

## Bevezetés a filogenetikába

Pénzes Zsolt, SZTE TTIK Ökológiai Tanszék, [penzes@bio.u-szeged.hu](mailto:penzes@bio.u-szeged.hu)

Bancsó Andrea, Bancsó Sándor és Keszei Balázs Jurisich Miklós Gimnázium és Kollégium

Az áttekintés az MTA Szakmódszertani pályázata (Sz-049/2014) támogatásával készült.

1.0 verzió (2016. január 28.). Honlap (újabb verzió): <http://expbio.bio.u-szeged.hu/evolution/sz049/>

A filogenetika az *evolúciós leszármazási kapcsolatok* vizsgálatával foglalkozik, célja az evolúciós történet feltárása. A biológia szemléletmódjának alapvető eleme, hiszen a biológiai sokszínűséget (a biodiverzitást), az élőlények változatosságát csak a leszármazás ismeretében érthetjük meg. A *változatosság* a szerveződés bármely szintjére vonatkozhat, tipikusan a különböző anatómiai/morfológiai, élettani, viselkedésbeli vagy molekuláris sajátosságokban megmutatkozó egyedek közötti különbségeket értünk alatta. A változatosság folyamatosan formálódik különböző tényezők hatására, generációról generációra, ősök és utódaik sorozatán keresztül. Ezt a változás *evolúciós változásnak*, az ennek következtében eltérő tulajdonságokkal rendelkező ősökre és utódaikra vonatkoztatva evolúciós leszármazásnak nevezzük. ősök és utódaik együttesen egy *leszármazási sort* alkotnak.

Az élőlények leszármazása, illetve tulajdonságaik változása és változatossága egyaránt az *evolúció* folyamatának függvénye. Ezért ugyan evolúciós következtetéseink egyaránt vonatkozhatnak az élőlényekre és tulajdonságaikra, azonban a két problémakör nem választható szét egymástól. Így például ahhoz, hogy egy tulajdonság felépítését és funkcióját teljes mértékben megértsük, annak kialakulását, így a tulajdonsággal rendelkező élőlények leszármazási kapcsolatait is ismernünk kell. A leszármazás múltban lejátszódott események sorozata, amelyekre csak közvetve tudunk következtetni, sokszor csak a modern (ma is élő) élőlények tulajdonságai változatossága alapján. Például a négylábú (Tetrapoda főosztály) végtag szerkezet (tulajdonság) egyszer alakult ki az evolúció során, a ma ismert négylábú fajok közös őseben. Ezért a tulajdonság az azzal rendelkező élőlények leszármazási egységére utal. Az élőlények e tulajdonságra vonatkozó hasonlóságának oka a leszármazási kapcsolat, ezért a tulajdonság egy a hagyományos értelemben vett homológia.

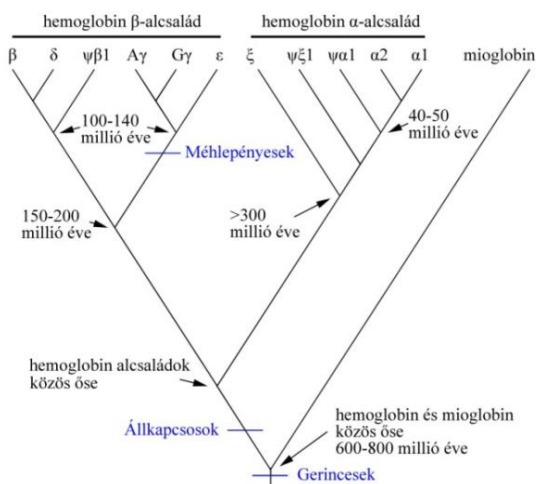
A leszármazási kapcsolatok leírásának legfontosabb eszköze a *filogenetikai fa*. Értelmezése látszólag egyértelmű, például a fajok leszármazását szemléltető fán az ágak fajokra, a fa elágazásai az egymást követő közös őseikre utalnak. Azonban a fának különböző típusai vannak, ezek egyes esetekben további információt is hordozhatnak. Továbbá egy adott történet több különböző módon szemléltethető. A filogenetikai fák helyes értelmezése minimális előismeretet igényel.

Az evolúciós változás generációról generációra történik, egyedek tulajdonságai gyakoriságának változását értjük alatta tipikusan egy populációban, noha a koncepció ennél általánosabb. Egyik célunk annak áttekintése, hogy az élőlények és tulajdonságaik elemi változásától milyen logikai úton juthatunk el a filogenetikai fával szemléltetett nagyobb időléptékű mintázatokig. Másik célunk bemutatni a filogenetikai fák helyes „olvasását” és a filogenetika alapvető terminológiáját.

A legalapvetőbb, középiskolás tankönyvekben szerepelő evolúcióhoz kapcsolódó fogalmak ismeretét ugyan feltételezzük, azonban magát az evolúciós változást a következő fejezetben részletesebben is tárgyaljuk, néhány példán keresztül. Az ezt követő fejezetek célja a filogenetika alapjainak bemutatása. Áttekintésünk néhány melléklettel zárul, amelyek további kiegészítést tartalmaznak néhány fogalomhoz, koncepcióhoz.

## Alapfogalmak - leszármazás, módosulás és divergencia

Tekintsünk át néhány példát az evolúciós leszármazásra. A koncepció bármilyen olyan rendszerre alkalmazható, amire az evolúciós változást értelmezhetjük. Például az egy *gén családot* alkotó gének, így a globin gének is egy ősi génből származnak. A gén család kialakulása génduplikációk, majd az egyes gének fokozatos módosulását eredményező egyéb evolúciós események, például mutáció és természetes szelekció lépések sorozatára vezethető vissza. A gének leszármazási kapcsolatait filogenetikai fával szemléltethetjük (1. ábra).

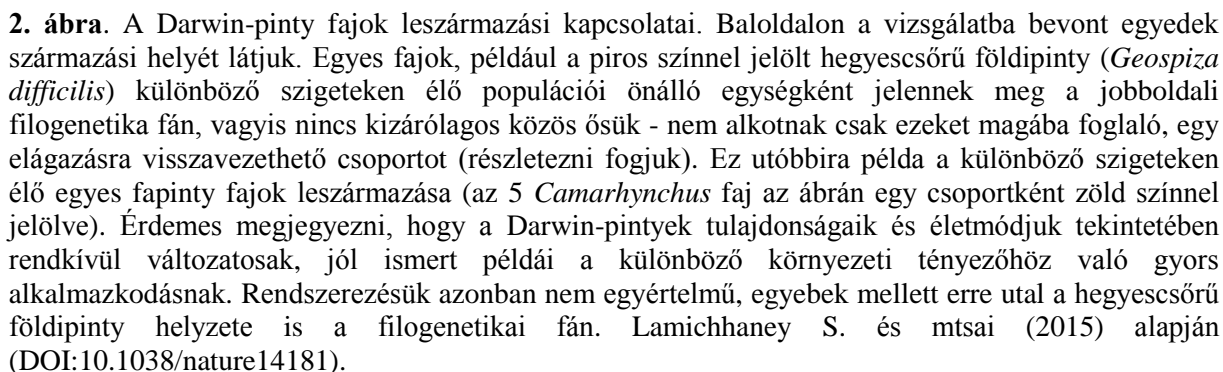


**1. ábra.** Leszármazás egy közös ősből. A filogenetikai fa az ember globin génjeinek feltételezett leszármazási viszonyait ábrázolja. A fa elágazásai a közös őseket szemléltetik, a számok a szétválás becsült idejére utalnak. A család egyes génjei fokozatosan különültek el egymástól a gerincesek evolúciója során egy ősi génből kiindulva. Például a két fő hemoglobin alegység gén az ősi állkapcsosokban válhatott szét, az ősi globin gén megkettőződését követően. Ezért a két hemoglobin alcsalád kizárólag az embert is magába foglaló állkapcsosokat jellemző tulajdonság. A későbbiekben számos további génduplikációs esemény történt, az így megjelent gének egy része az ember genomjában ugyan azonosítható, de már nem funkcionáló pszeudogén. Futuyma D. J. (2013) *Evolution*, Sinauer Associates, Inc. alapján.

