

# ΕΞΕΛΙΚΤΙΚΗ ΒΙΟΛΟΓΙΑ

---

ΑΡΗΣ ΠΑΡΜΑΚΕΛΗΣ

# Διδακτικό Σύγγραμμα-Περιεχόμενο διαλέξεων

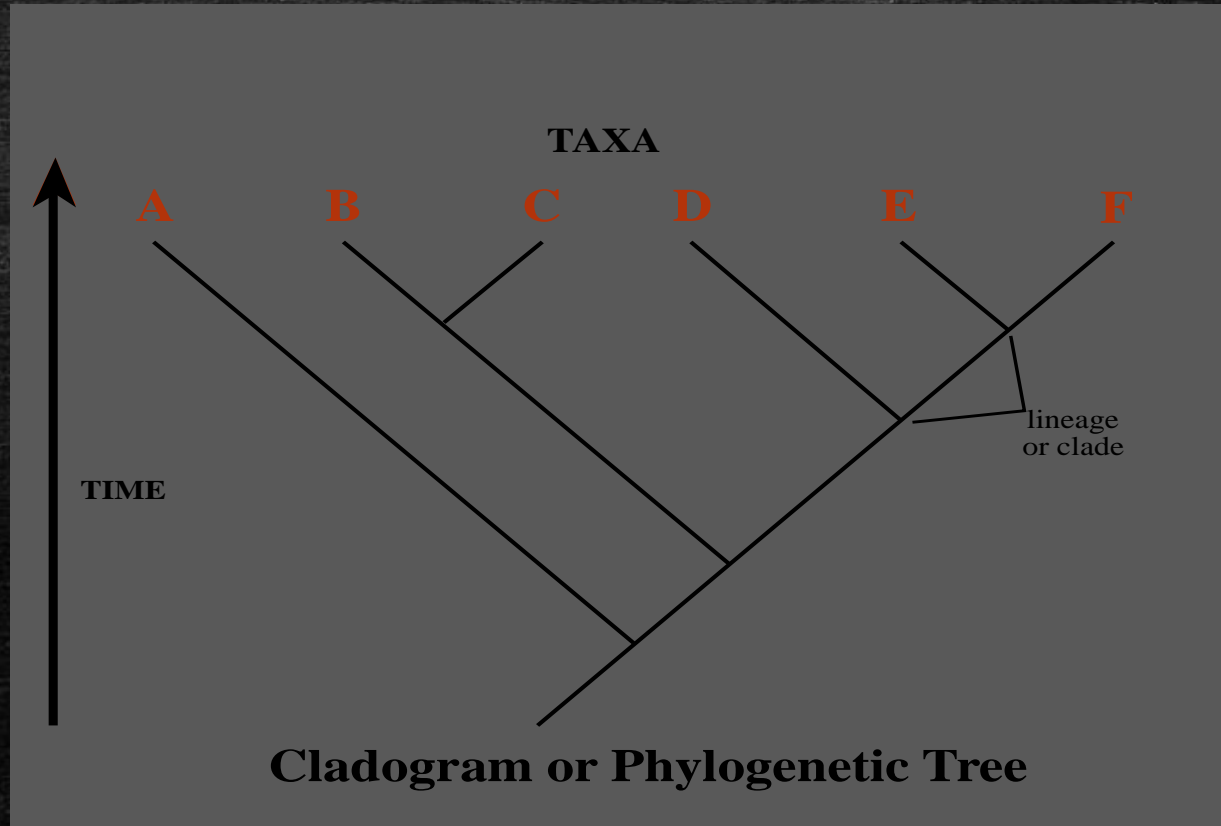
---

- Σύγγραμμα: Εισαγωγή στην Εξελικτική Βιολογία (Ροδάκης Γ.Κ., Καθηγητής ΕΚΠΑ, Ιατρικές εκδόσεις Λίτσας)
- Κεφάλαιο 3, ενότητες 3.4-3.7 (σελ.: 128-146)
- Εμπλουτισμός ύλης με επιπρόσθετο υλικό: περιεχόμενο των διαφανειών του μαθήματος (βιβλιογραφική παράθεση στο τέλος)

# Όλοι οι οργανισμοί συνδέονται εκ καταγωγής

Δεν υπάρχουν ανώτεροι και κατώτεροι οργανισμοί.

Μόνο οργανισμοί που εμφανίστηκαν παλιότερα ή πιο πρόσφατα.



Ο μέγιστος βαθμός πολυπλοκότητας έχει αυξηθεί. Ωστόσο, μικροί και απλοί οργανισμοί συνεχίζουν να υπάρχουν, ενώ το πιο κοινό επίπεδο πολυπλοκότητας έχει παραμείνει σχετικά σταθερό.

# Συστηματική – πεδίο της βιολογίας που ασχολείται με την ποικιλότητα και την εξελικτική ιστορία της ζωής

---

Περιλαμβάνει την Ταξινομική: DINC

Περιγραφή (Description)

Ταυτοποίηση (Identification)

Ονοματολογία (Nomenclature)

Ταξινόμηση (Classification)

Στόχος:

- Καθορισμός της Εξελικτικής Ιστορίας (Φυλογένεση) της ζωής

# Περιγραφή - Description

---

= περιγραφή γνωρισμάτων

**Χαρακτήρας** = μια συγκεκριμένη ιδιότητα, χαρακτηριστικό (π.χ., “χρώμα πετάλων”)

**Καταστάσεις χαρακτήρα (Character states)** = δυο ή περισσότερες μορφές του χαρακτήρα (π.χ., “κόκκινα,” “λευκά”).

# Αναγνώριση - Identification

---

= συσχέτιση του άγνωστου με το γνωστό

Πως? Ένας τρόπος:

Ταξινομική κλείδα, π.χ.,

Δένδρο

Φύλλα απλά ..... Species A

Φύλλα οδοντωτά ..... Species B

Θαμνώδες είδος

Άνθη κόκκινα ..... Species C

Άνθη λευκά ..... Species D

# Ονοματολογία-Nomenclature

---

Απόδοση ονόματος, ακολουθώντας ένα καθορισμένο σύστημα.

Διωνυμικό σύστημα (Binomial): Τα ονόματα των ειδών αποτελούνται από δυο συνθετικά (Linnaeus):

Π.χ., *Homo sapiens*

*Homo* = όνομα γένους

*sapiens* = ειδικό επίθετο

*Homo sapiens* = όνομα είδους

# Ταξινόμηση - Classification

---

Ιεραρχικά Επίπεδα (Hierarchical Ranks):

Επικράτεια-Domain\*

Βασίλειο-Kingdom

Φύλο-Phylum

Κλάση-Class

Τάξη-Order

Οικογένεια-Family

Γένος-Genus

Είδος-Species (βασική μονάδα στην κλίμακα ιεράρχησης)

\* Η επικράτεια είναι ένα πολύ πρόσφατα ορισμένο επίπεδο (Woese, 1991). Παλιότερα τα ιεραρχικά επίπεδα ξεκινούσαν από το βασίλειο



# Ταξινομική:

## Ιεραρχική Οργάνωση:

Επικράτεια-Domain

Βασίλειο- Kingdom

Φύλο-Phylum

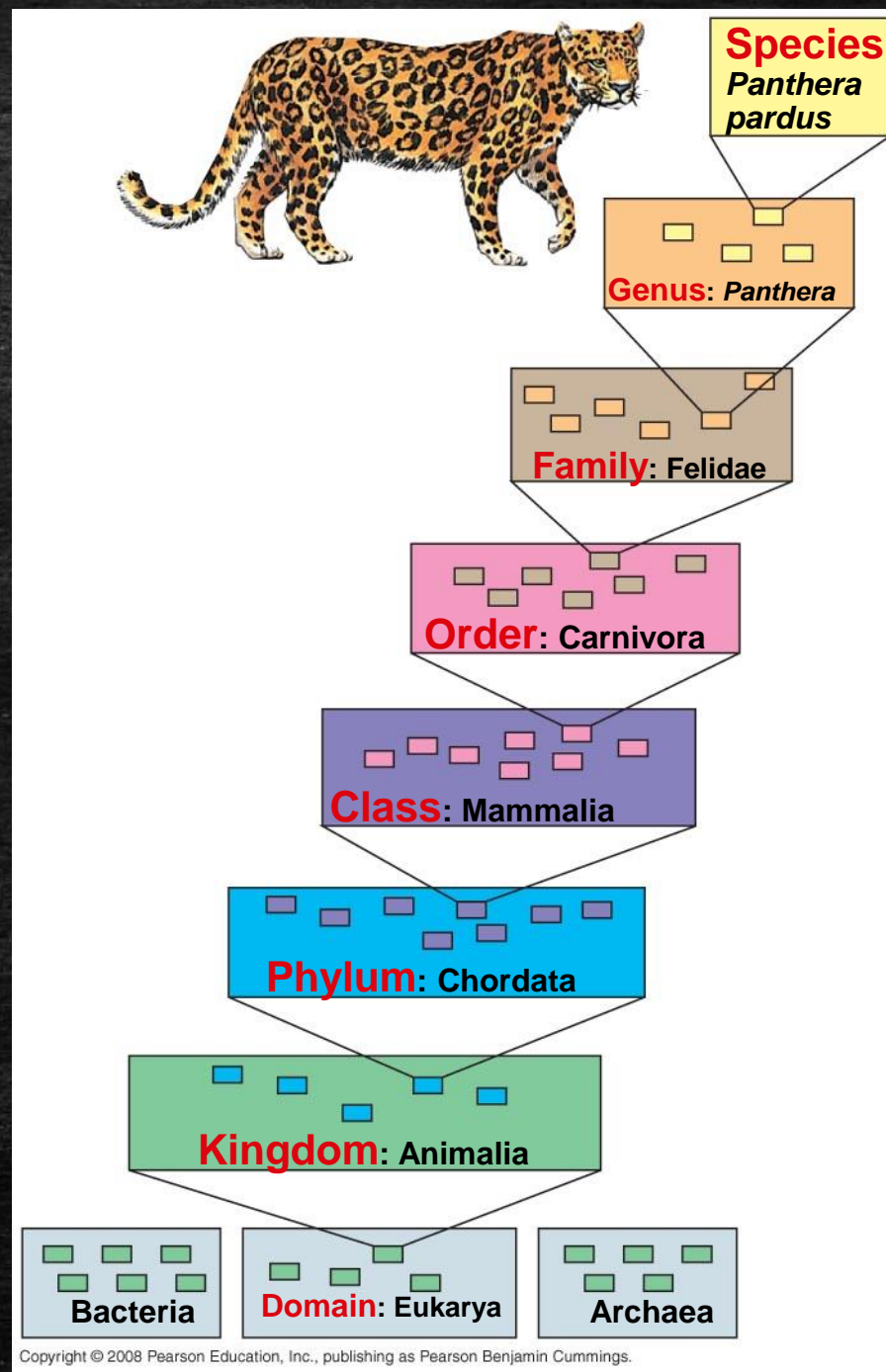
Ομοταξία ή Κλάση-Class

Τάξη-Order

Οικογένεια-Family

Γένος-Genus

είδος-species

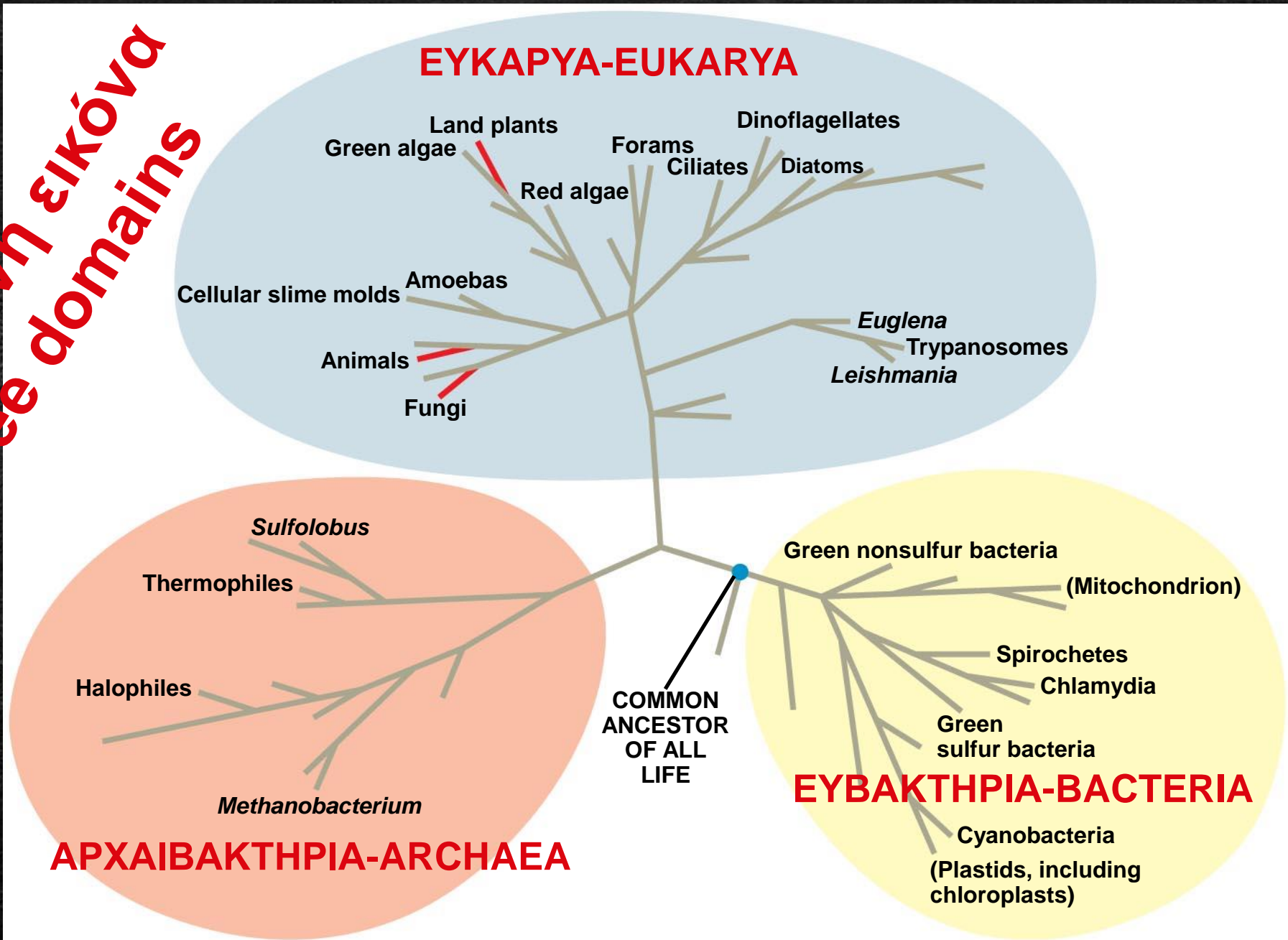


# Ιεραρχική Ταξινόμηση

---

- Ο **Linnaeus** εισήγαγε ένα σύστημα για την **ομαδοποίηση ειδών σε κατηγορίες που διευρύνονται προς τη μία κατεύθυνση.**
- Οι ταξινομικές κατηγορίες (από την πιο διευρυμένη προς την πιο περιορισμένη) είναι: η Επικράτεια (**domain**), Βασίλειο (**kingdom**), Φύλο (**phylum**), Ομοταξία ή Κλάση (**class**), Τάξη (**order**), Οικογένεια (**family**), Γένος (**genus**), και Είδος (**species**).
- Μια **ταξινομική μονάδα** σε οποιοδήποτε ιεραρχικό επίπεδο λέγεται **τάξον-τάξα (taxon-taxa).**

Η σημερινή εικόνα  
Three domains



## Τι είναι η **Συστηματική**

---

- Συστηματική είναι η μελέτη των κατηγοριών και της ποικιλότητας των οργανισμών και των σχέσεων μεταξύ τους.
- Η συστηματική παρέχει το απαραίτητο πλαίσιο για την αναγνώριση και μελέτη της ποικιλίας των οργανισμών και της εξέλιξής τους.

