Лекция 5
Метод максимальной парсимонии (продолжение)
Метод максимального правдоподобия

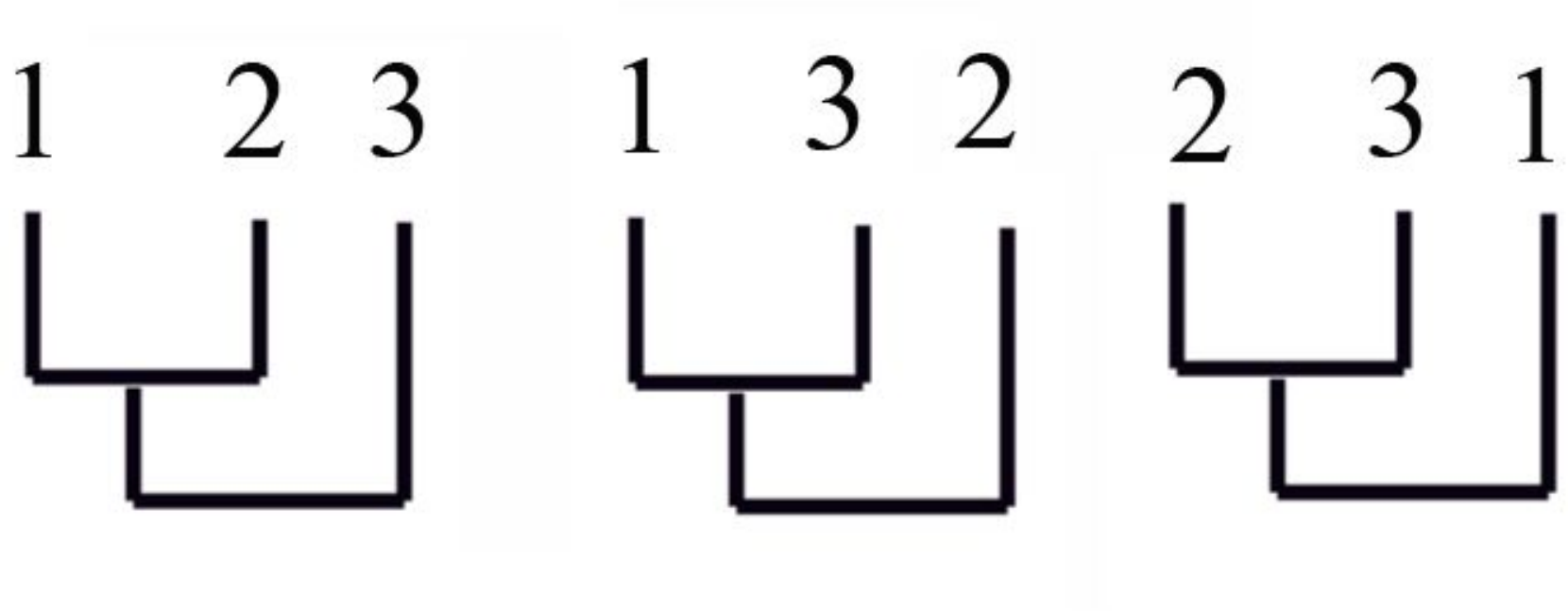
ДНК:

```
1     5     10
tagcaaaatg
```

Метод максимальной парсимонии (наибольшей экономии)

Критерий оптимальности:
лучшее дерево – самое простое дерево (самое короткое)

Ищем все возможные топологии



Варианты топологий в случае трех таксонов

Для 5 таксонов возможны 15 неукорененных деревьев и 105 укорененных деревьев

Table 1.1: A simple data set with 0/1 characters.

	Characters					
Species	1	2	3	4	5	6
Alpha	1	0	0	1	1	0
Beta	0	0	1	0	0	0
Gamma	1	1	0	0	0	0
Delta	1	1	0	1	1	1
Epsilon	0	0	1	1	1	0

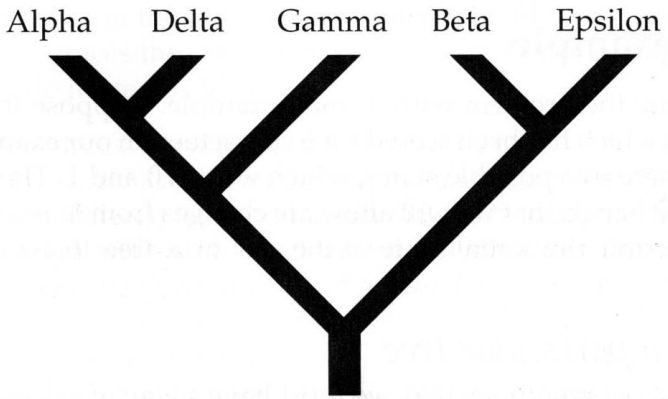


Figure 1.1: A phylogeny that we want to evaluate using parsimony.

Один из вариантов топологии

Существует (2n-5)!! разных неукорененных деревьев с n вершинами

Numbers of unrooted and rooted trees for 2–10 sequences.

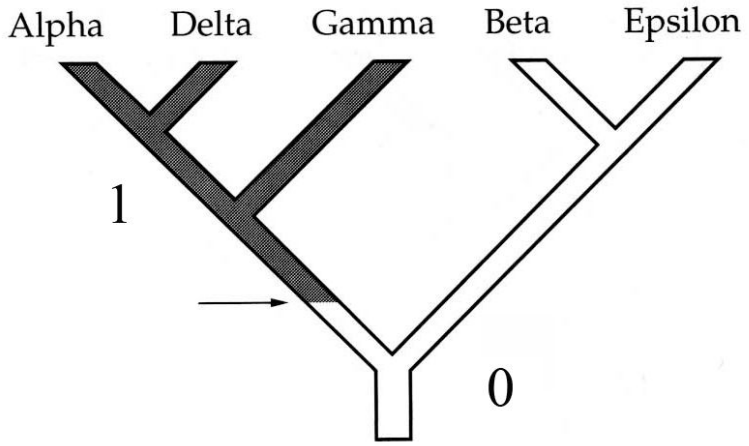
Number of sequences	Number of unrooted trees	Number of rooted trees
2	1	1
3	1	3
4	3	15
5	15	105
6	105	945
7	945	10395
8	10395	135135
9	135135	2027025
10	2027025	34459425

Вначале ищем все возможные топологии

Если число таксонов равно n, существует (2n-3)!!
разных бинарных укоренных деревьев.
(2n-3)!! – это нечто вроде факториала, но
учитываются только нечетные числа

Для каждой топологии рассматриваем все возможные варианты эволюции каждого признака

Признак 1



or

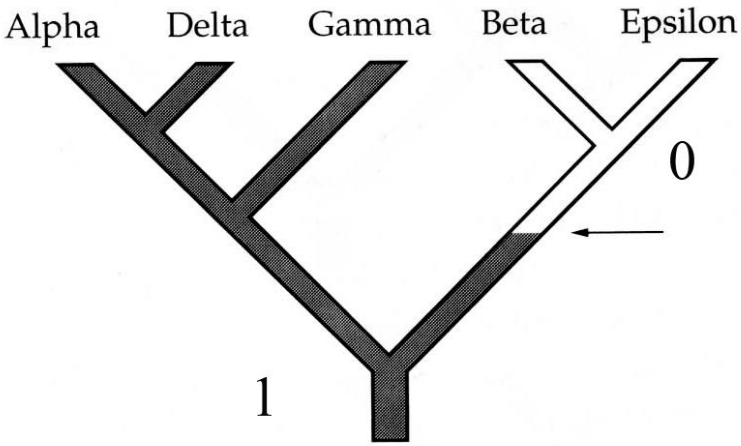
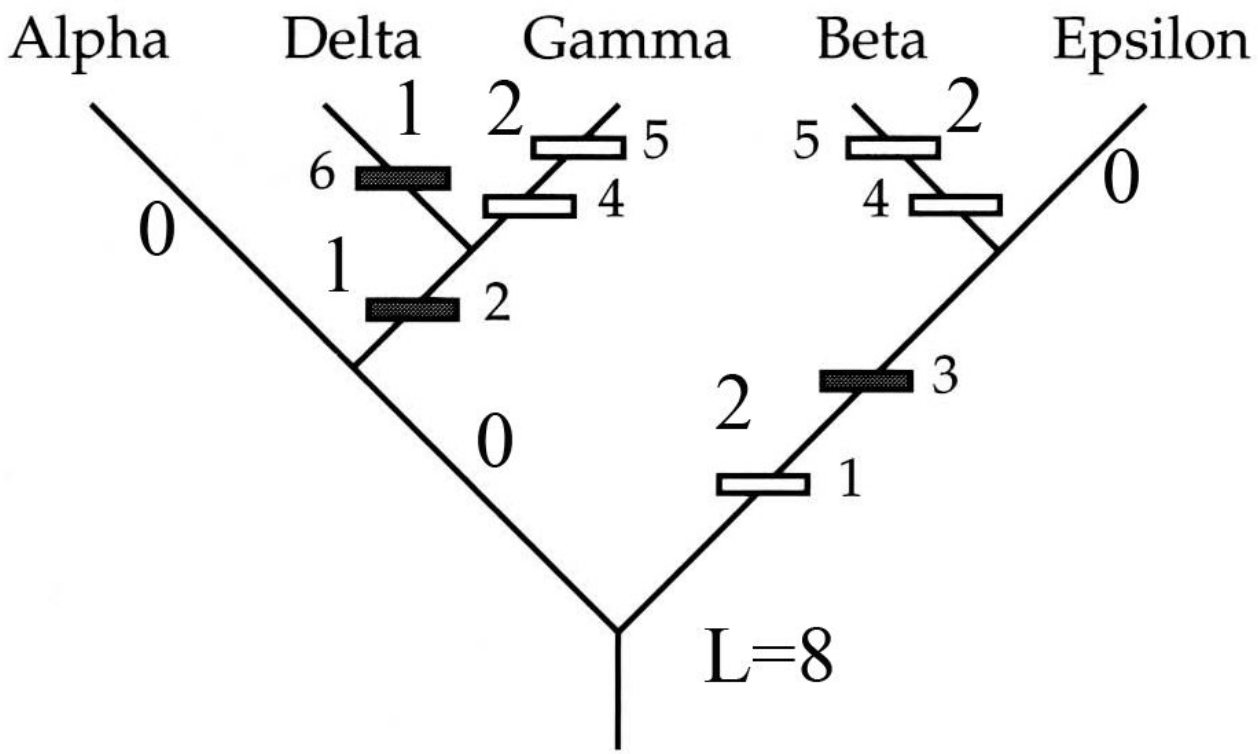


Table 1.1: A simple data set with 0/1 characters.