Sok példa ismert arra vonatkozóan, hogy egyedek egy szigeten élő *populációját* a kontinens egy populációjából kivált néhány egyed alapította. Így a világ egyik legelzártabb ember lakta területének tartott Tristan da Cunha szigetek népességét 15 nyugat-európai telepesre vezetik vissza, bár a modern populáció (a ma élő lakosság) változatosságát ez az egyszeri kolonizációs esemény nem magyarázza teljes mértékben. A szigetek mai lakosai sok tulajdonságukban különbözhetnek egyrészt az őseiknek tekintett telepesektől, beleértve az öröklődő tulajdonságokat is. De különböznek a modern nyugat-európai populációktól is. Ezek a különbségek részben fokozatosan, generációról generációra halmozódhattak fel a populációkban, különböző evolúciós eseményeknek - mutáció, populációk közötti génáramlás (bevándorlás), természetes szelekció, genetikai sodródás - köszönhetően.

Ebben a példában a leszármazást a szaporodási egységet jelentő populációra értelmeztük. A leszármazás a különböző tulajdonságok *módosulásával* is együtt jár a populációban, amelynek következtében az ősi és utód populációk egyedei között különbségek lesznek. De a modern populációk közötti különbségek kialakulását, a populációk *divergenciáját* is ugyan ezekkel a tényezőkkel magyarázzuk. A kontinensen és a szigetekeken más tulajdonságok jelenhettek meg és terjedhettek el. A tulajdonságok populáción belül tapasztalt módosulása és a populációk divergenciája a generációról generációra bekövetkező evolúciós változás nagyobb időléptékben megjelenő következményei. A nagyobb időlépték több generációt jelent, legyen az néhány tíz, száz vagy százezer. Ez alapján az evolúció folyamata nem más, mint módosulás és divergencia lépések sorozatos ismétlődése. Az élőlények leszármazási kapcsolatainak feltárásához ezekbe a folyamatokba kell betekintést nyernünk.

A gyors módosulás és divergencia egy látványos példája a Darwin-pintyek radiációja (2. ábra). Kizárólag a Galápagos-szigeteken és a Kókusz-szigeten élő 15 fajuk egy feltehetően Dél-Amerikából származó közös ősről vezethető vissza. A különböző fajok egyedei több külső morfológiai tulajdonságukban különböznek egymástól, így például csőrük méretében, alakjában is. De vannak olyan sajátosságaik is, amelyekkel egy faj minden egyede

[illegible]

Egy közös ősből kiindulva a populációk divergenciája során az utód populációkban eltérő tulajdonságok jelenhettek meg (pl. mutációval) és terjedhettek el (pl. természetes szelekcióval). Egyes újonnan elterjedt sajátosságok a szaporodási egység fokozatos megszűnését is eredményezhették, például azért, mert hatással voltak a párválasztásra. Kialakult a *reproduktív izoláció*, ezzel fajképződést történt. A reproduktív izoláció teljessé válását követően megjelent sajátosságok már csak az egyik faj egyedeit jellemzik. Az új tulajdonságok nem terjedhetnek el a másik fajban, hiszen nem szaporodnak egymással. Idővel az új faj egyre több tulajdonságában fog az őstől eltérni, illetve a különböző fajok egyedei is eltérő sajátosságokkal fognak rendelkezni, noha egy közös őstől származnak. Módosulás és

divergencia évmilliókon keresztül történt ismétlődésével magyarázzuk az élővilág változatosságának kialakulását.

A Darwin-pinty fajok közötti különbségek tehát fokozatosan halmozódhattak fel, egyre több tulajdonságot érintve. Emellett persze sok tulajdonság a Darwin-pintyek közös őse óta nem vagy alig változott, vagy éppen közös madár (négy lábú, gerinces, újszájú stb.) általános jellemző. Ez a tulajdonság egyszer jelent meg az evolúció során egy ősi populációban, a megjelenését majd elterjedését követően minden leszármazott egyedben azonosítható, függetlenül attól, hogy közben számos fajképződés is történhetett (pl. négy lábú végtag szerkezet). Ezeknek a tulajdonságoknak a változatossága (hasonlóságok és különbségek), legyenek azok morfológiai vagy molekuláris sajátosságok, az élőlények leszármazási kapcsolataira utalnak és felhasználhatóak az élőlények csoportosítására, *rendszerezésére* is. Ez utóbbi a filogenetika egyik fő alkalmazási területe. A filogenetikai (vagy fejlődéstörténeti) rendszer kizárólag az evolúciós leszármazási kapcsolatokon alapul.

Az élőlények leszármazási kapcsolatainak megismerése, rendszerezésük tehát kiemelt tulajdonságaik alapján történik. Ezeket az egyértelműen azonosítható tulajdonságokat *markereknek* nevezzük. A markerek következtetésünk eszközei, kérdéseink például az azzal rendelkező élőlényekre (leszármazási kapcsolataikra, faji besorolásra), nem a tulajdonságokra vonatkoznak.

A leszármazást *filogenetikai fával* szemléltetjük, amely a fentiek értelmében egyrészt informatív a filogenetikai rendszerre, másrészt a segítségükkel betekintés nyerhetünk az evolúció folyamatába is. Szerepük a modern biológiában a térképek földrajzban betöltött szerepéhez hasonlítható. A fa vonatkozhat egy faj génjeire, mint az ember globin génjei esetén (1. ábra), vagy fajokra, amelyek leszármazási kapcsolatait például génjeik, mint a fajokat jellemző markerek segítségével becsüljük (a 2. ábra esetén is így történt). Néhány, a filogenetikai fakkal kapcsolatos elnevezést az 1. kiegészítésben tárgyalunk, de a legfontosabb típusokat részletezni fogjuk.

A filogenetikai fák „megszerkesztésére”, a valódi leszármazási kapcsolatok becslésére különböző módszerek állnak rendelkezésre. Az eljárást *filogenetikai rekonstrukciónak* nevezzük, részletes tárgyalása azonban céljainkon túlmutat. Az egyszerűség kedvéért a továbbiakban elsősorban fajokkal foglalkozunk, noha a koncepció ennél általánosabb. A történeti rekonstrukció célja ez esetben a fajok szétválási sorrendjének megismerése, amely magába foglalhatja a fajképződésre vezető módosulás és divergencia események sorozatának feltárását is.

## Időlépték

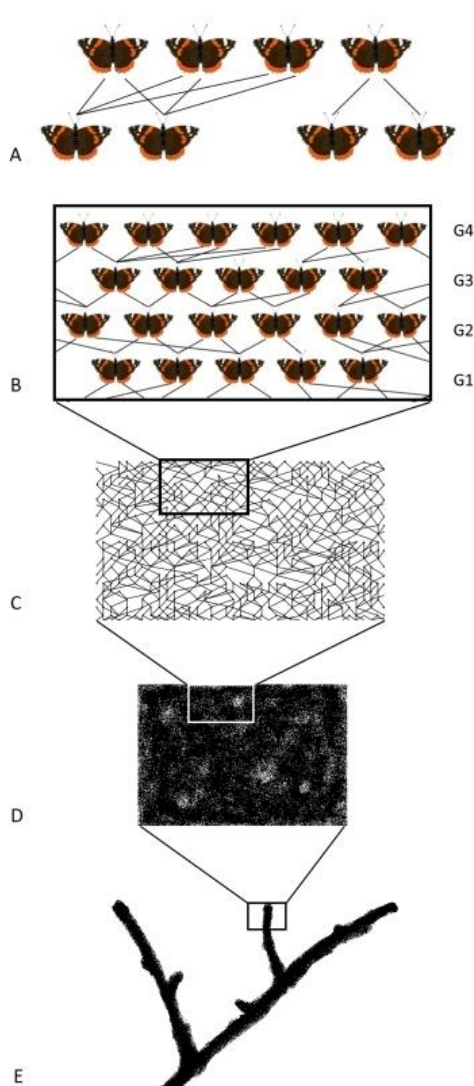
A fajok leszármazási kapcsolatait ábrázoló filogenetikai fa levezetéséhez induljunk ki egy elvi példából (3. ábra). Egy lepke faj egy adott területen élő populációjának az egyedei egy szaporodási egységet alkotnak. A 3A. ábra a szülő és utód populáció néhány egyedének a családfáját (pedigree), vagyis az egyedek leszármazási kapcsolatait mutatja két, a 3C. ábra több generáción keresztül. A szülő párok utódszáma változó, tehát hozzájárulásuk egyedszám tekintetében a következő generációhoz eltér. Így ha a szülők öröklődő tulajdonságaiban különbségek vannak, a tulajdonságok gyakorisága generációról generációra változhat a populációban - ha változik, akkor evolúciós változás történik.

