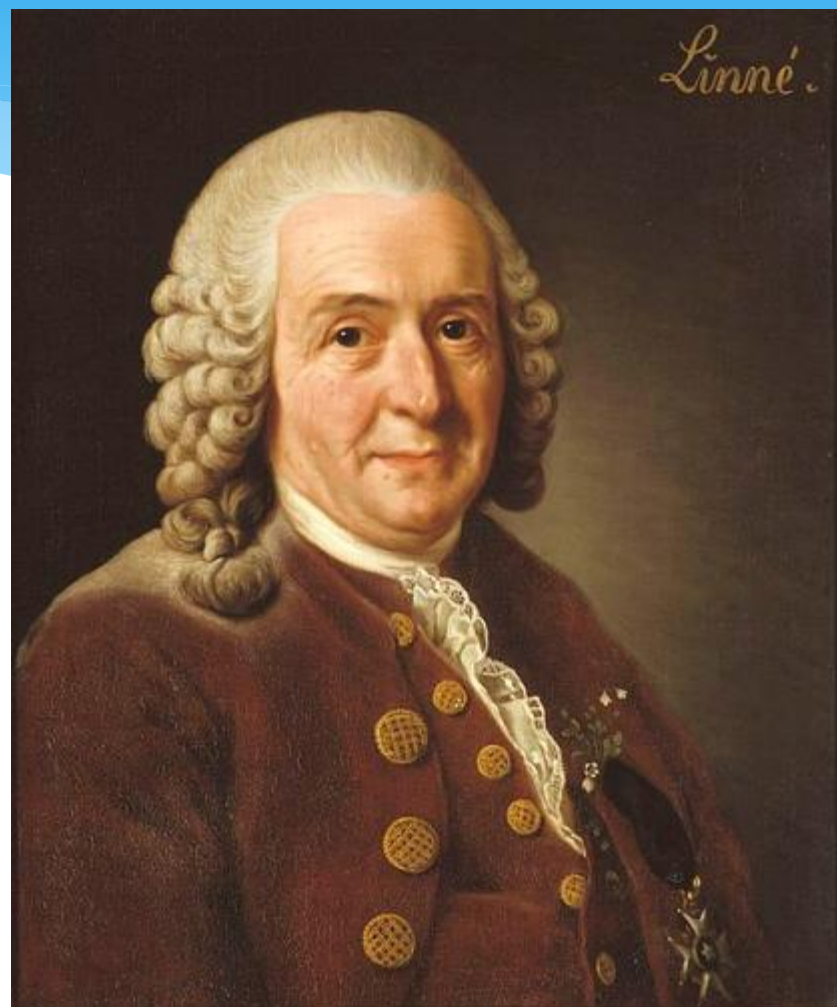


# Кладистика

Бизяев Никита, 1 курс

# Карл Линней

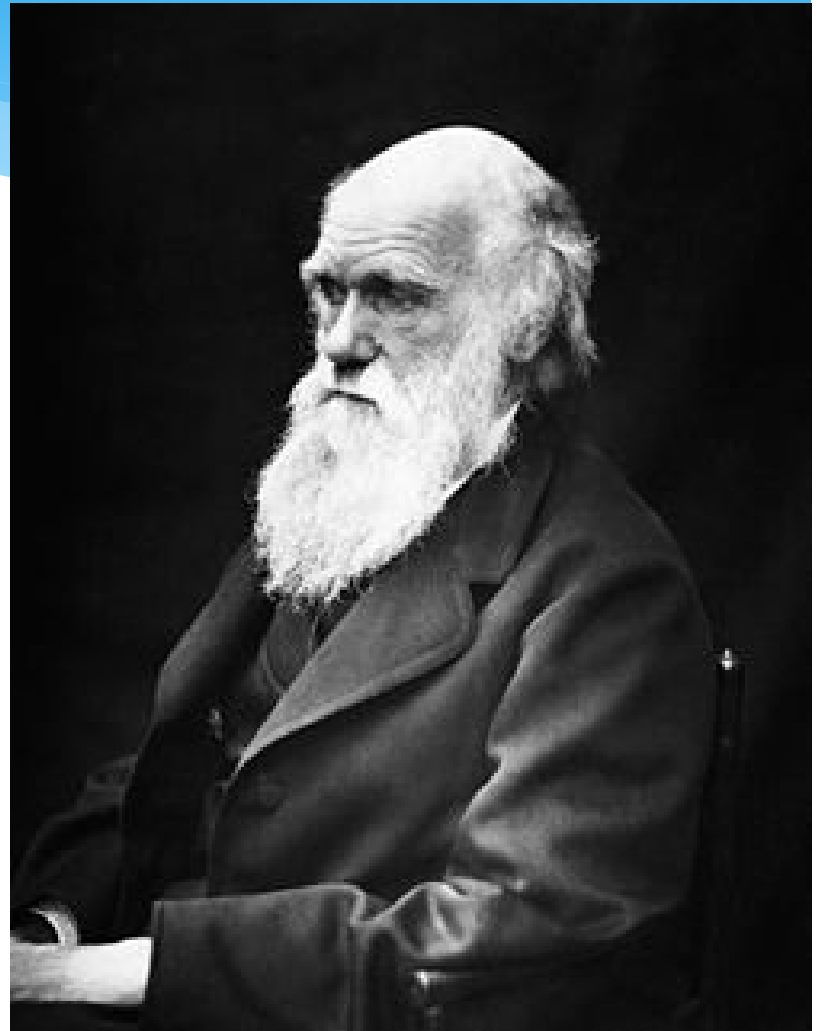
- \* Отец систематики
- \* Биноминальная номенклатура
- \* Определение вида
- \* Ввод таксономических категорий



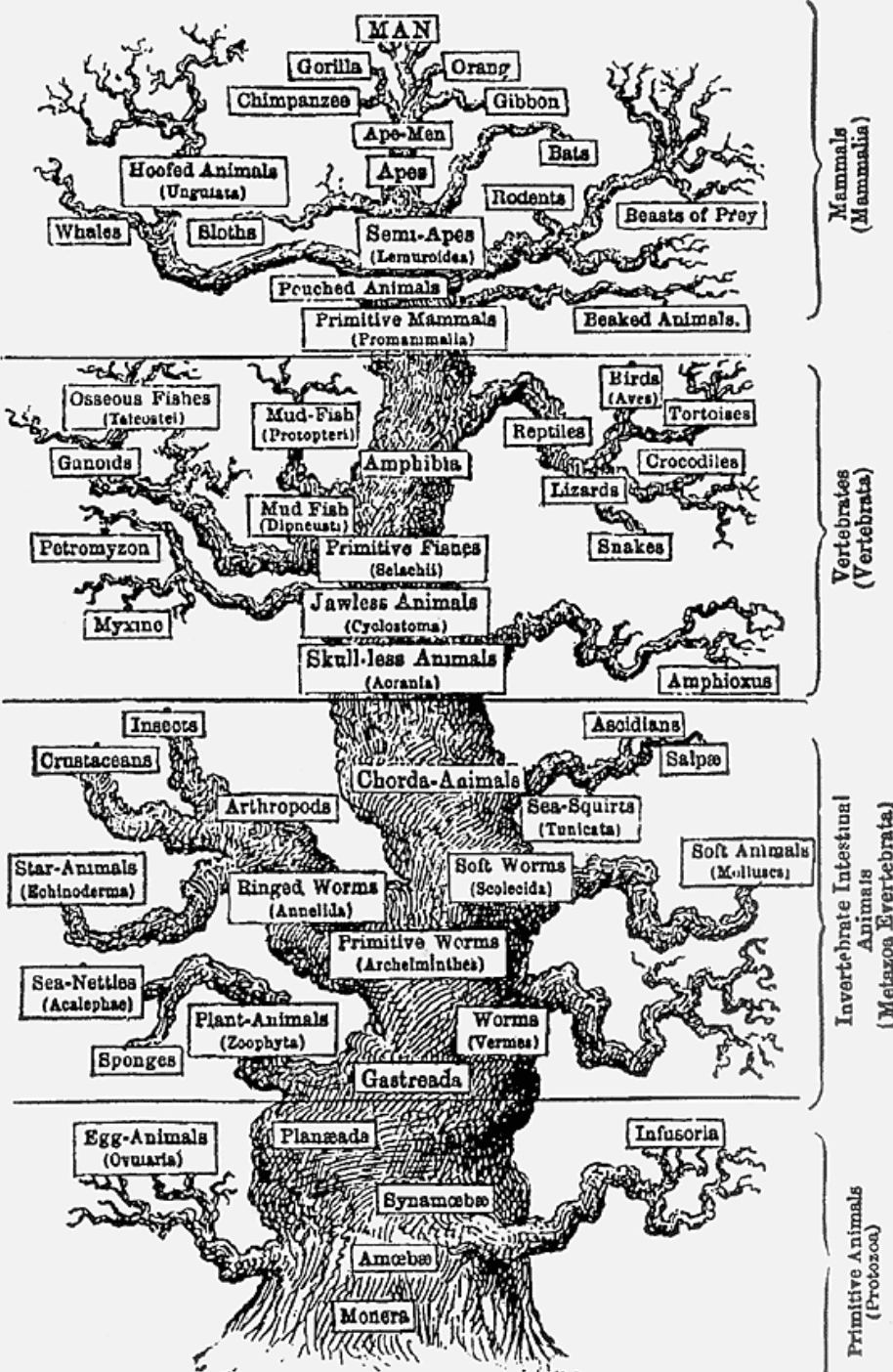
(wikipedia)

# Чарльз Дарвин

- \* Эволюционные учение
- \* Концепция древа жизни

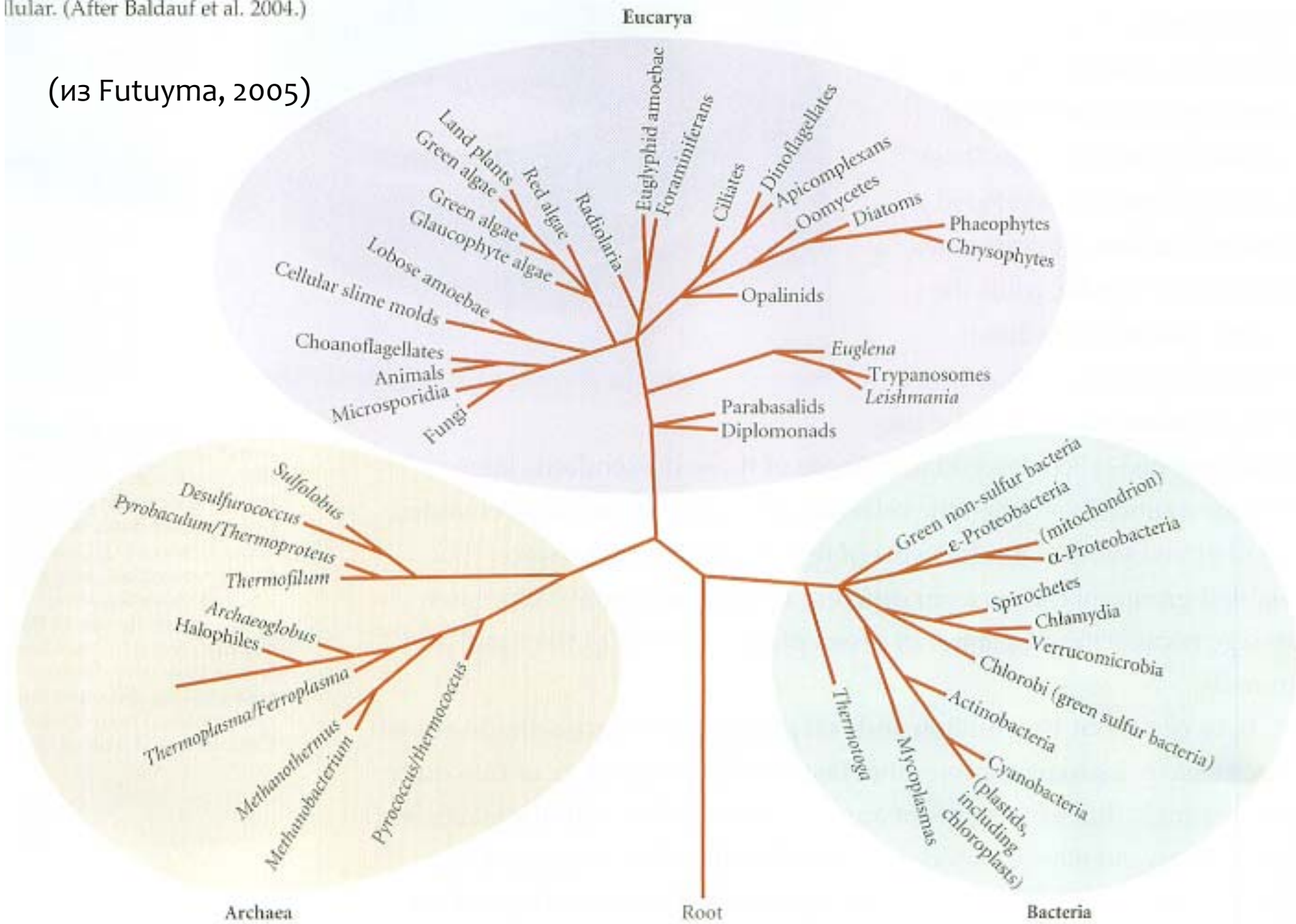


(wikipedia)



ДРЕВО ВО ВРЕМЕНА  
ГЕККЕЛЯ  
(из статьи И.Я.  
Павлинова)

(из Futuyma, 2005)



- \* **Вид** (wikipedia)- группа особей с общими морфофизиологическими, биохимическими и поведенческими признаками, способная к взаимному скрещиванию, дающему в ряду поколений плодовитое потомство, закономерно распространённая в пределах определённого ареала и сходно изменяющаяся под влиянием факторов внешней среды.

# Типологическая концепция вида

- \* **Вид** — группа особей, идентичных особи-эталону по диагностическим признакам
- \* Вид имеет неизменный набор качеств и свойств (эталон)
- \* **Голотип** – «образец», **Паратип** – вариация
- \* Проблема: далеко не все виды внутри монолитны по своим признакам
- \* Удобно применять в палеонтолог

# Номиналистская концепция вида

- \* **Вид** — признаваемая формальной классификацией группа особей, составляющих определенный этап развития данной эволюционной ветви.
- \* Вид не дискретен, лишь стадия развития в эволюции.




# Биологическая концепция вида

- \* **Вид** — это репродуктивно связанная совокупность популяций.
- \* **Вид** — группа особей, сходных по морфолого-анатомическим, физиолого-экологическим, биохимическим и генетическим признакам, занимающих естественный ареал, способных свободно скрещиваться между собой и давать плодовитое потомство.
- \* Вид дискретен только в данный момент. с течением же времени вид непрерывно подвергается эволюционным изменениям.
- \* Особое значение играют генетические связи внутри вида, между популяциями.



**(b) Diversity within a species.** As diverse as we may be in appearance all humans belong to a single biological species (*Homo sapiens*), defined by our capacity to interbreed.

