

Student Code:

24-я Международная Биологическая Олимпиада

14-21 июля 2013

Берн, Швейцария



BERN 2013 International Biology Olympiad

Практический экзамен 4 Сравнительная и функциональная биосистематика

Общее число баллов: **100**

Продолжительность: **90 минут**

Дорогие участники,

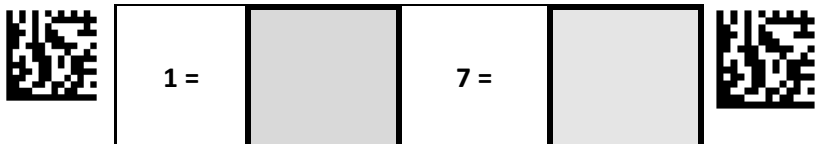
этот тест состоит из трёх заданий:

Task 1: Определение присутствия или отсутствия признаков [42 балла]	5
Part 1.1: Описание морфологических признаков	5
Part 1.2: Определение состояния всех признаков [42 балла]	6
Task 2: Установление филогенетических связей [24 балла]	7
Part 2.1: Смысл принципа максимальной парсимонии	7
Part 2.2: Определение филогенетической связи при помощи принципа парсимонии [10 баллов]	8
Part 2.3: Идентификация признаков, отражающих тип питания [4 балла]	10
Part 2.4: Как применять принцип UPGMA	11
Part 2.5: Установление филогенетической связи с использованием UPGMA [10 баллов]	12
Task 3: Скорость морфологической эволюции [34 балла]	14
Part 3.1: Проведение необходимых измерений черепов [15 баллов]	14
Part 3.2: Определение морфологического расстояния между парой видов [15 баллов]	14
Part 3.3: Построение графика филогенетического и морфологического расстояния [2 балла]	17
Part 3.4: Интерпретация результатов [2 балла]	18
Appendix: Состояние признаков (присутствие или отсутствие) у всех представителей	19

Пожалуйста, впишите ваш код студента в клетку на титульном листе.

Отдельного листа ответов нет. Вносите, пожалуйста, свои ответы в специальные клетки для ответов, выделенные серым цветом. **Оцениваться будут только ответы, внесённые в эти клетки.**

Ответы могут быть даны или значком (✓) или арабскими цифрами. Цифры "1" и "7" очень похожи при написании. Чтобы быть уверенными, что эти две цифры правильно опознаны персоналом МБО при проверке вашей работы, просим (в качестве образца) написать их в серых квадратах так, как вы будете писать в вашей работе:



Когда прозвонит звонок, **НЕМЕДЛЕННО прекратите отвечать на вопросы и отложите ручку.** Вложите задание со всеми ответами в экзаменационный конверт. Убедитесь, что вы написали код студента в квадрате на титульном листе.

Материалы и оборудование

Убедитесь, что вами получены все материалы и оборудование, перечисленные в каждом задании. Если вы не обнаружили чего-то из перечисленного, поднимите руку.

Оборудование

- 1 штангенциркуль (150 мм)
- 1 линейка (300 мм)
- 1 калькулятор
- бумага для черновиков

Черепы видов

• <i>Arvicola terrestris</i>	arte	европейская водяная крыса
• <i>Capreolous capreoulus</i>	caca	европейская косуля
• <i>Felis catus</i>	feca	домашняя кошка
• <i>Lepus europaeus</i>	leeu	европейский заяц-русак
• <i>Meles meles</i>	meme	европейский барсук
• <i>Sciurus vulgaris</i>	scvu	обыкновенная белка
• <i>Vulpes vulpes</i>	vuvu	рыжая лисица

Дополнительные виды, для которых представлены данные

• <i>Ceratotherium simum</i>	cesi	белый носорог
• <i>Didelphis marsupialis</i>	dima	обыкновенный опоссум
• <i>Equus ferus</i>	eqfe	лошадь
• <i>Galago senegalensis</i>	gase	сенегальский галаго
• <i>Genetta genetta</i>	gege	обыкновенная генетта
• <i>Hippopotamus amphibius</i>	hiam	гиппопотам
• <i>Inia geoffrensis</i>	inge	амазонский дельфин
• <i>Manis pentadactyla</i>	mape	китайский ящер панголин
• <i>Macropus rufus</i>	maru	рыжий кенгуру
• <i>Mustela nivalis</i>	muni	ласка
• <i>Pipistrellus pipistrellus</i>	pipi	малоголовый нетопырь
• <i>Procavia capensis</i>	prca	горный даман
• <i>Pteropus vampyrus</i>	ptva	малайская большая летающая лисица
• <i>Sorex minutus</i>	somi	малая бурозубка
• <i>Tachyglossus aculeatus</i>	taac	коротконосная ехидна
• <i>Tolypeutes matacus</i>	toma	южный трехпоясный броненосец

Печатные материалы

- схемы черепов
- цветные рисунки, иллюстрирующие присутствие (1) или отсутствие (-) морфологических признаков. Обратите внимание на надпись в верхней части рисунков.