A 3D. ábra már több ezer egyed leszármazási kapcsolatait szemlélteti több száz generáción keresztül egy földrajzi régióban. A régió belül a fajnak több többé-kevésbé izolált populációja is lehet, amelyek között esetenként egyedek vándorolhatnak és egy a másik populációból származó egyeddel szaporodhatnak - vagyis génáramlás történik a populációk



között. A 3D. ábra kisebb vonal sűrűségű foltjai ideiglenes, néhány generációt érintő izolációra utalnak.

Ha a populációk fizikai izolációja teljes mértékűvé válik, vagyis nem vándorolhatnak egyedek közöttük, az egyik populációban bekövetkező evolúciós változás már nem terjedhet el a másokban. A szaporodási lehetőség megszűnésével kialakulhat a reprodukzív izoláció is, ez esetben fajképződés történik. Az időléptéket növelve ez egyre nagyobb valószínűséggel



következik be. Például földtörténeti események következtében a faj korábbi többé-kevésbé összefüggő elterjedési területe kisebb, nem átjárható egységekre szakadhatott (vikariancia) előmozdítva két új faj kialakulását egy ősi fajból. A 3E. ábrán az ágak szétválása például akár ilyen folyamatra is utalhat, ekkor a fa egy ága egy fajnak felel meg. De ez csak egyike azoknak a lehetséges forgatókönyveknek, amelyek fajképződéshez vezethetnek. Például a térbeli fizikai izoláció nem előfeltétele a szaporodási egység megszűnésének.

**3. ábra.** A leszármazási kapcsolatok különböző időléptékekben. Az ábra egy sora a lepke egyedek egy populációját szemlélteti, az egyedeket összekötő vonalak a szülő-utód kapcsolatra utalnak. Az A ábrán két generációt látunk, alul a szülő generáció két szülő párral, melyeknek 3 illetve 1 utódja van. A B ábra több generációt ábrázol (G1-G4), felül a legutolsó (modern populáció). A C ábrától az E-ig az ábrázolt generációk száma fokozatosan nő, vagyis a szemléltetett időlépték egyre nagyobb. A C ábrán még azonosítható a populáció egyedeinek leszármazási kapcsolata, azonban a gyakorlatnak megfelelően az egyedeket nem ábrázoljuk. A B ábra ennek egy kinagyított része. A D ábra a fajon belüli leszármazást szemlélteti számos generáción keresztül, a C ábra ennek egy kis kinagyított részlete. Az E ábra fajok leszármazását szemlélteti, ahol a fa egy ága egy fajnak felel meg. A D ábra egy ág egy kis kinagyított részlete. Részletes magyarázat a szövegben. Baum D (2008) Nature Education 1(1):190 alapján.

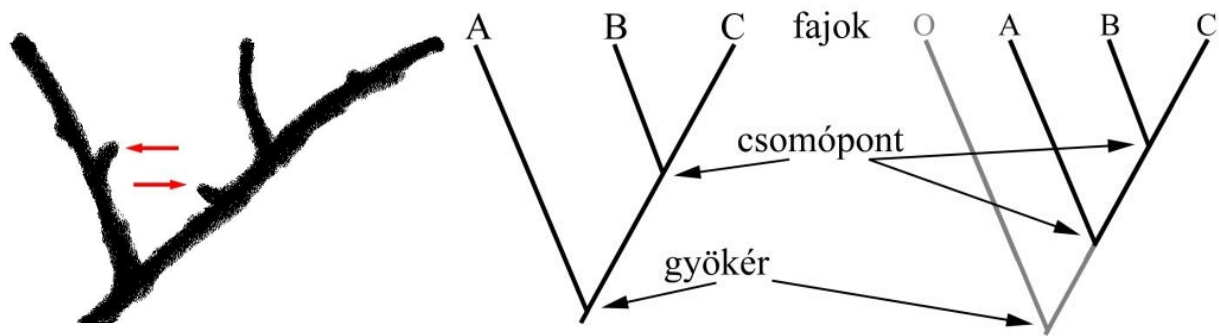
A példa segítségével a populáció egyedei közötti szaporodástól az időlépték fokozatos növelésével eljutottunk a populációk leszármazási sorain keresztül a fajok szétválásáig. Célszerű egy kicsit pontosabban áttekinteni mit is értünk a változás *időléptékén*. A generáció az evolúciós változás időbeli egysége, az időlépték alapegysége. Az eltelt időt is generációk számában mérjük, függetlenül attól, hogy egy tipikus generáció 1 hét vagy mondjuk 70 év. Az időskála tehát relatív. A változás időbeli folytonosságát egy leszármazási sorban az egyedek szaporodása vezetjük vissza, függetlenül attól, hogy a leszármazási sort populációnak vagy fajnak, akár fajok adott csoportjának nevezzük.

A filogenetikai fa egy ága egy leszármazási sort ábrázol, így a fa elágazási a leszármazási sorok szétválását jelentik (3E. ábra). Fajok filogenetikájára alkalmazva (lásd 2. ábra) az elágazás két utód faj kialakulását jelenti egy ősi fajból, ez a két utód faj közös őse. Az elágazás ekkor fajképződési eseményre utal.

Nagyobb időléptékben, például sok ezernyi generációt tekintve, a populációk generáció szintű változásának részleteit figyelmen kívül hagyjuk. Például ezer generáció ezer évet jelent egy lepke faj esetén, amely évente egy alkalommal szaporodik. A populációk múltbeli változatossága amúgy sem ismert a gyakorlatban, hiszen nincsenek rá közvetlen adatok. Ilyen módon ugyan a történet leírása egyszerűbbé válik, egyúttal viszont a filogenetikai következtetés további feltételek teljesüléséhez is kötött. Ezeket részben érinteni fogjuk.

## Filogenetikai fa

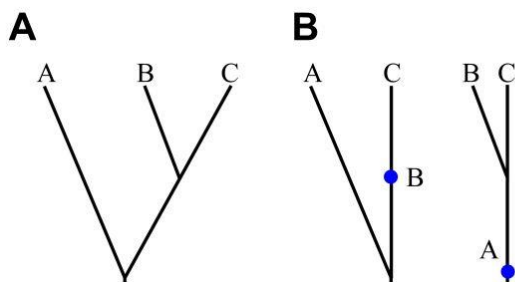
A filogenetikai fa a fajok evolúciós leszármazási kapcsolatait szemléltető diagram. Egy a fajokat ábrázoló filogenetikai fa (4. ábra) elemei a levelek, amelyek esetünkben fajok (A, B és C az ábrán), a közös őseket szemléltető belső csomópontok és az azokat összekötő ágak. A legalsó csomópont az összes ábrázolt faj közös őse, az összes fajt végeredményben ebből származtatjuk. Kitüntetett szerepe miatt külön névvel illetjük, ez a filogenetikai fa gyökere. Rögzítését követően beszélhetünk a változás irányáról, leszármazási sorrendről a filogenetikai fán. Kizárólag ilyen gyökeres fákkal foglalkozunk. A fa minden egyes belső csomópontjából két új ág ered, vagyis egy ősi leszármazási sorból két új származik. A filogenetikai fa csak akkor alkalmazható a történet ábrázolására, ha ez a feltétel teljesül (lásd a 2. kiegészítést). Egy további faj bevonásával egy újabb csomópontot rögzítünk a fán (O faj a 4. ábrán). Mivel nem tartozik az A-C csoportba, az új csomópont egyben az újonnan kapott fa gyökere. A korábbi gyökeret az A, B és C fajok legutolsó közös őseinek nevezzük.



