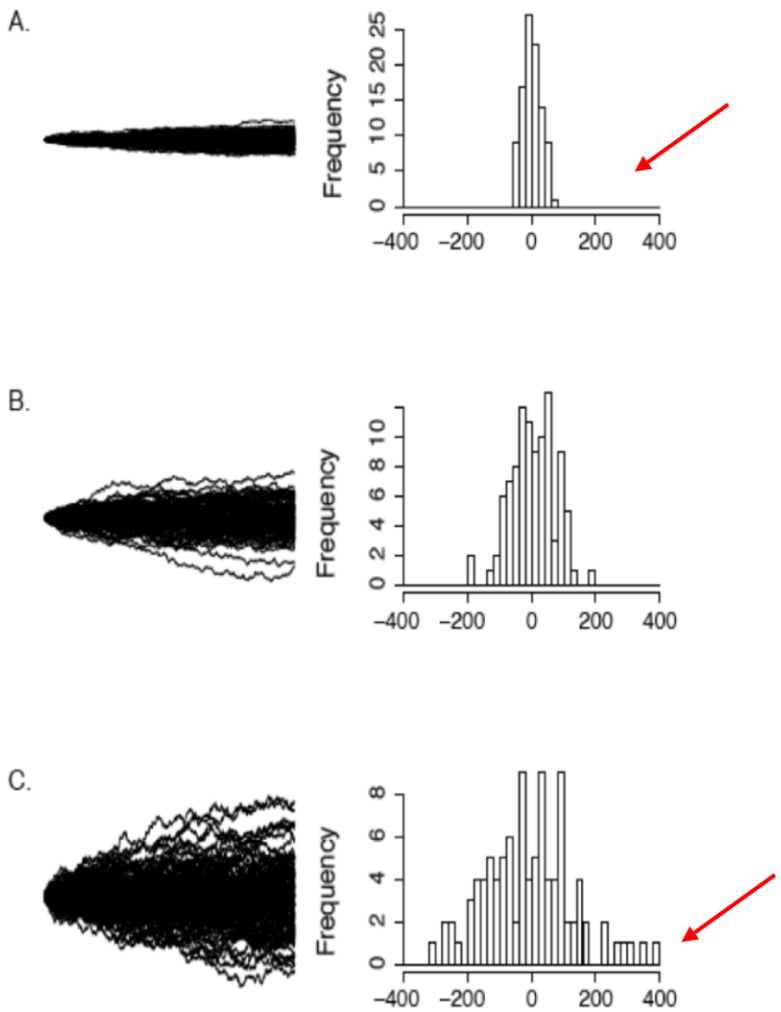
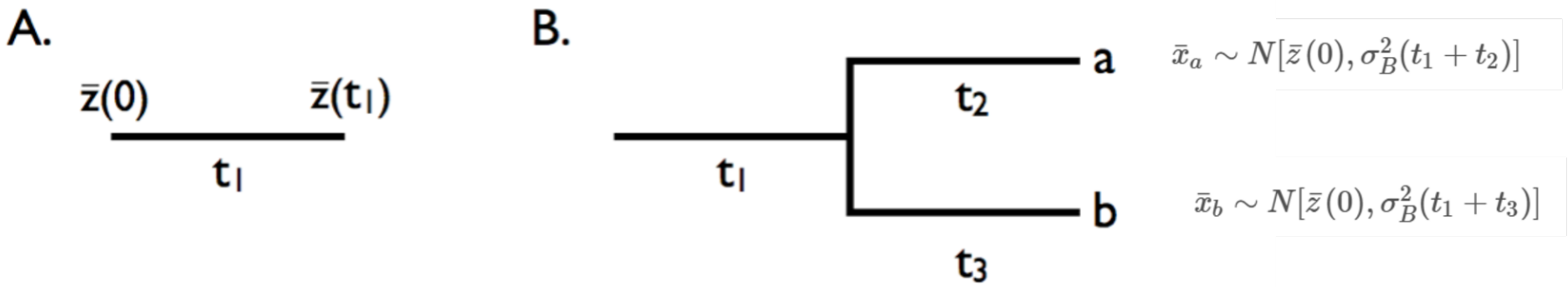


Figure 3.3. Examples of Brownian motion. Each plot shows 100 replicates of simulated Brownian motion with a common starting value and the same time interval t = 100. The rate parameter σ^2 varies across the panels: (A) σ^2 = 1 (B) σ^2 = 10, and (C) σ^2 = 25. The right-hand column shows a histogram of the distribution of ending values for each set of 100 simulations. Image by the author, can be reused under a CC-BY-4.0 license.

Cuando σ^2 es alto se genera una mayor dispersión de los valores de los rasgos

Movimiento Browniano en filogenias

$$E[\bar{z}(t)] \sim N(\bar{z}(0), \sigma_B^2 t_1)$$

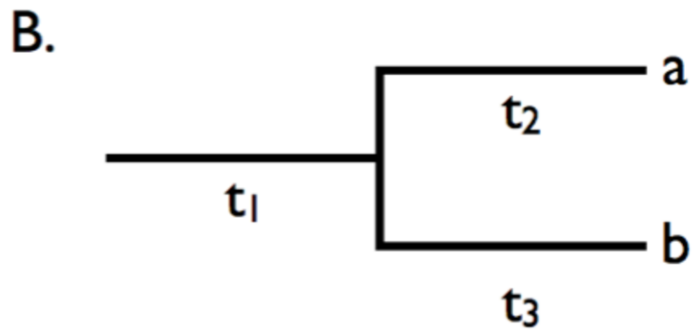


$$\bar{x}_a \sim N[\bar{z}(0), \sigma_B^2(t_1 + t_2)]$$

$$\bar{x}_b \sim N[\bar{z}(0), \sigma_B^2(t_1 + t_3)]$$

Figure 3.4. Brownian motion on a simple tree. A. Evolution in a single lineage over time period t_1. B. Evolution on a phylogenetic tree relating species a and b, with branch lengths as given by t_1, t_2, and t_3. Image by the author, can be reused under a CC-BY-4.0 license.

Movimiento Browniano en filogenias



Matriz de varianza – covarianza

$$\begin{array}{c} \\ a \\ b \end{array} \begin{array}{c} \begin{array}{cc} a & \quad b \end{array} \\ \begin{bmatrix} \sigma^2(t_1+t_2) & \sigma^2 t_1 \\ \sigma^2 t_1 & \sigma^2(t_1+t_3) \end{bmatrix} \end{array} = \sigma^2 \begin{bmatrix} t_1+t_2 & t_1 \\ t_1 & t_1+t_3 \end{bmatrix} = \sigma^2 \mathbf{C}$$