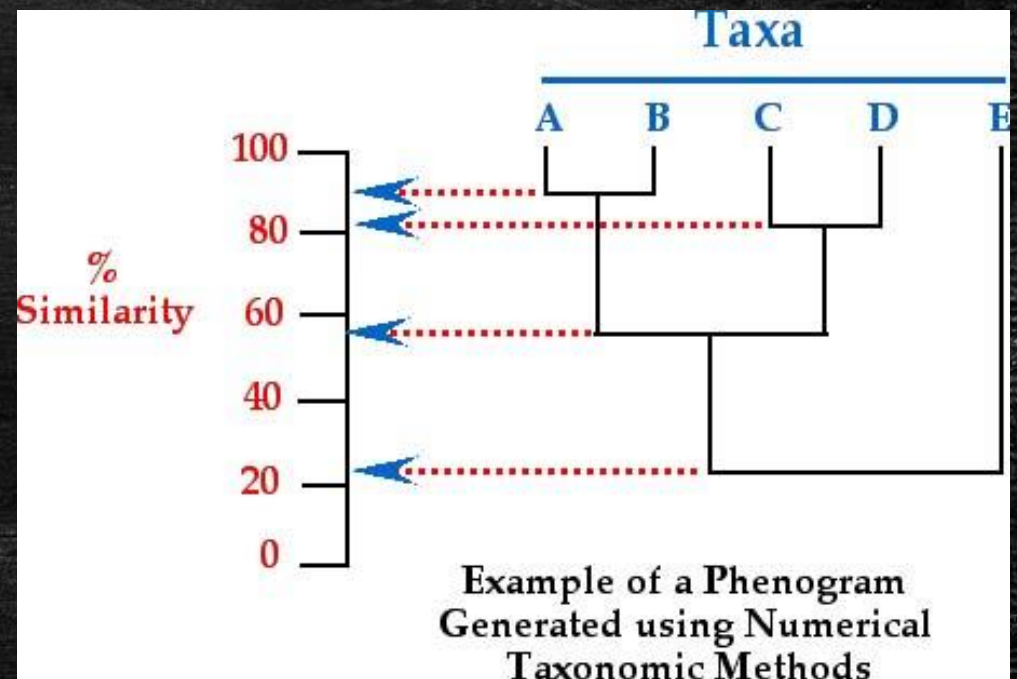
# Η Φαινετική και η Κλαδιστική προσέγγιση στην ταξινόμηση των οργανισμών

## Φαινετική ταξινόμηση

Στηρίζεται στη συνολική ομοιότητα

Όσο πιο όμοιοι οι οργανισμοί τόσο πιο συγγενικοί θεωρούνται μεταξύ τους

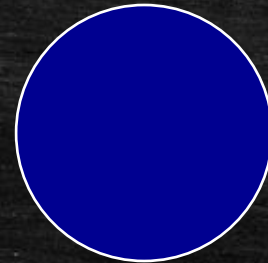
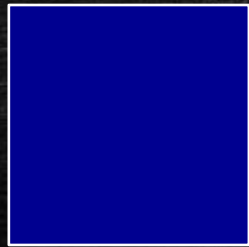
Αποδίδει τις σχέσεις με δένδρα γνωστά ως **φαινογράμματα**



# Προβλήματα της φαινετικής προσέγγισης:

---

- Μπορεί να είναι τελείως αυθαίρετη,  
π.χ. η ταξινόμηση των ακόλουθων με βάση το χρώμα ή το σχήμα:



# Προβλήματα της φαινετικής προσέγγισης:

Συγκλίνουσα εξέλιξη – Παρόμοιες περιβαλλοντικές πιέσεις και παράγοντες φυσικής επιλογής

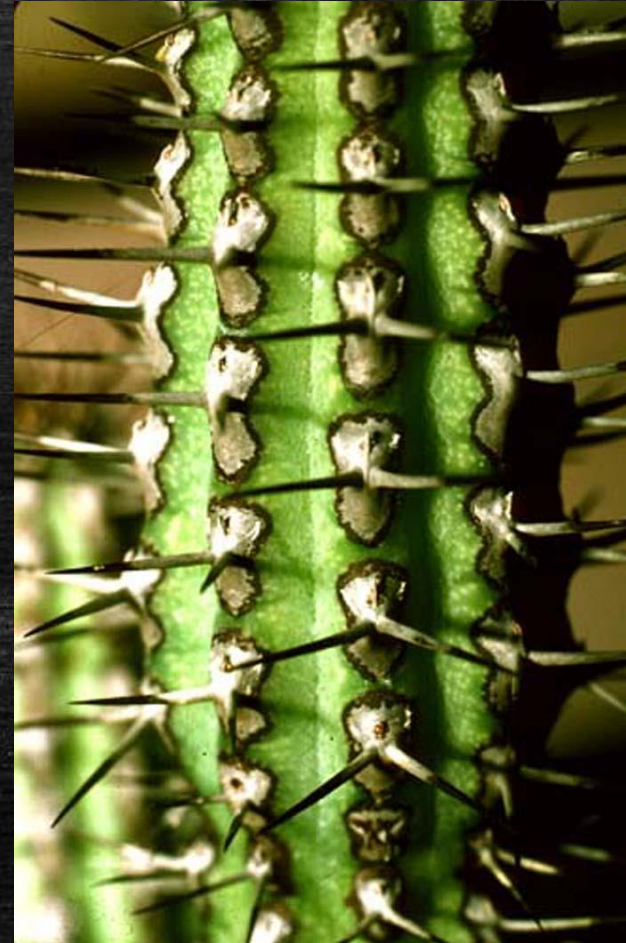
- Τα χρησιμοποιούμενα γνωρίσματα μπορεί να είναι αποτέλεσμα συγκλίνουσας εξέλιξης (convergent evolution)
- Προσαρμοστική σύγκλιση προκύπτει όταν παρόμοιες περιβαλλοντικές πιέσεις και φυσικής επιλογής, οδηγούν οργανισμούς που ανήκουν σε διαφορετικές εξελικτικές γραμμές, σε παρόμοιες/ανάλογες προσαρμογές.
- Τα φτερά των νυχτερίδων και των πτηνών είναι ομόλογα ως πρόσθια άκρα, αλλά ανάλογα ως λειτουργικά φτερά.
- Παρόμοιες/ανάλογες δομές ή μοριακές αλληλουχίες που εξελίχθηκαν ανεξάρτητα, λέγονται ομοπλασίες.

Συγκλίνουσα εξέλιξη:  
αγκάθια κάκτων και ειδών euphorbs

---



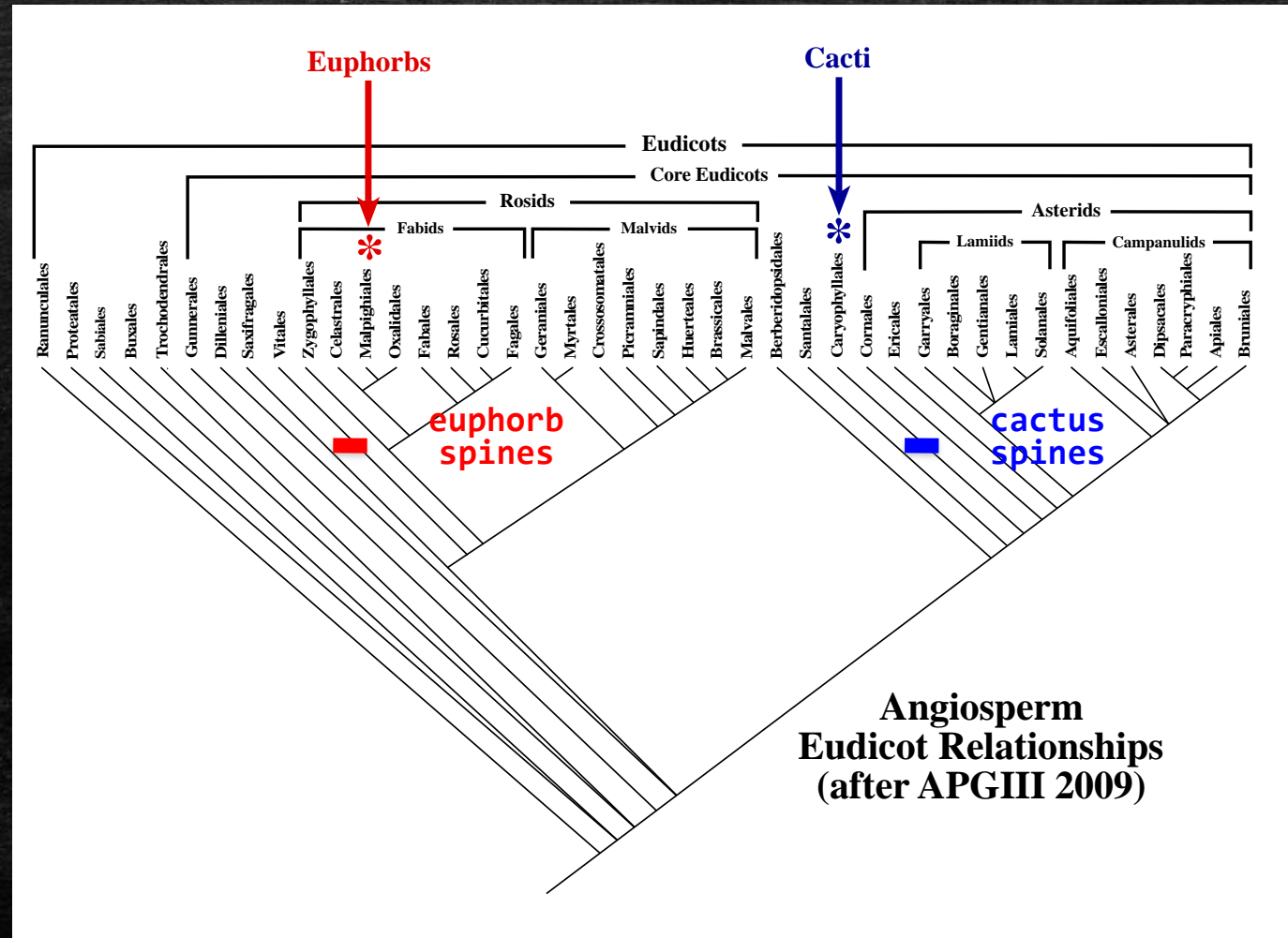
Cactus



Euphorb



# Συγκλίνουσα εξέλιξη: αγκάθια κάκτων και ειδών euphorbs



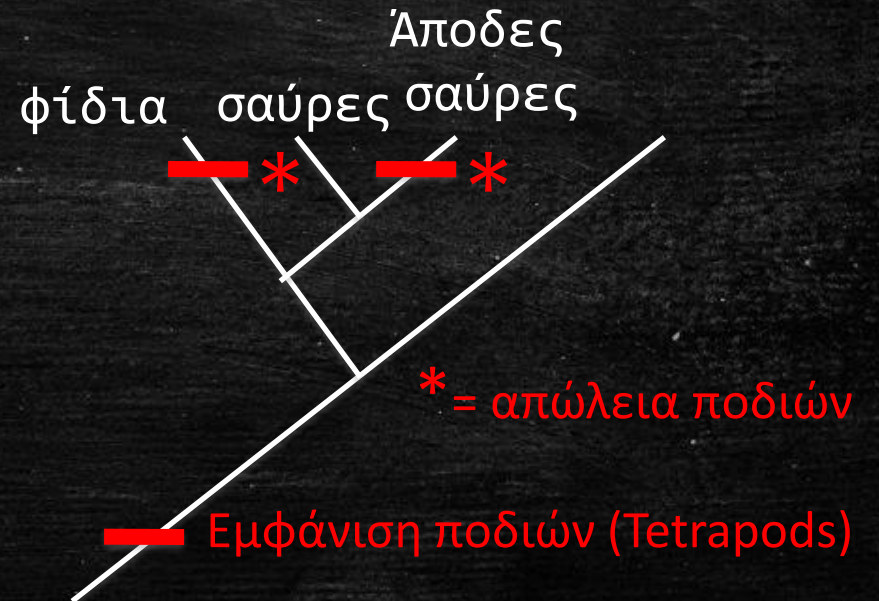
# Συγκλίνουσα εξέλιξη: απουσία ποδιών σε σαύρες και φίδια



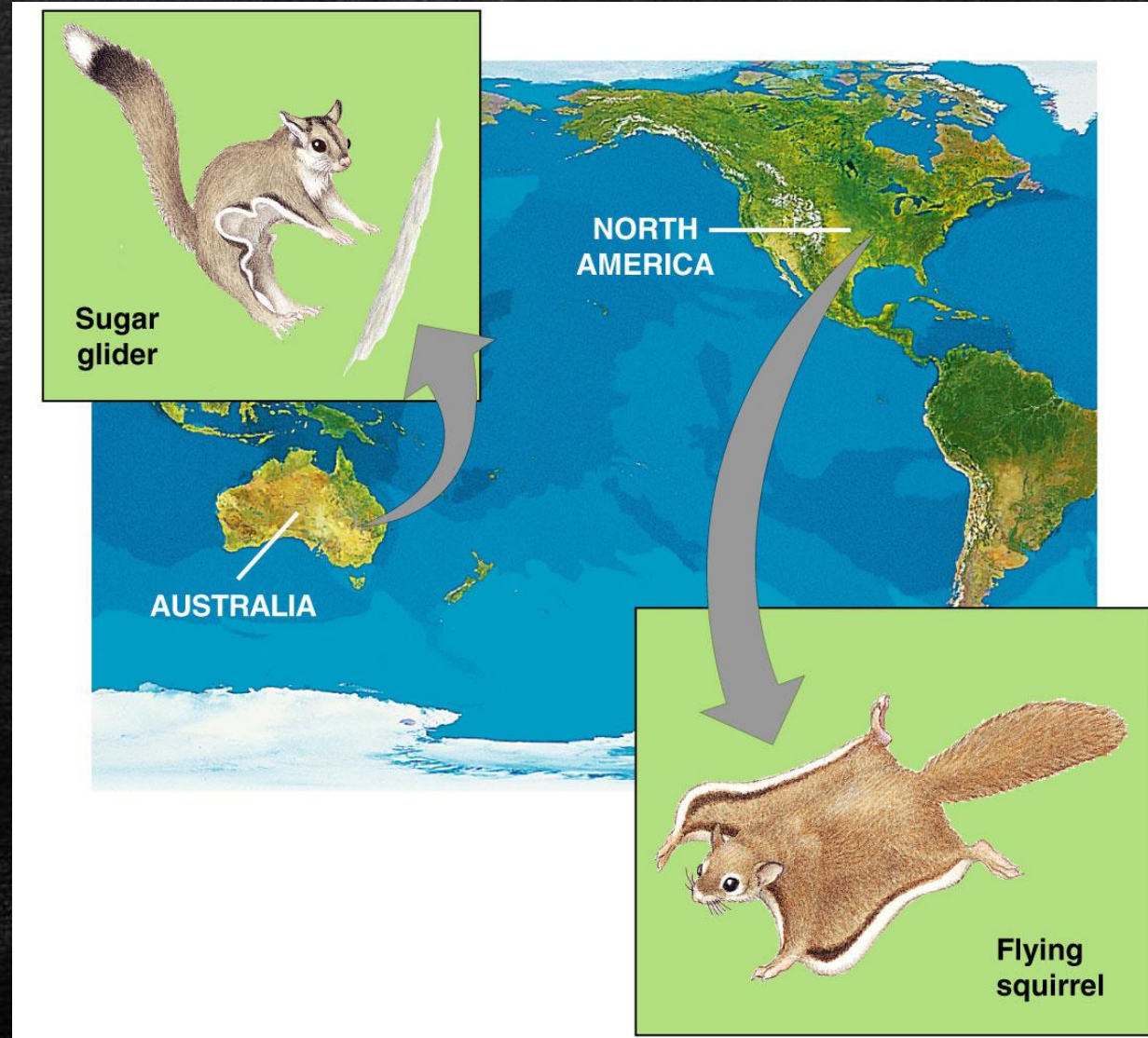
Άποδες σαύρες



Φίδια



# Συγκλίνουσα εξέλιξη: τα «φτερά» ορισμένων ζώων που εξελίχθηκαν ανεξάρτητα



# Προβλήματα της φαινετικής προσέγγισης:

Συγκλίνουσα εξέλιξη – Παρόμοιες περιβαλλοντικές πιέσεις και παράγοντες φυσικής επιλογής

---

- Η ομολογία διακρίνεται από την αναλογία χρησιμοποιώντας **στοιχεία** από **απολιθώματα** και το βαθμό της **πολυπλοκότητας**. Όσο πιο μεγάλη η πολυπλοκότητα των δομών που μοιάζουν, τόσο πιο πιθανή η ομολογία τους.
- Κατά τη διερεύνηση των εξελικτικών σχέσεων χρησιμοποιούνται μόνο ομόλογα γνωρίσματα είτε πρόκειται για μοριακά δεδομένα είτε για μορφολογικά.

# Η Φαινετική και η Κλαδιστική προσέγγιση στην ταξινόμηση των οργανισμών

---

## Κλαδιστική ταξινόμηση

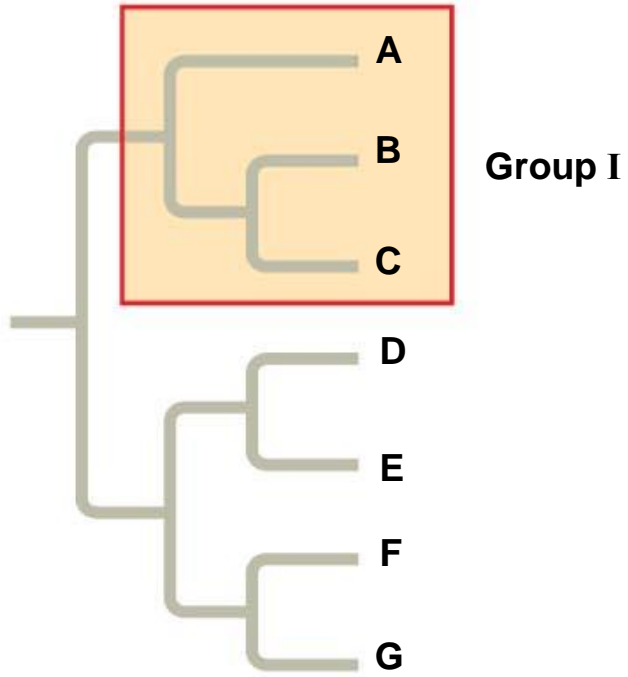
Στηρίζεται στα μοναδικά κοινά γνωρίσματα που φέρουν οι οργανισμοί

Όσο πιο πολλά τα μοναδικά κοινά γνωρίσματα των οργανισμών τόσο πιο συγγενικοί θεωρούνται μεταξύ τους

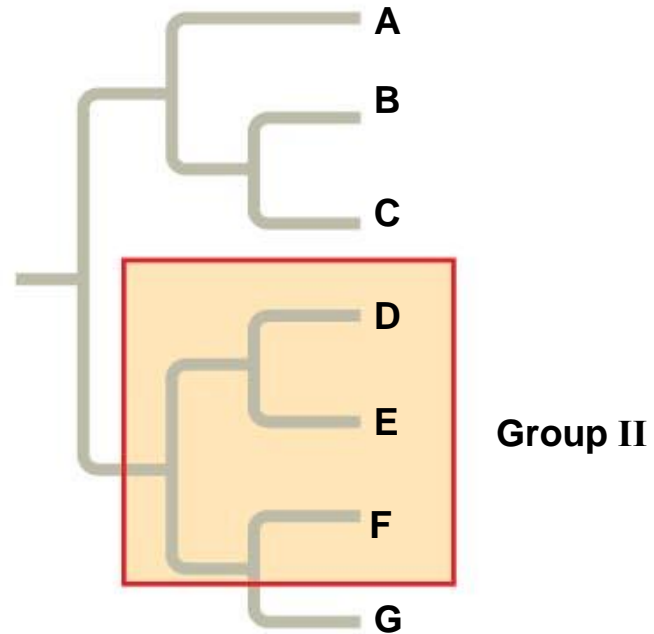
## Η κλαδιστική ομαδοποιεί τους οργανισμούς με βάση την κοινή καταγωγή

---

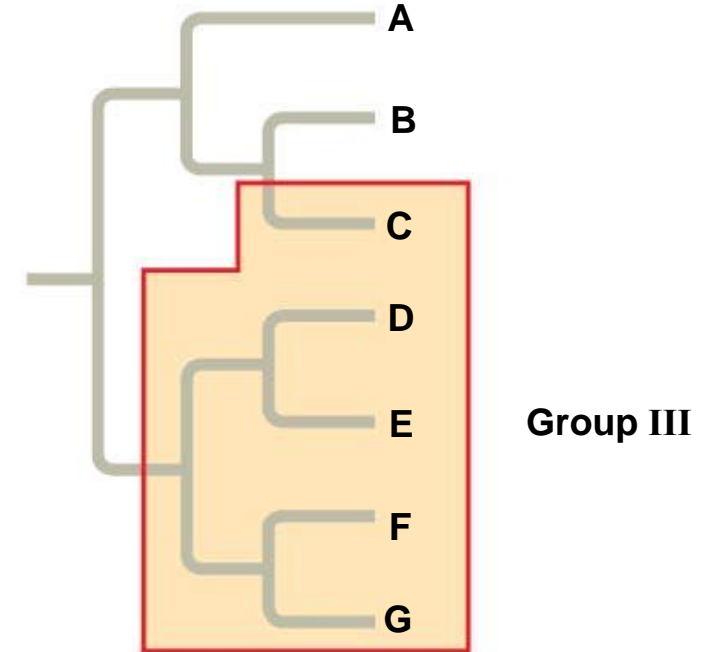
- Ένας **κλάδος** είναι μια ομάδα ειδών που περιλαμβάνει το προγονικό είδος και όλους τους απογόνους του.
- Ένα σύνολο κλαδιών συνιστούν ένα κλάδο μόνο όταν σχηματίζουν **μονοφυλετική ομάδα**, δηλαδή περιλαμβάνουν τον κοινό πρόγονο και όλους τους απογόνους τους.
- Μια **παραφυλετική ομάδα** αποτελείται από το προγονικό είδος και μερικούς από τους απόγονους του.
- Μια **πολυφυλετική ομάδα** περιλαμβάνει διάφορα είδη που όμως δεν έχουν έναν κοινό πρόγονο.