	Characters					
Species	1	2	3	4	5	6
Alpha	1	0	0	1	1	0
Beta	0	0	1	0	0	0
Gamma	1	1	0	0	0	0
Delta	1	1	0	1	1	1
Epsilon	0	0	1	1	1	0

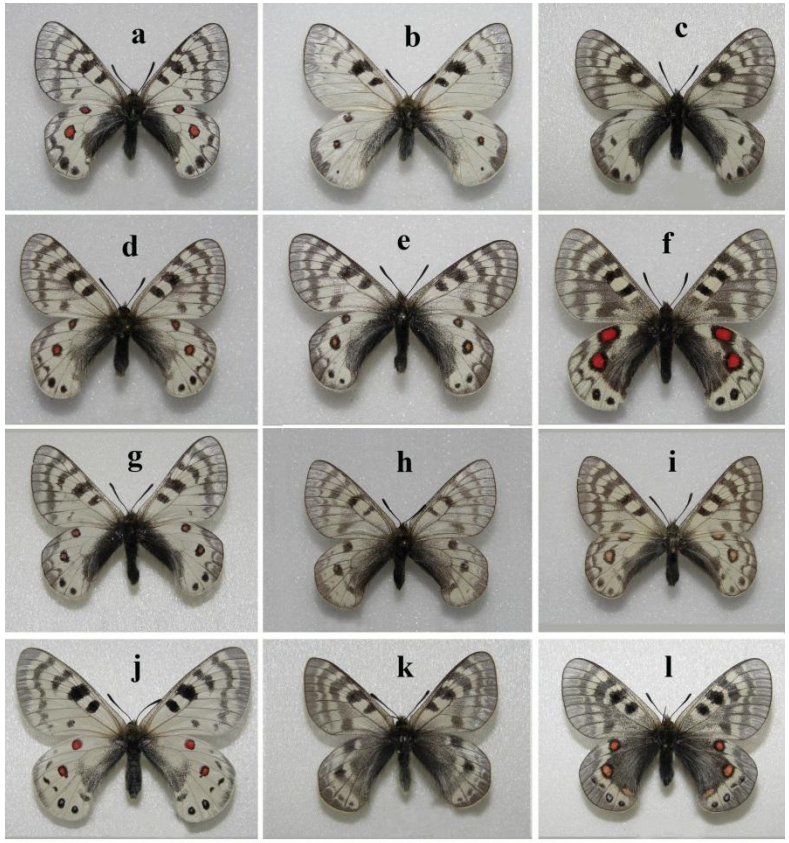
Считаем число изменений признаков в каждом из эволюционных сценариев



Анализ парсимониальных деревьев

- Выявление равнопарсимониальных деревьев
- Построение консенсуса

Пример
Филогения бабочек рода *Parnassius*, основанная на анализе гена COI с использованием метода максимальной парсимонии



Проверка устойчивости филогенетической реконструкции

Нужна статистика:
среднее значение и уровень изменчивости

Варианты

реальная статистика и bootstrapping

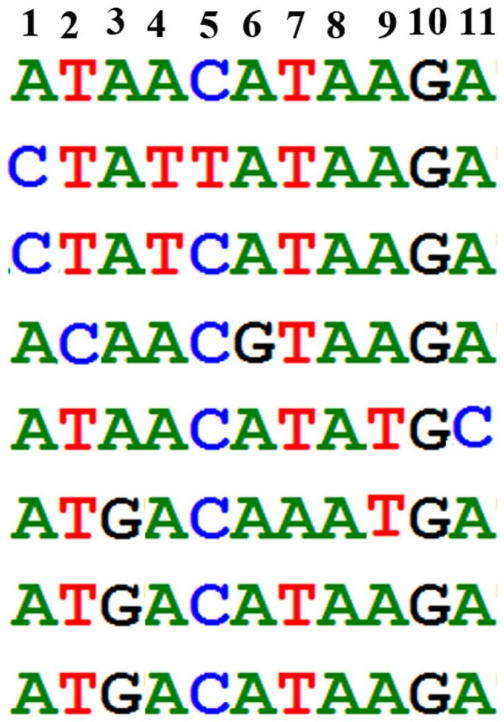
Проверка устойчивости филогенетической реконструкции

Jackknife (метод вырезания)

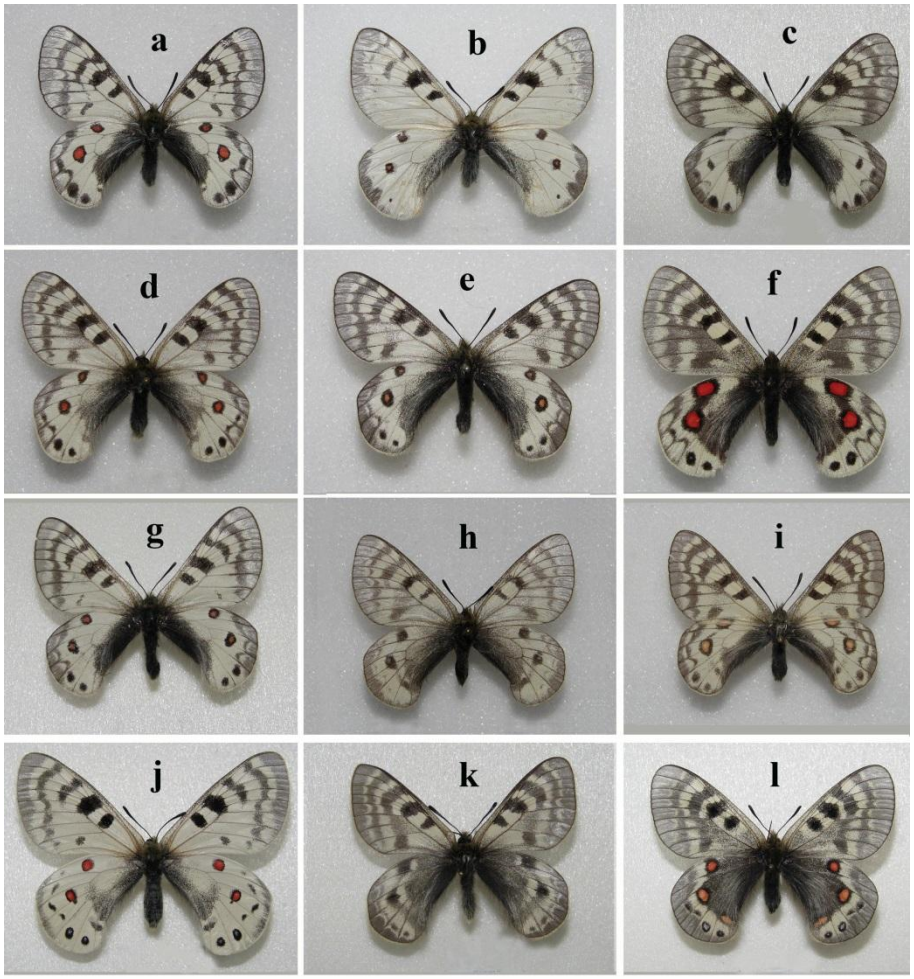
```
1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11
ATAACATAAGA
CTATTATAAGA
CTATCATAAGA
ACAACGTAAGA
ATAACATATGC
ATGACAAATGA
ATGACATAAGA
ATGACATAAGA
```

Проверка устойчивости филогенетической реконструкции

- Бутстреп (bootstrap)
  - Что это такое?



Бутстреп-анализ филогении бабочек рода *Parnassius* (ген *COI*, метод максимальной парсимонии



- Бутстреп – это не вероятность данной клады!!!!
- Это скорее мера ее устойчивости при искусственной манипуляции с данными

Проверка устойчивости филогенетической реконструкции

- Бутстреп
  - Что это такое?
  - Сколько псевдореплик нужно получать?
  - Какой смысл имеют разные проценты бутстреп-поддержки?
  - Ограничение в применении метода бутстрепа (малое число признаков)

Bremer support (поддержка Бремера)

- Мы выбрали наиболее парсимониальное дерево, в этом случае на дереве имеется определенная клада
- А что будет если мы возьмем менее парсимониальное (т.е. более длинное дерево)? Сохранится ли эта клада?

- Да, если есть запас прочности в виде набора синапоморфий

Bremer support

- BS=0

Удлинение дерева на один шаг приводит к тому, что клада исчезает

- BS=1

При удлинении дерева на один шаг данная клада сохраняется.

Взвешивание признаков и сайтов – способ задать более сложные модели эволюции в рамках метода максимальной парсимонии

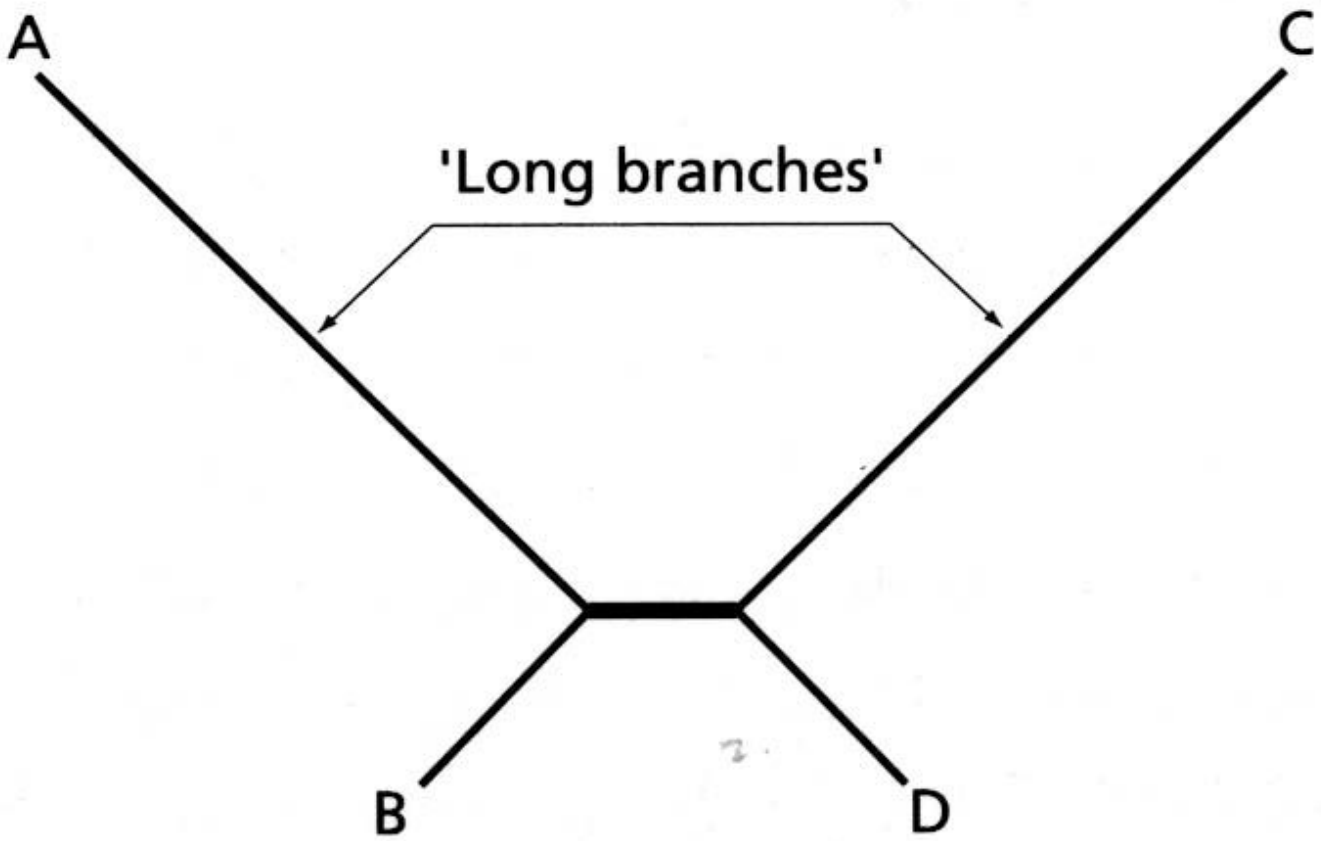
Возможности и ограничения метода максимальной парсимонии

