

Національна академія наук України
Інститут зоології імені І. І. Шмальгаузена
Освітня програма для аспірантів

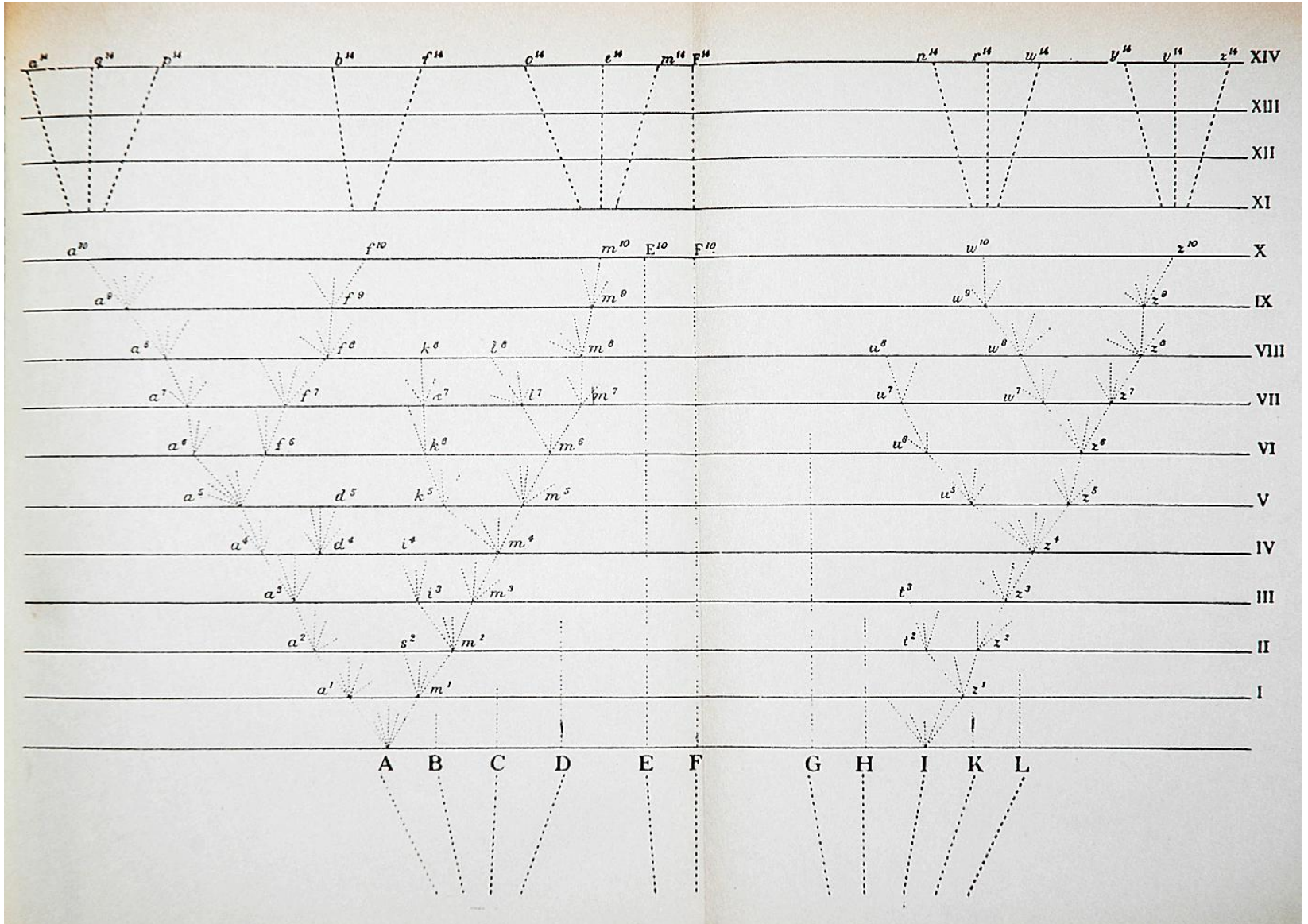
