4. Úvod do kladistiky

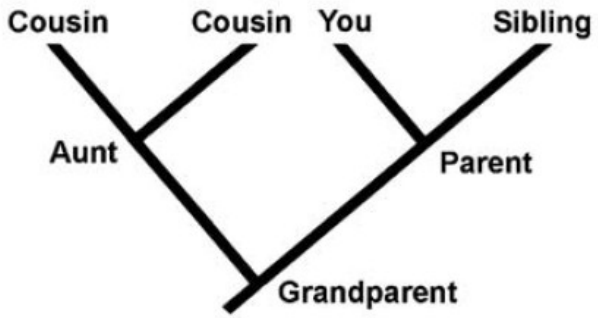
- kladogram
- podobnost a příbuznost
- homologie
- (sym)plesiomorfie, (syn)apomorfie
- polarizace znaků
- kritérium parsimonie

Willi Hennig (1913-1976)

- německý entomolog
- 1950: „*Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*“
- 1966: přepracovaný anglický překlad „*Phylogenetic systematics*“
- snaha o objektivní a opakovatelné metody pro rekonstrukci fylogeneze, které by respektovaly realitu evoluce – fylogeneze je empiricky poznatelná

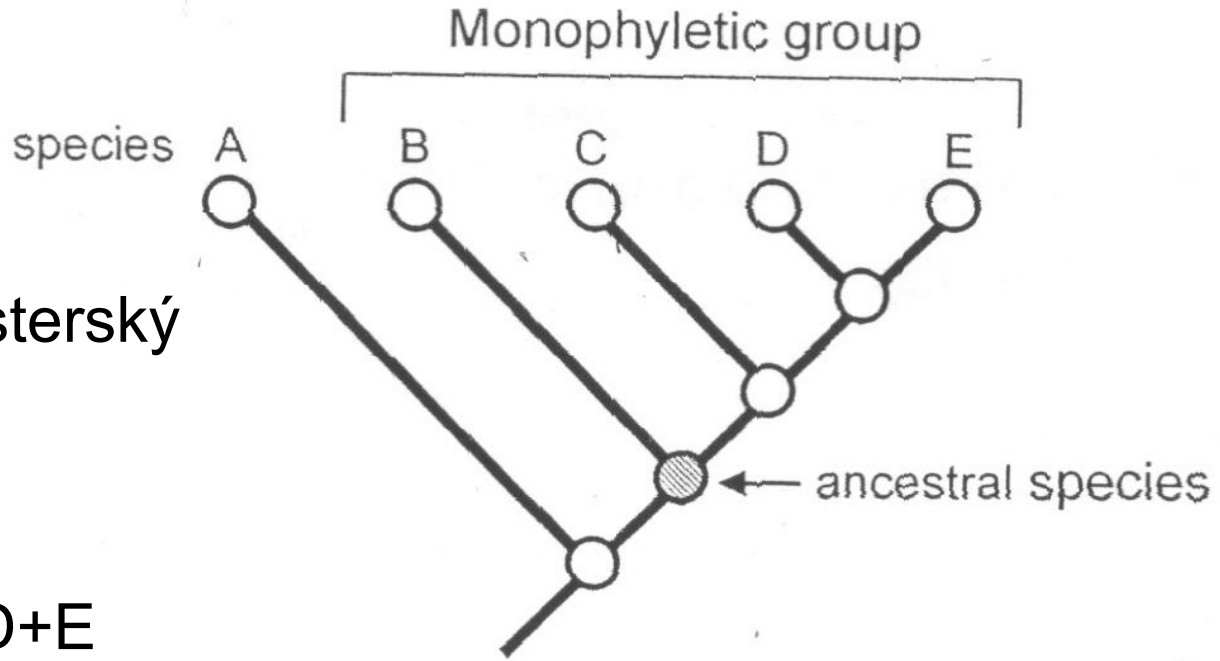
Příbuznost

- příbuznost mezi taxony je chápana jako striktně genealogická – seskupujeme taxony se společnými předky (*common ancestors*)



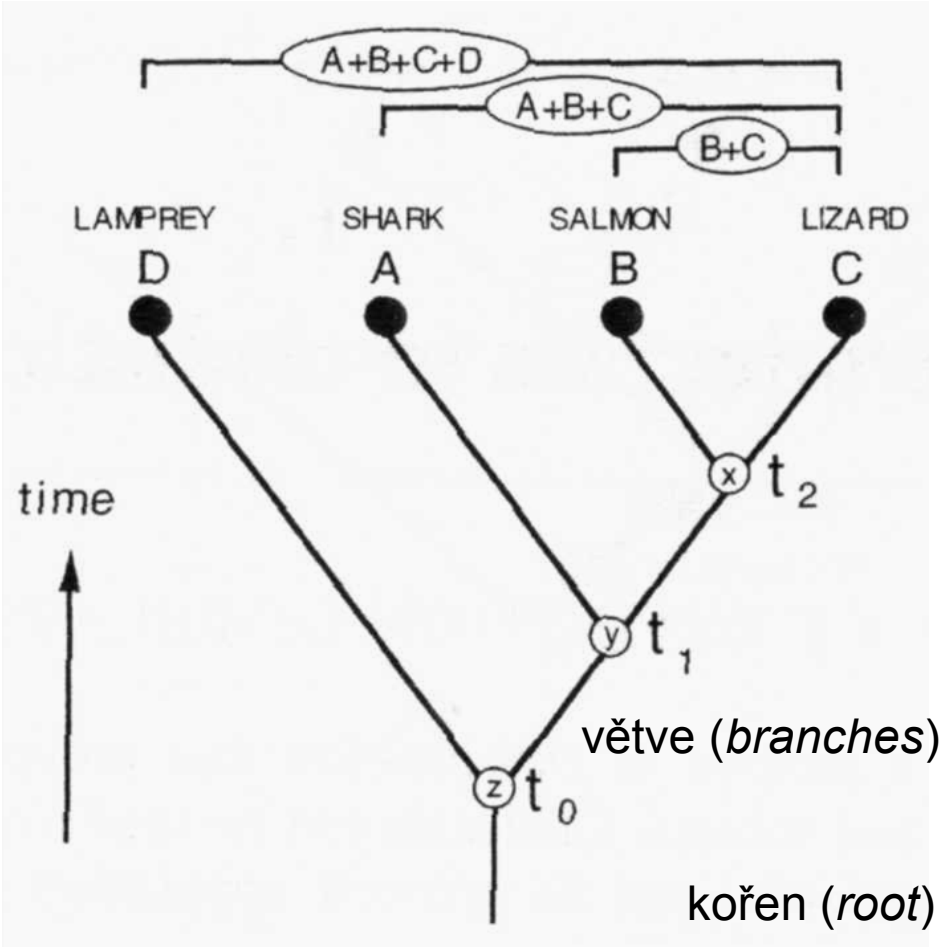
Gregory 2008

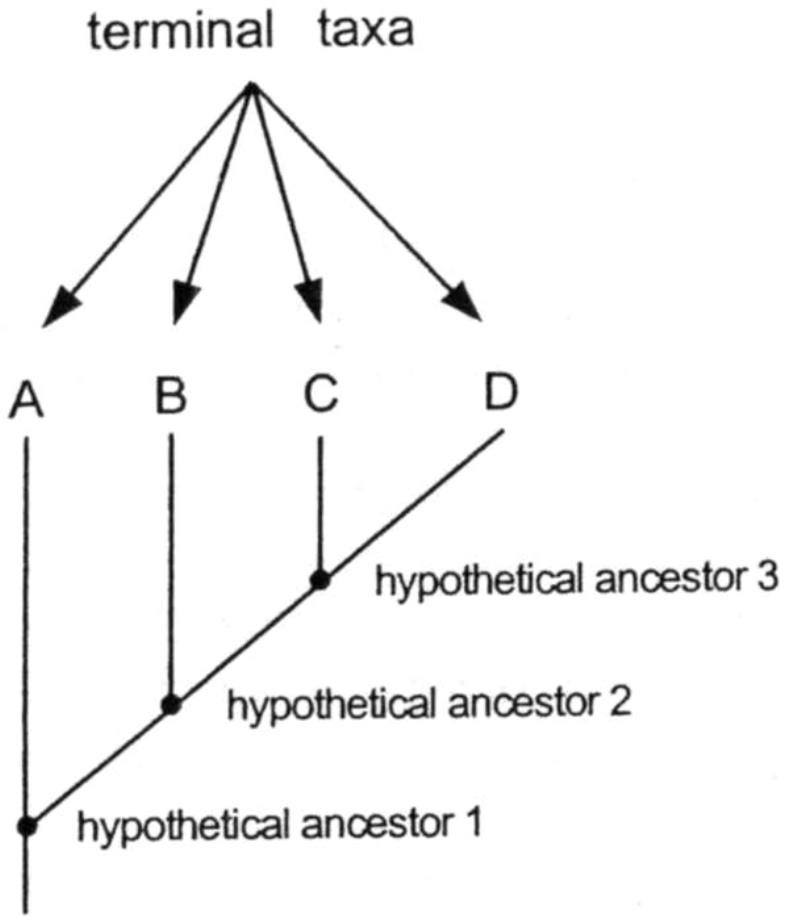
druh A tvoří sesterský taxon (*sister group*) k monofyletické skupině B+C+D+E



Kitching et al. 1998

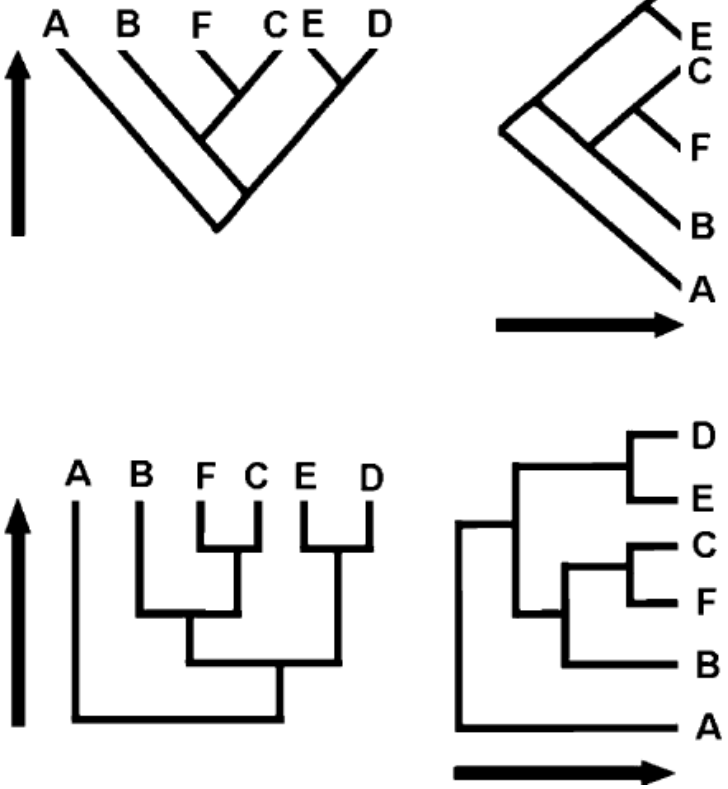
Kladogram

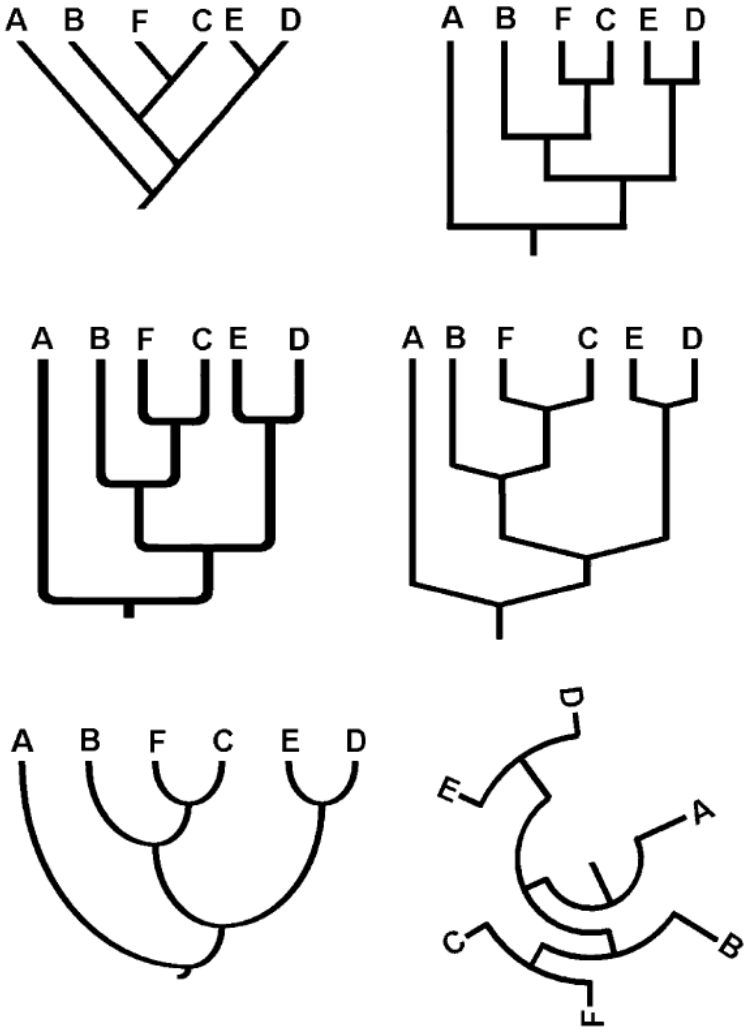




Kitching et al. 1998

- nezáleží na tvaru a orientaci kladogramu
- podstatná je jen topologie stromu – pořadí větvení, které znázorňuje evoluční příbuznost