**4. ábra.** A filogenetikai fa terminológiája. A fák leszármazási sorok, esetünkben fajok kapcsolatát szemléltetik (lásd 3E. ábra). A függőleges tengely az időbeli változásra utal, felül a jelenbeli állapot. A baloldali ábrán 3 recens leszármazási sort látunk, míg a piros nyilak kihalt leszármazási sorokat jelölnek. A 3 faj (A, B és C) leszármazásának egyik szokásos ábrázolási módját mutatja a középső ábra. A filogenetikai fa (belső) csomópontokból, levelekből (terminális, külső csomópont) és az ezeket összekötő ágakból (élekből) áll. Az ágak hossza esetünkben tetszőleges lehet, csak az elágazásokra utal. A filogenetikai fát gyökeres fának nevezzük, ha a gyökérként szolgáló csomópontot rögzítettük a fán. Ez a jelenre vonatkoztatott legutolsó közös őse, ebben az ábrázolási módban ezt látjuk legalul. Az ábrázolt történet alapján az A faj vált el legkorábban a közös őstől, B és C szétválása csak később következett be. A filogenetikai fa kizárólag ennyi információt hordoz (például nem tudjuk mennyivel később vált szét B és C és milyen mértékű a divergencia). A jobboldali ábrán egy további fajt is bevontunk az elemzésbe (O faj), ezáltal egy új csomóponttal bővült a filogenetikai fa. Mivel O-t úgy választottuk, hogy ez a kérdéses fajok csoportján (A-C fajok) kívül legyen (külcsoportnak nevezzük), az új csomópont, ahol O a fához csatlakozik, az új filogenetikai fa gyökere is egyben. Ez is őse az A-C csoportnak, azonban egy korábbi, és az A-C csoportra nézve nem kizárólagos közös őse, hiszen őse O-nak is. Ahogy korábban is említésre került, a fa levelei nem csak fajok, hanem például gének is lehetnek (génfának nevezzük, 1. ábra). De alkalmazni fogjuk ezt az ábrázolási módot rövidesen fajok csoportjaira, faj feletti rendszertani egységekre is.

A 4. ábrán A, B és C modern fajokat jelöl a tipikus gyakorlatnak megfelelően, általában erre használjuk. Ezek a fajok közös őseikkel sem azonosak - a csomópontok nem azonosak A-val, B-vel, vagy C-vel. De hogyan tudjuk ábrázolni a már kihalt leszármazási sorokat, fajokat,

amelyekről például fossziliák alapján vannak információink? Például a 4. ábrán több ilyen leszármazási sort is láthatunk (piros nyilak), utódok hiányában a leszármazási sor folytonossága valamikor korábban megszakadt. Ezeket a többi filogenetikai fán egyszerűen figyelmen kívül hagytuk. Ábrázolásuk a modern fajokhoz hasonlóan történhet, egy újabb névvel ellátott leszármazási sorként adhatjuk meg. Előfordulhat az is, hogy az ő, amelyből új faj képződött, a mai napig fennmaradt. Például egy új faj (legyen például C) kialakulhat egy újonnan kolonizált szigeten úgy is, hogy közben a kontinensen élő ő alapvetően változatlan (B faj). Ennek az információnak a szemléltetésére azonban nincs mód. Vagyis a filogenetikai fa több különböző valódi történetet is ábrázolhat (5. ábra). Vannak ugyan olyan filogenetikai fa típusok, amelyek további információt is hordozhatnak (tárgyalni fogjuk), azonban minden faj szükségszerűen a fának egy levele. Ez egy újabb feltétele a fa alapú történeti rekonstrukciónak. De természetesen a fa utólag további információk alapján kiegészíthető.

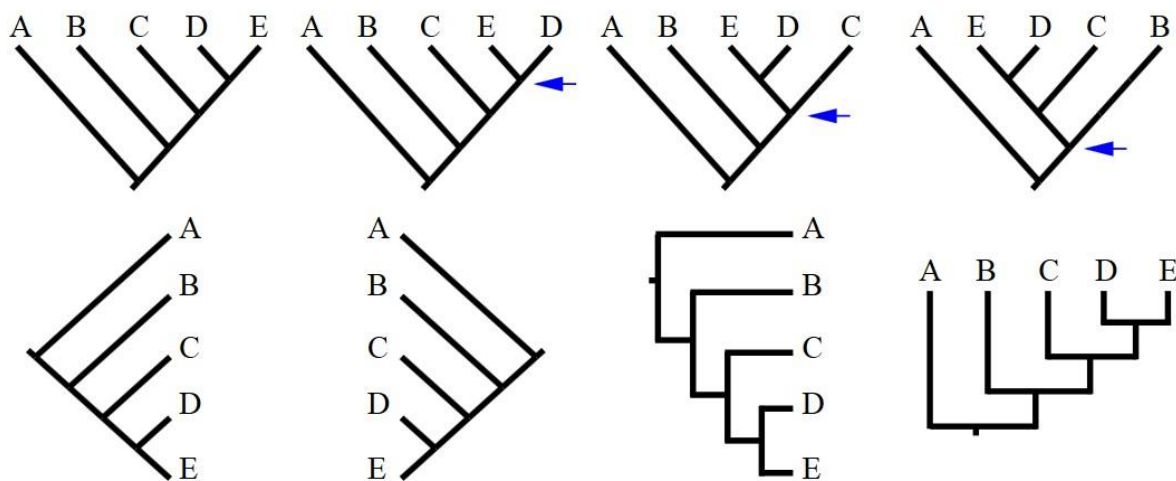


**5. ábra.** A filogenetikai fa és a valódi történet. A, B és C modern fajok, a kék körök fajképződésre utalnak. Az A ábra több különböző történetet is jelenthet. A B ábra a valódi eseményeket szemlélteti (balról jobbra): B faj C őse (B változatlan); B és C közös őse A-ból származik; C őse B és B őse A. Ez utóbbi szélsőséges esetben az A ábra egy lineáris leszármazási sornak felel meg.

## Rokonság és ábrázolása

Köznap i értelemben véve a rokonság leszármazási kapcsolatot jelent. A populáció egyedei közötti rokonság mértékét az alapján ítéljük meg, hogy hány generációval korábban éltek a közös szülők. Ez egy családfán egyértelműen szemléltethető és akár konkrét mérőszámmal is kifejezhető. A testvérek, ahol mindkét szülő azonos, közelebbi rokonai egymásnak, mint az unkatestvérek, ahol a szülők testvérek, így a nagyszülők azonosak. Testvérek esetén egy, unkatestvérek esetén két generációval korábbi a közös ő. Ezt a logikát használjuk a filogenetikában is, függetlenül a leszármazási kapcsolatok időléptékétől.

Az eddig tárgyalt gyökeres filogenetikai fák (például 4. ábra) kizárólag a fajok közös őseinek, így szétválásuknak az időbeli sorrendjét ábrázolják. Csak a sorrendet tükrözik, a fajok elkülönülésének idejére nem hordoznak információt, így e tekintetben az sem releváns, hogy recens vagy már kihalt leszármazási sorokat vizsgálunk. A családfákra alkalmazott logikát követve a közelebbi rokonság a szétválási sorrendben későbbi (a gyökértől távolabbi) utolsó közös őst jelenti. A gyökérből kiindulva a csomópontokon keresztül haladva bármely fajhoz eljuthatunk, hiszen a gyökér minden ábrázolt faj közös őse definíció szerint. Ezért bármely fajtár vagy faj csoport közös őseinek helyzete a gyökérhez képest egyértelműen meghatározható, így a rokonság mértéke is egyértelműen kifejezhető. Például a 4. ábrán B és C közös őse későbbi, mint A és B vagy A és C közös őse. Ezért B és C közelebbi rokonai egymásnak, mint B A-nak vagy C A-nak (közös őse B és C közös őse is). Az A fajnak viszont B és C egyformán közeli rokona. Egy tipikus hiba, hogy a fajok ábrázolt sorrendje alapján A legközelebbi rokonának B-t gondolnánk. Azonban B és C feltüntetetésének sorrendje felcserélhető az ábrán, a sorrend tetszőleges. A filogenetikai fa elforgatható csomópontjai körül, ez a fa által hordozott információt nem változtatja meg (6. ábra).



**6. ábra.** A leszármazási kapcsolatok ábrázolásának módjai. Az összes filogenetikai fa azonos történetet szemléltet, így teljes mértékben ekvivalensek egymással. A gyökértől elindulva előbb az A, majd a B, ezután a C fajjal képviselt leszármazási sor válik le. Legkésőbb a D és E fajok különültek el egymástól. A kék nyilak azokat a csomópontokat jelölik, amelyek körül a fa egy részét elforgattuk. Tetszés szerint forgathatjuk, de nem helyezhetjük át a fa egyes részeit (nem „vágthatjuk el” a fát), mert ezzel már a leszármazási sorrenden is változtatnánk. Az alsó sorban néhány további, gyakran használt ábrázolási módot látunk (lásd a 2. ábrát).