Введение

Млекопитающие, к которым относятся более 5700 сохранившихся до нашего времени видов, встречаются повсеместно на Земле и часто играют ключевые роли в наземных и водных экосистемах, как в роли хищников, так и травоядных. Морфологически млекопитающие сильно отличаются друг от друга. Самые маленькие млекопитающие весят всего лишь около 2 г, тогда как голубой кит, самое большое из когда-либо существовавших животных, превышает их в весе более чем в 100 миллионов раз.

В этой практической работе вы сделаете попытку выяснить филогению некоторых представителей наиболее важных групп млекопитающих на основании морфологических признаков или особенностей строения их черепа (зубов и челюстей), а также молекулярных данных. Для этого вы будете применять кладистику – подход, подразумевающий общее эволюционное происхождение членов одной таксономической группы. Члены этой группы унаследовали набор производных признаков (синапоморфных признаков) от их последнего общего предшественника, которые отличают членов этой группы от остальных организмов.

Кладистический анализ заключается в идентификации специфических признаков и определении их состояния у всех анализируемых организмов. Признаки могут быть как молекулярные (например, специфические аминокислоты в специфических положениях в молекуле белка), так и морфологические (например, присутствие или отсутствие определенной кости). Результатом кладистического анализа является кладограмма – имеющая форму дерева диаграмма (дендрограмма), на которой представлены филогенетические связи между организмами.

Task 1: Определение присутствия или отсутствия признаков [42 балла]

Part 1.1: Описание морфологических признаков

В следующей таблице перечислены все морфологические признаки, **присутствие (1) или отсутствие (-)** которых рассматривается в этой работе. Примеры проявления каждого признака представлены на цветных фотографиях (**обратите внимание на подписи в верхней части на каждой странице**). Для признаков от 7 до 10 показано только их присутствие (1). Сокращения, указанные в скобках (напр. [P]), относятся к положениям, обозначенным на рисунках черепов. Учтите, что положения резцов [I], клыков [C], малых коренных зубов [P] и больших коренных зубов [M] пронумерованы в направлении от передней (морды) к задней части черепа с использованием индексов (т.е. [P³] обозначает, например, третий малый коренной зуб на верхней челюсти).

Номер	Описание
1	Резцы [I] присутствуют на верхней челюсти.
2	Удлиненные резцы [I] с отшлифованными концами, что указывает на постоянный рост в течение жизни на верхней и / или нижней челюсти.
3	Резцы [I] покрыты спереди зубной эмалью (оранжевого цвета).
4	Третьи верхние резцы [I ³] редуцированы и размещаются за вторыми резцами.
5	Диастема на верхней челюсти. Диастема – это большой промежуток (больше чем в два раза по сравнению с шириной следующего за диастемой самого большого зуба) между резцами [I] или клыками [C] и малыми коренными зубами [P] или большими коренными зубами [M]. Некоторые из этих зубов могут отсутствовать.
6	Клыки [C] присутствуют на верхней челюсти.
7	Хищные зубы, характеризующиеся тем, что [P ⁴] на верхней челюсти и [M ¹] на нижней челюсти образуют похожую на ножницы структуру, позволяющую разрезать или раскусывать, но не пережёвывать пищу.
8	Селенодонтные зубы, характеризующиеся тем, что при рассмотрении сверху имеют низкие коронки с продольными полулунными складками эмали. Они образуют группы треугольных зубчиков при рассмотрении сбоку.
9	Лофодонтные зубы характеризуются удлиненными гребнями, проходящими между верхушками зубов. Гребни перпендикулярны челюстям (как у старинной стиральной доски).
10	Зубы характеризуются хорошо развитым наружным гребнем (эктолофом), имеющим форму буквы V- или W.
11	Остроконечные зубы с коническими верхушками.
12	Угловое удлинение [Ang. Pr.] (<i>Processus Angularis</i>) на нижней челюсти сдвинуто медиально (по направлению к продольной оси челюсти) и поэтому расположено более медиально, чем [Cond. Pr.] (<i>Processus condularis</i>).

Part 1.2: Определение состояния всех признаков [42 балла]

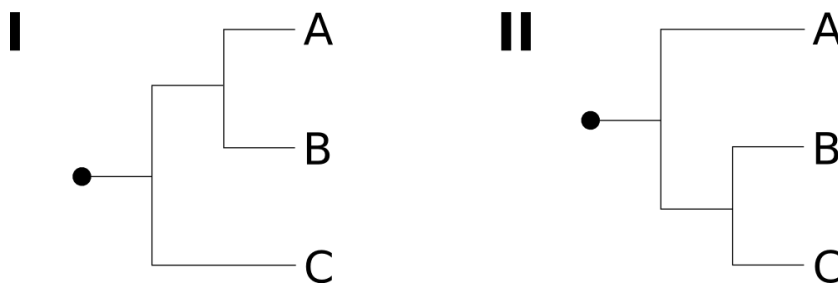
Для последующего анализа удобнее вначале установить присутствие или отсутствие каждого из морфологических признаков, рассматриваемых в этой работе, у каждого из анализируемых видов, и внести результаты в таблицу, представленную в **Appendix (последняя страница)**. Обозначьте присутствие признака "1", его отсутствие "-". **Будьте очень осторожны в обращении с черепами.** Все черепа являются оригиналами из коллекции Музея Естественной Истории города Берн.