**Monophyletic** group / clade



**Paraphyletic** group



**Polyphyletic** group

## Κοινοί προγονικοί και κοινοί παράγωγοι χαρακτήρες

---

- Συγκρινόμενος με τον πρόγονο του, ένας οργανισμός έχει κοινά αλλά και διαφορετικά χαρακτηριστικά.
- Ένας **κοινός προγονικός (shared ancestral) χαρακτήρας** είναι ένας χαρακτήρας που προέκυψε στον πρόγονο του τάξου.
- Ένας **κοινός παράγωγος (shared derived) χαρακτήρας** είναι μια εξελικτική καινοτομία **μοναδική (αποκλειστική)** σε ένα **συγκεκριμένο κλάδο**.



Κάθε είδος είναι ένα **μωσαϊκό** χαρακτήρων

➤ **Προγονικών (Ancestral)** χαρακτήρων

π.χ. πενταδακτυλία στα χερσαία σπονδυλωτά και

➤ **Παράγωγων (Derived)** χαρακτήρων

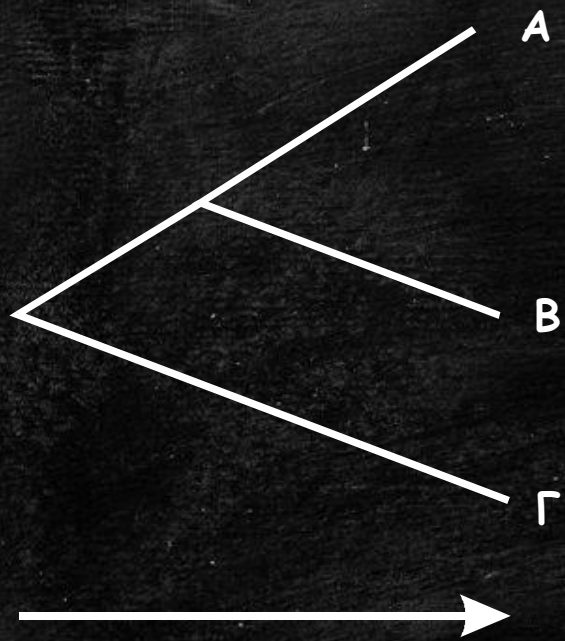
π.χ. ο εγκέφαλος του ανθρώπου

Κάθε χαρακτήρας μπορεί να έχει μία ή περισσότερες καταστάσεις χαρακτήρα (Character States)

π.χ η πενταδακτυλία → 5 δάκτυλα όπως στον άνθρωπο, 4 όπως στο πρόβατο, 1 όπως στο άλογο

Η εξέλιξη συνίσταται

- Στην **Αναγένεση (Anagenesis)** - αλλαγή μέσα σε μία συγκεκριμένη γενεαλογική γραμμή
- Στη **Κλαδογένεση (Cladogenesis)** - τη διακλάδωση του φυλογενετικού δέντρου μέσω ειδογένεσης



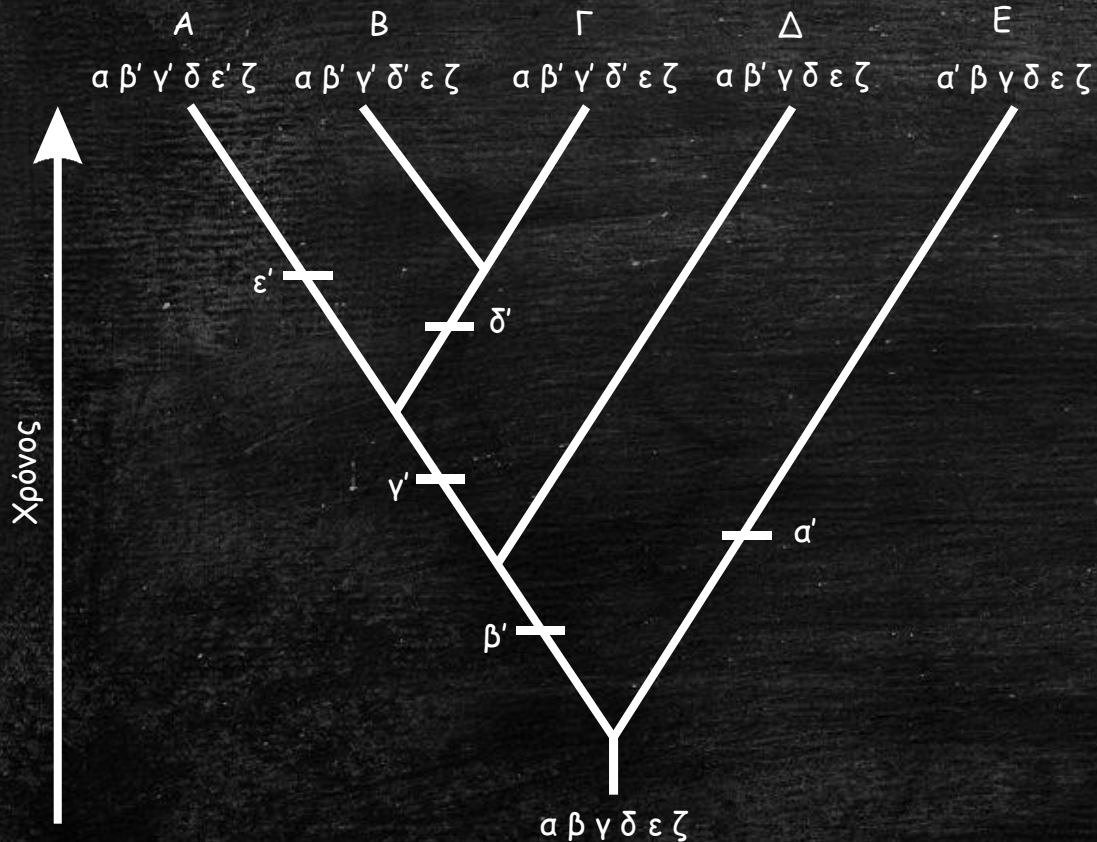
Το A συγγενικότερο του B από ότι του Γ  
δηλαδή

το A και το B χωρίσθηκαν από ένα κοινό  
πρόγονο

πιο πρόσφατα από ότι το Γ

# Ορολογία Κλαδιστικής

Μια προγονική κατάσταση χαρακτήρα ονομάζεται και **Πλησιομορφική**, ενώ μια παράγωγη κατάσταση χαρακτήρα **Απομορφική** ή «προοδευτικός χαρακτήρας»



Ένα προγονικό χαρακτηριστικό που απαντάται σε διαφορετικά είδη» καλείται **Συμπλησιομορφικό**, ενώ ένα παράγωγο **Συναπομορφικό**

Ένα παράγωγο χαρακτηριστικό που είναι μοναδικό σε ένα είδος καλείται **Αυταπομορφικό**

## Απομορφία (παράγωγο χαρακτηριστικό)



- φολίδες (προγονικό χαρακτήρας) -----> φτέρωμα (feathers) (παράγωγος χαρακτήρας)

- Η παρουσία φτερώματος αποτελεί μια **απομορφία** των πτηνών. Επειδή το χαρακτηριστικό το φέρουν πολλά τάξα και όχι μόνο ένα, αποτελεί μια **συναπομορφία**.



# Η Φαινετική και η Κλαδιστική προσέγγιση στην ταξινόμηση των οργανισμών

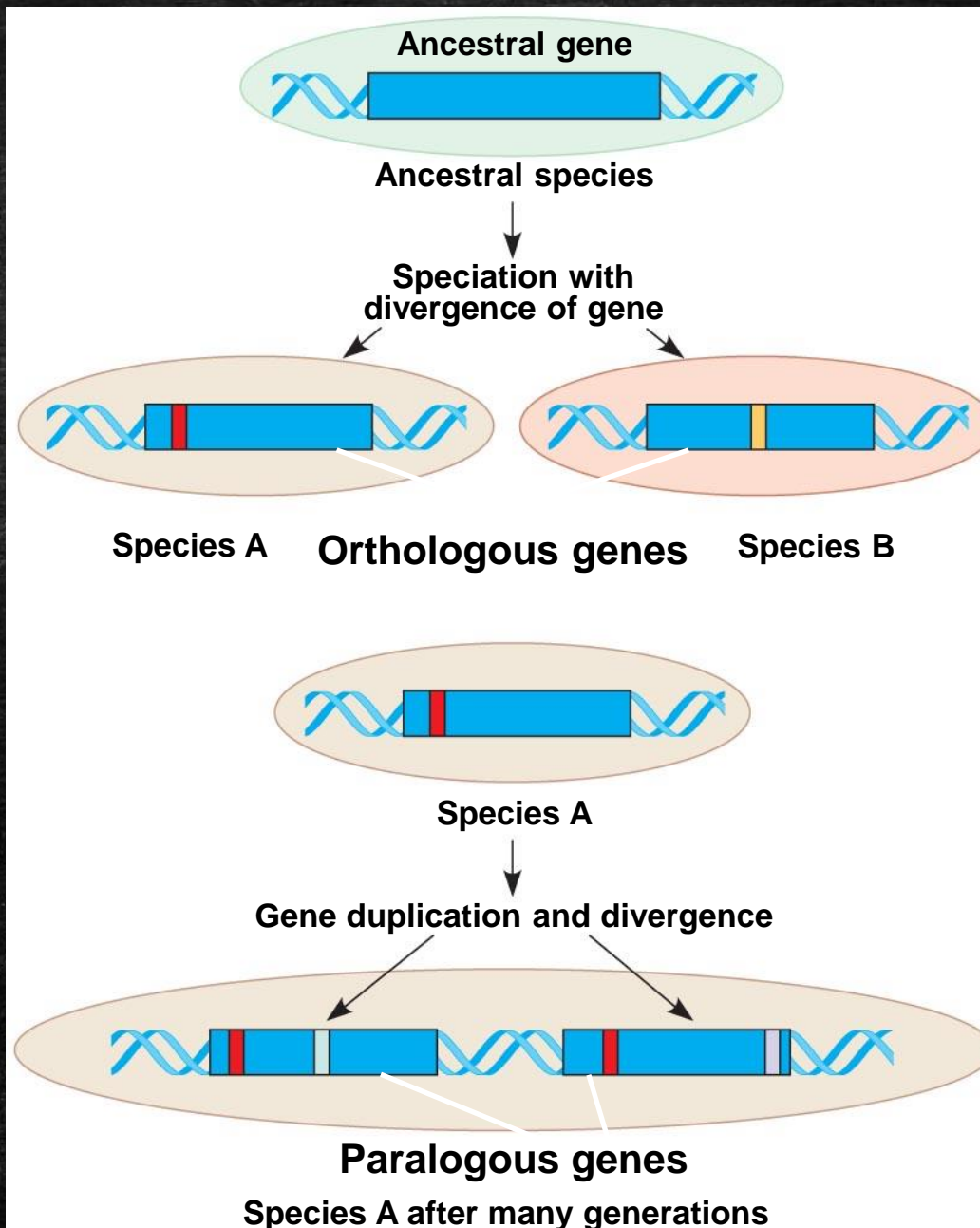
## Κλαδιστική ταξινόμηση

Στηρίζεται στα μοναδικά κοινά γνωρίσματα (**συναπομορφίες**) που φέρουν οι οργανισμοί

Όσο πιο πολλές οι **συναπομορφίες** των οργανισμών τόσο πιο συγγενικοί θεωρούνται μεταξύ τους

**Ορθόλογα** γονίδια:  
υπάρχουν σε ένα μόνο  
αντίγραφο και είναι  
ομόλογα μεταξύ των ειδών

**Παράλογα** γονίδια:  
προκύπτουν από διπλασιασμό,  
υπάρχουν σε περισσότερα από  
ένα αντίγραφα. Μπορούν να  
αποκλίνουν εντός του κλάδου  
που τα φέρει και να οδηγήσουν  
σε νέα λειτουργικά γονίδια



Κατά τη διερεύνηση  
φυλογενετικών σχέσεων  
στηριζόμαστε σε  
**ορθόλογα** γονίδια

# Συνδέοντας την ταξινόμηση με τη φυλογένεση και τις εξελικτικές σχέσεις

- Οι συστηματικοί αποτυπώνουν **εξελικτικές σχέσεις** σε διακλαδιζόμενα **φυλογενετικά δένδρα**.
- Ένα φυλογενετικό δένδρο είναι μια υπόθεση σε ότι αφορά τις εξελικτικές σχέσεις των τάξεων που ενσωματώνει.
- Κάθε **διακλάδωση** εκπροσωπεί την απόκλιση δυο ειδών.
- **Αδελφά τάξα** είναι αυτά που μοιράζονται άμεσα έναν κοινό πρόγονο.

# ΦΥΛΟΓΕΝΕΤΙΚΑ ΔΕΝΤΡΑ

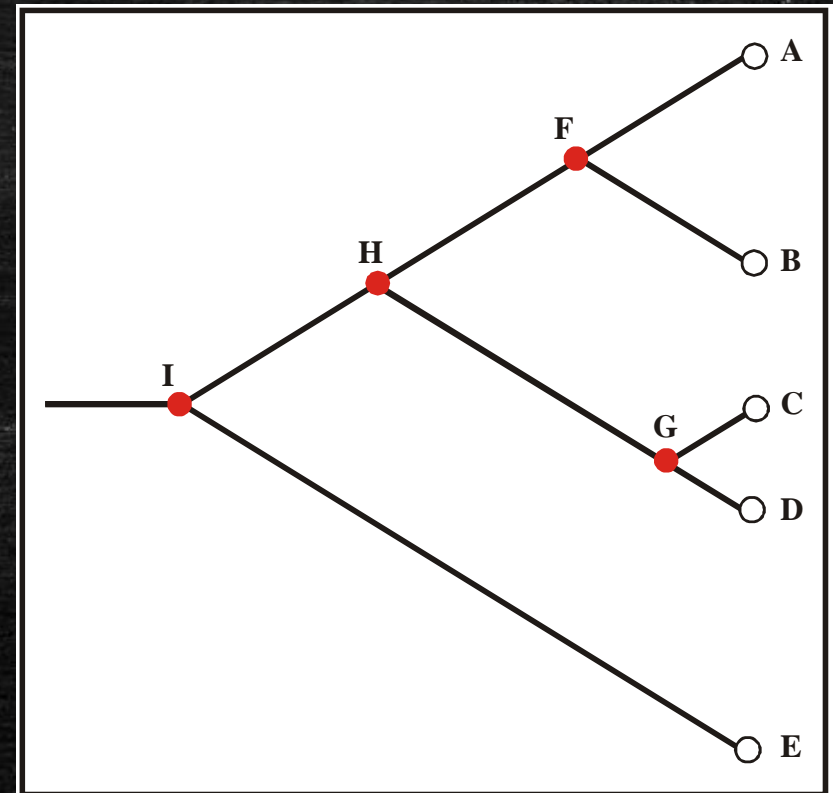
Δενδροειδής (συνήθως) παράσταση που απεικονίζει τις εξελικτικές σχέσεις ανάμεσα σε μια ομάδα οργανισμών.

