



Филогенетическая структура  
сообществ и эволюция  
количественных признаков  
(филогенетический сигнал)

Владимир Онпченко  
Галина Клинк

# Схема основных факторов формирования растительных сообществ

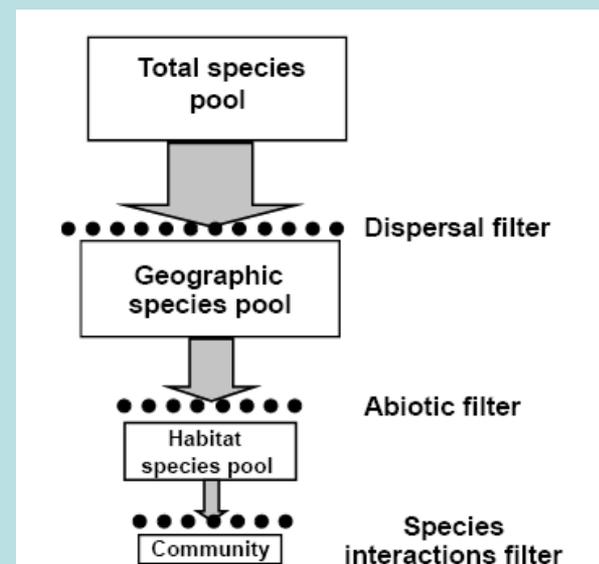
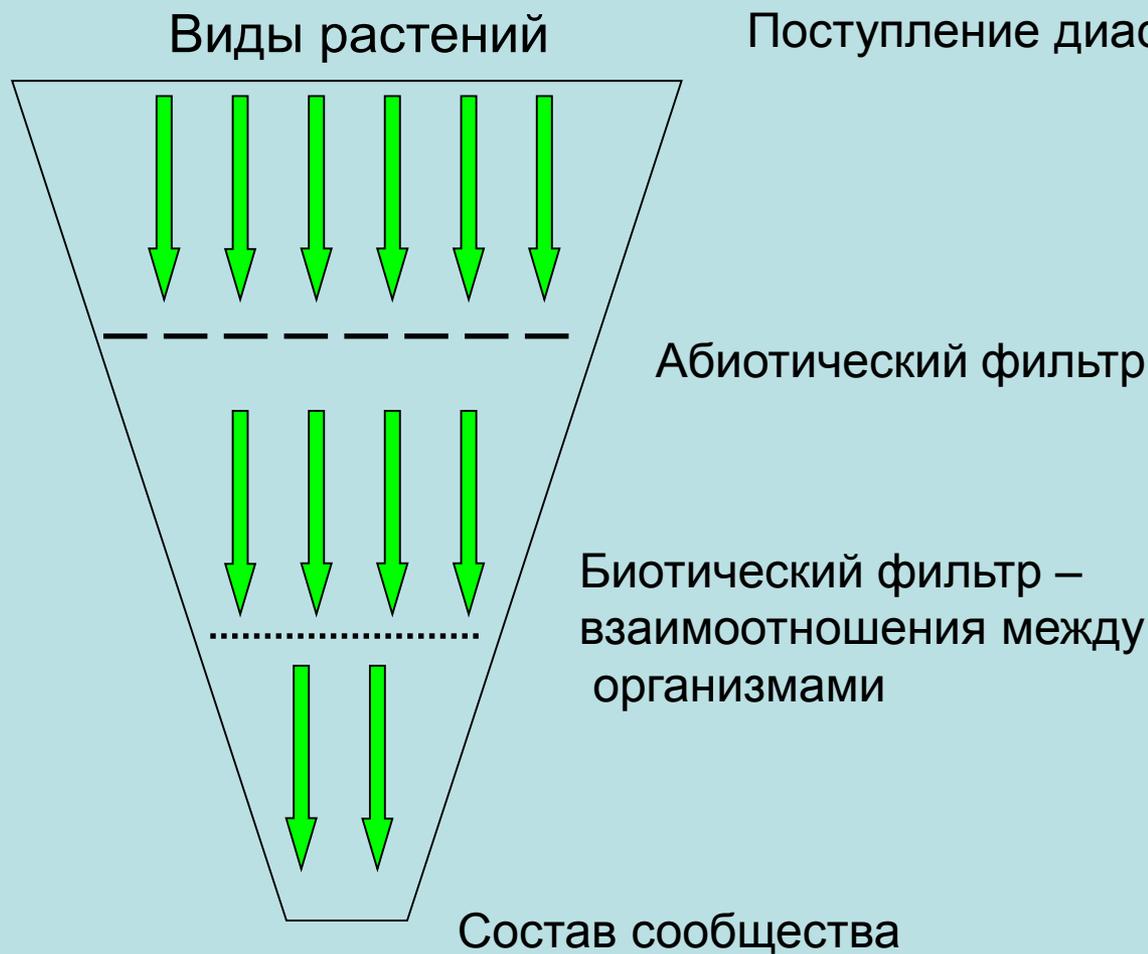


Fig. 1. Graphical model reflecting how sequential ecological filtering of species pools determines local diversity. The total species pool includes all species occurring in a region. The geographic species pool is the subset of species from the regional pool that are able to disperse to a local community. The habitat species pool includes only those species from the geographic pool that can tolerate the local abiotic conditions. Species interactions further reduce the habitat species pool to those species found in the community (after Belyea and Lancaster 1999).

