

Klasifikacija i Filogenija

Klasifikacija: Opisivanje, imenovanje, razvrstavanje taksona

Filogenija: Istorija nastanka grupe organizama od zajedničkog pretka

Taksonomija je identifikacija, imenovanje i klasifikacija organizama. U poređenju sa sistematikom, klasifikacija naglašava ima li vrsta karakteristike taksonomske grupe. Linnaeov klasifikacioni sistem koji je 1700-ih razvio Carolus Linnaeus temelj je za moderne metode klasifikacije.

LINNE-ov SISTEM KLASIFIKACIJE



C. Linne

Kada?

“Systema naturae” 1735

Šta uvodi?

1. **BINOMNA NOMENKLATURA**
2. **HIJERARHIJSKA KLASIFIKACIJA** (vrsta, rod, familija, red, klasa, filum, kraljevstvo...)

Hijerarhijski nivo = taksonomska kategorija

Takson = svaka grupa organizama unutar neke taksonomske kategorije

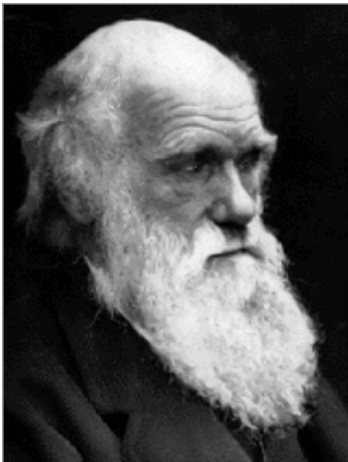
Linnaeova klasifikacija oslanja se na fenotip ili fizičke karakteristike organizma za grupisanje i klasifikovanje vrsta.

Na primjer:

Apis pubescens, thorace subgriseo, abdomine fusco, pedibus posticis glabris utrinque margine ciliatis = Apis melifera

Evolucija i Klasifikacija

Sa vremenom se mijenjalo i razumijevanje odnosa između živih bića. Linnaeus je svoju šemu mogao temeljiti samo na strukturnim sličnostima različitih organizama. Najveća promjena bilo je prihvatanje **evolucije** kao mehanizma biološke raznovrstnosti i formiranja vrsta, nakon objavljivanja djela „O porijeklu vrsta“ Charlesa Darwina 1859. godine. Tada je postalo jasno da klasifikacija trebala odražavati filogeniju organizama, njihov nastanak evolucijom, tj, da **klasifikacija treba da odraz stvarnih istorijskih procesa.**



C. Darwin

Proces evolucije doveo je do biodiverziteta na svim nivoima biološke organizacije. Postojeći obrasci biodiverziteta oblikovani su stalnim formiranjem novih vrsta (specijacija), promjenama unutar vrsta (anageneza) i gubitkom vrsta (izumiranje) tokom evolucione istorije života na Zemlji.

Drvo života ili univerzalno stablo života je konceptualni model i istraživački alat koji se koristi za istraživanje evolucije života i opisivanje odnosa između organizama, živih i izumrlih, kao što je opisano u poznatom odlomku u „O porijeklu vrsta“ Charlesa Darwina (1859).

„Afiniteti svih bića iste klase ponekad su predstavljeni velikim stablom. Vjerujem da ova usporedba u velikoj mjeri govori istinu.“ — Charles Darwin

KLADOGENEZA: grananje “loza” ili evolutivne linije u dve ili više potomačkih.

Ovaj se obično događa kada nekoliko organizama završe u novim, često razdvojenim područjima ili kada promjene sredine uzrokuju izumiranja, otvarajući ekološke niše za preživjele i uzrokujući uska grla u populaciji i efektu osnivača mijenjajući učestalosti alela različitih populacija u poređenju sa populacijom njihovih predaka.