Task 2: Установление филогенетических связей [24 балла]

Целью этого задания является установление филогенетической связи между основными группами млекопитающих. Вы будете использовать два метода, которые подробно описываются ниже. В Part 2.1 - 2.3 вы будете применять концепцию максимальной парсимонии (максимальной «экономии») в отношении наличия и отсутствия признаков, указанных в Task 1, для установления филогенетической связи между различными таксонами, представляющими основные группы млекопитающих. В Part 2.4 – 2.5 вы будете применять принцип UPGMA (Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean) для установления филогенетических связей между Хищниками для проведения более детального анализа на основании молекулярных данных.

Part 2.1: Смысл принципа максимальной парсимонии

Общий подход для установления филогенетических связей между видами состоит в определении наиболее парсимонной (простейшей) из сравниваемых филогений. Филогенетическое древо называется наиболее парсимонным, если оно опирается на наименьшее число изменений состояния признаков. Для иллюстрации этой концепции, рассмотрите две сравниваемые филогении I и II для трёх таксонов: А, В и С.

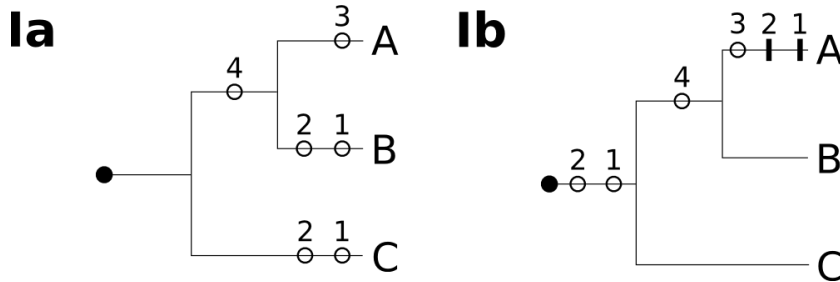


Для выбора между этими филогениями у каждого таксона были рассмотрены наличие и отсутствие морфологических признаков 1 - 4 и результаты были внесены в таблицу ниже. Известно, что все эти признаки отсутствуют у близкородственных таксонов, что указывает на отсутствие каждого из этих признаков у корня этих филогений (обозначен черной точкой на филогенетическом древе).

	1	2	3	4
A	-	-	1	1
B	1	1	-	1
C	1	1	-	-

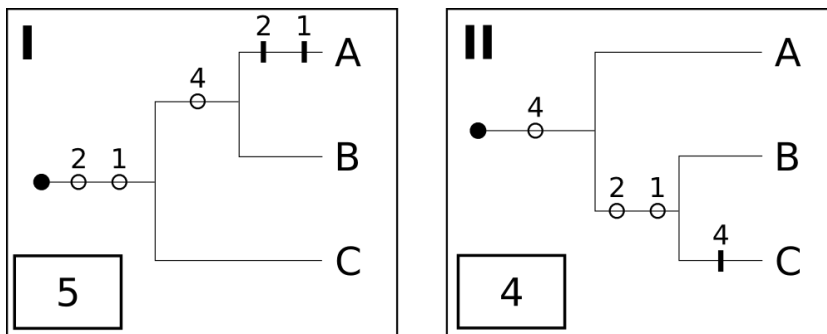
Вначале для каждого из признаков и каждой филогении необходимо индивидуально определить минимальное число изменений. Например, признак 4 присутствует у таксонов А и В, но не у таксона С, что указывает на изменение состояния этого признака от его отсутствия до его присутствия в филогении, ведущей к А и В. Поскольку это изменение может произойти независимо в ветвях А и В, объяснением, приводящим к минимальному числу изменений состояния признака (и поэтому к наиболее парсимонному решению) является единственное изменение в ветви, ведущей к наиболее близкому общему предку А и В.

Как показано на следующем рисунке, если рассмотреть все признаки, то для родословной I можно выбрать два равнозначных парсимонных решения Ia и Ib. В решении Ia предполагается, что признаки 1 и 2 возникли независимо в ветвях B и C. Альтернативно этому (решение Ib), эти признаки возникли в ветви, ведущей от корня родословной, но были утеряны у ветви A. Учтите, что в этом практическом задании **незакрашенные кружки обозначают приобретение** (изменение от отсутствия → к присутствию) и **черные чёточки обозначают потерю** признаков (изменение состояния от присутствия → к отсутствию).



Ключевым является то, что любой признак, для которого его состояние у единственного таксона отличается от его состояния у корня родословной (как в случае признака 3 в этом примере), включает единственное изменение признака, независимо от рассматриваемой филогении. Такие признаки, а также признаки, состояние которых идентично во всех таксонах, называются неинформативными и должны быть исключены из анализа.