# Как оценить роль каждого фильтра?

- Общие допущения:
  1. родственные виды более сходны экологически
  2. биотические факторы отбирают менее сходные виды

До появления количественных мер, оценивающих филогенетическое родство, анализ сообществ часто проводили с использованием показателей среднего числа видов в роде или семействе (Elton, 1946; Williams, 1964; Елумеева и др., 2007).

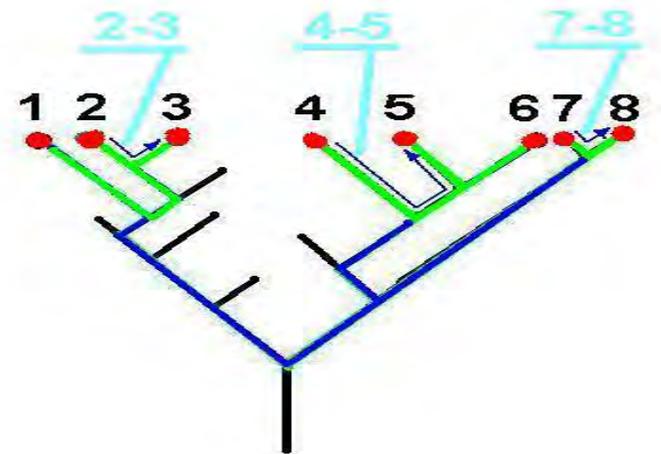
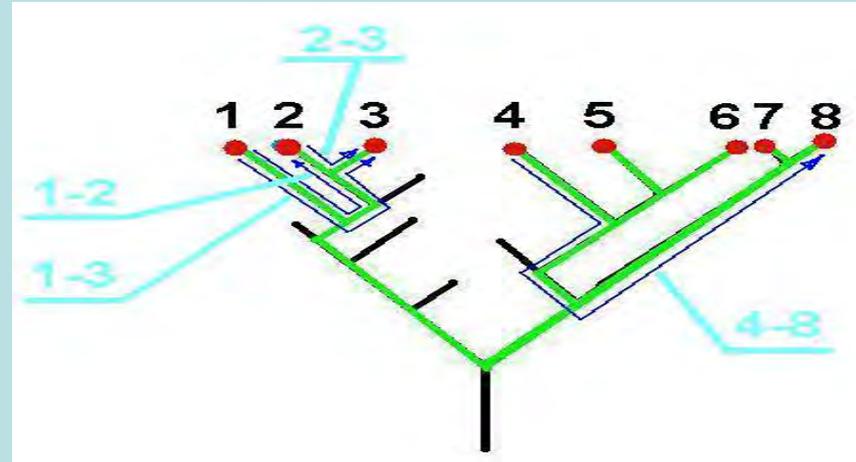
# Как оценить филогенетическую структуру сообщества?

- Этапы:
  1. Дерево пула (например, локальной флоры)
  2. Дерево сообщества
  3. Сравнение показателей структуры пула (многократные случайные выборки) с показателями для сообщества

Анализ возможен для любых наборов видов (например, интродуценты, виды с разным сукцессионным поведением и т.п.)

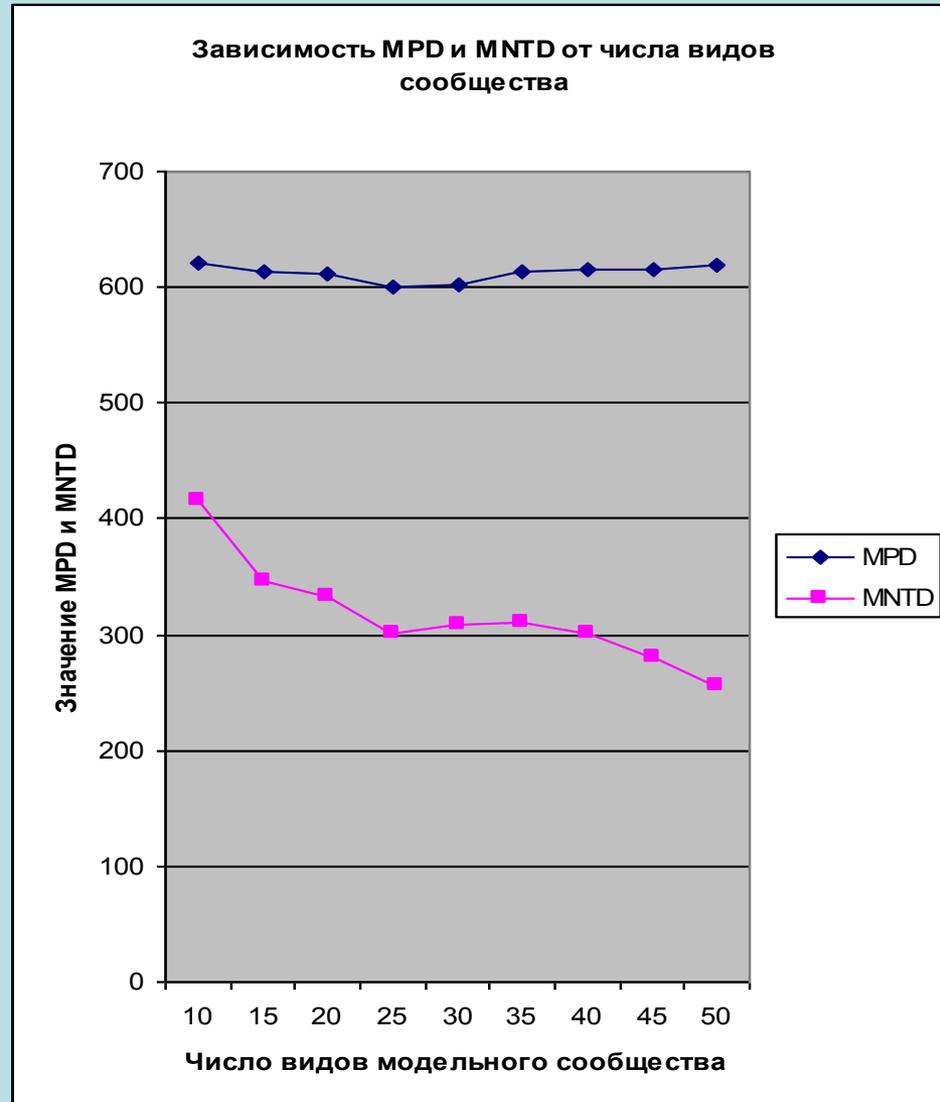
# Филогенетические расстояния (Webb et al., 2002)