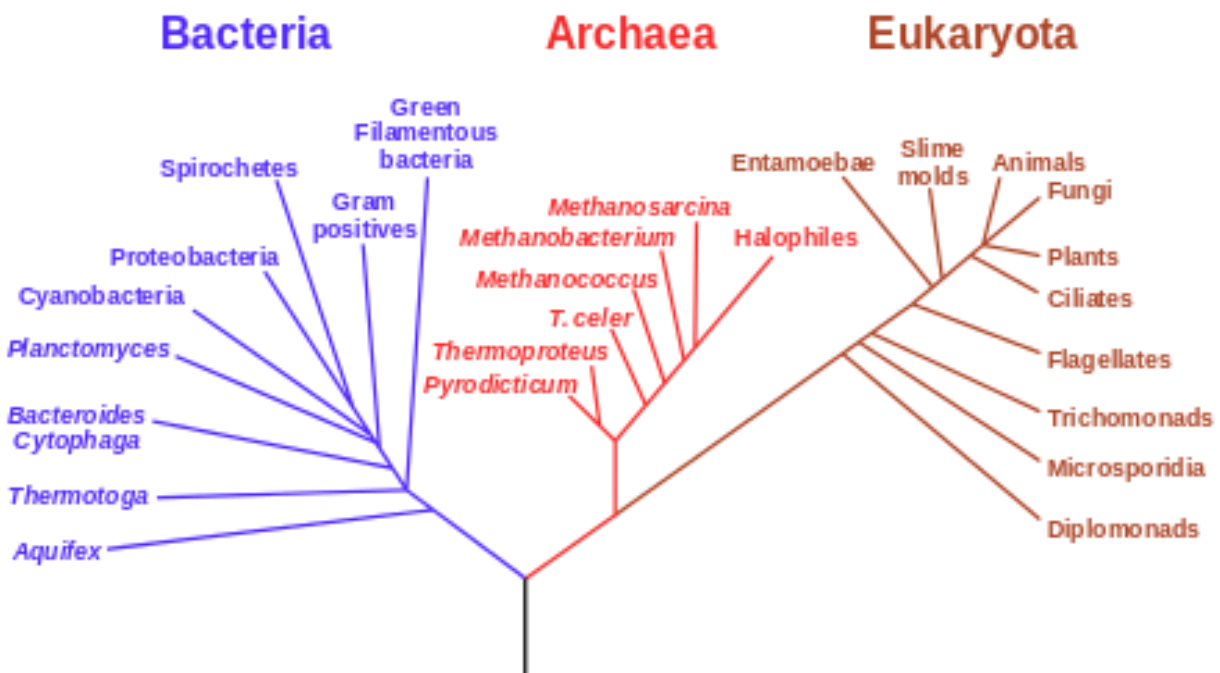
Kladogeneza je u suprotnosti sa **anagenezom**, u kojoj predačka vrsta postupno akumulira promjene, i na kraju, kada se dovoljno akumulira, vrsta je dovoljno različita i dovoljno različita od svog izvornog početnog oblika da se može označiti kao novi oblik - nova vrsta.

ANAGENEZA - evolutivna promjena različitih osobina kod svake od potomačkih linija.

Uz anagenezu, loza u filogenetskom stablu se ne razdvaja.

Kako bi odredili je li događaj specijacije kladogeneza ili anageneza, istraživači mogu koristiti simulacije, dokaze iz fosila, molekularne dokaze iz DNK različitih živih vrsta ili modeliranje.

Phylogenetic Tree of Life



1990. godine Carl Woese, Otto Kandler i Mark Wheelis predložili su "stablo života" koji se sastoji od tri linije porijekla za koje su uveli termin domena kao najviši rang klasifikacije. Predložili su i formalno definisali pojmove bakterije, arheje i eukariote za tri domene života. Bilo je to prvo stablo utemeljeno na molekularnoj filogenetici.

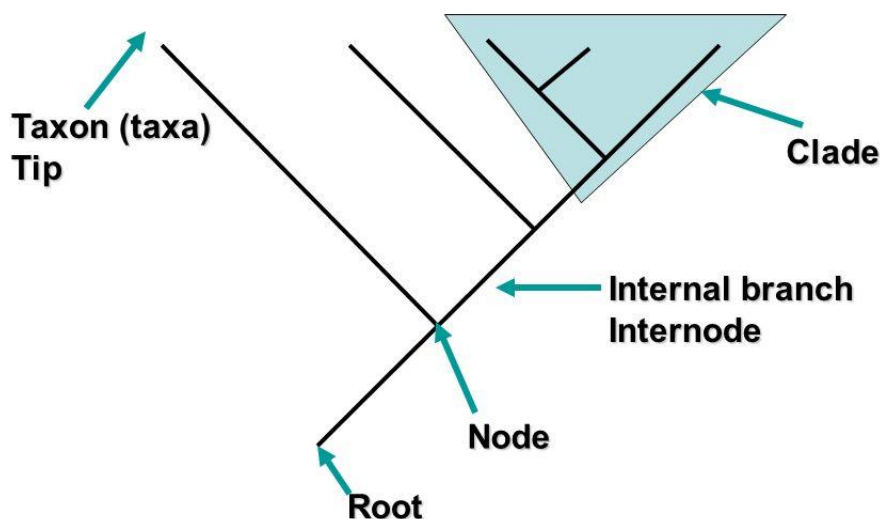
Filogenetsko stablo, filogenija ili evolucijsko stablo je grafički prikaz koji prikazuje evoluciju između niza vrsta ili taksona tokom određenog vremena. Drugim riječima, to je dijagram grananja ili stablo koje prikazuje evolucione odnose između različitih bioloških vrsta ili drugih entiteta na temelju sličnosti i razlika u njihovim fizičkim ili genetskim karakteristikama.