Парсимония как философский принцип и парсимония как математическая модель

Чем реже встречается признак (чем реже его изменения), тем более адекватно применение принципа парсимонии

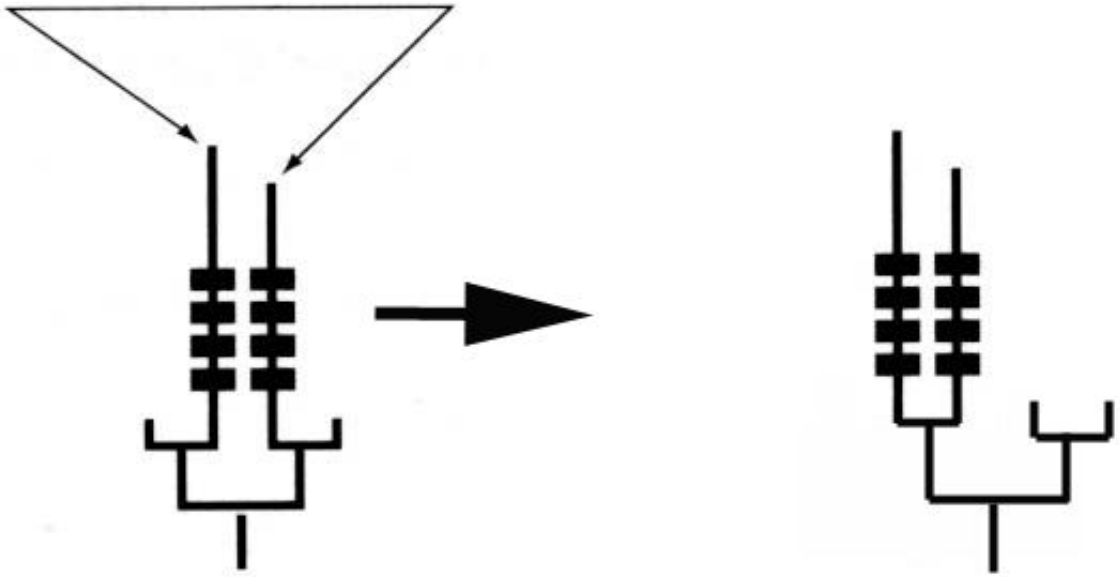
- критерий парсимонии имеет некоторое теоретическое обоснование. Однако в общем виде он является несостоятельным, и при ряде условий его использование приводит к ошибочным реконструкциям (Felsenstein, 1978, 2004)

Проблема длинных ветвей

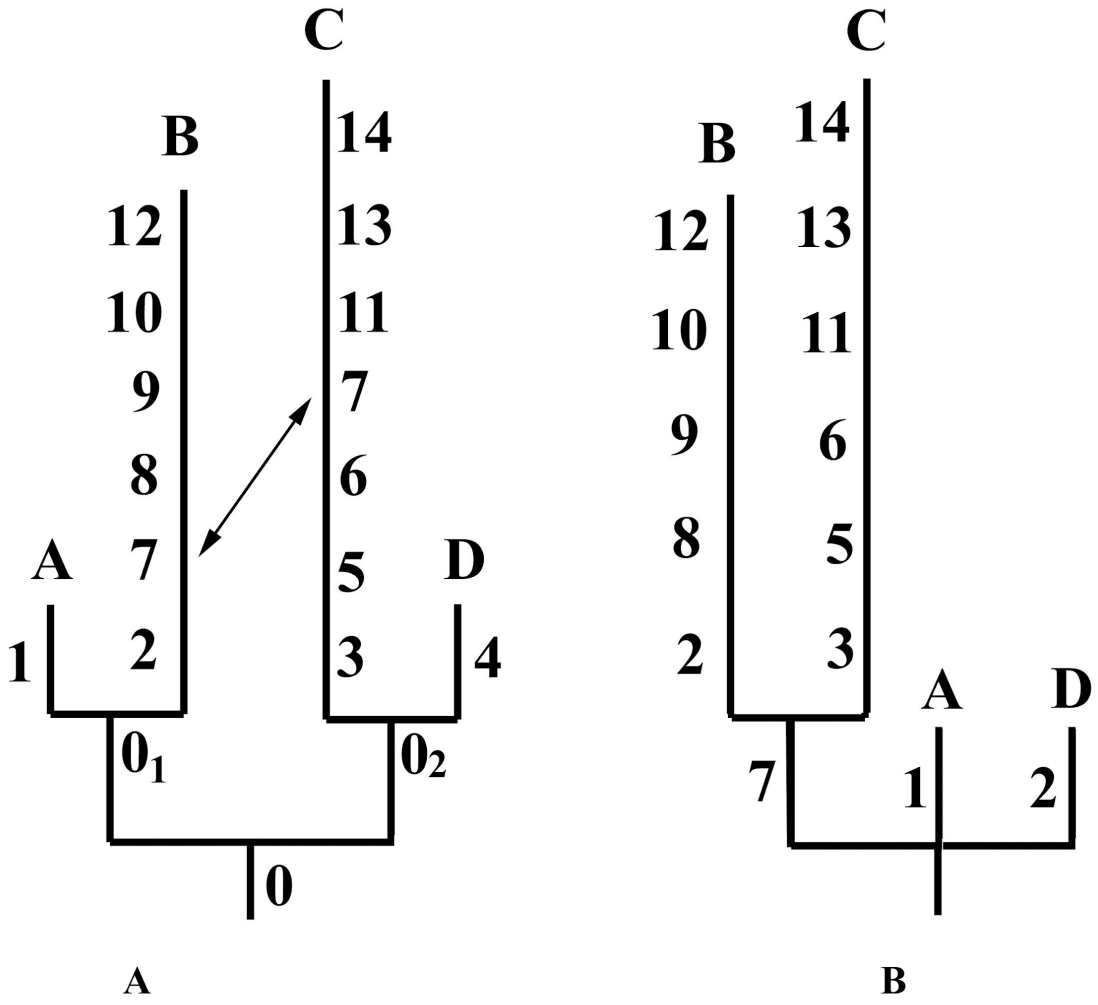


Small tree

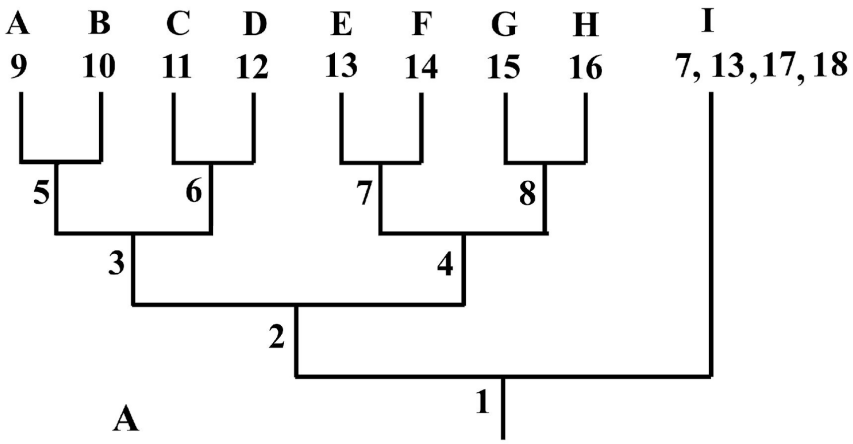
Длинные ветви имеют
большую вероятность, что в них независимо появятся
одинаковые признаки (гомоплазии)

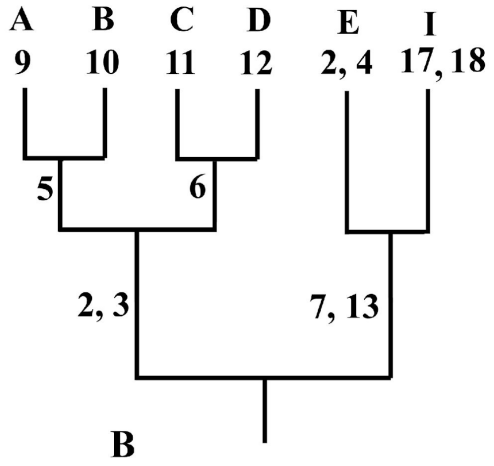


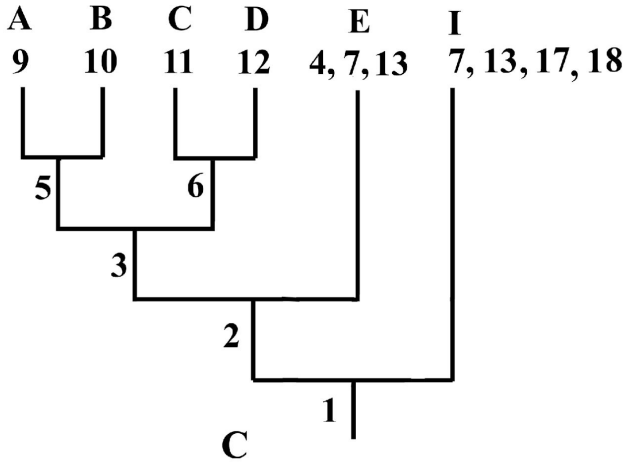
ошибочная интерпретация их
в качестве синапоморфий
ведет к ложной реконструкции



Влияние эффекта притяжения длинных ветвей на результаты парсимониального филогенетического анализа таксонов A, B, C и D. 0 – плезиоморфный признак, 1-14 – апоморфные признаки. A – реальная (истинная) филогения и распределение на ней признаков. B – ложная реконструкция филогении A, получаемая при проведении кладистического анализа с использованием метода максимальной парсимонии



