

## تحلیل ابردرخت ها در خانواده مگس گیریان (Muscicapidae)

لیلا نورانی<sup>۱</sup>، منصور علی آبادیان<sup>۲\*</sup>

تاریخ دریافت: ۹۳/۹/۲۳

تاریخ تصویب: ۹۴/۱۱/۱۸

### چکیده

آرایه شناسان به منظور حل ابهامات آرایه شناختی در سطح فراگونه ای از روش ترسیم ابردرخت ها استفاده نموده تا با ادغام کردن درخت ها در مقیاسی بزرگ به بازسازی روابط تبارزادی بپردازند. در این مطالعه به منظور ادغام تمامی درخت های مولکولی موجود و ارائه روابط کامل تبارشناختی بین افراد خانواده مگس گیریان بر روی یک درخت واحد تبارشناختی، تمامی داده های موجود برای ژن های مختلف میتوکندریایی و هسته ای در بانک ژن و نمونه های تعیین توالی شده در آزمایشگاه مولکولی دانشگاه فردوسی مشهد استفاده گردید. در این مطالعه ترسیم ابردرخت براساس ماتریس

۱ دانشجوی دکترای بیوسیستماتیک جانوری، گروه زیست شناسی، دانشکده علوم پایه، دانشگاه فردوسی مشهد، مشهد، ایران  
\* ۲ دانشیار گروه زیست شناسی، دانشکده علوم پایه، دانشگاه فردوسی مشهد، مشهد، ایران (نویسنده مسئول (aliabadi@um.ac.ir)

پارسیمونی (MRP) و با استفاده از ۱۵ درخت منبع برای ۱۶۶ گونه پرنده از اعضای خانواده مگس‌گیریان صورت پذیرفت. در ابرددرخت ترسیم شده، دو کلاد اصلی دیده می‌شود که در مجموع حدود ۸۲٪ از گره‌های این ابرددرخت دارای وضعیت حل شده هستند و نحوه قرارگیری کلادهای اصلی مطابق با درخت‌های مولکولی مطالعات قبلی اعضای این خانواده در ژن‌های مختلف است. ابرددرخت نهایی، نتیجه‌ای قطعی برای فرضیات روابط بین اعضای خانواده مگس‌گیریان نیست، ولی قادر است روابط بین گروه‌ها را بر اساس مطالعات قبلی مولکولی تأیید کند. در واقع این روش در کنار مطالعات آرایه‌شناختی مقایسه‌ای با استفاده از داده‌های اولیه حاصل از آنالیزهای مولکولی و ریخت‌شناسی می‌تواند منتهی به ارائه جامع‌ترین روابط آرایه‌شناختی گردد.

**واژه‌های کلیدی:** آرایه‌شناسی، ابرددرخت، پرنندگان، فیلوژنی

## مقدمه

از مهمترین دغدغه های آرایه شناسان در دهه اخیر یافتن راهی برای حل روابط تبارزادی آرایه های مختلف بوده است. اگرچه روش های نوین مولکولی اخیرا توانسته بسیاری از ابهامات آرایه شناختی را در سطح درون گونه ای برطرف کند، اما با این وجود هنوز اطلاعات در سطح فراگونه ای کامل نیست. برای حل این معضل آرایه شناسان از روش ترسیم ابردرخت ها (Supertrees) استفاده کرده و با ادغام درخت های متعلق به سطوح پایین تر آرایه شناختی به درخت کاملی که نمایانگر روابط سطوح بالاتر است، دست می یابند. Sanderson, et al., (1998). ابردرخت ها از اطلاعات داده های صفات اولیه ساخته نمی شوند، بلکه از ادغام توپولوژی تبارنماهای کوچکتر به صورت یک ماتریس جامع و کامل حاصل می شوند. Bininda-Emonds, et al., (1999). اکنون ترسیم ابردرخت ها به عنوان یکی از روش های معتبری است که امکان بازسازی روابط تبارشناختی کاملی از کلاهای خیلی بزرگ را با بیش از ۱۰۰ گونه و همچنین ادغام درخت های تبارزایی در مقیاسی بزرگ با قابلیت آزمون فرضیات را فراهم می کنند و به عنوان یکی از راه حل های ممکن به منظور بازسازی درخت حیات شناخته شده است

Cracraft, et al., (2004); Burleigh, et al., (2004); Wilkinson, et al., (2006); Davis, et al., (2010); Lehtonen, (2011); Burleigh, et al., (2011); Katz, et al., (2012); Gauthier, et al., (2012); Puigbò, et al., (2013); Reynolds et al., (2014). تاکنون مطالعات گوناگونی با استفاده از آرایه ها و در سطوح مختلف آرایه شناختی انجام شده است که گستره وسیعی از گروه های جانداران از تک یاختگان تا پریاختگان گیاهی و جانوری را در برمی گیرند Bininda-Emonds, et al., (2004); Puigbò, et al., (2010); Medina, et al., (2011); Buerki, et al., (2011); Thuiller, et al., (2011); Lasek-Nesselquist & Gogarten, (2013); همچنین الگوریتم های متعددی برای ترسیم ابردرخت ها ارائه شده است که مهمترین آنها به اختصار توضیح داده می شوند:

۱- ابردرخت بر اساس ماتریس پارسیمونی MRP (Matrix Representation with Parsimony): پرکاربردترین و معمول ترین روش ساختن ابردرخت ها است و برای گستره وسیعی از جانداران مانند دایناسورها (Pisani et al., (2002 تا گیاهان گلدار (Linder, (2000 مورد استفاده قرار گرفته است. این روش به دنبال درختی است که تعداد مراحل کمتری را بر اساس ماتریس ورودی طی کند و در آن همه

برای ترسیم ابردرخت می گردد که دسته ماورا (Ultra Clique) نامیده می شود (Goloboff & Pol, (2002).