U evolucionoj biologiji, sav život na Zemlji teoretski je dio jednog filogenetskog stabla, što ukazuje na zajedničko porijeklo. **Filogenetika je proučavanje filogenetskih stabala**. Budući da ta stabla pokazuju porijeklo od zajedničkog pretka i budući da većina najačih dokaza za evoluciju dolazi u obliku zajedničkog porijekla, potrebno je razumjeti filogeniju kako bi se u potpunosti cijenili dokazi koji podupiru teoriju evolucije.

Da bi se prikazali raznoliki odnosi među organizmima, crtaju se drvoliki dijagrami (nazvani **kladogrami**), na osnovu širokog spektra informacija, od genetičkih do morfoloških. Na kladogramu, organizmi su predstavljeni na krajevima grana (nalik na lišće), a svaki čvor između grana bi trebalo da bude dihotom (iz njega izlaze dve grane). Dva taksona na granama koje polaze iz istog čvora nazivaju se *sestrinskim taksonima*, ili *sestrinskim grupama*.

Svako poddrvo, bez obzira da li sadrži jednu ili stotinu grupa, naziva se **klada**. Korektan kladogram sadrži sve organizme sa zajedničkim pretkom unutar jedne klade. Svaka klada je definisana setom karaktera koji se pojavljuju u njenim članovima, a ne pojavljuju se izvan klade u grupi iz koje je klada izvedena.

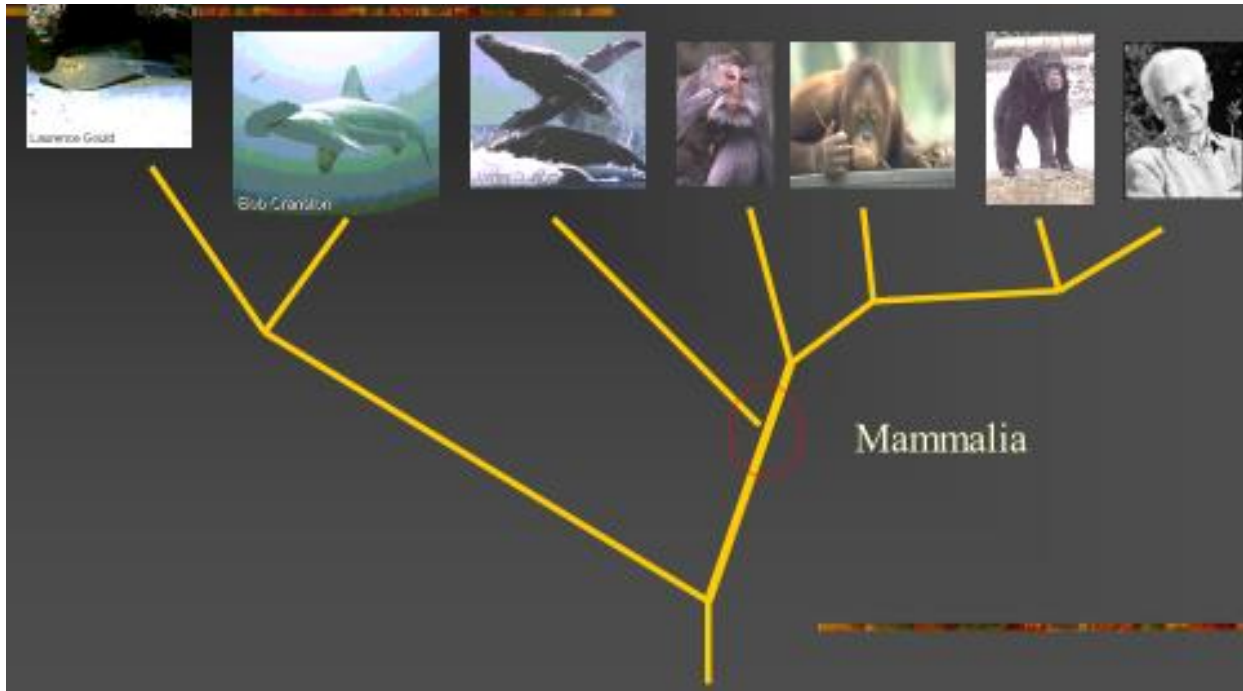
Većina filogenetskih stabala je ukorijenjena, što znači da jedna grana (koja je obično neoznačena) odgovara zajedničkom pretku svih vrsta uključenih u stablo. Oznake na "vrhovima" stabla mogu odgovarati pojedinačnim organizmima, vrstama ili skupovima vrsta, sve dok svaki vrh čini zasebnu granu na stablu života. Za razliku od vrhova, tačke grananja unutar stabla, koje odgovaraju pretpostavljenim događajima specijacije, nazivaju se čvorovi. Svaki čvor predstavlja posljednjeg zajedničkog pretka dviju loza koje potiču iz tog čvora. Unutarnje grane ili internodije povezuju dva čvora, dok vanjske grane povezuju vrh i čvor.