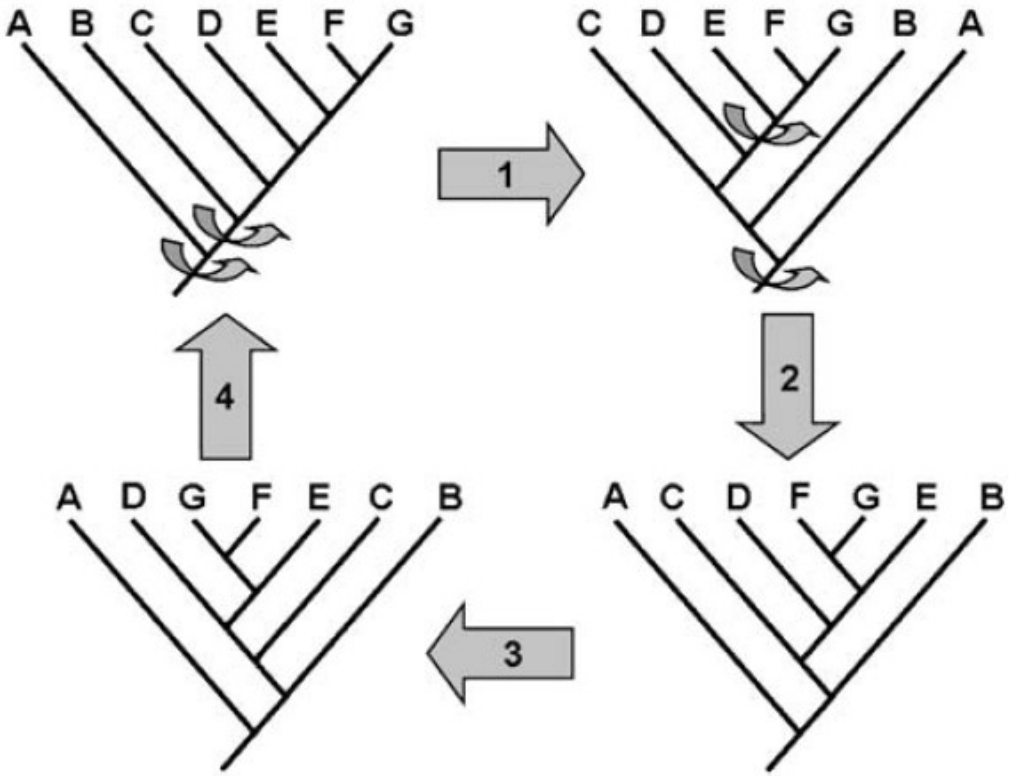


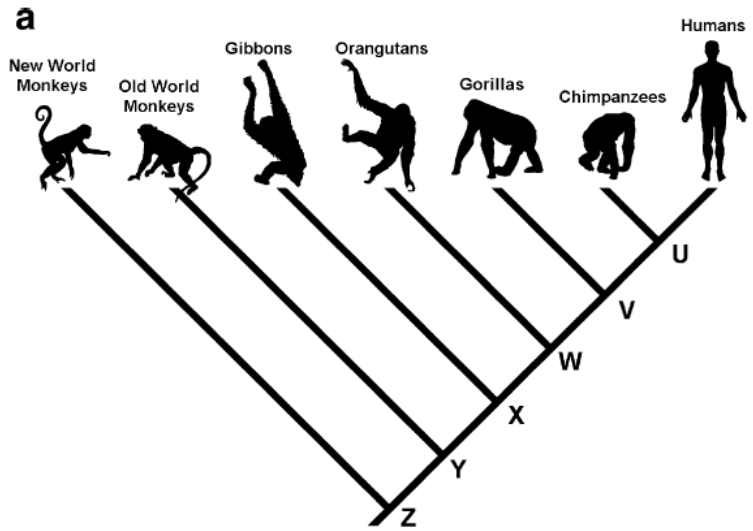


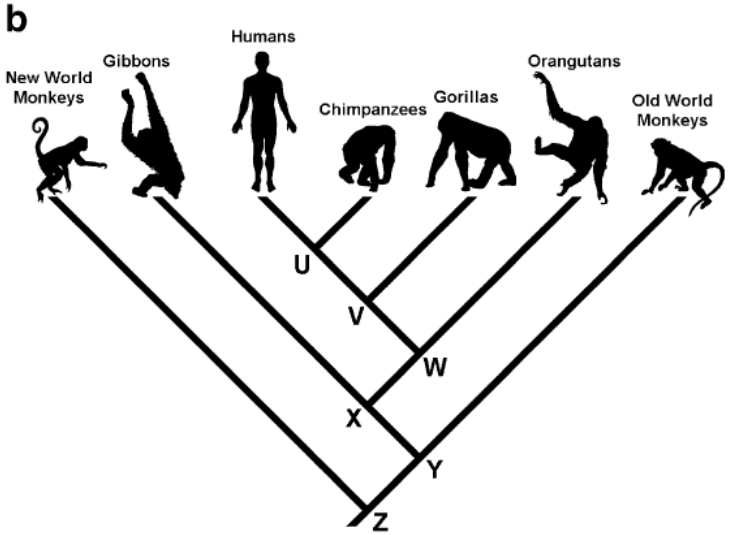
Gregory 2008

• větve lze libovolně rotovat, aniž by se topologie stromu změnila

• pozor na chybné interpretace: např. primitivní/dokonalejší *(sic!)*, hlavní/postranní linie *(sic!)*, starší/mladší *(sic!)* apod.

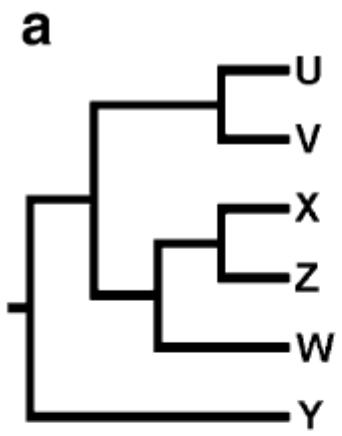




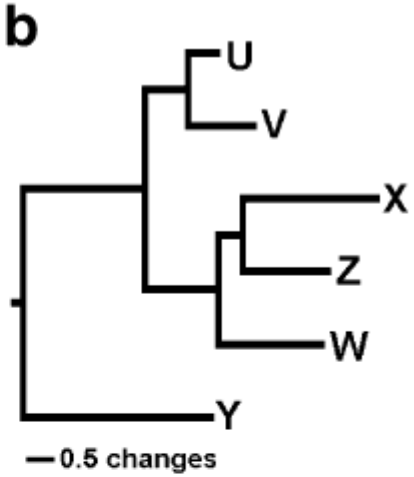


Gregory 2008

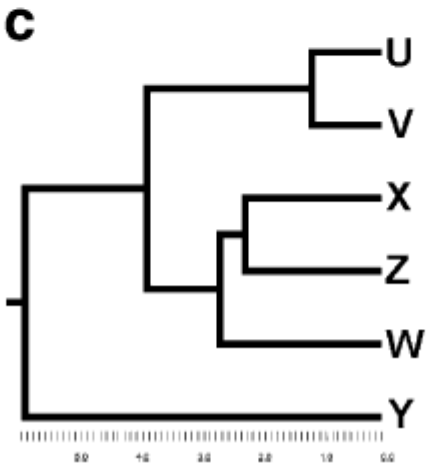
Některé fylogenetické stromy mohou kromě topologie nést další informaci, např. o míře odlišnosti, čase,…