۵- ابردرخت چهارتایی (Quartet Supertree): روشی برای ساخت ابردرخت ها که در آن تمام درختان ورودی دارای چهار آرایه انتهایی هستند. هر درخت ورودی با زیر مجموعه ای از درختان چهار آرایه ای ایجاد شده، جانشین می شوند تا ابردرخت نهایی با استفاده از این مجموعه بازسازی شود (Piaggio, et al., (2004).

پرنندگان متنوع ترین گروه مهره داران خشکی با بیش از ده هزار گونه هستند که در تمامی نواحی جغرافیایی پراکنش یافته اند (Monroe & Sibley, (1993). در آرایه شناسی پرنندگان از رویکردهای مختلفی همچون روش های ریخت شناختی، رفتاری، آلوزیم ها و توالی های نوکلئوتیدی برای شناسایی و رده بندی در سطوح مختلف فراگونه ای استفاده شده است. پس از تلاش محققین برای مطالعات تبارزادی با استفاده از روش هیبریداسیون DNA-DNA در سطح جنس و با استفاده از ۱۰۸۳ آرایه تاکنون هیچ مطالعه گسترده دیگری روی پرنندگان انجام نگرفته است. البته مطالعات بعدی با گستره های کوچکتری، حداکثر با ۱۵۰ آرایه انجام شده است (Livezey & Zusi, (2007) و از آنجایی که پرنندگان از یک سو به عنوان شناخته شده ترین آرایه

آرایه هایی که در گره مورد نظر وجود داشته باشند امتیاز ۱ می گیرند و به آرایه هایی که در گره مذکور نباشند، کد صفر تعلق می گیرد و آرایه ای که در آن درخت منبع حضور نداشته باشد با علامت سوال مشخص می شود، همچنین درخت ها توسط یک گروه خارجی فرضی که همه کاراکترهایش کد صفر است، ریشه دار می شود (Ragan, (1992). ابردرخت بر اساس ماتریس تغییرات (Matrix MRF representation with flipping) این روش حداقل تعداد تغییرات را برای تبدیل درختان ورودی به ماتریس صفات جستجو می کند که در نهایت درخت نهایی فاقد هرگونه همویلازی باشد (Eulenstein, et al., (2004).

۳- ابردرخت بر اساس ماتریس سازگاری (Matrix Representation with Compatibility): این روش به دنبال شناسایی بزرگترین مجموعه از صفات سازگار متقابل در مجموعه داده های ادغام شده برای ساختن ماتریس صفات سازگار هستند که این مجموعه از صفات تحت عنوان دسته بیشینه (Maximum Clique) شناخته می شوند (Ross & Rodrigo, (2004).

۴- ابردرخت شبه صریح (Semi Strict Supertree): این روش به دنبال یک زیر مجموعه سازگار در کل ماتریس صفات

به علت شباهت های رفتاری و ریخت شناسی بسیاری که بین چت ها و مگس گیرها وجود داشت، آنها را در دو قبيله در زیرخانواده Muscicapinae قرار دادند (Sibley & Monroe, 1990). محققین دیگر آنها را تحت عنوان خانواده Muscicapidae در زیرخانواده های جداگانه ای قرار دادند (Dickinson, 2003); Clements, (2007). با این حال چت ها و مگس گیرها، گروه های تک نیایی را شکل نمی دهند. سایر مطالعات ملکولی نیز رابطه بین چت ها و مگس گیرها را تأیید کرده اند ولی روابط تبارشناختی درون این دو کلاد به خوبی مشخص نیستند (Voelker & Spellman, 2004). همچنین آنالیزهای تبارشناختی متعددی با استفاده از توالی یابی ژن های میتوکندریایی روی جنس های مختلف این خانواده همچون: Sheppardia Roy et al., (2001), Phoenicurus Ertan, (2002), Ficedula Outlaw & Voelker, (2006), Oenanthe Aliabadian et al., (2006), Monticola Zuccon & Ericson, (2010a), Copsychus (Sheldon et al., (2009), Erithacus Seki, (2006) انجام شده است. از آنجایی که در مطالعات متعدد از مجموعه داده های متفاوت برای گروه های مختلف استفاده می شود و امکان آنالیز جامع، گسترده و کاملی برای تمام آرایه های مطالعه شده در روی یک

در بین مهره داران دارای مطالعات پراکنده و کوچک فراگونه ای بسیار می باشند و از سوی دیگر تعیین روابط تبارزادی آنها می تواند به عنوان مهمترین ابزار در حفاظت محیط زیست کمک شایانی نماید، آرایه شناسان به دنبال راهی برای جبران این نقض بوده تا از حذف بخشی از داده های ارزشمند جلوگیری به عمل آید (Gatesy et al., 2002). در این مطالعه به صورت موردی خانواده مگس گیریان از راسته گنجشک سانان، پرندگان با استفاده از روش ترسیم ابردخت بر اساس ماتریس پارسیمونی (MRP) مورد مطالعه قرار گرفته است.