Следующий рисунок показывает в конечном итоге наиболее парсимонное решение для каждой из сравниваемых филогений вместе с числом изменений состояния признака, на котором основывается это решение, записанным в рамке. Таким образом, применяя принцип парсимонии, родословная II была признана наилучшей для объяснения правильных филогенетических связей между таксонами A, B и C.



Part 2.2: Определение филогенетической связи при помощи принципа парсимонии [10 баллов]

Вам необходимо применить принцип максимальной парсимонии для установления филогенетических связей между следующими таксонами, представляющими важнейшие клады млекопитающих:

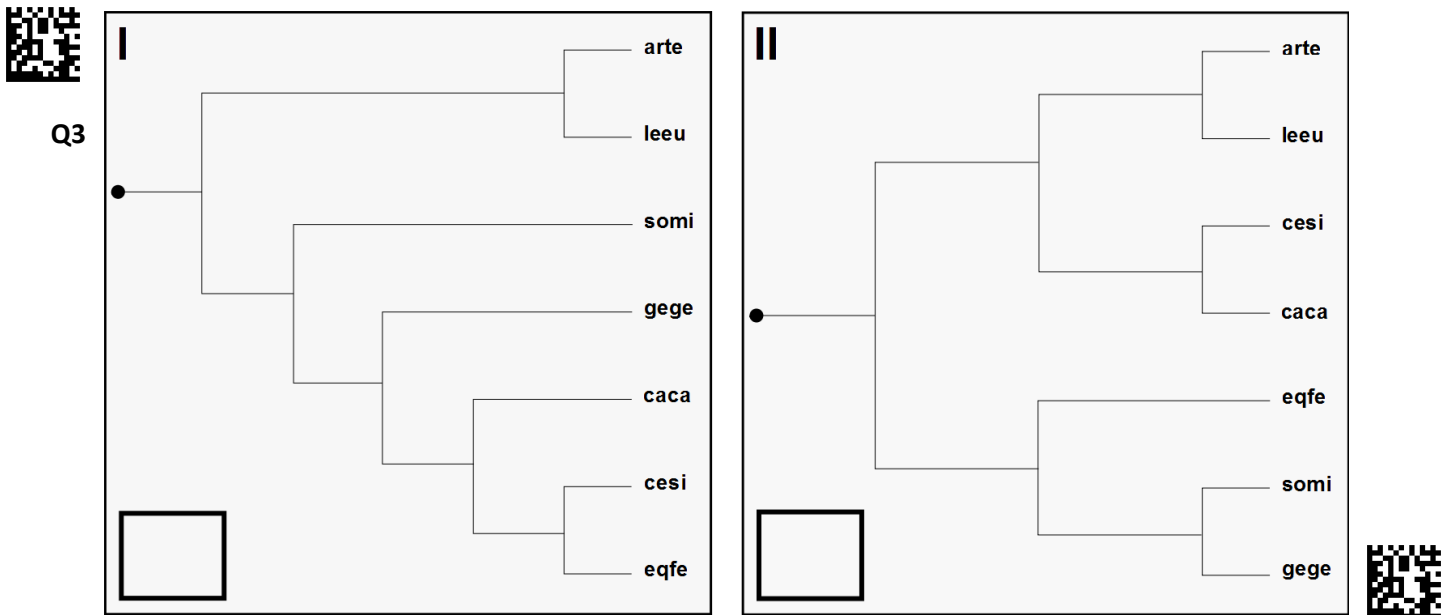
- *Arvicola terrestris* (arte)
- *Ceratotherium simum* (cesi)
- *Equus ferus* (eqfe)
- *Genetta genetta* (gege)

- *Lepus europaeus* (leeu)
- *Capreolus capreolus* (caca)
- *Sorex minutus* (somi)

Вначале укажите галочкой (v) для каждого из приведенных выше признаков 1 - 12, являются ли они информативными для построения филогений этих таксонов или нет. Учтите, что все признаки отсутствовали у корня родословной этих таксонов, за исключением признаков **1,6 и 11**, которые присутствуют у корня филогении.

Q2	Признак	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
	информативный												
	не информативный												

Затем, укажите прямо на рисунке любое из наиболее парсимонных решений относительно изменения состояния признака для каждой из двух сравниваемых филогений I и II. Обозначьте **приобретение признака незакрашенными кружками**, а его **потерю черными чётрточками** и впишите номер соответствующего признака над этими значками. В заключение, укажите общее необходимое число изменений состояния признака в предоставленных для этого квадратах.



Укажите в таблице галочкой (v), какая родословная отражает наилучшим образом правильные филогенетические связи между этими 7 таксонами, применяя принцип максимальной парсимонии.

Q4	Предпочтительная филогения в соответствии с принципом максимальной парсимонии	I	II

Part 2.3: Идентификация признаков, отражающих тип питания [4 балла]

Если не рассматривается большое количество признаков, максимальная парсимония часто является очень упрощенным подходом для установления филогении отдалённых таксонов. Это особенно справедливо в том случае, когда различия в состоянии некоторых признаков у различных таксонов отражают противоположные адаптации к способу питания, а не филогенетические связи. Для проверки этой гипотезы, определите признаки, типичные для плотоядного и для травоядного образа жизни.