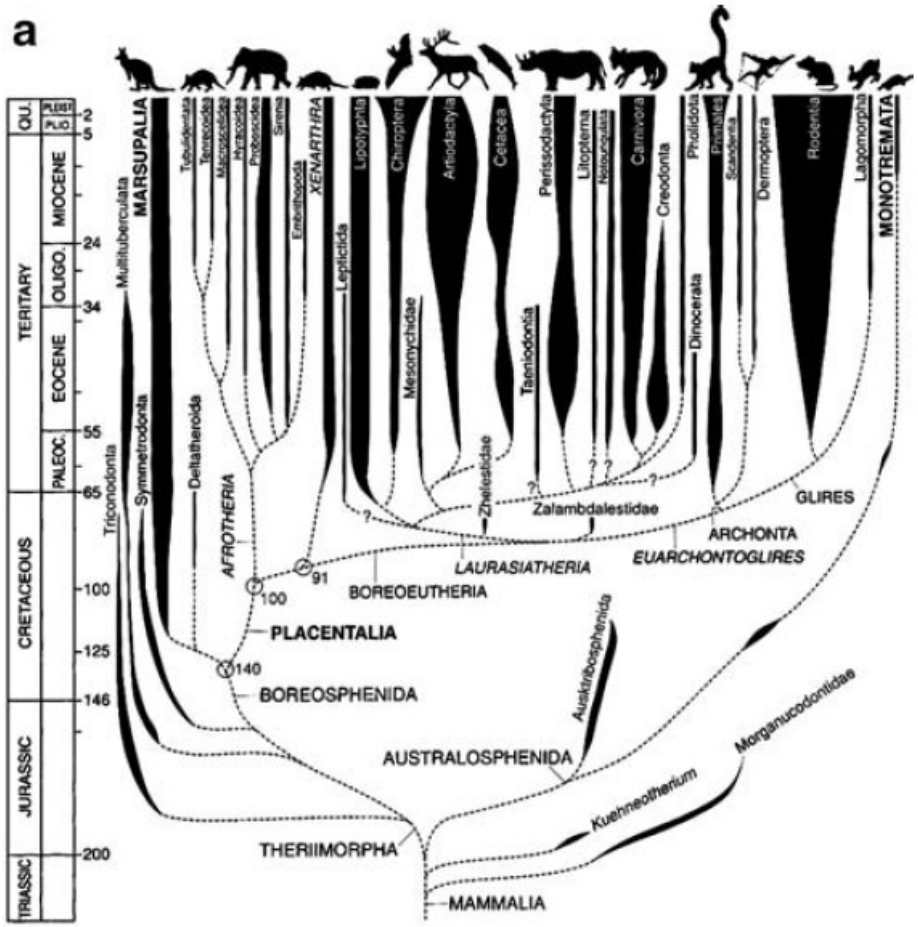
kladogram



fylogram

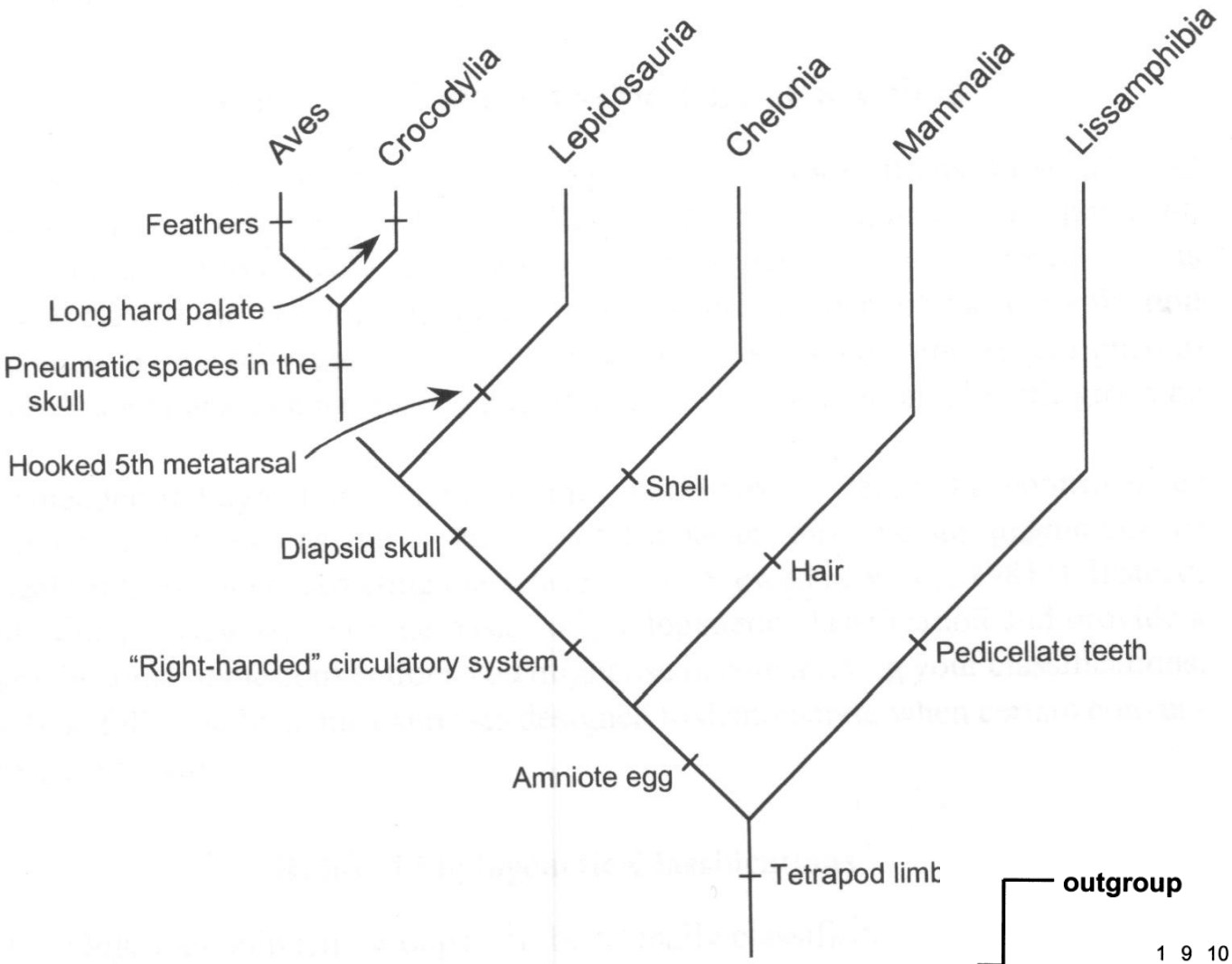


ultrametrický strom

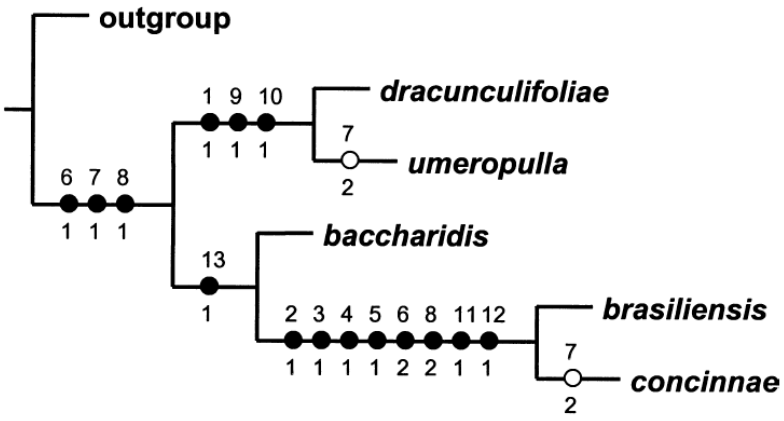


evoluční strom s údaji o čase a diverzitě

Gregory 2008



… nebo evoluci znaků

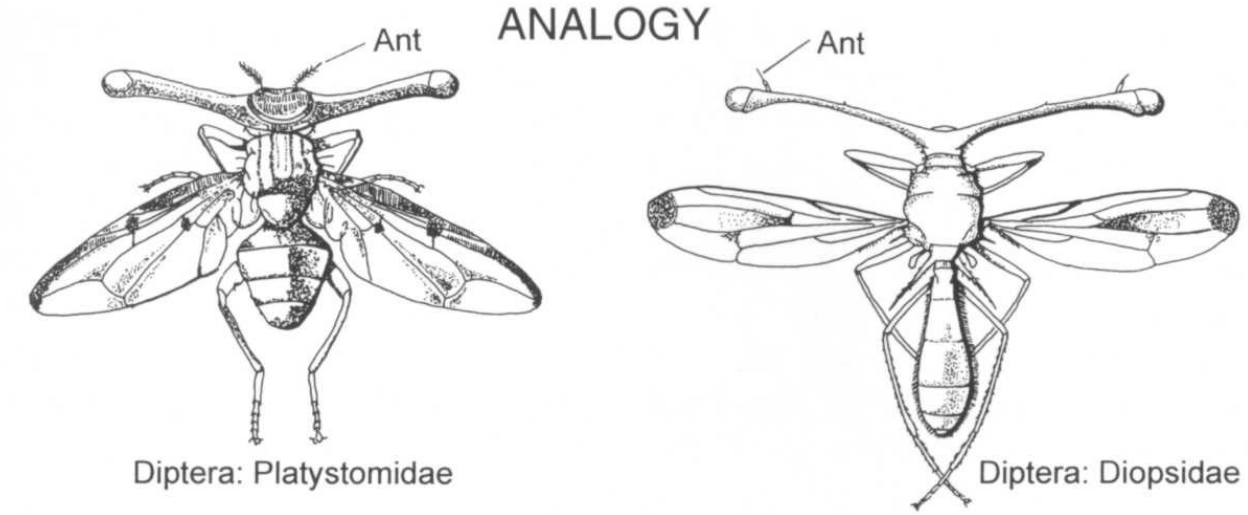


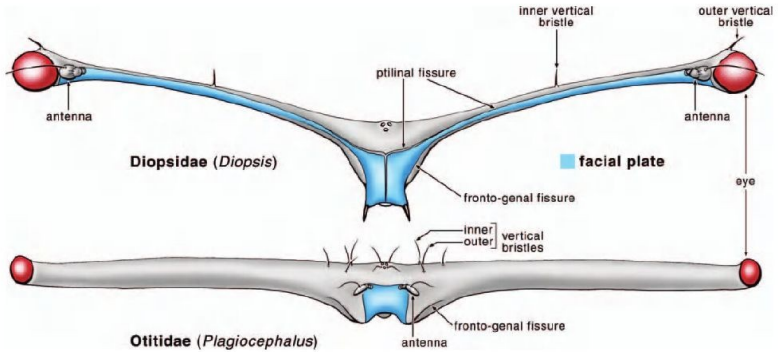
Cíle kladistiky

- formulovat hypotézy o hierarchických příbuzenských vztazích
- identifikovat sesterské taxony
- větvící se schémata – kladogramy
- to vše na základě rozložení znaků mezi taxony
- znak = jakákoli pozorovaná vlastnost organizmu, kterou jsme schopni definovat a u které jsme schopni u různých taxonů vypozorovat rozdíly (morfologie, molekuly, chování…)
- avšak ne každý znak nese fylogenetickou informaci – použitelné jsou pouze znaky homologické!

Podobnost nehomologická

- analogie – různé orgány s podobnou funkcí (např. končetina hmyzu a člověka, křídlo hmyzu a ptáka)
- podobnost povrchní nebo vzniklá náhodou pod různým selekčním tlakem – neodráží příbuzenské vztahy!

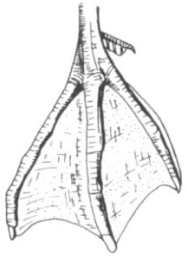




Wägele 2005
Grimaldi & Engel 2005

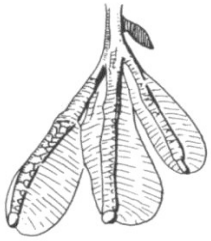
Podobnost nehomologická

- konvergence – podobnost vzniklá přizpůsobením se stejným podmínkám prostředí – neodráží příbuzenské vztahy!



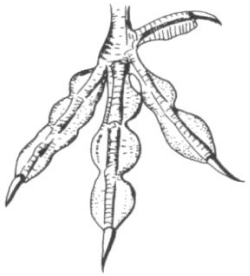
Merganetta armata (Anatidae)

kachny



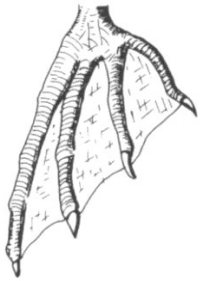
Podiceps sp. (Podicipedidae)

potápky



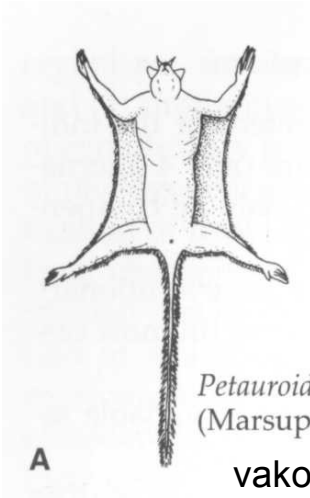
Fulica sp. (Rallidae)

chřástalové



Phalacrocorax sp. (Phalacrocoracidae)

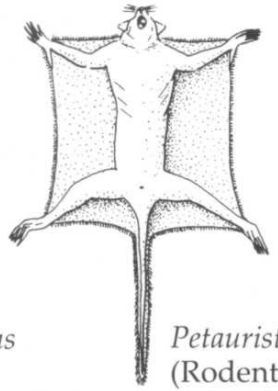
kormoráni



Petauroides volans (Marsupialia)

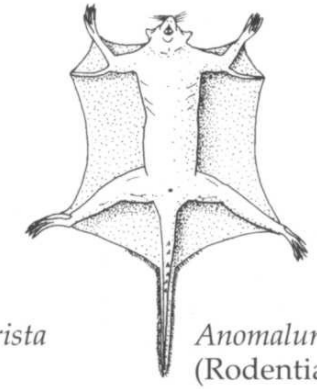
A

vakovec



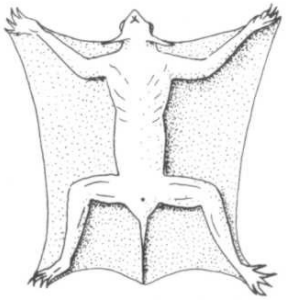
Petaurista petaurista (Rodentia)

poletucha



Anomalurus peli (Rodentia)

šupinatka



Cynocephalus volans (Dermoptera)

letucha

Wägele 2005

kondoři (Cathartidae)

supi (Accipitridae)

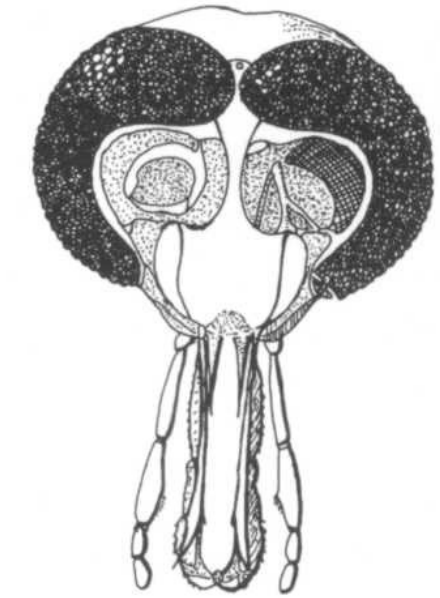
krtci (Talpidae, Insectivora)

pláštníci (Chlamyphorinae, Xenarthra)

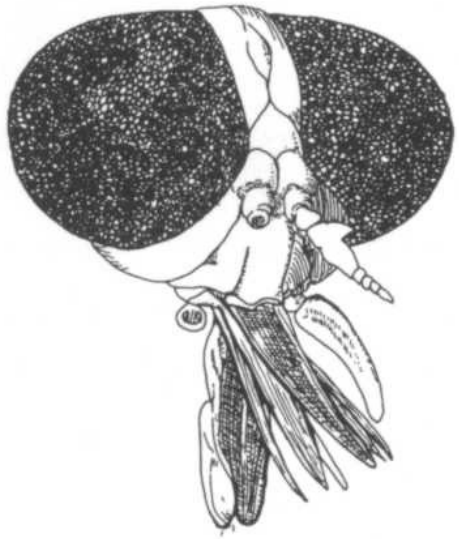
slepci (Spalacidae, Rodentia)

Podobnost nehomologická

- paralelismus - projev skryté vlohy v blízce nepříbuzných liniích, např. v důsledku predispozice základního plánu, neodráží příbuzenské vztahy!
- např. ústní ústrojí krevsajících Diptera



Diptera: Ceratopogonidae

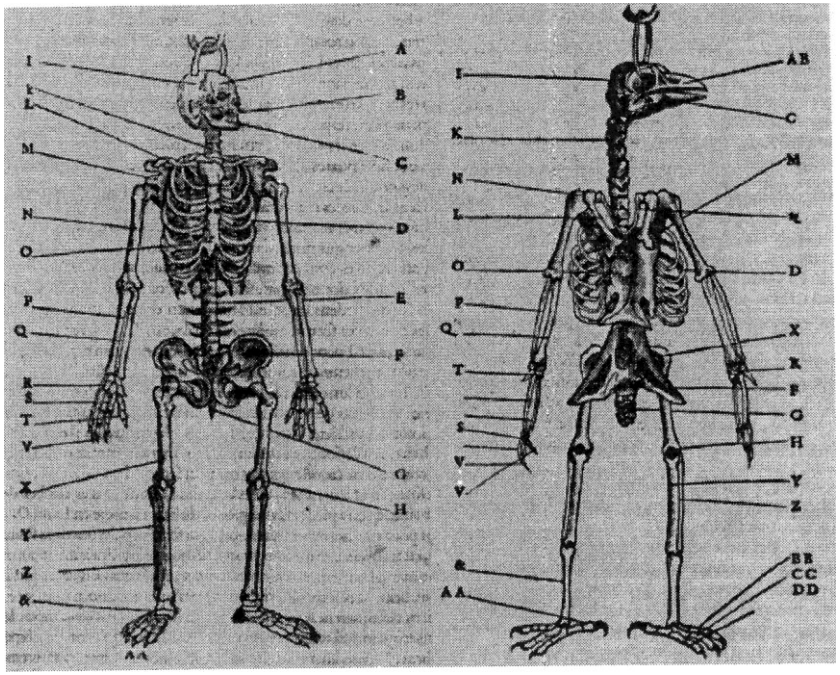


Diptera: Tabanidae

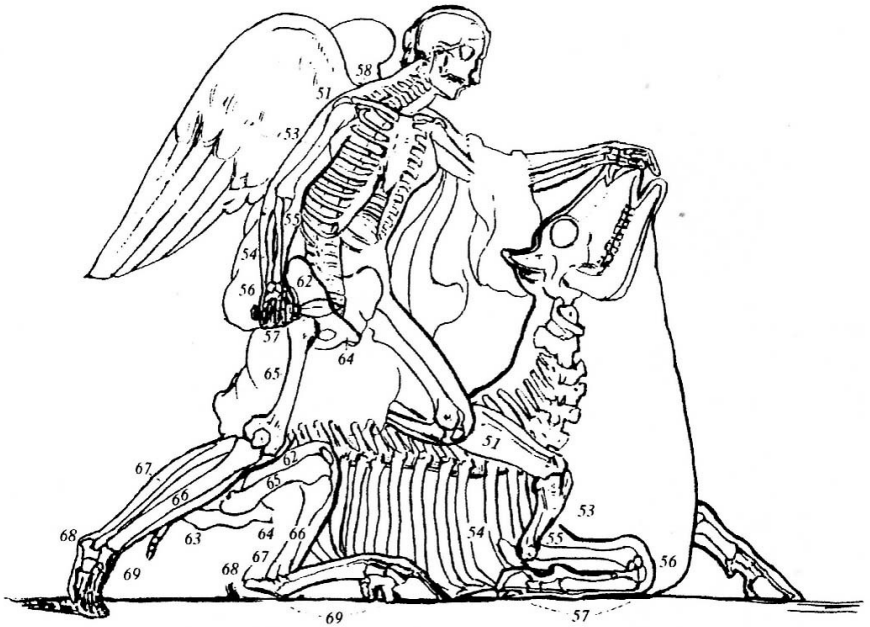
Wägele 2005

Homologie

- podobnost, která má stejný původ od společného předka („kopie stejného originálu“)
- Richard Owen (1843): stejný orgán u různých organizmů, i když může mít různou formu a funkci
- jedině podobnost v homologických znacích může dokazovat příbuznost



Belon P. (1555): L‘Histoire de la Nature des Oyseaux

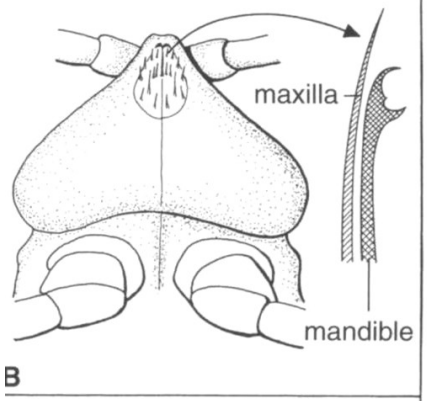


Owen R. (1849): On the Nature of Limbs

Kritéria pro rozpoznání homologie (1)

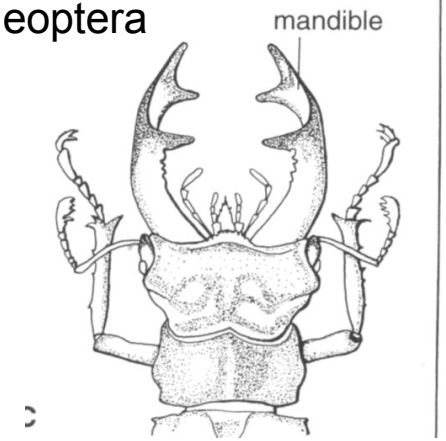
- Remane (1952, 1962), Patterson (1982)
- stejná pozice na těle a prostorový vztah vůči jiným orgánům (poziční/topologické kritérium, konektivita)