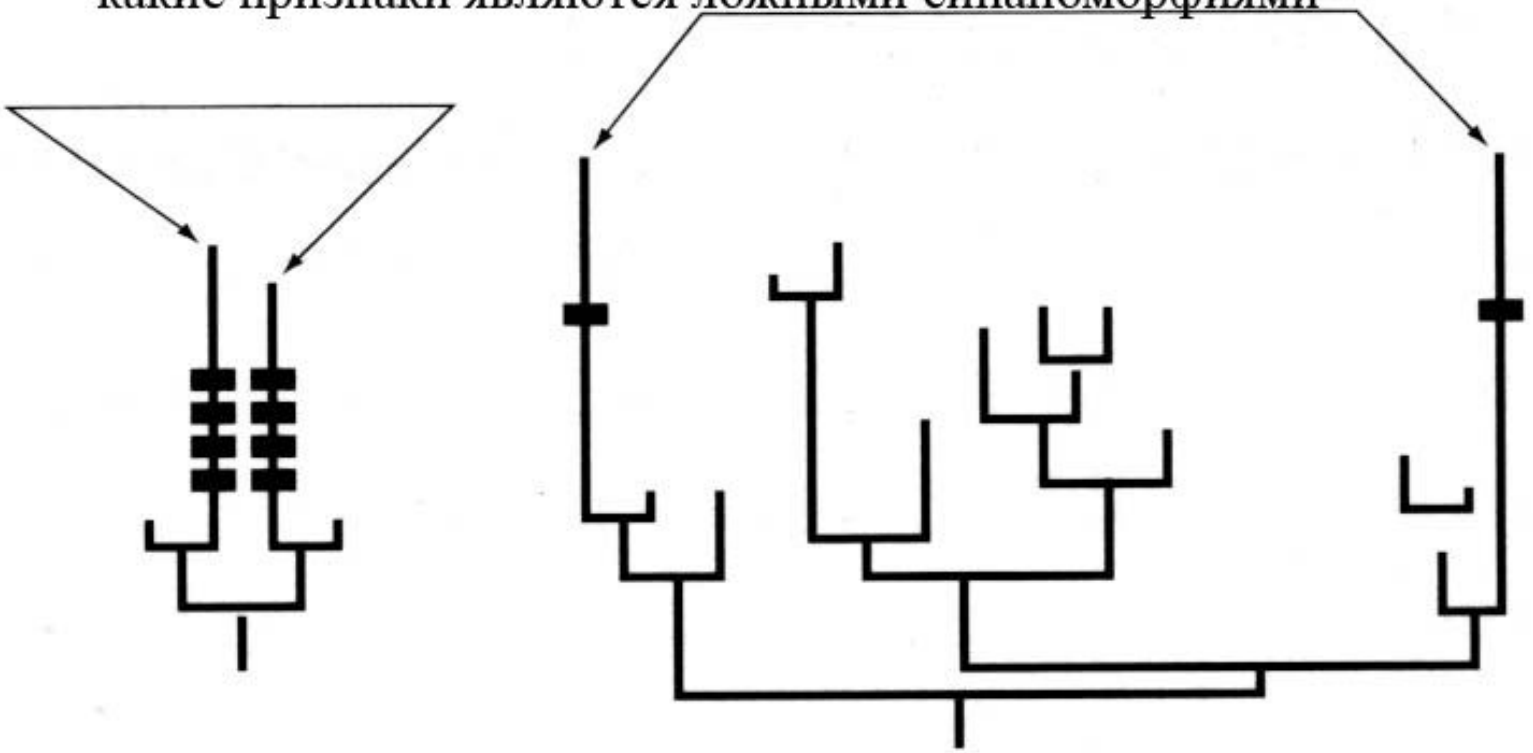




Влияние неполноты выборки таксонов на результаты парсимониального кладистического анализа

Small tree **Large tree**

разбиение длинных ветвей: промежуточные ветки несут филогенетический сигнал, позволющий понять, какие признаки являются ложными синапоморфиями



▬ = Covarying sites

Критерии оценки методов построения деревьев

- скорость (быстродействие)
- трудоемкость получения исходных данных
- соответствуют ли реконструкции действительности
- помехоустойчивость (чувствительность к отклонениям в модели, в данных)
- проверяемость получаемых выводов

- Правильную ли филогению мы получили?
- Возможные источники ошибок
- Как проверить правильность реконструкции

Источники ошибок в филогенетических реконструкциях

- 1) не правильный и/или недостаточный выбор признаков
- 2) неправильный sampling
- 3) неправильный выбор внешней группы (для укорененного дерева)
- 4) выбор неправильной модели или метода
- 5) объективные трудности - сложность структуры самого дерева

Метод максимального правдоподобия

Joseph Felsenstein

Принципы работы метода максимального правдоподобия

- если имеется информация о закономерностях эволюционных преобразований признаков (иными словами, если есть модель эволюции признака),

Принципы работы метода максимального правдоподобия

- если имеется информация о закономерностях эволюционных преобразований признаков (иными словами, если есть модель эволюции признака),
- **и известно распределение состояний признаков у изучаемых организмов,**

Принципы работы метода максимального правдоподобия

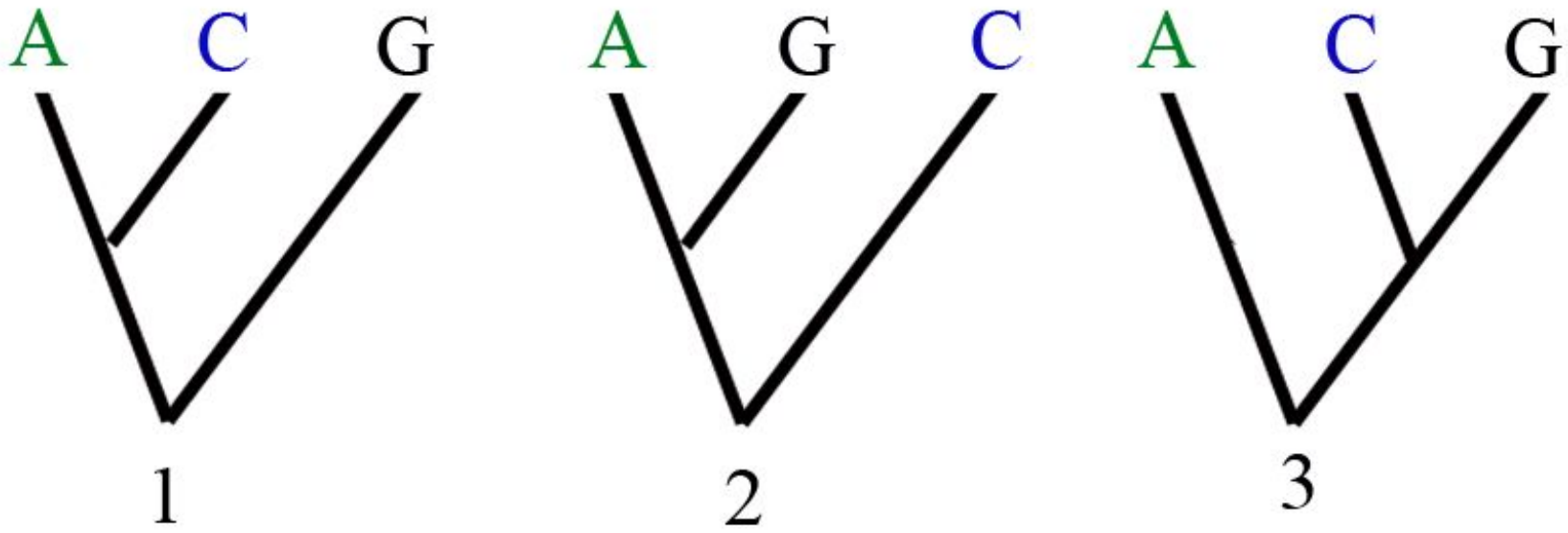
- если имеется информация о закономерностях эволюционных преобразований признаков (иными словами, если есть модель эволюции признака),
- и известно распределение состояний признаков у изучаемых организмов,
- **то можно рассчитать вероятности различных эволюционных траекторий, которые могли привести к современным формам**

Принципы работы метода максимального правдоподобия

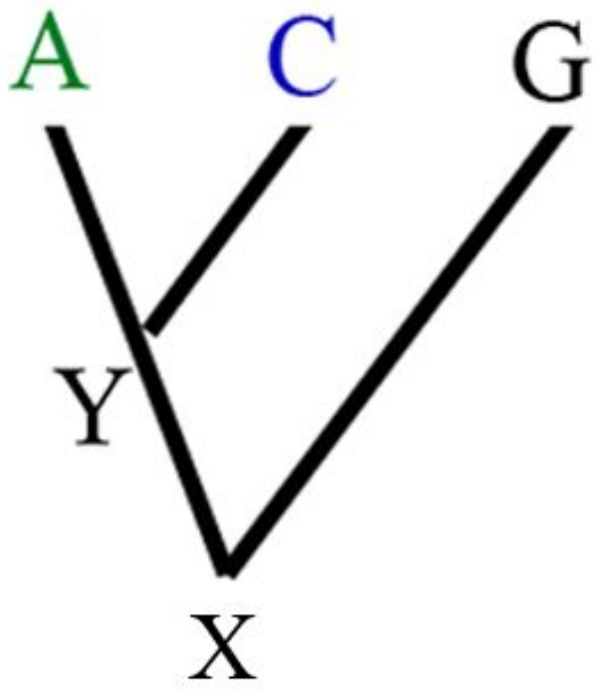
- А затем к качестве оптимального дерева выбрать ту траекторию, которая имеет наибольшую вероятность

Построение дерева, состоящего из 3 таксонов, с использованием метода максимального правдоподобия