Перечисленные ниже виды являются родственными очень отдаленно, однако все они являются плотоядными, питающимися живыми членистоногими, моллюсками, кольчатými червями и/или позвоночными:

- *Didelphis marsupialis* (**dima**)
- *Galago senegalensis* (**gase**)
- *Inia geoffrensis* (**inge**)
- *Mustela nivalis* (**muni**)
- *Pipistrellus pipistrellus* (**pipi**)
- *Sorex minutus* (**somi**)
- *Tolypeutes matacus* (**toma**)

Следующие виды очень отдалённо родственные, но известно, что они являются исключительно травоядными и питаются травой, листьями, плодами и корнями:

- *Arvicola terrestris* (**arte**)
- *Capreolous capreolus* (**caca**)
- *Equus ferus* (**eqfe**)
- *Lepus europaeus* (**leeu**)
- *Macropus rufus* (**maru**)
- *Procavia capensis* (**prca**)
- *Pteropus vampyrus* (**ptva**)

Укажите галочкой (✓) в таблице ниже для каждого из признаков от 1 до 12, является ли его наличие или отсутствие типичным для образа жизни плотоядных или травоядных. В данном случае типичное состояние признака определяется как любое состояние признака, имеющееся как минимум у трёх таксонов одной из двух групп, но отсутствующее у всех членов другой группы.



Q5

Признак	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
типичный для плотоядных												
типичный для травоядных												
не типичный ни для первых, ни для вторых												



Part 2.4: Как применять принцип UPGMA

Подход, основывающийся исключительно на присутствии или отсутствии морфологических признаков, не применим для количественного определения эволюционного расстояния между таксонами. Это становится возможным при наличии молекулярных данных, которые предоставляют большой набор признаков с подобными возможными изменениями их состояния. UPGMA (Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean, Метод Невзвешенного Попарного Среднего) представляет собой простой итерационный метод определения филогенетического родства и относительной длины каждой ветви на основании молекулярных данных. В этом методе пара кластеров с наиболее коротким расстоянием объединяется в кластер более высокого уровня при каждом повторе (итерации).

Для иллюстрации такого подхода рассмотрим молекулярные расстояния (т.е. количество различий в составе пар оснований) между таксонами А, В, С и D.

	A			
A	0	B		
B	6	0	C	
C	7	8	0	D
D	8	9	4	0

Итерация (повтор) 1: Пара кластеров с наименьшим расстоянием - это пара С и D - объединяется в кластер более высокого уровня (С,D). Относительный возраст новообразованного кластера рассчитывается как половина расстояния между сгруппированными таксонами. Поэтому в данном случае относительный возраст кластера (С,D) равен 2.

Затем создается новая матрица всех расстояний для вычисления расстояния между кластерами путем определения среднего расстояния между всеми таксонами одного кластера и всеми таксонами другого кластера. Расстояние между кластером А и кластером (С,D), например, вычисляется как средняя величина между $d(A,C)$ и $d(A,D)$, то есть $d(x,y)$ обозначает расстояние между кластерами x и y .

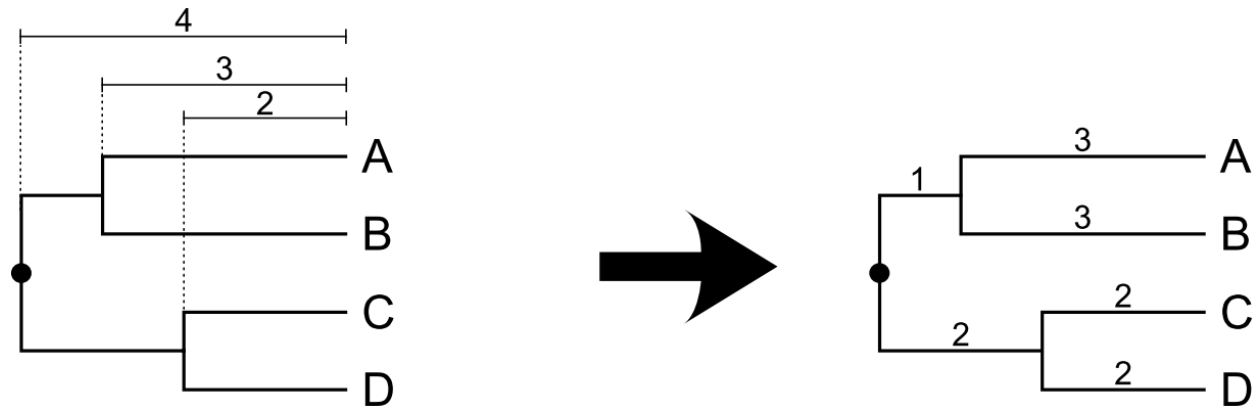
	A		
A	0	B	
B	6	0	(C,D)
(C,D)	7.5	8.5	0

Итерация 2: В этой итерации пара кластеров с наименьшим расстоянием - это пара А и В, которая объединяется в кластер более высокого уровня (А,В) с относительным возрастом 3. При этом расстояния вычисляются так же, как описано выше. Расстояние $d((A,B),(C,D))$ является, таким образом, средней величиной между $d(A,C)$, $d(A,D)$, $d(B,C)$ и $d(B,D)$, которая является такой же, как средняя величина между $d(A,(C,D))$ и $d(B,(C,D))$.