- **MPD** (mean phylogenetic distance, среднее филогенетическое расстояние) – среднее арифметическое филогенетическое расстояние между всеми парами таксонов в филогении пула
- **MNTD** (mean nearest phylogenetic taxon distance, среднее филогенетическое расстояние до ближайшего таксона) – среднее арифметическое филогенетическое расстояние между парами ближайших таксонов в филогении пула



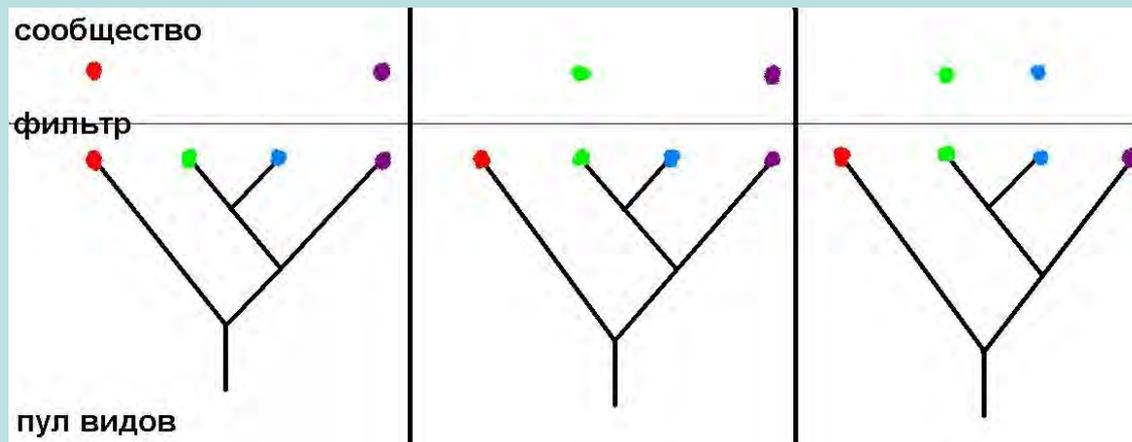
# Анализ сообществ со случайным составом

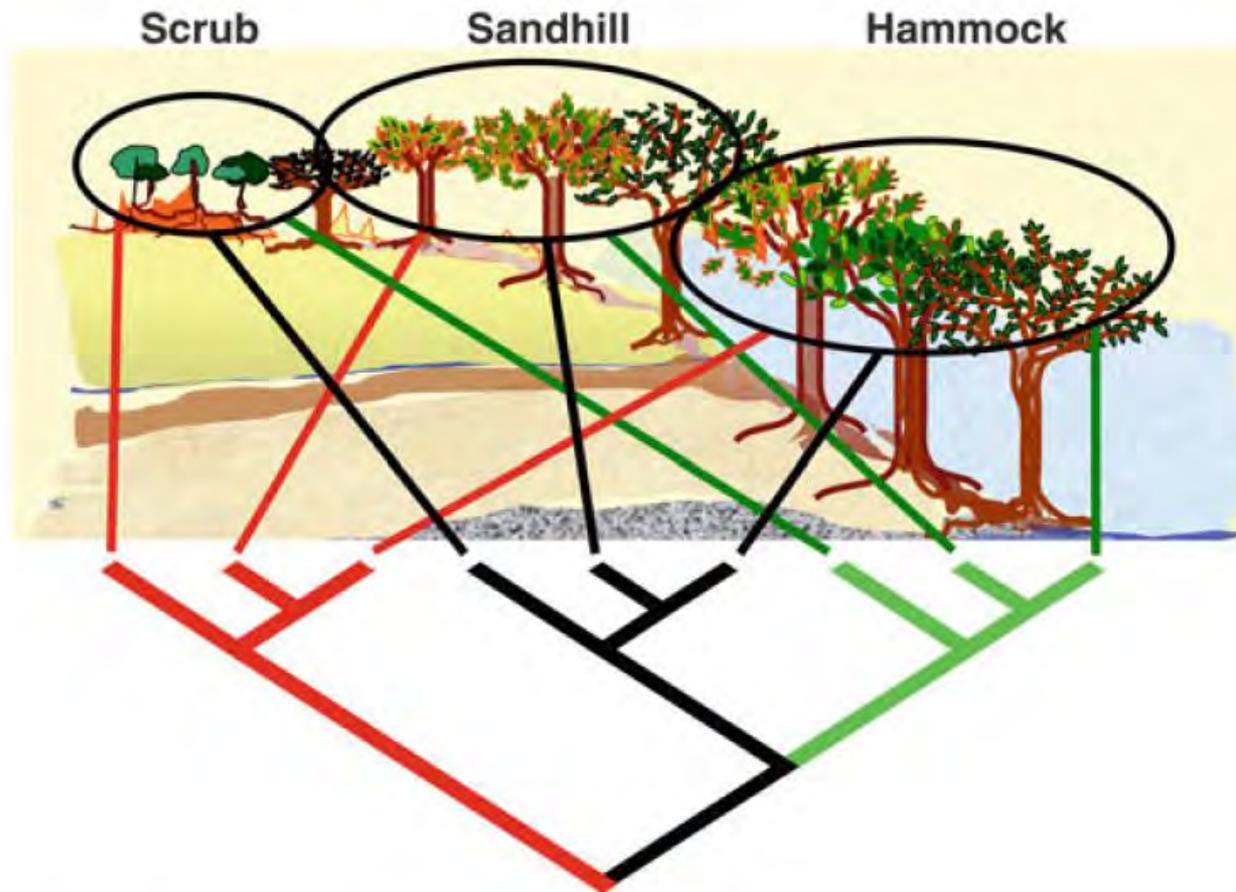
MPD практически не зависит от числа видов, а MNTD убывает с увеличением числа видов в сообществе.