ТЕОРІЯ ЕВОЛЮЦІЇ

І. І. Дзевєрін

Лекція 7

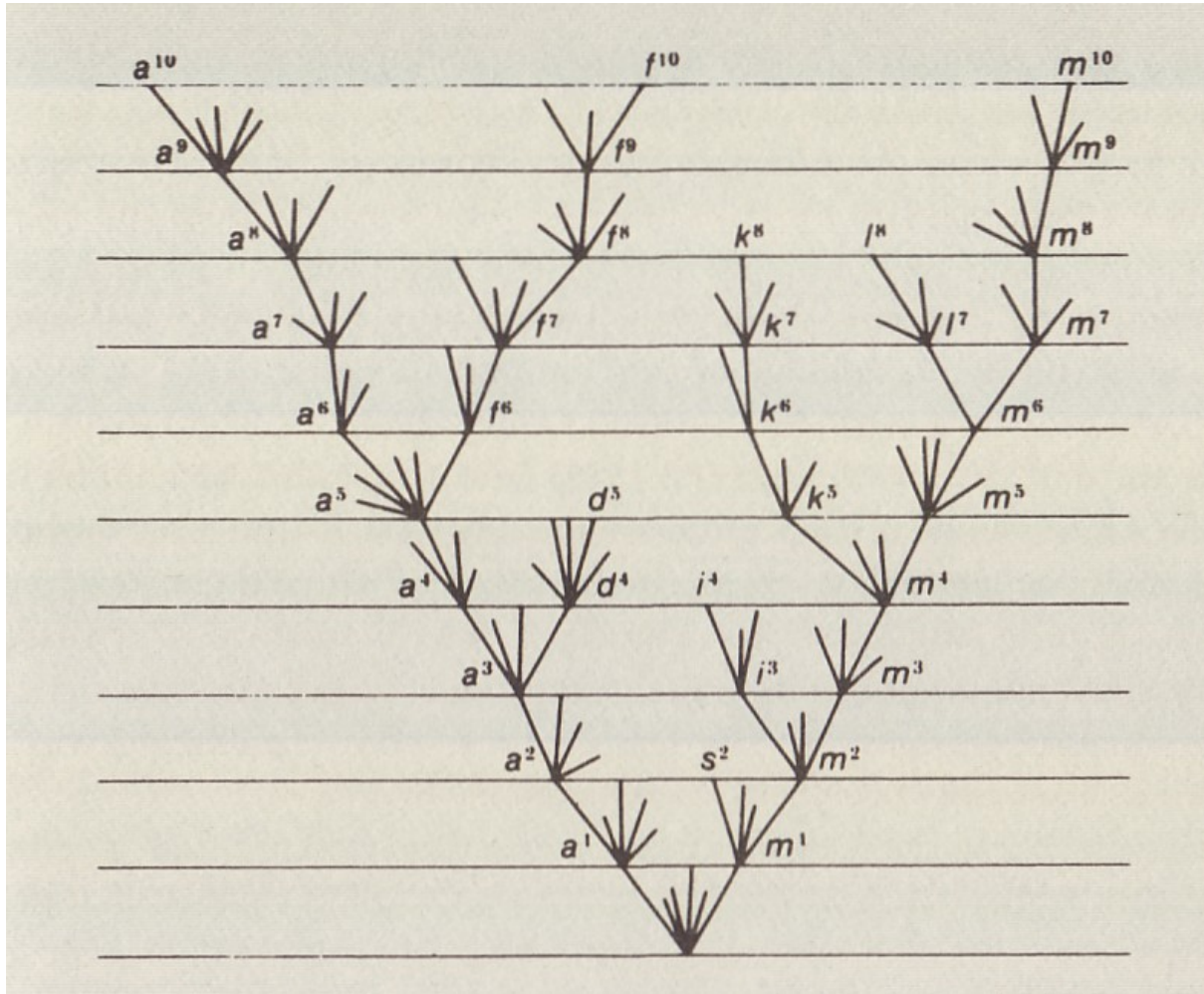
Еволюція філогенетичних ліній: процес дивергенції