	(A,B)	
(A,B)	0	(C,D)
(C,D)	8	0

Итерация 3: В последней итерации два оставшихся таксона объединяются в новый кластер ((A,B),(C,D)), относительный возраст которого составляет 4.

Определение длины ветви: После того, как все таксоны были объединены в единственный кластер, было нарисовано результирующее древо с учетом относительного возраста каждого кластера. Исходя из этих относительных времён, можно прямо перейти к вычислению длины индивидуальных ветвей.



Part 2.5: Установление филогенетической связи с использованием UPGMA [10 баллов]

Определите филогенетическую связь между 5 указанными видами Хищников, используя метод UPGMA. Стандартные молекулярные расстояния между всеми парами этого таксона представлены в таблице ниже.

		A				
vuvu	<i>Vulpes vulpes</i>	A				
muni	<i>Mustela nivalis</i>	B				
gege	<i>Genetta genetta</i>	C				
meme	<i>Meles meles</i>	D				
feca	<i>Felis catus</i>	E				
		A	B	C	D	E
		0.00				
		4.18	0.00			
		4.96	4.96	0.00		
		4.18	0.48	4.96	0.00	
		4.96	4.96	2.82	4.96	0.00

Проведите ряд последовательных итераций и всегда вносите в таблицу рассматриваемые молекулярные расстояния. Убедитесь в том, что в верхней левой клетке внесён код кластера. Используйте представленные выше обозначения для кластеров высшего порядка. Например, обозначение ((x,y),z) должно указывать на кластер, образованный из кластеров (x,y) и z. Также внесите в таблицу относительный возраст новообразованных кластеров при каждой итерации (с точностью два знака после запятой).

Итерация 1

		0.00		
Q6			0.00	
				0.00

Относительный возраст новообразованного кластера



Итерация 2



Q7

	0.00		
		0.00	
			0.00

Относительный возраст
новообразованного
кластера



Итерация 3



Q8

	0.00		
		0.00	
			0.00

Относительный возраст
новообразованного
кластера



Итерация 4



Q9

Относительный возраст
новообразованного
кластера



Теперь нарисуйте результирующее филогенетическое древо для пяти видов и укажите длину каждой ветви вверху и код вида справа. Учтите, что 1 мм должен соответствовать 0,1 единицы относительного возраста на вашем древе.



Q10



Task 3: Скорость морфологической эволюции [34 балла]

Если морфологические изменения происходят с постоянной скоростью, то морфологическая разница между парами видов, измеренная на основании множества признаков, должна чётко коррелировать с филогенетическим расстоянием между этими видами, определенным на основании молекулярно-биологических данных. В этом задании вы будете проверять эту гипотезу с использованием ряда измерений черепа. Вам будут предоставлены результаты таких измерений для некоторых дополнительных пар видов, самостоятельно вы проведёте необходимые измерения и расчёты только для одной пары видов: *Arvicola terrestris* (**arte**) и *Lepus europaeus* (**leeu**).

Part 3.1: Проведение необходимых измерений черепов [15 баллов]

В таблице ниже перечислены некоторые параметры черепов, которые вам необходимо будет измерить у двух вышеназванных видов. Все параметры также обозначены на схемах черепов.

	Описание
M ₁	расстояние в мм между [I ¹] и [NF1].
M ₂	расстояние в мм между [Ang. Pr.] и концом впадины жевательной мышцы (местом прикрепления жевательной мышцы)
M ₃	расстояние в мм между [Ang. Pr.] и [Cond. Pr.].
M ₄	расстояние в мм между [I] и [Cond. Pr.].
M ₅	расстояние в мм между концом глаза и концом [PA]
M ₆	расстояние в мм между глазами и [PMX].
M ₇	расстояние в мм между [PMX] или [NA] и [Cond. Pr.].

Так как результаты для M₅ и M₆ будут приведены ниже, измерьте пять показаний (от M₁ до M₄ и M₇) для двух представителей (**arte** и **leeu**). Проводите измерения с правой стороны черепа (это будет левая сторона, если смотреть на череп спереди). Запишите ваши измерения в мм в таблице с точность до 0,1 мм



Q11

	M ₁	M ₂	M ₃	M ₄	M ₅	M ₆	M ₇
arte <i>Arvicola terrestris</i>							
leeu <i>Lepus europaeus</i>							



Part 3.2: Определение морфологического расстояния между парой видов [15 баллов]

Главным препятствием при изучении различных характеристик черепов является то, что их длина определяется в первую очередь общим размером особи. При исследовании формы черепа начните с коррекции общего размера черепа путём деления каждого измерения на длину черепа (M₇) и вычислением десятичного логарифма этого отношения. Для каждого измерения M_i = {M₁, ..., M₄}, определите:

$$\hat{M}_i = \log_{10} \left(\frac{M_i}{M_7} \right)$$

Внесите ваши результаты в таблицу ниже с точностью трёх знаков после запятой.