(из Campbell, 2008)

- 
- \* **Реально вид существует именно в виде популяций**
  - \* **Популяция** – группа особей одного вида, живущих на одной территории и **дающее плодовитое потомство** (*плодовитое потомство адекватней указать именно у популяций, а не видов!*)

# Кольцевые виды

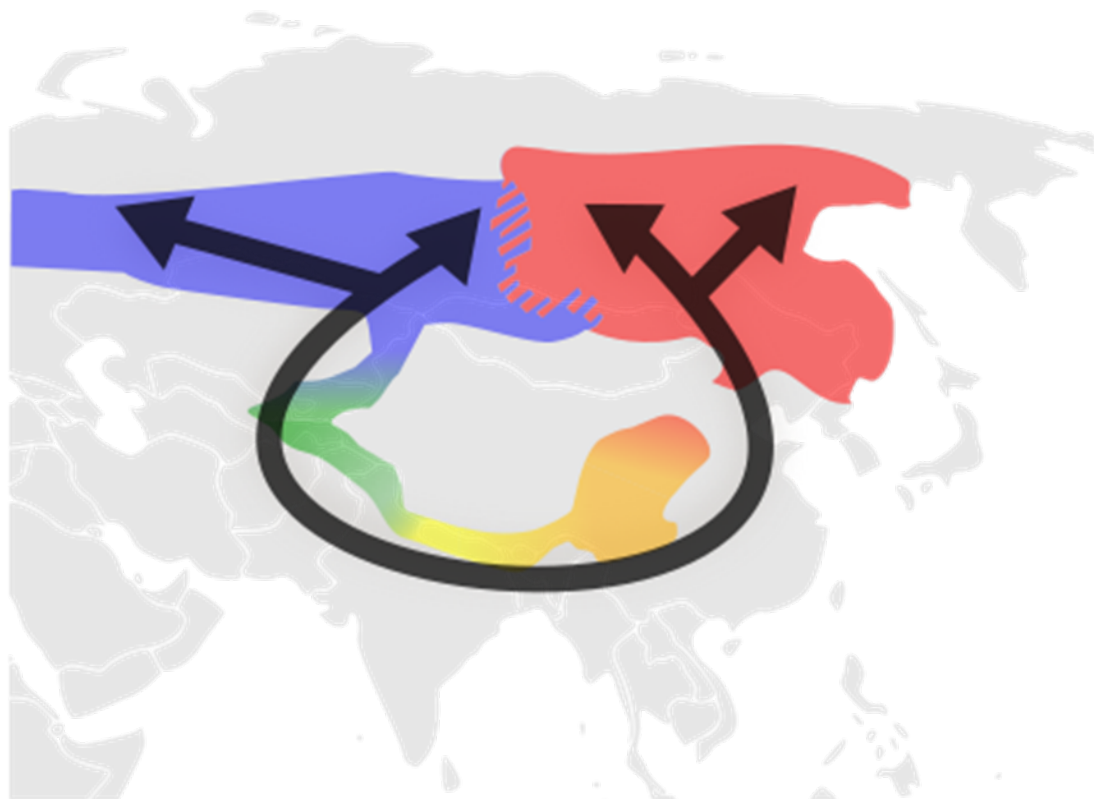
- Виды, у которых скрещиваться между собой может не каждая популяция

Европейская и азиатская популяции скрещиваться между собой не могут



Зеленая пеночка

(из презентации Кузина И.А)





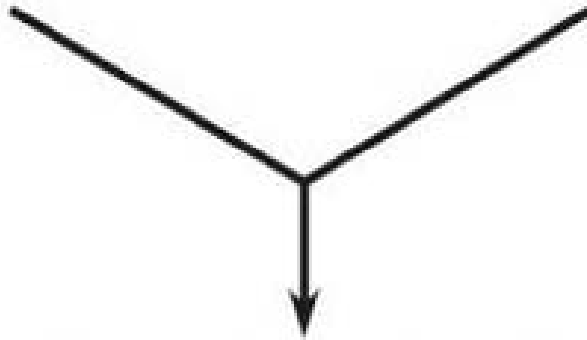
Что произойдёт с видом, если исчезнет синяя популяция?



*Pundamilia nyererei*



*Pundamilia pundamilia*



*Pundamilia "turbid water,"*  
hybrid offspring from a location  
with turbid water

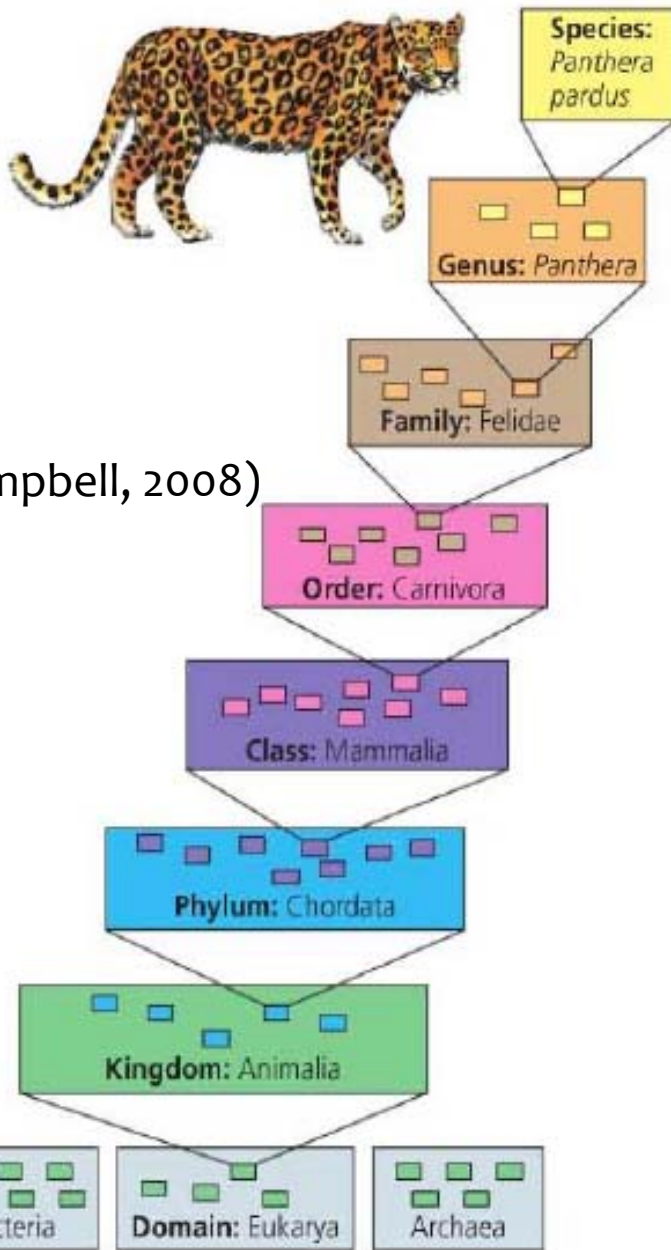
За последние 30 лет исчезли 200 из 600 видов цихлид в озере Виктория.

Это отчасти, видимо, связано с ослаблением способности самок различать цвета самцов, вызванным замутнением ВОДЫ

(из презентации Кузина И.А.)

- \* **Филогения** – эволюционная история организмов или их групп
- \* **Систематика** – наука о классификации организмов и восстановление их эволюционных связей
- \* **Таксономия** – наука о классификации и именовании организмов

# Таксономические единицы и таксоны

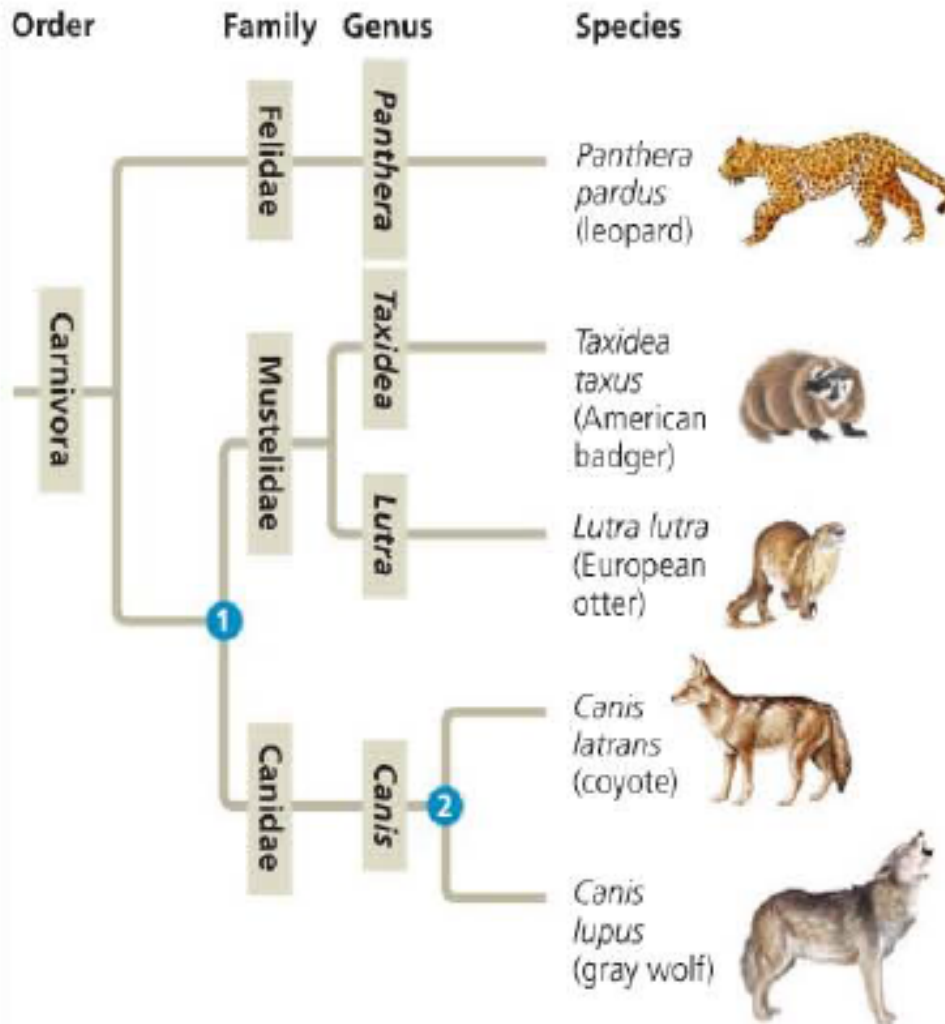


(из Campbell, 2008)

- \* **Таксономические единицы** – иерархические единицы таксономии (вид, род, семейство, отряд, класс, тип, царство, домен и пр.)
- \* **Таксон** – таксономическая единица, включающая организмы (Сем. Кошачьи, Тип Членистоногие)
- \* Таксоны не сообщают о родстве между одинаковыми группами

▲ **Figure 26.3 Hierarchical classification.** At each level of the Linnaean classification system, species are placed into groups belonging to more comprehensive groups.





▲ **Figure 26.4 The connection between classification and phylogeny.** Hierarchical classification is reflected in the progressively finer branching of phylogenetic trees. This tree traces possible evolutionary relationships between some of the taxa within order Carnivora, itself a branch of class Mammalia. The branch point **1** represents the most recent common ancestor of all members of the weasel (Mustelidae) and dog (Canidae) families. The branch point **2** represents the most recent common ancestor of coyotes and gray wolves.

(из Campbell, 2008)

# Подходы к классификации биоты

Искусственный

Естественный

**lim** кладистическая  
система

=

естественная  
система

признаки -> ∞  
идеальные алгоритмы  
прямые руки

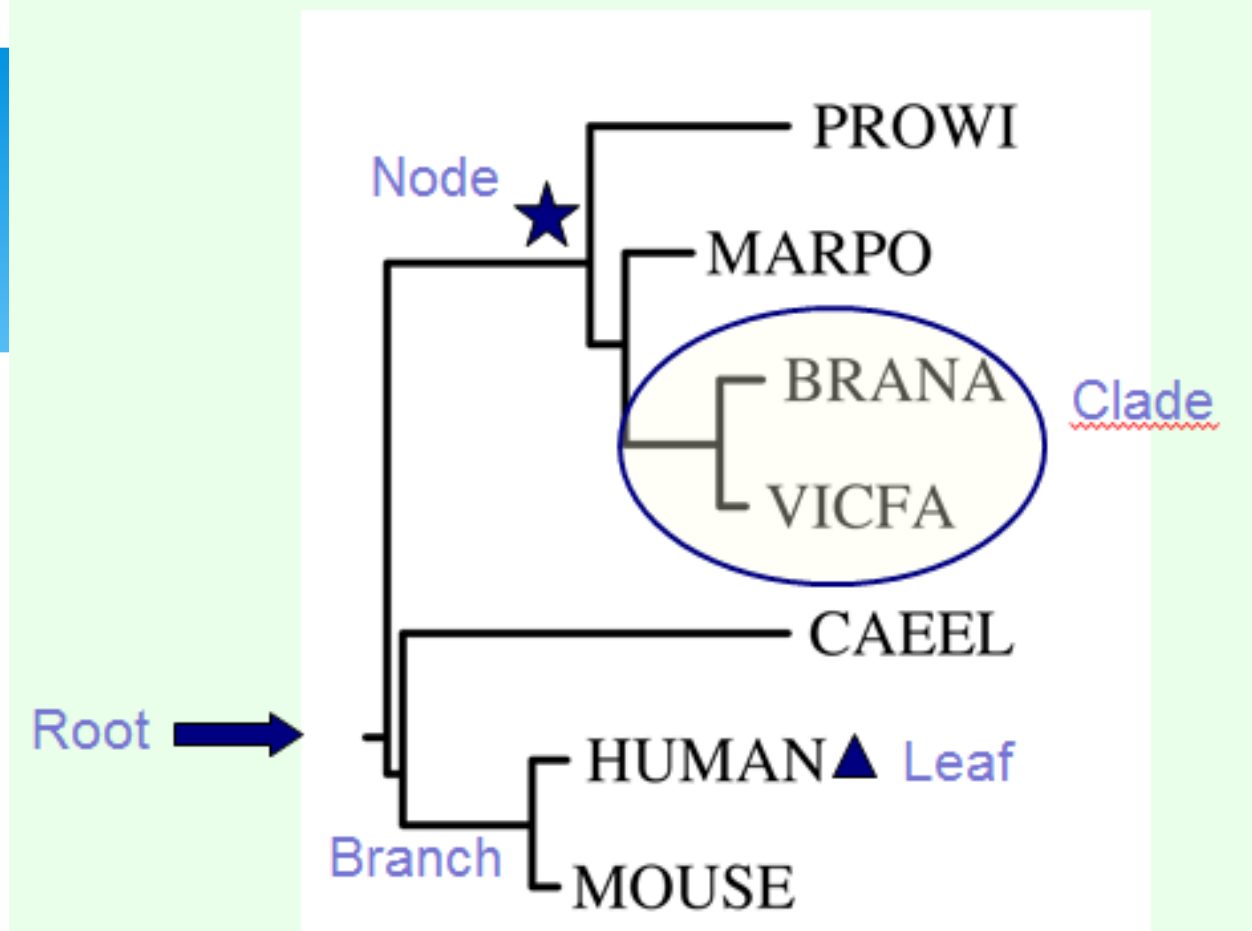


\* Для представления  
родства  
организмов  
используется  
древовидная  
форма



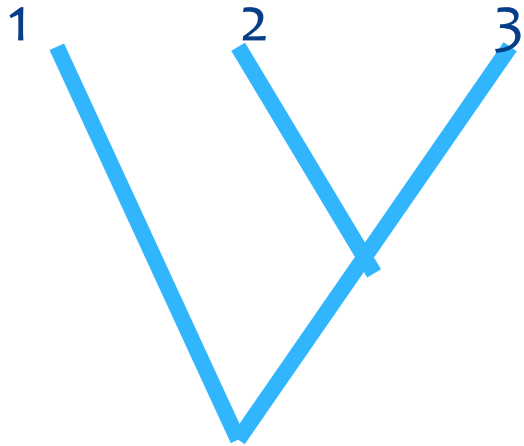
- \* **Кроновая группа** – группа, перешедшая на более высокий уровень организации
- \* **Базальная группа** – группа, сохранившая плезиоморфные признаки.
- \* **Внешняя группа** – базальная группа, противопоставленная остальным на данном древе
- \* **Сестринские группы** – две наиболее родственные группы.
- \* Применение кладистики ведёт к отказу от традиционных таксономических категорий

(из презентации ФББ)

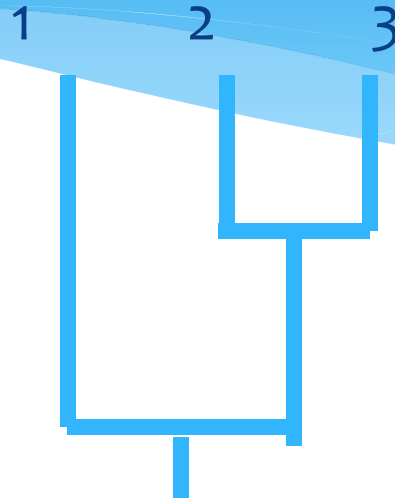


- \* **Узел (node)** – точка разделения предковой формы на 2 независимо эволюционирующие линии (внутренняя сторона графа)
- \* **Лист** – конечная форма (внешняя сторона графа)
- \* **Ветвь** – линия, соединяющая узлы, листья (ребра графа)
- \* **Корень (root)** – гипотетический общий предок