A 6. ábrán C, D és E fajok egyformán közeli rokonai B-nek, hiszen mindhárommal azonos az utolsó közös őse. Viszont B közelebbi rokona E-nek, mint A-nak, hiszen B és A utolsó közös őse egyben őse B és E közös ősenek is. Ez utóbbiak közös őse a gyökértől távolabb van, ha a leszármazás sorrendjét nézzük. Ez a logika ugyan egyértelmű, azonban néha első ránézésre furcsának tűnő konklúziót eredményezhet. Például a bojtosúszós hal és a tüdős halak közelebbi rokonai a négylábúaknak, így az embernek, mint a jól ismert sugarasúszójú halaknak, például a sebes pisztrángnak. Furcsának találjuk, mert a feltűnő hasonlóságokból, például a külső morfológiából, életmódból indulunk ki. Azonban a tulajdonságok hasonlósága nem biztos, hogy a fajok rokonságára utal. Esetünkben a hasonlóság oka az lehet, hogy mindhárom faj sok ősi csontoshal (Osteichthyes) jellemzővel (ősi homológ tulajdonsággal) rendelkezik.

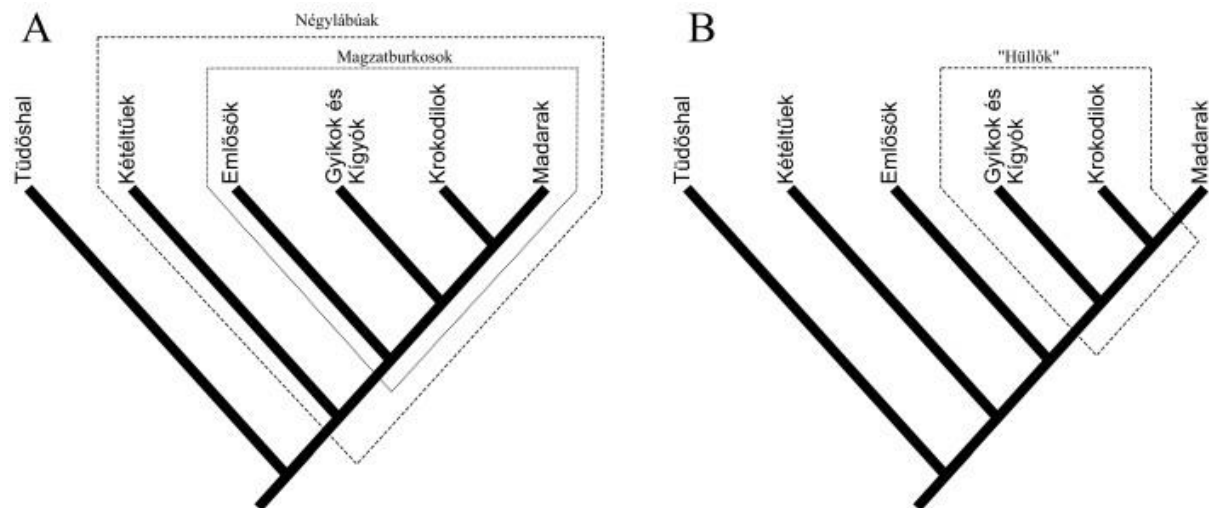
## Monofiletikus csoport (klád)

Egy ősi és az összes belőle származtatott leszármazási sort együtt *kládnak*, vagy *monofiletikus csoportnak* nevezzük. A filogenetikai fának egy egysége, amelyet akkor kapunk, ha a fát egy ágánál „elvágjuk”. Ekkor a klád a korábbi gyökeret nem tartalmazó filogenetikai fa. A 4. ábrán B és C monofiletikus csoportot alkot, míg A és B, illetve A és C nem monofiletikus. Mivel a csoport minden tagjának utolsó közös őst is magába foglalja, a csoport bármely fajpárjának rokonsági foka (csoporton belül) nagyobb, mint a rokonságuk a csoporton kívüli bármely fajjal. A legközelebbi csoporton kívüli rokont *testvércsoportnak* nevezzük. A klád a filogenetikai rendszer alapvető egysége, ebben a vonatkozásban később tárgyaljuk.

A 7. ábra a gerincesek néhány csoportjának a leszármazási kapcsolatait szemlélteti. Ez a filogenetikai fa már nem fajok, hanem több fajt magába foglaló csoportok (rendsztani egységek) leszármazási kapcsolatait ábrázolja. A csomópontok a feltételezett közös őseiktől (egy ősi leszármazási sortól) történő szétválásukat szemléltetik. A négylábúak például egy monofiletikus csoportot alkotnak a gerinceseken belül, vagy a magzatburkosok a négylábúakon és így a gerinceseken belül (7A. ábra). A filogenetikai fán a magzatburkosok testvércsoportja a kétélűek, illetve a madarak testvércsoportja a krokodilok. Az eddigiekhez hasonlóan ez a filogenetikai fa sem hordoz semmiféle információt a közös ősekről, kizárólag a feltüntetett csoportok leszármazási sorrendjére utal. Például fosszíliák alapján a madarak



legközelebbi rokonai mára kihalt dinoszaurusz leszármazási sorok, de ezeket nem ábrázoltuk. Mind a madarak mind a krokodilok ma élő képviselői jelentősen módosultak szétválásuk óta.

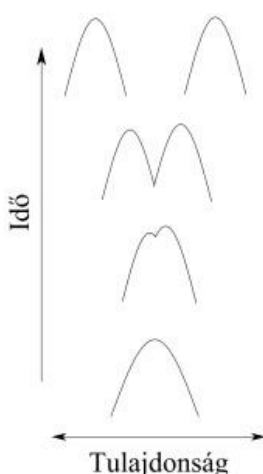


**7. ábra.** A gerincesek néhány fő csoportjának leszármazási kapcsolatai. A négy lábúak és a magzatburkosok monofiletikus csoportot (kládot) alkotnak (A), míg a „hüllők” parafiletikusak (B). Bármely csoport legközelebbi rokona a testvércsoportja, így a madarak testvércsoportja a krokodilok az ábra alapján, vagy a magzatburkosok testvércsoportja a kétlábúak. A nem monofiletikus csoportok nevét idézőjelbe tesszük. A csomópontok az egyes csoportok egy ősi leszármazási sorból való szétválását jelentik, a fajok elkülönüléséhez hasonlóan.

Ha a filogenetikai fát egynél több helyen kell „elvágnunk” ahhoz, hogy egy adott csoportot kiemeljünk, az így kapott csoport nem lesz monofiletikus. *Parafiletikusnak* nevezzük, ha az így kapott csoport a megfelelő klád nem minden leszármazott tagját tartalmazza. A hagyományos „hüllők” elnevezés például egy parafiletikus csoportot azonosít, hiszen a leszármazási kapcsolatokat figyelembe véve a madarakkal együtt lennének monofiletikusak (7B. ábra). A krokodilok és a madarak együtt monofiletikusak. Azt a csoportot, amely nem tartalmazza a csoport utolsó közös őst *polifiletikusnak* nevezzük. Például a melegvérűek csoportja, amely a madarakat és az emlősöket foglalja magába, polifiletikus, hiszen utolsó közös ősük hidegvérű volt, ezért nem része a csoportnak.

## Additív filogenetikai fa

A leszármazási sorok divergenciája a különböző evolúciós tényezők együttes hatásával értelmezhető. Tulajdonságok megjelenése és elterjedése egy populációban, populációk divergenciája a fajképződésre is magyarázat ad, ha az evolúciós változás reprodukció izolációra vezet. Ezt a fajok filogenetikai fáján egy csomópontban történő elágazással szemléltettük. De a leszármazási sorok szétválása mellett a fa ennél több információt is



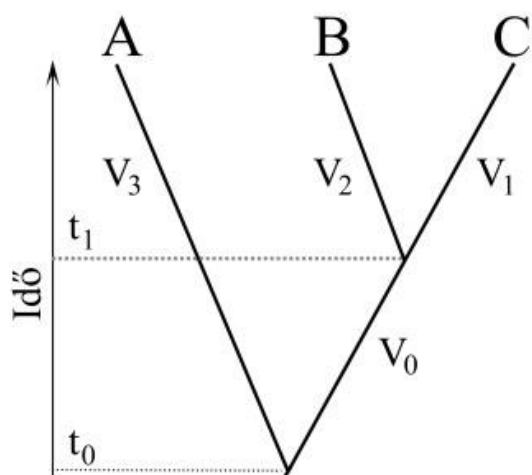
hordozhat, így ábrázolható a bekövetkezett változás mértéke is. Fajok elkülönülésével a különbség fokozatosan nőhet közöttük számos tulajdonságra (8. ábra), ezért a változás mértéke akár a közös ősöktől történő elkülönülés idejére is utalhat. Szűkebb értelemben ezeket tekintjük filogenetikai (evolúciós) fáknak, hiszen ezek már magára az evolúciós változásra is informatívak.