Дивергенція



Ілюстрація з "Походження видів" Ч. Дарвіна

Дивергенція



Фрагмент ілюстрації
з "Походження видів" Ч. Дарвіна

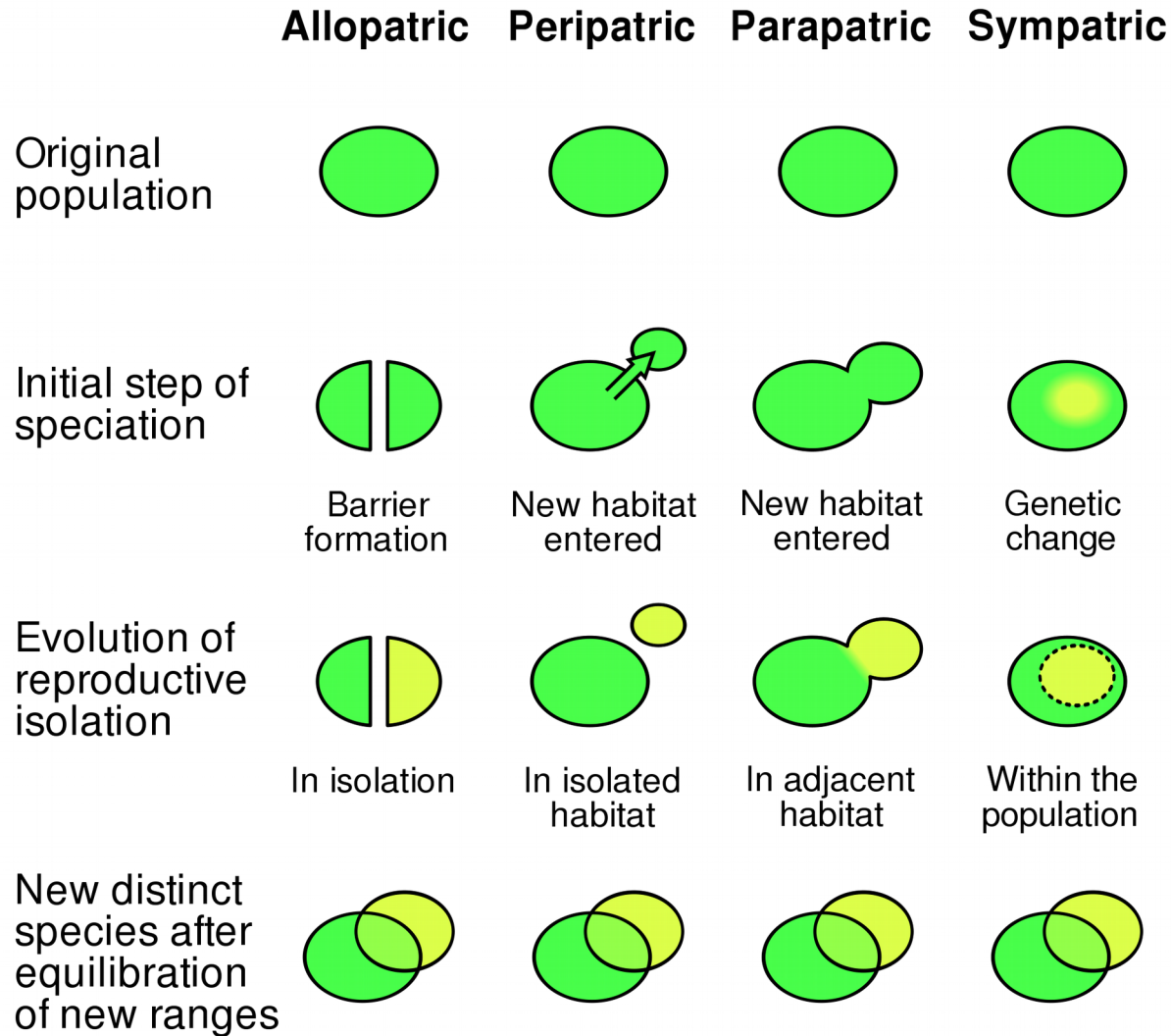
Видоутворення

- Тлумачення виду:
 - Типологічне
 - Популяційне
- Види:
 - Біологічні
 - Таксономічні (морфологічні)
 - Мікровиди
 - Хронологічні (в палеонтології)
- Видоутворення
 - Алопатричне
 - Парapatричне
 - Перипатричне
 - Симпатричне
- Ізольюючі механізми: просторові, екологічні, репродуктивні (пост- і прекопуляційні). Іноді ізоляція формується внаслідок морфологічної дивергенції, іноді - раніше.
- Проблеми:
 - Реальність виду в уніпарентальних організмів
 - Можливість добору на створення репродуктивної ізоляції
 - Можливість прискореного видоутворення:
 - Гібридизація
 - Хромосомні аберації, особливо поліплоїдія
 - Ефект засновника
 - Лавинний процес