Primjer filogenetskog stabla sa terminologijom

Klada je dio stabla koji uključuje zajedničkog predaka i sve potomke tog pretka. Ova skupina organizama ima svojstvo monofilije, pa se može nazvati i monofiletičkom grupom. **Svi članovi monofiletičke skupine vode porijeklo od zajedničkog pretka. Grupi pripada i zajednički predak i svi potomci.**

Kladu ili monofiletičku grupu lako je identifikovati vizualno: to je jednostavno dio većeg stabla koji se jednim rezom može odrezati od korijena. Prema tome, ako stablo treba presjeći na dva mjesta da bi se izdvojio određeni skup taksona, tada su ti taksoni ne-monofiletički. Klade su prirodni dijelovi stabla jer postoji dio istorije (konkretno, unutarnja grana koja spaja klasu sa ostatkom stabla) koja je zajednička svim članovima klade i nijednom drugom taksonu. Kao rezultat toga, izjave o zajedničkom porijeklu koje se odnose na kladu uvijek se odnose na sve taksone unutar klade. Na primjer, ako je rečeno da sisari dijele novijeg zajedničkog pretka sa gušterima a ne sa morskim psima, i ako se termin "sisari" odnosi na kladu, tada možete zaključiti da sve vrste sisara dijele novijeg zajedničkog pretka sa gušterima a ne sa morskim psima.



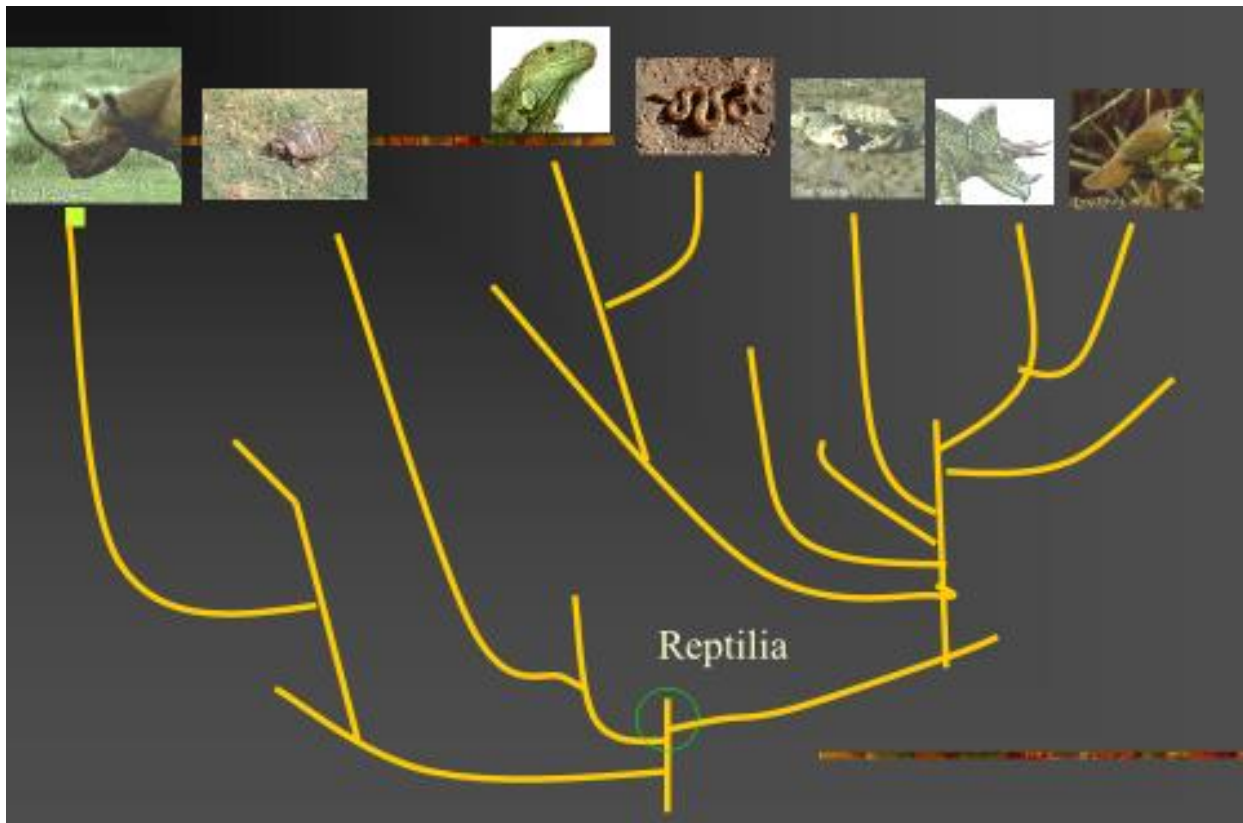
Primjer za monofiletičku grupu

Parafiletička grupa

Monofiletička grupa gde je klasifikacionom metodom izdvojen iz grupe neki od potomaka naziva se **parafiletička grupa**. Ovakva klasifikacija ne sadrži potpunu informaciju o filogeniji grupe.