# Формы представления деревьев



Угловая форма

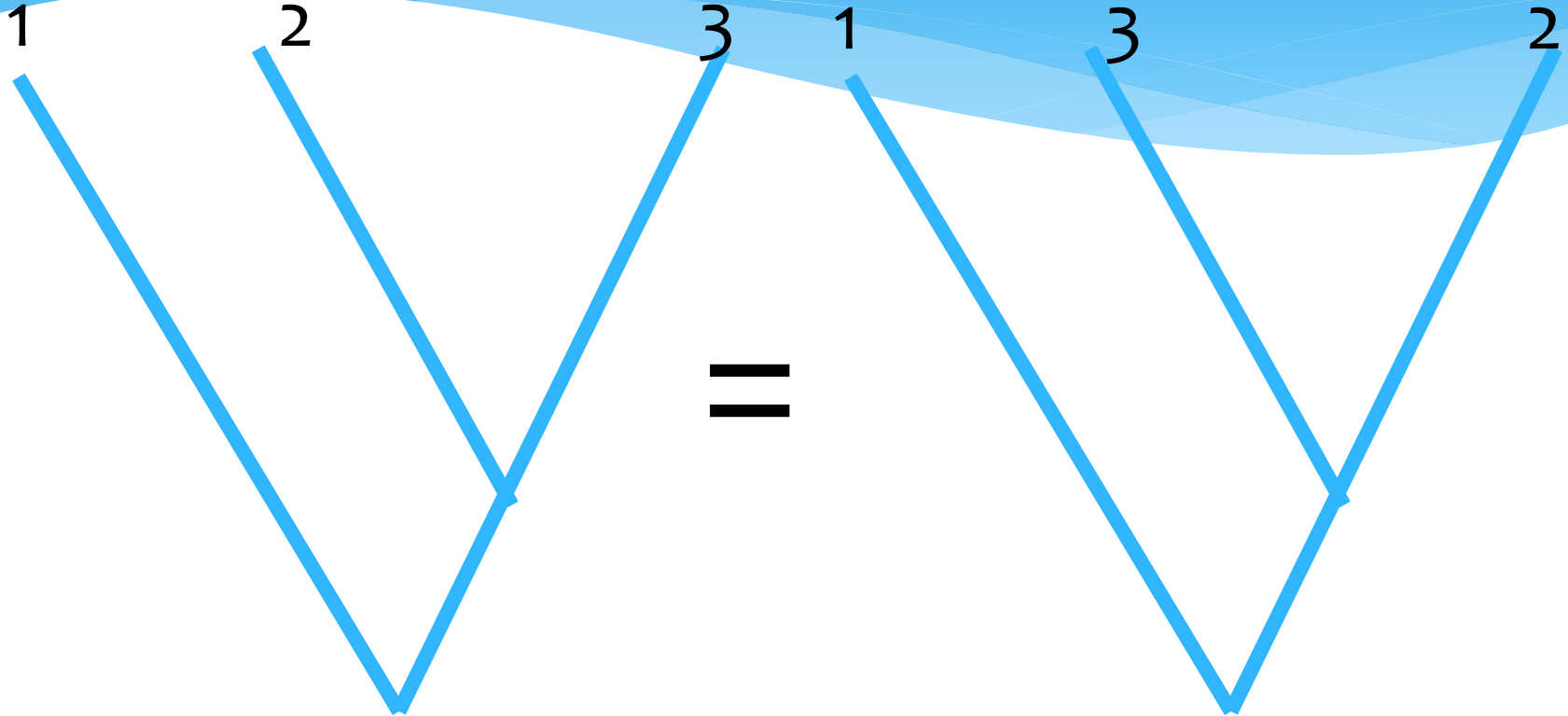


Прямоугольная форма

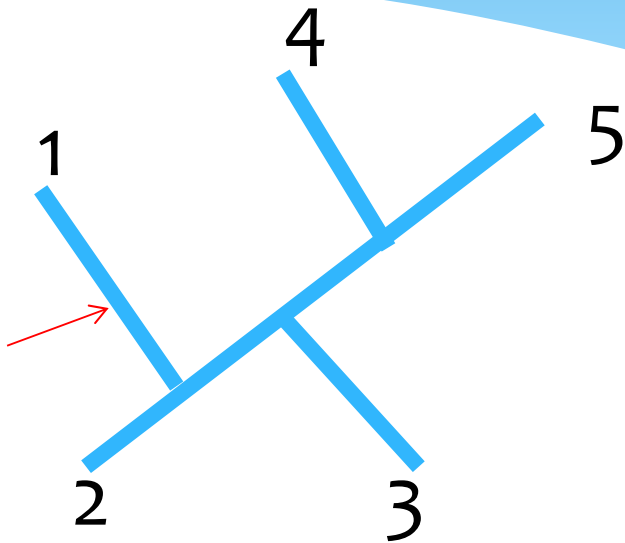
$(2,3),1$

Линейная форма

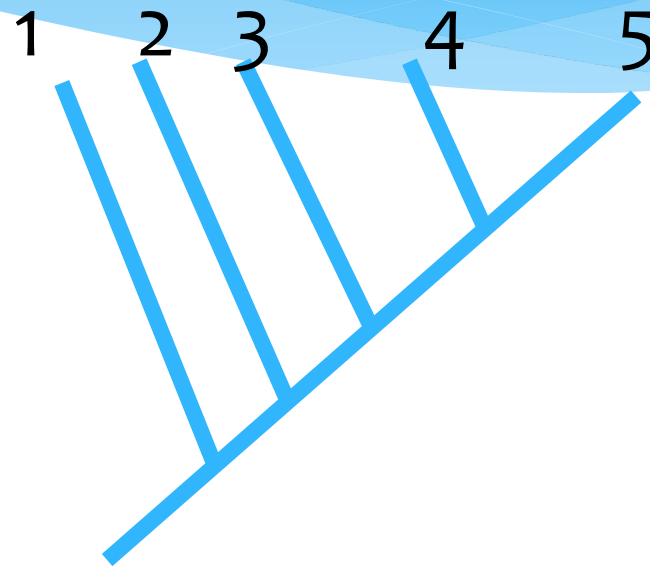
# Зеркальность







\* **Неукоренённое дерево**  
– множество  
укоренений



**Укоренённое дерево**  
(по красной стрелке)

# Признаки

\* Сравнительная анатомия

(<http://kamillastella.opk.ru/>)

Dragon anatomy: Morphology



Copyright © 1997 Art and design: Eugene Arenhaus. Ideas and production: Jennifer Walker. All rights reserved.

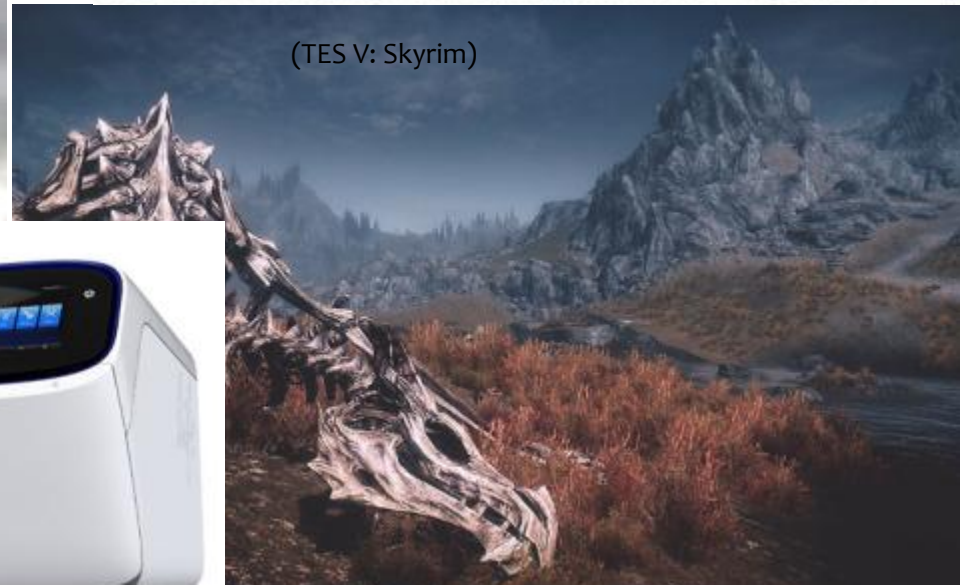
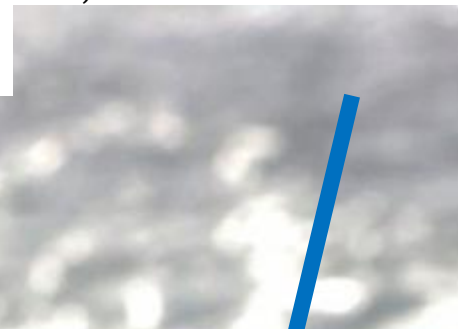
биология

ov.ru)

(TES V: Skyrim)



Maria Lesiva



# Эпитеты для признаков

**Плезиоморфии** – предковые состояния признака

**Апоморфии** – производные (приобретенные)  
состояния признака

**Синапоморфии** – общие производные состояния  
признака

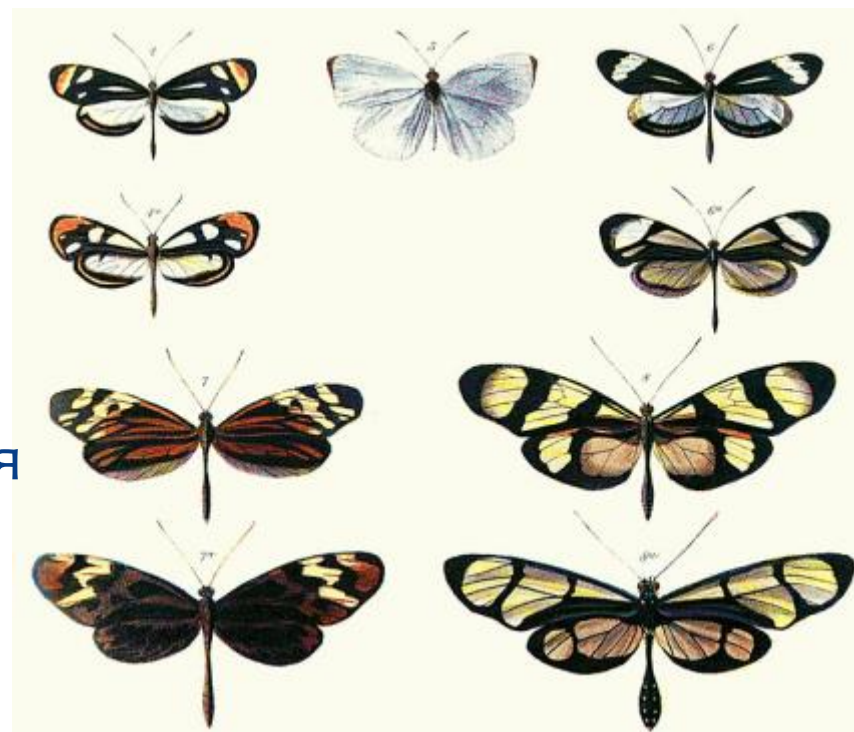
**Гомоплазии** – ложные синапоморфии: озникновение  
одинаковых признаков независимо



(wikipedia)

\* **Гомология (*sensu stricto*)** – структуры, имеющие общее происхождение

\* **Аналогия** - сходство каких-либо структур или функций, не имеющих общего происхождения



1 Ancestral homologous DNA segments are identical as species 1 and species 2 begin to diverge from their common ancestor.

1 CCATCAGAGTCC  
2 CCATCAGAGTCC

2 Deletion and insertion mutations shift what had been matching sequences in the two species.

↓  
1 CCATCAGAGTCC (Deletion of G)  
2 CCATCAGAGTCC (Insertion of GTA)

3 Of the three homologous regions, two (shaded orange) do not align because of these mutations.

↓  
1 CCATCAAGTCC  
2 CCATGTA CAGAGTCC

4 Homologous regions realign after a computer program adds gaps in sequence 1.

↓  
1 CCAT\_\_\_CA\_AGTCC  
2 CCATGTA CAGAGTCC

▲ **Figure 26.8 Aligning segments of DNA.** Systematists use computer software to find and align similar sequences along DNA segments from two species. (In this example, no bases have changed in these sequences since divergence, and so the comparable sequences are still identical once the length is adjusted.)

(из Campbell, 2008)

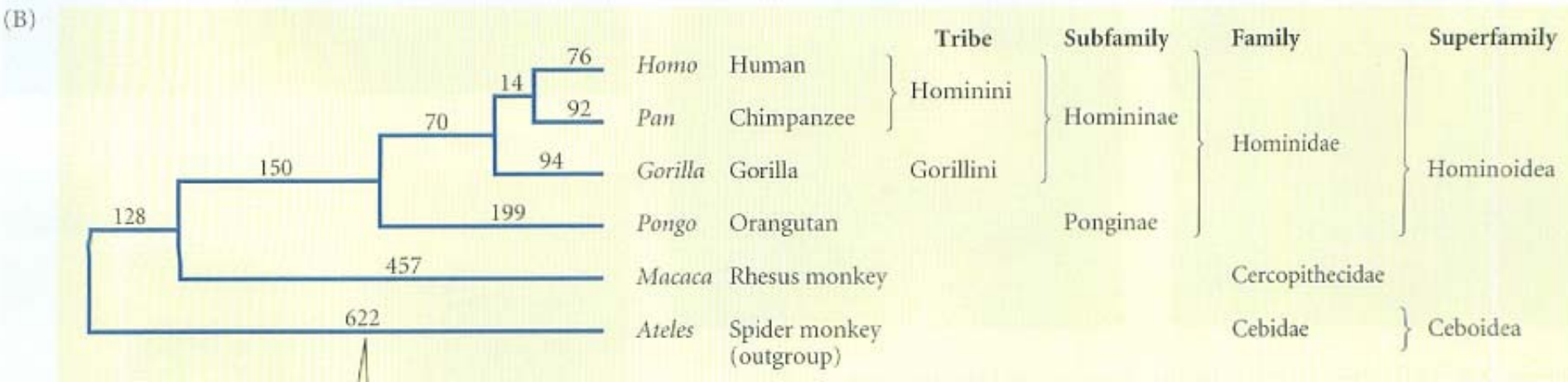
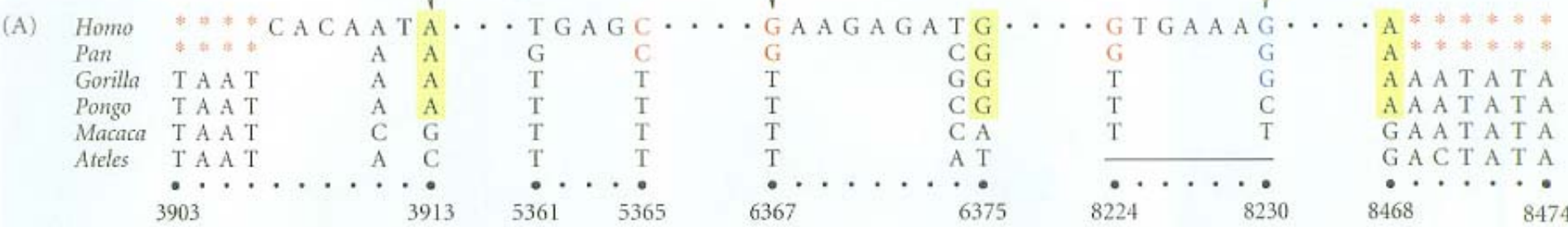
# Про гены

(из Futuyma, 2005)

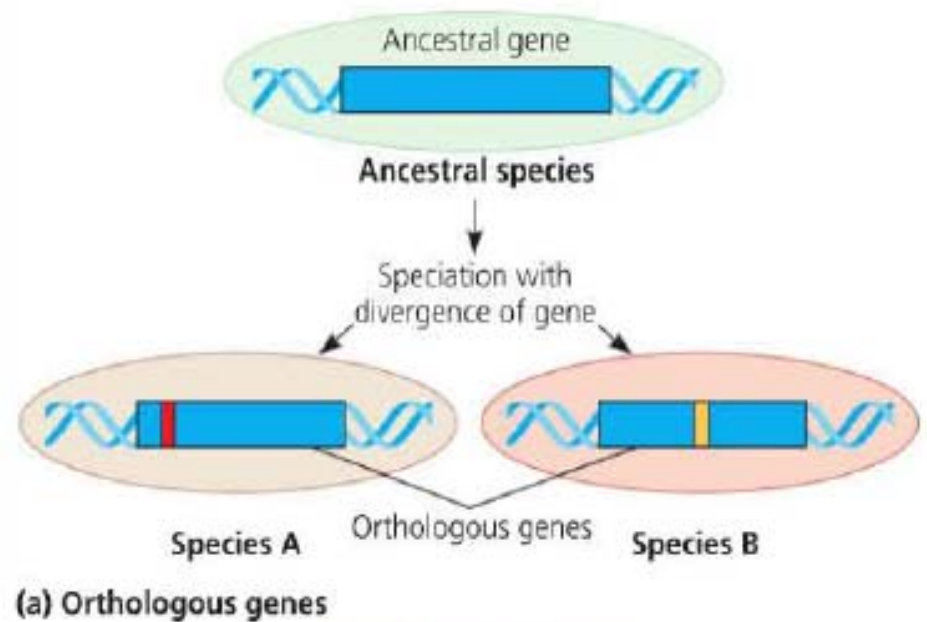
Yellow indicates Great Ape synapomorphy (*Homo/Pan/Gorilla/Pongo*).