Q12	 arte <i>Arvicola terrestris</i>	\hat{M}_1	\hat{M}_2	\hat{M}_3	\hat{M}_4	\hat{M}_5	\hat{M}_6
						-0.367	-0.478
	leeu <i>Lepus europaeus</i>					-0.547	-0.382




Затем, подсчитайте абсолютное морфологическое расстояние $d_i(x, y)$ между двумя видами x и y для каждого измерения i по формуле

$$d_i(x, y) = |\hat{M}_i(x) - \hat{M}_i(y)|,$$

где $\hat{M}_i(x)$ представляет стандартизованное измерение i у вида x . Абсолютное расстояние - это модуль расстояния, независимо от того, является эта величина положительной или отрицательной (указано знаком $|\cdot|$). Внесите ваши результаты в таблицу ниже с точностью до трёх знаков после запятой.

Q13	 arte и leeu	$d_1(x, y)$	$d_2(x, y)$	$d_3(x, y)$	$d_4(x, y)$	$d_5(x, y)$	$d_6(x, y)$



При объединении различных измерений в единственное расстояние важно вначале стандартизировать расстояния с целью придания им одинаковой значимости (одинакового веса). Простым способом стандартизации является деление величин абсолютных различий $d_i(x, y)$ на медиану различий \tilde{d}_i для всех пар видов:

$$\hat{d}_i(x, y) = \frac{d_i(x, y)}{\tilde{d}_i}$$

Соответствующие медианы представлены в таблице ниже.

$\tilde{d}_1(x, y)$	$\tilde{d}_2(x, y)$	$\tilde{d}_3(x, y)$	$\tilde{d}_4(x, y)$	$\tilde{d}_5(x, y)$	$\tilde{d}_6(x, y)$
0.084	0.139	0.067	0.026	0.110	0.082

Проведите стандартизацию всех расстояний и внесите ваши результаты в таблицу ниже с точностью до трех знаков после запятой.



Q14

	$\hat{d}_1(x, y)$	$\hat{d}_2(x, y)$	$\hat{d}_3(x, y)$	$\hat{d}_4(x, y)$	$\hat{d}_5(x, y)$	$\hat{d}_6(x, y)$
arte и leeu						



Теперь вычислите объединённое морфологическое расстояние $D(x, y)$ для каждой пары (x, y) , как сумму всех стандартизированных расстояний для этой пары:

$$D(x, y) = \sum_{i=1}^6 \hat{d}_i(x, y)$$

Рассчитайте $D(x, y)$ для пары arte и leeu и внесите ваши результаты в таблицу ниже с точностью до трех знаков после запятой.