**8. ábra.** Tulajdonságok fokozatos divergenciája, például a reprodukció megjelenését követően. A kezdetben a tulajdonságok eloszlása azonos volt, azonban a két fajban eltérő extrém sajátosságok bizonyultak előnyösnek. Elegendő idő elteltével a két faj tulajdonság eloszlása között már nincs átfedés.

A *változás mértékének* kifejezéséhez térjünk vissza az elemi evolúciós változás fogalmához. A 8. ábra a csörméret szétválását szemléltetheti két Darwin-pinty faj elkülönülése során. A leszármazási sorokat számos különböző tulajdonság együttesével jellemezzük. A változás mértékének a mérőszáma legegyszerűbb esetben a leszármazás sorban olyan újonnan megjelent olyan tulajdonságok száma, amelyek el is terjedhettek, vagyis a korábbi tulajdonságot felváltották (helyettesítésnek vagy szubsztitúciónak nevezzük). Minél régebben vált el egymástól két leszármazási sor, annál több eltérés halmozódhat fel közöttük. A *divergencia mértéke* a két leszármazási sorban bekövetkezett változások összessége (összege) közös őstől való elkülönülésük óta. A szétválás óta eltelt idő a *divergencia idő*.

Egyes tulajdonságokra a változás lehet lassú, másokra gyors. Különösen a morfológiai jellemzőkre jelentősek lehetnek a különbségek (mozaik evolúciónak nevezzük). A négylábú végtag szerkezet minden négylábúban felismerhető (390 millió éves fossziliában már azonosítható). A Darwin-pintyek csörmérete gyorsan változik, a fajok között jelentősek a különbségek (ősük kicsit több mint 2 millió éve kolonizálhatta a Galápagos-szigeteket). Az időegységre vonatkoztatott változás mértéke az *evolúció sebességét*. A változás mértékének kifejezésétől függően az evolúció sebessége vonatkozhat tulajdonságokra vagy leszármazási sorokra egyaránt. Az evolúció sebessége, a változás és divergencia mértéke és a divergencia idő kapcsolatára lásd a 3. kiegészítést.

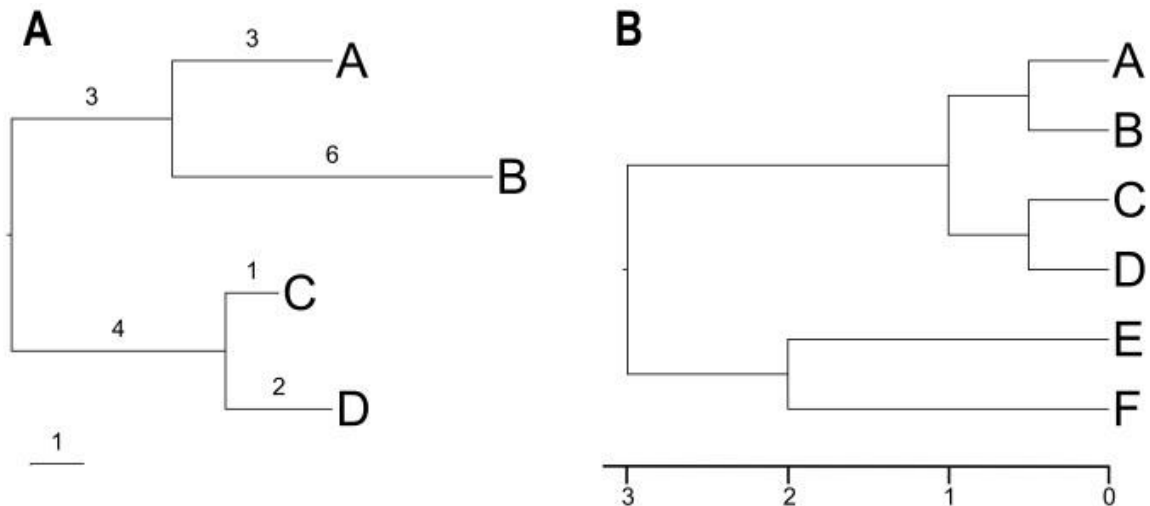
A változás mértékét egy leszármazási sorban az ágak hosszával szemléltethetjük a filogenetikai fán, amit egy távolság értéként kezelhetünk. A közös őstől mért távolság például a tulajdonságok közös őstől bekövetkezett változásának a száma (pontosabban ebből származtatható). Az ágak hossza a 4. ábra filogenetikai fáján is eltér, azonban ez ott tetszőleges, a fa csak a rokonság szemléltetését szolgálja (csak topológia). Az ágak hossza ekkor nem informatív a változás mértékére. Ezeket a fákat kladogramoknak nevezzük. Egy kladogram így sok különböző evolúciós történetnek feleltethető meg, az evolúciós változás mértékét is figyelembe véve. Amennyiben az ághosszak is informatívak, a filogenetikai fát additív fának vagy filogramnak nevezzük (9. ábra). Az additivitás az ágak hosszára vonatkozik, a divergencia mértéke például a közös őstől becsült változás mértékének összege. Mivel a különböző típusú filogenetikai fák által szemléltetett információ eltérő lehet, fontos mindig megadni, hogy milyen típusú filogenetikai fáról van szó.



**9. ábra.** Topológia és ághossz. A topológia pusztán a csomópontok elrendezését jelenti, az ágak hossza ekkor nem informatív a változás mértékére. Egy 3 fajt szemléltető filogenetikai fának négy ága van ( $v_0$ – $v_4$ ), egy additív fán ezek hossza a változás mértékével arányos. Azért nevezzük additív fának, mert az ághosszak additívak, vagyis a változás mértéke a fa gyökerétől a B fajig  $v_0 + v_2$ . Ez alapján két faj, például B és C divergenciájának mértéke is megadható, esetünkben  $v_1 + v_2$ .  $t_0$  a gyökértől számolt divergencia idő,  $t_1$  B és C divergencia ideje.

A 10. ábra két additív fát szemléltet egy másik ábrázolási módban. A fán a függőleges vonalak hossza tetszőleges lehet, ez az ághosszba nem számít bele. A 10A. ábrán az ágak hossza is megadásra került, de általában csak az ághosszak egységét szokták feltüntetni, ahogy a bal alsó sarokban láthatjuk. Az ábrán az A faj B fajjal közös őstől 3, fa gyökerétől 6 egységnyi távolságra van. A B faj A fajjal közös őstől való távolsága 6 egység. Vagyis B

gyorsabban evolválódott, hiszen ugyan annyi idő alatt több változás következett be, mint A esetén, erre utal a hosszú ág (feltételezve hogy A és B modern fajok). Ez a logika kizárólag az egy közös ősből eredő terminális ágakra vagy a gyökértől számolt távolságokra alkalmazható, hiszen itt tudjuk, hogy bármely irányba azonos a divergencia idő. Tipikus hiba a fa értelmezése során, hogy például a logikát korábbi leszármazási sorokra, vagyis két belső csomópontot összekötő ágak összehasonlítására is alkalmazzuk. A és B közös őse és a gyökér közötti ág rövidebb (3 egység), mint a C és D közös őse és a gyökér közötti ág (4 egység). Ez azt jelenti, hogy az utóbbi esetben több változás következett be, de nem tudjuk milyen gyorsan, mennyi idő alatt. A gyökértől való nagyobb távolság nem jelent későbbi divergenciát az additív fán. Lehet, hogy természetes szelekció hatására gyorsabb az evolúció, rövidebb idő alatt több új változat terjedt el. Erre vonatkozóan az additív fa nem hordoz semmiféle információt.



**10. ábra.** Additív fák. Az A ábra egy tipikus additív fát szemléltet az ágak hosszának megadásával. Alul a távolság egységet látjuk. A B ábra egy ultrametrikus fát szemléltet, alul az időlépték. Részletes magyarázat a szövegben.