Parafiletička grupa ne uključuje one potomke, koji su pretrpeli značajne promene. Na primjer, tradicionalna klasa Reptilia ne uključuje ptice, iako su one evoluirale od reptila-predaka.

Izraz je postao popularan tokom 1960-ih i 1970-ih koje su pratile uspon kladistike, a uveo ga je zoolog Willi Hennig sa ciljem da se primijeni na dobro poznate taksone poput Reptilia (gmizavci), koji su parafiletički u odnosu na ptice. Na primjer, skupina životinja koji su klasifikovane kao "gmizavci" (npr. zmije, gušteri, krokodili i kornjače) smatrala bi se parafiletičkom jer te životinje dijele zajedničkog pretka, ali skupina ne uključuje sve potomke koje vode od tog pretka. Ptice, koje su također potomci istog pretka kao i gmizavci, nisu uključene u skupinu gmizavaca. Ostale uobičajeno poznate parafiletske grupe uključuju ribe, majmune i guštere.

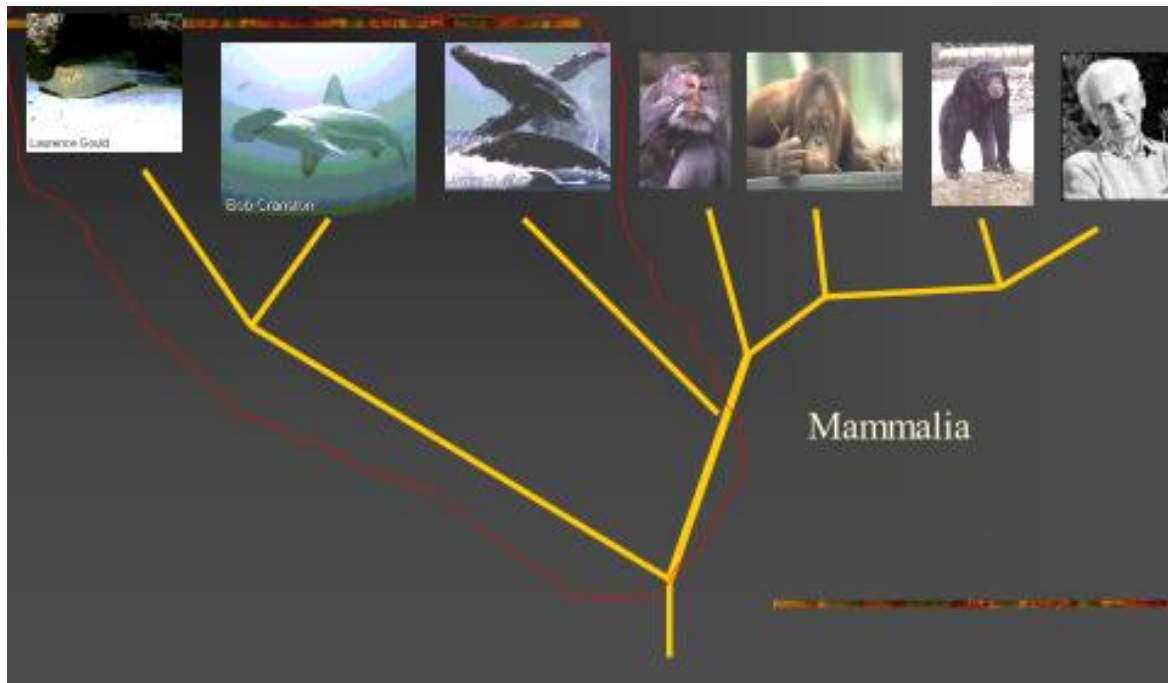


Primjer za parafiletičku grupu

Polifiletička grupa

Sastoji se od nesrodnih evolutivnih linija, od kojih je svaka više srodna sa vrstama koje nisu u toj grupi. Do grupisanja je došlo zbog karakteristika koje su slične zbog **konvergentne evolucije**.

Na primjer, grupa životinja koje su klasifikovane kao "leteće životinje" (npr. ptice, slijepi miševi, insekti i leteće vjeverice) smatrat će se polifiletičkom jer te životinje imaju sposobnost letenja, ali nemaju zajedničkog pretka. Ptice, slijepi miševi i insekti dolaze iz različitih evolutivnih linija i nemaju zajedničkog pretka sa ostalim grupama.