خانواده مگس گیریان Muscicapidae در بین خانواده های پرندگان، گروه متنوعی متشکل از ۴۸ جنس و ۲۷۵ گونه هستند که به نحو گسترده ای در نواحی پالئارکتیک، افروتروپیکال، ایندومالان و برخی نواحی استرالیا و قطب جنوب پراکنده شده اند و در زیستگاه های متنوعی چون جنگل های بارانی، بیابان ها، نواحی کوهستانی و توندراهای قطبی زندگی می کنند (Dickinson, 2003). تا زمان مطالعات هیبریداسیون DNA-DNA، چت ها (Chats) و توکاهها (Thrushes) در خانواده توکایان Turdidae قرار می گرفتند، در حالی که مگس گیریان دنیای قدیم (Flycatchers) در خانواده مگس گیریان جای داشتند. بعدها

درخت تبارزایی فراهم نمی باشد، روش ابردخت امکان تحلیل تمام مجموعه داده های موجود را برای گروه آرایه شناختی مورد نظر فراهم می آورد، در این مطالعه به منظور ادغام تمامی درخت های مولکولی موجود و ارائه روابط کامل تبارشناختی بین افراد خانواده مگس گیریان بر روی یک درخت واحد تبارشناختی، تمامی داده های موجود برای ژن های مختلف میتوکندریایی و هسته ای در بانک ژن و نمونه های تعیین توالی شده در آزمایشگاه مولکولی دانشگاه فردوسی مشهد برای ترسیم ابردخت با استفاده از الگوریتم MRP استفاده گردید.

#### مواد و روش ها

کلیه مقالات منتشر شده مربوط به خانواده مگس گیریان که در سالهای اخیر چاپ گردیده و در سایت ISI web of Knowledge ثبت گردیده اند، به همراه داده های مستخرج از آزمایشگاه مولکولی دانشگاه فردوسی مشهد برای ترسیم ابردخت بر اساس پروتوکل مقاله Bininda و همکارانش در سال ۲۰۰۴ برای آماده سازی ماتریس صفات به منظور ترسیم ابردخت مورد استفاده قرار گرفتند (Bininda-Emonds et al., 2004b).

#### ۱. جمع آوری درختان تبارزادی موجود:

توالی های مربوط به جنس ها و گونه های

خانواده مگس گیریان با استفاده های از داده های موجود در بانک های ژن عمومی (NCBI و BOLD) تا پایان سال ۲۰۱۴، به همراه توالی های موجود در آزمایشگاه مولکولی دانشگاه فردوسی مشهد (۱۵۶ توالی) برای ترسیم ابردخت استفاده گردید (جدول ۱). پس از دانلود داده های تکمیلی (۲۴۸ توالی)، همریدیفی توالی ها با کمک نرم افزار Bioedit v.7.0.9.0 انجام شد و سپس درخت نزدیکترین همسایه با مدل تکاملی Kimura two Parameters (K2P) برای هر درخت منبع در نرم افزار Mega5 ترسیم گردید. انتخاب درخت ها بر اساس پروتوکل ذکر شده انجام شد که تصمیم گیری برای حذف یا باقی ماندن درخت های منبع یافت شده بر اساس قاعده کیفیت داده هاست و در نتیجه فقط درخت هایی جمع آوری شدند که بر اساس آنالیزهای حقیقی و جدید بودند. همچنین مستقل بودن صفات و آرایه ها برای تمام درختان ورودی کنترل گردید، سپس تمام درختان نیز بی ریشه شدند (Hyung et al., 2008).

#### ۲. استاندارد سازی آرایه های انتهایی:

آرایه انتهایی باید قابل مقایسه با کل مجموعه داده ها باشد و بنابراین باید قبل از انجام آنالیزها استاندارد شود. کلیه اسامی مترادف، نام های محلی و بومی که بر

ورودی برای آنالیز ابردخت می باشد.

#### ۵. ساخت ماتریس :

ساخت ماتریس براساس روش ابردخت بر اساس ماتریس پارسیمونی (MRP) صورت پذیرفت که قابل استفاده برای درخت های ورودی سازگار و ناسازگار بوده و قادر است توپولوژی درختان ورودی را به ماتریسی از داده های صفات تبدیل نماید. ماتریس مربوطه توسط نرم افزار Supertree 0.85 و با استفاده از روش کدهی Baum & Ragan و صفات برگشت ناپذیر (Irreversible characters) آماده سازی گردید. در این روش از تعداد گره

طبق اصول رده بندی نبودند، حذف شده و اسامی علمی جایگزین شدند، زیرا آن ها به طور کاذب تعداد آرایه ها را افزایش داده و سیگنال های تبارزادی پنهانی تولید می نمایند. در مجموع ۱۵ درخت منبع ورودی با ۴۰۴ آرایه که شامل ۱۶۷ گونه با احتساب گروه خارجی فرضی بودند، مورد استفاده قرار گرفتند (جدول ۱).

#### ۴. کنترل دارا بودن همپوشانی کافی درختان منبع :

منظور از همپوشانی درختان ورودی این است که مطمئن شویم حداقل هر درخت دارای دو آرایه مشترک با سایر درختان

جدول ۱: تعداد آرایه های درختان منبع ورودی و ژن مورد استفاده در هر مطالعه را نشان می دهد.