Ramas compartidas por pares específicos de taxones

Distancia total de cada taxón a la raíz del árbol

Movimiento Browniano en filogenias

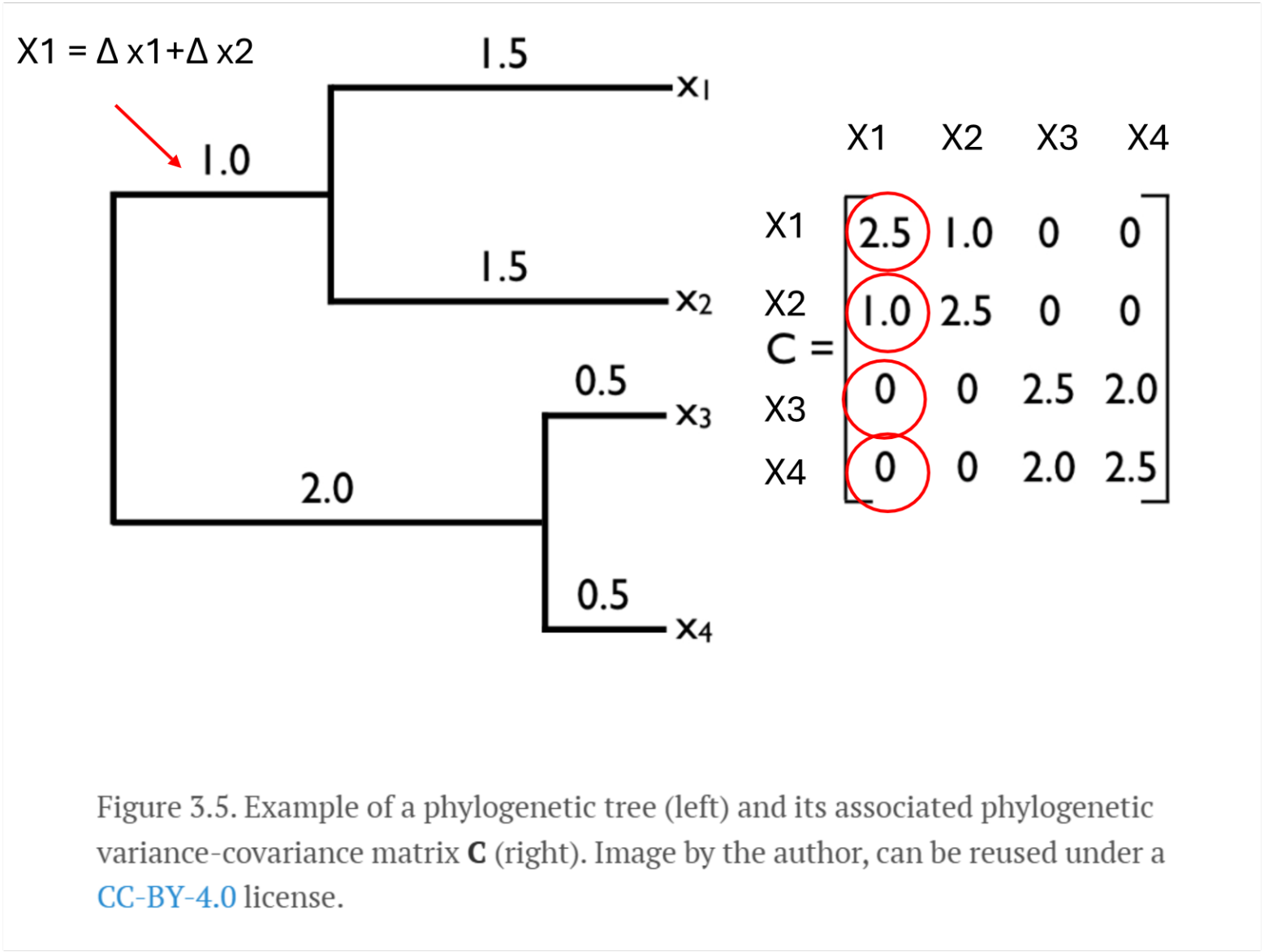


Figure 3.5. Example of a phylogenetic tree (left) and its associated phylogenetic variance-covariance matrix **C** (right). Image by the author, can be reused under a CC-BY-4.0 license.