Primjer za polifiletičku grupu

Kladisika i fenetika

Fenetika

Fenetika, poznata i kao taksimetrija, prvi je pokušaj klasifikovanja organizama na temelju ukupne sličnosti, obično na osnovu morfoloških ili drugih vidljivih karakterna, bez obzira na njihovu filogeniju ili evolucionu odnos. Usko je povezana sa **numeričkom taksonomijom** koja se bavi upotrebom numeričkih metoda za potrebe taksonomske klasifikaciju.

Razvoju fenetike kao nauke posebni su doprinjeli Peter Sneath i Robert R. Sokal.

Klasifikacija zasnovana ne na nekoliko subjektivno odabranih karakteristika već na stepenu ukupne sličnosti vrsta sa što više karakteristika obuhvaćenih analizom.

Sličnost = određena brojem istih stanja karakterna.

Srodstvo = kada su se dve ili više vrsta odvojile od zajedničkog pretka.

Dve vrste mogu imati ista stanja karakterna iz tri razloga:

1. dijele izvedeno stanje karakterna –
placenta: ljudi i konji su srodniji međusobno nego bilo ko od njih sa gušterima
2. dijele predačko (primitivno) stanje karakterna

– petoprstost, koja je primitivno stanje, ujedinjuje ljude i guštere u odnosu na konje (jedan prst)

3. dijele slično stanje karaktera koje nije porijeklom od zajedničkog pretka, već je evoluiralo nezavisno u nekoliko linija kao rezultat konvergentne evolucije - dorzalno peraje kod ajkula i kitova.

U novije vrijeme fenetiku je uglavnom zamijenila kladistika za istraživanje evolucionih odnosa među vrstama.

Kladistika

Izvorne metode korištene u kladističkoj analizi potiču iz rada njemačkog entomologa Williija Henniga, koji ju je nazvao **filogenetička sistematika** (također naslov njegove knjige iz 1966.).

Osnovna ideja kladističkog koncepta je **da klasifikacija treba da počiva striktno na filogenetičkim odnosima, a ne i na nivou adaptivne divergencije ili ukupne sličnosti.**

Treba izbaciti homoplazične osobine iz analize, kao i predačke karakteristike.

Kladistika kao pristup biološkoj klasifikaciji u kojoj su organizmi kategorisani u grupe ("klade") na osnovu hipoteza o najnovijem zajedničkom pretku (last most common ancestor). Kladistička metoda tumači svaku zajedničku transformaciju stanja karaktera kao potencijalni dokaz za grupiranje. Sinapomorfije (zajednička, izvedena karakterna stanja) smatraju se dokazom grupiranja, dok simpleziomorfije (zajednička stanja predaka) nijesu. Ishod kladističke analize je **kladogram** – dijagram u obliku stabla (dendrogram) koji se tumači kao najbolja hipoteza o filogenetskim odnosima. Iako su se tradicionalno takvi kladogrami uglavnom stvarali na temelju morfoloških karakteristika i izvorno ručno izračunavali, podaci o genetskom sekvenciranju sada se češće koriste u filogenetskim analizama.

Terminologija za stanja karaktera

Sljedeći pojmovi, koje je skouveo Hennig, koriste se za identificiranje zajedničkih ili različitih karakternih stanja među grupama:

- **KLADA** = monofiletička grupa.
- **PLEZIOMORFAN** = primitivan predački karakter.
- **SIMPLEZIOMORFAN** = predački karakter koji je zastupljen u nekoliko taksona – prisutna *pre* poslednjeg zajedničkog pretka. Simpleziomorfije ne znače da su taksoni koji pokazuju to karakterno stanje obavezno blisko povezani. Na primjer, reptile tradicionalno karakteriše (između ostalog) hladnokrvnost (tj. ne održavaju konstantnu temperaturu tijela), dok su ptice toplokrvne.

Budući da je hladnokrvnost pleziomorfija, nasleđena od zajedničkog pretka tradicionalnih gmizavaca i ptica, a time i simpleziomorfija kornjača, zmija i krokodila (između ostalih), to ne znači da kornjače, zmije i krokodili prave kladu koji isključuje ptice.

- **APOMORFAN** = izveden ili napredan karakter. Može se može koristiti za dijagnostifikovanje klada – ili čak kao pomoć u definisanju naziva klada u filogenetskoj nomenklaturi.
- **SINAPOMORFAN** = apomorfan karakter zastupljen kod nekoliko taksona – prisutna kod *kod* poslednjeg zajedničkog pretka .
- **AUTAPOMORFAN** = apomorfan karakter koji poseduje samo jedan od n taksona unutar monofiletičke grupe.

