

В. В. Лукашов

МОЛЕКУЛЯРНАЯ ЭВОЛЮЦИЯ И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ

Учебное пособие

Допущено
Учебно-методическим объединением
по классическому университетскому образованию
в качестве учебного пособия
для студентов, обучающихся по специальности
«биоинженерия» и «биоинформатика»



Москва
БИНОМ. Лаборатория знаний
2009

УДК 578(075.3)
ББК 28.04
Л84

Лукашов В. В.

Л84 Молекулярная эволюция и филогенетический анализ /
В. В. Лукашов. — М. : БИНОМ. Лаборатория знаний,
2009. — 256 с. : ил.

ISBN 978-5-9963-0114-0

В книге обсуждаются принципы эволюционного анализа генетической информации. Автор знакомит читателей с теоретическими основами и практическими подходами к решению задач молекулярной эволюции и филогенетического анализа. Эта книга является первым отечественным изданием, освещающим данную область знаний.

Для студентов, аспирантов и научных сотрудников биологических, медицинских и математических специальностей.

УДК 578(075.3)
ББК 28.04

Научное издание

Лукашов Владимир Владимирович

**МОЛЕКУЛЯРНАЯ ЭВОЛЮЦИЯ И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЙ
АНАЛИЗ**

Ведущий редактор канд. биол. наук *Л. А. Аксенова*

Художник *С. Инфантэ*

Технический редактор *Е. В. Денюкова*

Корректор *Л. Н. Макарова*

Оригинал-макет подготовлен *М. Ю. Копаницкой* в пакете $\text{\LaTeX} 2_{\epsilon}$

Подписано в печать 11.09.09. Формат 60×90/16.

Усл. печ. л. 16. Тираж 1000 экз. Заказ

Издательство «БИНОМ. Лаборатория знаний»

125167, Москва, проезд Аэропорта, д. 3

Телефон: (499) 157-5272, e-mail: binom@Lbz.ru, <http://www.Lbz.ru>

ISBN 978-5-9963-0114-0

© БИНОМ. Лаборатория знаний,
2009

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	5
Глава 1. Цели, принципы и понятия молекулярной эволюции	9
1.1. Задачи молекулярной эволюции как науки	9
1.2. Нуклеотидные последовательности	9
1.3. Аминокислотные последовательности	11
1.4. Генетический код	14
1.5. Мутации	16
1.6. Нуклеотидные замены	17
1.6.1. Транзиции и трансверсии	17
1.6.2. Синонимичные и несинонимичные замены	17
1.7. Нуклеотидный и аминокислотный состав, использование кодонов	19
1.8. Эволюция нуклеотидной последовательности	20
1.9. Консенсусные последовательности	26
1.10. Эволюционные и сходные признаки, конвергенция	29
1.11. Естественный отбор и неodarвинизм	30
1.12. Закрепление мутации в популяции	31
1.13. Концепция молекулярных часов	35
1.14. Нейтральная теория молекулярной эволюции	36
1.15. Эволюционная систематика	37
1.16. Проведение эволюционного анализа	39
Глава 2. Выравнивание генетических последовательностей	41
2.1. Цели выравнивания последовательностей	41
2.2. Принципы выравнивания последовательностей	41
2.3. Алгоритмы выравнивания двух последовательностей ...	46
2.3.1. Принцип матрицы точек	46
2.3.2. Алгоритмы Нидлмана—Вунша и Смита—Уотермана, глобальное и локальное выравнивание	49
2.3.3. Общие принципы динамического программирования при выравнивании последовательностей	54
2.3.4. Методы слов	58
2.4. Множественное выравнивание	59

Глава 3. Генетические дистанции и эволюционные модели	61
3.1. Наблюдаемые, истинные и расчетные дистанции	61
3.2. Эволюционные модели и дистанции между нуклеотидными последовательностями	65
3.2.1. Модель Джукса—Кантора	65
3.2.2. Модель Кимуры	71
3.2.3. Модель Таджимы—Неи	73
3.2.4. Другие эволюционные модели	74
3.2.5. Гамма-дистанции	76
3.2.6. Сравнение различных моделей	79
3.3. Синонимичные и несинонимичные дистанции и их отношение	81
3.4. Аминокислотные дистанции, матрицы вероятностей аминокислотных замещений	85
3.5. Учет делеций и отсутствующей информации	88
Глава 4. Филогенетический анализ	90
4.1. Филогенетические деревья	90
4.2. Дистанционные методы построения филогенетических деревьев	98
4.2.1. Принципы дистанционных методов	98
4.2.2. Метод UPGMA	99
4.2.3. Метод трансформированной дистанции	104
4.2.4. Метод минимума эволюции	107
4.2.5. Методы связей между соседями	107
4.2.6. Метод присоединения соседей	109
4.2.7. Установление длин ветвей	111
4.3. Методы анализа дискретных признаков	114
4.3.1. Принципы методов анализа дискретных признаков	114
4.3.2. Метод максимальной экономии	115
4.3.3. Метод максимального правдоподобия	123
4.4. Статистическая оценка дерева, бутстрэп-анализ	126
4.5. Другие филогенетические методы	131
4.6. Сравнение филогенетических методов	133
4.7. Филогенетический анализ в таксономии, фенетика и кладистика	136
Глава 5. Отдельные задачи эволюционного анализа	141
5.1. Рекомбинационный анализ	141
5.2. Анализ нуклеотидного и аминокислотного состава и использования кодонов	150
5.2.1. Смещения нуклеотидного состава	150
5.2.2. Различия в использовании кодонов	156

5.2.3. Анализ нуклеотидного состава и использования кодонов в филогенетических исследованиях	160
5.3. Анализ молекулярных часов	168
5.3.1. Вопросы, связанные с концепцией молекулярных часов	168
5.3.2. Установление и калибровка молекулярных часов — тест относительных скоростей эволюции	169
5.3.3. Другие подходы к установлению молекулярных часов	172
5.3.4. Проблемы филогенетического анализа, связанные с несоблюдением модели молекулярных часов	173
5.3.5. Анализ молекулярных часов в эволюции высших организмов	174
5.3.6. Анализ молекулярных часов в эволюции вирусов	176
5.3.7. Молекулярные часы в эволюции ВИЧ-1 и их использование для датирования начала эпидемий и эволюционных событий	177
5.4. Анализ митохондриальной ДНК	185
5.4.1. Особенности эволюционного анализа митохондриальной ДНК	185
5.4.2. Концепция митохондриальной Евы и использование анализа мтДНК при изучении происхождения человека	188
5.5. Молекулярная эпидемиология	193
5.5.1. Задачи и принципы молекулярной эпидемиологии	193
5.5.2. Установление источника заражения	195
5.5.3. Анализ эпидемиологических сетей	195
Глава 6. Компьютерные программы для эволюционного анализа	208
6.1. Типы компьютерных программ	208
6.2. Программы для хранения и редактирования последовательностей	213
6.3. Международные базы генетических данных	215
6.4. Программы для выравнивания последовательностей	218
6.5. Программы для филогенетического анализа	221
6.6. Другие программы	225
Книги для дополнительного чтения	226
Литература	228