t_1+t_2

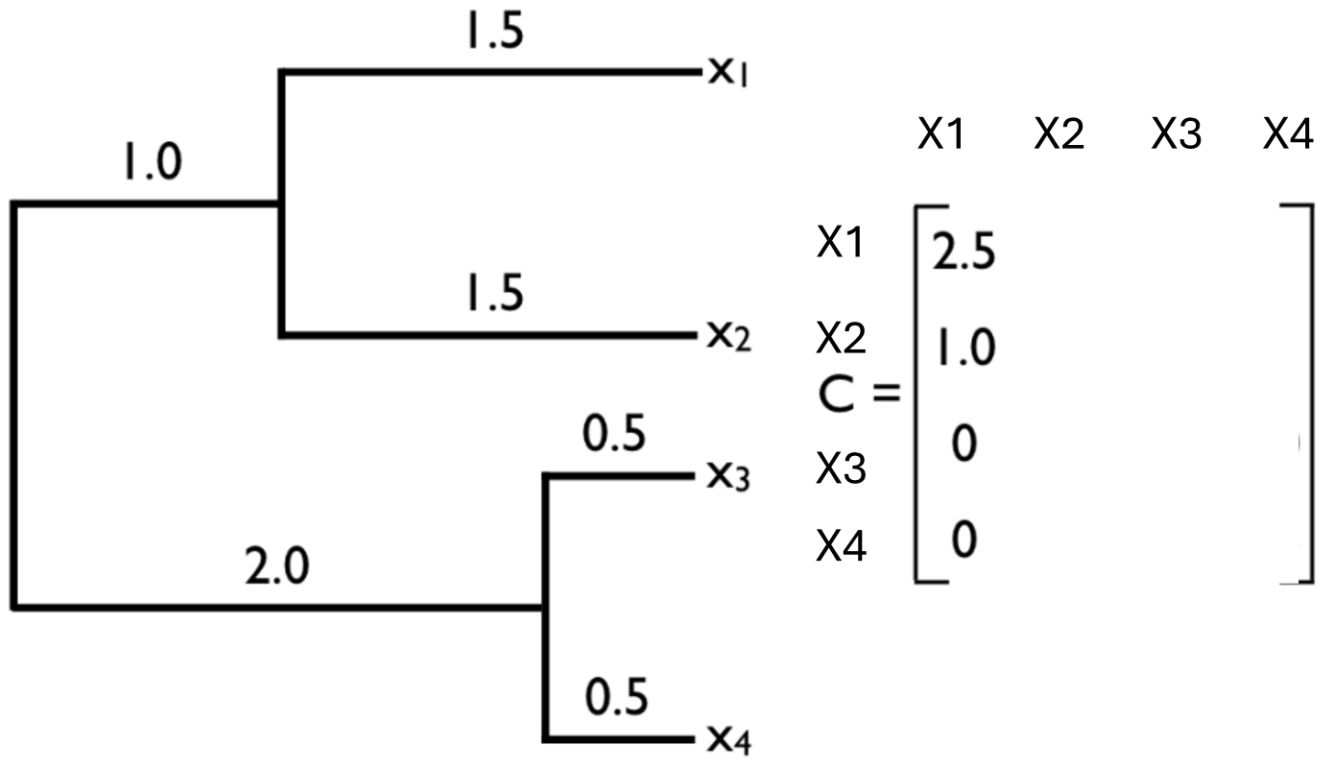
X1 = 1.5+1.0 =2.5

X1 = Δ x1+Δ x2 =1

X1 = Δ x1+Δ x3=0

X1 = Δ x1+Δ x4=0

Movimiento Browniano en filogenias



t_1+t_2

X1 = 1.5+1.0 =2.5

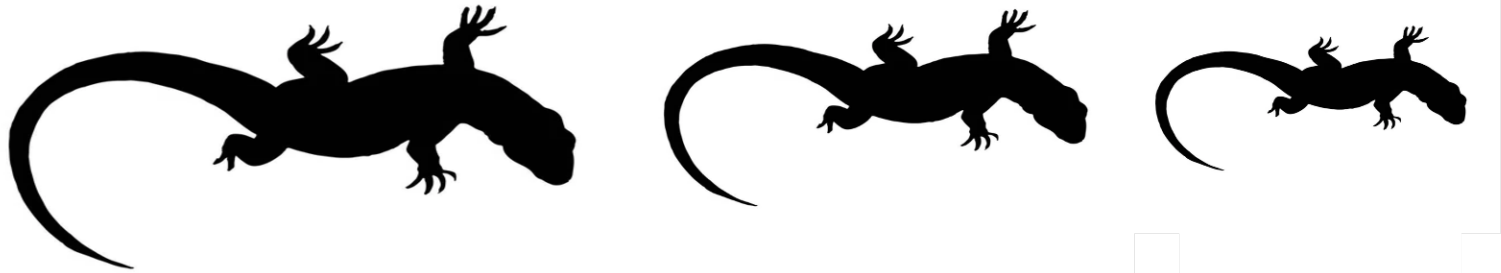
X1 = Δ x1+Δ x2 =1

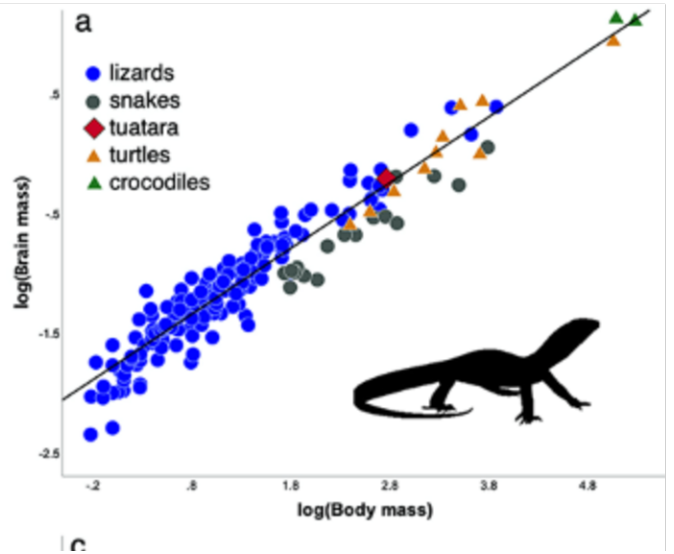
X1 = Δ x1+Δ x3=0

X1 = Δ x1+Δ x4=0

Figure 3.5. Example of a phylogenetic tree (left) and its associated phylogenetic variance-covariance matrix **C** (right). Image by the author, can be reused under a CC-BY-4.0 license.

Movimiento Browniano Multivariado





2 matrices de varianza – covarianza

C: Describe la varianza y covarianza para los rasgos de especies individuales debido a la historia evolutiva compartida

nxn

R: Describe la varianza y covarianza para los rasgos de especies individuales debido a su tendencia a evolucionar juntos

mxm

Movimiento Browniano Multivariado

V=R⊗C → **V= $n \cdot m \times n \cdot m$** → Describe las varianzas y covarianzas de todos los rasgos en todas las especies

$$\mathbf{V} = \mathbf{R} \otimes \mathbf{C} = \begin{bmatrix} \sigma_1^2 & \sigma_{12} \\ \sigma_{12} & \sigma_2^2 \end{bmatrix} \otimes \begin{bmatrix} t_1 + t_2 & t_1 \\ t_1 & t_1 + t_3 \end{bmatrix}$$

$$= \begin{bmatrix} \sigma_1^2(t_1 + t_2) & \sigma_{12}(t_1 + t_2) & \sigma_1^2 t_1 & \sigma_{12} t_1 \\ \sigma_{12}(t_1 + t_2) & \sigma_2^2(t_1 + t_2) & \sigma_{12} t_1 & \sigma_2^2 t_1 \\ \sigma_1^2 t_1 & \sigma_{12} t_1 & \sigma_1^2(t_1 + t_3) & \sigma_{12}(t_1 + t_3) \\ \sigma_{12} t_1 & \sigma_2^2 t_1 & \sigma_{12}(t_1 + t_3) & \sigma_2^2(t_1 + t_3) \end{bmatrix}$$

Notas sobre el Movimiento Browniano

- El BM es relacionado con modelos de deriva genética y bajo selección

NO INDICA SI EL RASGO ESTA O NO BAJO SELECCIÓN

- La principal limitación podría ser la naturaleza ilimitada del BM: se espera que las especies se diferencien cada vez más con el tiempo, lo cual es irreal en escalas temporales muy largas.

- El BM es matemáticamente manejable y posee estadísticas convenientes. Además, existen ciertas circunstancias en las que cabría esperar que los rasgos evolucionen bajo un BM. Sin embargo, este movimiento debe considerarse una suposición que podría no cumplirse en conjuntos de datos reales.

Movimiento Browniano Acotado

JOURNAL ARTICLE

Inferring Bounded Evolution in Phenotypic Characters from Phylogenetic Comparative Data

Get access >

Florian C. Boucher ✉, Vincent Démery

Systematic Biology, Volume 65, Issue 4, July 2016, Pages 651–661,
https://doi.org/10.1093/sysbio/syw015

Published: 10 February 2016 **Article history** ▾

PDF

Help

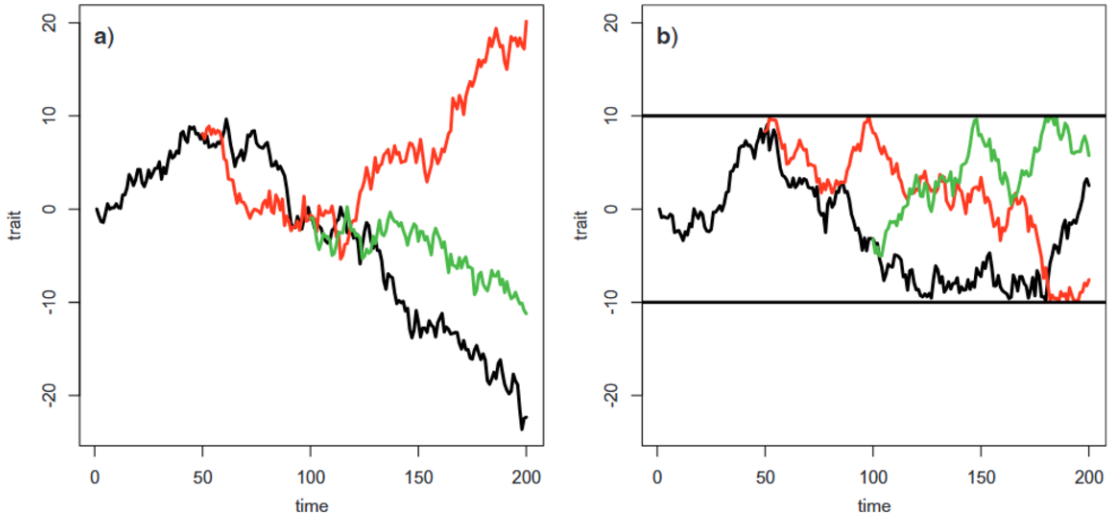
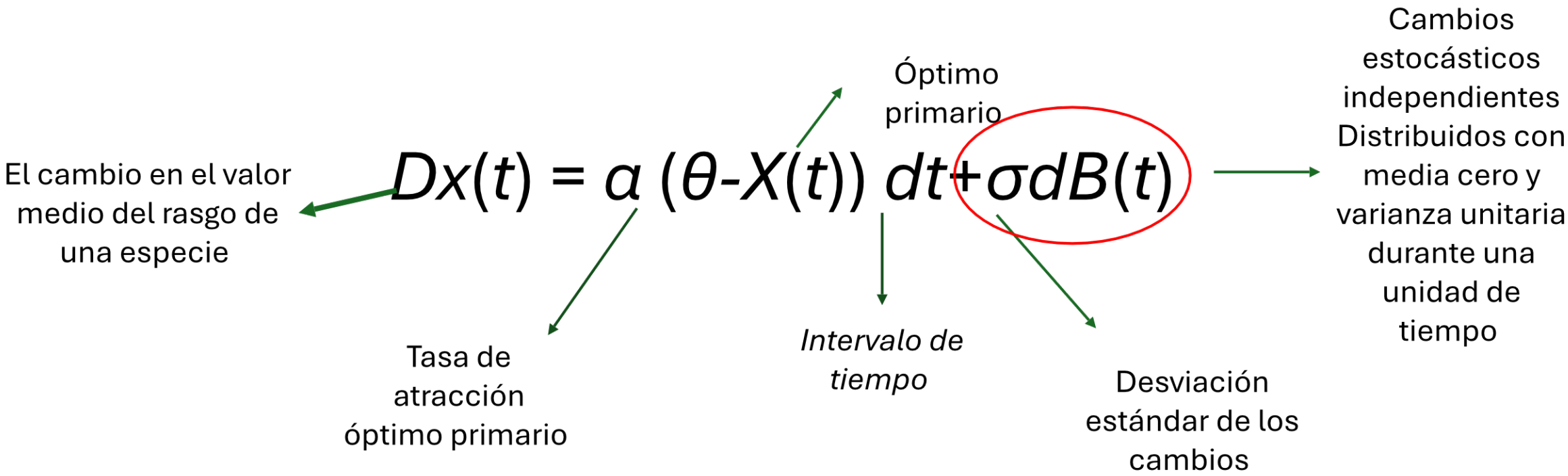