Autopomorfije ne govore ništa o odnosima među grupama; klade su identifikovane (ili definisane) sinapomorfijama (od syn-, "*zajedno*"). Na primjer, posjedovanje prstiju koji su homologni onima *Homo sapiensa* je sinapomorfija unutar kičmenjaka. Tetrapodi se mogu izdvojiti kao prvi kičmenjaci sa takvim prstima homolognim onima *Homo sapiensa* zajedno sa svim potomcima ovog kičmenjaka (filogenetska definicija koja se temelji na apomorfiji). Važno je da su zmije i drugi tetrapodi koji nemaju prste ipak četveronošci: drugi karakteri, kao što su amnionska jaja i dijapsidne lubanje, pokazuju da potjiču od predaka koji su imali prste koji su homologni našima.

HOMOPLAZIJA – karakter koji dijele dva ili više organizama, ali je odsutan kod njihovog zajedničkog pretka ili kod kasnijeg pretka u lozi koja vodi do jednog od organizama. Stoga se zaključuje da je evoluirao konvergencijom ili paralelnom evplucijom. I sisaro i ptice mogu održavati stalnu tjelesnu temperaturu (tj. toplokrvni su). Međutim, prihvaćeni kladogram koji objašnjava njihove značajne karaktere ukazuje na to da je njihov zajednički predak u skupini kojoj nedostaje ovo karakterno stanje, tako da je stanje moralo evoluirati nezavisno u dvije klade. Toplokrvnost je sinapomorfija sisara (ili veće klade) i ptica (ili veće klade), ali nije sinapomorfija nijedne skupine koja uključuje obe ove klade.

MONOFILETIČKE GRUPE SU DEFINISANE ZAJEDNIČKIM, JEDINSTVENO NASTALIM IZVEDENIM STANJIMA KARAKTERA.

Amnion izdvaja superklasu Amniota; donja vilica nastala samo od zubne kosti izdvaja klasu Mammalia; stalnorastući očnjaci i krila izdvajaju redove Rodentia i Chiroptera.

Pojmovi plesiomorfija i apomorfija su relativni; njihova primjena ovisi o položaju grupe unutar stabla. Na primjer, kada se pokušava odlučiti čine li četveronošci kladu, važno je pitanje: da li posjedovanje četiri ekstremiteta sinapomorfija najranijih taksona koji su uključeni u Tetrapode: jesu li svi najraniji članovi Tetrapoda naslijedili četiri ekstremiteta od zajedničkog pretka, dok svi drugi kičmenjaci nisu, ili barem ne homologno? Nasuprot tome, za skupinu unutar tetrapoda, poput ptica, četiri ekstremiteta su pleziomorfija. Korišćenje ova dva pojma omogućuje veću preciznost u raspravi o homologiji, posebno dopuštajući jasno izražavanje hijerarhijskih odnosa među različitim homolognim karakterima.

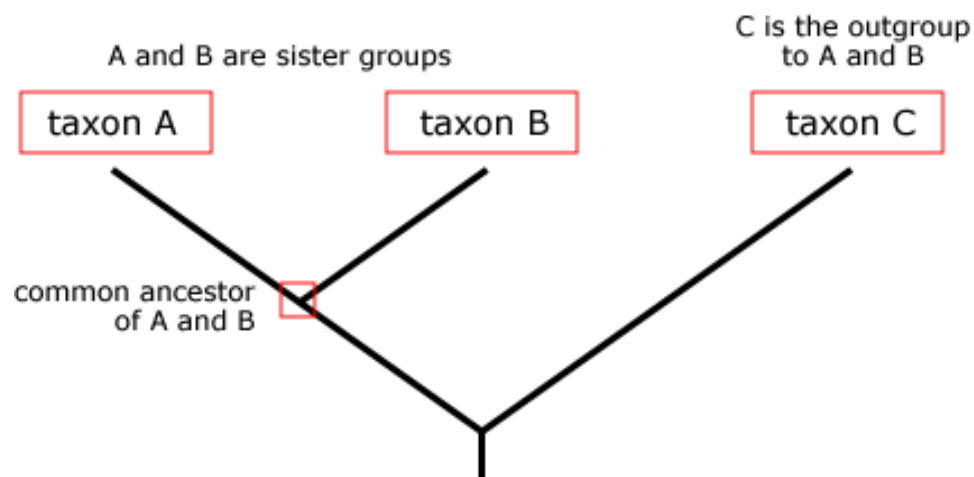
Zajednički izveden karakter treba da je evoluirao samo jednom – da bi grupa bila monofiletička. Ako utvrdimo da je evoluirao nekoliko puta unutar ispitivane grupe, to je homoplazičan karakter i nije podesan za analizu.