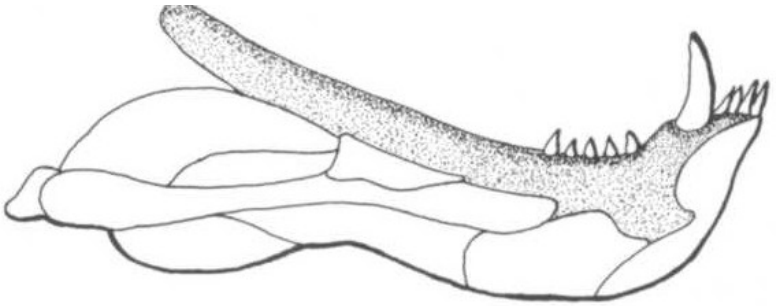
Collembola

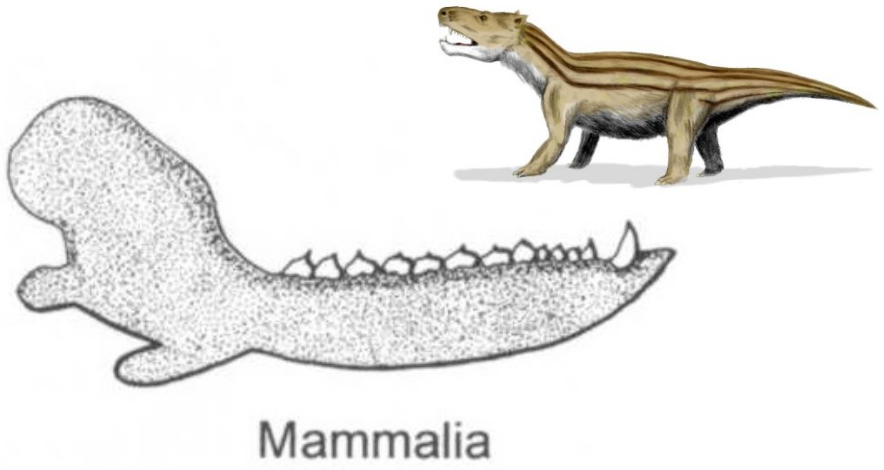


Crustacea

Coleoptera



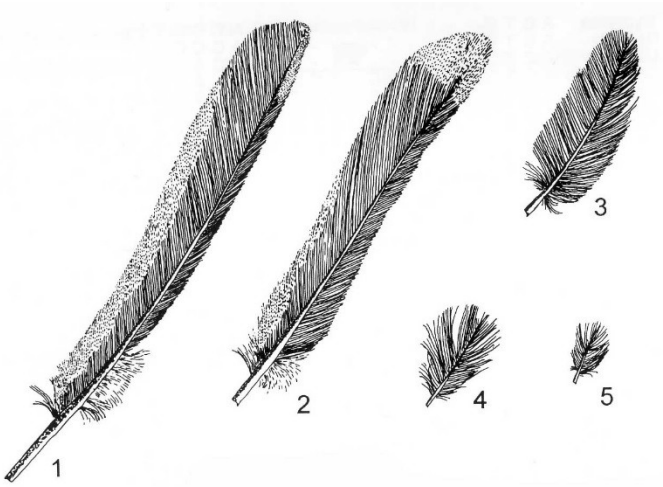


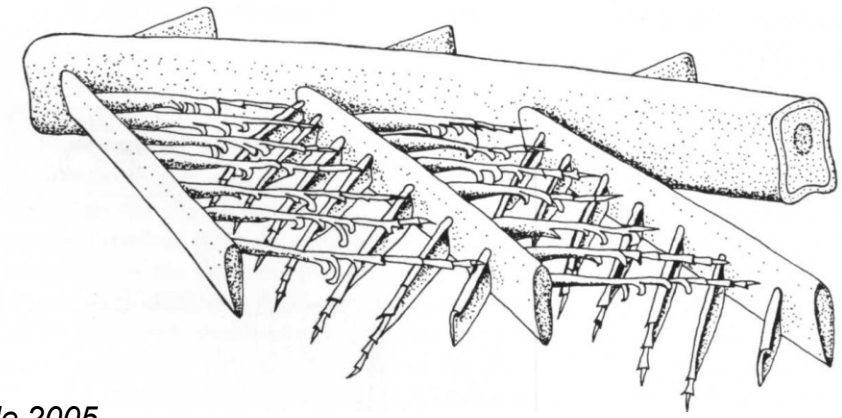


Wägele 2005

Kritéria pro rozpoznání homologie (2)

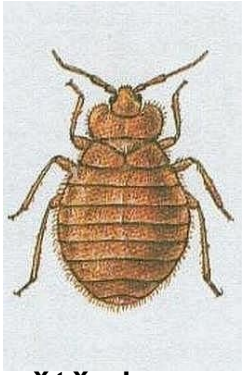
- stejná struktura, podobnost v detailu (strukturální kritérium)
- čím je struktura komplexnější, tím je homologie pravděpodobnější
- obezřetně posuzovat jednoduché znaky včetně redukcí (např. sekundární ztráta křídel u hmyzu)





luptouš

veš



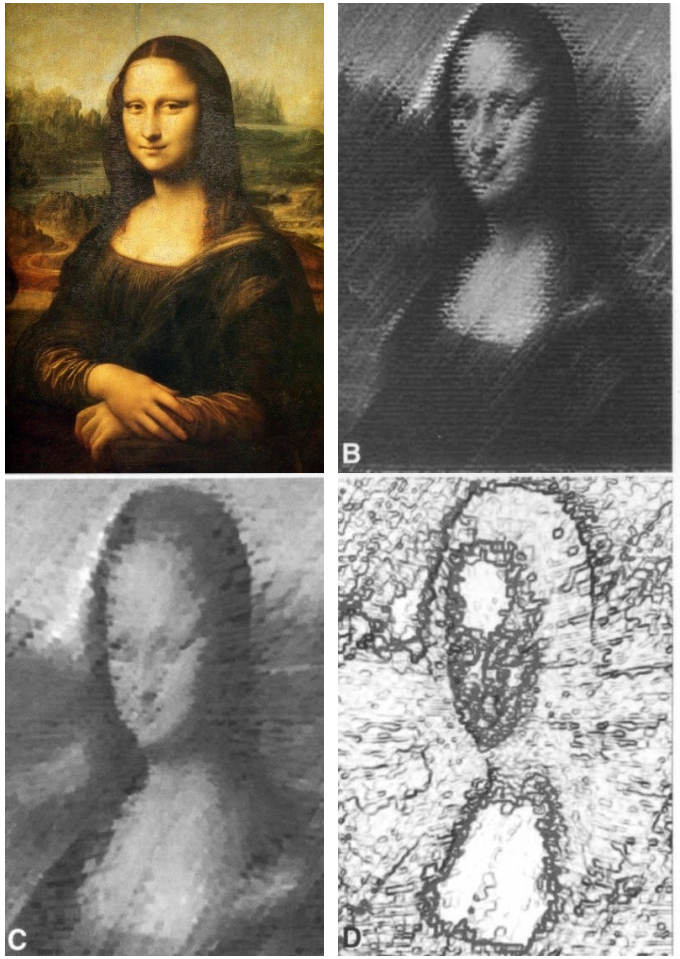
štěnice

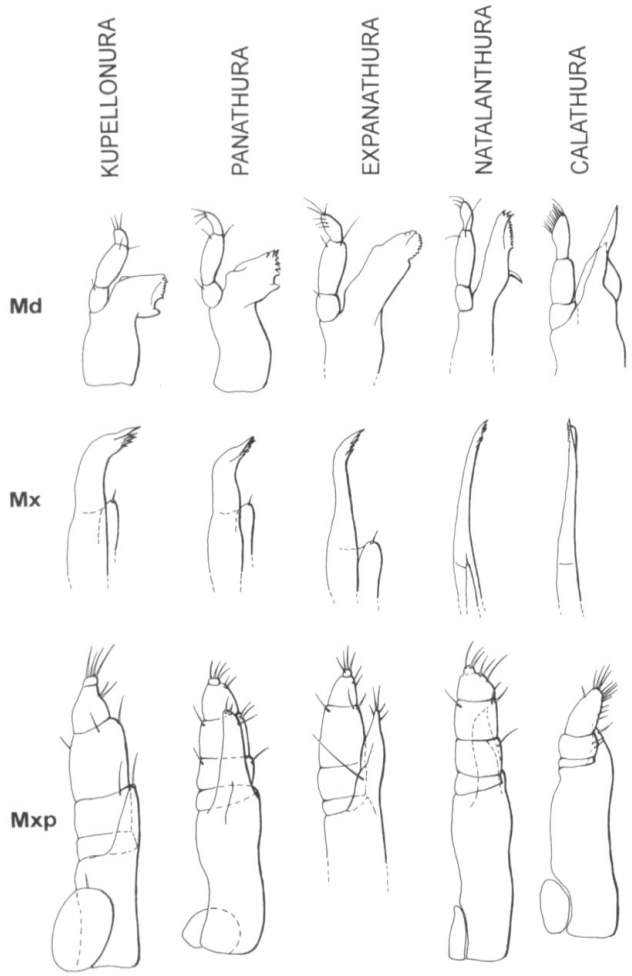
blecha

Wägele 2005

Kritéria pro rozpoznání homologie (3)

- výskyt přechodných forem (vývojové kritérium)
- **transformační série**, ontogenetický vývoj

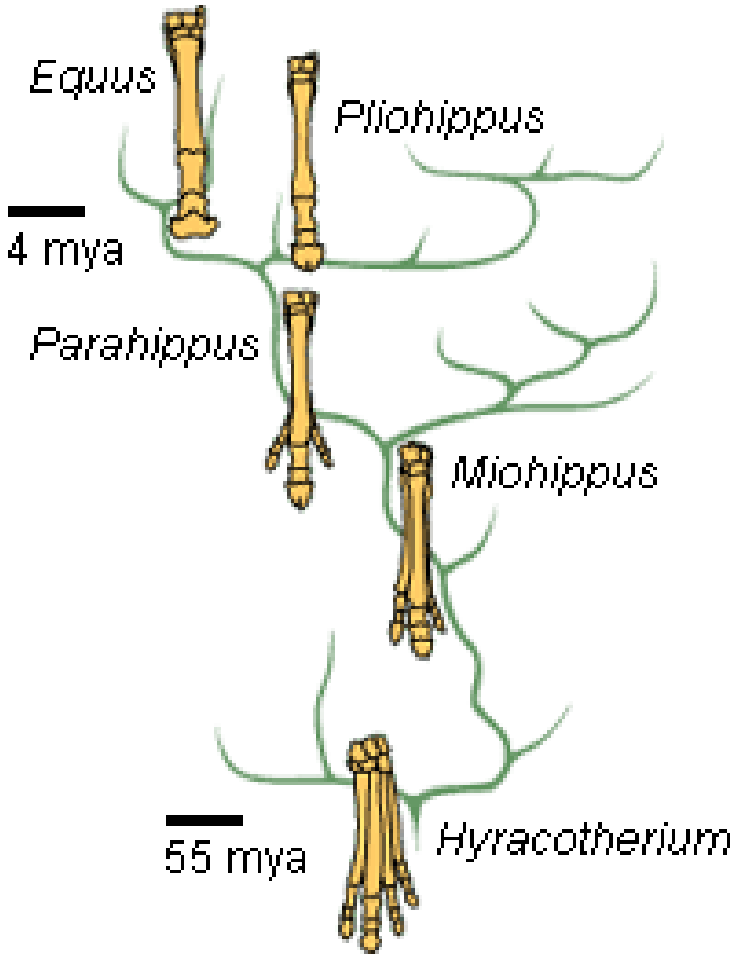




Wägele 2005

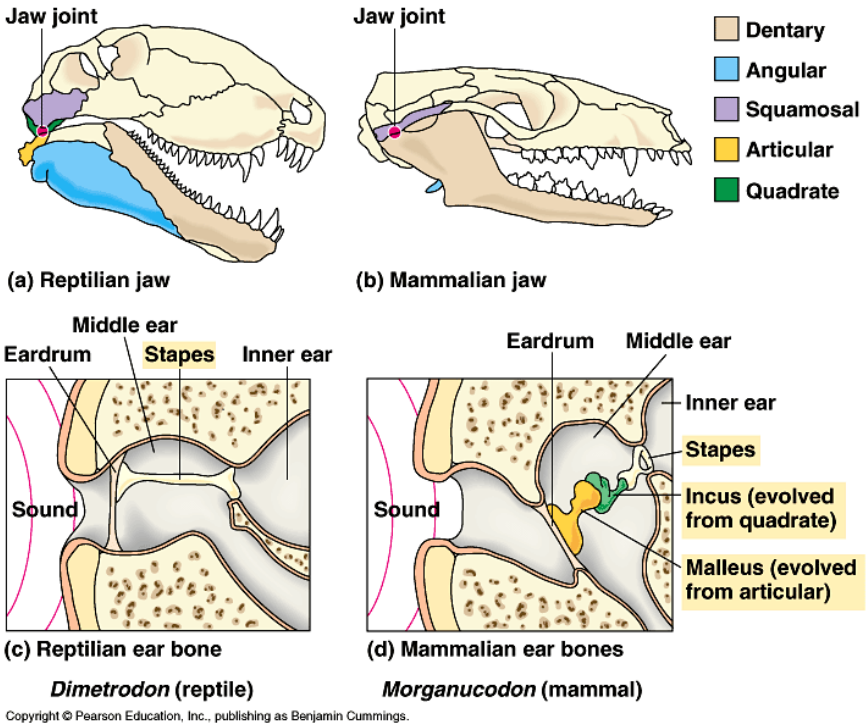
Kritéria pro rozpoznání homologie (3)

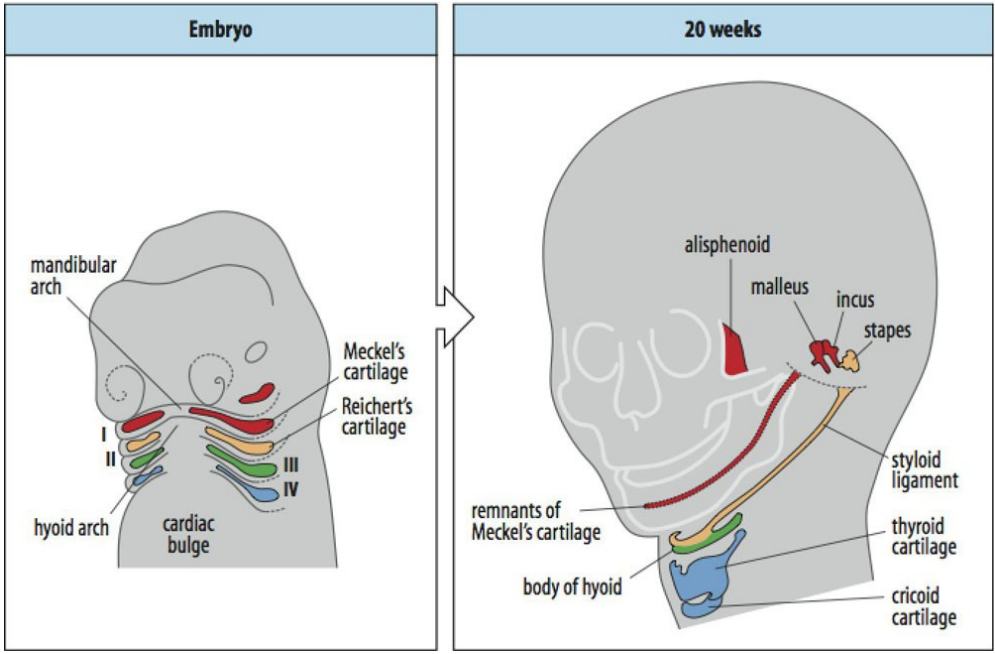
- výskyt přechodných forem (vývojové kritérium)
- **transformační série**, ontogenetický vývoj