FIGURE 1. Behaviour of the BBM model. The two panels show the evolution of a trait over time on a tree of three extant species. a) Brownian Motion without bounds (BM). b) Brownian Motion with two bounds (horizontal black lines): the traits of two lineages cross the whole interval, multiple hits on the bounds occur. Both plots were generated using the same value of the evolutionary rate, σ^2: the final variance of the trait is higher in BM.

Ornstein-Uhlenbeck

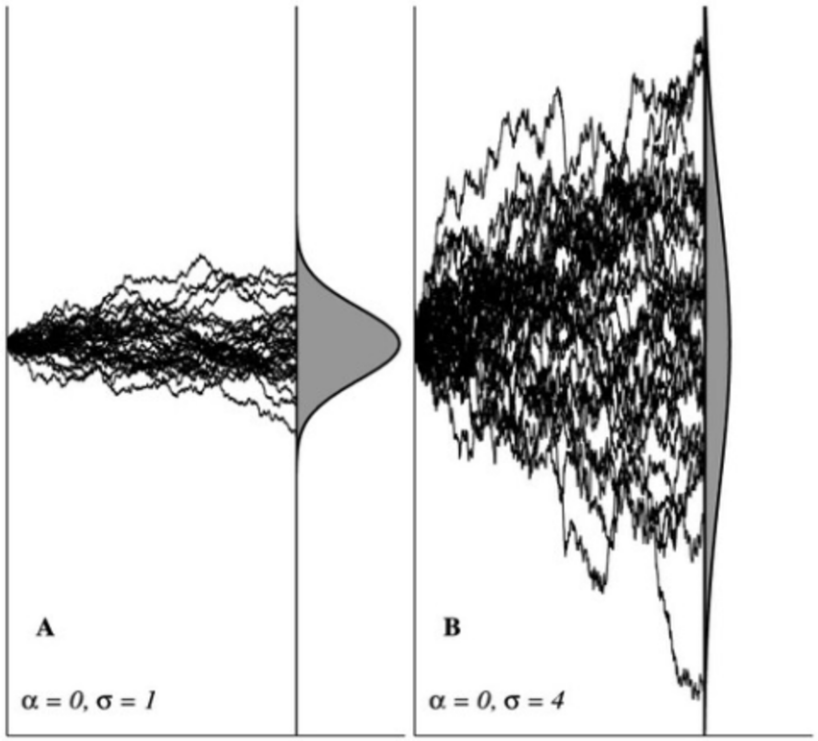
Hansen (1997)

Los rasgos de los taxones que comparten un nicho determinado tienden a ser más similares en comparación con los de taxones que comparten un nicho diferente



Butler y King (2004); The American Naturalist

Ornstein-Uhlenbeck



Download figure | Download PowerPoint

Figure 1: Effect of varying σ in a Brownian motion (BM) process. Plotted are random walks through time for a continuous character with phenotypic value along the *Y*-axis and time along the *X*-axis. At each small step in time, the phenotype has an equal and independent probability of increasing or decreasing in value. Increasing σ results in stronger random drift and a broader distribution of final states. Because Ornstein-Uhlenbeck (OU) processes contain a drift component, increasing σ also broadens the distribution of final states in OU processes. Each panel displays 30 realizations of the stochastic process and the distribution of final states (the Gaussian curves to the right of the random walks). The process is simulated from $t = 0$ $t = 1$

Butler y King (2004); The American Naturalist

Ornstein-Uhlenbeck

$\alpha \propto \theta\text{-}X(t)$

Si el fenotipo se encuentra en el óptimo, la selección no tendrá efecto hasta que la estocasticidad aleje nuevamente el fenotipo del optimo o haya un cambio en θ