A 10B. ábra egy kivételes eset, amikor a változás mértéke a divergencia idővel arányos, vagyis az evolúció sebessége állandó, minden leszármazási sorban azonos (3. kiegészítés). Az ábrán ezért akár egy időskálát is feltüntethetünk, amelyről a fajok szétválási ideje leolvasható. Példánkban E és F elkülönülése hozzávetőleg 2 időegységre tehető (mondjuk millió évben kifejezve, lásd 4. kiegészítés). Ezeken a fákon bármely közös őstől a fajok távolsága azonos, hiszen a divergencia idők azonosak, feltéve hogy recens fajok leszármazását vizsgáljuk. Az ilyen speciális additív fákat *ultrametrikus filogenetikai fák*nak nevezzük. Ultrametrikus filogenetikai fakkal ritkán találkozunk, hiszen az evolúció sebessége általában nem tekinthetjük állandónak.

Az új tulajdonságok felhalmozódásának sebességében akár jelentős különbségek is lehetnek, amit például a 10A. ábra A és B faja szemléltetett. Például a négylábúak esetén (7. ábra) a hagyományos „hüllők” csoportban sok ősi tulajdonság maradhatott fenn (lassú evolúció), míg a madarak esetén néhány kulcsfontosságú evolúciós változást követően (röpképesség, melegvérűség) az evolúció felgyorsult, sokkal több új módosulás lehetett előnyös, ami aztán természetes szelekcióval gyorsan elterjedhetett. Első ránézésre jelentős külső morfológiai különbségeket látunk a madarak és krokodilok között (pl. tollazat vs. pikkelyek, röpképesség), összevetve mondjuk a krokodilok és gyíkok közötti különbségekkel. Ez a példa (sok egyéb mellett) arra utal, hogy a fenotípusos hasonlóság nem utal automatikusan a leszármazási kapcsolatokra, rokonságra. Az evolúció sebességében tapasztalható különbségek mellett ennek egyéb okai is lehetnek. Például a melegvérűség olyan tulajdonság, ami egymástól függetlenül jelent meg és terjedt el a madarakban és az emlősökben (konvergens evolúció). A

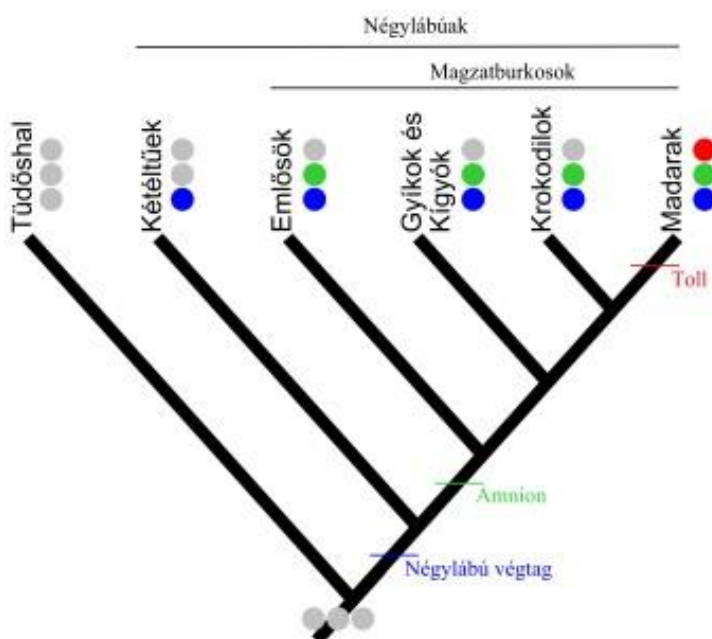
tulajdonságra vonatkozóan hasonlóak, de a hasonlóság nem utal leszármazási egységekre (lásd rendszerezés).

A filogenetikai fáknek további típusai is vannak. Például az ágak hossza a divergencia időt is szemléltetheti (ezeket kronogramoknak nevezzük), ezt különösen akkor használják, ha a kihalt leszármazási sorokat is ábrázolják, ezt hangsúlyozzák. A filogenetikai fákön további információkat is fel szoktak tüntetni, például azt, hogy az adatok milyen mértékben támogatják az egyes kládok létezését.

## Leszármazás és rendszerezés

Leszármazási kapcsolataik alapján a fajokat csoportokba sorolhatjuk. Egy természetes egység lehet egy klád, ahol a csoport tagjai egy kizárólagos közös őssel rendelkeznek. Néhány ilyen csoportot el is neveztünk, erre egy példa a magzatburkosok kládja a négy lábúakon belül (7. ábra). A leszármazási kapcsolatok alapján felépíthető egy hierarchikus rendszer: a négy lábúakon belül elkülöníthető a magzatburkosok, ezen belül az emlősök kládja (7. ábra). Az élőlényeknek ezt, kizárólag az evolúción alapuló rendszerét *filogenetikai (fejlődéstörténeti) rendszernek* nevezzük. A rendszer csak monofiletikus egységeket fogad el, ezek némelyikét önálló névvel is illetjük, egy rendszertani egységnek tekintve (például gerincesek altörzse, emlősök osztálya). Azonban ez utóbbi taxonómiai felosztás már az evolúciós leszármazástól független kérdés.

Mivel kizárólag a leszármazási kapcsolatokkal érveltünk, a felosztás nem függ a fajra, csoportokra jellemzőnek tekintett tulajdonságoktól, a hasonlóságtól. Másrészt viszont így gyakorlati célokra nem használható, hiszen a fajok szétválása múltban bekövetkezett esemény, amely közvetlenül nem vizsgálható. Ezért olyan speciális tulajdonságokat keresünk, amelyekről feltételezhetjük, hogy a leszármazási kapcsolatokat tükrözik. Mivel csak a monofiletikus csoportokat (kládokat) fogadjuk el az osztályozás céljára, létezhetnek ilyen jellemzők: minden a közös őst érintő változás következménye az összes leszármazottban megjelenik. Természetesen feltéve hogy öröklődik, és nem módosul a leszármazási sorban jelentős mértékben (felismerhető). Egy ilyen tulajdonságot egyedi eredetű származtatott homológiának (apomorfia) nevezünk. A fajok hasonlósága ezekben a tulajdonságokban a közös eredetre utal. Ha a hierarchia minden szintjén találunk ilyen tulajdonságokat, a filogenetikai rendszer elvileg hiba nélkül felépíthető (11. ábra).



**11. ábra.** A gerincesek néhány fő csoportjának a leszármazási kapcsolatai néhány jellemző tulajdonsággal (eltérő színnel jelölve). Az egyedi eredetű származtatott tulajdonságokkal kládokat azonosíthatunk a leszármazást tükröző hierarchikus rendszer különböző szintjein. A toll például a madarakat, a speciális végtag szerkezet pedig a négy lábúakat azonosítja.

Azonban mindez önmagában csak egy elvi lehetőség, hiszen nem tudjuk egyértelműen eldönteni, hogy melyek a valódi leszármazási kapcsolatokat tükröző tulajdonságok, ugyan abból az okból, amiért nem ismerjük a fajok



valódi leszármazási kapcsolatait sem. A probléma áthidalására különböző gyakorlati megoldások, rekonstrukciós eljárások születtek.

Érvelésünk alapján a „hüllők” csoportja nem létezik a filogenetikai rendszerben, mert nem monofiletikus - a gyíkok, kígyók és krokodilok hasonlósága hátterében egyedi eredetű ősi jellemzők állhatnak, de ezek az ősi homológiák parafiletikus csoportot definiál. Hasonló okokból a „halak” csoportja is parafiletikus. A melegvérűek csoportja sem monofiletikus - nem egyedi eredetű tulajdonsággal polifiletikus csoportot definiáltunk.

Az élőlények tulajdonságaikon alapuló, ma is használt hierarchikus rendszerének alapjait Carl Linnaeus fogalmazta meg (1735). A leszármazáson alapuló magyarázata azonban több mint 100 évvel később született meg, ez Charles Darwin nevéhez fűződik. Arra a tényre, hogy számos különböző egymástól független (molekuláris és morfológiai) tulajdonság ugyanazt a hierarchikus rendszert támogatja, az egyetlen természettudományos magyarázat az egy közös ősből kiinduló evolúciós változás, amit evolúciós leszármazásnak nevezünk. Ezért ez egyben egy alapvető közvetett evolúciós bizonyíték is. Darwin után 100 évvel értettük meg (Willi Hennig), hogy csak egyes tulajdonságok hasonlósága utal egyértelműen a leszármazásra, ezzel viszont a hierarchia elvileg megismerhető. Újabb 30 év elteltével megszülettek az első számítógépes módszerek, amik segítségével már az filogenetikai fákat készíthettünk.