Kritéria pro rozpoznání homologie (3)

- výskyt přechodových forem (vývojové kritérium)
- transformační série, **ontogenetický vývoj**





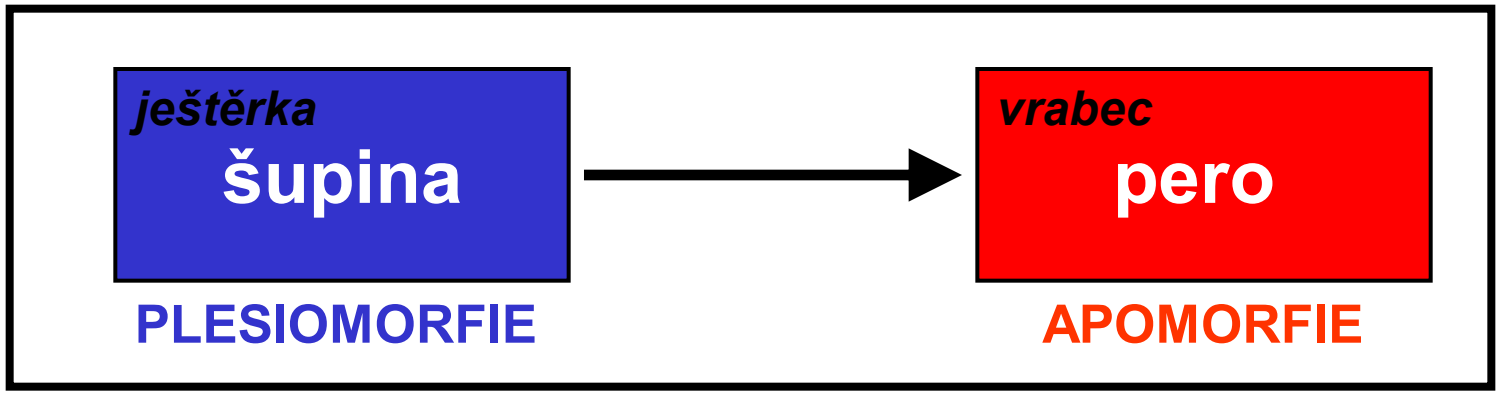
Znaky mezi dvěma taxony jsou homologické, jestliže tyto taxony:

a) mají ten stejný stav znaku (*character state*) jako jejich společný předek

HOMOLOGIE

b) jeden z nich má jiný stav znaku, který se vyvinul jako evoluční novinka (**apomorfie**) ze stavu znaku společného předka (**plesiomorfie**)

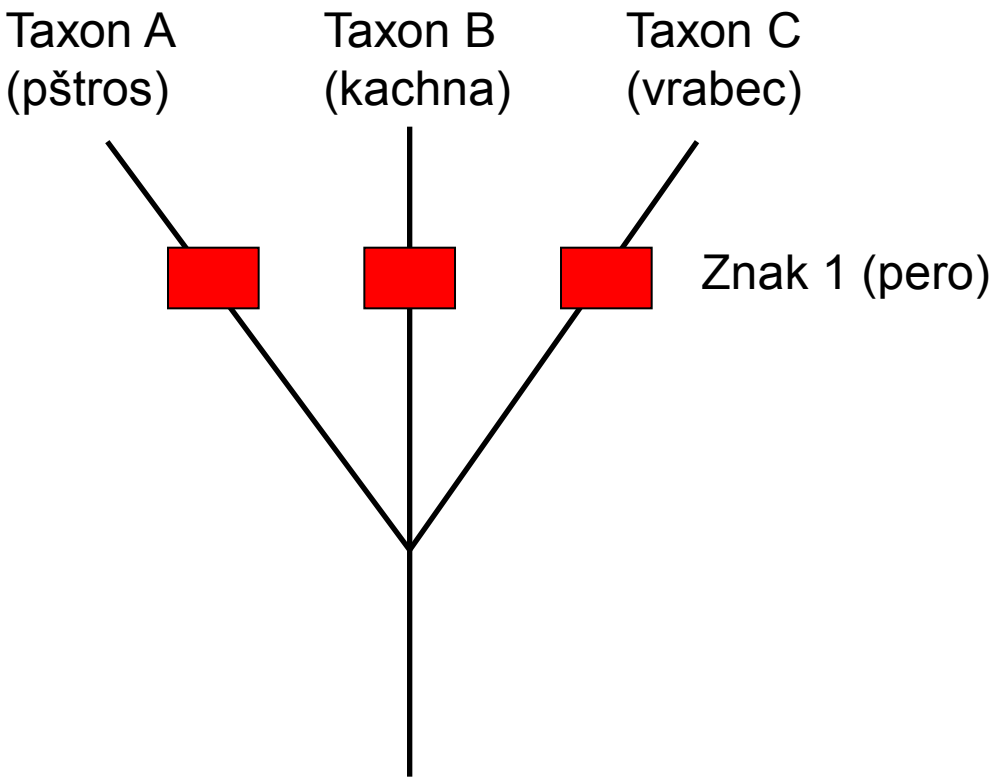
HOMOLOGIE



Homologie znaku mezi třemi a více taxony

Tři taxony A, B, C, jeden homologický znak:

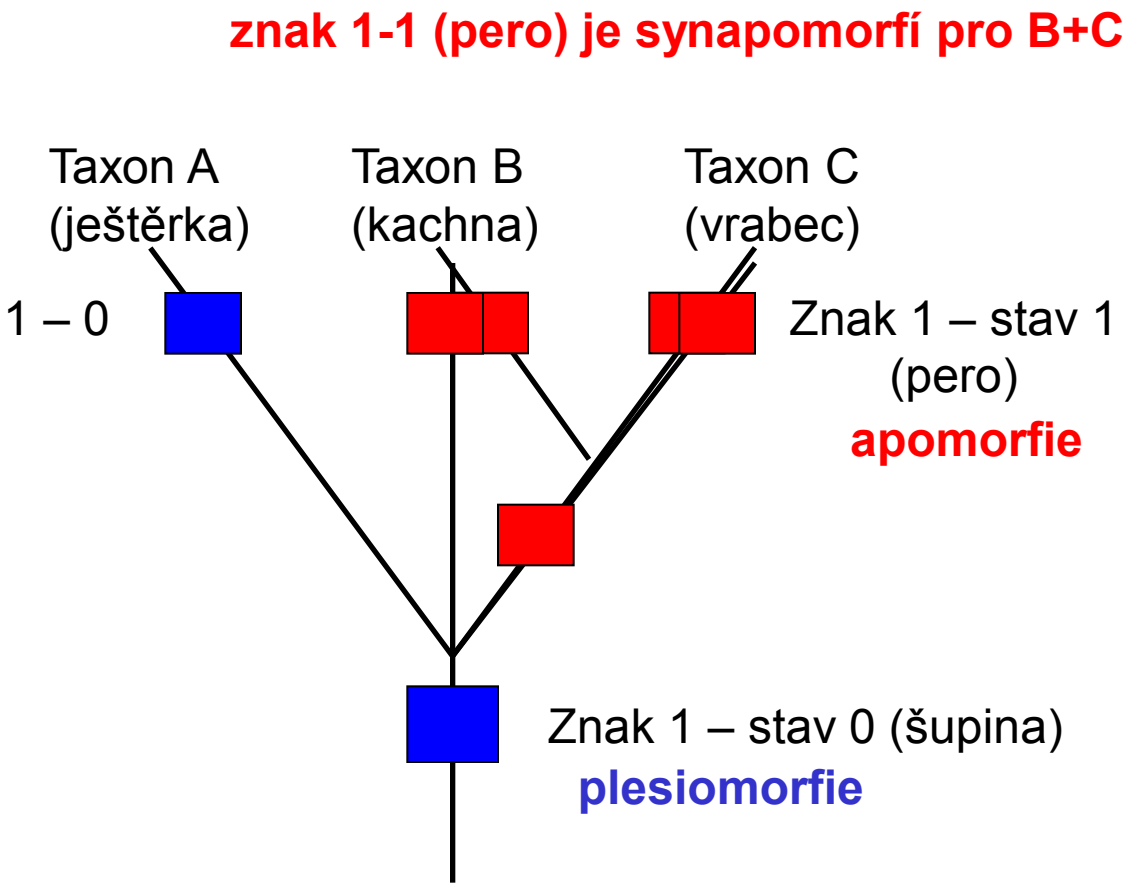
a) všechny taxony mají tu stejnou podobu (stav) znaku



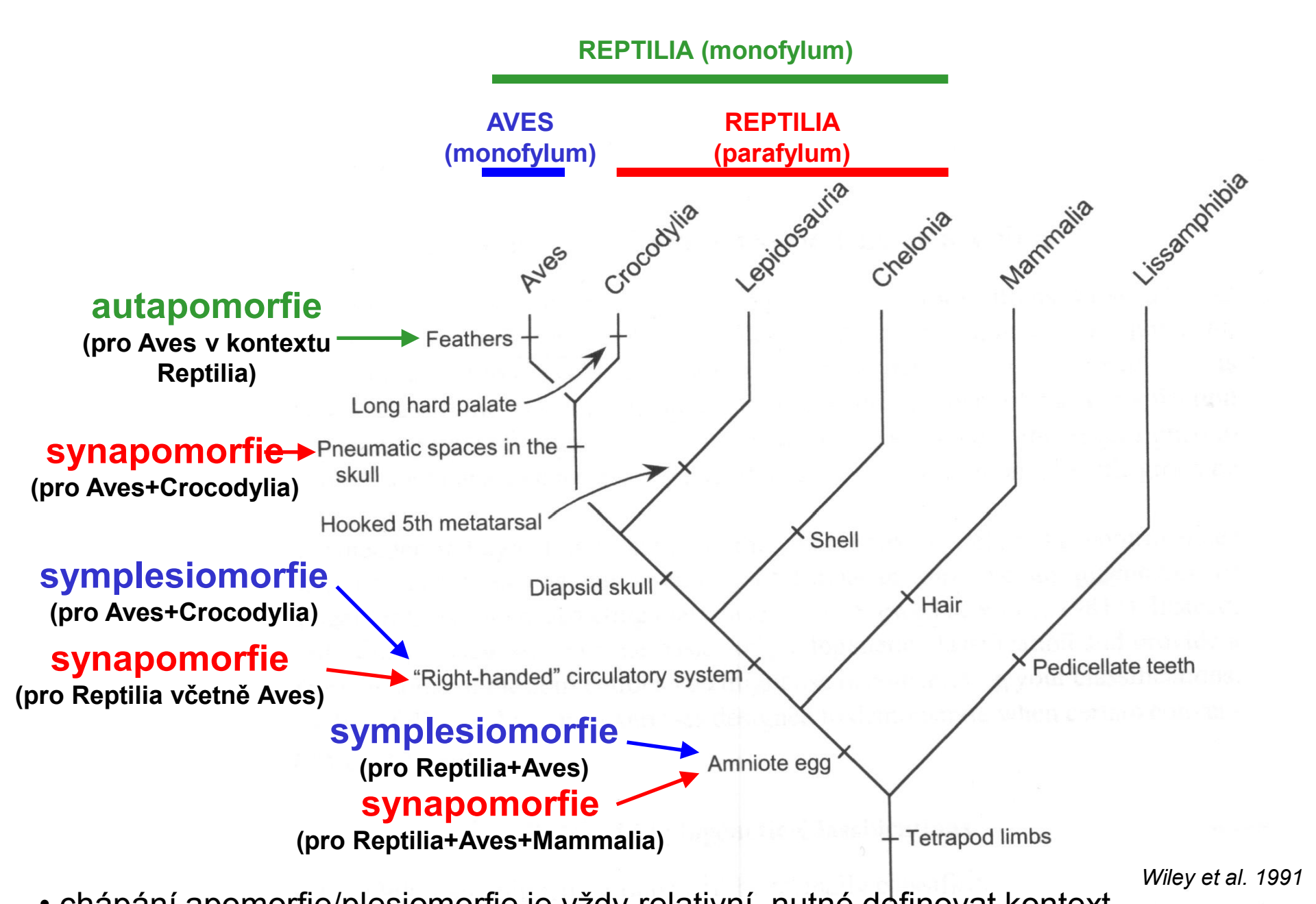
- žádná informace pro seskupení taxonů

Homologie znaku mezi třemi a více taxony

b) znak se u taxonů vyskytuje ve dvou podobách (stavech, např. 0, 1): dva taxony sdílejí stejnou podobu znaku oproti třetímu