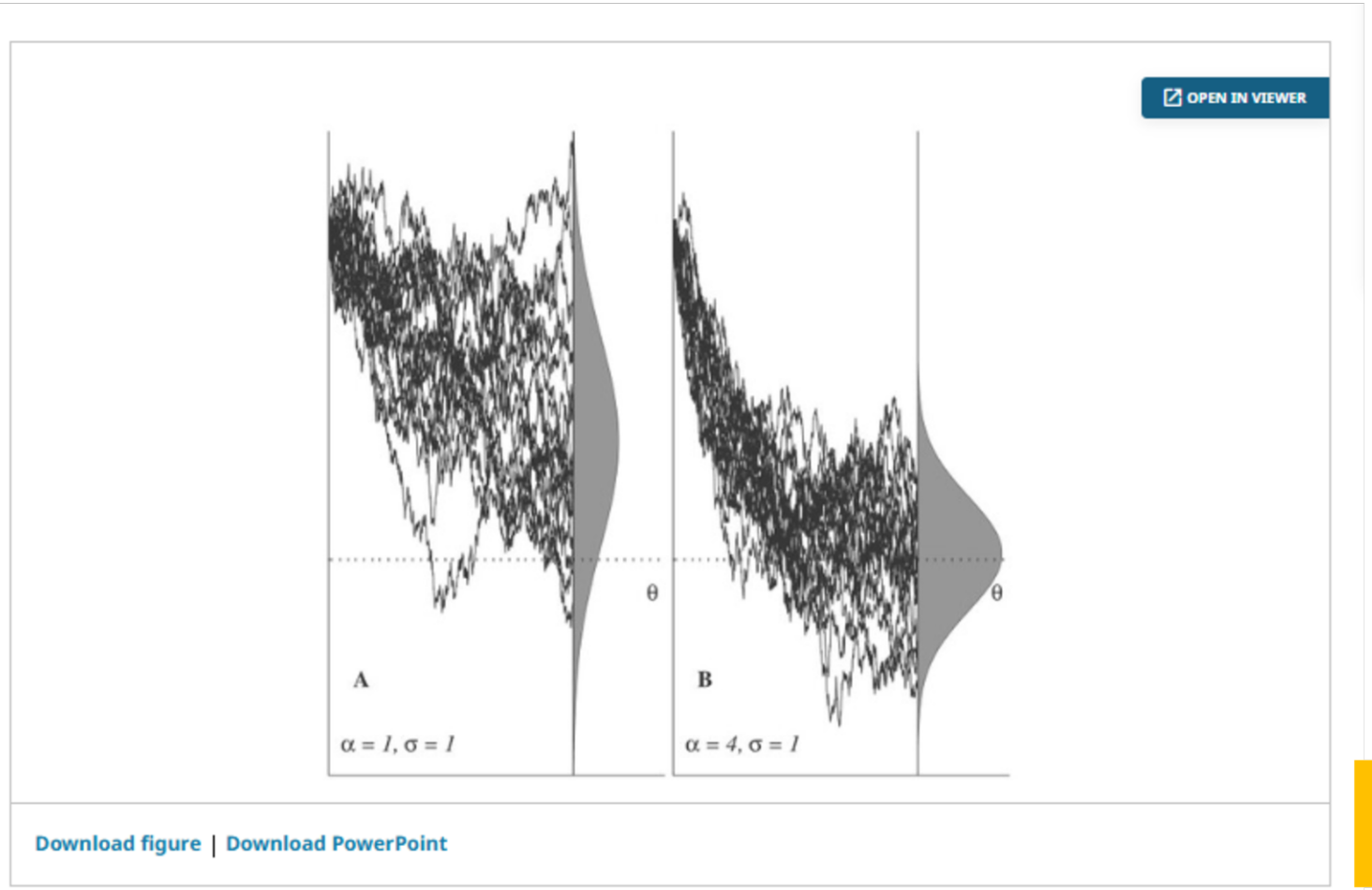


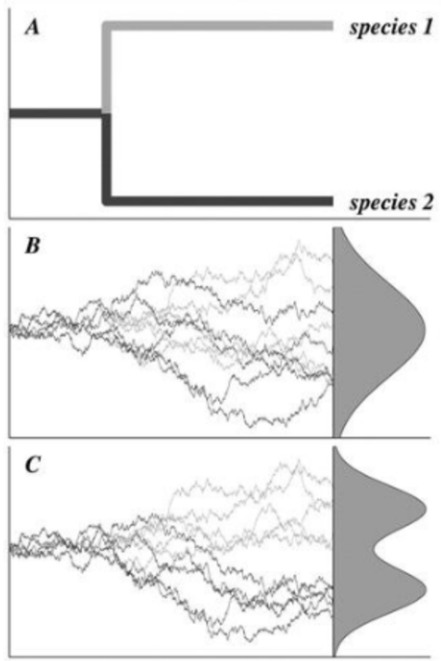
Figure 2: Influence of the selection-strength parameter α and optimum trait value θ on a trait evolving under an Ornstein-Uhlenbeck (OU) process. Larger values of α imply stronger selection and hence a more rapid approach to the optimum value θ (*dotted line*) as well as a tighter distribution of phenotypes around the optimum. Each panel displays 20 realizations of the OU process and the distribution of final trait values. The process is simulated from $t = 0$ to $t = 1$, with each realization having the same initial state and value of θ. See figure 1 for explanation of axes.

Si el fenotipo se ha alejado mucho del optimo, la "atracción" hacia el óptimo será fuerte

Selección estabilizadora

Butler y King (2004); The American Naturalist

Ornstein-Uhlenbeck



Download figure | Download PowerPoint

Figure 3: Simulations of Brownian motion (BM) and multiple-optimum Ornstein-Uhlenbeck (OU) processes with branching. Phenotypic value along *Y*-axis, time along *X*-axis. *A*, A single lineage evolves until a speciation event occurs from which two lineages (*light gray*, *black*) emerge. *B*, Lineages evolve according to BM, with light gray and black lineages evolving independently after the speciation event. *C*, Lineages evolve under an OU model. A single selective regime exists before the speciation event; two distinct selective regimes afterward. Distributions of the evolving quantitative character are shown at right. Brownian motion produces a unimodal trait distribution centered at the initial (ancestral) value, whereas the OU process results in a multimodal trait distribution with peaks near each optimum. An animation of this process is provided.Download video:

Butler y King (2004); The American Naturalist

Ornstein-Uhlenbeck

Vida media filogenética

Cuánto tiempo tarda un carácter en perder la mitad de la influencia que tenia sobre su valor ancestral

NO MIDE EL TIEMPO PARA ALCANZAR EL ÓPTIMO

α bajo = El carácter se acerca lentamente al óptimo . La vida media es larga

$$t_{1/2} = \ln 2 \alpha$$

α alto = El carácter se acerca más rápido al óptimo. La vida media es corta

Determina qué tan rápido disminuye la influencia del valor ancestral

Ornstein-Uhlenbeck

Vida media filogenética

$t1/2=\ln 2\alpha$

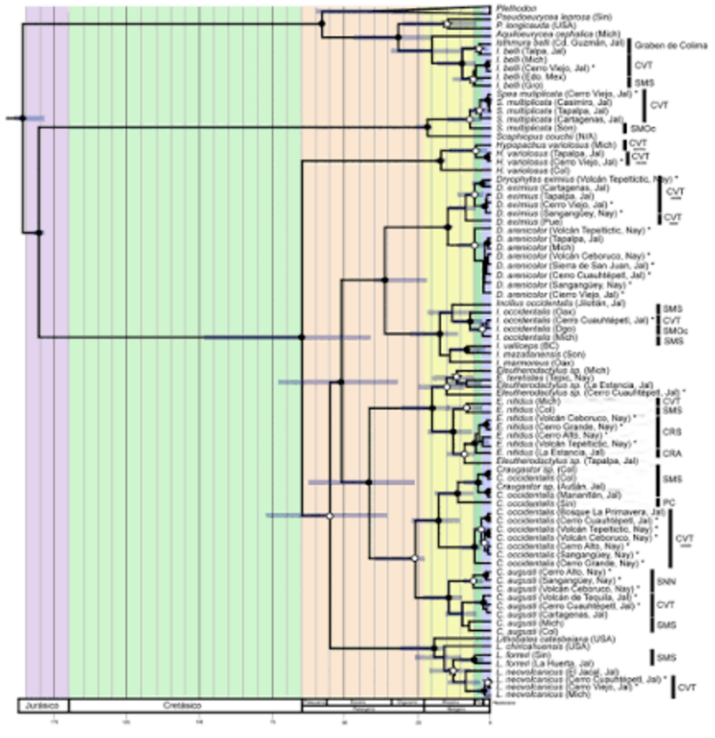
$t1/2=0.6930.5=1.386$

Transcurridas 1.386 unidades de tiempo evolutivo, la influencia del valor ancestral sobre el valor esperado del carácter se reduzca a la mitad