Три возможных дерева



Рассмотрим дерево 1

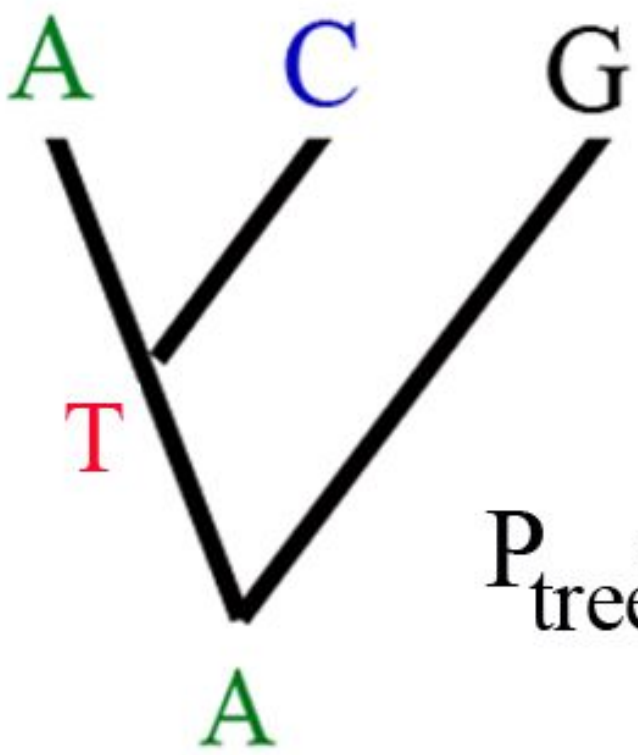


X = A, or C, or G, or T

Y = A, or C, or G, or T

Возможны 16 вариантов нуклеотидных переходов

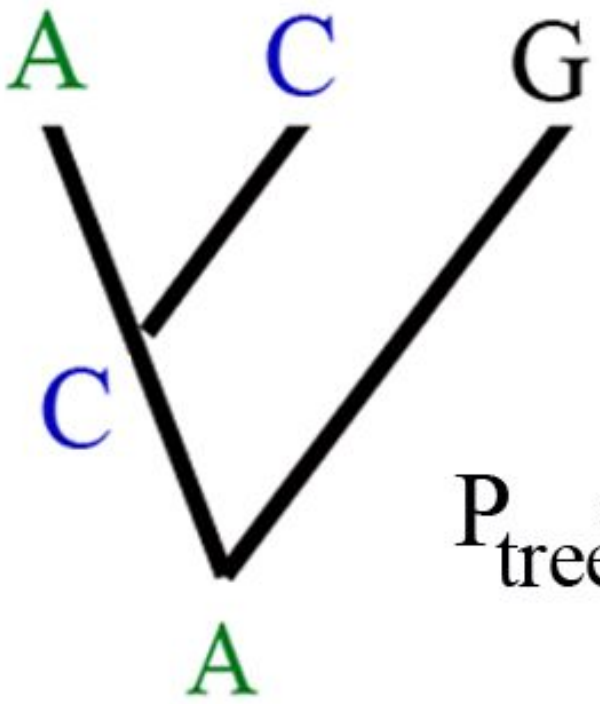
Дерево 1 из 3



$$P_{tree} = P_A \cdot P_{AT} \cdot P_{TA} \cdot P_{TC} \cdot P_{AG}$$

Вариант 1 из 16

Дерево 1 из 3



$$P_{tree} = P_A \cdot P_{AC} \cdot P_{CA} \cdot P_{CC} \cdot P_{AG}$$

Вариант 2 из 16

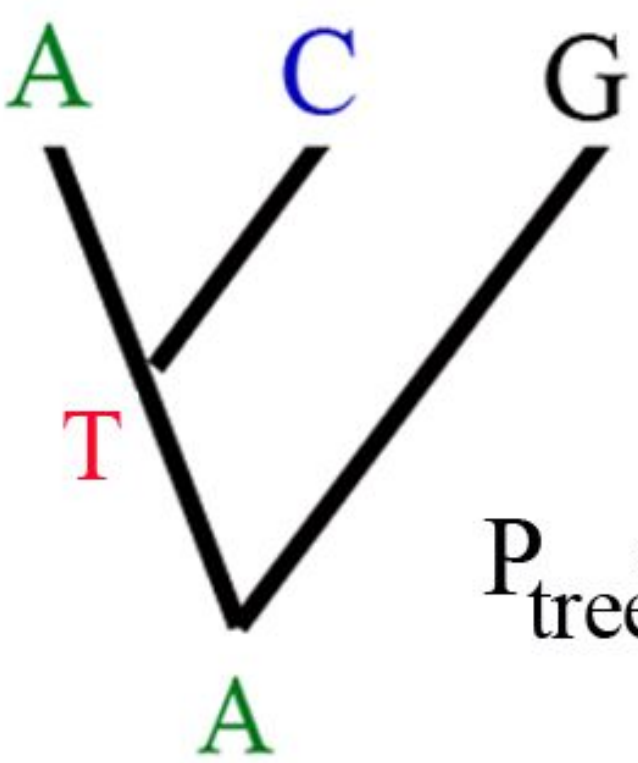
Модель Фитча-Вагнера (Fitch-Wagner parsimony) для нуклеотидных замен

A <—> C A <—> G A <—> T

C <—> G C <—> T

G <—> T

Дерево 1 из 3



Вероятности всех замен одинаковы,
т.е. P(*AC*)=P(*AG*)=P(*AT*)= P(CA)= P(*CG*)=P(*CT*)= P(*GA*)= P(GC)=P(GT)= P(TA)=P(TC)=P(TG)= *a*

частоты нуклеотидов равны,
т.е. f(*A*)=f(*C*)=f(*G*)=f(T)=0.25
Pxy = *a* = 1/12=0,083

P_{tree} = 0.25x*a*x*a*x*a*x*a* =
= 0.25x0.083x0.083x0.083x0.083
=0.00001186

$$P_{tree} = P_A \cdot P_{AT} \cdot P_{TA} \cdot P_{TC} \cdot P_{AG}$$

Вариант 1 из 16

- Это вероятность конкретного сценария в контексте вероятностей отдельных событий.
  - Поэтому для этой величины используют понятие *правдоподобие*
  - Правдоподобие гипотезы = 0.00001186
  - Сумма правдоподобий не равна единице! 0.00001186 x 48=0.00056928
- Но это не тоже самое что вероятность дерева как гипотезы.
  - P (Вероятность гипотезы) = 1/48= 0.0208
    - Сумма вероятностей = 1!

- Вопрос: какую модель мы использовали?

JC model

Вероятности всех замен одинаковы,
т.е. P(AC)=P(AG)=P(AT)=P(CG)=P(CT)=P(GT)=α

частоты нуклеотидов равны, т.е. f(A)=f(C)=f(G)=f(T)=0.25

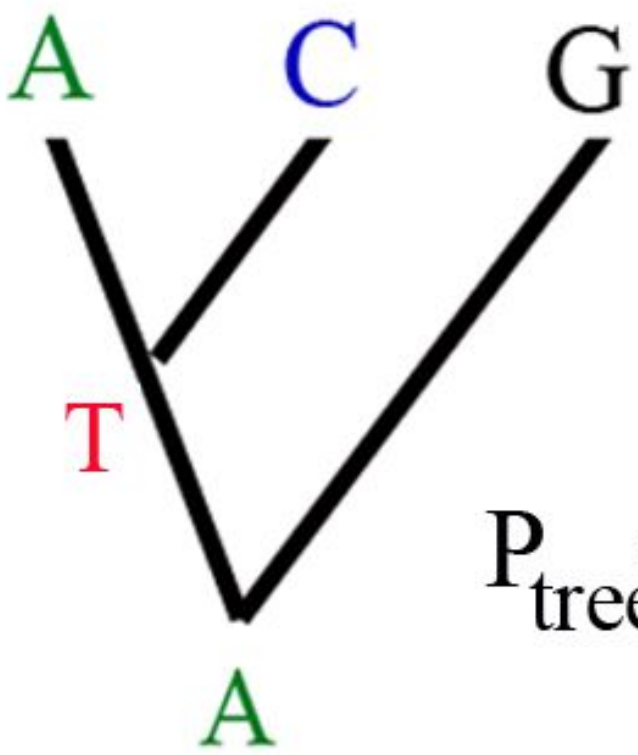
Jukes–Cantor (JC)

$$\mathbf{P}_t = \begin{bmatrix} . & \alpha & \alpha & \alpha \\ \alpha & . & \alpha & \alpha \\ \alpha & \alpha & . & \alpha \\ \alpha & \alpha & \alpha & . \end{bmatrix}, \qquad \mathbf{f} = [\tfrac{1}{4}\ \tfrac{1}{4}\ \tfrac{1}{4}\ \tfrac{1}{4}]$$

Дерево 1 из 3

А если более сложная модель?

Рассчитываем параметры,
исходя из матрицы данных



$$P_{tree} = P_A \cdot P_{AT} \cdot P_{TA} \cdot P_{TC} \cdot P_{AG}$$

Вариант 1 из 16

Как рассчитать эти вероятности (а вернее правдоподобия)?

Обращаемся к моделям нуклеотидных замен

$$\mathbf{P}_t = \begin{bmatrix} p_{AA} & p_{AC} & p_{AG} & p_{AT} \\ p_{CA} & p_{CC} & p_{CG} & p_{CT} \\ p_{GA} & p_{GC} & p_{GG} & p_{GT} \\ p_{TA} & p_{TC} & p_{TG} & p_{TT} \end{bmatrix}$$

$$\mathbf{f} = [f_A \; f_C \; f_G \; f_T]$$

Где t - это время, P_{AC} -

$P_{AC} = P_{CA}$

Используются те же модели, что и для расчета генетических дистанций

JC model

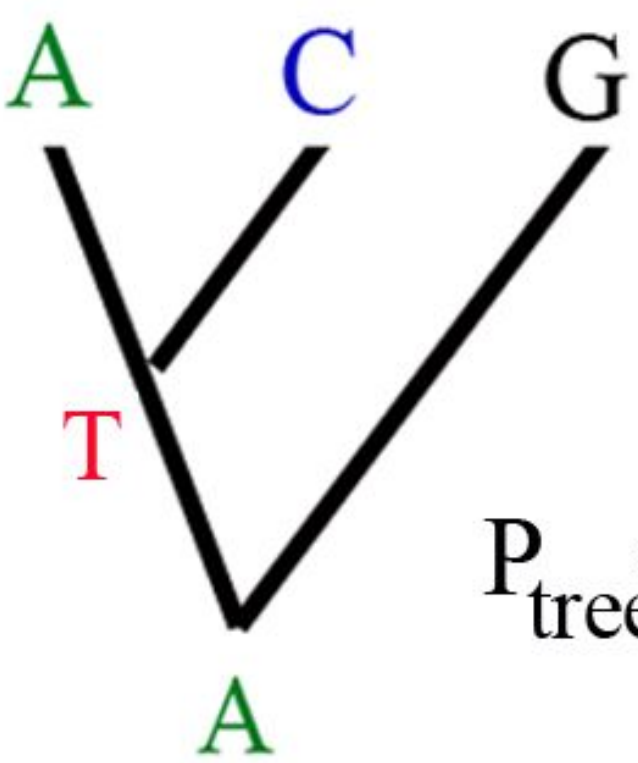
Вероятности всех замен одинаковы,
т.е. P(AC)=P(AG)=P(AT)=P(CG)=P(CT)=P(GT)=α

частоты нуклеотидов равны, т.е. f(A)=f(C)=f(G)=f(T)=0.25

Jukes–Cantor (JC)

$$\mathbf{P}_t = \begin{bmatrix} . & \alpha & \alpha & \alpha \\ \alpha & . & \alpha & \alpha \\ \alpha & \alpha & . & \alpha \\ \alpha & \alpha & \alpha & . \end{bmatrix}, \qquad \mathbf{f} = [\tfrac{1}{4}\ \tfrac{1}{4}\ \tfrac{1}{4}\ \tfrac{1}{4}]$$

Дерево 1 из 3



Вероятности всех замен одинаковы,
т.е. P(*AC*)=P(*AG*)=P(*AT*)= P(CA)= P(*CG*)=P(*CT*)= P(*GA*)= P(GC)=P(GT)= P(TA)=P(TC)=P(TG)= *a*

частоты нуклеотидов равны,
т.е. f(*A*)=f(*C*)=f(*G*)=f(T)=0.25
Pxy = *a* = 1/12=0,083