Red indicates *Homo/Pan* synapomorphy.

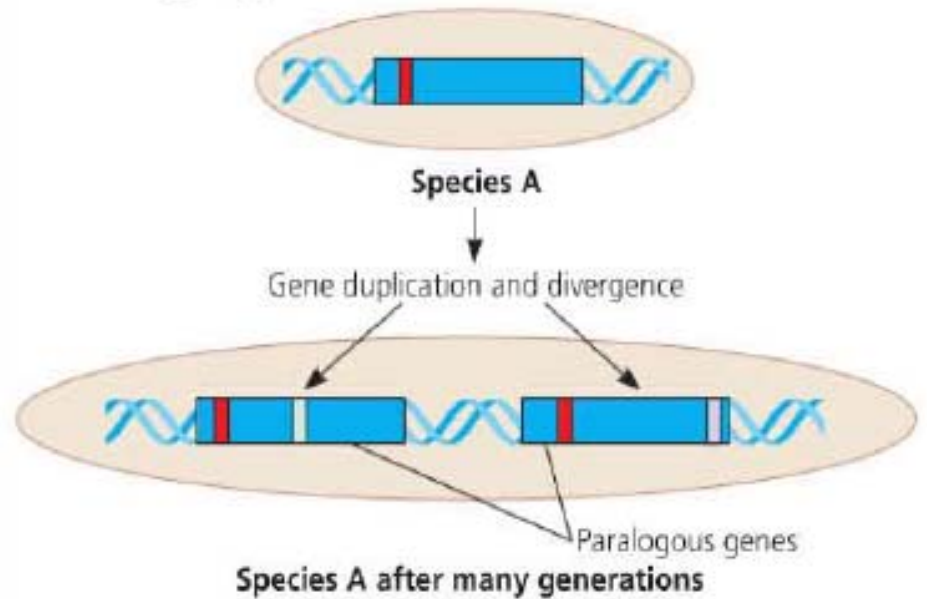
This is a *Homo/Pan/Gorilla* synapomorphy.



- \* **Ортологи** – гомологи, возникшие в результате видообразования
- \* **Паралоги** – гомологи, возникшие в результате дупликации генов



(a) Orthologous genes



(b) Paralogous genes

▲ **Figure 26.18 How two types of homologous genes originate.** The colored bands mark regions of the genes where differences in base sequences have accumulated.

(из Campbell, 2008)

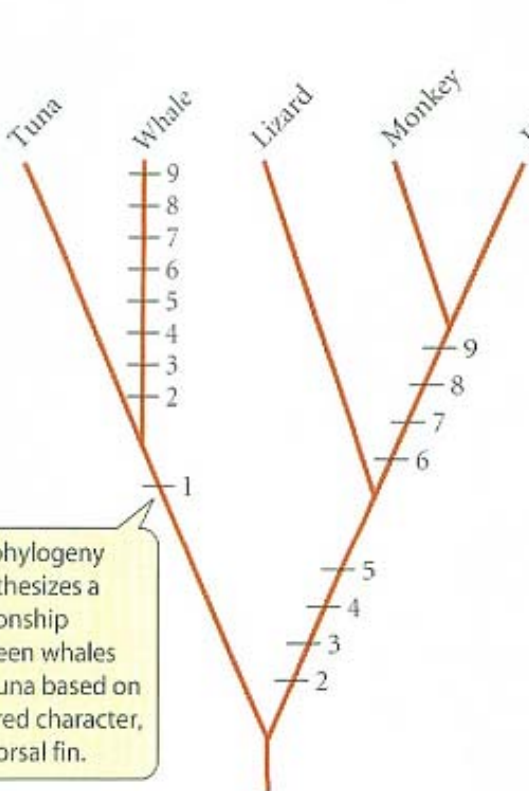
# Принципы кладистики

- \* Организмы группируются в клады **только** на основе родства и **только** по общим приобретённым признакам (истинным синапоморфиям).
- \* **Принцип парсимонии:** наименьшее число эволюционных событий
- \* **Принцип подобия:** составляющие группу особи относительно подобны друг другу

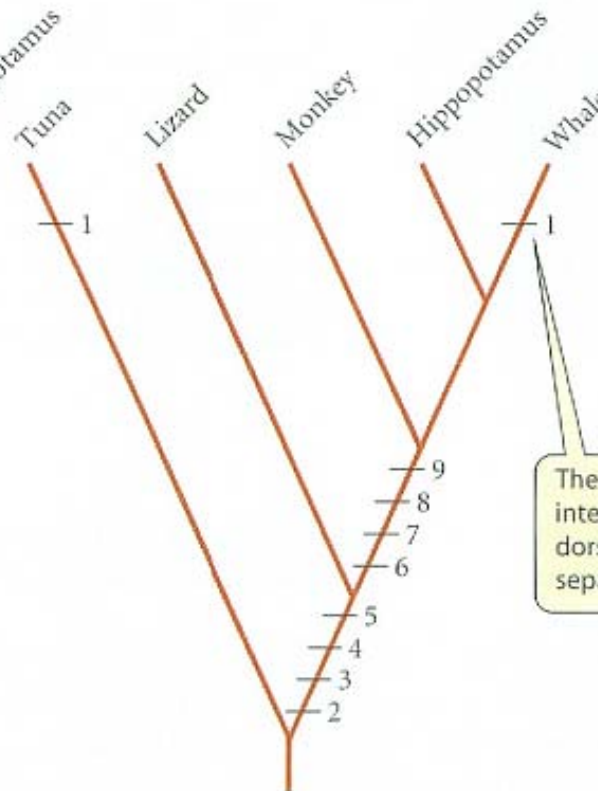


# Принцип парсимонии

(A) Hypothetical phylogeny



(B) Accepted phylogeny

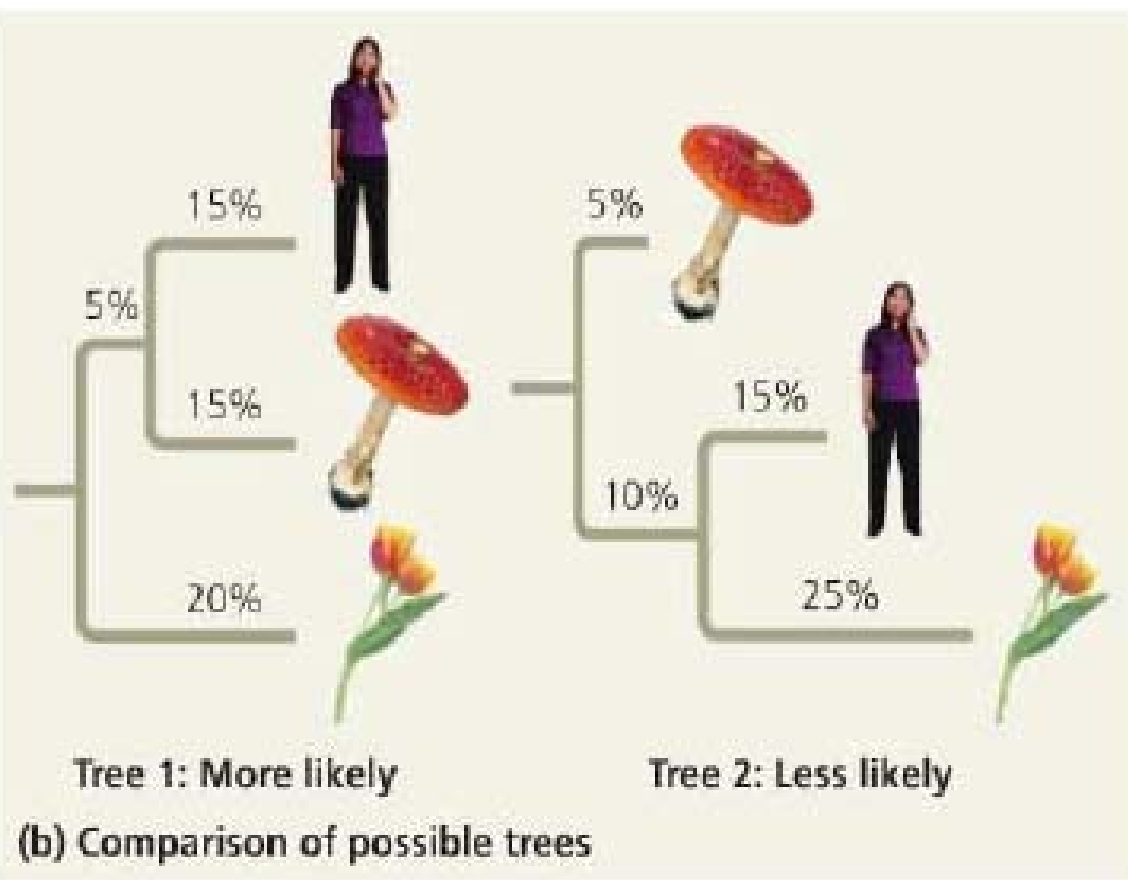


Character key:

1. Dorsal fin
  2. Pectoral girdle
  3. Limb skeleton
  4. Lungs
  5. Cervical and thoracic vertebrae
  6. Single aortic arch
  7. Dentary jawbone
  8. Milk
  9. 4-Chambered heart
- Tetrapod synapomorphies: 2, 3, 4, 5
- Mammalian synapomorphies: 6, 7, 8, 9

The more parsimonious interpretation is that the dorsal fin of whales evolved separately from that of tuna.

# Принцип подобия



(из Campbell, 2008)

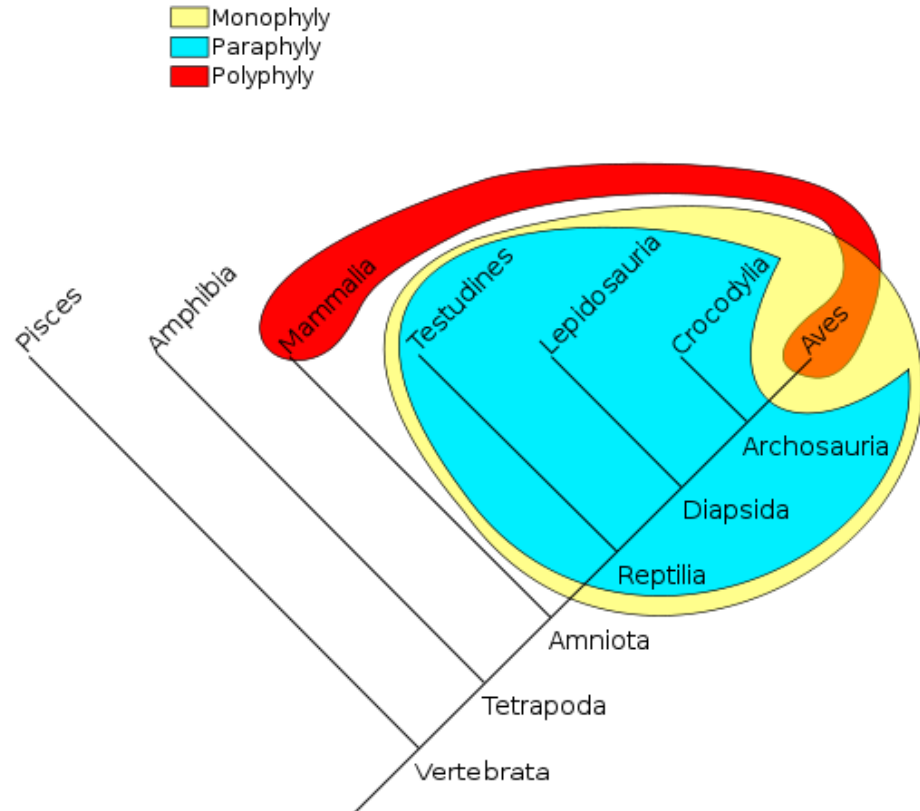
- \* **Консервативные гены** могут показать макроэволюцию (рРНК)
- \* **Быстро эволюционирующие гены** могут показать эволюцию на малых периодах (мтДНК)

\* Типы группировок организмов:

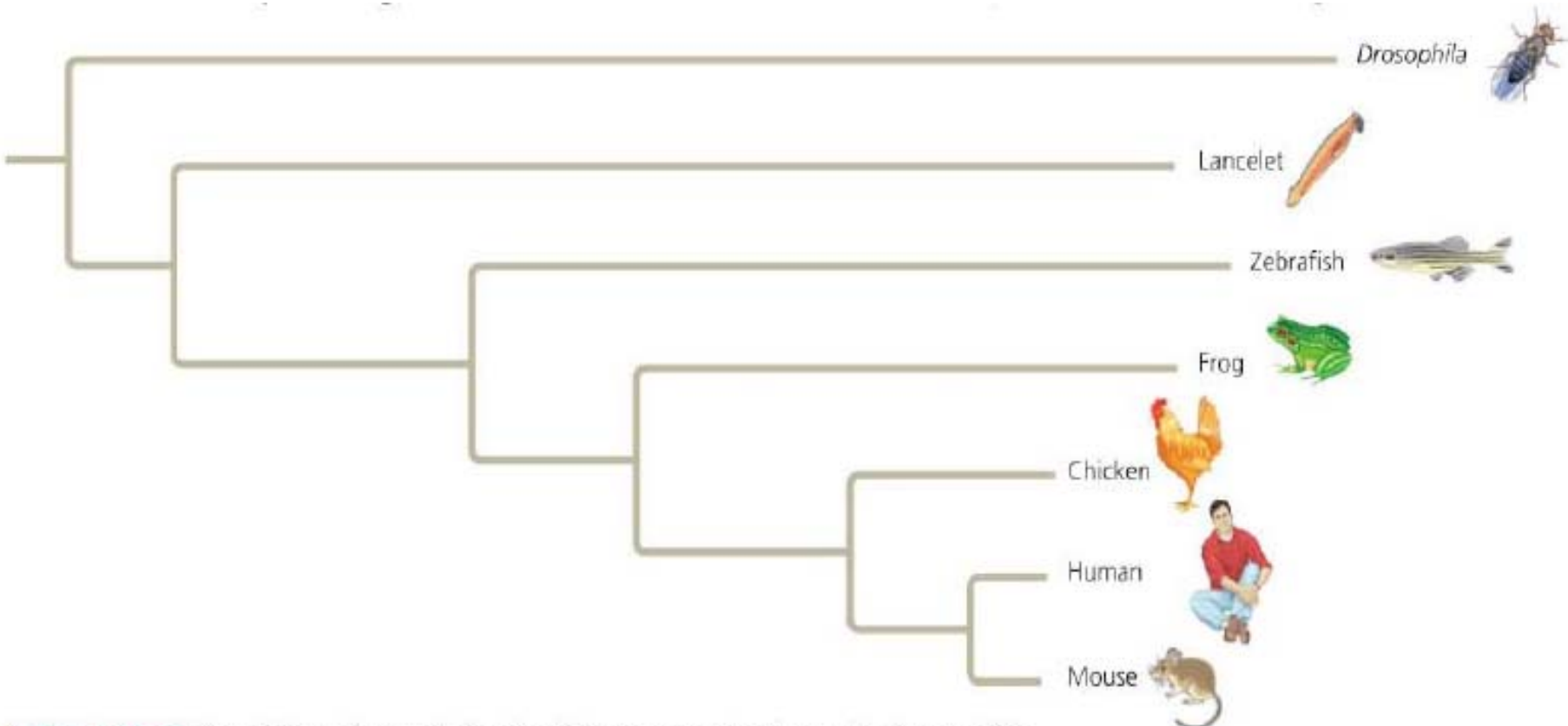
\* **Монофилетическая группа** - группа включает ВСЕХ потомков общего предка (составляет кладу)

\* **Парафилетическая группа** - группа включает не всех потомков общего предка

\* **Полифилетическая группа** - группа включает потомков различных предков  
(из презентации Бизяева Н.С.)