Ornstein-Uhlenbeck

Altura del árbol

Cuánto tiempo ha tenido el proceso para reducir la influencia ancestral



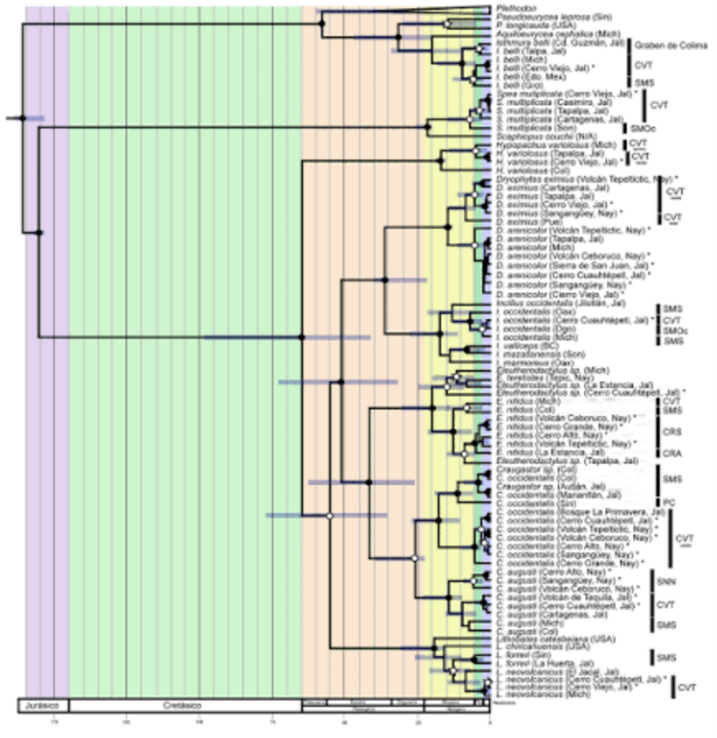
Si $T/t1/2$ es pequeño, han transcurrido pocas vidas medias y puede persistir gran parte de la influencia ancestral

Si $T/t1/2$ es grande, han transcurrido muchas vidas medias y la influencia ancestral disminuye

Ornstein-Uhlenbeck

Altura del árbol

Cuánto tiempo ha tenido el proceso para reducir la influencia ancestral



Altura del árbol (T) = 10 millones de años

α = 0.5 por millón de años

$t1/2 = 0.693 0.5 = 1.386$

$Tt1/2 = 101.386 \approx 7.21$

Después de 7.21 vidas medias , queda aproximadamente el 0.67% de la influencia sobre el valor esperado del carácter

Ornstein-Uhlenbeck



JOURNAL ARTICLE

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

Natalie Cooper ✉, Gavin H. Thomas, Chris Venditti, Andrew Meade, Rob P. Freckleton
Author Notes

Biological Journal of the Linnean Society, Volume 118, Issue 1, May 2016, Pages 64–77,
https://doi.org/10.1111/bij.12701
Published: 28 March 2016 **Article history** ▾

"Las propiedades del modelo OU no de comprenden del todo, lo que da lugar a un uso inapropiado y a una interpretación errónea de los resultados"

Limitaciones del modelo OU

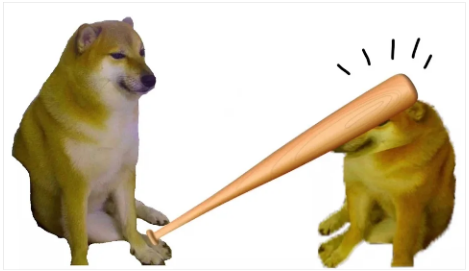
1) Las tasas de error tipo I son elevadas cuando el tamaño de muestra es pequeño.
2) Las pruebas de razón de verosimilitud no son fiables
3) El error de medición incrementa las tasas de error de tipo I

Soluciones

1) Los modelos OU no deben aplicarse a árboles pequeños
2) Considerar enfoques bayesianos



"El impacto del artículo de Cooper et al. (2016) es lamentable, no solo porque sus análisis son irrelevantes para las afirmaciones que hacen..."



A Cautionary Note on "A Cautionary Note on the Use of Ornstein Uhlenbeck Models in Macroevolutionary Studies"

Mark Grabowski, Jason Pienaar, Kjetil L Voje, Staffan Andersson, Jesualdo Fuentes-González, Bjørn T Kopperud, Daniel S Moen, Masahito Tsuboi, Josef Uyeda, Thomas F Hansen

Systematic Biology, Volume 72, Issue 4, July 2023, Pages 955–963,
https://doi.org/10.1093/sysbio/syad012
Published: 25 May 2023 **Article history** ▾

"Una refutación formal de Cooper et al. (2016) es algo que debería haberse hecho desde hace mucho tiempo"



"Esto se ve agravado por el proceso de revisión por pares, hemos visto las recomendaciones de Cooper et al. (2016) citadas incorrectamente en revisiones de artículos o propuestas de subvención como evidencia de los problemas estadísticos con el uso de modelos Ornstein-Uhlenbeck "





A Cautionary Note on "A Cautionary Note on the Use of Ornstein Uhlenbeck Models in Macroevolutionary Studies"

Mark Grabowski ✉, Jason Pienaar, Kjetil L Voje, Staffan Andersson, Jesualdo Fuentes-González, Bjørn T Kopperud, Daniel S Moen, Masahito Tsuboi, Josef Uyeda, Thomas F Hansen

Systematic Biology, Volume 72, Issue 4, July 2023, Pages 955–963,
https://doi.org/10.1093/sysbio/syad012
Published: 25 May 2023 **Article history** ▾

1) La restricción de los modelos de óptimo único limita la generalidad de los resultados presentados por Cooper et al. (2016)

La principal utilidad de los modelos OU en análisis comparativos radica en poner a prueba hipótesis adaptativas ajustando a uno o más óptimos específicos para cada régimen

2) Al descuidar la interpretación de parámetros e incertidumbre, no proporcionaron evidencia de problemas al usar el modelo OU

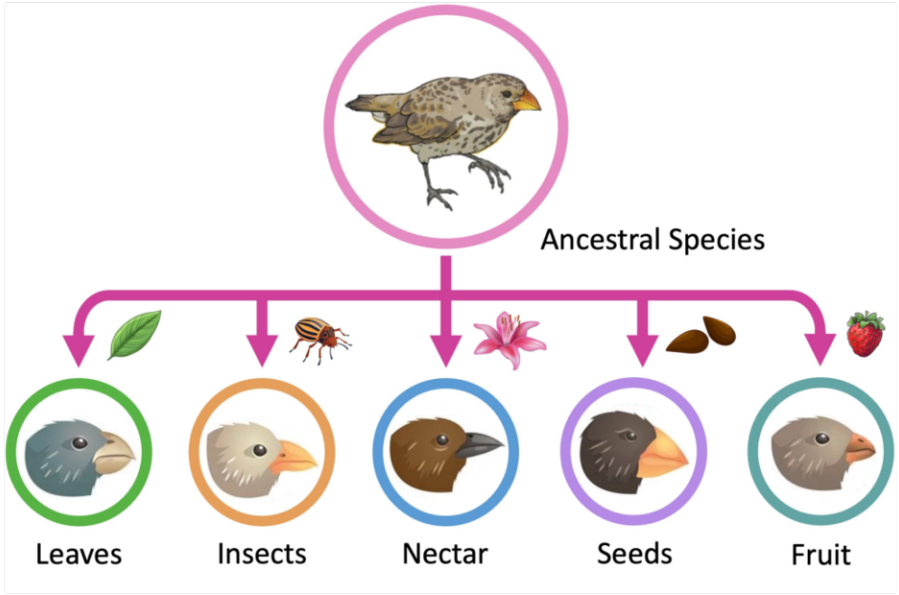
3) Al no considerar medidas de incertidumbre de estimación, métodos para incorporar el error y estudios previos sobre el tema, no proporcionaron nuevas perspectivas sobre los efectos del error de medición en los análisis comparativos.