P_{tree} = 0.25x*a*x*a*x*a*x*a* =
= 0.25x0.083x0.083x0.083x0.083
=0.00001186

$$P_{tree} = P_A \cdot P_{AT} \cdot P_{TA} \cdot P_{TC} \cdot P_{AG}$$

Вариант 1 из 16

K2P

Вероятности транзиций и трансверсий разные, частоты нуклеотидов равны, т.е. f(A)=f(C)=f(G)=f(T)=0.25

Kimura's 2 parameter model (K2P)

$$\mathbf{P}_t = \begin{bmatrix} . & \beta & \alpha & \beta \\ \beta & . & \beta & \alpha \\ \alpha & \beta & . & \beta \\ \beta & \alpha & \beta & . \end{bmatrix}, \qquad \mathbf{f} = [\tfrac{1}{4}\ \tfrac{1}{4}\ \tfrac{1}{4}\ \tfrac{1}{4}].$$

Type of sequences	Transition/transversion ratio (κ)
mtDNA	9.0
12S rRNA	1.75
α- and β-globins	0.66
Pseudo η-globin	2.70

α – транзиция

β – трансверсия

Параметры α и β (т.е. вероятность транзиций и трансверсий) можно оценить, исходя из данных

F81

Вероятности всех замен одинаковы, но частоты нуклеотидов разные

Felsenstein (1981)

$$\mathbf{P}_t = \begin{bmatrix} . & \pi_C\alpha & \pi_G\alpha & \pi_T\alpha \\ \pi_A\alpha & . & \pi_G\alpha & \pi_T\alpha \\ \pi_A\alpha & \pi_C\alpha & . & \pi_T\alpha \\ \pi_A\alpha & \pi_C\alpha & \pi_G\alpha & . \end{bmatrix}, \qquad \mathbf{f} = [\pi_A\ \pi_C\ \pi_G\ \pi_T]$$

K2P
Вероятности транзиций и трансверсий разные, частоты нуклеотидов разные

Hasegawa, Kishino and Yano (1985)

$$\mathbf{P}_t = \begin{bmatrix} . & \pi_C\beta & \pi_G\alpha & \pi_T\beta \\ \pi_A\beta & . & \pi_G\beta & \pi_T\alpha \\ \pi_A\alpha & \pi_C\beta & . & \pi_T\beta \\ \pi_A\beta & \pi_C\alpha & \pi_G\beta & . \end{bmatrix}, \qquad \mathbf{f} = [\pi_A\ \pi_C\ \pi_G\ \pi_T]$$

General Reversible Model

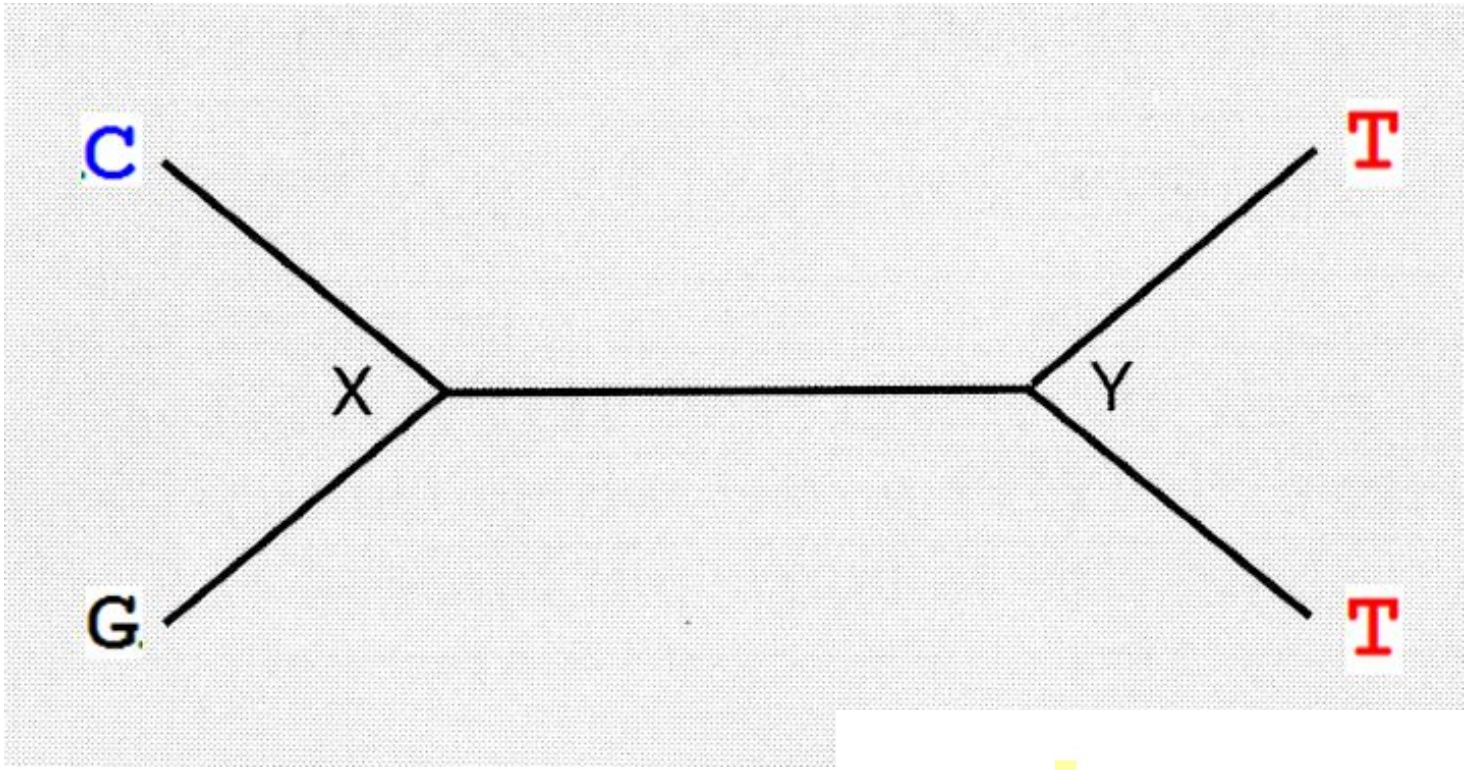
Вероятности ВСЕХ ЗАМЕН разные, т.е. P(AC)=a, P(AG)=b, P(AT)c, P(CG)=d, P(CT)=e, P(GT)=f

частоты нуклеотидов разные
т.е. f(A)=π1, f(C)= π2, f(G)= π3, f(T)= π4

General reversible model (REV)

$$\mathbf{P}_t = \begin{bmatrix} . & \pi_C a & \pi_G b & \pi_T c \\ \pi_A a & . & \pi_G d & \pi_T e \\ \pi_A b & \pi_C d & . & \pi_T f \\ \pi_A c & \pi_C e & \pi_G f & . \end{bmatrix}, \qquad \mathbf{f} = [\pi_A \; \pi_C \; \pi_G \; \pi_T]$$

Для 4 таксонов возможны 3 варианта неукорененного дерева и 15 вариантов укорененного дерева




```
1 ATAACATAAGATTCTGATTATTACCACCATCA
2 ATAATATAAGATTCTGATTATTACCACCATCA
3 ATAATATAAGATTCTGATTATTACCACCATCA
4 ATAAGATAAGATTCTGATTATTACCACCATCA
```

Один из них

Возможность использования метода максимального правдоподобия опирается в первую очередь на наличие реалистичных моделей эволюции признаков

- Для **морфологических** признаков, как правило, имеются только **вербальные** (словесные) **модели эволюции**, прописанные в виде эволюционных сценариев, а не формул.

- Количественные параметры этих моделей трудно, фактически невозможно разработать, исходя из имеющихся эмпирических данных

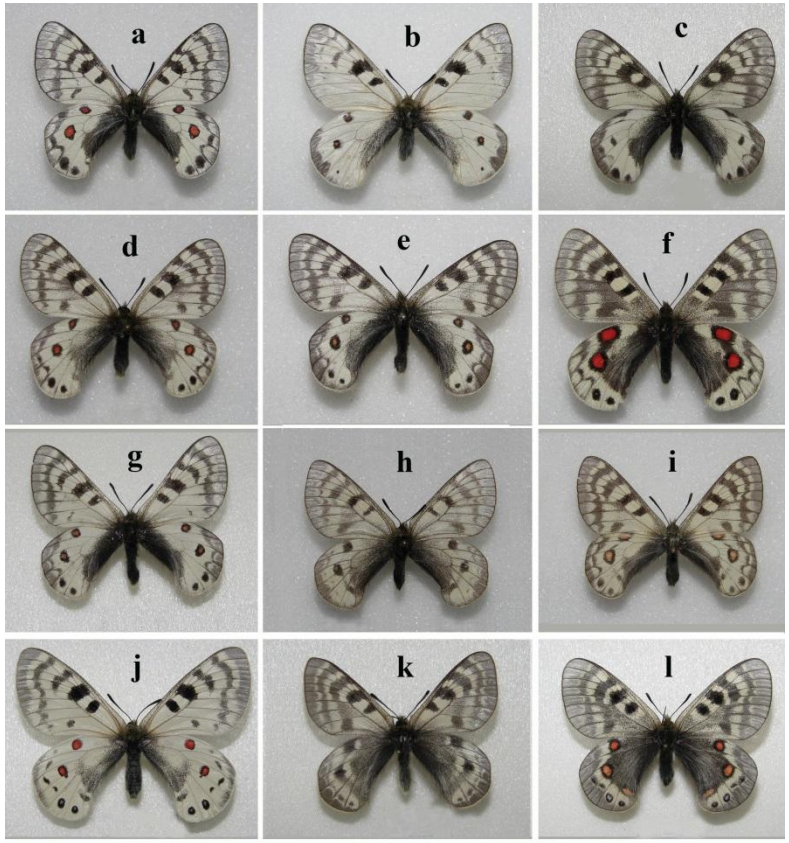
- Но даже если мы создадим модель для одного признака, она не пригодны для других, так как признаки очень разнородны