Το φυλογενετικό δέντρο είναι ένα γράφημα που αποτελείται από

1. **Κόμβους** (ταξινομικές μονάδες)

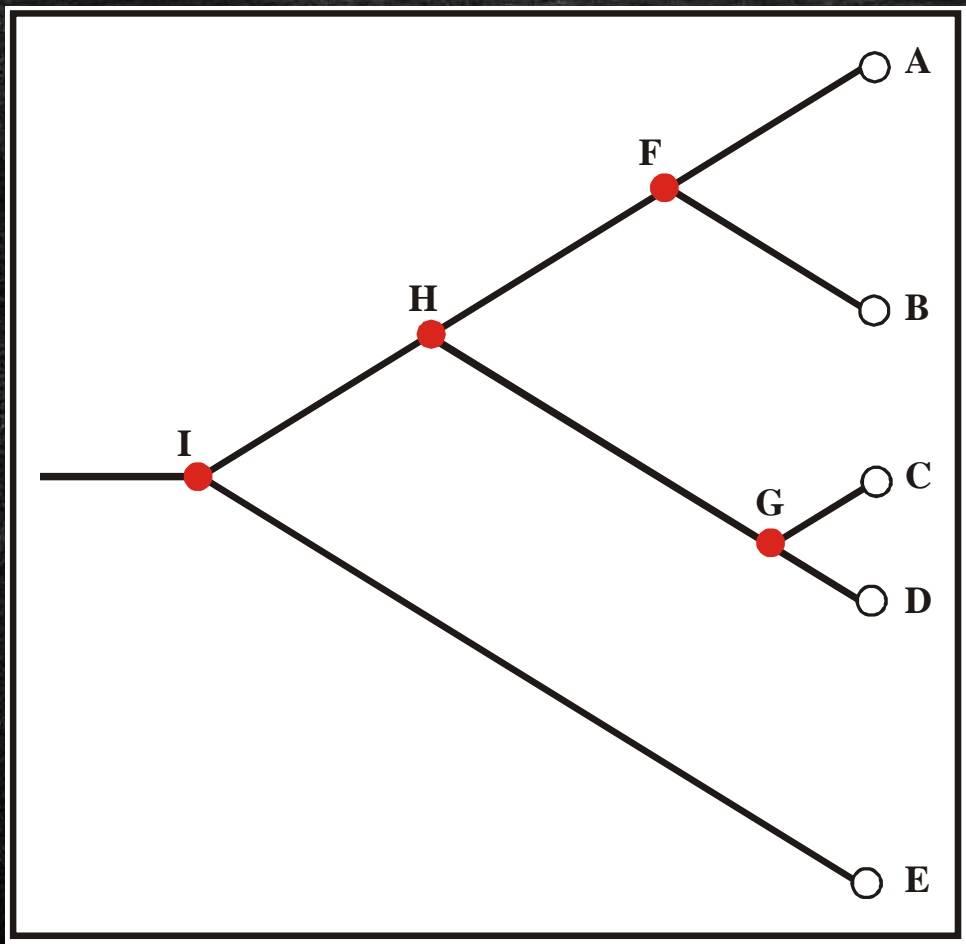
και

2. **Κλάδους** (γραμμές που διέρχονται από κόμβο)





# ΦΥΛΟΓΕΝΕΤΙΚΑ ΔΕΝΤΡΑ



Κόμβοι

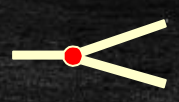
- Εξωτερικοί: αρτίγονες ταξινομικές μονάδες = operational taxonomic units (OTUs)
- Εσωτερικοί: προγονικές ταξινομικές μονάδες = hypothetical taxonomic units (HTUs)

Κλάδοι

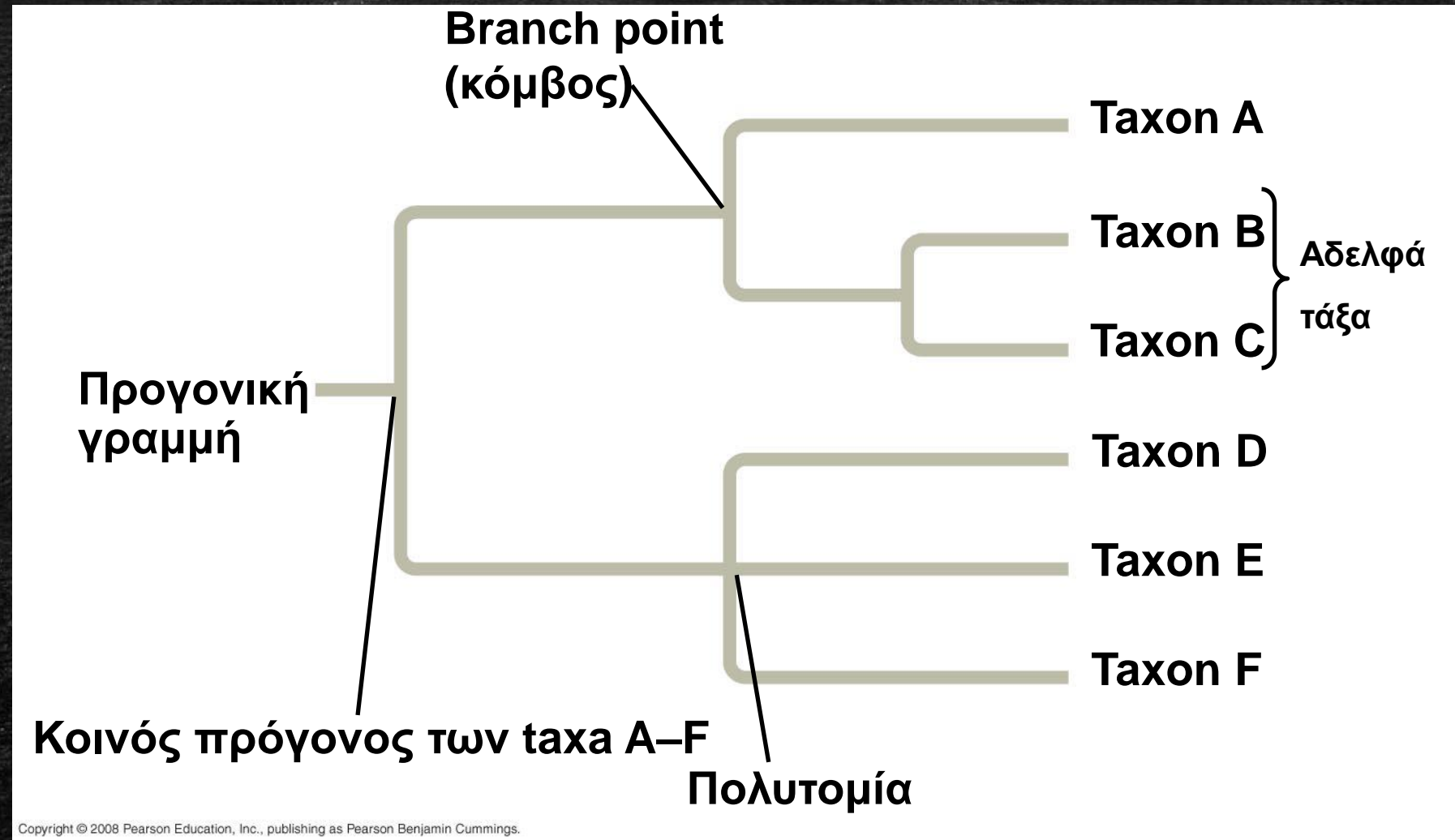
- Εξωτερικοί: κλάδοι που καταλήγουν σε εξωτερικό κόμβο
- Εσωτερικοί: κλάδοι που καταλήγουν σε εσωτερικό κόμβο

Εσωτερικοί κόμβοι

- Διχοτομούμενοι: ένα έχει μόνο δύο άμεσους απόγονους
- Πολυτομούμενοι: ένα έχει περισσότερους από δύο άμεσους απόγονους

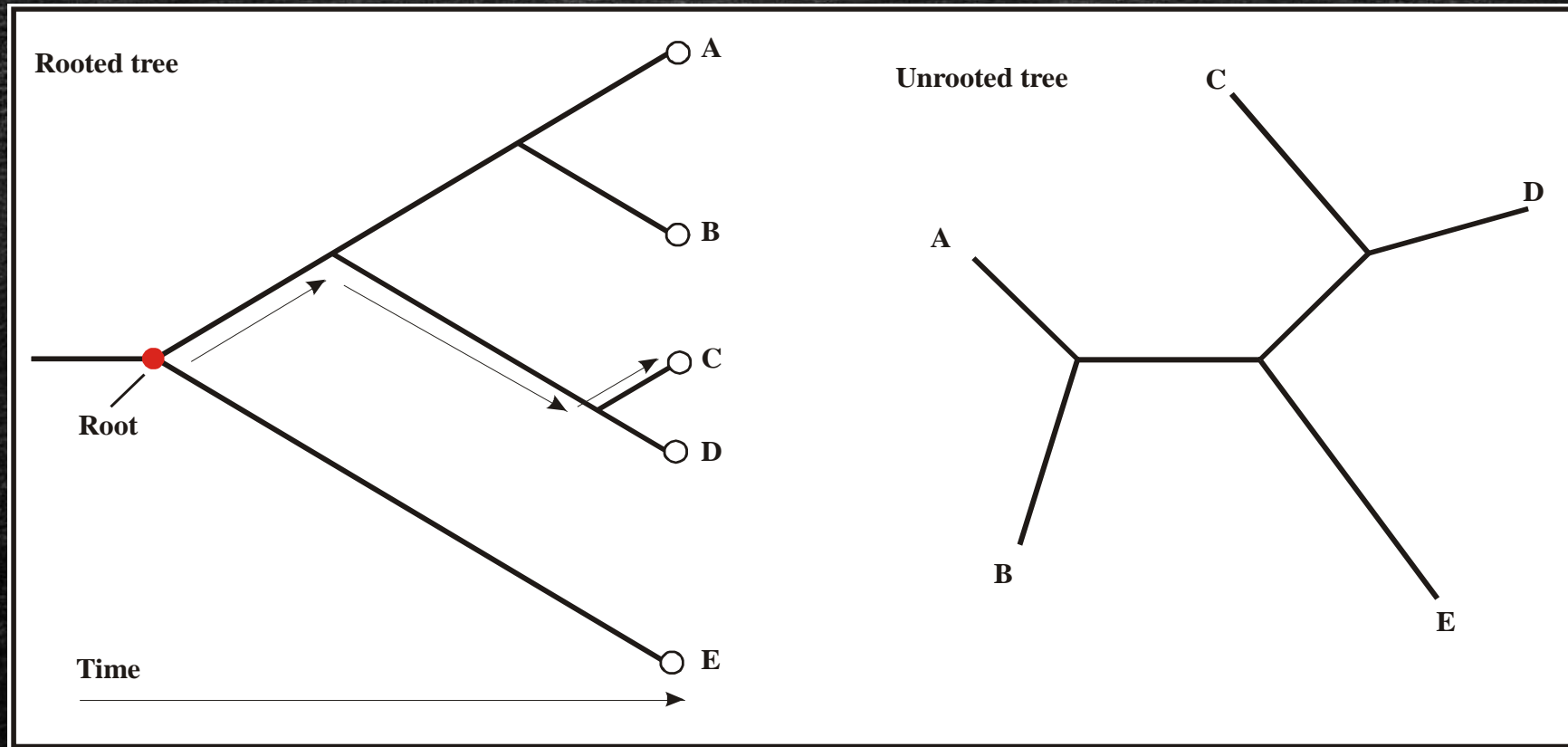


# ΦΥΛΟΓΕΝΕΤΙΚΑ ΔΕΝΤΡΑ

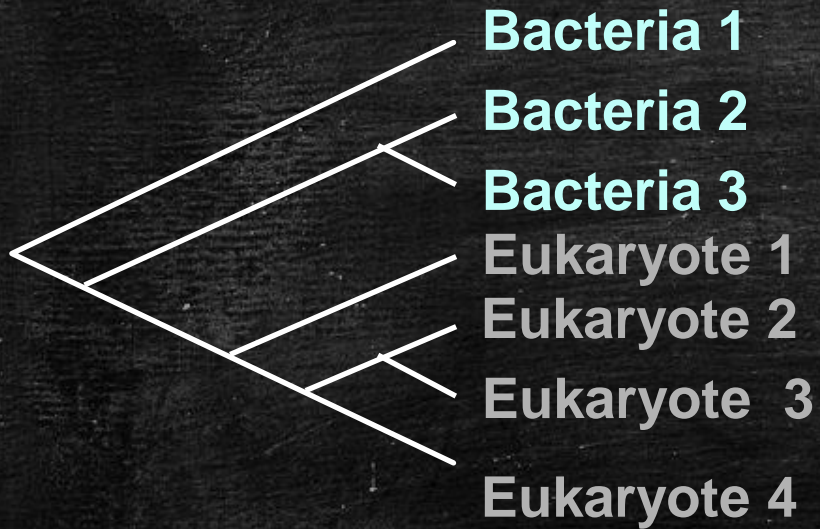


# ΤΥΠΟΙ ΦΥΛΟΓΕΝΕΤΙΚΩΝ ΔΕΝΤΡΩΝ

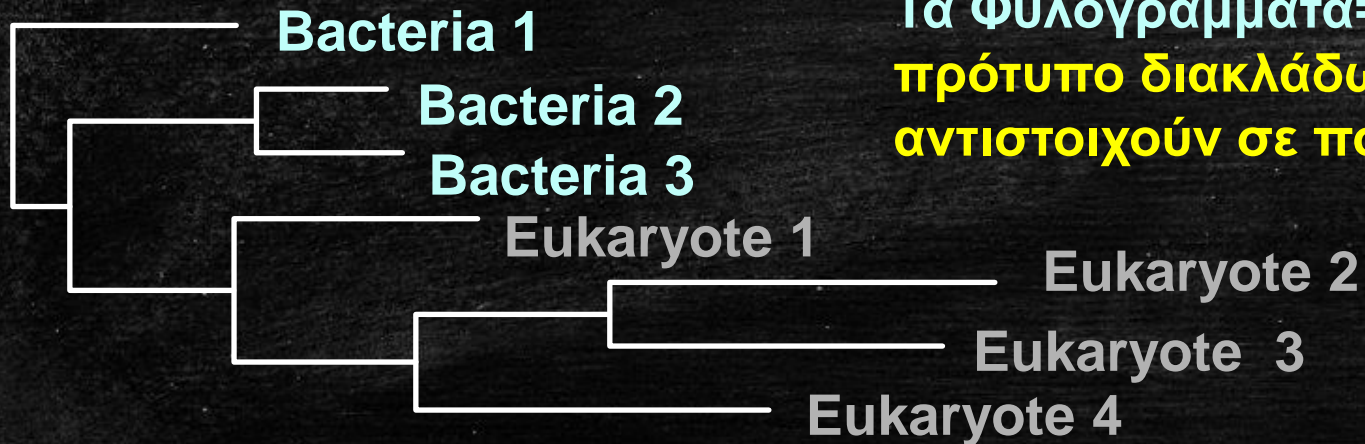
## Έρριζα και Άρριζα



# Κλαδογράμματα και Φυλογράμματα



Τα Κλαδογράμματα=Φαινογράμματα=Δενδρογράμματα δείχνουν το πρότυπο διακλάδωσης - τα μήκη των κλάδων δεν έχουν κανένα νόημα



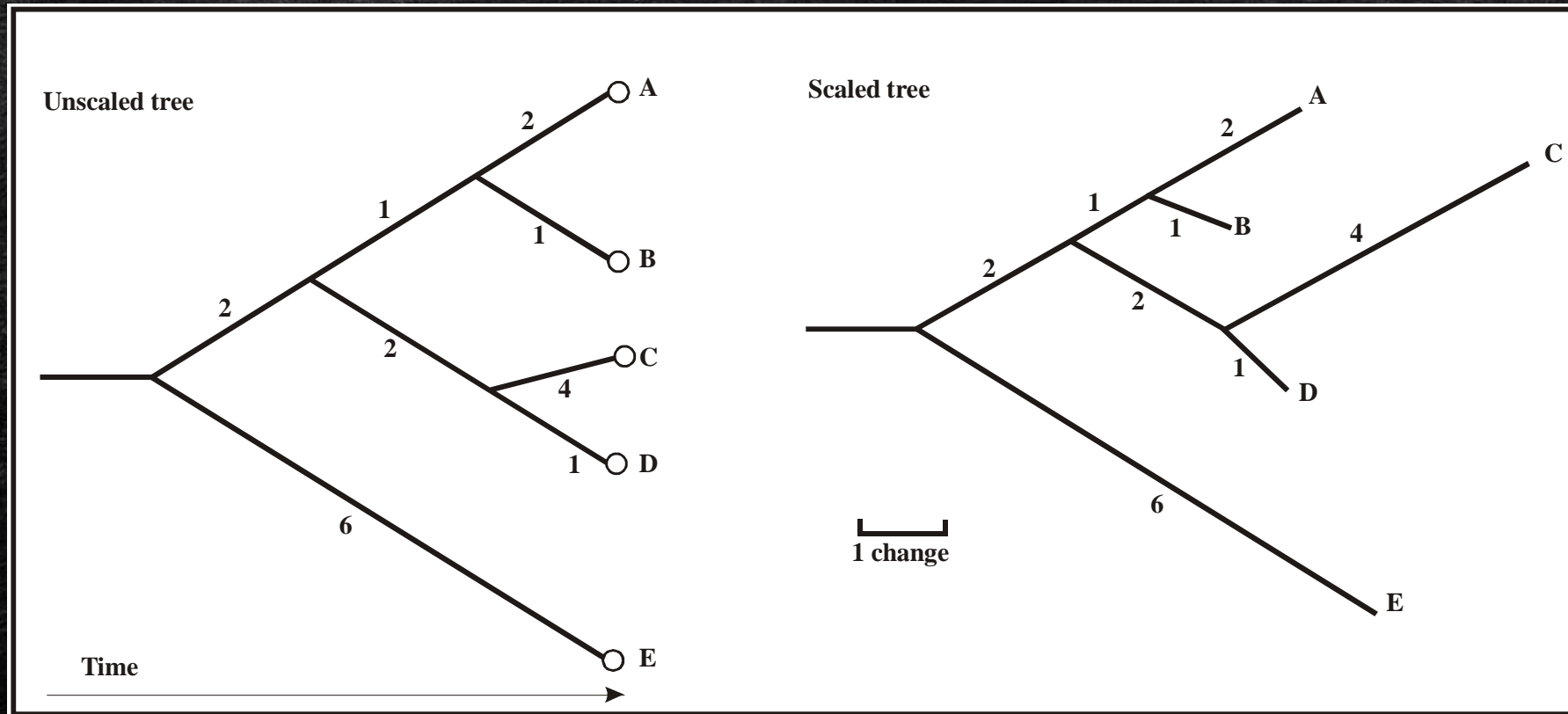
Τα Φυλογράμματα=Προσθετικά δένδρα δείχνουν το πρότυπο διακλάδωσης και τα μήκη των κλάδων αντιστοιχούν σε ποσότητα αλλαγής.