Modelo de radiación temprana (Early Burst)

Oportunidades ecológicas → Radiación adaptativa

Zonas adaptativas
Simpson (1945)

- Dispersión a una nueva área
- Extinción de competidores
- Evolución de un rasgo



Modelo de radiación temprana (Early Burst)

Radiaciones adaptativas → Explosiones de evolución de rasgos en las filogenias

Movimiento Browniano variable en el tiempo

$$\sigma^2(t) = \sigma^2_0 e^{-bt}$$

- σ^2_0: Tasa de evolución inicial
- b: Tasa de decaimiento. Debe ser negativo para ajustarse a la idea de radiaciones adaptativas
- $\sigma^2(t)$: Tasa de evolución del carácter en el tiempo t
- e: Base de los logaritmos naturales
- t: Tiempo transcurrido desde el origen del linaje

Harmon et al. (2010)

Modelo de radiación temprana (Early Burst)

Cuánta variación evolutiva se espera que haya acumulado el carácter de una especie desde el origen del linaje hasta el presente

La varianza no disminuye: lo que disminuye es la velocidad a la que se acumula

Cambio de tasa a través del tiempo

$$ViTi=\sigma 02ebTi-1b$$

Varianza evolutiva acumulada para la especie *i*

Tasa de evolución inicial

Controla la dirección e intensidad del cambio en la tasas.
b < 0 para EB

Harmon et al. (2010)

Modelo de radiación temprana (Early Burst)

El modelo supone que los valores del carácter en las especies actuales siguen una distribución normal

Valor ancestral estimado del carácter

$\mathbf{X} \sim \mathcal{N} z 0, \mathbf{V}$

Vector de valores del carácter de las especies actuales

Matriz de varianzas y covarianzas determinada por la filogenia y el parámetro *b*

Harmon et al. (2010)

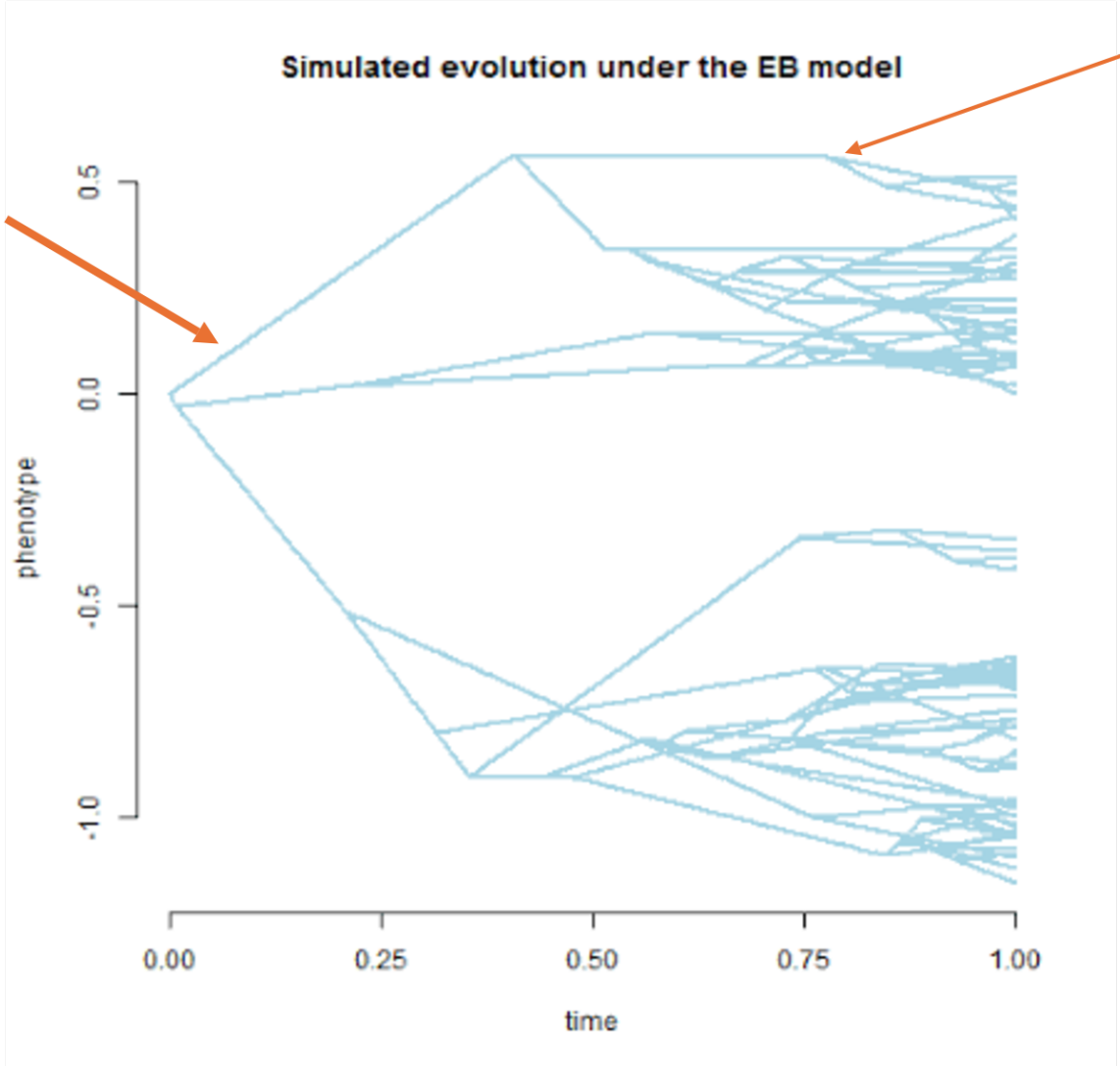
Modelo de radiación temprana (Early Burst)

¿Qué constituye una radiación adaptativa?

Tasas de evolución rápidas al inicio

Desplazamiento de caracteres

Se explica la mayor parte de la disparidad fenotípica



Desaceleración de las tasas de evolución

Llenado de nichos y menos competencia

Modelo de radiación temprana (Early Burst)