# Соответственно 3 варианта

- «Кластеризованные» сообщества – состоят из более родственных видов по сравнению со случайной моделью (предполагается большая роль абиотики)
- Выровненные сообщества (overdispersion) – из менее родственных (предполагается большая роль биотики)
- Нет отличий от случайного – рассматриваемые факторы не работают или уравниваются





**Fig. 2** Phylogenetic community structure of oak-dominated communities in Florida, demonstrating phylogenetic overdispersion within each of the three habitat types. Oaks within each of the three major phylogenetic lineages occur in each community, and null model analysis reveals that this pattern is not expected by chance (Redrawn with permission from Cavender-Bares et al. (2004b))

- Вдоль высотного градиента в Андах показано увеличение филогенетического родства видов, образующих сообщества, при увеличении абсолютной высоты (Graham et al., 2009).



# Положительные отношения ведут к большей выравненности сообществ

- Для аридных сообществ Мексики показано, что 97% видов растений возобновляется лишь под пологом растений–“нянь”.
- Благоприятные отношения характерны для пар растений из отдаленных филогенетических линий: среднее филогенетическое расстояние между “нянями” и возобновляемыми под их пологом растениями значимо выше, чем ожидаемое при “нулевой” модели. (Valiente-Banuet, Verdu, 2007).



# Анализ сообществ с учётом возраста таксонов, биомассы

## Филогенетический анализ ассоциаций растительности высокогорий Тебердинского заповедника

Сообщество	Латинское название ассоциации	MPD	MPD.rnd	MNTD	MNTD.rnd
Альпийские лишайниковые пустоши	<i>Pediculari comosae-Eritrichietum caucasici</i>	621	600	401	399
Пестроовсяницевые луга альпийского и субальпийского поясов	<i>Violo altaicae-Festucetum variae</i>	587	599	428	470
Разнотравные гераниево-копеечниковые альпийские луга	<i>Hedysaro caucasicae-Geranietum gymnocauli</i>	600	600	409	422
Сомкнутые альпийские ковры	<i>Ranunculetum brachylobi + Hyalopoo ponticae-Pedicularietum nordmannianaе</i>	617	600	457	439

Сообщество из менее родственных видов (выровненные)

Сообщество из более родственных видов (кластеризованные)

# Филогенетический сигнал “Phylogenetic signal”

*A pattern where closely related species on a phylogenetic tree have trait values that are more similar than expected by chance.*

- Насколько тот или иной признак связан с филогенией?
- Простые корреляции не работают?!

*Methods in Ecology and Evolution* 2012, 3, 743–756

doi: 10.1111/j.2041-210X.2012.00196.x

## How to measure and test phylogenetic signal

Tamara Münkemüller<sup>1\*</sup>, Sébastien Lavergne<sup>1</sup>, Bruno Bzeznik<sup>2</sup>, Stéphane Dray<sup>3</sup>,  
Thibaut Jombart<sup>4</sup>, Katja Schiffers<sup>1</sup> and Wilfried Thuiller<sup>1</sup>



*Genetics and Molecular Biology*, 35, 3, 673–679 (2012)  
Copyright © 2012, Sociedade Brasileira de Genética. Printed in Brazil  
www.sbg.org.br

Research Article

A comparison of metrics for estimating phylogenetic signal under alternative evolutionary models

José Alexandre F. Diniz-Filho<sup>1</sup>, Thiago Santos<sup>2</sup>, Thiago Fernando Rangel<sup>1</sup> and Luis Mauricio Bini<sup>1</sup>

# Масса семян – таксономически консервативный признак

- 55% дисперсии логарифма массы семени приходится на уровень порядка и выше,
- 12% - на уровне семейств внутри порядков,
- 26% - между родами внутри семейств,
- 8% - между видами внутри родов (Westoby et al., 1997).