Гіпотеза
“генетичної революції”
(Е.Майр)



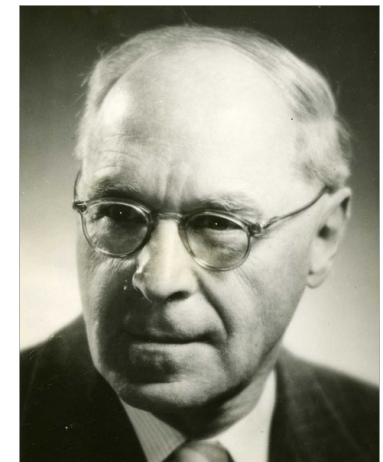
Моделі видоутворення





<http://www.genetics.org/content/202/1/5>

Алопатричне видоутворення

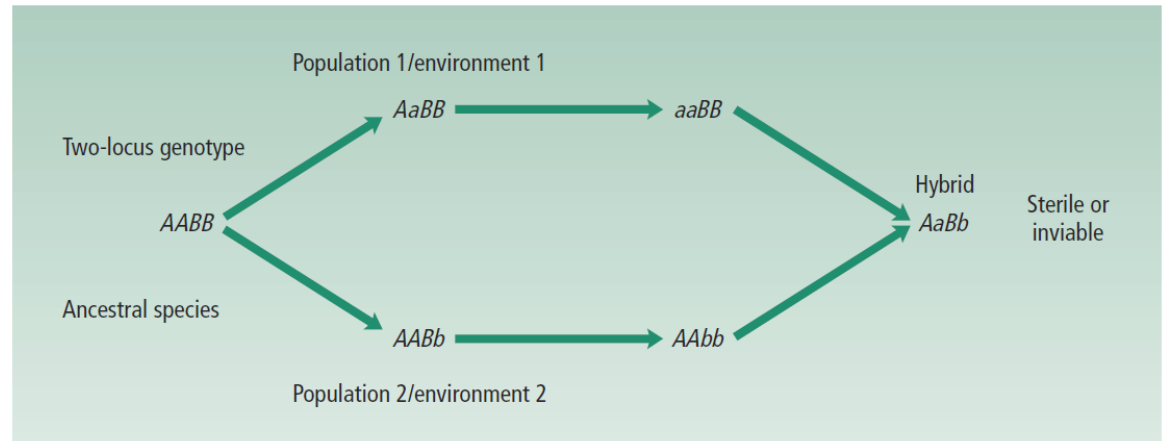


https://bcc-cuny.digication.com/history_of_science/Hermann_J_Muller_Significance

Figure 14.5

The Dobzhansky–Muller theory for the evolution of postzygotic isolation. An ancestral species splits into more than one population, between which gene flow is absent. Each population adapts to its local conditions by genetic change. The genetic changes are likely to be at different gene loci in the different populations. If the two populations later meet up, the genetic changes in each will probably be incompatible and the hybrids sterile or inviable. The genotypes shown are for two loci. *A* and *a* are alleles at one locus; *B* and *b* are alleles at a second locus.

Несумісності Добржанського – Меллера



Ridley, 2004

Подальший розвиток теорії: J. Coyne, H. A. Orr
Модель снігової грудки (H. A. Orr)

Симпатричне видоутворення

Rhagoletis pomonella



Apple maggot, Wikipedia

- Американський вид; личинки мешкають у плодах глоду та деяких інших рослин.
- Раси, що мешкають на плодах глоду та плодах яблуні, практично не схрещуються.
- Яблуню вперше завезено в Америку в 1647 р. Мух *R. pomonella* уперше знайдено на яблуках у 1864 р.
- На мухах *R. pomonella* паразитує їздець *Diachasma alloeum*, у якого також відбулася дивергенція за рослинами-хазяями.