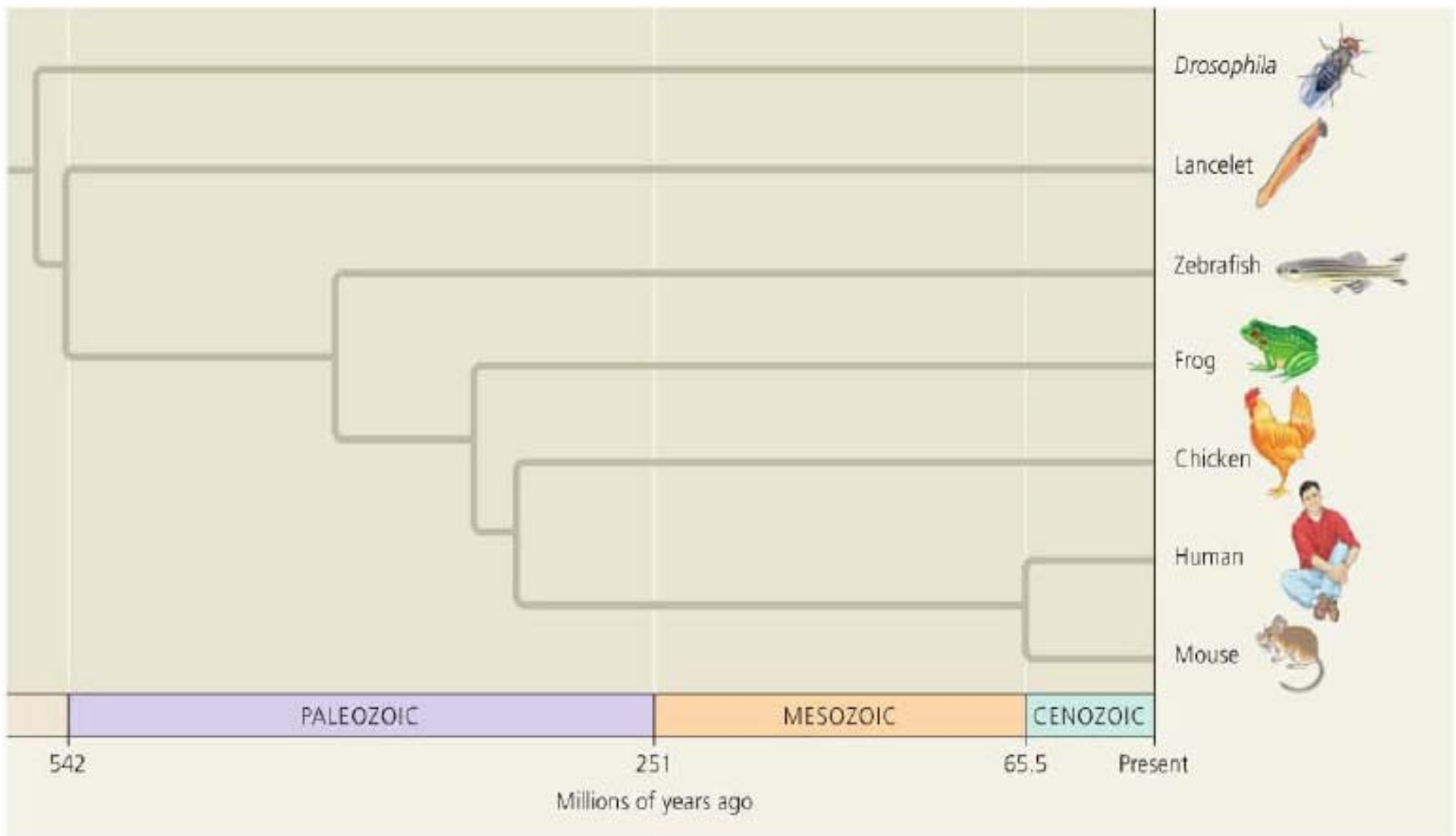
(wikipedia)



**▲ Figure 26.12 Branch lengths can indicate relative amounts of genetic change.** This phylogenetic tree was constructed by comparing sequences of a homologous gene that plays a role in development. The *Drosophila* gene was used as an outgroup. The branch lengths are proportional to the amount of genetic change in each lineage. Thus, the varying branch lengths indicate that the gene has evolved at slightly different rates in the different lineages.

**?** In which vertebrate lineage has the studied gene evolved most rapidly? Explain.

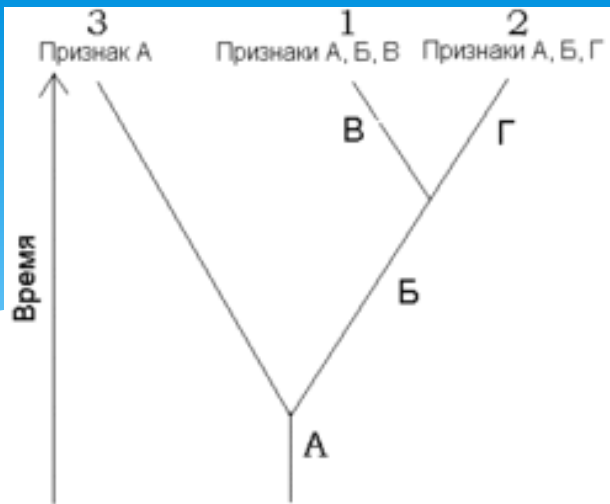
(из Campbell, 2008)



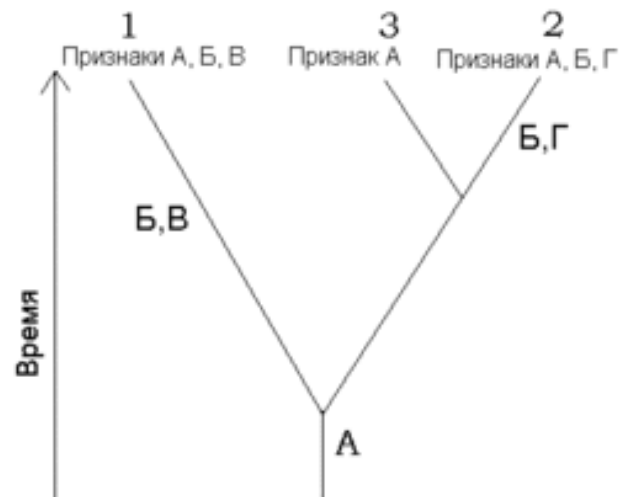
▲ **Figure 26.13 Branch lengths can indicate time.** The relationships shown in this tree are based on the same molecular data as the tree in Figure 26.12. Branch lengths were then drawn to fit the dates of the different branch points based on fossil evidence. As a result, branch lengths are proportional to time. Each evolutionary lineage has the same total length from the base of the tree to the branch tip, indicating that all the lineages have diverged from the common ancestor for equal amounts of time.

(из Campbell, 2008)

# Метод парсимонии



Более вероятный сценарий:  
признаки возникают лишь один раз



Менее вероятный сценарий: признак  
Б возникает дважды независимо

*Цифрами обозначены виды, буквами - признаки.  
Ветвления показывают происхождение видов от  
общего предка. Положение буквы показывает, на  
какой ветви возник данный признак.*

- Принимает наиболее экономное древо: как можно меньше эволюционных событий

# Метод UPGMA

UPGMA - **U**nweighted **P**air **G**roup **M**ethod with **A**rithmetic **M**ean, или метод невзвешенного парного среднего. Он позволяет строить филогенетические деревья, группируя организмы в кластеры.

Вам представлены 6 организмов, и между ними заданы филогенетические расстояния в некоторых условных единицах (см. таблицу). Два организма, расстояние между которыми наименьшее, группируются в кластер. Расстояние от кластера до другого организма рассчитывается как среднее расстояний от обоих членов этого кластера до этого организма. Сгруппировав два организма в кластер, для дальнейших расчётов необходимо перерисовать матрицу, в которой созданный вами кластер будет фигурировать, как один "организм". Далее действия повторяются. Кластеры могут группироваться как с организмами, так и с другими кластерами. На последнем шаге кластеризации вы будете иметь матрицу, состоящую из двух кластеров и расстояния между ними. Процесс кластеризации наглядно отображается в виде филогенетического дерева.

(из «Истоминского теста»)



Необходимым условием использования метода является **постоянная скорость эволюции** исследуемых нуклеотидных последовательностей. При неравномерной скорости эволюции последовательностей (несоответствие модели молекулярных часов) метод UPGMA может приводит к ошибкам в топологии дерева (из статьи Павлинова)

- \* **Таксон 1:** Чебурашка – покрыт шерстью, теплокровен, обладает наружными ушами, добр и дружелюбен.
- \* **Таксон 2:** Крокодил Гена – покрыт чешуей, холоднокровен, не имеет ушей, добр и дружелюбен.
- \* **Таксон 3:** Старуха Шапокляк – покрыта шерстью, теплокровна, обладает наружными ушами, вредна и недружелюбна.

(из ЗЭ ВОШ по биологии, 2014)



(<http://www.profi-forex.org>)



# Метод даёт сбой

a	b	c	d	e	f	g	h	i	j	a	b	c	d	e	f	g	h	i	j	a	b	c	d	e	f	g	h	i	j	a	b	c	d	e	f	g	h	i	j	a	b	c	d	e	f	g	h	i	j
0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Species 1										Species 2										Species 3										Species 4 (outgroup)										Ancestor 1									

Shared character states

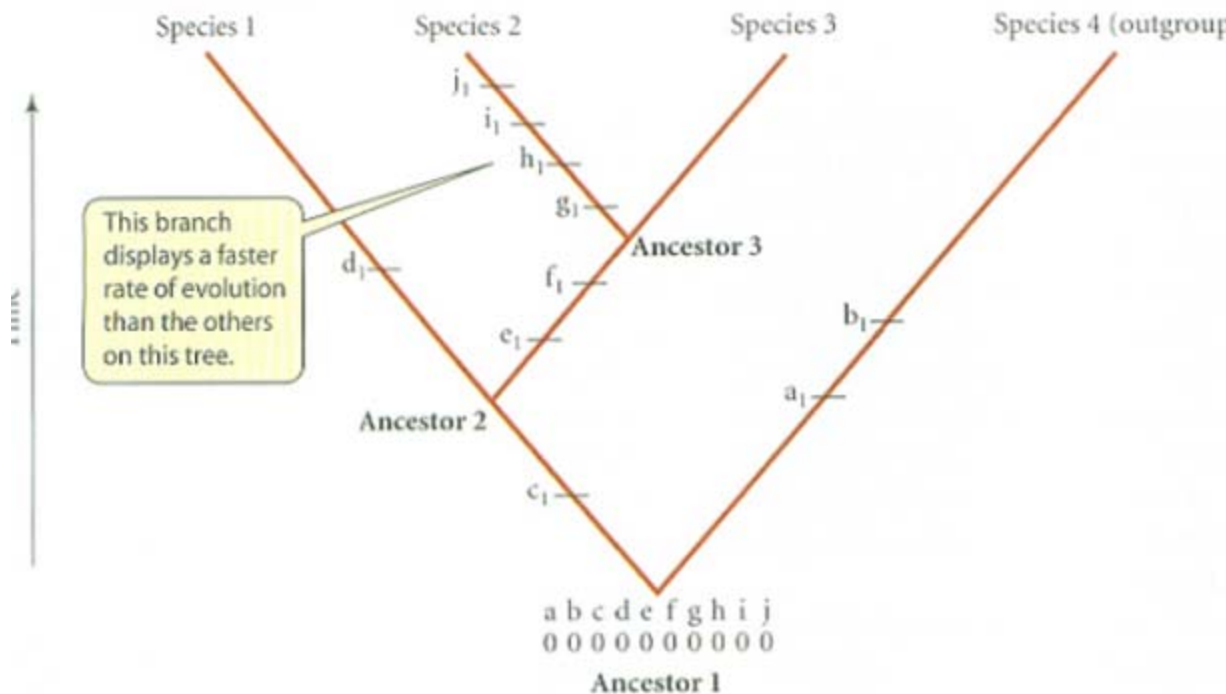
	1	2	3	4
1	-	3	7	6
2		-	6	1
3			-	5

Species 1 and 3 share the most character states...

Shared derived character states

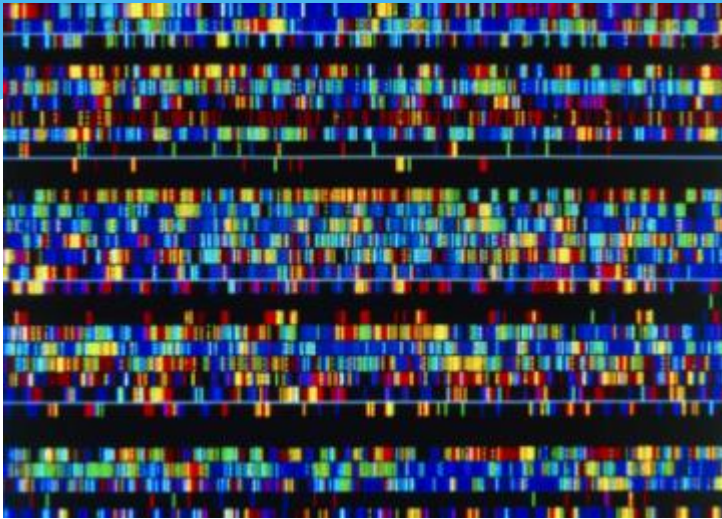
	1	2	3	4
1	-	1	1	0
2		-	3	0
3			-	0

...but species 2 and 3 share the most *derived* character states, and thus are the most closely related.



- \* Для объединения организмов в кладу учитываются только синапоморфные признаки, но для этого нужно понимать, какие признаки, собственно, апоморфные.
- \* Метод UPGMA помогает получить эскиз дерева, который нужно дорабатывать.

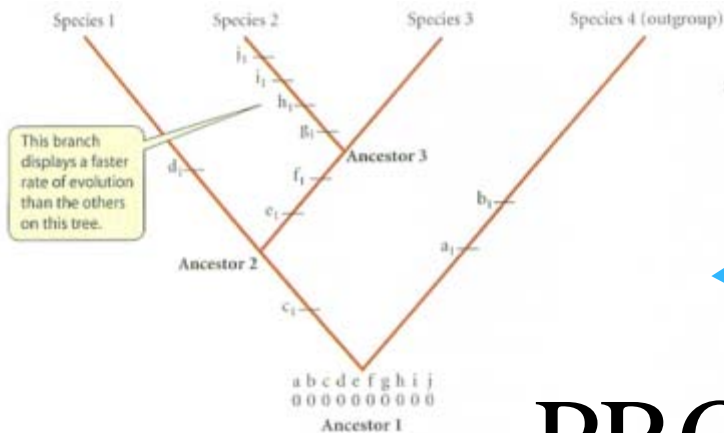
# Биоинформатические методы



??????????



PROFIT



# Трудности: признаки

\* Какие признаки – предковые, какие – апоморфные?



(<http://elementy.ru>)



(<http://nauka21vek.ru>)

# Трудности: выделение признака

- \* Как сравнивать два организма по одному признаку, если у другого нет ничего подобного?