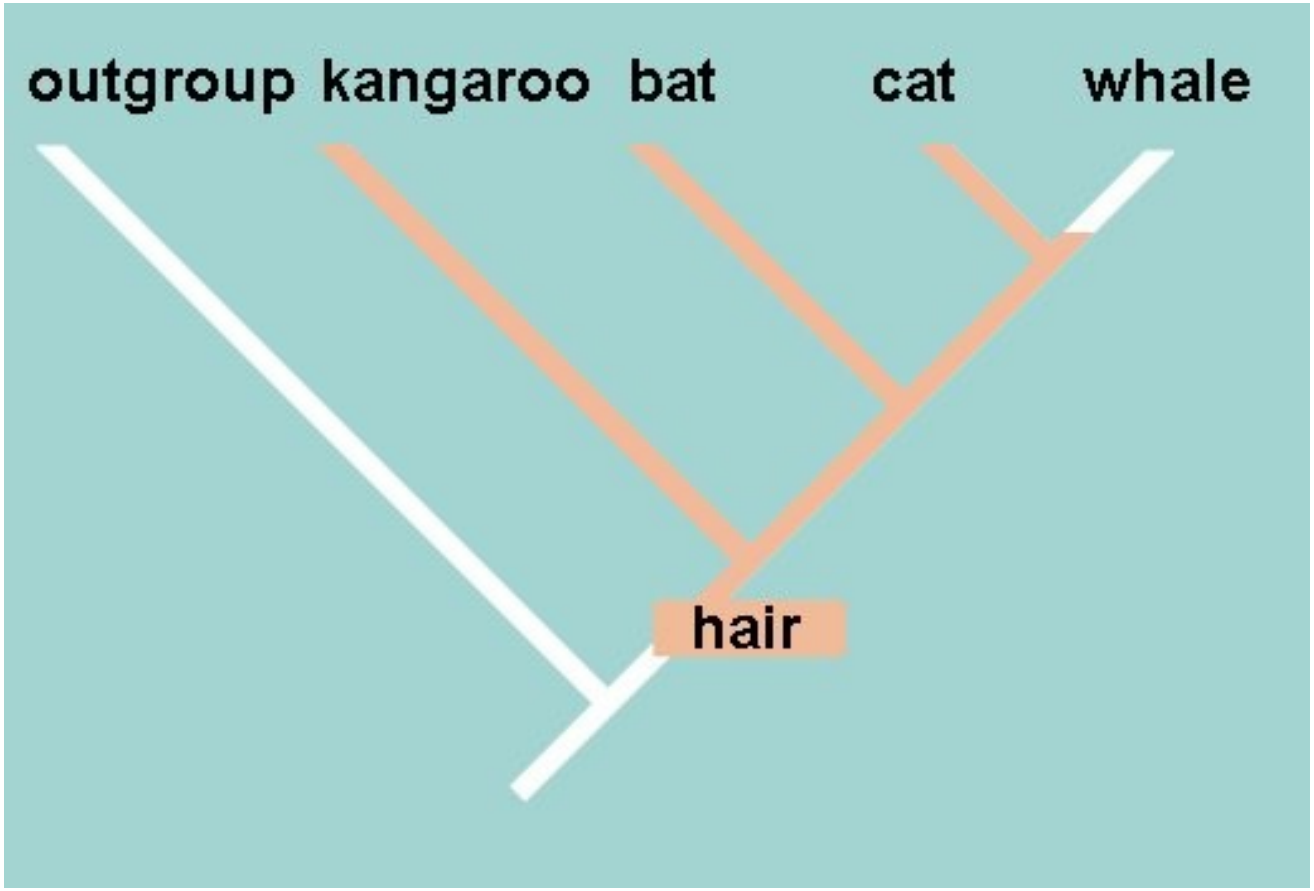
- historicky původní stav znaku u předka = **plesiomorfie**
- odvozený stav znaku u potomka (evoluční novinka) = **apomorfie**
- můžeme seskupit taxony B a C
- sdílená podobnost v odvozeném stavu znaku = **synapomorfie**
- sdílená podobnost v původním stavu znaku = **symplesiomorfie**



Wiley et al. 1991

- chápání apomorfie/plesiomorfie je vždy relativní, nutné definovat kontext
- synapomorfie definují monofyletické skupiny, autapomorfie terminální taxony

„CHLUPATÍ“



chlup: synapomorfie pro savce, ale symplesiomorfie pro klokana+ netopýra+kočku – není důkazem jejich bližší příbuznosti vůči velrybě

- seskupováním na základě symplesiomorfií by vznikly parafyletické skupiny

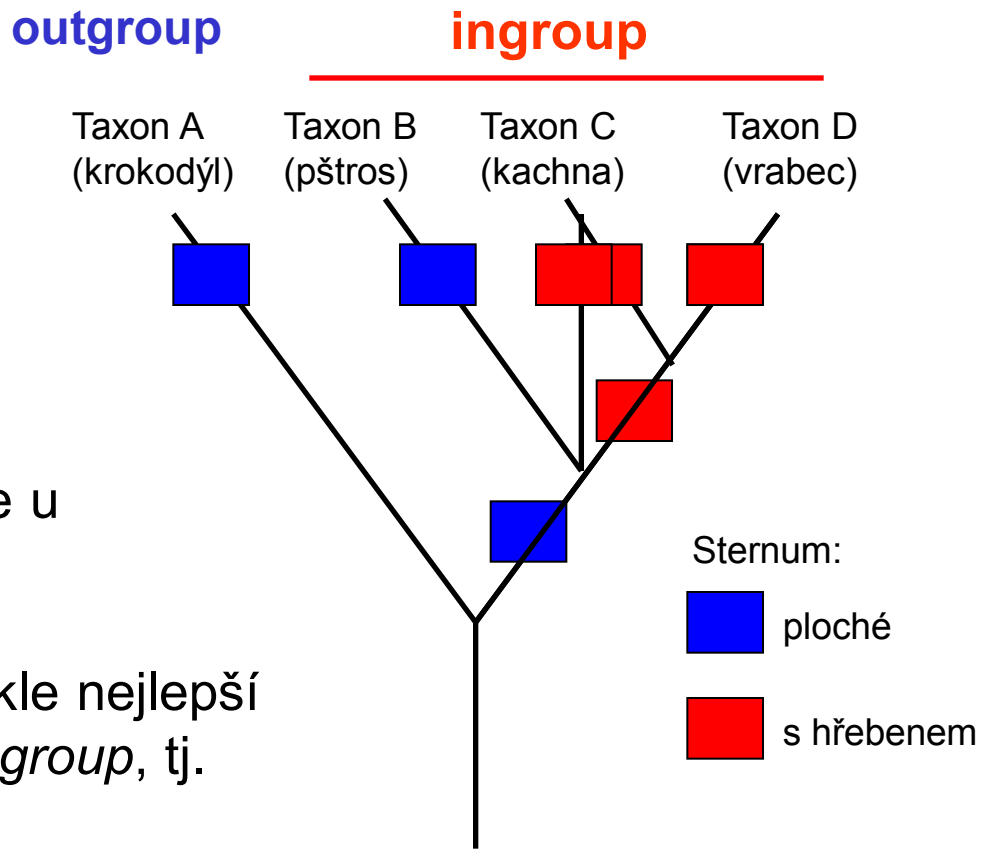
Jak prokázat příbuznost mezi taxony?

- můžeme se opřít jen o podobnost v homologických znacích
- sdílené ancestrální/primitivní znaky (symplesiomorfie) nenesou fylogenetickou informaci
- výlučné odvozené znaky (autapomorfie) jsou dobré pro diagnózu taxonu, ne však pro rekonstrukci fylogeneze
- důkazem o příbuznosti jsou jen sdílené odvozené znaky: synapomorfie

Polarizace znaků

- určení, který stav znaku je plesiomorfní a který apomorfní
- mimoskupinové srovnávání (***outgroup comparison***)

vnější skupina (***outgroup***): jakákoliv skupina mimo tu, kterou studujeme (studujeme *ingroup*)

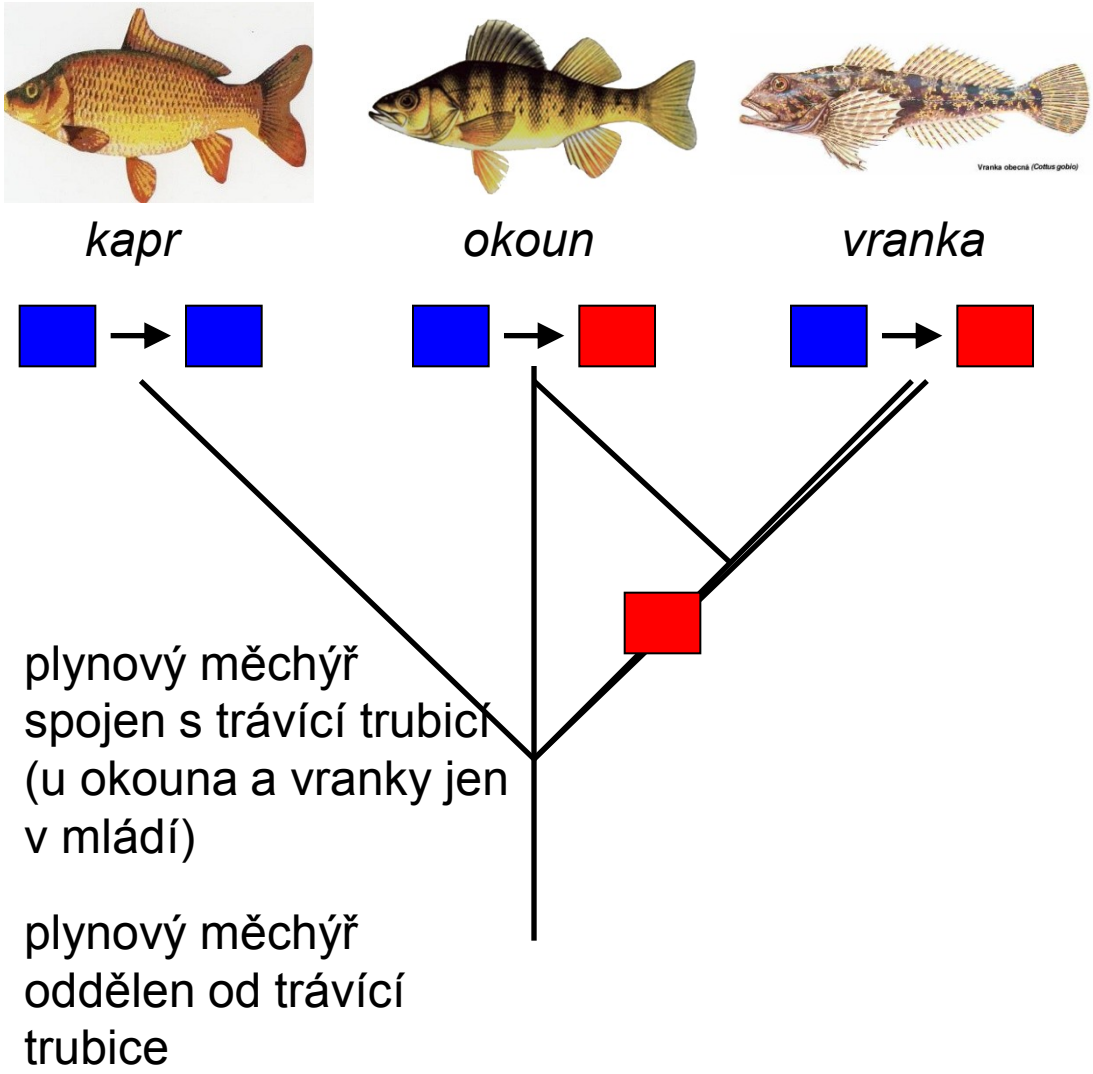


➢stav znaku, který se vyskytuje u outgroup, je plesiomorfní

• z možných *outgroups* je obvykle nejlepší vybírat sesterskou skupinu k *ingroup*, tj. nejblíže příbuzný vnější taxon

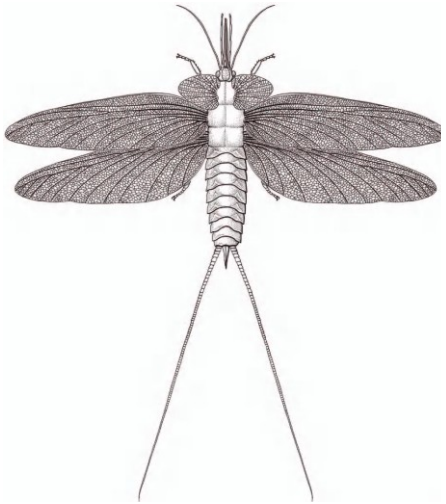
Méně častá možnost polarizace znaků – informace z ontogeneze

- **Haeckelovo biogenetické pravidlo** – ontogeneze je zkrácenou rekapitulací fylogeneze (nespolehlivé!)
- **Nelsonovo ontogenetické pravidlo** – obecnější stav znaku je plesiomorfní

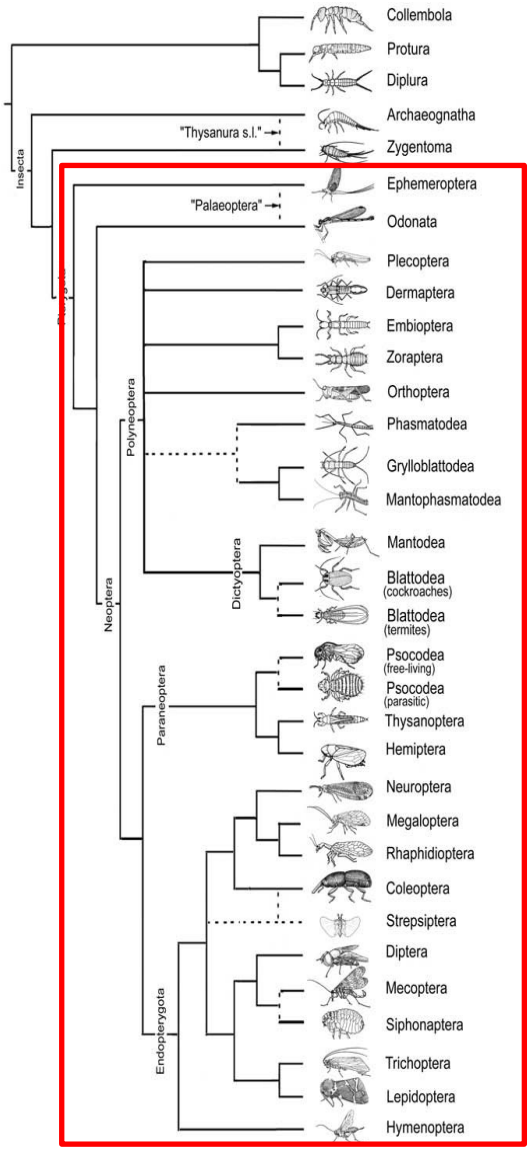


Následující kritéria pro určení polarity neplatí!