Q15

	$D(x, y)$

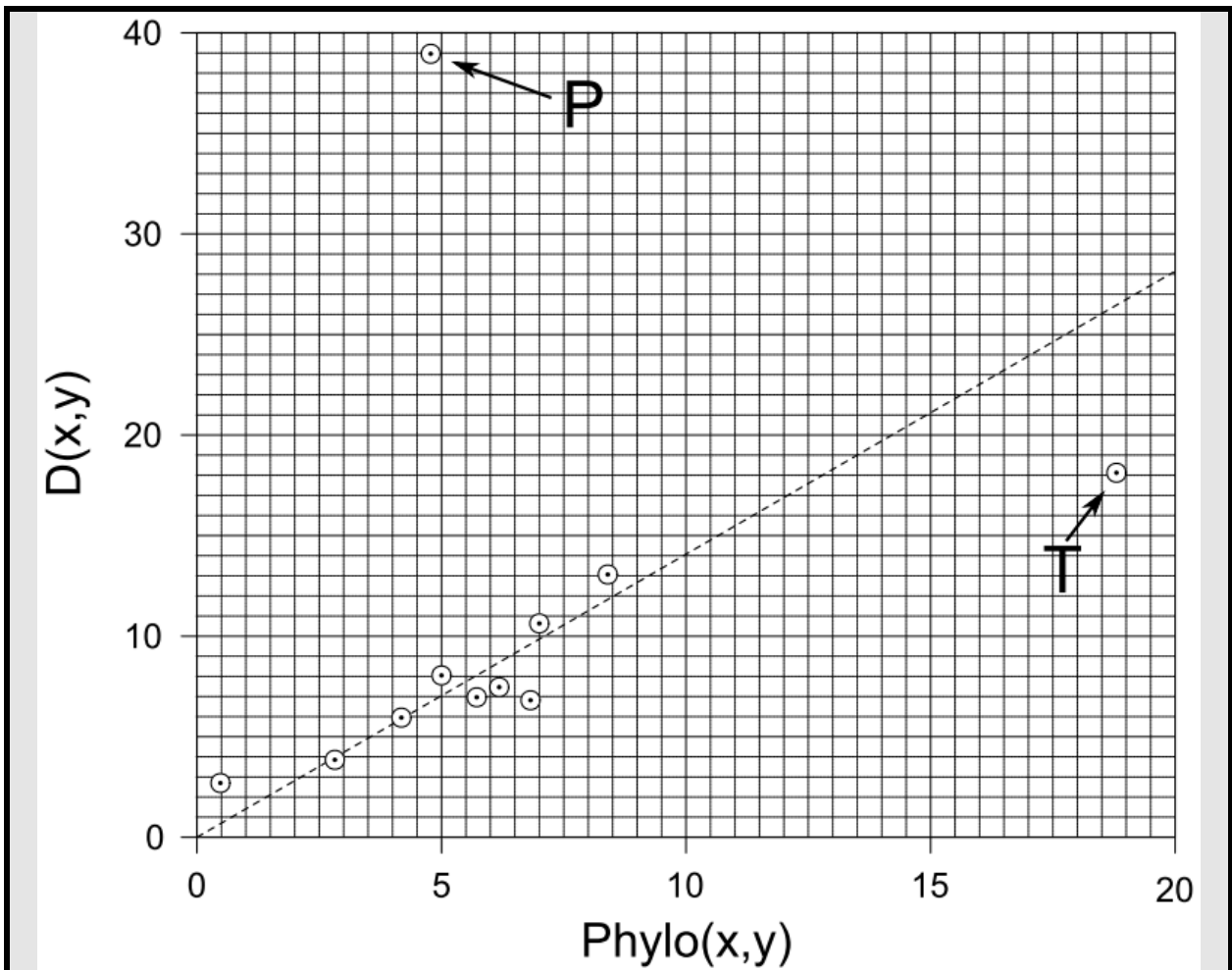


Part 3.3: Построение графика филогенетического и морфологического расстояния [2 балла]

На графике ниже показано филогенетическое расстояние $Phylo(x,y)$ по сравнению с морфологическим расстоянием $D(x,y)$ для некоторых пар видов, представленных в Appendix, вместе с линейной регрессией, наилучшим образом описывающей наблюдаемые значения. Обозначьте на этом графике определенное вами морфологическое расстояние точкой, обведенной кружком, как показано на рисунке. Филогенетическое расстояние между **arte** и **leeu** составляет 6,80.



Q16



Part 3.4: Интерпретация результатов [2 балла]

На графике филогенетического и морфологического расстояния есть две очевидно выпадающие точки Р и Т. Укажите галочкой (✓) для каждой из следующих гипотез, может ли она объяснить эти выпадающие значения, или нет.



Q17

	да	нет
Оба вида пары Р близкородственные, но были географически изолированы и конвергентно адаптировались к очень близким условиям обитания.		
Предок одного из видов пары Р заселил полностью отличающуюся среду обитания с очень отличающимся давлением отбора, что драматически изменило его череп.		
Оба вида пары Т являются частью быстрой, экологически ведомой адаптивной радиации		
Будучи лишь отдалённо родственными, оба вида пары Т имеют очень близкий источник питания, адаптация к которому их черепов происходила конвергентно.		



Конец практического экзамена

Appendix: Состояние признаков (присутствие или отсутствие) у всех представителей

Присутствие обозначено "1" а отсутствие "-".



Q1

Character	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
arte <i>Arvicola terrestris</i>												
caca <i>Capreolus capreolus</i>												
feca <i>Felis catus</i>												
leeu <i>Lepus europaeus</i>												
meme <i>Meles meles</i>												
scvu <i>Sciurus vulgaris</i>												
vuvu <i>Vulpes vulpes</i>												
cesi <i>Ceratotherium simum</i>	-	-	-	-	1	-	-	-	1	-	-	-
dima <i>Didelphis marsupialis</i>	1	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1	1
eqfe <i>Equus ferus</i>	1	-	-	-	1	1	-	-	1	-	-	-
gase <i>Galago senegalensis</i>	1	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1	-
gege <i>Genetta genetta</i>	1	-	-	-	-	1	1	-	-	-	1	-
hiam <i>Hippopotamus amphibius</i>	1	1	-	-	-	1	-	-	1	-	-	-
inge <i>Inia geoffrensis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-
mape <i>Manis pentadactyla</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
maru <i>Macropus rufus</i>	1	1	-	-	1	-	-	-	1	-	-	1
muni <i>Mustela nivalis</i>	1	-	-	-	-	1	1	-	-	-	1	-
pipi <i>Pipistrellus pipistrellus</i>	1	-	-	-	-	1	-	-	-	1	1	-
prca <i>Procapra capensis</i>	1	1	-	-	1	-	-	-	1	-	-	-
ptva <i>Pteropus vampyrus</i>	1	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-
somi <i>Sorex minutus</i>	1	-	-	-	-	1	-	-	-	1	1	-
taac <i>Tachyglossus aculeatus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
toma <i>Tolypeutes matacus</i>	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1	-