Симпатричне видоутворення

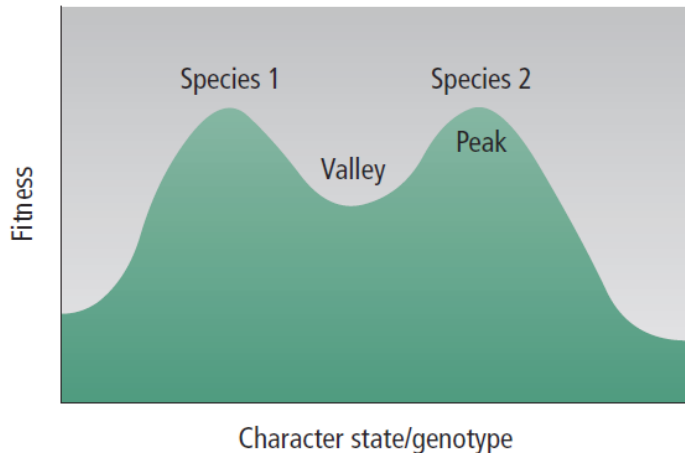
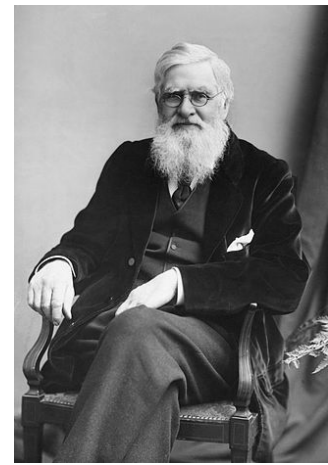


Figure 14.7

Valley crossing during speciation. The figure shows an adaptive landscape (see Figure 8.7, p. 214): quality of adaptation, or fitness, is on the y -axis; character state, or genotype, is on the x -axis. Related species are adapted to somewhat different environments, and each is well adapted to its own environment, Intermediate forms are less well adapted with a fitness valley lying between the two species. Natural selection acts against valley crossing. If the landscape has the illustrated shape then speciation is an evolutionarily difficult process, perhaps requiring special conditions in which the action of natural selection is suspended. Some theories of speciation, such as the Dobzhansky–Muller theory, do not require valley crossing.

Ridley, 2004

Reinforcement hypotheses

Чи може добір створювати репродуктивну ізоляцію?

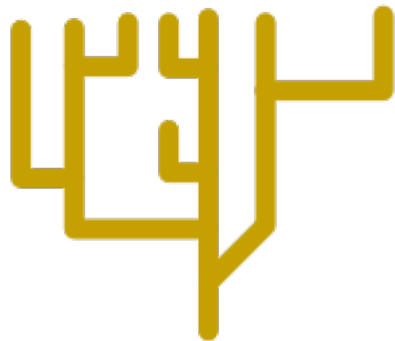
Теорія уривчастої рівноваги

S. J. Gould, N. Eldredge, S. M. Stanley

Phyletic Gradualism



Morphology



Punctuated Equilibrium

Speciation, Wikipedia

- Стазис і швидкі трансформації (асоціація видоутворення з морфологічною зміною)
- Достатня повнота геологічного літопису (перехідних форм не знайдено тому, що їх справді не було)
- Менше значення адаптації; більше значення обмежень на еволюційні зміни
- Макроеволюція – результат добору філогенетичних ліній:

Мікроеволюція

Макроеволюція

Генетичний дрейф

Філогенетичний дрейф

Мутації

Видоутворення

Природний добір

Добір видів

Еволюція

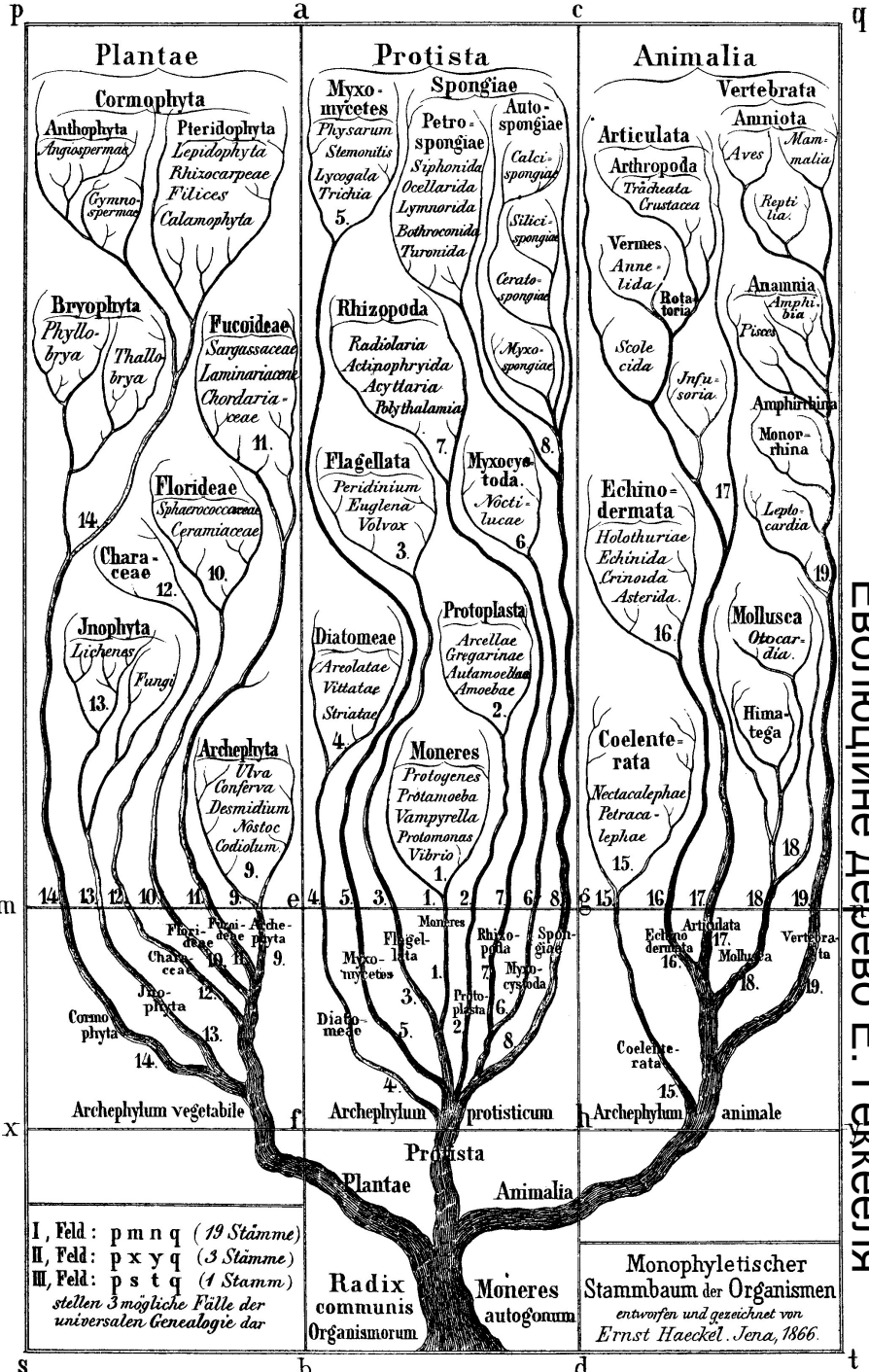
філогенетичних ліній

- **Часові масштаби:**
 - Мікроеволюція
 - Видоутворення
 - Макроеволюція
 - (?) Мегаеволюція

- **Диверсифікація:**
 - Дивергенція
 - Паралелізм
 - Конвергенція

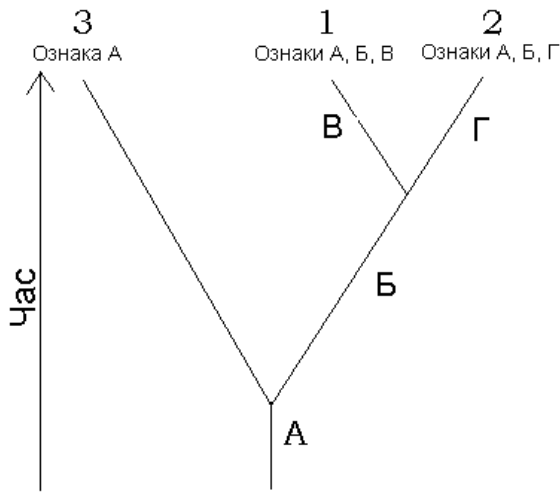
- **Спільні предки:**
 - Вузька монофілія
 - Широка монофілія, парафілія
 - Поліфілія