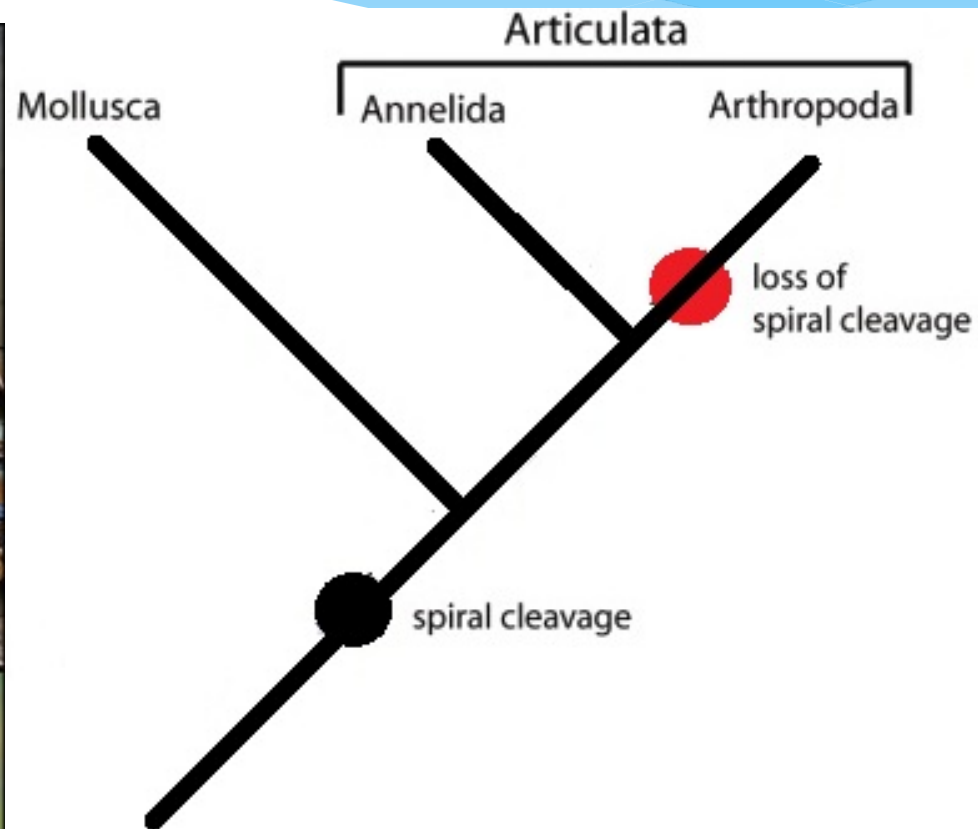


муравьед

(wikipedia)

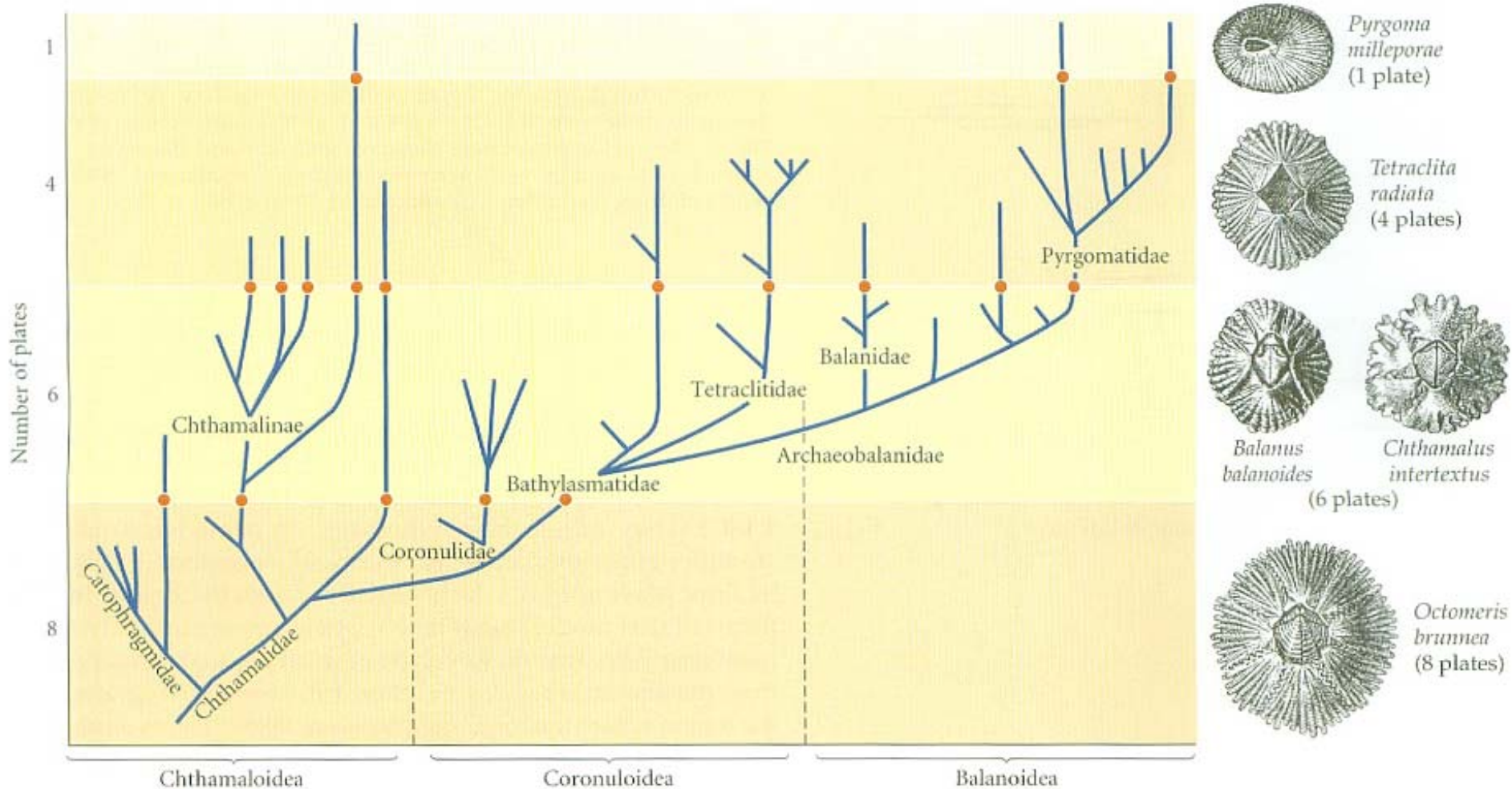
# Трудности: СХОДСТВО ПРИЗНАКОВ

- \* Какие синапоморфии истинные, а какие – гомоплазии?



(wikipedia)

# Параллелизм

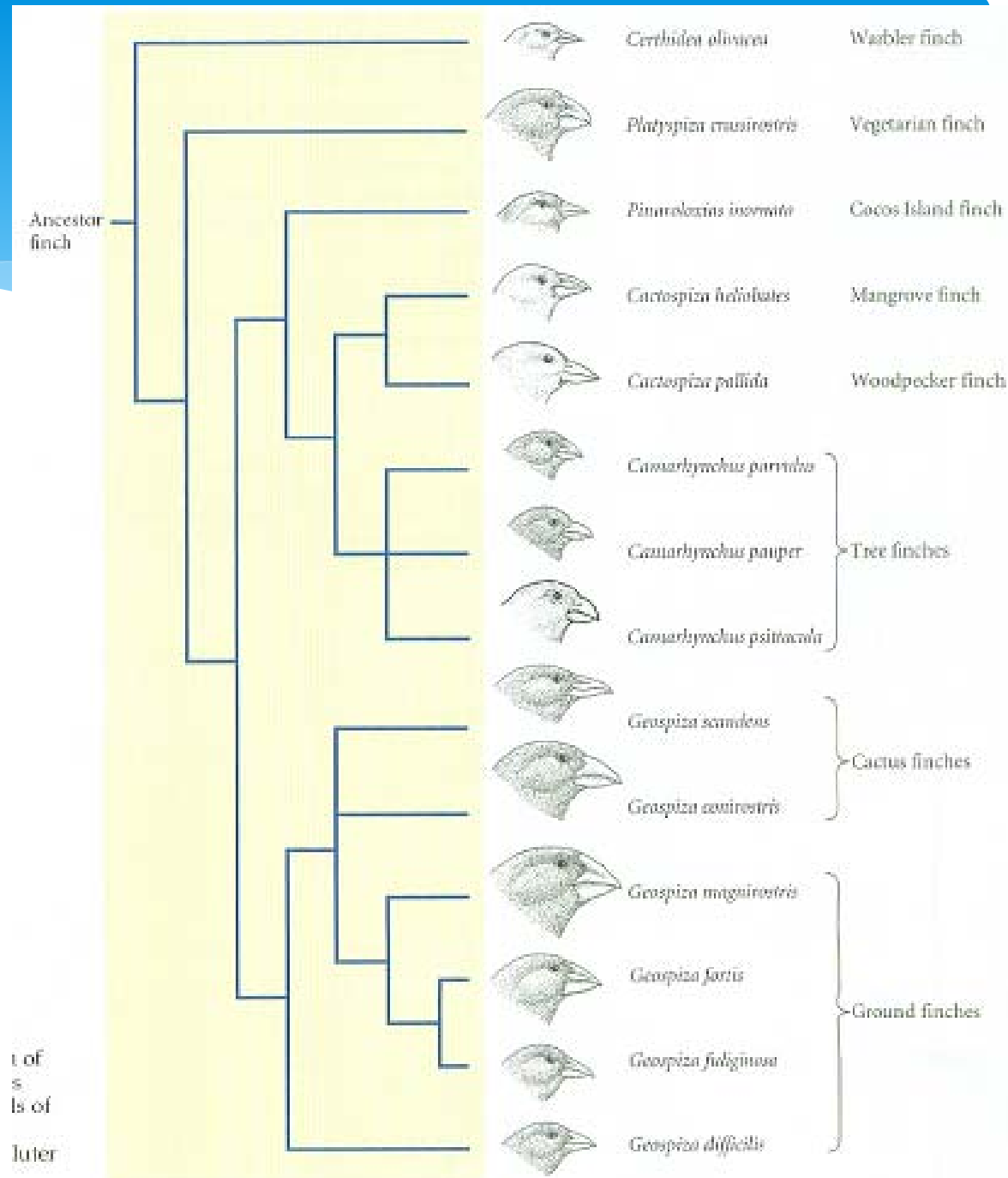


(из Futuyma, 2005)

# Трудности: быстрая скорость ЭВОЛЮЦИИ

- \* Четкие «дивергентные» синапоморфии не успевают сформироваться

(из Futuyma, 2005)

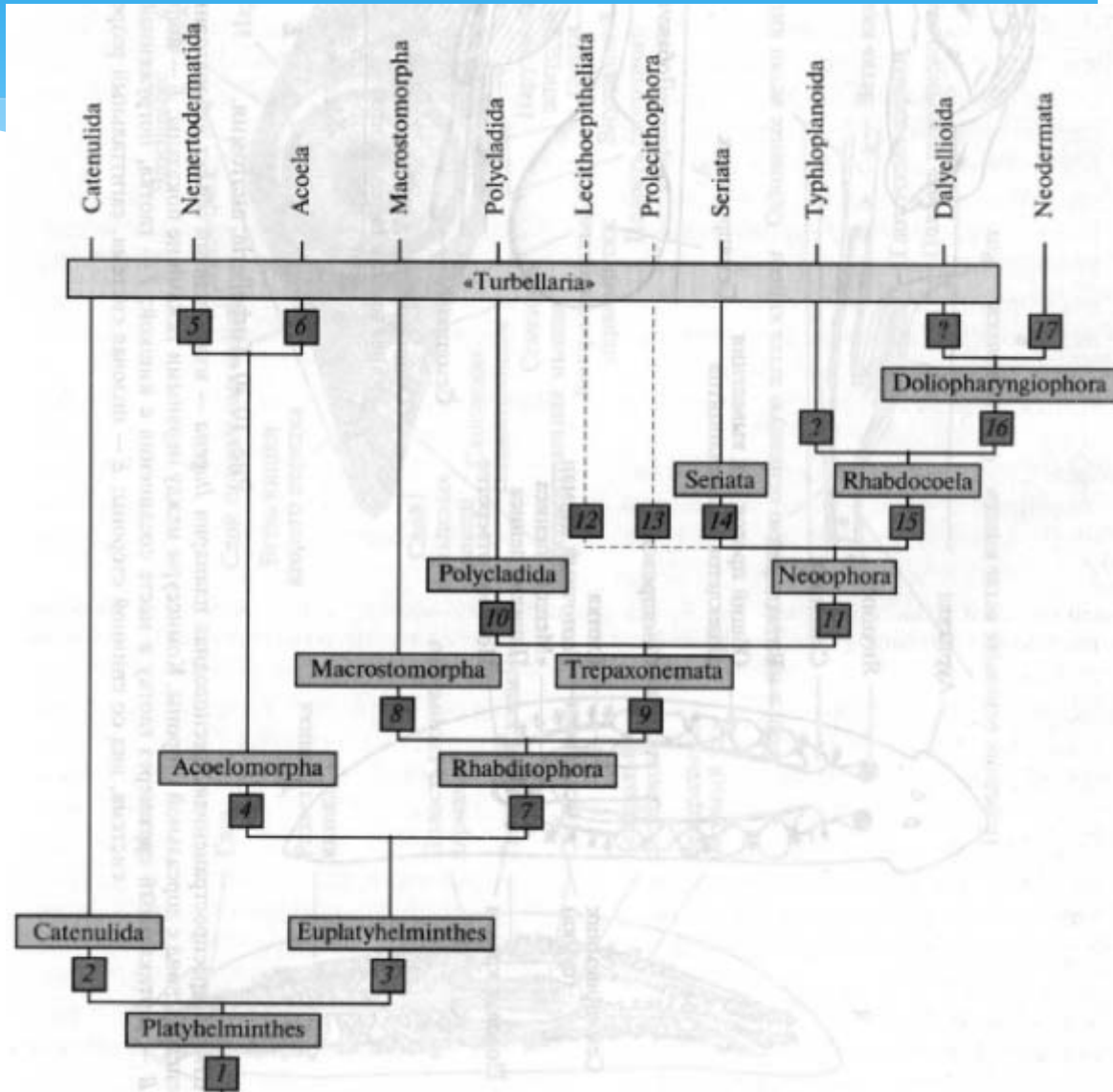


1 of  
5  
15 of  
100



# Грудности: отказ от традиционных групп

- \* Кладистика признаёт только монофилетические группы => приходится разбивать многие привычные группы на несколько клад



(из Рупперта, 2008)

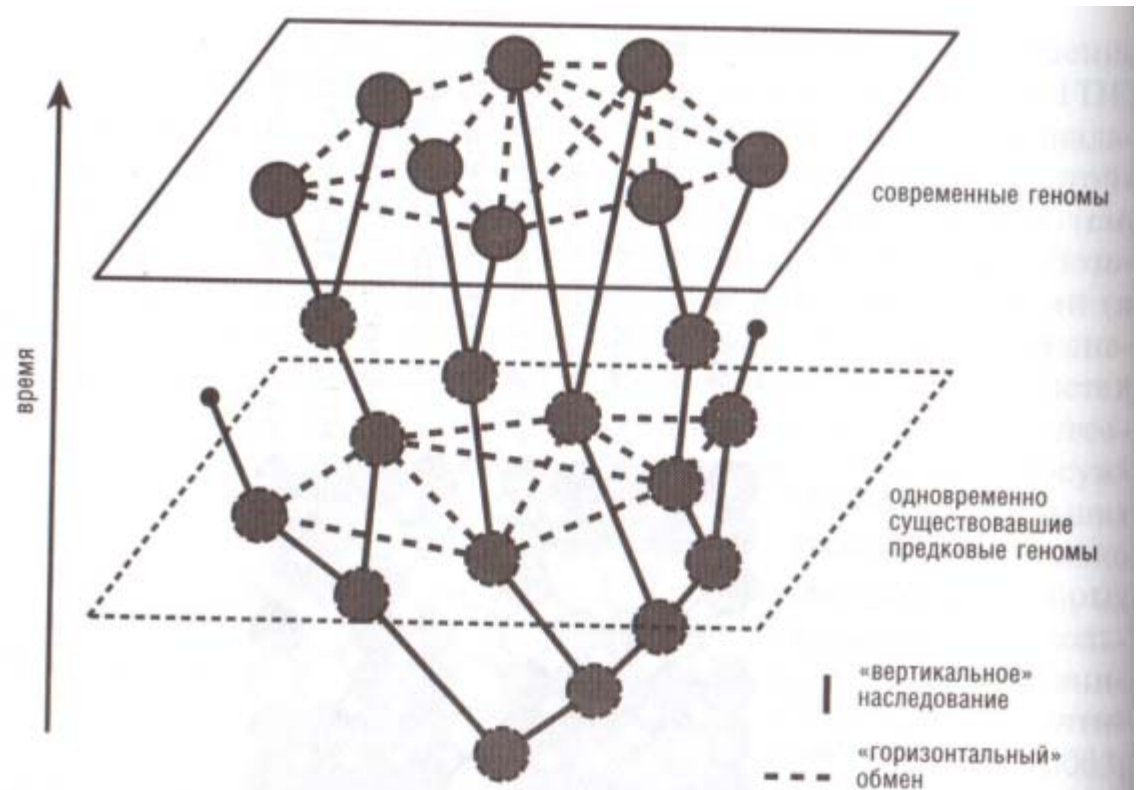
# Трудности: родство в палеонтологии

- \* Частое пренебрежение отношений предок-потомок при обсуждении родства и монофилии
- \* Разнос предковых форм в различные клады