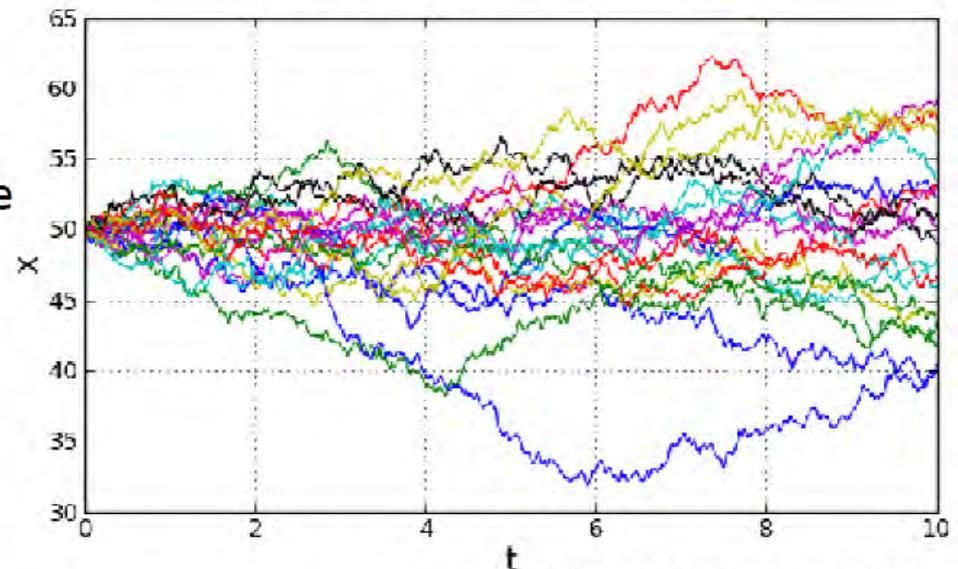
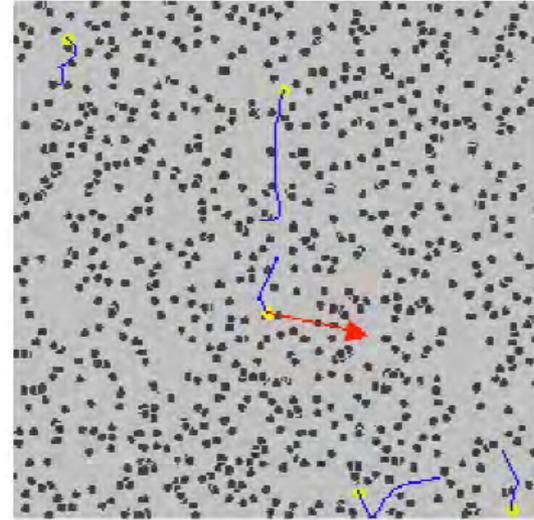
# Простейший вариант: сравнение таксономических категорий (ANOVA по семействам, расчеты Г.Клинк)

Функциональный признак	<i>P</i>
N в корнях	0,0006***
P в корнях	0,006**
Удельная длина корней	0,003**
Толщина листьев	$< 2e^{-16}$ ***
Ст.отклонение толщины листьев	0.01*
N в листьях	$9e^{-10}$ ***