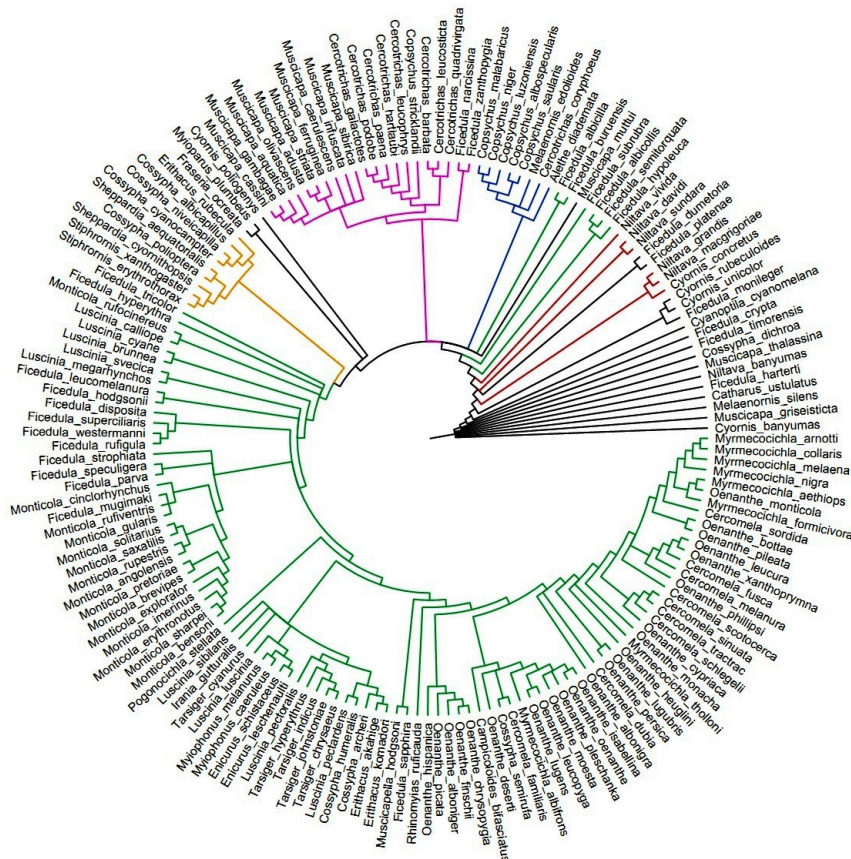
| شماره | ژن مورد بررسی در درخت منبع       | تعداد آرایه ها | نویسنده                      |
|-------|----------------------------------|----------------|------------------------------|
| ۱     | <i>Cytochrome b</i>              | ۲۳             | Lei, X., et al.,2006         |
| ۲     | <i>NADH dehydrogenase 3</i>      | ۲۱             | Outlaw, D., et al.,2006      |
| ۳     | <i>NADH dehydrogenase 2</i>      | ۲۶             | Zuccon, D., et al.,2010a     |
| ۴     | <i>Cytochrome b</i>              | ۱۲             | Voelker, G., et al.,2004     |
| ۵     | <i>Glyceraldehyd 3 phosphate</i> | ۴۱             | Zuccon, D., et al.,2010b     |
| ۶     | <i>NADH dehydrogenase 2</i>      | ۲۶             | Outlaw, R., et al.,2010      |
| ۷     | <i>Myoglobin</i>                 | ۹              | Lim, H., et al.,2010         |
| ۸     | <i>Cytochrome b</i>              | ۱۰             | Sangester, G., et al.,2010   |
| ۹     | <i>Ornitin decarbocysylase</i>   | ۸۰             |                              |
| ۱۰    | <i>COXI</i>                      | ۱۴             | Aliabadian, M., et al.,2007  |
| ۱۱    | <i>Glyceraldehyd 3 phosphate</i> | ۳۲             | Aliabadian, M., et al., 2012 |
| ۱۲    | <i>Myoglobin</i>                 | ۳۶             |                              |
| ۱۳    | <i>NADH dehydrogenase 2</i>      | ۱۰             |                              |
| ۱۴    | <i>NADH dehydrogenase 3</i>      | ۳۸             |                              |
| ۱۵    | <i>Ornitin decarbocysylase</i>   | ۲۶             |                              |

ها به عنوان روش وزن دهی به صفات استفاده شد. Niltavinae, Muscicapinae, Erithacinae, Saxicolinae با ۹۷ گونه بزرگترین کلاد ابردخت ما بود. کلاد Erithacinae با ۹ گونه، کوچکترین کلاد ابردخت و کلاد Muscicapinae با ۲۹ گونه سومین کلاد ابردخت مگس گیریان بوده که به صورت ۲ زیرکلاد دارای وضعیت حل نشده در سطح زیرخانواده هستند. زیر کلاد اول دارای ۲۱ گونه و دیگری دارای ۸ گونه هستند. برخی گونه ها به صورت پارافیلیک در قاعده ابردخت به

استفاده در درختان ورودی بازیابی شدند.

### نتایج

ماتریس صفات دوتایی شامل ۳۷۴ صفت با وزن یکسانی بودند و ابردخت MRP با معیار پاراسیمونی بهینه توسط نرم افزار PAUP v4.1 ترسیم گردید. کوچکترین درخت ورودی دارای ۹ آرایه و بزرگترین درخت مشتمل بر ۸۰ آرایه بودند. در ابردخت نهایی، همگی ۱۶۷ آرایه مورد استفاده در درختان ورودی بازیابی شدند.



4.0

شکل ۱: ابر درخت ترسیم شده مگس گیریان بر اساس ماتریس پاراسیمونی (MRP). رنگ سبز کلاد Saxicolinae، رنگ نارنجی کلاد Erithacinae، رنگ بنفش کلاد Muscicapini، رنگ آبی کلاد Copsychini، رنگ قرمز کلاد Niltavinae و رنگ مشکی گروه هایی با وضعیت حل نشده در ابردخت را نشان می دهند.