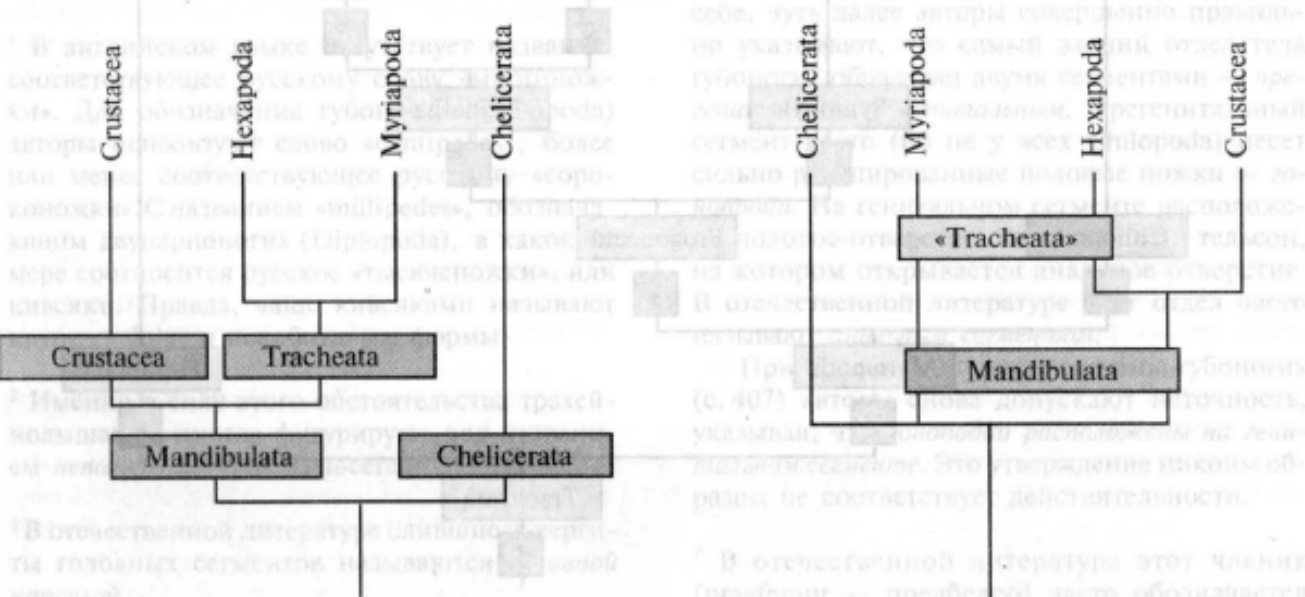
# Трудности: сетчатость дерева

- \* Горизонтальный перенос генов
- \* Эндосимбиоз



(из Кунина, 2014 )

Рис. 5-6. Сетевое представление эволюции прокариот



Трахейнодышщие — монофилетический таксон

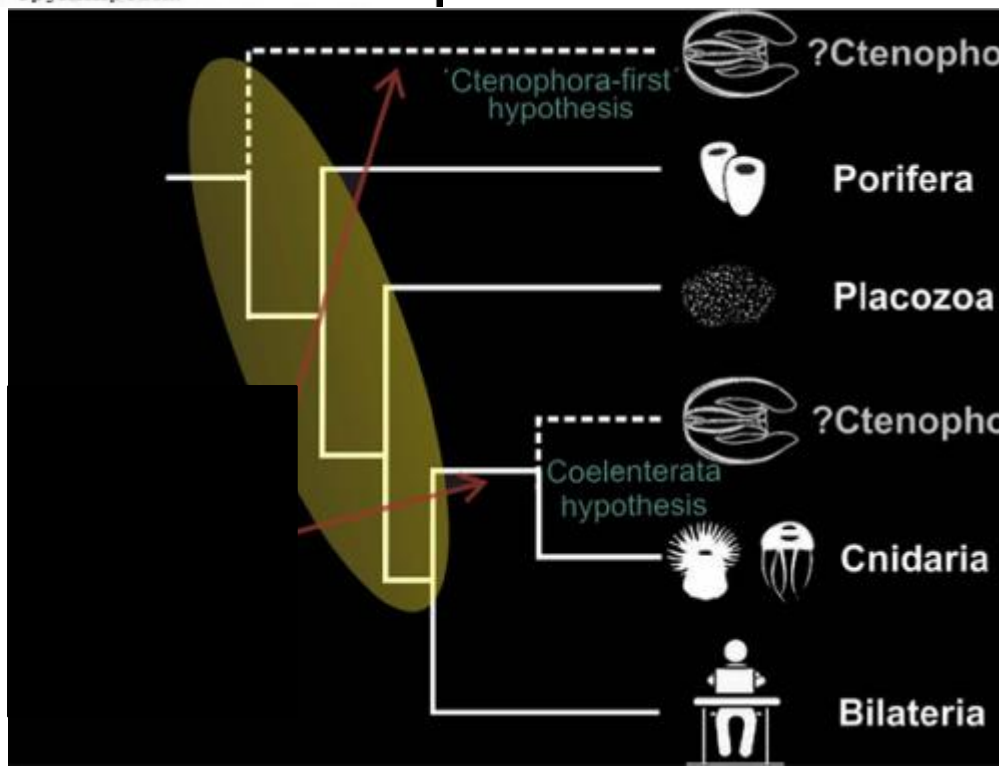
(из Рупперта, 2008)

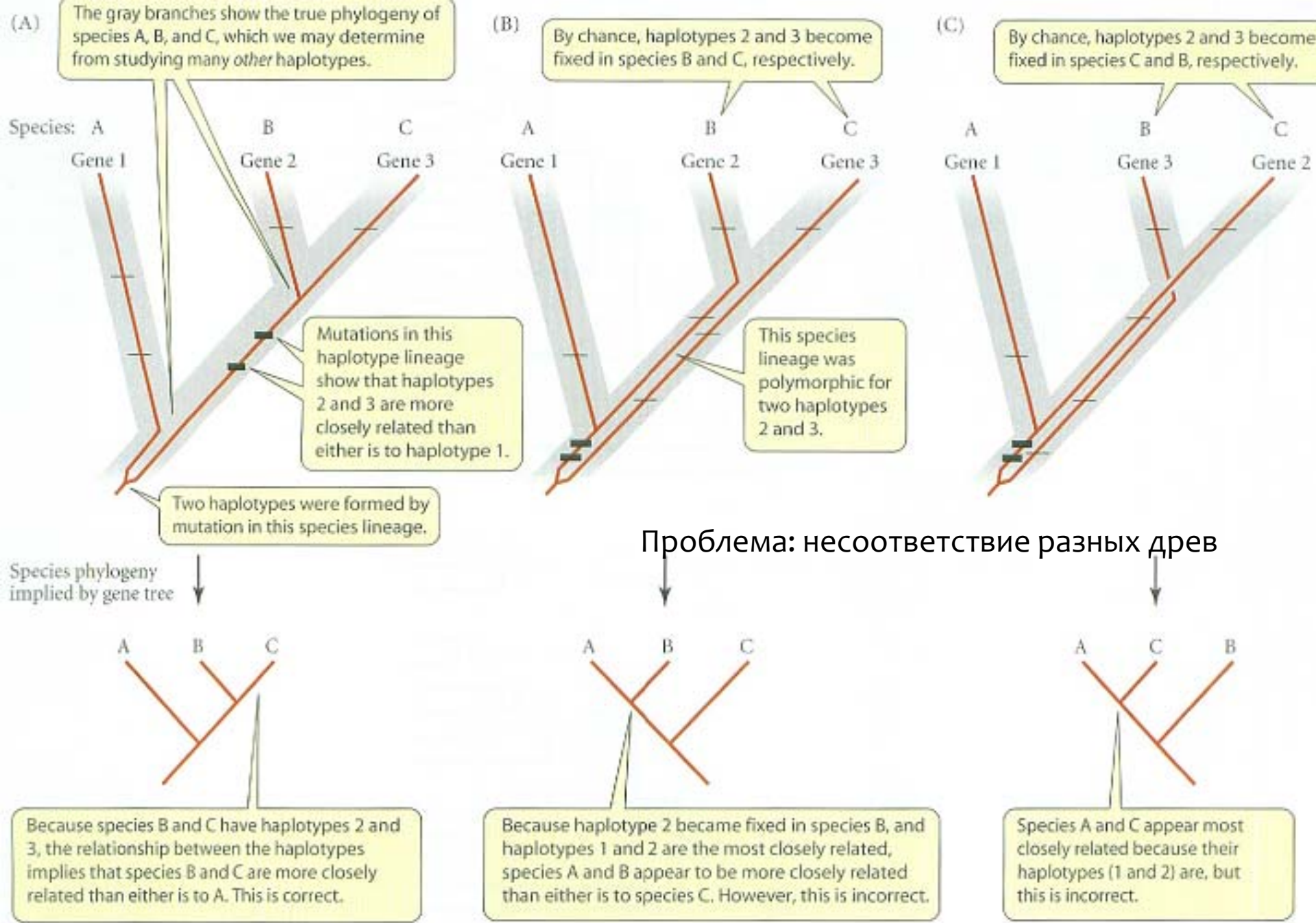
«Трахейнодышщие» — парафилетическая группировка



(elementy.ru)

# Трудности: выбор дерева



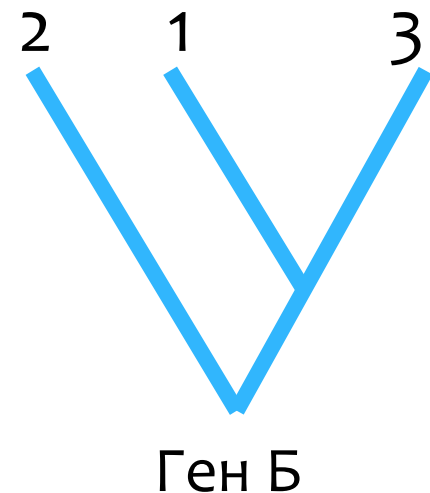
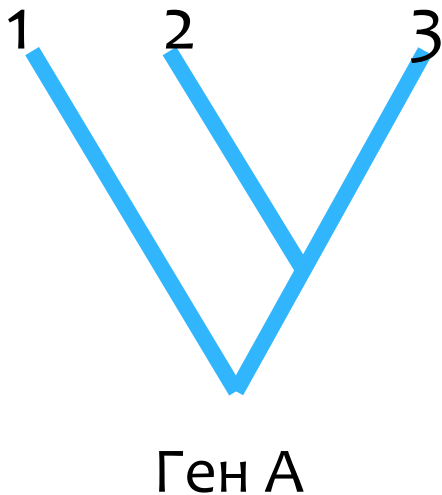


Проблема: несоответствие разных деревьев

(из Futuyma, 2005)

# Трудности: совмещение эволюции генов и геномов

- \* Дупликация генов внутри одного генома
- \* Потеря ортологов
- \* Изменение состава доменов белков
- \* Различные деревья для разных генов



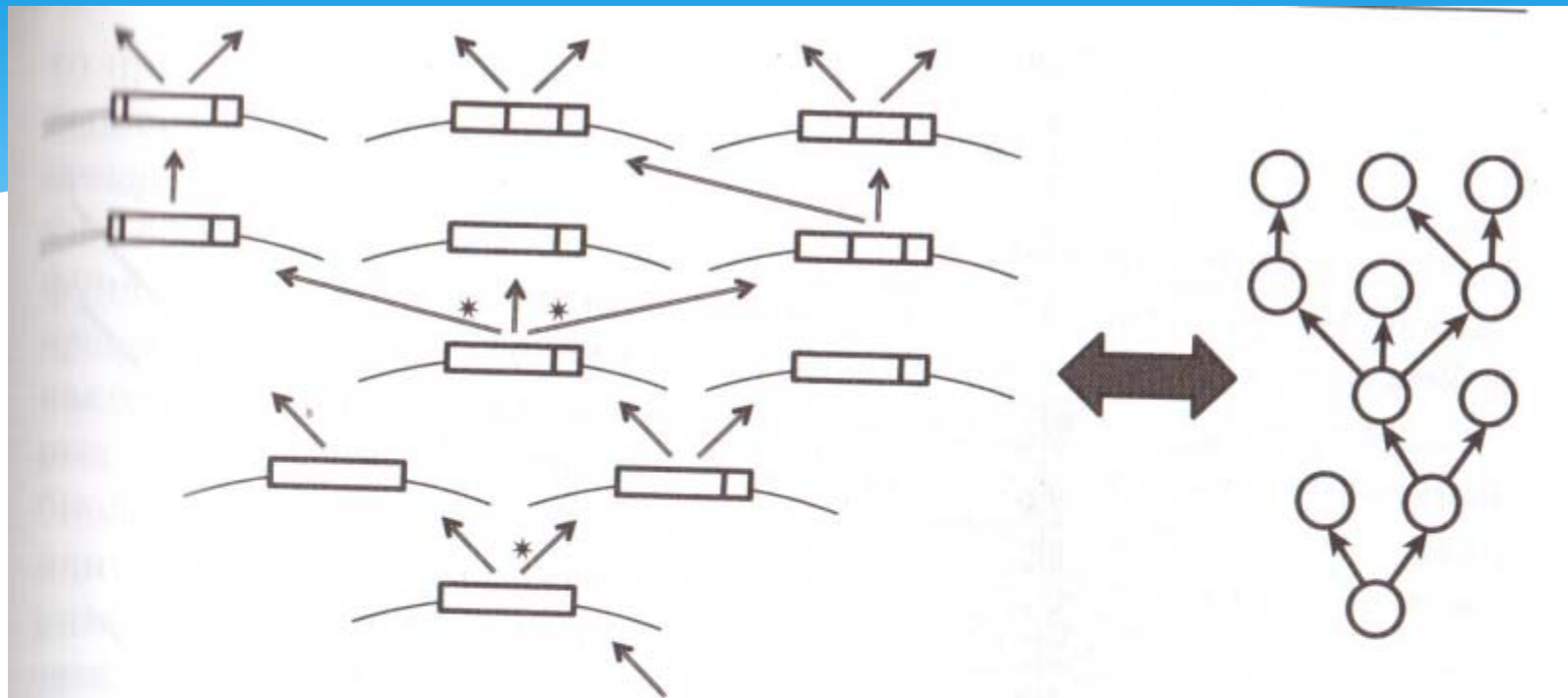


Рис. 6-1. Дерево (древовидное образование) как изоморфное представление предрасположенного к ошибкам процесса репликации генов. Схематическое изображение истории репликации генетического элемента, включающее как раздвоения, так и множественные разветвления (отмечены звездочкой). Зафиксированные мутации показаны штрихами. Адаптировано из Koonin and Wolf, 2009a

(из Кунина, 2014 )