Ausencia del patrón en el tamaño corporal

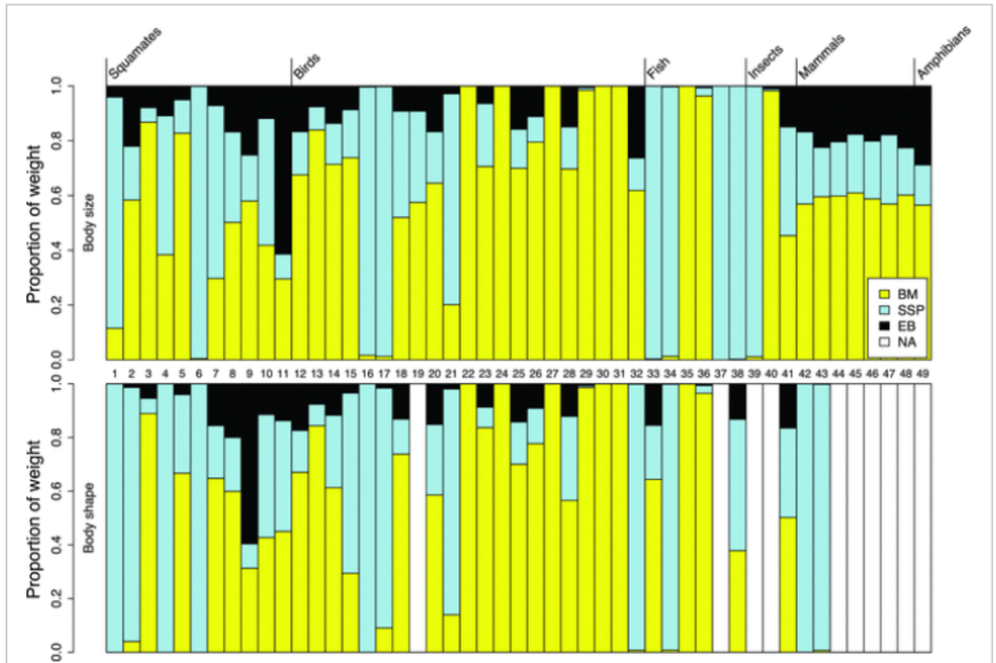


Figure 2 Open in figure viewer | PowerPoint

Akaike weights for three models of phenotypic evolution (BM, Brownian motion; SSP, single stationary peak; EB, early burst; NA, not applicable because shape data were unavailable) for all phylogenetic trees in the dataset. Numbers correspond to the datasets as listed in Table 1. Relative area of the bar filled with any color is proportional to the Akaike weight for that model given the data.

Harmon et al. (2010)

EVOLUTION
INTERNATIONAL JOURNAL OF ORGANIC EVOLUTION
SSE
SOCIETY for the STUDY of EVOLUTION

Free Access

EARLY BURSTS OF BODY SIZE AND SHAPE EVOLUTION ARE RARE IN COMPARATIVE DATA

Luke J Harmon, Jonathan B Losos, T Jonathan Davies, Rosemary G Gillespie, John L Gittleman, W Bryan Jennings, Kenneth H Kozak, Mark A McPeek, Franck Moreno-Roark ... See all authors

First published: 03 August 2010 | https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2010.01025.x |

VIEW METRICS

Modelo de radiación temprana (Early Burst)

Syst. Biol. 63(3):293–308, 2014
© The Author(s) 2013. 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/syt066
Advance Access publication October 22, 2013

Robust Regression and Posterior Predictive Simulation Increase Power to Detect Early Bursts of Trait Evolution

GRAHAM J. SLATER[1,2,*] AND MATTHEW W. PENNELL[3,4]

[1]*Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of California Los Angeles, 610 Charles E. Young Drive East, Los Angeles, CA, 90095-7239, USA;* [2]*Department of Paleobiology & Division of Mammals, National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, MRC 121, PO Box 37012, Washington, DC., 20013-7012, USA;* [3]*Institute for Bioinformatics and Evolutionary Studies, University of Idaho, 441D Life Sciences South, PO Box 443051, Moscow, ID, 83844-3051, USA; and* [4]*National Evolutionary Synthesis Center, 2024 W. Main Street, Suite A200, Durham, NC, 27705-4667, USA*

**Correspondence to be sent to: Graham J. Slater, Department of Paleobiology, National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, MRC 121, PO Box 37012, Washington, DC., 20013-7012, USA; E-mail: SlaterG@si.edu.*

Received 26 November 2012; reviews returned 18 April 2013; accepted 4 October 2013
Associate Editor: Jeremy Brown

BM, OU y EB

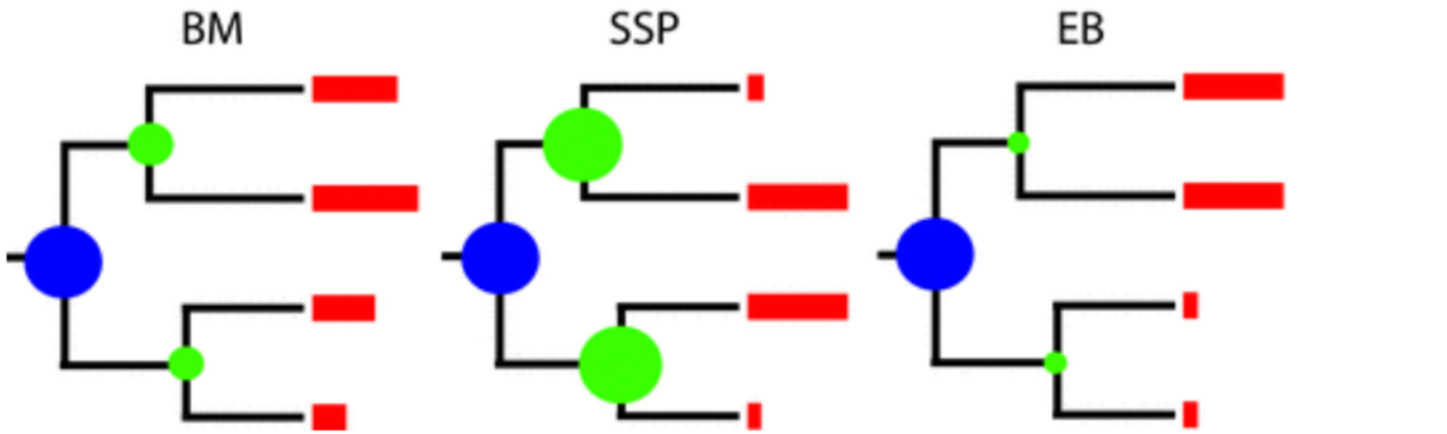


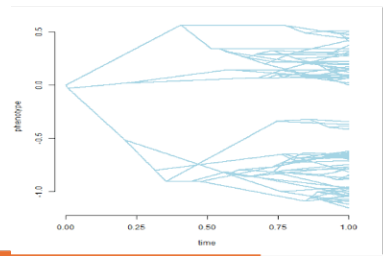
Figure 1 Open in figure viewer | PowerPoint

Example illustrating the differing predictions for the BM (Brownian motion), SSP (single stationary peak), and EB (early burst) models of morphological evolution. A hypothetical phylogenetic tree of four species is depicted. The length of each red line at the tips of each tree indicates the magnitude of a given morphological character for each species. Green circles indicate the amount of variation within subclades in the tree, whereas blue circles indicate the amount of variation in the whole clade. Subclades have much lower variation under the EB model, and greater variation under the SSP model, when each is contrasted to the BM model.

Harmon et al. (2010)

Todos los modelos son erróneos, pero algunos son útiles

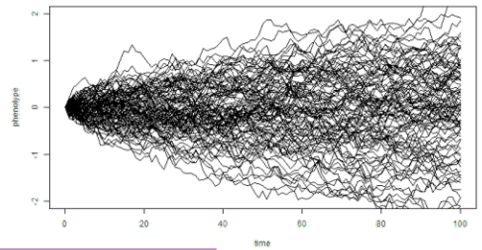
George Box



Early Burst

Identificar la evolución rápida temprana

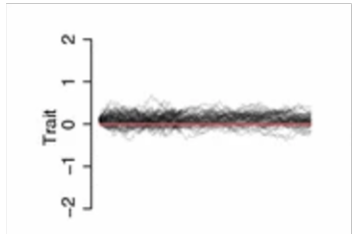
Radiaciones adaptativas



Modelo Browniano

Identificar cambios “aleatorios” entre linajes

Deriva genética
Selección direccional



Ornstein- Uhlenbeck

Identificar la evolución hacia un óptimo

Selección estabilizadora
Convergencias