## Filogenetikai markerek, molekuláris filogenetika

A filogenetika tradicionális markerei - a tulajdonságok, amelyekkel a leszármazásra következtetünk - anatómiai, morfológiai jellemzők. Az 1980-as évektől, a molekuláris biológia és az informatikai háttér gyors fejlődésének köszönhetően, jelentős előrelépések történtek. Egyrészt betekintést nyerve a morfológiai tulajdonságokba, azok evolúciójába több váratlan eredmény született. Másrészt olyan eszközökhöz jutottunk, amelyek segítségével a történeti rekonstrukció alkalmazhatósága kibővült. A legfontosabb markerek ma a fehérje és DNS szekvenciák (nukleotid sorrend). A szekvenciák, szekvencia pozíciók a tulajdonságok, amelyek változása alapján a leszármazási kapcsolatokra következtetünk. Egy egyedhez így ma rutinszerűen több tízezer tulajdonságot rendelhetünk. A morfológiánál nagyobb léptékben alkalmazható (prokarióták és eukarióták összehasonlíthatóak egymással), bármely élőlény bármely fejlődési stádiumára.

Az hogy ez hogyan is történik (filogenetikai rekonstrukció), egy következő áttekintésünk tárgya lesz. A klasszikus módszer az evolúciós változások számának minimalizálása (maximális parszimónia módszere) volt. Az összes lehetséges fa közül azt fogadjuk el a valódi történet legjobb becslésének (lásd 1. melléklet), amelyik tulajdonságonként összegezve a változások számát a legkevesebb változást igényli. Ez az a fa (gyakran több fa), ami az előző fejezetben említett koncepcióhoz legközelebb áll, mivel hozzávetőleg maximalizálja a leszármazásra informatív tulajdonságok számát. De számos egyéb, ennél gyakran megbízhatóbb módszer létezik, különösen szekvencia adatokra.

## Konklúzió

A filogenetikai fa vagy csak a szétválás sorrendjét (kladogram), vagy a szétválást a változás mértékével együtt (additív filogenetikai fa) szemlélteti, függetlenül a változás, a módosulás és divergencia mechanizmusától. Egyértelműen az evolúció koncepciójához kötődik, a populációk szintjén megismert elemi evolúciós tényezők alapján levezethető. A filogenetikai fák egy alkalmazási területe az élőlények rendszerezése. A kizárólag leszármazáson alapuló filogenetikai rendszer csak monofiletikus csoportokat fogad el.

# Kiegészítések

## 1. Filogenetikai fa, kladogram, törzsfá

Elkerülhetetlen, hogy néhány kiegészítést tegyünk a meghonosodott terminológia letisztázásához. Tágabb értelemben azt a diagram reprezentációt, amit a filogenetikai fák megjelenítéséhez használunk *dendrogramnak* nevezzük. A filogenetikai fa egy leszármazást szemléltető dendrogram, amely ha kizárólag a leszármazást tükrözi, akkor *kladogramnak* nevezzük. Sokan a kladogramot nem tekintik filogenetikai fának, mivel nem hordoz semmiféle információt a leszármazás mikéntjére („hogyan történt”, a változás mértékére, esetleg időtartamára is). A filogenetikai fa és a kladogram elnevezések tehát nem szinonimák. Értelmezésükre kitérünk. További gyakori elnevezések a *törzsfá*, evolúciós fa, ezeket a filogenetikai fa szinonimáiként használják. Van azonban egy lényeges sajátosság, amit a terminológia nem tükröz. Először is tegyünk különbséget a ténylegesen bekövetkezett evolúciós eseményekre utaló valódi leszármazási kapcsolat és az adatok alapján általunk végzett következtetés (becslés, filogenetikai rekonstrukció) eredménye között. A becslés célja az, hogy az akár évmilliókat átfogó valódi történetre következtessünk. Természetesen egyáltalán nem biztos, hogy a múltban történt eseményeket megismerhetjük, hiszen már régen eltűnhettek az ezekre utaló nyomok. Ez minden történetre vonatkozó következtetésre igaz. A lehetséges „megoldások” (pl. módszerek robusztusságának tesztelése mesterséges és kísérleti adatokon, független információk kombinálása) tárgyalása a céljainkon túlmutat. Filogenetikai fa alatt általában az adataink alapján kapott diagramot értjük, amit a rendelkezésünkre álló információk alapján a valódi történet legjobb becslésének tekintünk. Mi kizárólag a filogenetikai fa elnevezést használjuk, melynek a kladogram egy speciális típusa. Ennek megfelelően a kladogramot eredményező kladisztikai elemzés sem azonosítható a filogenetikai rekonstrukcióval, az utóbbinak legfeljebb csak egyik típusa. Továbbá érdemes megjegyezni, hogy a filogenetikai fák készítésének az élőlények leszármazási kapcsolatainak megismerésén túl egyéb céljai is lehetnek (pl. gén funkció jóslása).

## 2. A filogenetikai fa alkalmazhatósága

Az említett filogenetikai fák minden egyes belső csomópontjából két új ág ered (*dichotómia*), vagyis feltételezzük, hogy az ősi leszármazási sorból két új leszármazási sor származik. A dichotómia a filogenetikai rekonstrukció előfeltétele. Ha a feltétel nem teljesül, a következtetés is hibás lehet. A divergencia sokszor elfogadható feltételezés a gyakorlatban (lásd populációk divergenciája), azonban a valódi leszármazási kapcsolatok ettől eltérő mintázatot is mutathatnak. Például adaptív radiációk esetén, ahol akár több fajképződési esemény is bekövetkezhet egy rövid időszakon belül, több leszármazási sort származtatunk egy közös ősből. Ezt *politómiának* nevezzük, ez még szemléltetni is tudjuk. A *hibridizációs* események ágak összeolvadását jelentenék, hiszen már korábban elkülönült leszármazási sorok egyesüléséről beszélünk. Ez fa diagrammal már nem ábrázolható. Tehát a valódi leszármazás nem írható le minden esetben filogenetikai fakkal, azonban ezek rekonstruálására is léteznek módszerek. Érdemes kiemelni, hogy a standard filogenetika gyakran alkalmatlan a populációk leszármazási kapcsolatainak feltárására is, ennek több különböző oka lehet, így például a leszármazási sorok gyakori hibridizációja.

## 3. A divergencia mértéke

Két faj összehasonlítása alapján azt kaptuk, hogy a divergencia mértéke közöttük  $d$ . Ez az összes változás szám a két leszármazási soron összesen közös ősüktől való elkülönülésük óta. Ha  $t$  a divergencia idő, a közös ős óta eltelt idő (vagyis az eltelt idő  $2t$  a két leszármazási sorra összesen), az evolúció sebessége definíció szerint  $r=d/(2t)$ , feltéve hogy az evolúció sebessége mindkét leszármazási sorban azonos. Ebben az esetben a divergencia mértéke az idő lineáris

függvénye ( $d=2rt$ ), illetve a divergencia mértékének (adatok alapján becsülhető) és az evolúció sebességének (független adatok, például rokon fajok alapján becsülve) ismeretében a divergencia időre következtethetünk. Érdekes azonban megjegyezni, hogy az evolúció sebessége nem állandó, ezt maximum egyes molekuláris jellemzőkre tételezhetjük fel (ekkor molekuláris óráról beszélünk) közeli rokonok esetén. Továbbá ha az evolúció sebessége állandó, akkor egy közös őstől számolva minden leszármazási sorra azonos a változás mértéke ( $rt$ ) is, hiszen a divergencia idejük is azonos. Ebben az esetben speciális filogenetikai fákat kapunk, amelyek informatívak a divergencia időkre is (ezeket ultrametrikus filogenetikai fának nevezzük, elnevezésük egy a távolságokra fennálló matematikai konstrukcióból származik).

#### **4. Abszolút és relatív időskála**

Ugyan divergencia időkről, idő intervallumok nagyságáról beszéltünk, azonban ez generációk (hozzávetőleges) számát jelentette (lásd 1. ábra). Vagyis az evolúció sebességének mértékegysége mondjuk változások száma ezer generációra vonatkoztatva. Ezt relatív időskálának, időléptéknek nevezzük. Akkor lesz abszolút az időlépték, mondjuk évmilliókban kifejezve, ha a generációt abszolút időegységre tudjuk konvertálni, vagyis az evolúciós rátát be tudjuk kalibrálni. A kalibrálás a gyakorlatban történhet ismert korú fossziliák alapján.