- znak přítomný u fosílií je plesiomorfní (i u fosílií se vyskytuje soubor plesiomorfních i odvozených znaků)
- častější znak je plesiomorfní
- komplexnější znak je apomorfní (evoluce může vést k redukci orgánu/struktury)
- chorologické kritérium: znak rozšířený dále od geografického centra původu je apomorfní (speciace může probíhat i ve středu areálu)
- **nejspolehlivější metoda: mimoskupinové srovnávání**



Palaeodictyopterida



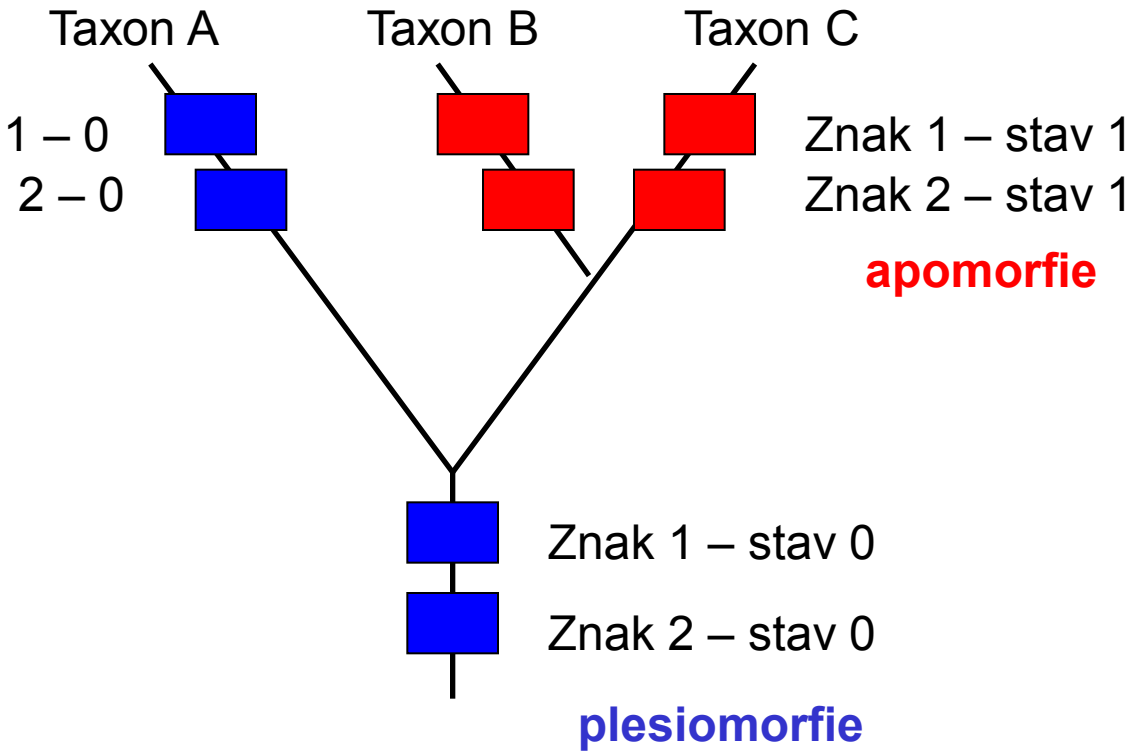
PTERYGOTA

Homologie více znaků mezi dvěma a více taxony

b1) znaky se u taxonů vyskytují ve dvou podobách (stavech):

dva taxony sdílejí stejnou podobu znaku oproti třetímu, informace z obou znaků jsou vzájemně v souladu

znaky 1-1 a 2-1 jsou synapomorfiemi pro B+C

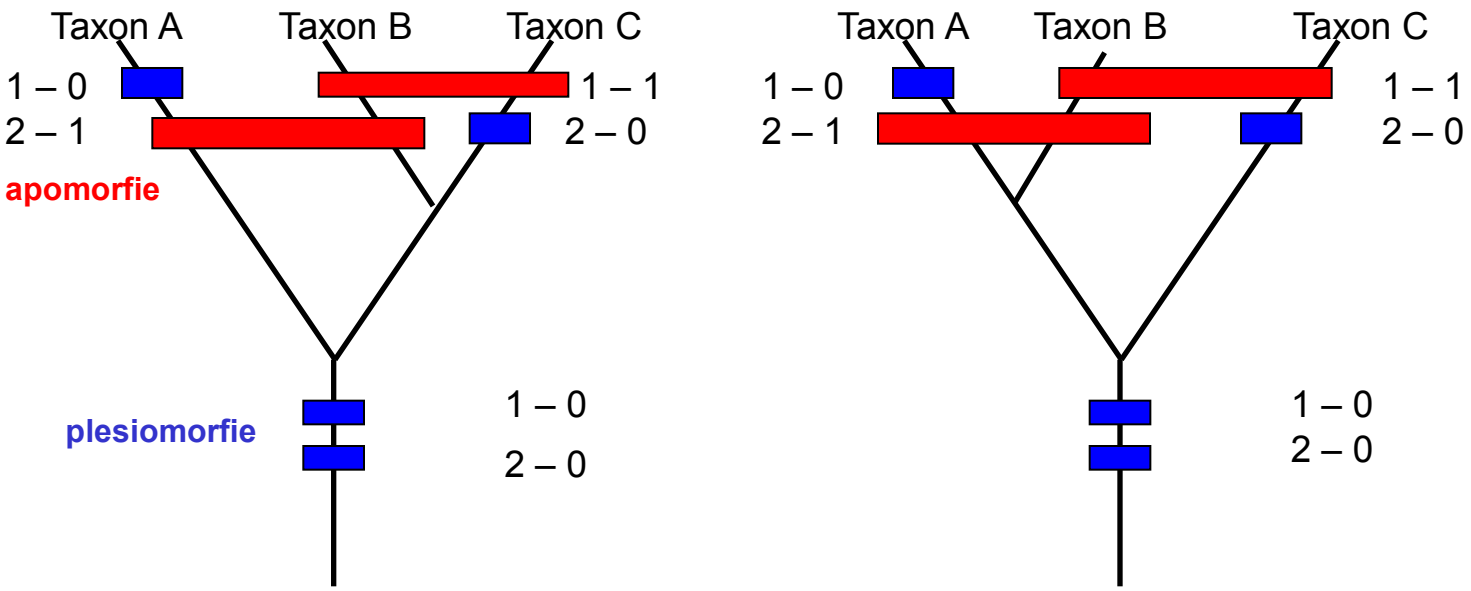


- můžeme seskupit taxony B a C – jedno řešení

Homologie více znaků mezi dvěma a více taxony

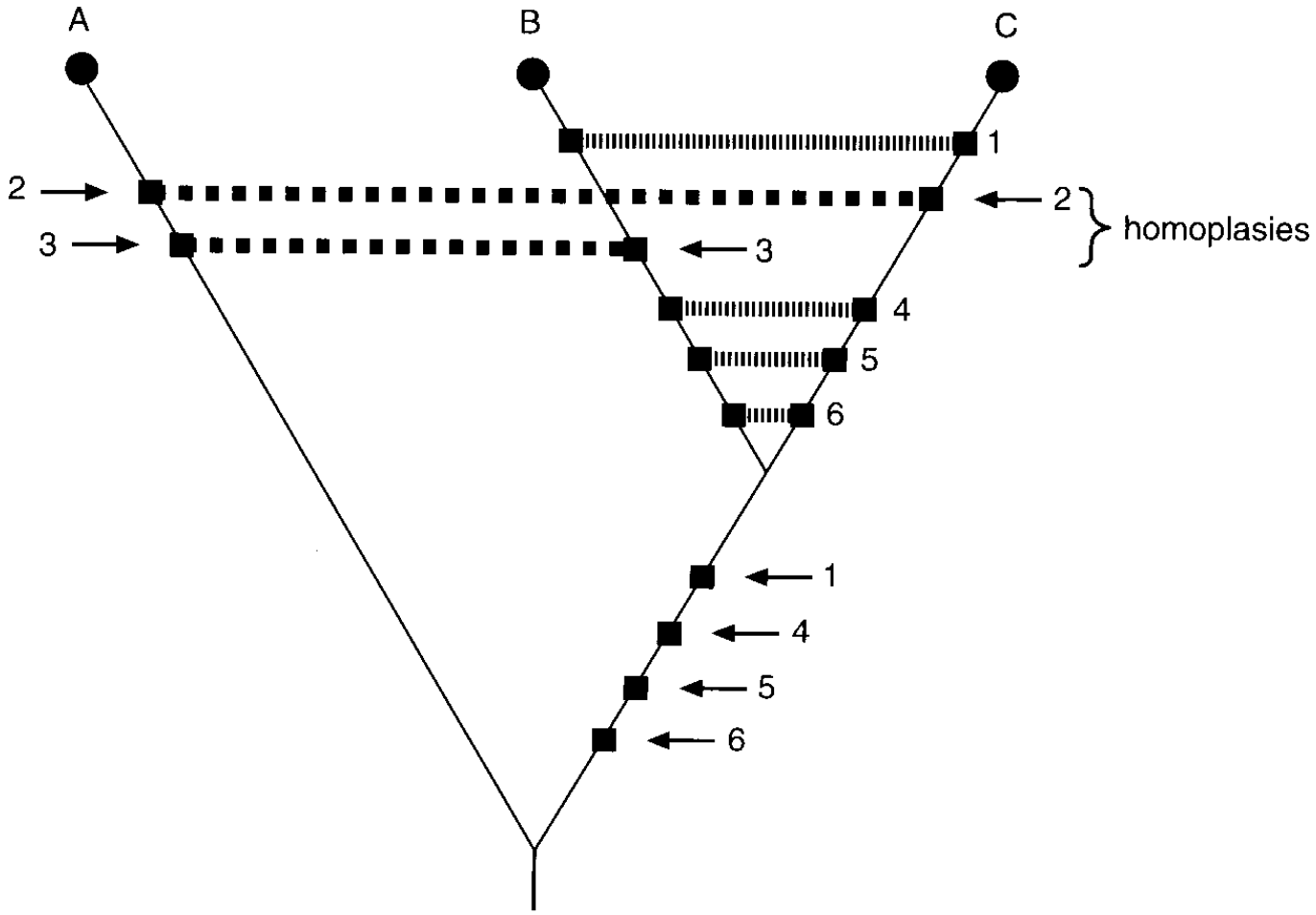
b2) znaky se u taxonů vyskytují ve dvou podobách (stavech):

dva taxony sdílejí stejnou podobu znaku oproti třetímu, ale informace z obou znaků jsou vzájemně v rozporu



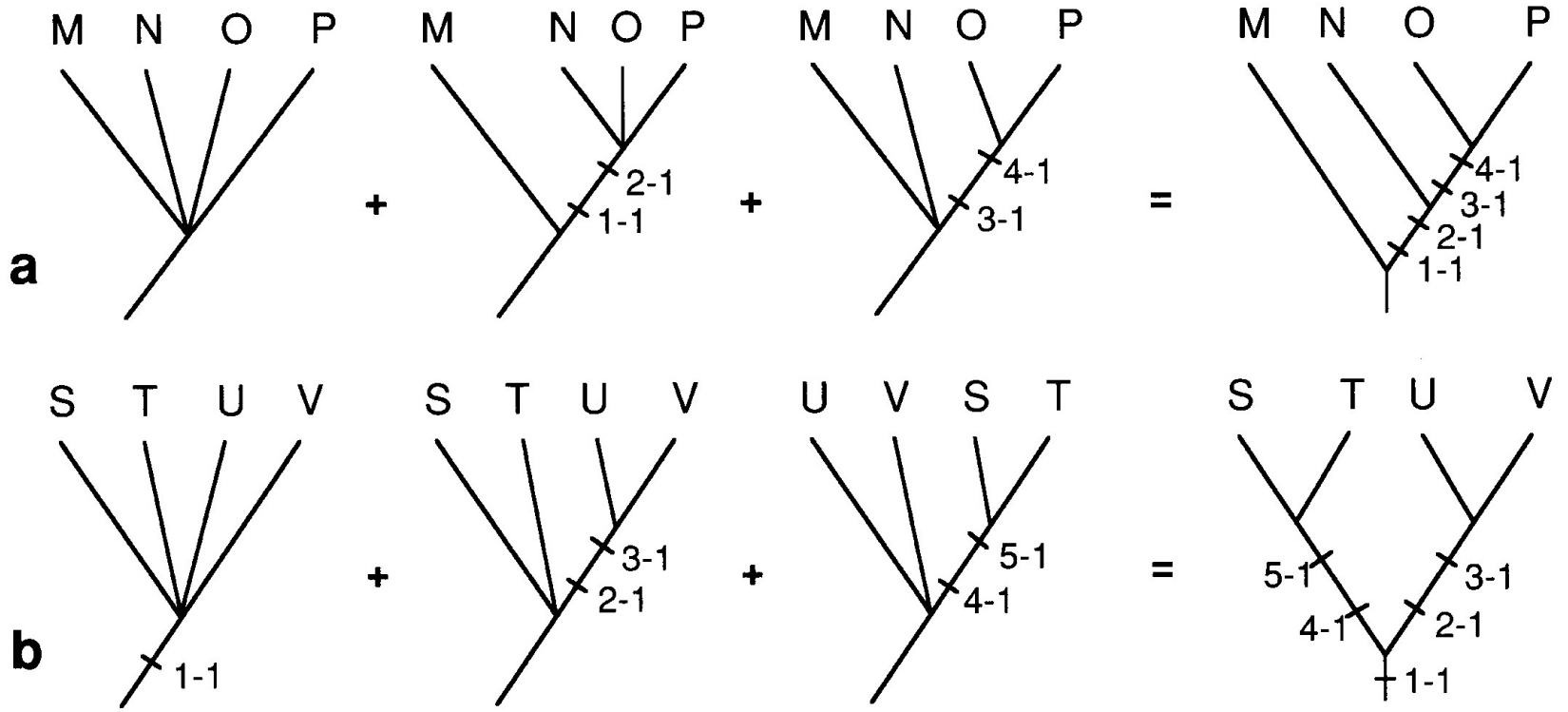
- konflikt v datech, 2 možná řešení: skupiny B+C a A+B
- jeden ze znaků 1-1 a 2-1 je **homoplázie**

Homoplázie – původně předpokládaná homologie, která se ale na kladogramu jeví jako nesprávná (může být takto interpretována vždy jen v kontextu nějaké konkrétní topologie stromu!)