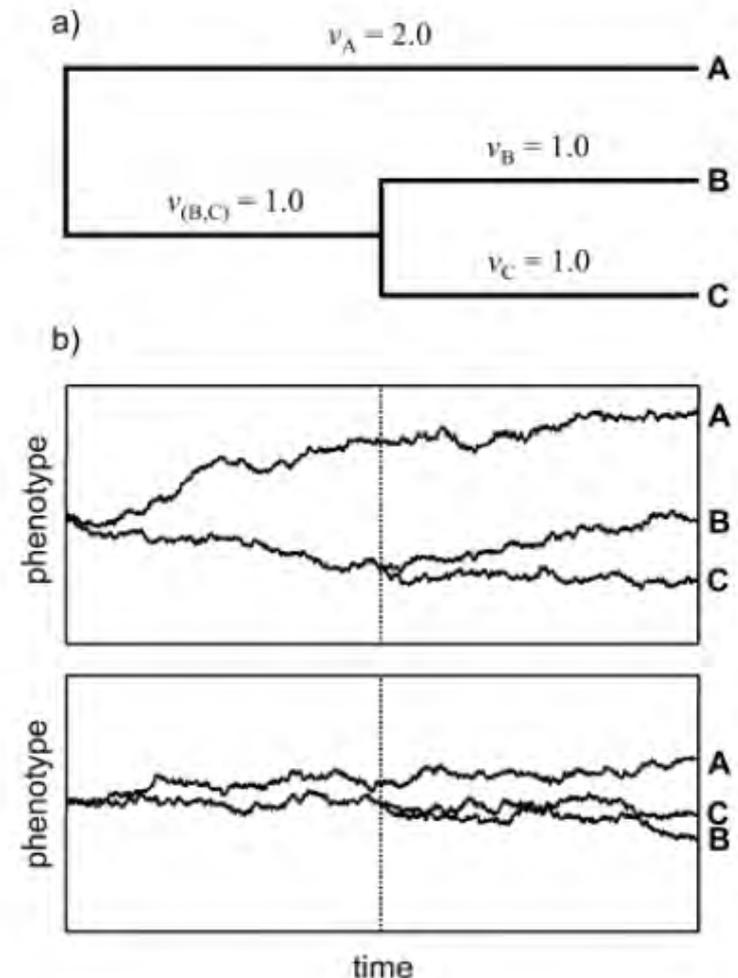
# Revisiting the Brownian Motion Model

- Brownian motion
  - Describes random movement of particles in a gas/liquid
  - Undirected random walk
  - Mean of zero
  - Variance proportional to time



# Revisiting the Brownian Motion Model

- BM on a phylogeny
  - Time is represented by branch lengths
  - Trait variance is proportional to time/branch lengths
  - Trait diverges from a value at each node following BM
  - After a node, two lineages evolve independently