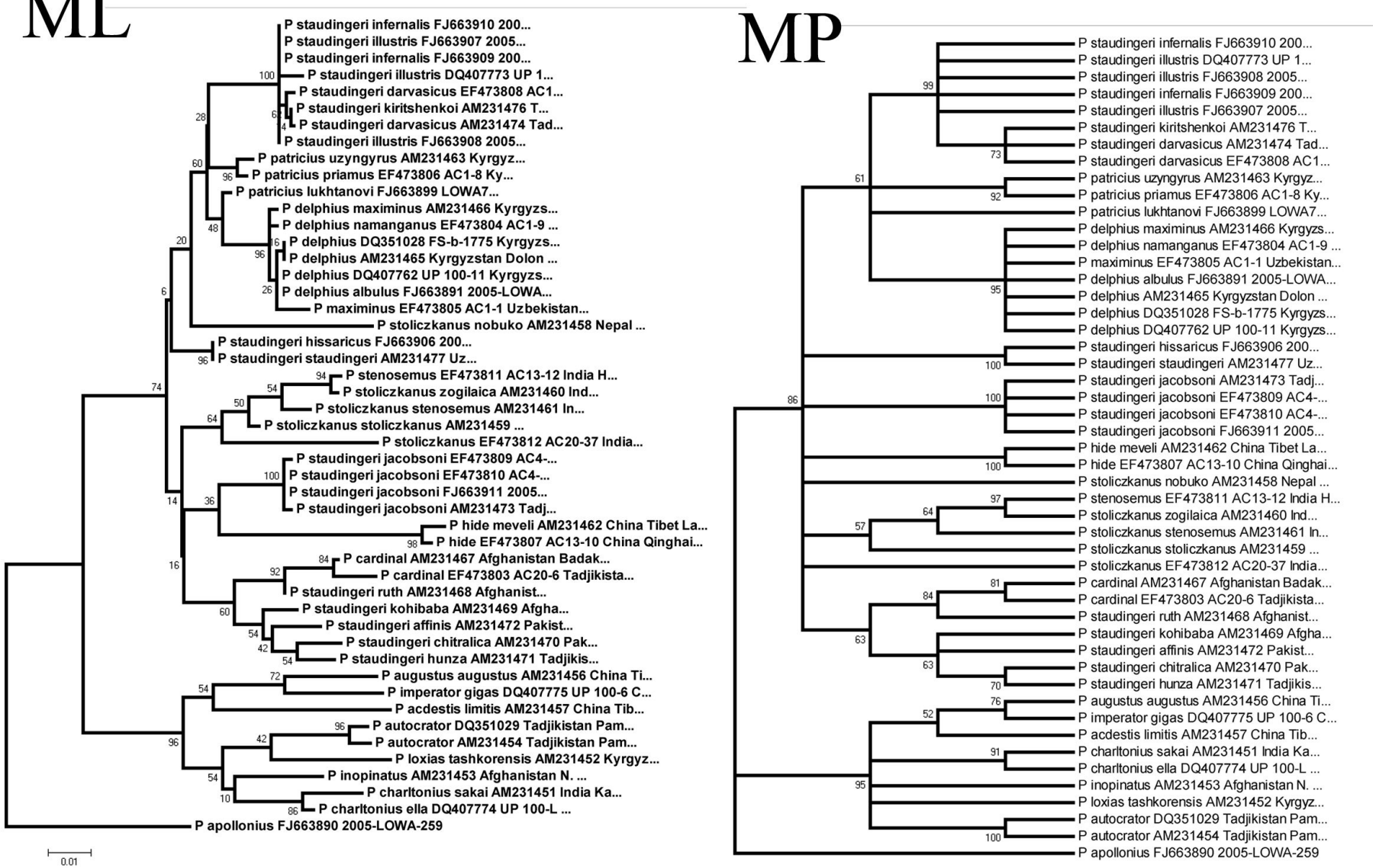
Модели молекулярной эволюции

- легко формализуются в виде формул, так как признаки стереотипны, а из изменения стандартны
  - например, модели, описывающие эволюцию нуклеотидных последовательностей:
    - JC (Jukes-Cantor model)
    - K2P (Kimura 2 parameter model)
    - F81 (Felsenstein 1981 model)
    - HKY85 (Hasegawa et al. 1985 model)
    - REV (general reversible model)
    - HKY85 + Γ (Hasegawa et al. 1985 +gamma distribution model)

- Аналитический и эвристические методы построения дерева максимального правдоподобия
- Бутстреп

Пример
Филогения бабочек рода Parnassius, основанная на анализе гена COI с использованием метода максимального правдоподобия




ML
P staudingeri infernalis FJ663910 200...
P staudingeri illustris FJ663907 2005...
P staudingeri infernalis FJ663909 200...
P staudingeri illustris DQ407773 UP 1...
P staudingeri darvasicus EF473808 AC1...
P staudingeri kiritshenkoi AM231476 T...
P staudingeri darvasicus AM231474 Tad...
P staudingeri illustris FJ663908 2005...
P patricius uzyngyrus AM231463 Kyrgyz...
P patricius priamus EF473806 AC1-8 Ky...
P patricius lukhtanovi FJ663899 LOWA7...
P delphius maximinus AM231466 Kyrgyzs...
P delphius namanganus EF473804 AC1-9 ...
P delphius DQ351028 FS-b-1775 Kyrgyzs...
P delphius AM231465 Kyrgyzstan Dolon ...
P delphius DQ407762 UP 100-11 Kyrgyzs...
P delphius albulus FJ663891 2005-LOWA...
P maximinus EF473805 AC1-1 Uzbekistan...
P stoliczkanus nobuko AM231458 Nepal ...
P staudingeri hissaricus FJ663906 200...
P staudingeri staudingeri AM231477 Uz...
P stenosemus EF473811 AC13-12 India H...
P stoliczkanus zogilaica AM231460 Ind...
P stoliczkanus stenosemus AM231461 In...
P stoliczkanus stoliczkanus AM231459 ...
P stoliczkanus EF473812 AC20-37 India...
P staudingeri jacobsoni EF473809 AC4-...
P staudingeri jacobsoni EF473810 AC4-...
P staudingeri jacobsoni FJ663911 2005...
P staudingeri jacobsoni AM231473 Tadj...
P hide meveli AM231462 China Tibet La...
P hide EF473807 AC13-10 China Qinghai...
P cardinal AM231467 Afghanistan Badak...
P cardinal EF473803 AC20-6 Tadjikista...
P staudingeri ruth AM231468 Afghanist...
P staudingeri kohibaba AM231469 Afgha...
P staudingeri affinis AM231472 Pakist...
P staudingeri chitralica AM231470 Pak...
P staudingeri hunza AM231471 Tadjikis...
P augustus augustus AM231456 China Ti...
P imperator gigas DQ407775 UP 100-6 C...
P acdestis limitis AM231457 China Tib...
P autocrator DQ351029 Tadjikistan Pam...
P autocrator AM231454 Tadjikistan Pam...
P loxias tashkorensis AM231452 Kyrgyz...
P inopinatus AM231453 Afghanistan N. ...
P charltonius sakai AM231451 India Ka...
P charltonius ella DQ407774 UP 100-L ...
P apollonius FJ663890 2005-LOWA-259
0.01
MP
P staudingeri infernalis FJ663910 200...
P staudingeri illustris DQ407773 UP 1...
P staudingeri illustris FJ663908 2005...
P staudingeri infernalis FJ663909 200...
P staudingeri illustris FJ663907 2005...
P staudingeri kiritshenkoi AM231476 T...
P staudingeri darvasicus AM231474 Tad...
P staudingeri darvasicus EF473808 AC1...
P patricius uzyngyrus AM231463 Kyrgyz...
P patricius priamus EF473806 AC1-8 Ky...
P patricius lukhtanovi FJ663899 LOWA7...
P delphius maximinus AM231466 Kyrgyzs...
P delphius namanganus EF473804 AC1-9 ...
P maximinus EF473805 AC1-1 Uzbekistan...
P delphius albulus FJ663891 2005-LOWA...
P delphius AM231465 Kyrgyzstan Dolon ...
P delphius DQ351028 FS-b-1775 Kyrgyzs...
P delphius DQ407762 UP 100-11 Kyrgyzs...
P staudingeri hissaricus FJ663906 200...
P staudingeri staudingeri AM231477 Uz...
P staudingeri jacobsoni AM231473 Tadj...
P staudingeri jacobsoni EF473809 AC4-...
P staudingeri jacobsoni EF473810 AC4-...
P staudingeri jacobsoni FJ663911 2005...
P hide meveli AM231462 China Tibet La...
P hide EF473807 AC13-10 China Qinghai...
P stoliczkanus nobuko AM231458 Nepal ...
P stenosemus EF473811 AC13-12 India H...
P stoliczkanus zogilaica AM231460 Ind...
P stoliczkanus stenosemus AM231461 In...
P stoliczkanus stoliczkanus AM231459 ...
P stoliczkanus EF473812 AC20-37 India...
P cardinal AM231467 Afghanistan Badak...
P cardinal EF473803 AC20-6 Tadjikista...
P staudingeri ruth AM231468 Afghanist...
P staudingeri kohibaba AM231469 Afgha...
P staudingeri affinis AM231472 Pakist...
P staudingeri chitralica AM231470 Pak...
P staudingeri hunza AM231471 Tadjikis...
P augustus augustus AM231456 China Ti...
P imperator gigas DQ407775 UP 100-6 C...
P acdestis limitis AM231457 China Tib...
P charltonius sakai AM231451 India Ka...
P charltonius ella DQ407774 UP 100-L ...
P inopinatus AM231453 Afghanistan N. ...
P loxias tashkorensis AM231452 Kyrgyz...
P autocrator DQ351029 Tadjikistan Pam...
P autocrator AM231454 Tadjikistan Pam...
P apollonius FJ663890 2005-LOWA-259

Соотношение парсимонии и максимального правдоподобия

Преимущества метода максимального правдоподобия:

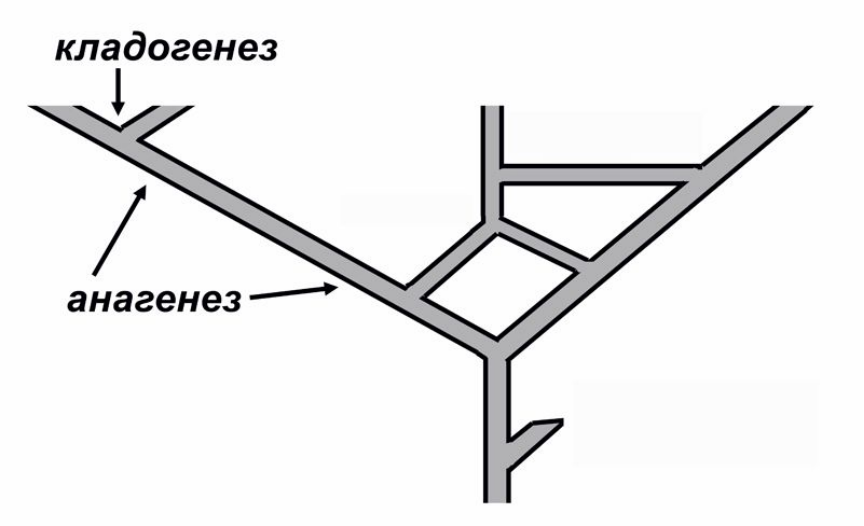
- Теоретически более состоятелен, так как не ограничен в выборе модели эволюции
  - 1) не нуждается в теоретически и практически несостоятельном принципе парсимонии в качестве критерия правильной реконструкции
  -

Преимущество метода максимального правдоподобия:

- 2) возможность использования гораздо большего числа признаков
  - не только синапоморфий, но и аутапоморфий (на самом деле еще и плезиоморфий [роль инвариантных сайтов] ! – эволюционные филогенетики должны возрадоваться -
- что дает принципиальную возможность разрешения большего числа узлов ветвления филогенетического дерева

Преимущества метода максимального правдоподобия:

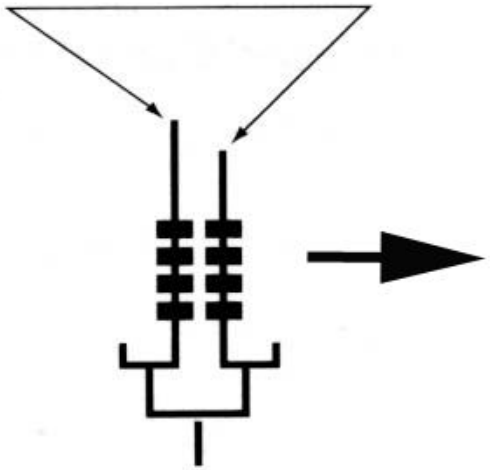
- 3) дает более адекватное представление об анагенетической составляющей эволюции

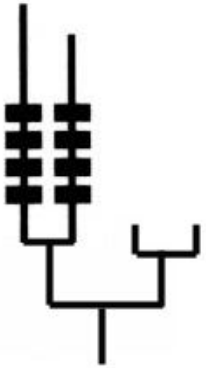


4) Менее чувствителен к эффекту длинных ветвей

Small tree

Длинные ветви имеют
большую вероятность, что в них независимо появятся
одинаковые признаки (гомоплазии)





ошибочная интерпретация их
в качестве синапоморфий
ведет к ложной реконструкции

Недостатки

- Ошибка в выборе модели может быть фатальна, т.е. иногда лучше упрощенная модель, чем более совершенная, но явно ошибочная

Методы укоренения деревьев

- По внешней группе
  - Принципы выбора внешней группы
- По средней точке – чтобы расстояние от общего предка до конца ветвей было одинаковым (основан на принципе молекулярных часов)

- По внешней группе
  - Принципы выбора внешней группы
    - Внешняя точка должна быть заведомо внешней

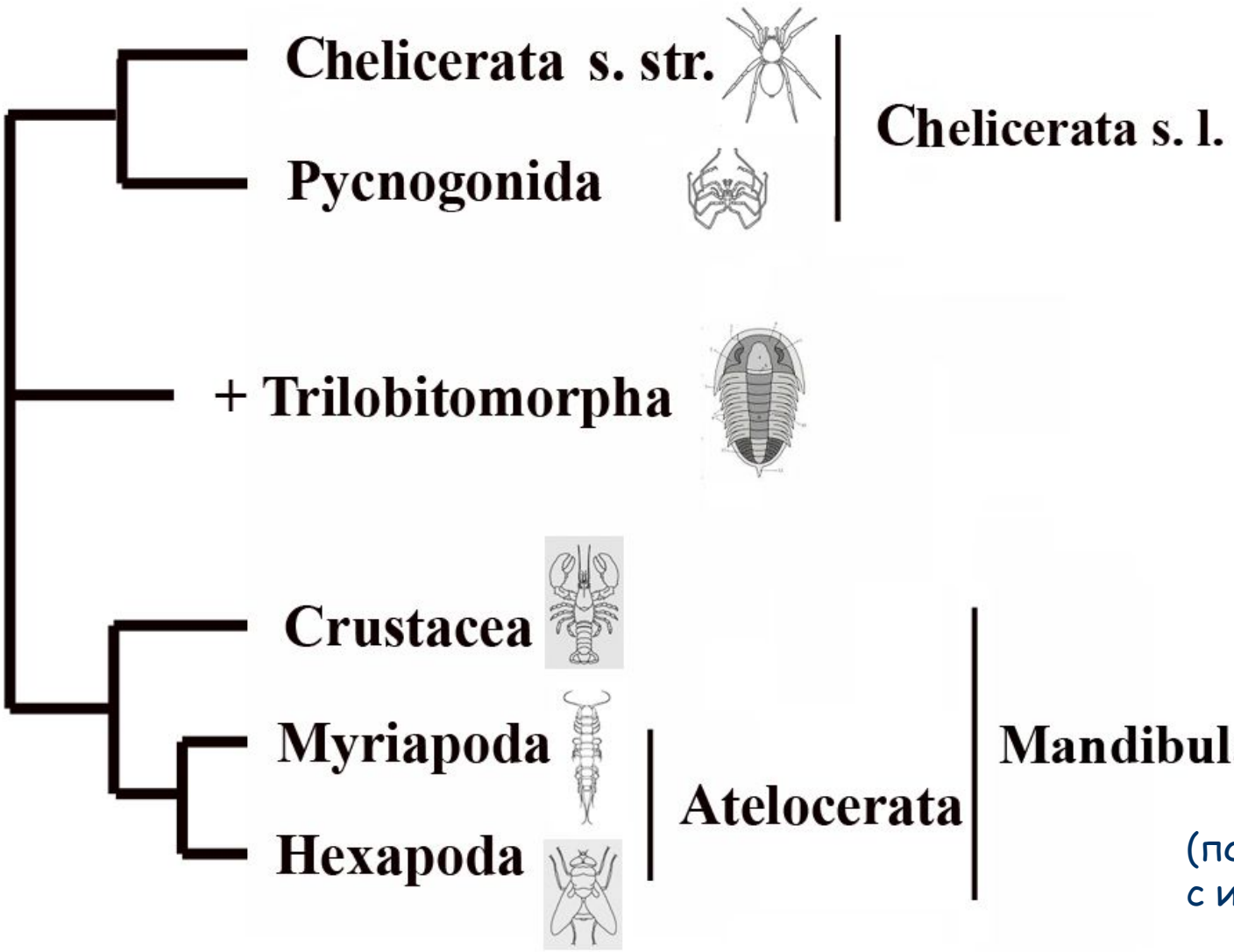
- По внешней группе
  - Принципы выбора внешней группы
    - Внешняя точка должна быть заведомо внешней
      - Но желательно не слишком далекой (т.е. максимально близкая, но заведомо внешняя)

- По внешней группе
  - Принципы выбора внешней группы
    - Внешняя группа должна быть заведомо внешней
      - Но желательно не слишком далекой (т.е. максимально близкая, но заведомо внешняя)
    - Внешняя группа желательно должна быть множественной

- По внешней группе
  - Принципы выбора внешней группы
    - Внешняя группа должна быть заведомо внешней
      - Но желательно не слишком далекой (т.е. максимально близкая, но заведомо внешняя)
    - Внешняя группа желательно должна быть множественной
    - Внешняя группа не должна быть полифилетической

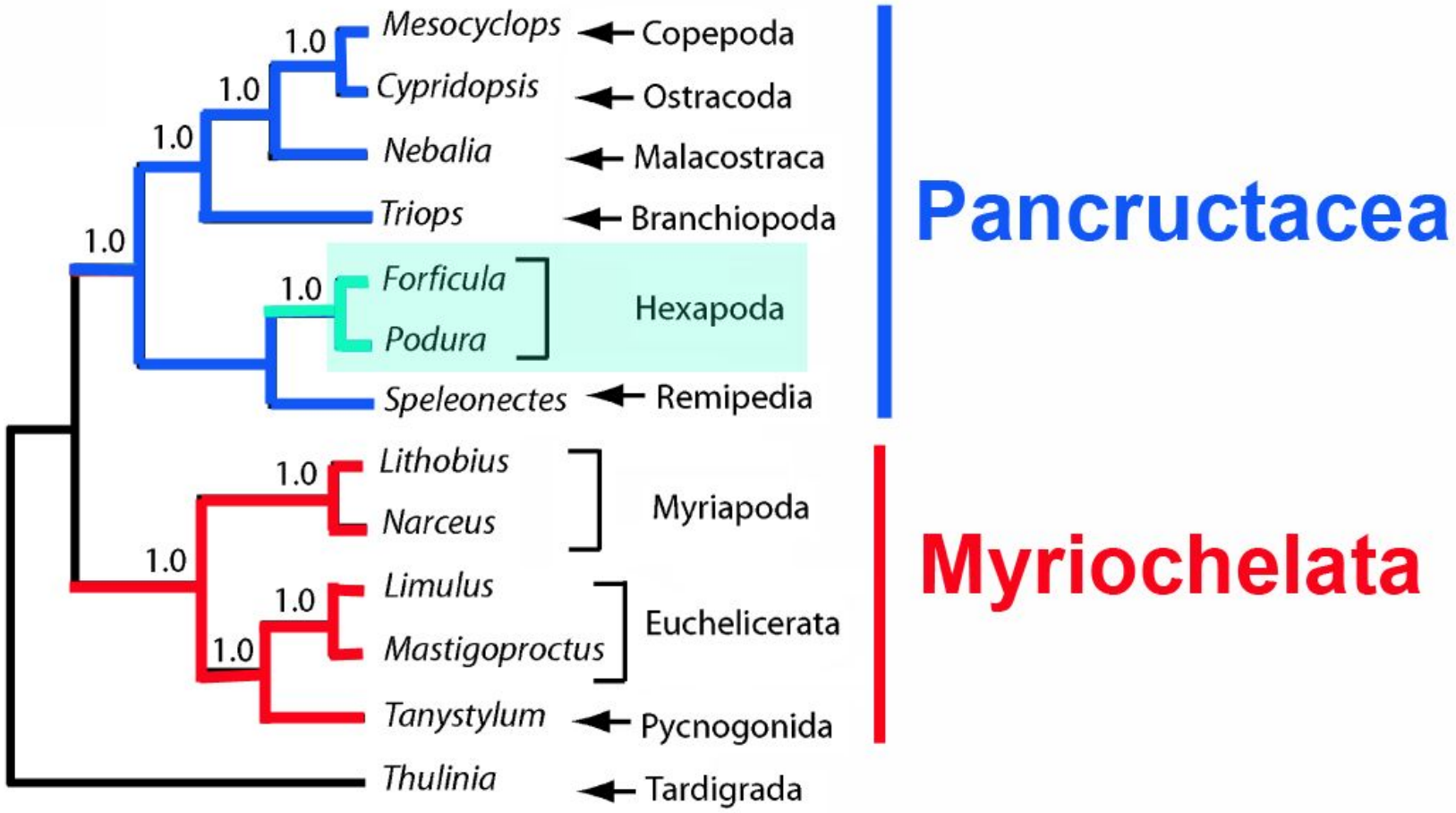
Представление о филогении членистоногих, которое недавно считалось классическим:

насекомые (Hexapoda) и многоножки (Myriapoda) – сестринские группы



(по: Клюге, 2000, с изменениями)

формальный анализ всей совокупности молекулярных признаков (62 гена, 41000 пар нуклеотидов) поддерживает как Pancrustacea, так и Myriochelata



Regier et al., 2008. Resolving Arthropod phylogeny: Exploring phylogenetic signal within 41 kb of protein-coding nuclear gene sequence. ***Syst.biol.*** 57:920-938

Методы укоренения деревьев

- По средней точке – чтобы расстояние от общего предка до конца ветвей было одинаковым (основан на принципе молекулярных часов)

- Метод ML основан на оптимизации соответствия выбранной модели и наблюдаемых данных, НО
- Пример с гномами