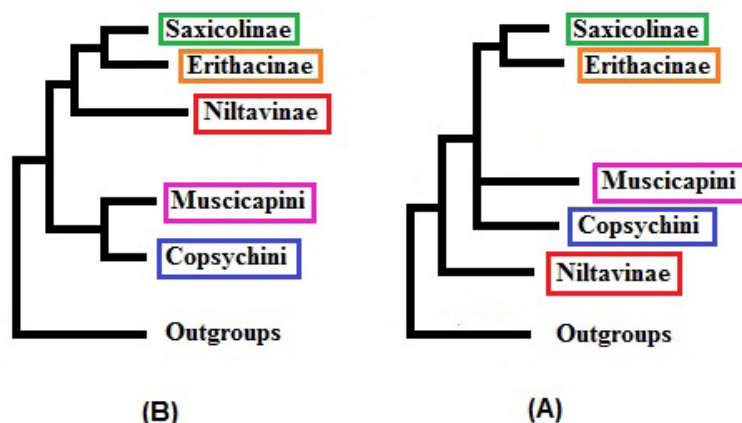


صورت حل نشده، همراه با گروه خارجی *Catharus stulantus* از خانواده توکایان *Turdidae* قرار گرفته اند (شکل ۱).

### بحث و نتیجه گیری

اعضای خانواده مگس گیریان از نظر ریخت شناختی و بوم شناختی گروهی با جنس های مختلف هستند که وضعیت آرایه شناختی آنها بطور کامل مشخص نشده است و بر طبق مطالعات قبلی گروهی تک نیا را تشکیل نمی دهند Zuccon & Ericson, (2010a); Sangster et al., (2010). براساس آخرین مطالعات، حضور دو کلاد اصلی با درصد حمایت بالا تأیید شده است (شکل B۲)، کلاد اولی مشتمل بر زیر کلادهای *Niltavinae*, *Erithacinae*, *Saxicolinae* هستند و کلاد دیگر دارای دو زیرکلاد *Muscicapini* و *Copsychini* است که این دو کلاد خانواده مگس گیریان را تشکیل داده است (Sangster et al., 2010). این ابردرخت دارای ۱۶۶ گونه است که بیش از ۶۰٪ اعضای خانواده مگس گیریان را شامل می شود. در ابردرخت ترسیم شده به روش MRP (شکل A۲)، دو کلاد اصلی دیده می شود کلاد اولی شامل ۳ زیرکلاد می باشد. زیرکلاد اول شامل *Saxicolinae* و *Erithacinae* و زیر کلادهای بعدی *Muscicapini* و *Copsychini* هستند. زیرخانواده *Niltavinae* نیز وضعیت قاعده

ای تری نسبت به کلاد دیگری نشان می دهد. در مجموع این ابردرخت ۱۸۱ گره دارد که حدود ۸۲٪ از آنها دارای وضعیت حل شده هستند که این میزان قابل مقایسه با مطالعات مشابه در پستانداران، پریمات ها (Purvis (1995) 79%، گوستخواران Bininda-Emonds et al., (1999) 78%، حشره خواران Jones et al., (2002) 46% و گنجشک سانان آوازخوان (& 83% Jønsson (2006), Fjeldsa)، گوستخواران Nyakatura & Bininda-Emonds, (2012) 86% می باشد. میزان حل شدن گره ها وابسته به تعداد درختان ورودی برای هر کلاد است و هرچه میزان پوشش گونه ها بیشتر باشد، گره ها وضعیت نزدیک تری به واقعیت را نشان خواهند داد (Jonsson & Fjeldsa, 2006). وضعیت خواهری زیرخانواده های *Erithacinae* و *Saxicolinae* در ابردرخت (شکل ۲) حاضر مطابق با نتایج ابردرخت گنجشک سانان آوازخوان جانسون و فلدسا (۲۰۰۶) و مطالعات سنگستر و همکارانش (۲۰۱۰) می باشد. زیرخانواده *Muscicapinae* دارای وضعیت حل نشده می باشد و محل قرارگیری آن در ابردرخت مطابق با نتایج قبلی می باشد. کلاد *Niltavinae* در نتایج مطالعات قبلی به صورت پارافیلتیک برای کلاد *Erithacinae* و *Saxicolinae* بوده که در ابردرخت ما در قاعده و نزدیک به



شکل ۲: خلاصه ابردخت خانواده مگس گیریان بر اساس ماتریس پارسیمونی (MRP) قسمت A، وضعیت قرار گیری کلادهای اصلی خانواده مگس گیریان بر اساس مطالعات سنگستر و همکاران ۲۰۱۰ و وضعیت قرارگیری زیرخانواده ها در ابردخت گنجشک سانان آواز خوان براساس مطالعه جانسون و فلدسا ۲۰۰۶ قسمت B.

اولیه حاصل از آنالیزهای مولکولی و ریخت شناسی می تواند منتهی به ارائه مستدل ترین روابط آرایه شناختی گردد (Bininda-Emonds et al., (2004b); Beck, et al., (2006); Jonsson & Fjeldsa, (2006); Eo, et al., (2009). از آنجایی که میزان حمایت کلادها در ابردخت ها وابسته به میزان تطابق درختان منبع ورودی است، فقدان اطلاعات و عدم هماهنگی بین نتایج مطالعات آرایه شناختی، به صورت فقدان وضوح کافی در ابردخت نمود پیدا می کند. در واقع ابردخت ها می توانند نقطه آغازی برای مطالعات آرایه شناختی جامع تر در آینده بوده و با ترکیب داده های موجود که دارای وضوح پایینی در درخت های تبارشناختی خود هستند، وضعیت آرایه شناختی مستدل و جامعی را نشان

گروه خارجی قرار گرفته است که احتمالاً به دلیل کم بودن تعداد آرایه ورودی در درختان منبع بوده است.