# ΤΥΠΟΙ ΦΥΛΟΓΕΝΕΤΙΚΩΝ ΔΕΝΤΡΩΝ

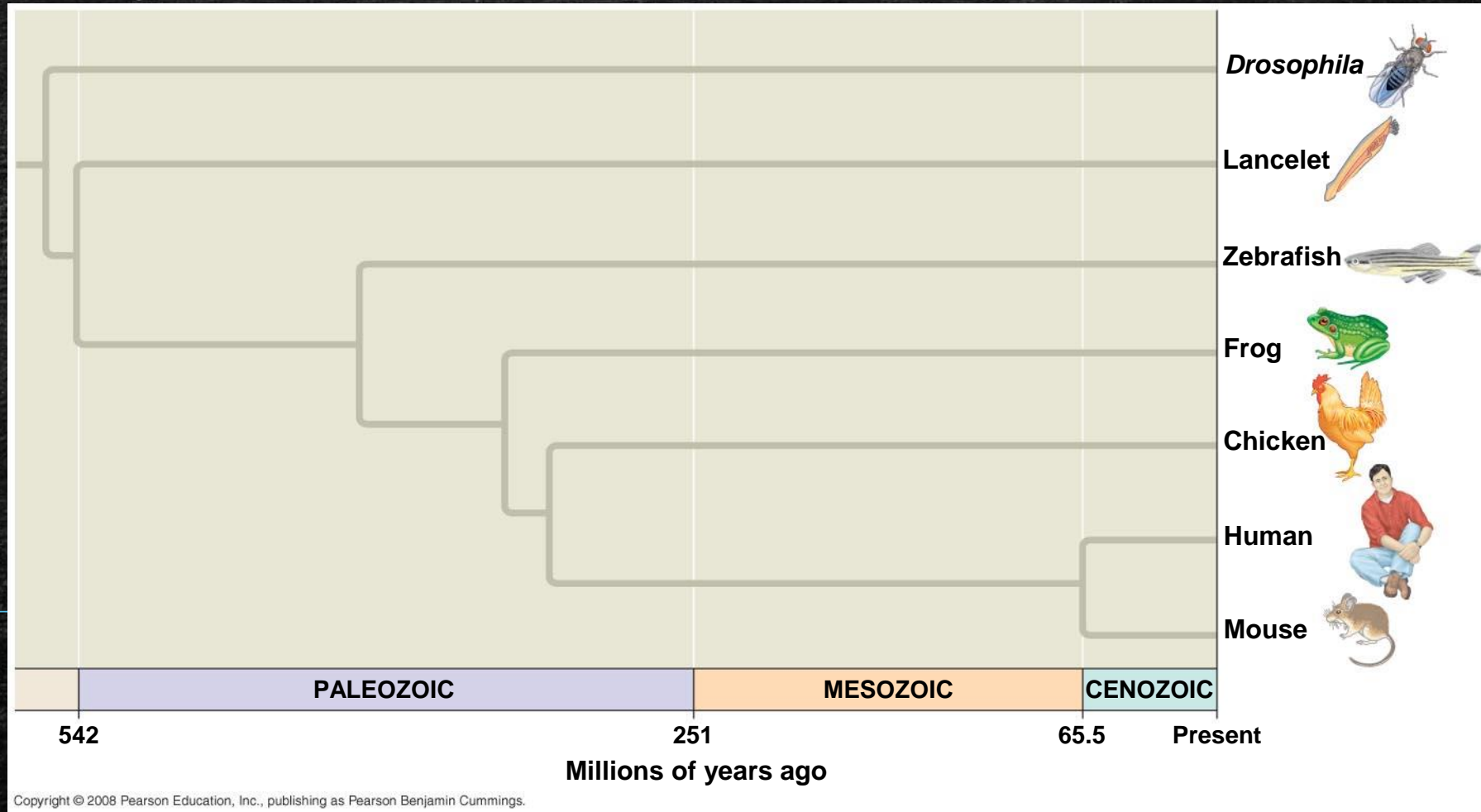
Δέντρα υπό κλίμακα (τα μήκη των κλάδων αναλογικά των αλλαγών που έχουν συμβεί)

και

Δέντρα χωρίς κλίμακα (τα μήκη των κλάδων δεν είναι αναλογικά των αλλαγών που έχουν συμβεί)



Ένας συγκεκριμένος τύπος φυλογράμματος στα οποίο η ποσότητα αλλαγής αντιστοιχεί σε χρόνο. Πρόκειται για ένα χρονόγραμμα (chronogram=ultrametric tree)



Η χρονολόγηση έγινε με απολίθωμα

# ΤΥΠΟΙ ΦΥΛΟΓΕΝΕΤΙΚΩΝ ΔΕΝΤΡΩΝ

για έρριζα δένδρα ( $n \geq 2$ ):

$$N_R = \frac{(2n-3)!}{2^{n-2}(n-2)!}$$

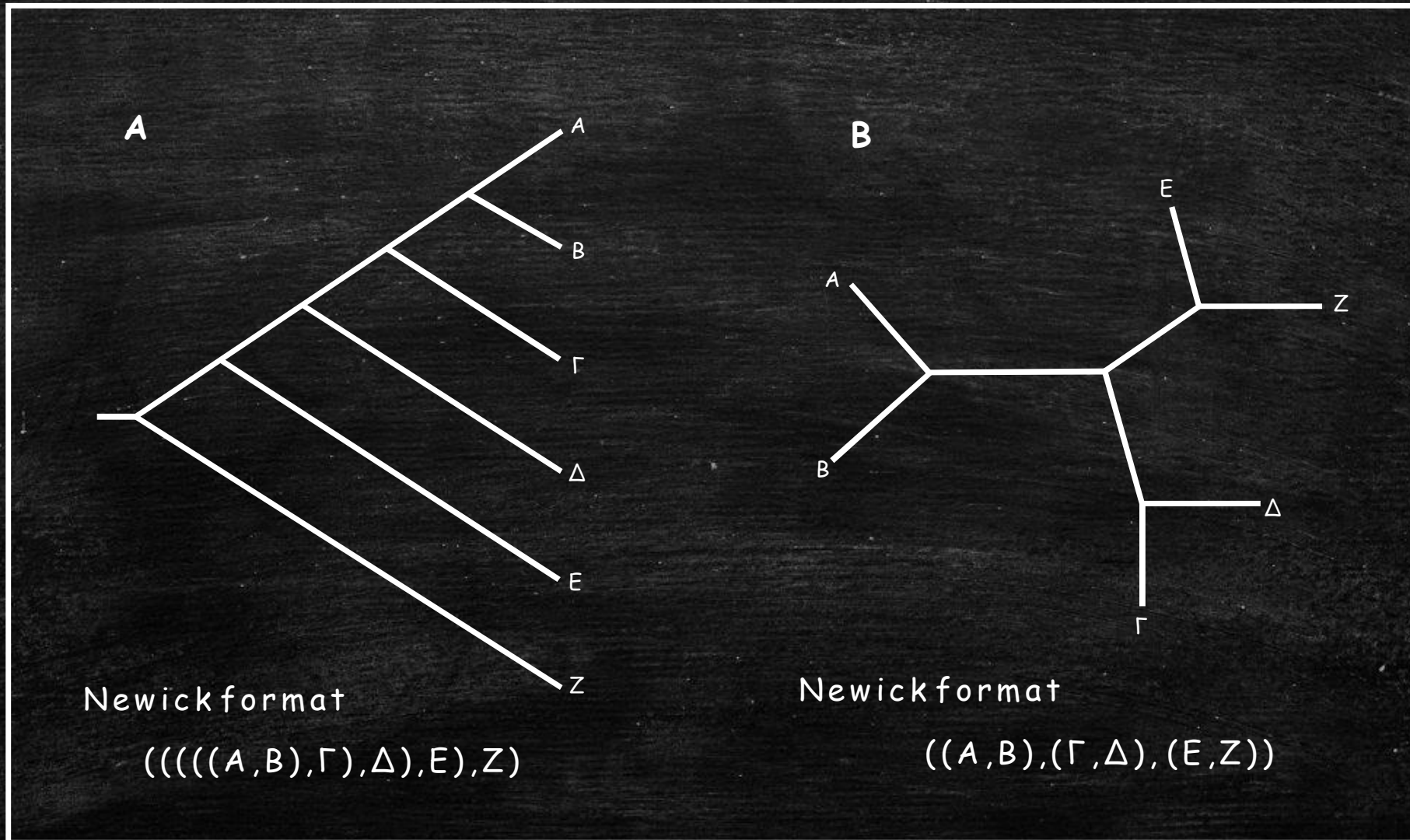
για άρριζα δένδρα ( $n \geq 3$ ):

$$N_U = \frac{(2n-5)!}{2^{n-3}(n-3)!}$$

Number of OTUs (n)	Number of rooted trees (N <sub>R</sub> )	Number of unrooted trees (N <sub>U</sub> )
2	1	1
3	3	1
4	15	3
5	105	15
6	904	105
7	10,395	904
8	135,135	10,395
9	2,027,025	135,135
10	34,459,425	2,027,025
...	...	...
15	213,458,046,676,875	7,905,853,580,625
...	...	...
20	8,200,794,532,637,891,559,375	221,643,095,476,699,771,875

# ΤΥΠΟΙ ΦΥΛΟΓΕΝΕΤΙΚΩΝ ΔΕΝΤΡΩΝ

## Δέντρο με μορφή Newick

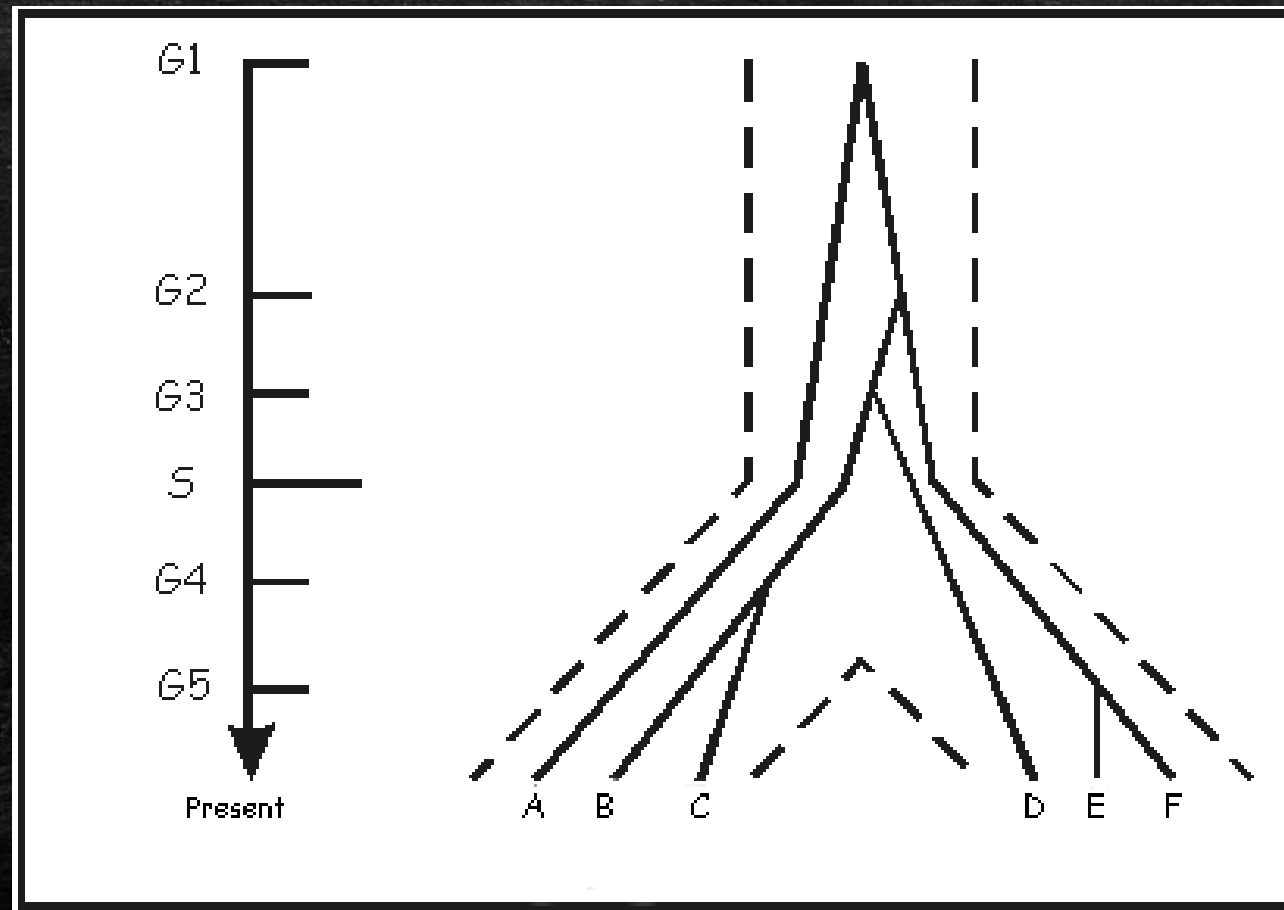




# Γονιδιακά Δέντρα και Δέντρα Ειδών

Δεν συμφωνούν πάντα τα δύο αυτά τα δένδρα

➤ η απόκλιση των γονιδίων προηγείται της απόκλισης των ειδών



## Οι φυλογενέσεις στηρίζονται σε **μορφολογικά** και **μορτακά** δεδομένα

---

- Οι συστηματικοί στην προσπάθεια να ανακατασκευάσουν τις φυλογενετικές σχέσεις χρησιμοποιούν πληροφορίες προερχόμενες από την μορφολογία, τα γονίδια και τη βιοχημεία των ζωντανών οργανισμών
- Οι πληροφορίες που είναι χρήσιμες στην φυλογένεση είναι οι ομολογίες
- Φαινοτυπικές και γενετικές ομοιότητες που προκύπτουν από κοινή καταγωγή αποτελούν ομόλογα γνωρίσματα
- Οργανισμοί με παρόμοια μορφολογία ή/και παρόμοιες αλληλουχίες είναι πολύ πιθανό να είναι συγγενικοί μεταξύ τους σε σχέση με άλλους που φέρουν διαφορετικές δομές και αλληλουχίες

## Διακρίνοντας τα **ομόλογα** από τα **ανάλογα** γνωρίσματα

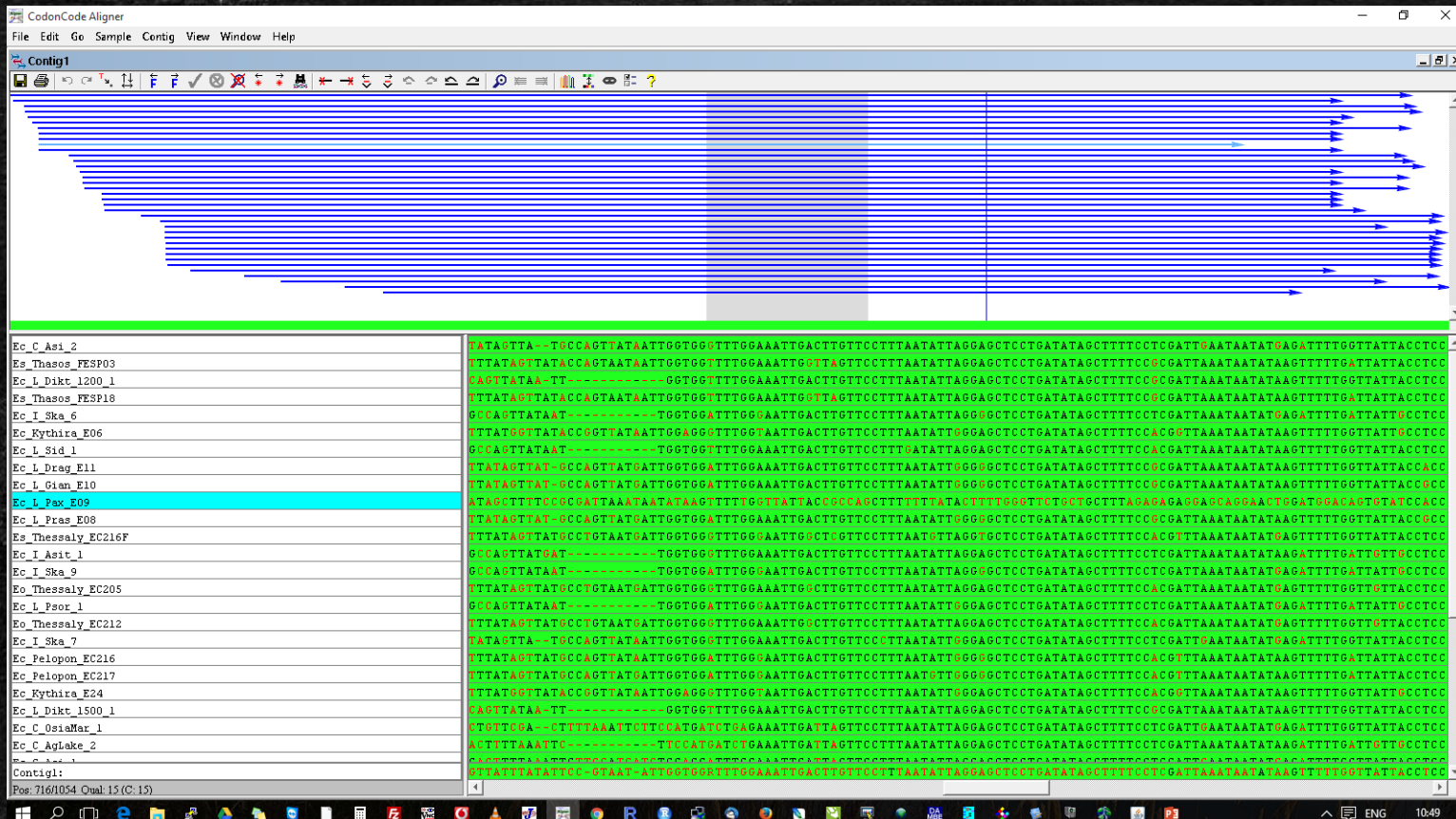
---

- Κατά την ανακατασκευή των φυλογενετικών σχέσεων είναι απαραίτητο να διευκρινιστεί κατά πόσο η ομοιότητα οφείλεται σε ομόλογα ή ανάλογα γνωρίσματα
- **Ομολογία** είναι ομοιότητα λόγω **κοινής καταγωγής**
- **Αναλογία** είναι ομοιότητα λόγω **συγκλίνουσας εξέλιξης\***

\*Συγκλίνουσα εξέλιξη προκύπτει όταν παρόμοιες εξελικτικές πιέσεις και φυσικής επιλογής οδηγούν σε παρόμοιες (ανάλογες) προσαρμογές, σε οργανισμούς που ανήκουν σε διαφορετικές εξελικτικές γραμμές

# Αξιολογώντας τις **Μοριακές Ομολογίες**

- Οι συστηματικοί σήμερα χρησιμοποιούν υπολογιστικά προγράμματα και μαθηματικά εργαλεία κατά την ανάλυση συγκρίσιμων τμημάτων DNA από διαφορετικούς οργανισμούς



- Μαθηματικά εργαλεία ενσωματωμένα στα υπολογιστικά προγράμματα προσπαθούν να διακρίνουν τις μοριακές ομοπλασίες
- Συνήθως μετά από μια φυλογενετική ανάλυση (μέθοδο Μέγιστης Φειδωλότητας, πρόγραμμα RAUP), ειδικοί δείκτες αποτυπώνουν τα επίπεδα ομοπλασίας που υπάρχουν στα δεδομένα