Еволюційне дерево Е. Геккеля

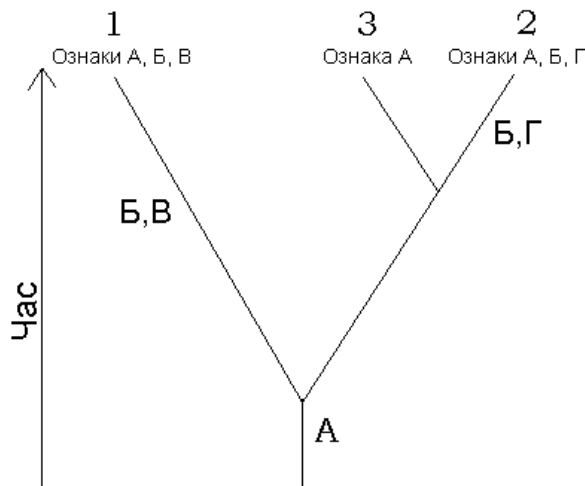


Побудова філогенії

- **Метод максимальної економії (парсимонії):**
 - Мінімізація числа змін
 - Реальний перебіг еволюції або спосіб економного опису даних
 - Достатньо точно відображає перебіг молекулярної еволюції (хоча є винятки)
 - Явно не годиться для морфологічних даних (через поширення конвергенцій, зворотної еволюції тощо)
 - Рекомендація: для тих ознак, еволюція котрих не супроводжувалася конвергенціями



Більш вірогідний сценарій:
ознаки виникають лише раз



Менш вірогідний сценарій: ознака
Б виникає двічі незалежно

*Цифрами позначені види, літерами ознаки.
Розгалуження показують походження видів
від спільного попередника. Положення літери
показує, на якій гілці виникла дана ознака.*

Побудова філогенії

- Методи дистанційних матриць:
 - Сукупності попарних відстаней між ОТО; кластеризація
 - Спорідненість \approx Схожість
 - Метод доречний, якщо еволюція ознаки відбувалася зі сталою швидкістю
- Метод максимальної правдоподібності: $P(D|H)$
 - Оцінка умовної імовірності отримання цих даних, якщо гіпотеза правильна; найбільш правдоподібною є така гіпотеза, для котрої ця імовірність найбільша.
 - Не потребує припущень про відсутність гомоплазій і сталу швидкість.
 - Результат дуже залежить від припущень про перебіг еволюційних процесів. Складні статистичні розрахунки.

Побудова філогенії

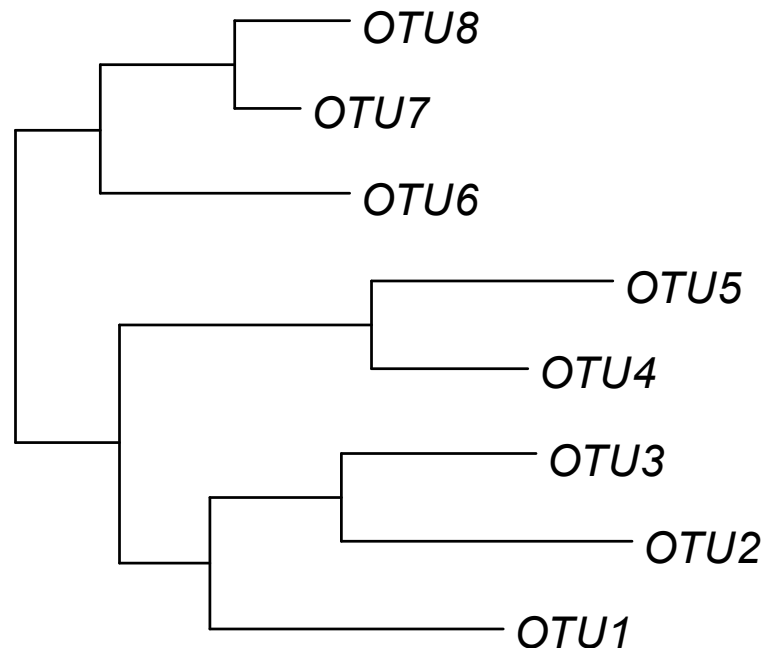
- Байєсівський метод (апостеріорне порівняння):
 - Оцінка умовної імовірності того, що гіпотеза правильна, у разі, якщо ми одержали ці дані:

$$P(H|D) = P(D|H) \cdot \frac{P(H)}{P(D)}$$

- Не залежить від припущень про відсутність гомоплазії та сталі темпи зміни; потребує апріорної інформації про те, які дерева більш імовірні.
- Який метод обрати:
 - Порівнювати результати, одержані різними методами
 - Добирати ознаки, еволюція котрих була нескладною, і будувати філогенію за ними.
- Відображення філогенії в систематиці: еволюційна систематика, фенетика, кладистика (еволюційна та структурна)

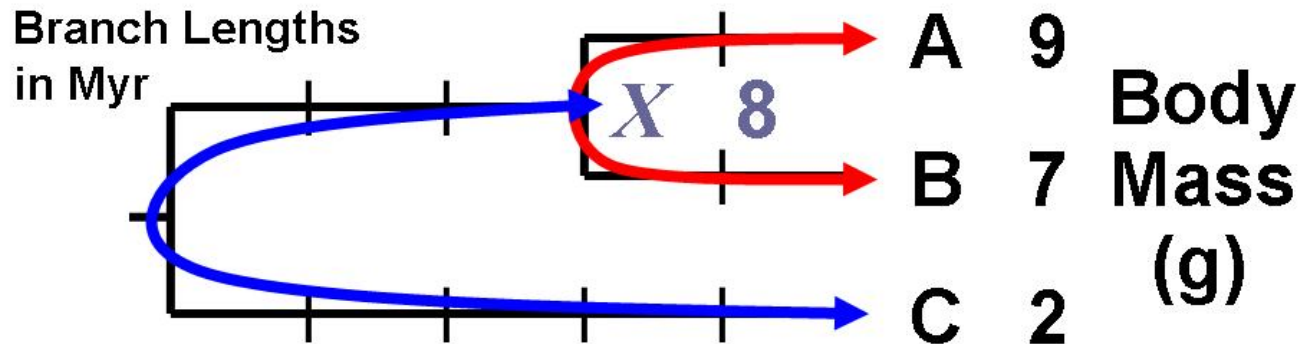
Філогенетичні порівняльні методи

- Залежності між ознаками, спричинені філогенетичною історією.
- Урахування таких залежностей: філогенетичні порівняльні методи. Аналіз еволюції ознак з урахуванням філогенії.



Філогенетичні незалежні контрасти

Felsenstein, 1985



Identify and Compute Independent Contrasts

Compute square roots of sums of
(corrected) branch lengths = S.D.

Contrast	Value	S.D.
----------	-------	------

A-B

2

2

X-C

6

3

**Standardized
Contrast**

1

2

Філогенетична регресія

Grafen, 1989

- Звична модель регресійного аналізу передбачає, що залишки регресійної моделі незалежні, нормально розподілені й мають однакову дисперсію. У разі порушення цих вимог слід застосовувати складніші методи:
 - Нерівність дисперсій: Weighted least squares
 - Розподіл залишків відрізняється од нормального: Generalized linear models
 - Залежність між залишками: Generalized least squares
- Модель філогенетичної регресії: урахування тих кореляцій, що виникають внаслідок спільного походження за певного перебігу еволюційних процесів (наприклад, броунівського руху) в моделі generalized least squares.

Застосування філогенетичних порівняльних методів

- Реконструкція предкових станів ознак (EM-algorithm)
- Оцінка філогенетичного сигналу
- Аналіз співвідношень між ознаками з урахуванням залежностей, спричинених філогенетичною історією
- З'ясування механізмів еволюції з урахуванням філогенії:
 - Адаптивні чи нейтральні перетворення? Броунівський рух або процес Орнштейна – Уленбека?
 - Якщо адативні, то скільки оптимумів (екологічних ніш, адаптивних зон)?
 - Чи пов'язані морфологічні зміни з видоутвореннями?
- З'ясування регіонів, де відбувалися еволюційні трансформації
- і багато іншого...

Приклад застосування філогенетичних порівняльних методів

Gómez et al., 2016 дослідження еволюційних змін у здатності до внутрішньовидової летальної агресії (на матеріалі представників класу ссавців)