باید توجه داشت که بیش از ۸۰ درصد گره ها در این ابردخت دارای وضعیت حل شده هستند و نحوه قرارگیری کلادهای اصلی مطابق با درخت های مولکولی مطالعات قبلی اعضای این خانواده در ژن های مختلف است، بنابراین، ابردخت ارائه شده در این مطالعه یک نتیجه قطعی برای فرضیات روابط بین اعضای خانواده مگس گیریان نیست، ولی به نوبه خود قادر است روابط بین گروه ها بر اساس مطالعات قبلی تائید کند. در واقع این روش در کنار مطالعات آرایه شناختی مقایسه ای با استفاده از داده های

کلاوژنیز، غنای گونه ای، الگوهای تکاملی، زیست شناسی مقایسه ای، تنوع زیستی و حفاظت محیط زیست هستند. اندازه بزرگ ابردرخت آرایه شناسان را قادر می سازد تا هرگونه تخمین تبارشناختی را بر اساس یک ساختار درخت مانند ارائه داده و از اطلاعات ناهماهنگ مثل داده های حاصل از توالی ژن های مختلف DNA و یا آنهایی که فاقد اطلاعات واقعی و زیربنایی هستند، استفاده نمایند (Sanderson et al., 1998).

#### سپاسگزاری

این پژوهش برگرفته از پایان نامه کارشناسی ارشد با شماره طرح پژوهشی ۳/۱۷۴۲۷ مصوب شورای تحصیلات تکمیلی دانشکده علوم دانشگاه فردوسی مشهد تأمین اعتبار گردید. نویسندگان بدین وسیله از تمامی همکاران آزمایشگاه جانورشناسی مولکولی دانشکده علوم که در انجام این پروژه همکاری داشته اند، تقدیر و تشکر می نمایند.

دهند. از طرف دیگر با توجه به آنکه فرضیه بازسازی صحیح ترین ابردرخت بر اساس شواهد مستقل از یکدیگر شکل می گیرد، در نتیجه این روش احتمالاً قادر به بازسازی وضعیت تبارشناختی جامع و کاملی بر اساس داده های کوچکتر خواهد بود. (Gatesy et al., 2004). ایجاد ساختار ابردرخت مستلزم این است که مقداری از اطلاعات با ارزش از دست بروند و یا این که در هنگام ادغام کردن درخت ها ممکن است کلادهای جدید کاذبی ساخته شوند که اصلاً حمایت نمی شوند. از طرف دیگر، چون فقط از اطلاعات توپولوژیکی درختان منبع استفاده می کنند، ارتباط خود را با داده های خام اولیه از دست داده و فقط از درخت های دو شاخه ای و حل شده سازگار با کل مجموعه ابردرخت می توانند بهره ببرند (Hyung et al., 2008). ولی با این وجود، ابردرخت ها قادر به پاسخگویی به سؤالات بسیاری درباره مدل های تکاملی،

#### منابع

- Aliabadian, M., Kaboli, M., Prodon, R., Nijman, V., Vences, M. (2007) Phylogeny of Palaearctic wheatears (*genus Oenanthe*) congruence between morphometric and molecular data. *Molecular Phylogenetics Evolution* 42(3): 665-675.
- Aliabadian, M., Kaboli, M., Förschler, M. I., Nijman, V., Chamani, A., Tillier, A., Prodon, R., Pasquet, E., Ericson, P. G., Zuccon, D. (2012) Convergent evolution of morphological and ecological traits in the open-habitat chat

- complex (Aves, Muscicapidae: Saxicolinae). *Molecular Phylogenetics Evolution* 65(1): 35-45.
- Beck, R. M. D., Bininda-Emonds, O. R. P., Cardillo, M., Liu, F. R., Purvis, A. (2006) A higher-level MRP supertree of placental mammals. *BMC Evolutionary Biology* 6:93.
- Bininda-Emonds, O. R. P., Gittleman, J. L., Purvis, A. (1994) Building large trees by combining phylogenetic information: a complete phylogeny of the extant Carnivora (Mammalia). *Biological Reviews* 74(2): 143-175.
- Bininda-Emonds, O. R. P., Jones, K. E., Price, S. A., Cardillo, M., Grenyer, R., Purvis, A. (2004) Garbage in, garbage out: Data issues in supertree construction. In *Phylogenetic supertrees: Combining information to reveal the tree of life* Edited by: Bininda-Emonds ORP. Dordrecht, the Netherlands, Kluwer Academic 267-280.
- Bininda-Emonds, O. R. P. (2004) The evolution of supertrees. *Trends in Ecology & Evolution* 19(6): 315-22.
- Bronzati, M., Montefeltro, F. C., Langer, M. C. (2012) A species-level supertree of Crocodyliformes. *Historical Biology* 24(6): 598-606.
- Burleigh, J. G., Eulenstein, O., Fernández-Baca, D., J. Sanderson, M. J. (2004). MRF Supertrees, In: *Phylogenetic Supertrees: Combining Information to Reveal the Tree of Life*. Springer 65-86.
- Buerki, S., Forest, F., Salamin, N., Alvarez, N. (2011). Comparative performance of supertree algorithms in large data sets using the soapberry family (Sapindaceae) as a case study. *Systematic Biology* 60(1): 32-44.
- Burleigh, J. G., Bansal, M. S., Eulenstein, O., Hartmann, S., Wehe, A., Vision, T. J. (2011). Genome-scale phylogenetics: inferring the plant tree of life from 18,896 gene trees. *Systematic Biology* 60(2): 117-125.
- Cardillo, M., Bininda-Emonds, O. R. P., Boakes, E., Purvis, A. (2004) A species-level phylogenetic supertree of marsupials. *Journal of Zoology* 264(6): 11-31.
- Clements, J. F. (2007) *The Clements Checklist of Birds of the World*, 6th ed. Cornell University Press, Ithaca.