1

CCATCAGAGTCC

CCATCAGAGTCC

1

CCATCAGAGTCC  
CCATCAGAGTCC



2

CCATCAGAGTCC  
CCATCAGAGTCC  
GTA

1

CCATCAGAGTCC  
CCATCAGAGTCC



2

CCATCAGAGTCC  
CCATCAGAGTCC

GTA



3

CCATCAAGTCC  
CCATGTACAGAGTCC

1

CCATCAGAGTCC  
CCATCAGAGTCC



2

CCATCAGAGTCC  
CCATCAGAGTCC

GTA



3

CCATCAAGTCC  
CCATGTACAGAGTCC



4

CCAT\_\_\_CA\_\_AGTCC  
CCATGTACAGAGTCC



# Ορισμοί και «Αντιλήψεις» για τα είδη

---

# Τα είδη στη θεωρία και στην Πράξη

---

- Οι βιολόγοι δεν έχουν φτάσει σε συμφωνία σε ότι αφορά το τι είναι είδος – η διαμάχη είναι πρακτική και όχι θεωρητική
- Πρακτικά προβλήματα προκύπτουν όταν τα είδη αναγνωρίζονται και περιγράφονται με φαινοτυπικά γνωρίσματα
  - Αν δεχόμαστε ότι τα είδη έχουν εξελιχθεί από ένα κοινό πρόγονο, τότε θα πρέπει να λάβουμε υπόψιν ότι σε κάποιες περιπτώσεις οι οργανισμοί θα είναι φαινοτυπικά ενδιάμεσοι, δεν θα είναι απόλυτα διακριτοί μεταξύ τους
- Η ποικιλομορφία (variation) είναι αυτή που δημιουργεί τα περισσότερα πρακτικά προβλήματα κατά την αναγνώριση ειδών με φαινοτυπικά γνωρίσματα
- Η γεωγραφική ποικιλομορφία (διαφοροποίηση) δημιουργεί δυσκολίες
  - Αν ένα είδος ποικίλει γεωγραφικά, μπορεί ένα χαρακτηριστικό που είναι χρήσιμο για την αναγνώριση του σε μια περιοχή, να είναι άχρηστο σε μια άλλη

## Θεωρητικοί προβληματισμοί

---

- Οι πρακτικές δυσκολίες, οδήγησαν σε θεωρητικές αναζητήσεις σχετικά με τα είδη
- Τα είδη αναγνωρίζονται κυρίως με βάση φαινοτυπικά χαρακτηριστικά – ωστόσο το ενδιαφέρον της εξελικτικής βιολογίας εστιάζεται αλλού
- Αυτό που ενδιαφέρει τους εξελικτικούς βιολόγους είναι να εξετάσουν κατά πόσο θα μπορούσε να υπάρξει μια περισσότερο εδραιωμένη αντίληψη-έννοια στην οποία να στηρίζεται η αναγνώριση ειδών πέρα από τα μεμονωμένα μορφολογικά χαρακτηριστικά

# Ο μορφολογικός ορισμός του είδους (Morphospecies Concept)

---

- Τα είδη παραδοσιακά στηρίζονταν στα μορφολογικά τους γνωρίσματα για την περιγραφή και αναγνώριση τους, κάτι που αποτελεί το **μορφολογικό** ή **τυπολογικό** ορισμό του είδους
- Είδος είναι ένα σύνολο ατόμων που είναι μορφολογικά όμοια μεταξύ τους και διακρίνονται από άτομα διαφορετικών τέτοιων συνόλων
- Σε κάθε είδος αντιστοιχεί και ο μορφολογικός τύπος (type specimen) με βάση τον οποίο έχει περιγραφεί το είδος. Συνήθως οι τύποι των ειδών φυλάσσονται σε μουσεία φυσικής ιστορίας. Η περιοχή προέλευσης του τύπου του είδους αναφέρεται ως *locus typicus*
- Συνήθως οι γεωγραφικές διαφοροποιήσεις δεν καταγράφονταν ή απλώς δεν λαμβάνονταν υπόψη

# Προβληματισμοί σχετικά με τον Μορφολογικό ορισμό του είδους

---

- Έγινε αντιληπτό ότι αυτό που ήταν διακριτό μορφολογικό είδος σε τοπικό επίπεδο, δεν ήταν τίποτα άλλο από ένας πληθυσμός κατά μήκος μιας μορφολογικής διαβάθμισης που χαρακτήριζε την ευρύτερη γεωγραφική κλίμακα
- Η γεωγραφική διαφοροποίηση ήταν πλέον πολύ κοινή και τα είδη εκλαμβάνονταν ως συστήματα πολλών πληθυσμών που κατανέμονταν σε ευρύτερη γεωγραφική κλίμακα
- Η έμφαση μετατοπίζεται και αντί να περιγράφονται άτομα από τοπικούς πληθυσμούς, περιγράφονται πλέον πληθυσμιακά σύνολα

# Ο φαινετικός ορισμός του είδους (Phenetic species)

- Μια ποσοτική προσέγγιση της συστηματικής που επιχειρεί να ταξινομήσει τους οργανισμούς με βάση τη συνολική ομοιότητα
- Στηρίζεται στην **numerical taxonomy**, η οποία εκτιμά και καταγράφει ομοιότητες σε μεγάλο αριθμό μορφολογικών χαρακτήρων
- Με βάση το φαινετικό ορισμό, είδος είναι ένα σύνολο οργανισμών που μοιάζουν μεταξύ τους και διακρίνονται από άλλα τέτοια σύνολα
- Ουσιαστικά θέτει ένα βαθμό «φαινοτυπικής ομοιότητας» και εκτιμά αυτή την ομοιότητα με χρήση κατάλληλων δεικτών φαινετικής απόστασης
- Είδος είναι ένα σύνολο οργανισμών που δεν απέχουν μεταξύ τους περισσότερο από "X" μονάδες του δείκτη φαινετικής απόστασης (phenetic distance units apart)

TABLE 2.1 A DISTANCE MATRIX (A) AND ITS SUCCESSIVE RECALCULATIONS AFTER GROUPING THE MOST CLOSELY RELATED TAXA, AS USED TO CONSTRUCT THE SINGLE LINKAGE DENDROGRAM IN FIG. 2.9

OTU	1	2	3	4	5
1	0.0				
2	2.0	0.0			
3	6.0	5.0	0.0		
4	10.0	9.0	4.0	0.0	
5	9.0	8.0	5.0	3.0	0.0

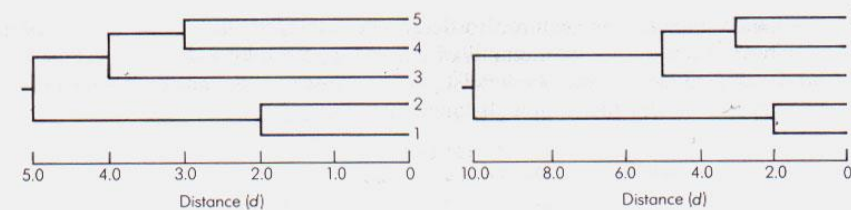
(a)

OTU	(12)	3	4	5
(12)	0.0			
3	5.0	0.0		
4	9.0	4.0	0.0	
5	8.0	5.0	3.0	0.0

(b)

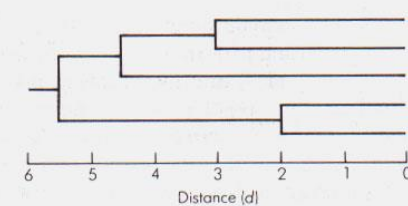
OTU	(12)	3	(45)
(12)	0.0		
3	5.0	0.0	
(45)	8.0	4.0	0.0

(c)



(a)

(b)



(c)

# Προβληματισμοί σχετικά με τον Φαινετικό ορισμό του είδους

---

- Ο φαινετικός ορισμός του είδους δεν είναι τίποτα άλλο από έναν πιο ενημερωμένο και σύγχρονο ορισμό του μορφολογικού ορισμού
- Η φαινετική προσέγγιση δεν στηρίζεται σε κάποιο φιλοσοφικό-θεωρητικό υπόβαθρο, στηρίζεται σε υποκειμενικές και αυθαίρετες αποφάσεις

# Ο Βιολογικός ορισμός του είδους - Biological Species Concept (BSC)

---

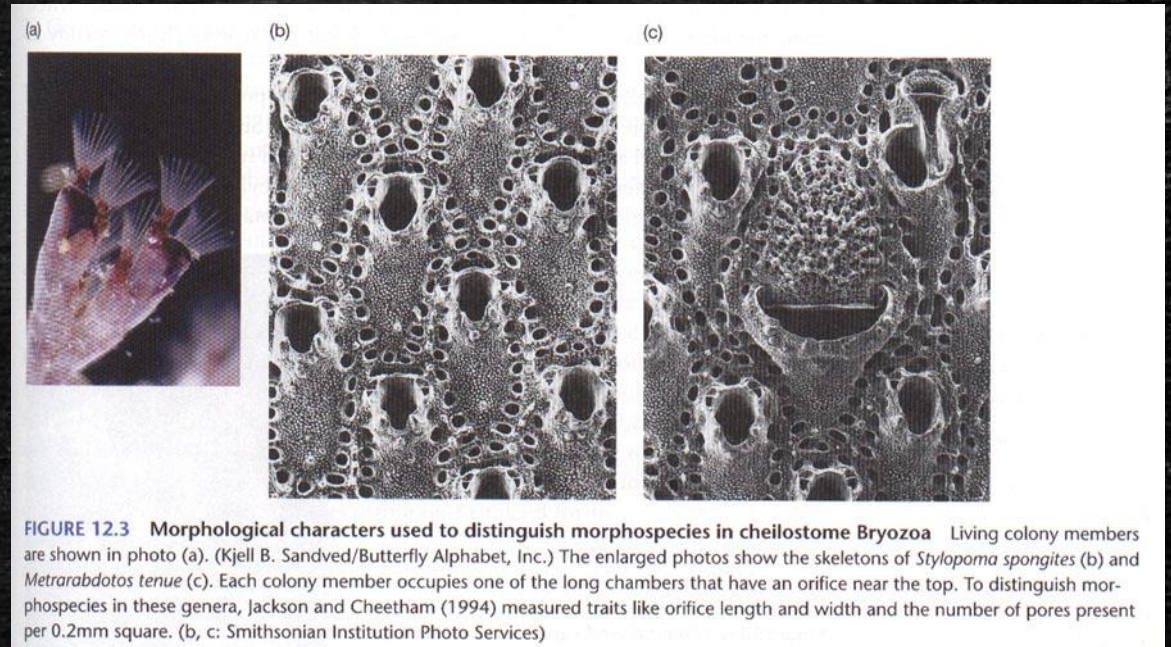
- Mayr, 1942 - "Τα είδη είναι σύνολα ατόμων που αναπαράγονται ή μπορούν να αναπαραχθούν μεταξύ τους και είναι αναπαραγωγικά απομονωμένα από άλλα τέτοια σύνολα"
- Τοποθετεί την ταξινόμηση των ειδών εντός του πλαισίου της πληθυσμιακής γενετικής
- Για παράδειγμα ένας πληθυσμός ατόμων που αναπαράγονται μεταξύ τους καθίσταται πλέον μια γενετική δεξαμενή
- Αιτιολόγηση του προσδιορισμού του είδους με βάση μορφολογικούς χαρακτήρες αφού οι κοινοί μορφολογικοί χαρακτήρες είναι ισχυρές ενδείξεις για τη δυνατότητα αναπαραγωγής μεταξύ των ατόμων



# Έχει νόημα η εφαρμογή του Μορφολογικού ορισμού; – Ένα παράδειγμα από τα Βρυόζωα

- Οι Jackson και Cheetham (1994) θέλησαν να εξετάσουν αν τα μορφολογικά είδη που περιέγραψαν σε απολιθωμένες μορφές, είναι συμβατά με γενετικώς διακριτά αρτίγονα είδη

- Διαπίστωσαν ότι τα μορφολογικά χαρακτηριστικά που χρησιμοποιήθηκαν για να περιγράψουν τα βρυόζωα είχαν γενετική βάση
- Βρήκαν μοναδικά αλλοένζυμα σε κάθε ένα από τα μορφολογικά είδη



# The Recognition Species Concept

---

- Σύμφωνα με τον Patterson (1993), τα είδη έχουν ειδικό σύστημα αναγνώρισης αναπαραγωγικού συντρόφου (**specific mate recognition system, SMRS**)
- Τα είδη ορίζονται ως ένα σύνολο οργανισμών που έχουν κοινό σύστημα αναγνώρισης συντρόφου.
- Πλεονεκτήματα:
  - SMRSs είναι ευκολότερο να παρατηρηθούν σε σχέση με τις διασταυρώσεις μεταξύ ατόμων στη φύση
  - Αυτός ο ορισμός του είδους μπορεί με μεγαλύτερη ακρίβεια να υποδείξει τι συμβαίνει όταν προκύπτει νέο είδος

# Περιορισμοί του Βιολογικού ορισμού του είδους

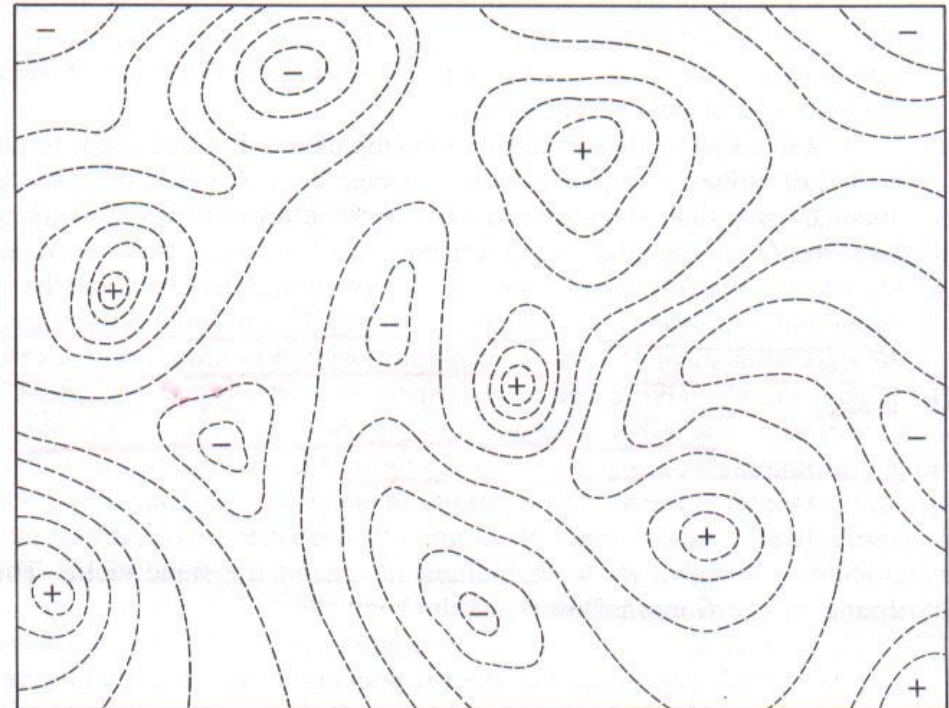
---

- Το κριτήριο της αναπαραγωγής δεν μπορεί να εφαρμοστεί σε οργανισμούς που αναπαράγονται αγενώς
- Ο ορισμός δεν βρίσκει εφαρμογή στα απολιθώματα
- Δεν υπάρχει τρόπος να γνωρίζουμε αν τα άτομα που ανήκουν σε γεωγραφικά απομονωμένους πληθυσμούς είναι σε θέση να αναπαραχθούν μεταξύ τους

# Ο Οικολογικός ορισμός του είδους - The Ecological Species Concept (ESC)

▫ Οι πληθυσμοί σχηματίζουν διακριτά φαινετικά σύνολα τα οποία αναγνωρίζουμε ως είδη γιατί οι οικολογικές και εξελικτικές διεργασίες που ελέγχουν τον καταμερισμό των πόρων, έχουν τάση να δημιουργούν τέτοια σύνολα

- Σύμφωνα με τον **Οικολογικό ορισμό του είδους**, ως είδος ορίζεται ένα σύνολο οργανισμών που εκμεταλλεύονται τον ίδιο οικολογικό θώκο
- Αυτός ο ορισμός προϋποθέτει ότι οι οικολογικοί θώκοι στη φύση, καταλαμβάνουν διακριτές ζώνες με κενά μεταξύ τους



**Figure 10.1** Adaptive field: a hypothetical two-dimensional representation of the relative fitnesses of various genotypes as determined by the environment. Peaks represent well-adapted genotypes and valleys represent poorly adapted ones. Contours depict genotypes of equal fitness. Note that peaks are not all of equal height. [From S. Wright. "The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding, and selection in evolution," *Proceedings of the 11th International Congress of Genetics* 1:356–366 (1932).]

# Ο Οικολογικός ορισμός του είδους στην πράξη - η διατήρηση της ισχύς του ακόμα και υπό σύνθετες εξελικτικές διεργασίες

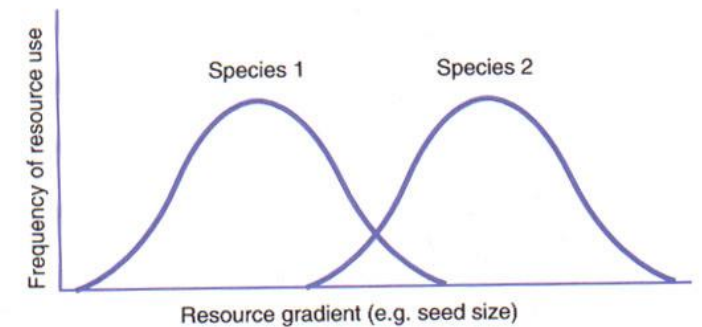
- Ας θεωρήσουμε ένα σύνολο ειδών που εκμεταλλεύονται έναν συγκεκριμένο πόρο κατά μήκος μιας διαβάθμισης (π.χ., μέγεθος καρπού)
  - Το κάθε άτομο αντιμετωπίζει ένδο- και δια-ειδικό ανταγωνισμό για την τροφή
  - Η επιλογή μέσα στο είδος θα ευνοήσει τα άτομα στα άκρα που θα αντιμετωπίζουν λιγότερο ανταγωνισμό

## ▫ Αυτή η διαδικασία μπορεί να οδηγήσει σε **μετατόπιση χαρακτήρα (character displacement)**

- Η μετατόπιση χαρακτήρα υπονοεί ότι δυο είδη διαφέρουν περισσότερο όταν έχουν συμπάτρια κατανομή παρά ότι όταν έχουν αλλοπάτρια κατανομή

- Αν οι χαρακτήρες στους οποίους τα είδη διαφέρουν μεταξύ τους κατά τη συμπάτρια κατανομή, σχετίζονται με οικολογική διαφοροποίηση τότε η μετατόπιση χαρακτήρα θα εμφανιστεί εξαιτίας του πλεονεκτήματος της αποφυγής του ανταγωνισμού που έχει ένα καλύτερα αρμοσμένο είδος
- Σε μια θέση όπου υπάρχει μόνο ένα είδος, ο διαειδικός ανταγωνισμός δεν θα υπάρχει και το είδος εξελίσσεται και καταλαμβάνει μεγαλύτερο εύρος θώκου

**Figure 15.3** A species possesses a frequency distribution of phenotypes that exploit a certain range of resources. Two related species of birds in an area might exploit the larger and smaller seeds as shown here.