Wägele 2005

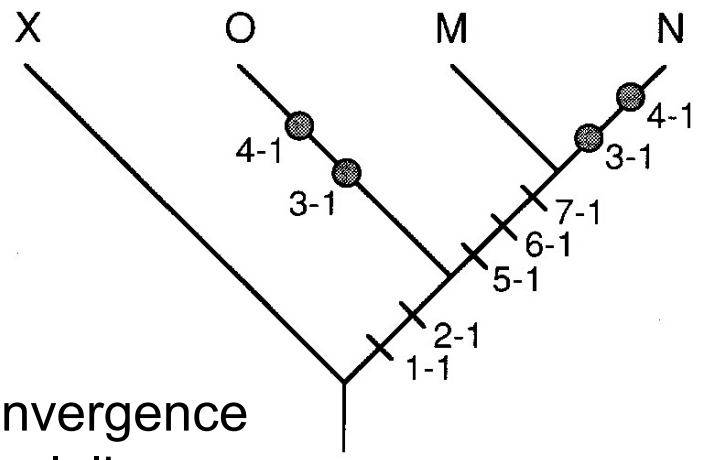
Soulad znaků (*congruence*) na kladogramu - test homologie



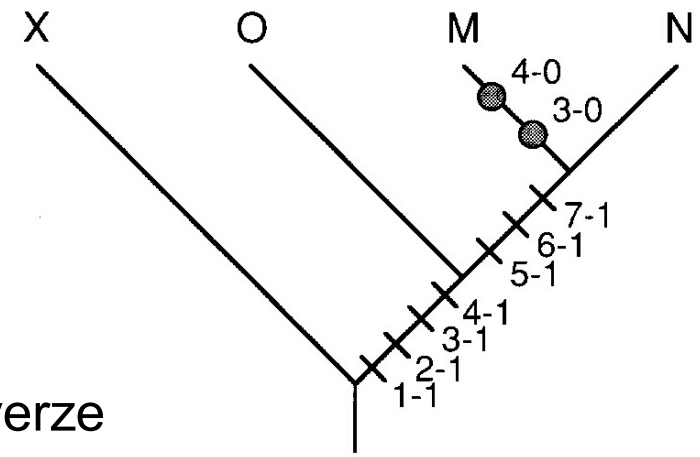
• pokud jsou informace z jednotlivých znaků v souladu, tj. topologie kladogramů na základě různých znaků jsou navzájem slučitelné, původní hypotézy o homologii se jeví jako správné

Vysvětlení homoplázie

- může být důsledkem našeho špatného pozorování (=chybné určení homologie)
- nebo musíme připustit, že daný stav znaku vznikl dvakrát (konvergencí, paralelně) anebo došlo k jeho ztrátě (reverzi)
- při vynesení na kladogram se evoluční změna (krok) v homoplazickém znaku na stromu objeví více než jednou



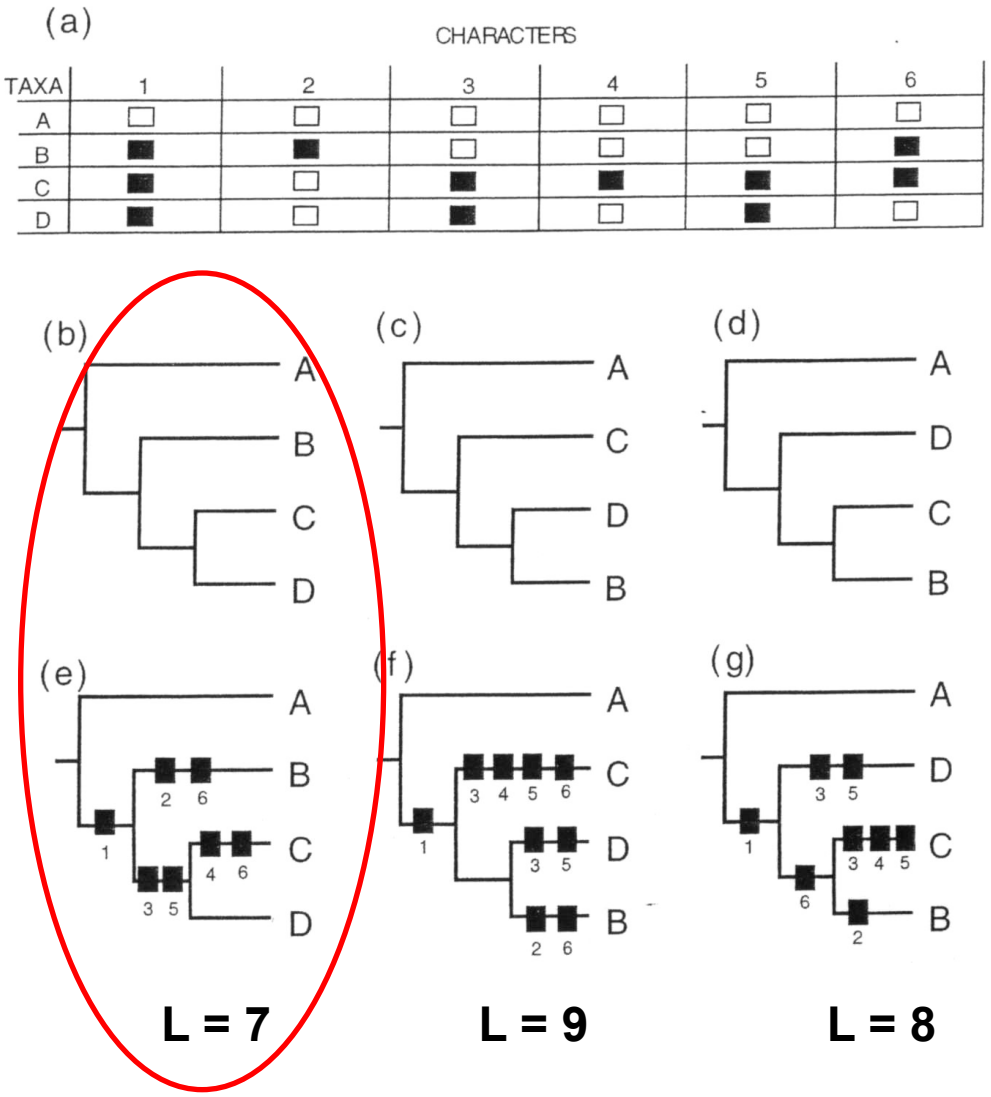
konvergence
paralelismus



reverze

Hennigův pomocný princip: nikdy dopředu nepředpokládejme homoplázii, vždy nejprve uvažujme homologii

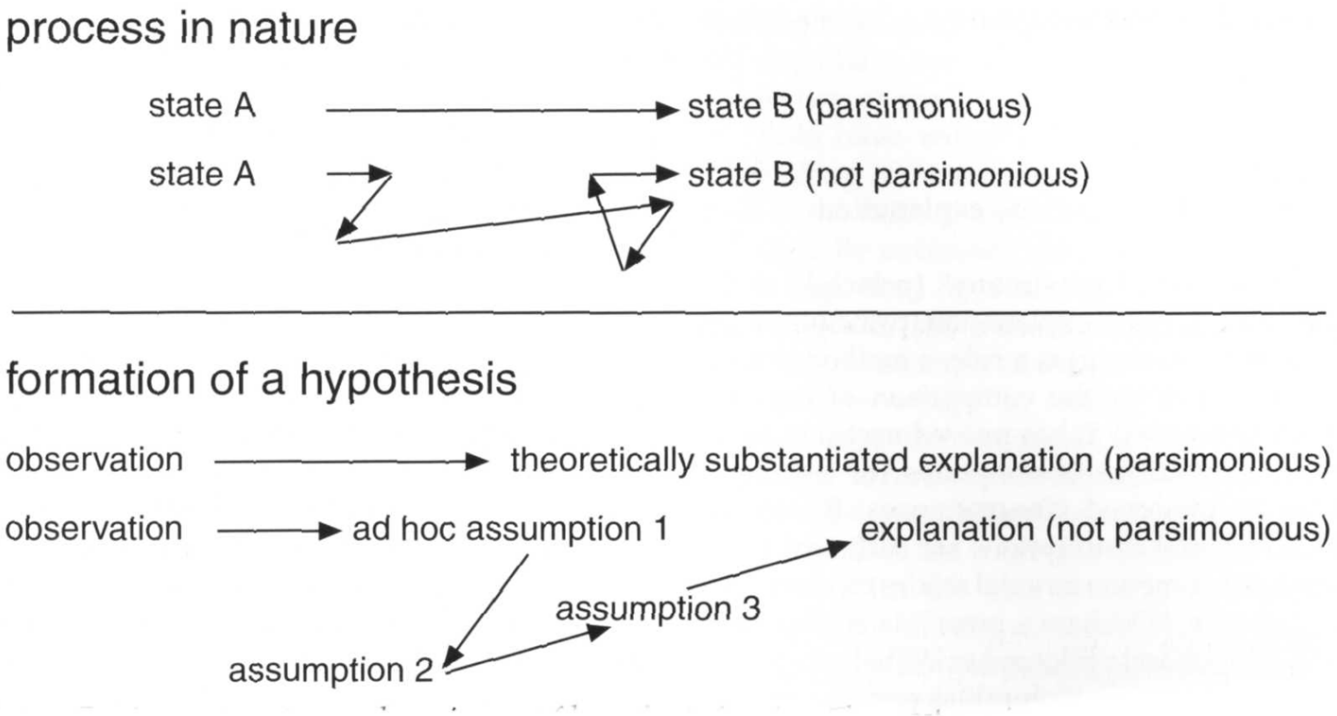
➢hledáme strom, na kterém rozložení znaků předpokládá minimum homoplázií, tj. minimum evolučních změn (kroků), tj. takový, který má nejmenší délku



<u>délka stromu</u> *(tree length, L)*
celkový součet všech změn ve všech znacích (evolučních kroků) na dané topologii stromu, tj. nutných k vysvětlení dané hypotézy o příbuznosti

Princip (maximální) parsimonie (úspornosti)

- William Occam (14. stol.) („Occamova břitva“)
- obecné kritérium k výběru mezi dvěma alternativními hypotézami
- dáváme přednost hypotéze, která vyžaduje méně doplňujících předpokladů
- pokud pro nějaký jev existuje vícero vysvětlení, je lépe upřednostňovat to nejméně komplikované
- pokud nějaká část teorie není pro dosažení výsledků nezbytná, do teorie nepatří



Wägele 2005

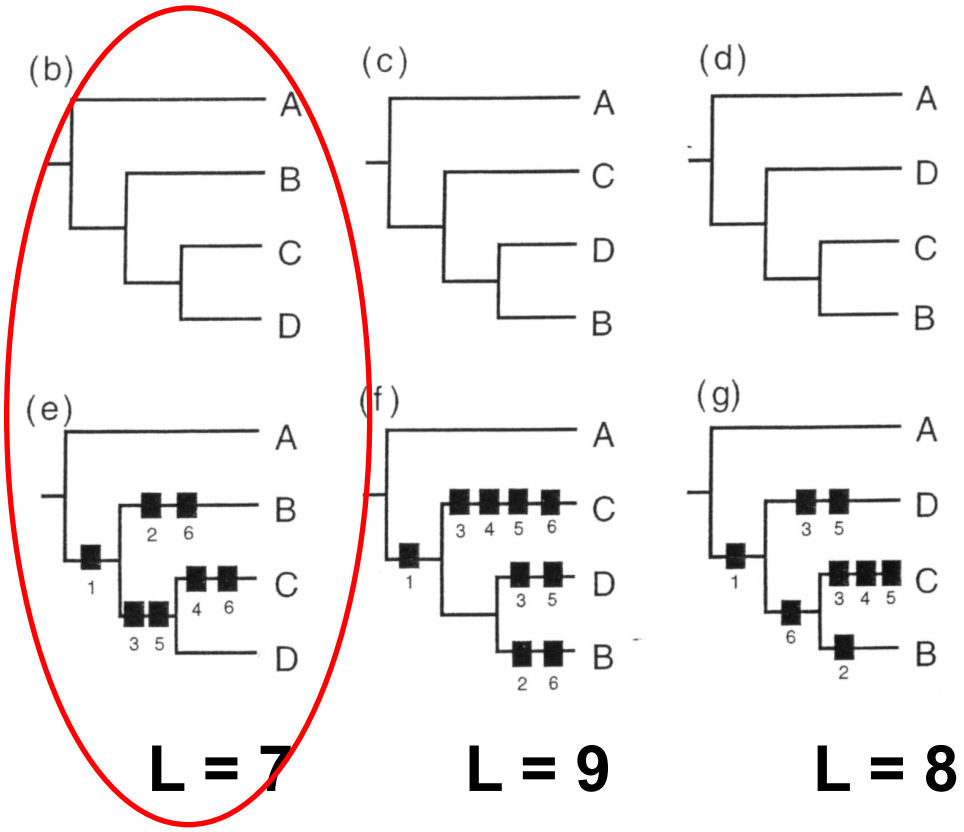
Parsimonie v kladistice: hledáme strom, na kterém rozložení znaků předpokládá minimum evolučních změn *(minimum evolution),* tj. takový, který má nejmenší délku (= *Hennigův pomocný princip*: nikdy dopředu nepředpokládejme homoplázii)

(a)

CHARACTERS

TAXA	1	2	3	4	5	6
A	□	□	□	□	□	□
B	■	■	□	□	□	■
C	■	□	■	■	■	■
D	■	□	■	□	■	□

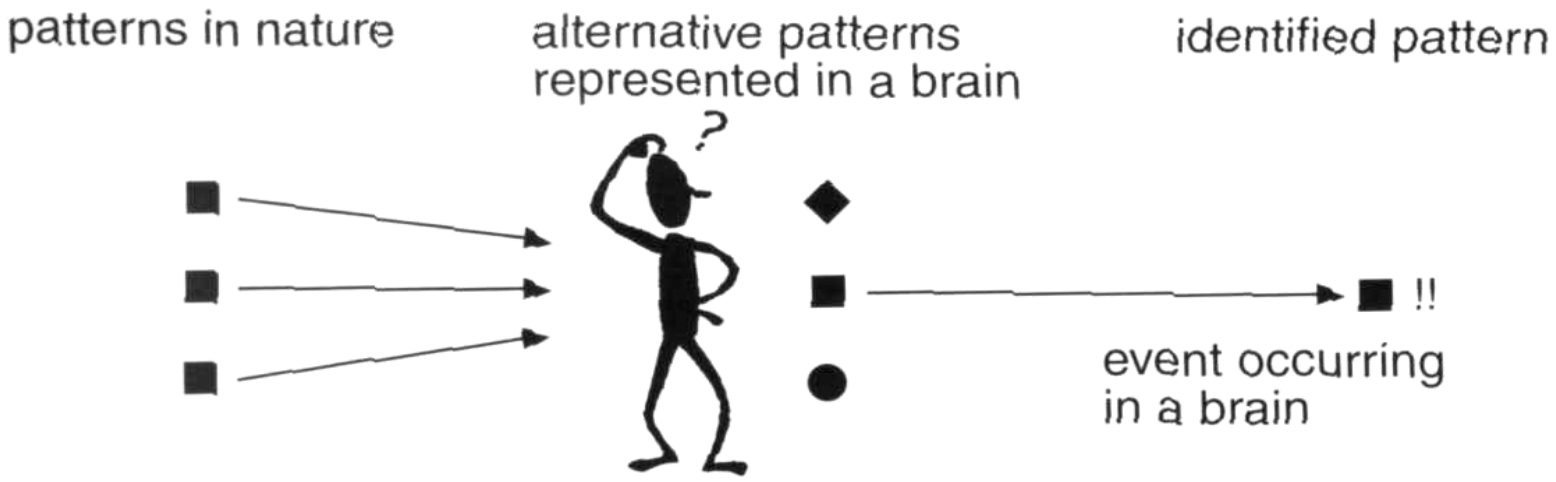
<u>délka stromu</u> *(tree length)* – celkový součet všech změn ve všech znacích (kroků) na dané topologii stromu, tj. nutných k vysvětlení dané hypotézy o příbuznosti



Hypotéza v biologické systematice

Kladistika je založena na hypoteticko-deduktivním přístupu (K. Popper):

1) hypotézy o homologii znaků (test: 1. kritéria homologie; 2. vzájemná slučitelnost znaků)
2) hypotézy o hierarchické příbuznosti taxonů (test: vzájemná slučitelnost znaků)



Wägele 2005