# Brownian Motion Model

- The BM model

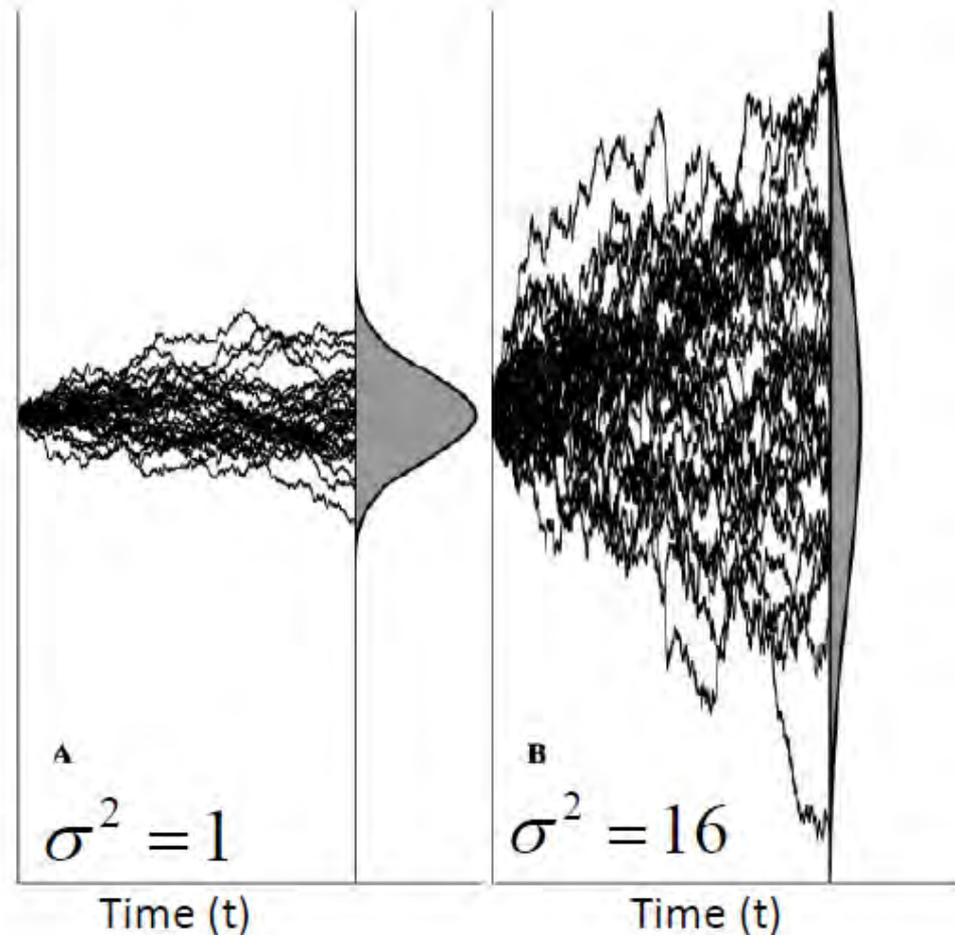
$$dX(t) = \sigma dB(t)$$

Change in trait  
X by time t

SD

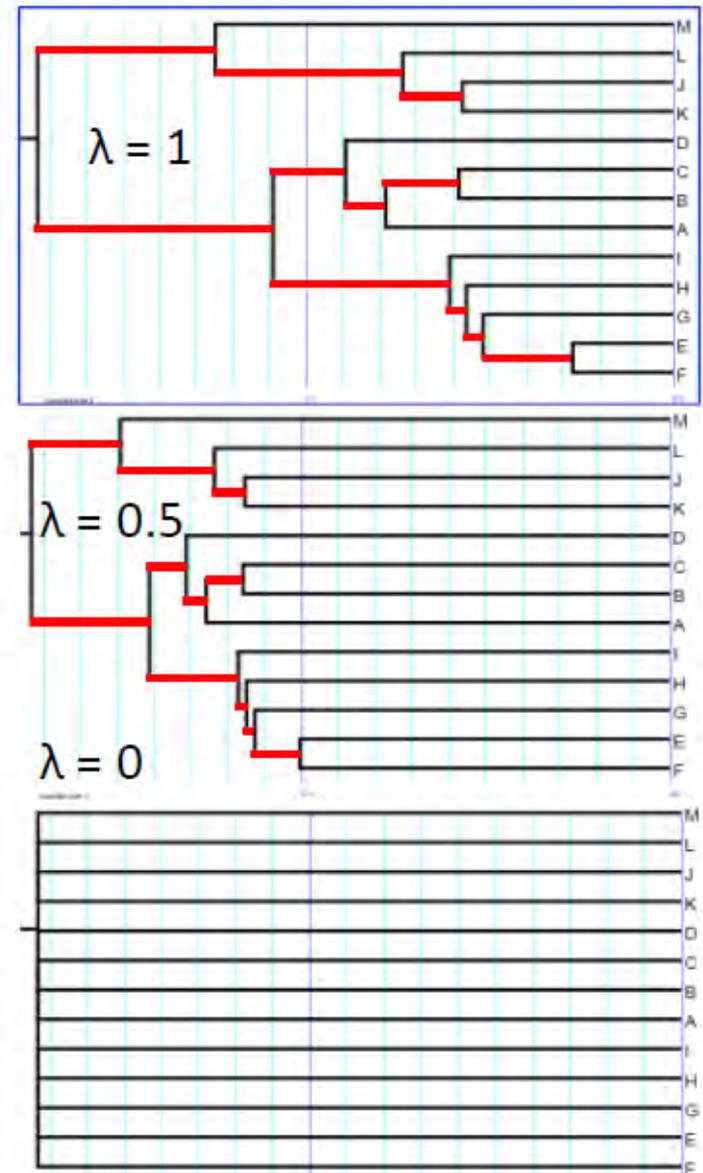
Random Noise  
by time t

- $X(0) = 0$
- $X_t$  is continuous
- $X_t - X_s \sim N(0, t-s)$ , where  $N(\mu, \sigma^2)$  is a normal distribution with mean  $\mu$  and variance  $\sigma^2$



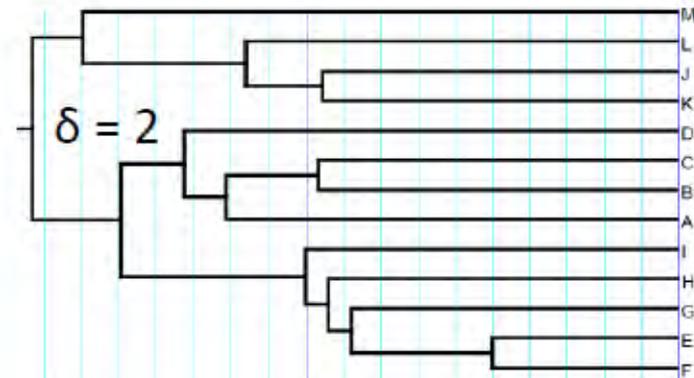
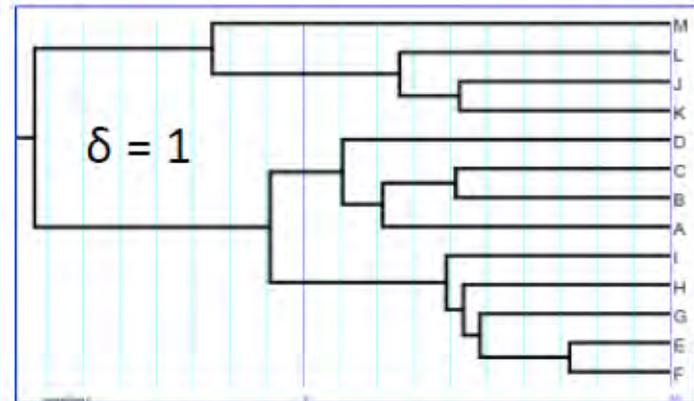
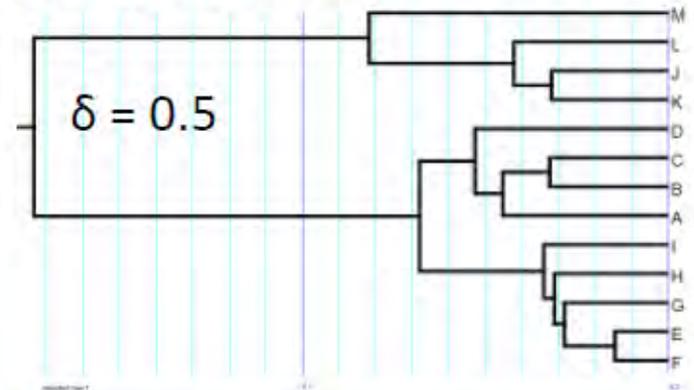
# Building on Brownian Motion

- Lambda ( $\lambda$ )
  - Internal branches multiplied by  $\lambda$
  - Terminal branches untransformed
  - $\lambda$  ranges from 0 to 1
  - $\lambda = 1$ 
    - Brownian Motion
    - Branch lengths unchanged
  - $0 < \lambda < 1$ 
    - Decreasing Impact of phylogeny
    - More independent trait evolution
  - $\lambda = 0$ 
    - Completely independent evolution
    - Not phylogenetic signal
  - $\lambda$  is a measure of phylogenetic signal