# Αντιπαραθέτοντας τον Βιολογικό και τον Οικολογικό ορισμό του είδους

---

- Σύμφωνα με τον Βιολογικό ορισμό, τα είδη σχηματίζουν διακριτές ενότητες λόγω γονιδιακής ροής
- Ωστόσο, ο Οικολογικός ορισμός δίνει έμφαση στην *επιλογή* - επιλογή η οποία ευνοεί συγκεκριμένες μορφές και απομακρύνει μορφές που είναι ενδιάμεσες μεταξύ των ειδών

# Ο Φυλογενετικός ορισμός του είδους - The Phylogenetic Species Concept (PSC)

---

- Σύμφωνα με αυτόν τον ορισμό, ως είδη ορίζουμε τις μικρότερες δυνατές αναγνωρίσιμες μονοφυλετικές ομάδες
- Ο οποιοσδήποτε πληθυσμός σχηματίζει ένα ανεξάρτητο κλαδί (independent branch) στο φυλογενετικό δένδρο αναγνωρίζεται ως είδος
- Επιπρόσθετα, για να έχει νόημα το διαφορετικό είδος σύμφωνα με το PSC, οι πληθυσμοί πρέπει να είναι εξελικτικά ανεξάρτητοι μεταξύ τους για μεγάλο χρονικό διάστημα ώστε να έχουν κάνει την εμφάνιση τους διαγνωστικοί χαρακτήρες

## Το οικουμενικό δένδρο - Tree of Life

---

- "The affinities of all the beings of the same class have sometimes been represented by a great tree... As buds give rise by growth to fresh buds, and these if vigorous, branch out and overtop on all sides many a feebler branch, so by generation I believe it has been with the great Tree of Life, which fills with its dead and broken branches the crust of the earth, and covers the surface with its ever branching and beautiful ramifications."

Charles Darwin, 1859



# Το οικουμενικό δένδρο - Tree of Life

---

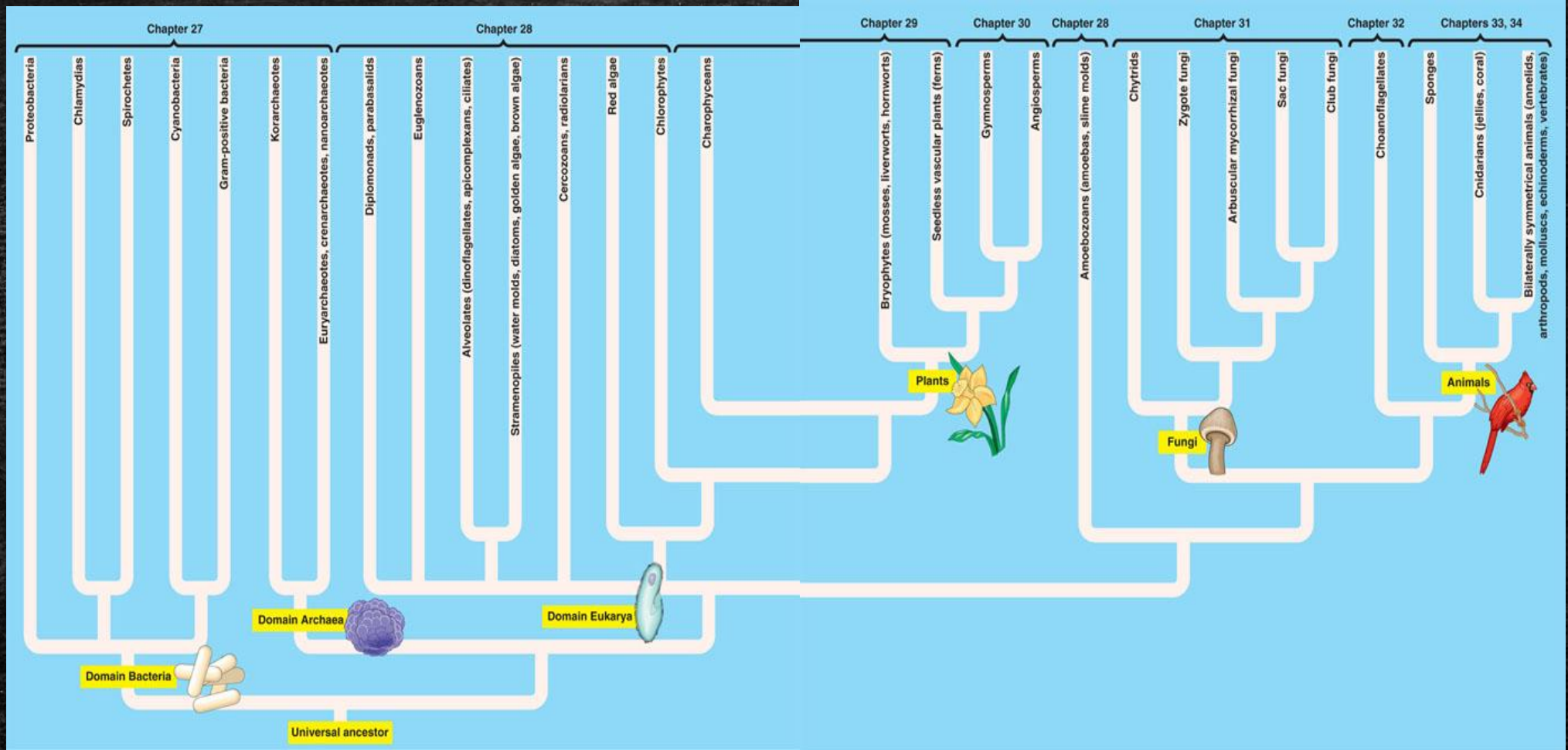
- Η ηλικία του πλανήτη μας είναι περίπου 4.6 δισ. χρόνια
- Τα πετρώματα με τη μεγαλύτερη ηλικία τοποθετούνται πριν από 3.8 δισ. χρόνια
- Τα παλαιότερα απολιθώματα (προκαρυωτικά) έχουν ηλικία 3.5 δισ. χρόνια
- Όλοι οι ζωντανοί οργανισμοί έχουν έναν κοινό πρόγονο
- Το δένδρο της ζωής αποτυπώνει το πρότυπο διακλάδωσης των συμβάντων ειδογένεσης (phylogenetic history of life) που έχουν λάβει χώρα από τη στιγμή της εμφάνισης της ζωής
- Στην ιστοσελίδα <http://tolweb.org/tree/> μπορεί κάποιος να δει τα πρότυπα διακλάδωσης των οργανισμών και να δει τις ταξινομήσεις

# Το οϊκουμενικό δένδρο - Tree of Life

---

- Από δυο Βασίλεια σε τρεις Επικράτειες
- Οι πρώτοι ταξινομοί έκαναν διάκριση μόνο μεταξύ φυτών και ζώων
- Μεταγενέστερα αναγνώρισαν πέντε Βασίλεια: Μονήρη (προκαρυωτικοί οργανισμοί), Πρώτιστα, Φυτά, Μύκητες και Ζώα
- Ακόμα πιο πρόσφατα υιοθετήθηκε το σύστημα των τριών Επικρατειών: Ευβακτήρια (Bacteria), Αρχαιβακτήρια (Archaea), και Ευκάρυα (Eukarya)
- Το σύστημα των 3 Επικρατειών υποστηρίζεται από την αλληλούχιση μεγάλου αριθμού γονιδιωμάτων

# Το οικουμενικό δένδρο - Tree of Life



Οι τρεις επικράτειες – Three domains

# Το οικουμενικό δένδρο - Tree of Life

## Επικράτειες Bacteria και Archaea

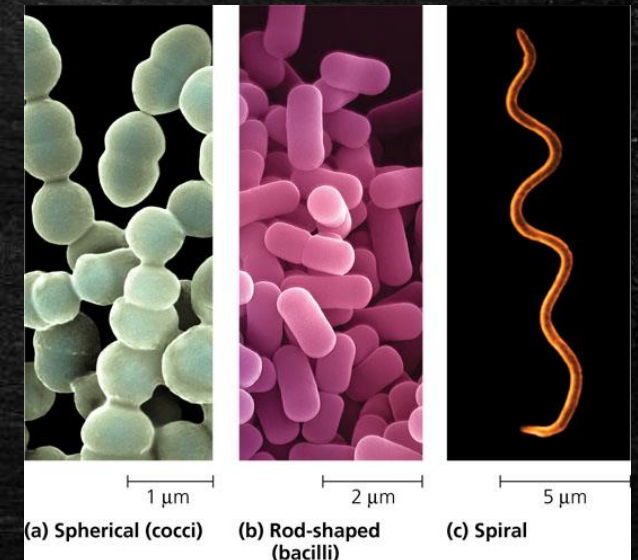
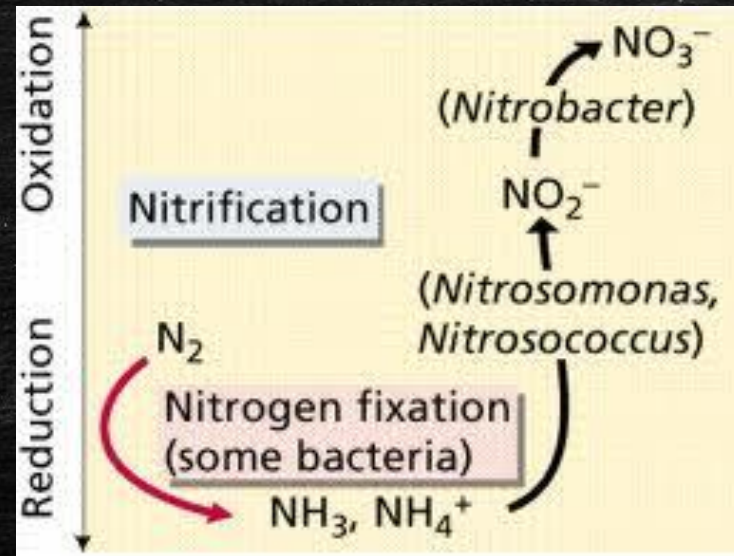
---

- Επικράτεια Bacteria
- Επικράτεια Archaea
  
- Οι δυο αυτές επικράτειες αφορούν προκαρυωτικούς οργανισμούς (δεν διαθέτουν πυρήνα και το DNA δεν είναι οργανωμένο σε χρωμοσώματα).

# Το οικουμενικό δένδρο - Tree of Life

## Επικράτεια Bacteria

- Περιλαμβάνει τα περισσότερα βακτήρια που γνωρίζει ο μέσος άνθρωπος, συμπεριλαμβανομένων των βακτηρίων που προκαλούν ασθένειες (*Salmonella*; *Vibrio cholerae*), τα αζωτοδεσμευτικά βακτήρια (*Nitrosomonas*) και διάφορα παράσιτα (*Borrelia burgdorferi*, Lyme disease).



# Το οικουμενικό δένδρο - Tree of Life

## Επικράτεια Archaea

---

- Τα Archaea περιλαμβάνουν πολλούς οργανισμούς που καταλαμβάνουν ακραία περιβάλλοντα
- Μεταξύ αυτών βρίσκονται θερμοφίλοι οργανισμοί που επιδεικνύουν μεγάλη αντοχή στις υψηλές θερμοκρασίες (π.χ. θερμοπίδακες και θερμές πηγές με θερμοκρασίες 90 βαθμών Κελσίου) και αλόφιλοι οργανισμοί (οργανισμοί που χρειάζονται ιόντα νατρίου στο περιβάλλον για την ανάπτυξή τους) που ζουν σε περιβάλλοντα με πολύ υψηλά ποσοστά άλατος (Dead Sea)

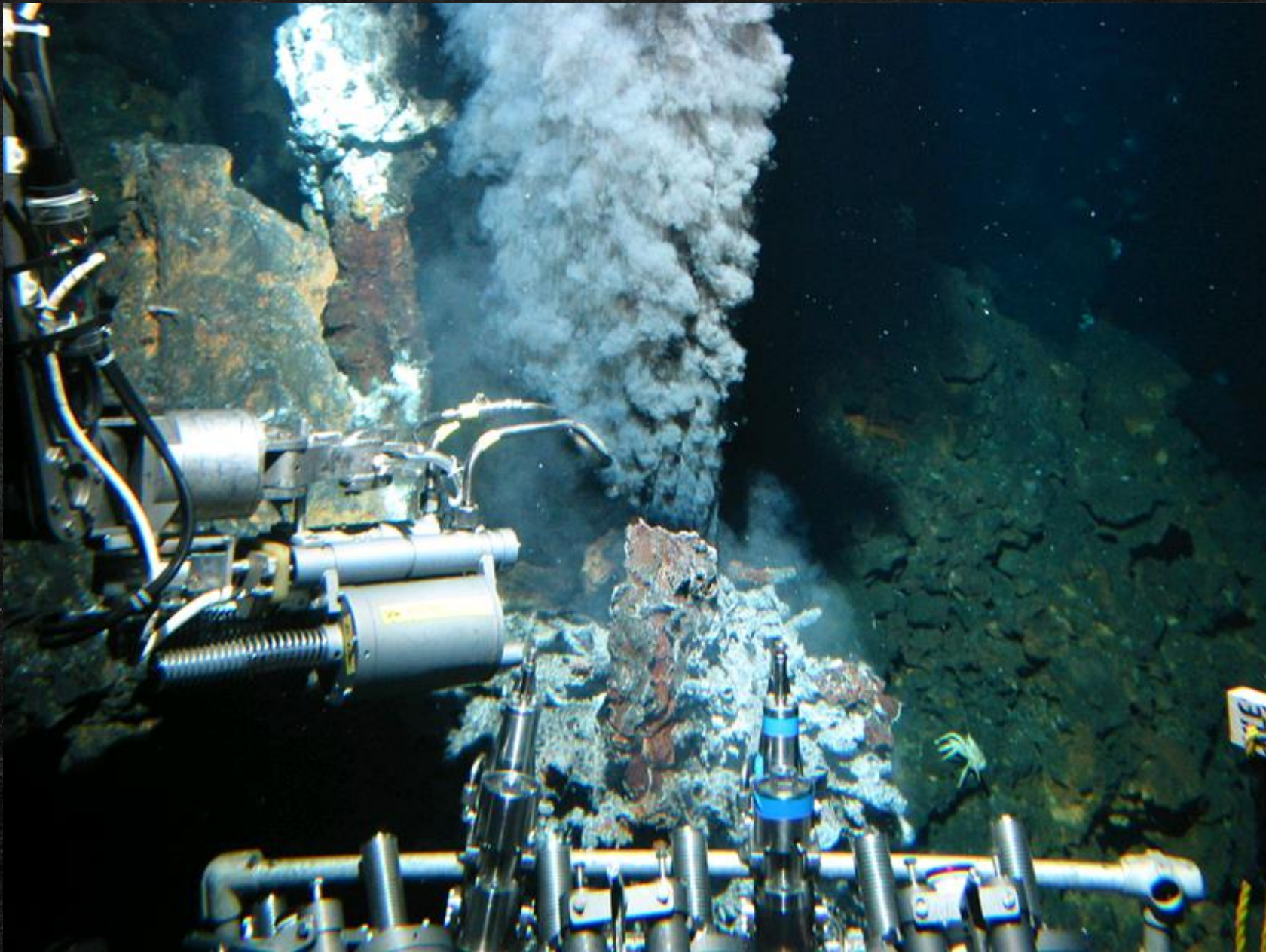


Archaea σε θερμοπηγές



Archaea στη νεκρά θάλασσα





Archaea σε υδροθερμικές πηγές

# Το οϊκουμενικό δένδρο - Tree of Life

## Bacteria και Archaea

---

- Τα Bacteria και τα Archaea είναι προκαρυωτικοί οργανισμοί και το DNA είναι κυκλικής μορφής (plasmids).
- Ωστόσο, διαφέρουν σημαντικά στη βιοχημεία τους, τη δομή του κυτταρικού τοιχώματος και σε άλλες μοριακές λεπτομέρειες