- Cracraft, J., Feinstein, J., Garcia-Moreno, J., Barker, F. K., Stanley, S., Sorenson, M. D. (2004). Phylogenetic relationships among modern birds (Neornithes): Toward an avian tree of life. In J. Cracraft & M. J. Donoghue (Eds) *Assembling the Tree of Life* Oxford: Oxford University Press 468–489.
- Davis, R. B., Baldauf, S. L., Mayhew, P. J. (2010). The origins of species richness in the Hymenoptera: insights from a family-level supertree. *BMC Evolutionary Biology* 10(1): 109.
- Dickinson, E. C. (2003) *The Howard and Moore Complete Checklist of the Birds of the World*. London: Christopher Helm.
- Eo, S. H., Bininda-Emonds, O. R. P., Carroll, J. P. (2009) A phylogenetic supertree of the fowls (Galloanserae, Aves). *Zoologica Scripta* 38(5): 465-481.
- Ertan, K. T. (2002) *Evolutionary Biology of the Genus Phoenicurus: Phylogeography, Natural Hybridisation and Population Dynamics*. Tectum Verlag, Marburg.
- Eulenstein, O., Chen, D., Burleigh, J. G., Fernández-Baca, D., Sanderson, M. J. (2004) Performance of flip-supertree construction with a heuristic algorithm. *Systematic Biology* 53: 1-10.
- Galtier, N., Gouy, M. (1994) Molecular phylogeny of Eubacteria: a new multiple tree analysis method applied to 15 sequence data sets questions the monophyly of Gram-positive bacteria. *Research in Microbiology* 145(7): 531-541.
- Gatesy, J., Matthee, C., Desalle, R., Hayashi, C. (2002) Resolution of a supertree/supermatrix paradox. *Systematic Biology* 51(4): 652-664.
- Gatesy, J., Baker, C. R. H., Hayashi, C. (2004) Inconsistencies in arguments for the supertree approach: supermatrices versus supertrees of Crocodylian. *Systematic Biology* 53(2): 342-355.
- Gauthier, J. A., Kearney, M., Maisano, J. A., Rieppel, O., & Behlke, A. D. (2012). Assembling the squamate tree of life: perspectives from the phenotype and the fossil record. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History* 53(1): 3-308.
- Goloboff, P. A., Pol, D. (2002) Semi-strict supertrees. *Cladistics* 18(5): 514-525.
- Hyung, S. E., Bininda-Emonds, O. R. P., Carroll, J. P. (2008) A phylogenetic

- supertree of the fowls (Galloanserae, Aves). *Zoologica Scripta* 38(5): 465-481.
- Jones, K. E., Purvis, A., MacLarnon, A., Bininda-Emonds, O. R. P., Simmons, N. B. (2002) A phylogenetic supertree of the bats (Mammalia:Chiroptera). *Biological Reviews* 77: 223-259.
- Jønsson, K. A., Fjeldsa, J. (2006) A phylogenetic supertree of oscine passerine birds (Aves:Passeri). *Zoologica Scripta* 35(2): 149-186.
- Katz, L. A., Grant, J. R., Parfrey, L. W., & Burleigh, J. G. (2012). Turning the crown upside down: gene tree parsimony roots the eukaryotic tree of life. *Systematic Biology* 61(4): 653-660.
- Lasek-Nesselquist, E., & Gogarten, J. P. (2013). The effects of model choice and mitigating bias on the ribosomal tree of life. *Molecular Phylogenetics Evolution* 69(1): 17-38.
- Lei, X., Lian, Z. M., Lei, F. M., Yin, Z. H., Zhao, H. F. (2007) Phylogeny of some Muscicapinae species based on cyt b mitochondrial gene sequences. *Acta Zoologica Sinica* 53(1): 95-105.
- Lehtonen, S. (2011). Towards resolving the complete fern tree of life. *PLoS One* 6(10): e24851.
- Lim, H. C., Zou, F., Taylor, S. S., Marks, B. D., Moyle, R. G., et al., (2010) Phylogeny of magpie-robins and shamas (Aves: Turdidae: Copsychus and Trichixos): implications for island biogeography in Southeast Asia. *Journal of Biogeography* 37(10): 1894-1906.
- Linder, H. P. (2000) Vicariance, climate change, anatomy and phylogeny of Restionaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society* 134: 159-177.
- Livezey, B. C., Zusi, R. L. (2007) Higher-order phylogeny of modern birds (Theropoda, Aves: Neornithes) based on comparative anatomy. II. Analysis and discussion. *Zoological Journal of the Linnean Society* 149(1) :1-95.
- Medina, E. M., Jones, G. W., Fitzpatrick, D. A. (2011). Reconstructing the fungal tree of life using phylogenomics and a preliminary investigation of the distribution of yeast prion-like proteins in the fungal kingdom. *Journal of Molecular Evolution* 73(3-4): 116-133.