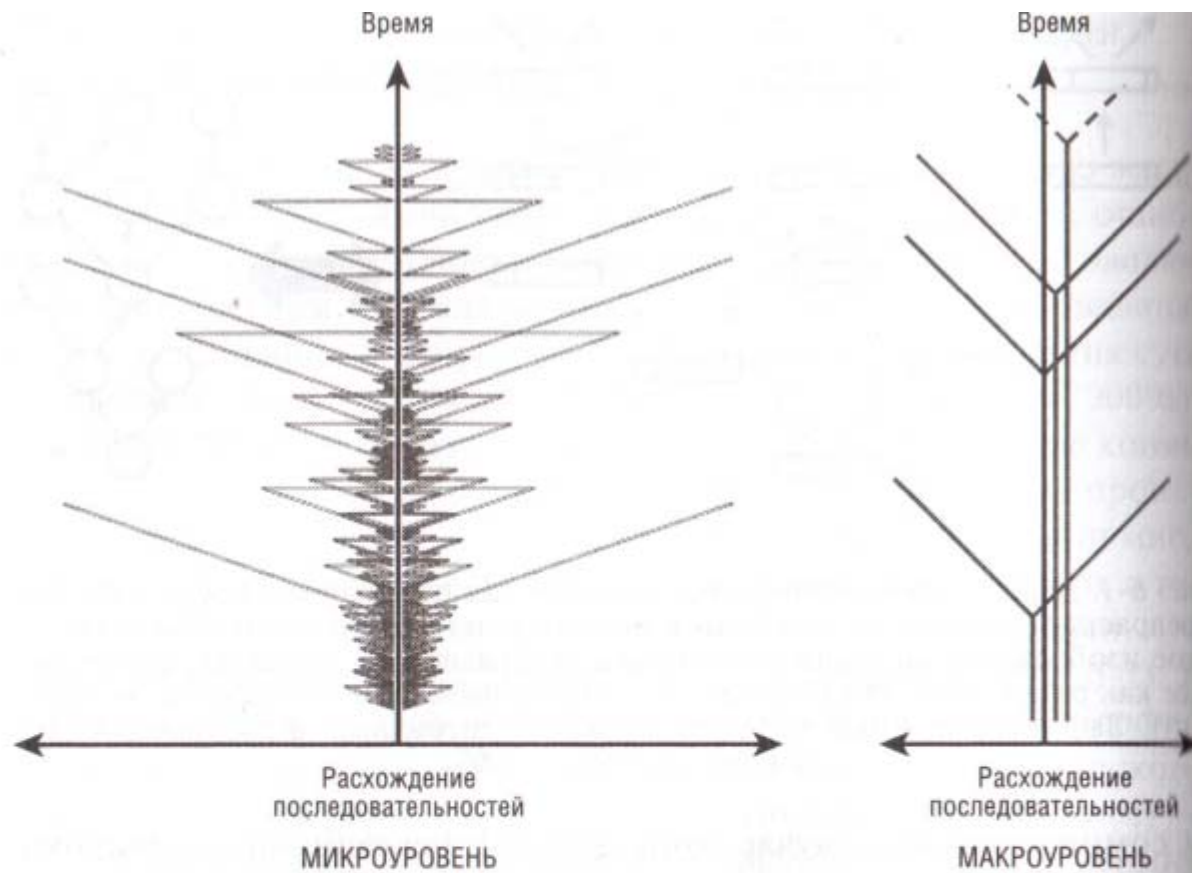
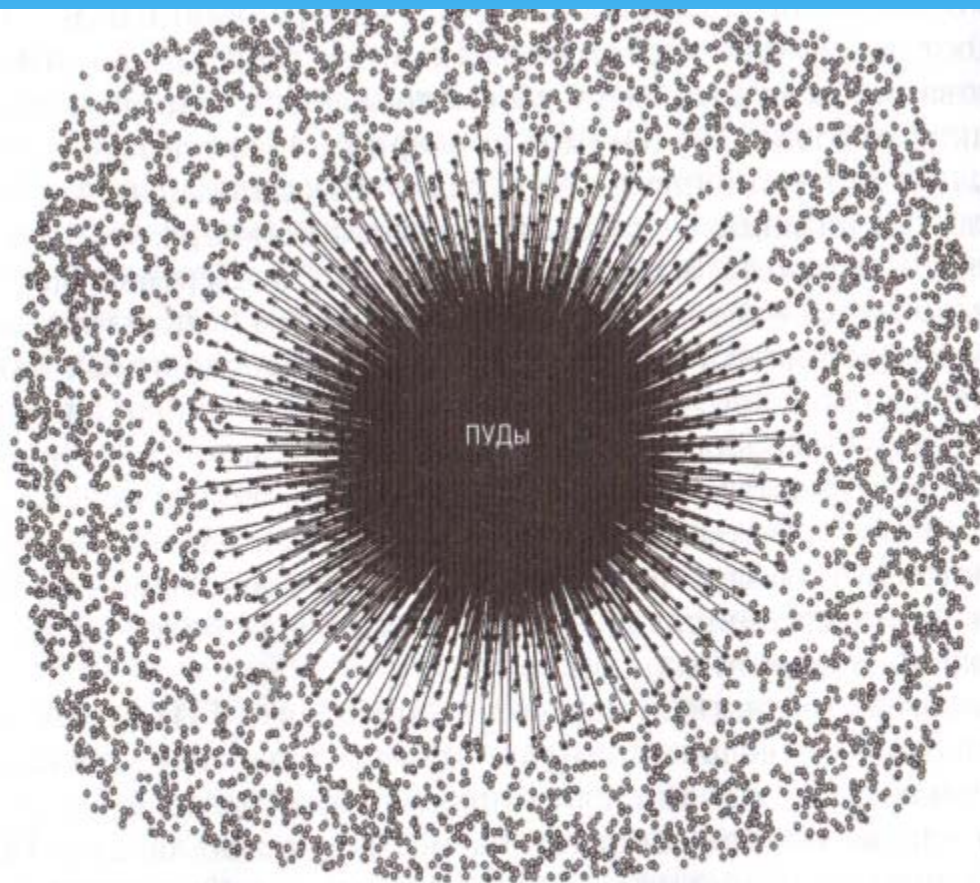


Рис. 6-2. Эволюция гена имеет сетевой вид на малых масштабах, но древо-видный на больших. Изображение схематично описывает эволюцию четырех генов. История расхождения каждого гена была вычислена на модели произвольной гомологичной рекомбинации с экспоненциальным снижением частоты рекомбинации с расхождением последовательностей. На каждом шаге моделирования два дочерних гена расходятся на постоянную величину (расхождение по принципу молекулярных часов) и либо подвергались гомологичной рекомбинации (что сводило разницу между ними к нулю), либо нет, сохраняя существующее состояние расхождения. После некоторого количества коротких периодов расхождений и рекомбинаций гены стохастически расходились достаточно далеко, чтобы (гомологичная) рекомбинация стала крайне маловероятной. После этой точки они продолжали расходиться без рекомбинации. На большом масштабе это выглядит как простое раздвоение на древе-графе. Адаптировано из Koonin and Wolf, 2009a

(из Кунина, 2014)



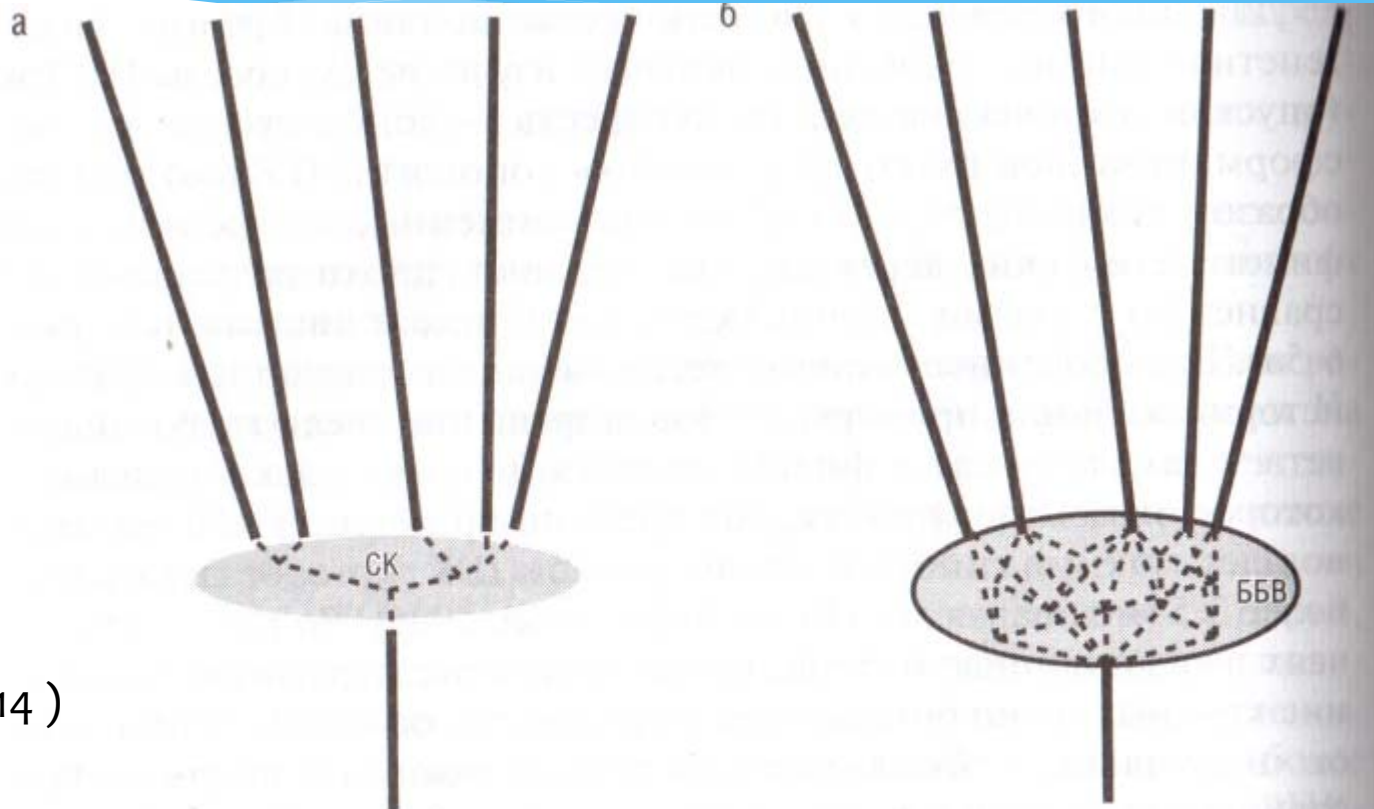
# Лес жизни



(из Кунина, 2014 )

*Рис. 6-3. Лес жизни как сеть деревьев. Каждый узел в сети обозначает дерево. 102 почти универсальных дерева (ПУД) показаны в виде темных точек в середине, а остальные деревья — в виде незаштрихованных кружков. ПУДы связаны с деревьями с подобной топологией — то есть обладающими как минимум 50-процентным подобием с как минимум одним ПУДом. Адаптировано из Puigbo et al., 2009*

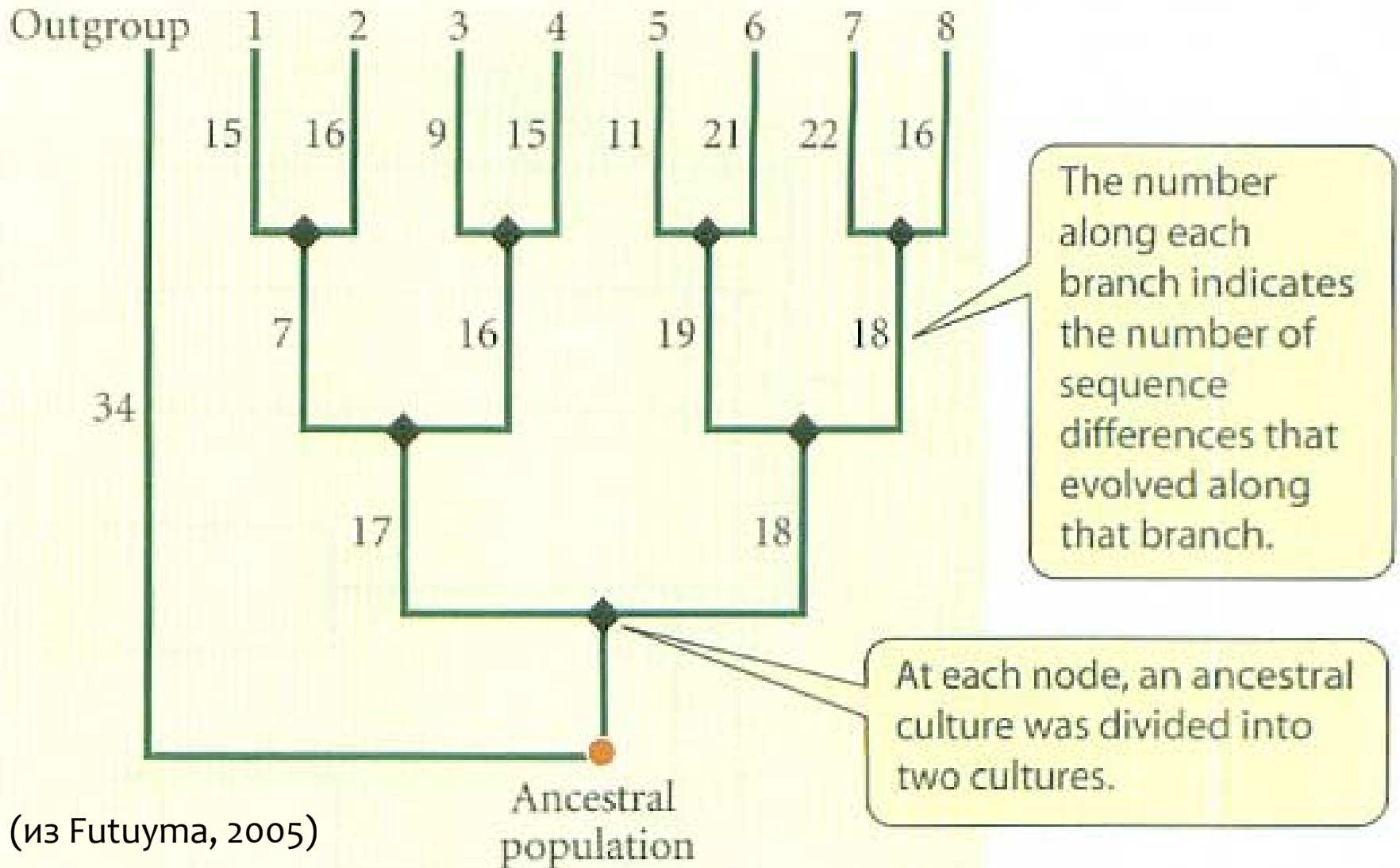
# Какое первичное разделение крупных групп?



(из Кунина, 2014 )

Рис. 6-5. Две модели переходных эпох в эволюции: *а* — сжатый кладогенез (СК); *б* — биологический Большой взрыв (ББВ)

# Кладогенез in vitro



# Выводы

- \* Древоподобное представление эволюции часто удобно для анализа филогении организмов в «листьях» деревьев эукариот.
- \* Никакой метод построения дерева не универсален: его применение ограничено различными эволюционными аспектами и гомоплазиями.
- \* Любое дерево является лишь **гипотезой**, в каких-то случаях достаточно убедительной, в каких-то нет
- \* Иногда трудно согласовать противоречивые данные, иногда данных недостаточно
- \* Эволюция генов не эквивалентна эволюции геномов
- \* Эволюционная история гена на малых масштабах представляет сетевую структуру, а на больших – древоподобную.
- \* Эволюция генов трансляции и транскрипции шла единым ансамблем. Следовательно, их эволюция, вероятно, является наилучшим отражением эволюции организмов
- \* Исключительно древоподобное представление эволюции всей жизни невозможно из-за обширного горизонтального переноса генов.
- \* Реалистичная картина эволюции сочетает в себе и деревья, и сети, что можно обнаружить в Лесах жизни
- \* Не разработаны концепции, позволяющие системно обрабатывать информацию о лесах жизни

# Рекомендуемые источники

(+ источники к данной презентации)

## \* Введение:

- \* <https://ru.wikipedia.org/wiki/Кладистика>
- \* [https://ru.wikipedia.org/wiki/Молекулярная\\_филогенетика](https://ru.wikipedia.org/wiki/Молекулярная_филогенетика)
- \* Campbell, Neil A. Biology f Neil A. Campbell, Jane B. Reece. - 8th l'd. p,cm. (unit 5, 26)
- \* Futuyma, Douglas J. 1942-  
Evolution / Douglas J. Futuyma
- \* Задания Заключительного Этапа Всероссийской Олимпиады школьников по биологии, 2014 год (102-104 страницы)
- \* ([http://rosolymp.ru/index.php?option=com\\_participant&action=task&Itemid=6789](http://rosolymp.ru/index.php?option=com_participant&action=task&Itemid=6789))

## \* Проблематика:

- \* Кунин Е.В. Логика случая. О природе и происхождении биологической эволюции/Пер. с англ. – М.: ЗАО Издательство Центр-полиграф, 2014 – 527 с.
- \* На пути к филогенезу // И.Я. Павлинов  
([http://vivovoco.astronet.ru/VV/JOURNAL/NATURE/04\\_06/PHILUS.HTM](http://vivovoco.astronet.ru/VV/JOURNAL/NATURE/04_06/PHILUS.HTM))

# Дополнительные источники

- \* <http://elementy.ru/>
- \* Курс лекций по эволюционной биологии Кузина И.А. в ЛМШ-2014
- \* Курс лекций по филогении на ФББ
- \* Тест на летних биологических Мытищенских сборах по биологии, 2014