## Bacteria vs. Archaea

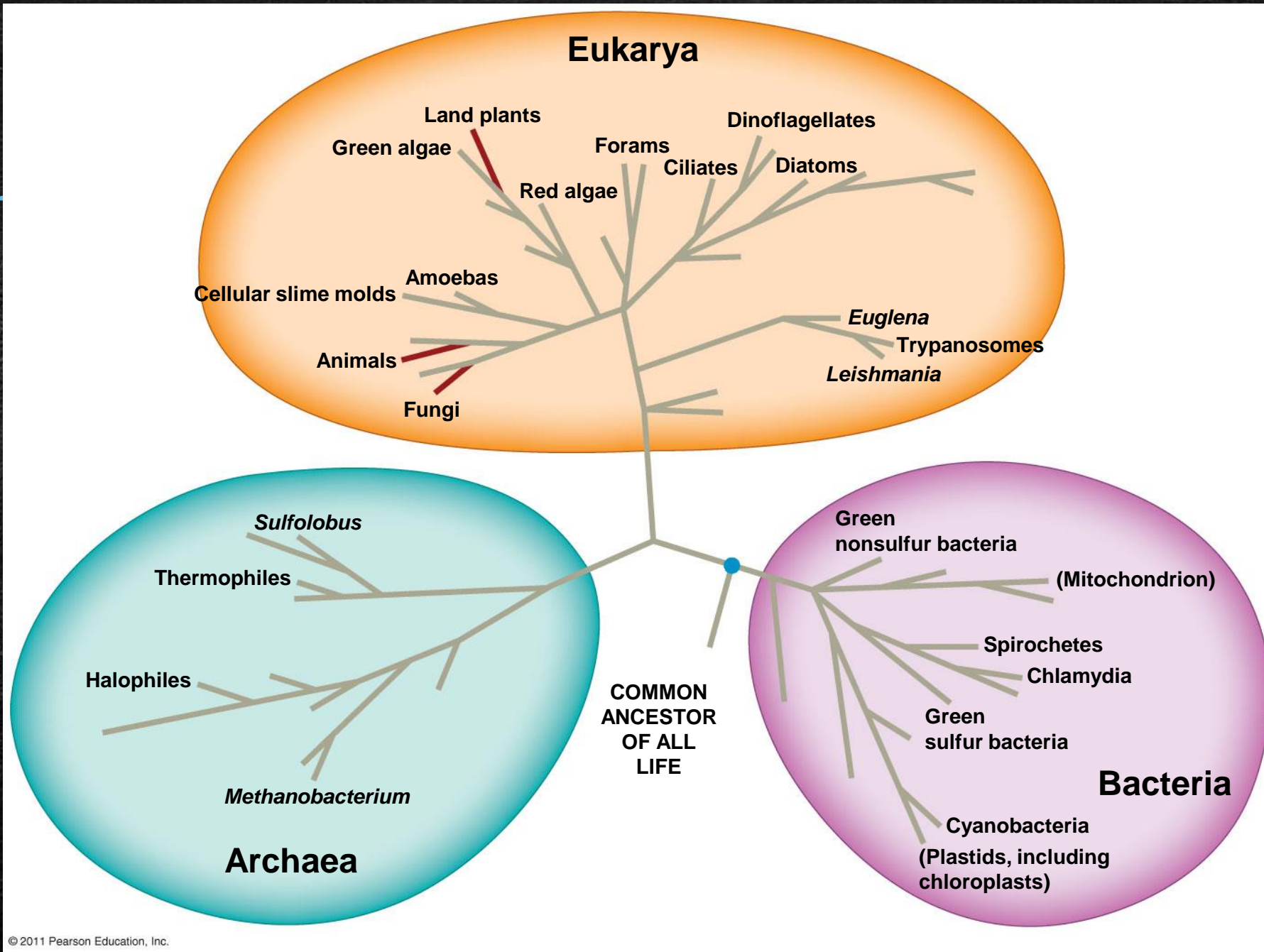
- Τα Bacteria δεν αναπτύσσονται παρουσία των αντιβιοτικών Streptomycin και Chloramphenicol αλλά τα Archaea δεν έχουν κανένα περιορισμό
- Τα Archaea και τα Eukarya έχουν ιστόνες που σχετίζονται με το DNA, έχουν εσώνια στο DNA, και διαθέτουν πολλά είδη RNA πολυμερασών. Τα Bacteria δεν διαθέτουν τέτοιες δομές.
- Τα Archaea και τα Eukarya είναι συνεπώς μέλη του ιδίου κλάδου

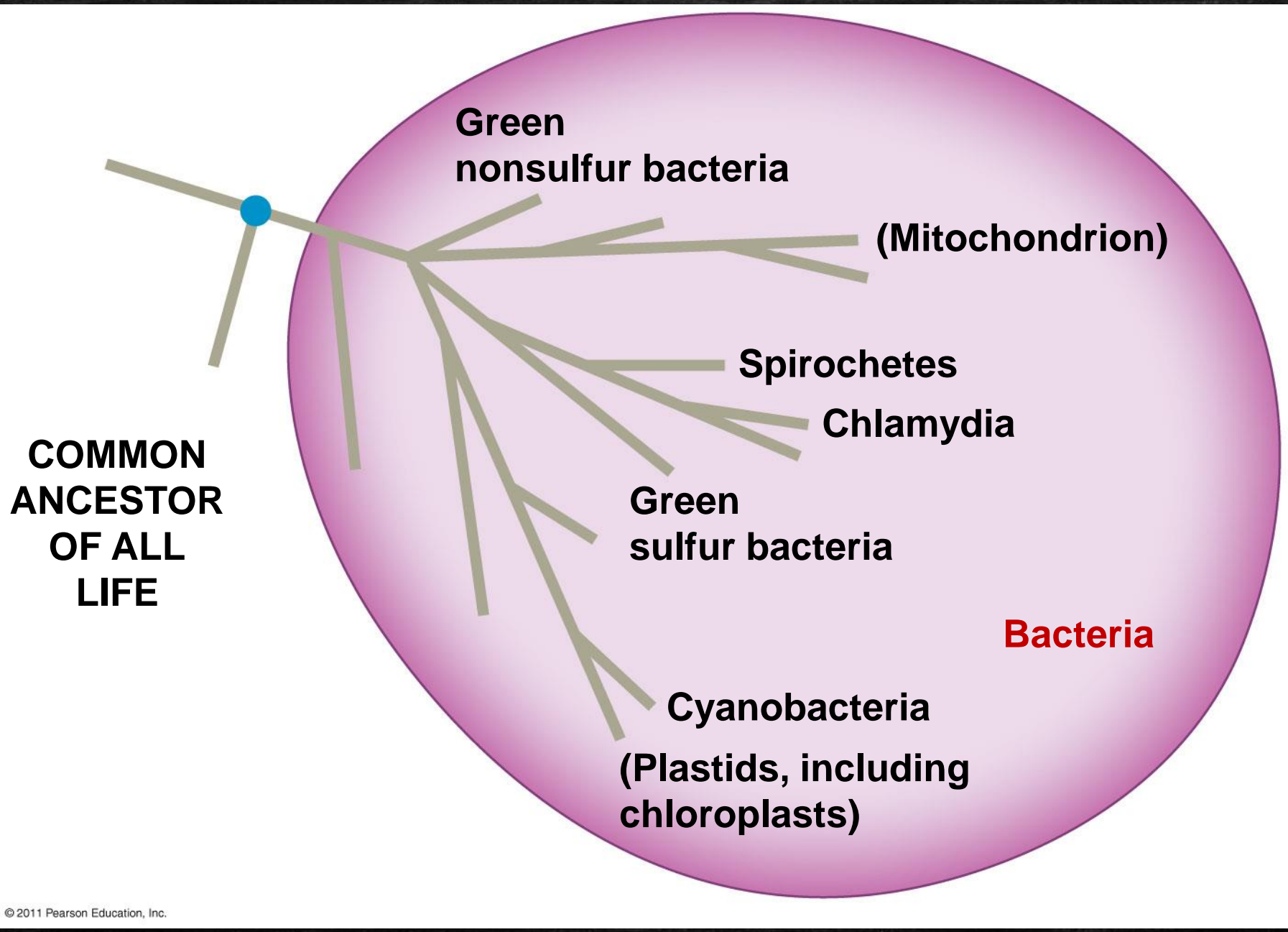
# Το οϊκουμενικό δένδρο - Tree of Life

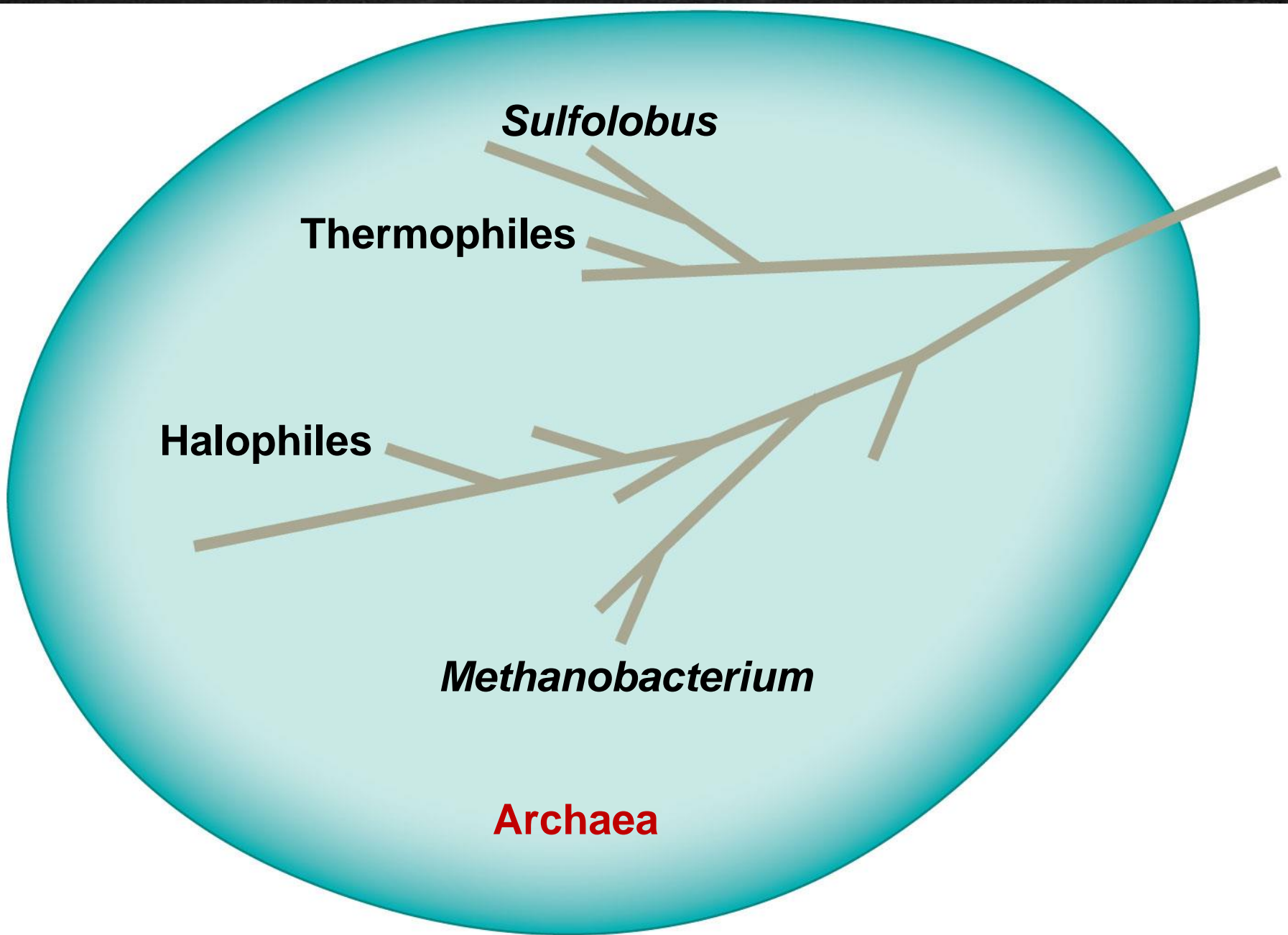
---

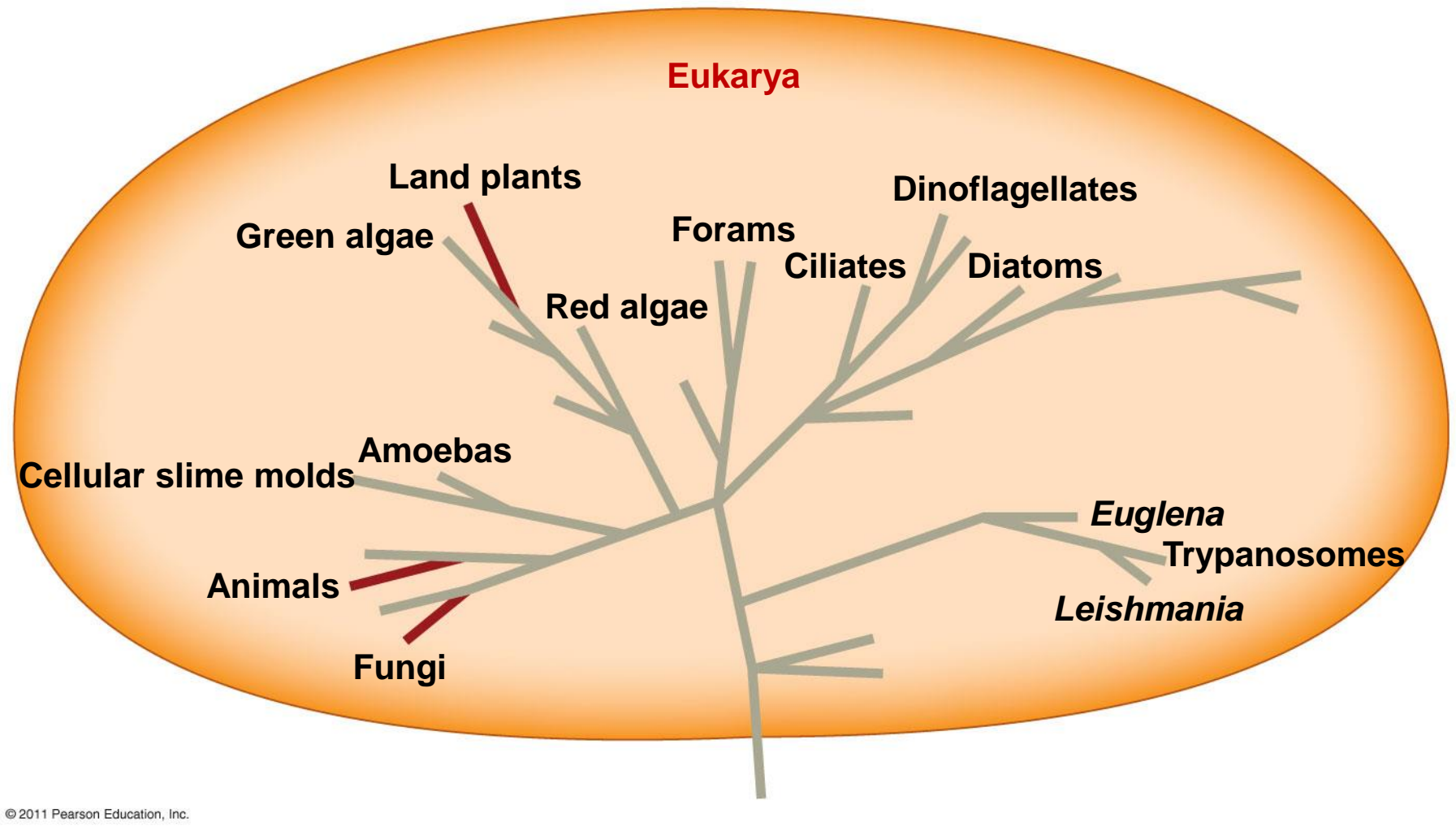
## Επικράτεια Eukarya

- Τα Eukarya περιλαμβάνουν τους ευκαρυωτικούς οργανισμούς. Διαθέτουν διακριτό και οργανωμένο πυρήνα και το DNA είναι πακεταρισμένο σε χρωμοσώματα
- Τα ευκαρυωτικά κύτταρα είναι πολύ μεγαλύτερα και πιο σύνθετα από τα προκαρυωτικά και περιέχουν οργανίδια όπως μιτοχόνδρια, χλωροπλάστες και λυσοσώματα
- Στα Eukarya ανήκουν 3 βασίλεια, τα Φυτά, οι Μύκητες και τα Ζώα
- Εδώ εντάσσονται και μερικοί μονοκύτταροι οργανισμοί που μπορεί να συνιστούν ακόμα και 5 διαφορετικά βασίλεια. Παλιότερα όλα αυτά ανήκαν στα Πρώτιστα
- Φυτά, Μύκητες και Ζώα είναι πολυκύτταροι οργανισμοί, αλλά τα φυτά είναι αυτότροφα, ενώ οι μύκητες και τα ζώα είναι ετερότροφοι οργανισμοί









# Το οικουμενικό δένδρο - Tree of Life

- Νέα δεδομένα συνεχώς τροποποιούν το δένδρο της ζωής
- Πρόσφατα αποκτήσαμε εικόνα για τις σχέσεις οργανισμών πολύ βαθιά πίσω στο δένδρο. Σε αυτό συνέβαλλαν μοριακές φυλογενέσεις
- Σύμφωνα με το μοριακό δένδρο, τα Eukarya είναι πιο κοντά με τα Archaea σε σχέση με τα Bacteria
- Το οικουμενικό δένδρο στηρίζεται κυρίως σε rRNA γονίδια τα οποία εξελίσσονται αργά
- Η τοποθέτηση της ρίζας του δένδρου είναι ένα πρόβλημα το οποίο απασχολεί τους ερευνητές. Δεν μπορεί δηλαδή να δοθεί προσανατολισμός στο χρόνο για τις τρεις ομάδες
- Η λύση ήρθε μέσα από το διπλασιασμό των γονιδίων που χρησιμοποιούνται στις φυλογενέσεις
- Αν υπάρχει ένα ζευγάρι γονιδίων π.χ. α1 και α2 και στις τρεις ομάδες και ο βαθμός ομοιότητας των γονιδίων δείχνει ότι προέρχονται από διπλασιασμό στον κοινό πρόγονο, τότε με δεδομένο ότι ο διπλασιασμός έλαβε χώρα στο κοινό πρόγονο και των τριών ομάδων, το γονίδιο α2 μπορεί να λειτουργήσει ως η ρίζα και έτσι το δένδρο να αποκτήσει προσανατολισμό στο χρόνο
- Με βάση αυτό το τέχνασμα έχει τοποθετηθεί η ρίζα στα δενδρογράμματα για τις επικράτειες που έχουν παρουσιαστεί στις διαφάνειες



# Το οικουμενικό δένδρο - Tree of Life

---

- Μεταξύ των οργανισμών που ανήκουν σε διαφορετικές επικράτειες έχουν υπάρξει ανταλλαγές γονιδίων
- **Οριζόντια μεταφορά γονιδίων (Horizontal gene transfer)** χαρακτηρίζεται η μετακίνηση γονιδίων από ένα γονιδίωμα σε ένα άλλο
- Τέτοια είναι η διεργασία με την οποία γίνεται ανταλλαγή μεταθετών στοιχείων και πλασμιδίων αλλά και μετά από μόλυνση κυττάρων με ιούς και κατά τη συγχώνευση (fusion) οργανισμών
- Η οριζόντια μεταφορά γονιδίων δυσχεραίνει σε μεγάλο βαθμό τις προσπάθειες κατασκευής του οικουμενικού δένδρου

## Is the Tree of Life Really a Ring?

- Επικρατεί η άποψη ότι οι ευκαρυωτικοί οργανισμοί προέκυψαν μετά από τη συμβίωση ενός ευβακτηρίου με ένα αρχαιβακτήριο
- Συνεπώς, οι εξελικτικές σχέσεις ίσως αποδίδονται καλύτερα με δακτύλιο και όχι με δένδρο, τουλάχιστον στην αρχή τους