- Monroe, J. R., Sibley, C. G. (1993) A world checklist of birds. Yale University Press. New Haven.
- Nyakatura, K., Bininda-Emonds, O. R. P. (2012) updating the evolutionary history of Carnivora (Mammalia): a new species-level supertree complete with divergence time estimates. *BMC Biology* 10: 12.
- Outlaw, D. C., Voelker, G. (2006) Systematics of *Ficedula* Flycatchers (Muscicapidae): A molecular reassessment of a taxonomic enigma. *Molecular Phylogenetics Evolution* 41: 118-126.
- Outlaw, R. K., Voelker, G., Bowie, R. C. K. (2010) Shall we chat? Evolutionary relationships in the genus *Cercomela* (Muscicapidae) and its relation to *Oenanthe* reveals extensive polyphyly among chats distributed in Africa, India and the Palearctic. *Molecular Phylogenetics Evolution* 55(1): 284-292.
- Piaggio, R., Talice, J., Burleigh, G., Eulenstein, O. (2004) Quartet Supertrees, in *Phylogenetic supertrees: combining information to reveal the tree of life*. *Journal of Computational Biology* 4: 173-191.
- Pisani, D., Yates, A. M., Langer, M. C., Benton, M. J. (2002) A genus-level supertree of the Dinosauria. *Proceedings of the Royal Society of London* 269(1494): 915-921.
- Puigbò, P., Wolf, Y. I., Koonin, E. V. (2010). The tree and net components of prokaryote evolution. *Genome Biology and Evolution* 2: 745-756.
- Puigbò, P., Wolf, Y. I., Koonin, E. V. (2013). Seeing the Tree of Life behind the phylogenetic forest. *BMC Biology* 11(1): 46.
- Purvis, A. (1995) A composite estimate of primate phylogeny. *Philosophical transactions of the Royal Society of London* 348: 405-421.
- Ragan, M. A. (1992) Phylogenetic inference based on matrix representation of trees. *Molecular Phylogenetics Evolution* 1: 53-58.
- Reynolds, R. G., Niemiller, M. L., Revell, L. J. (2014). Toward a Tree-of-Life for the boas and pythons: Multilocus species-level phylogeny with unprecedented taxon sampling. *Molecular Phylogenetics Evolution* 71: 201-213.
- Ross, H. A., Rodrigo, A. G. (2004) An assessment of matrix representation with

- compatibility in supertree construction. In Bininda-Emonds ORP. (ed.) Phylogenetic supertrees: Combining information to reveal the tree of life. *Journal of Computational Biology* 4: 35-63.
- Roy, M. S., Sporer, R., Fjeldså J. (2001) Molecular systematics and evolutionary history of Akalats (genus Sheppardia): a Pre-Pleistocene radiation in a group of African forest birds. *Molecular Phylogenetics Evolution* 18: 74-83.
- Salamin, N., Hodkinson, T. R., Savolainen, V. (2002) Building supertrees: An empirical assessment using the grass family (Poaceae). *Systematic Biology* 51(1): 136-150.
- Sanderson, M. J., Purvis, A., Henze, C. (1998) Phylogenetic supertrees: Assembling the trees of life. *Trends in Ecology and Evolution* 13: 105-109.
- Sangster, G., Alström, P., Forsmark, E., Olsson, U. (2010) Multi-locus phylogenetic analysis of Old World chats and flycatchers reveals extensive paraphyly at family, subfamily and genus level (Aves: Muscicapidae). *Molecular Phylogenetics Evolution* 57(1): 380-392.
- Seki, S. I. (2006) The origin of the East Asian *Erithacus robin*, *Erithacus komadori*, inferred from cytochrome b sequence data. *Molecular Phylogenetics Evolution* 39: 899-905.
- Sheldon, F. H., Lohman, D. J., Lim, H. C., Zou, F., Goodman, S. M., Prawiradilaga, D. M., Winker, K., Braile, T. M., Moyle, R. G. (2009) Phylogeography of the magpie-robin species complex (Aves: Turdidae: Copsychus) reveals a Philippine species, an interesting isolating barrier and unusual dispersal patterns in the Indian Ocean and Southeast Asia. *Journal of Biogeography* 36(6): 1070-1083.
- Sibley, C. G., Ahlquist, J. E. (1990) Phylogeny and classification of birds. A study in molecular evolution. Yale University Press, New Haven and London; pp. 848-850.
- Thuiller, W., Lavergne, S., Roquet, C., Boulangeat, I., Lafourcade, B., Araujo, M. B. (2011). Consequences of climate change on the tree of life in Europe. *Nature* 470(7335): 531-534.



- Van der Linde, K., Houle, D. (2008) A supertree analysis and literature review of the genus *Drosophila* and closely related genera (Diptera, *Drosophilidae*). *Insect Systematics and Evolution* 39(3): 241-267.
- Voelker, G., Spellman, G. M. (2004) Nuclear and mitochondrial DNA evidence of polyphyly in the avian superfamily Muscicapoidea. *Molecular Phylogenetics Evolution* 30: 386-394.
- Wilkinson, M., Cotton, J. A. (2006). Supertree Methods for Building the Tree of Life: Divide-and-Conquer Approaches to Large Phylogenetic Problems. In: Hodkinson T, Parnell J, Waldren S, editors. *Towards the Tree of Life: Taxonomy and Systematics of Large and Species Rich Taxa*. CRC Press: Systematic Association special volume. 61-75.
- Zuccon, D., Ericson, P. G. P. (2010a) The Monticola rock-thrushes: phylogeny and biogeography revisited. *Molecular Phylogenetics Evolution* 55: 901-910.
- Zuccon, D., Ericson, P. G. P. (2010b) A multi-gene phylogeny disentangles the chat-flycatcher complex (Aves: Muscicapidae). *Zoologica Scripta* 39(3): 213-224.