# Building on Brownian Motion

- Delta ( $\delta$ )
  - Raises all node depths to the power of  $\delta$
  - $\delta$  must be positive
  - Tests whether trait evolution follows a pattern of adaptive radiation or species specialization
  - $0 < \delta < 1$ 
    - Most trait evolution at base of tree
    - Adaptive radiation
  - $\delta = 1$  : **Brownian Motion**
  - $\delta > 1$ 
    - Most trait evolution near tips
    - Species specialization

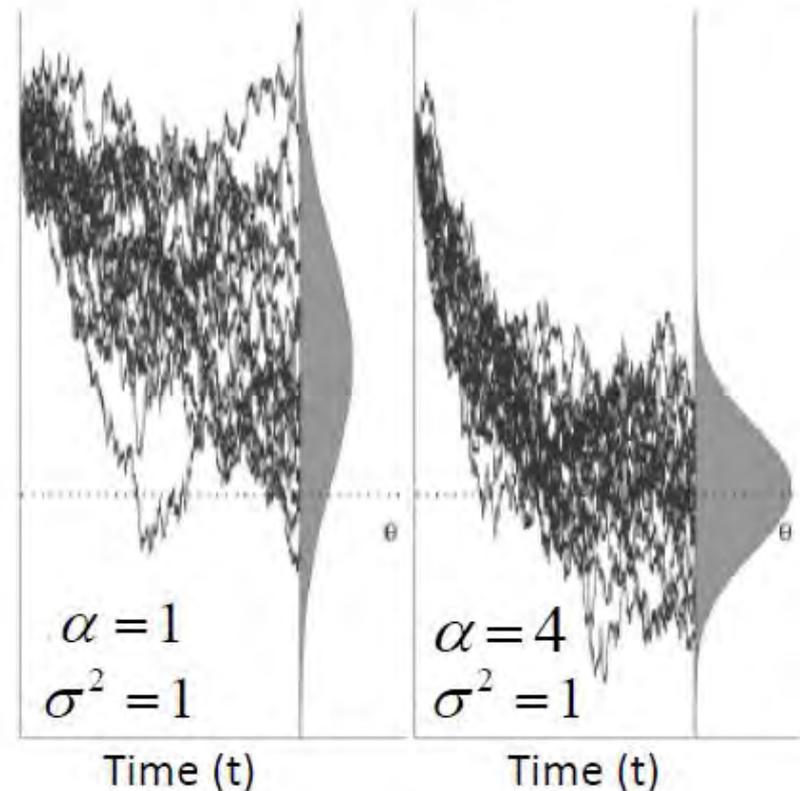


# Building on Brownian Motion

- More Complex Models
  - Ornstein-Uhlenbeck
    - Used to model stabilizing selection for a trait value
    - Trait value optimum:  $\theta$
    - Strength of stabilizing selection:  $\alpha$
    - BM, but being pulled towards an optimal value
    - If  $\alpha$  is small ( $<0.01?$ ) &  $\theta$  is outside tip value range, models directional evolution

$$dX(t) = \alpha[\theta - X(t)]dt + \sigma dB(t)$$

Strength of selection      Optimum      BM Model



# Building on Brownian Motion

- A comparison of models
  - 1 parameter isn't available for manipulation

Model	K	Parameters	What we can measure
BM	2	$\sigma^2$	Rate of evolution
BM + $\lambda$	3	$\sigma^2, \lambda$	Rate of evolution, phylogenetic signal
BM + $\kappa$	3	$\sigma^2, \kappa$	Rate of evol, gradual vs. punctuational evol
BM + $\delta$	3	$\sigma^2, \delta$	Rate of evol, early vs. late evolution
EB	3	$\sigma^2_0, r$	Initial rate of evol, slowing vs. speeding up
OU	4	$\sigma^2, \alpha, \theta$	Rate of evol, strength of stabilizing selection, trait optimum

**Table 1.** Phylogenetic signal indices and associated tests used in this study

	Approach	Directly model based?	Branch length considered?	Commonly applied test
Abouheif 's $C_{\text{mean}}$	Autocorrelation	No	No	Permutation
Moran's $I$	Autocorrelation	No	Yes <sup>3</sup>	Permutation
Pagel's $\lambda$	Evolutionary	Yes	Yes	Maximum likelihood
Blomberg's $K$	Evolutionary	Yes	Yes	–
Blomberg's test <sup>1</sup>	Evolutionary	Yes <sup>2</sup>	Yes	Permutation

# Примеры: альпийские растения Кавказа (80 видов)

Trait	Lambda	pv**
SRL	2.3e-15	1
<b>SLA_moist</b>	<b>0.6</b>	<b>0.0004</b>
SLA_dry	0.1	0.3
<b>Leaf_thickness_mm</b>	<b>1</b>	<b>7e<sup>-07</sup></b>
<b>Leaf_N_%</b>	<b>0.9</b>	<b>0.0006</b>
<b>Leaf_C_%</b>	<b>0.8</b>	<b>0.001</b>
<b>Leaf_P_%</b>	<b>0.7</b>	<b>0.003</b>
Mean_altitude_m	1e-217	1
Altitude_std_dev	2e-131	1

# Для чего это нужно?

Функциональные признаки  
растений

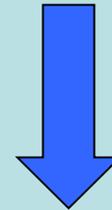
Среда



Состав и структура  
сообществ



Филогенетический сигнал



Филогенетическая структура  
сообществ