Ponekad je teško odlučiti da li je se izveden se može klasifikovati kao sinapomorfija, ili je u pitanju homoplazija. Filogenetika koristi različite oblike štedljivosti da bi odlučila o takvim pitanjima; zaključci do kojih se dođe često ovise o skupu podataka i metodama. Neke od osnovnih ideja koje stoje iza maksimalne štedljivosti predstavili su James S. Farris 1970. i Walter M. Fitch 1971.

U filogenetici, **maksimalna štedljivost je kriterij optimalnosti prema kojem filogenetsko stablo minimizira ukupan broj promjena stanja karaktera.** Prema kriterijumu maksimalne štedljivosti, optimalno stablo će minimizirati količinu homoplazije. Drugim riječima, prema ovom kriterijumu, najkraće moguće stablo koje objašnjava podatke smatra se najboljim.

Odabiramo objašnjenje koje zahteva najmanje nedokumentovanih pretpostavki ili najuverljivije filogenetičko stablo je ono koje daje rešenje na osnovu najmanjeg broja evolucionih promjena.

Maksimalna štedljivost je intuitivan i jednostavan kriterij i zbog toga je popularan. Međutim, iako je lako ocijeniti filogenetsko stablo (brojenjem broja promjena stanja karaktera), ne postoji algoritam za brzo generiranje najštedljivijeg stabla. Umjesto toga, najštedljivije stablo mora se tražiti među svim mogućim stablima.

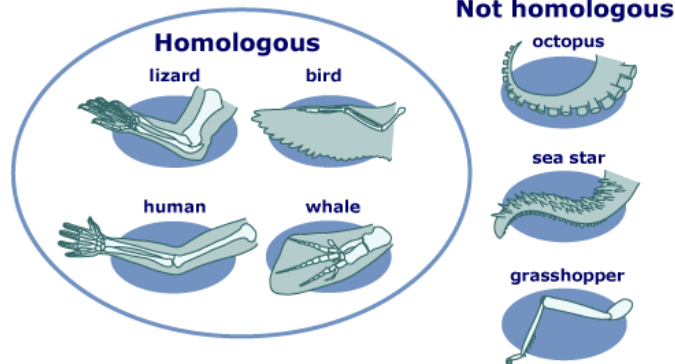
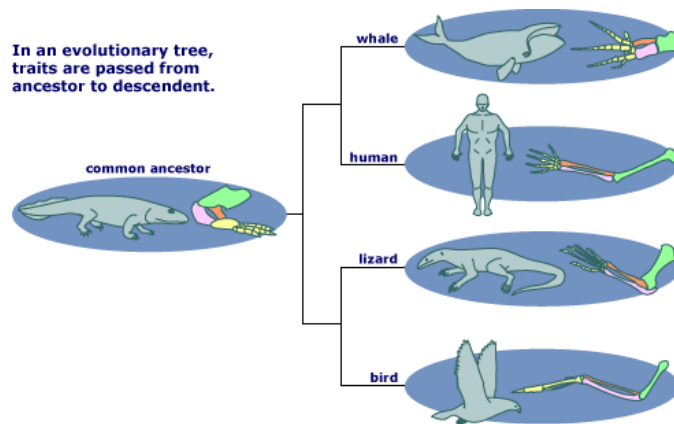
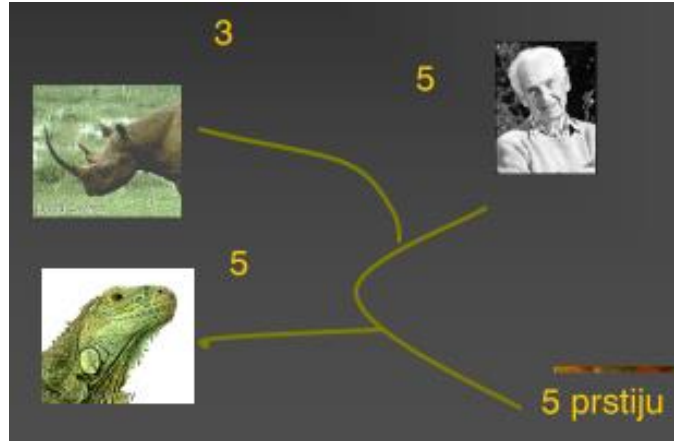


Najbolji način za potvrđivanje filogenetičke hipoteze je njeno slaganje sa nezavisnim podacima. Neki od tih podataka su fosilni nalazi i geografsko rasprostranjenje.

DNA iz fosila poredi se sa DNA recentnih rođaka. DNA pruža podatke o brzini evolucije DNA sekvenci.

PRINCIPI EVOLUCIONE ISTORIJE

1. HOMOLOGE KARAKTERISTIKE SU SE RAZVILE OD ZAJEDNIČKIH PREDAKA (stanje karaktera može biti promjenjeno)



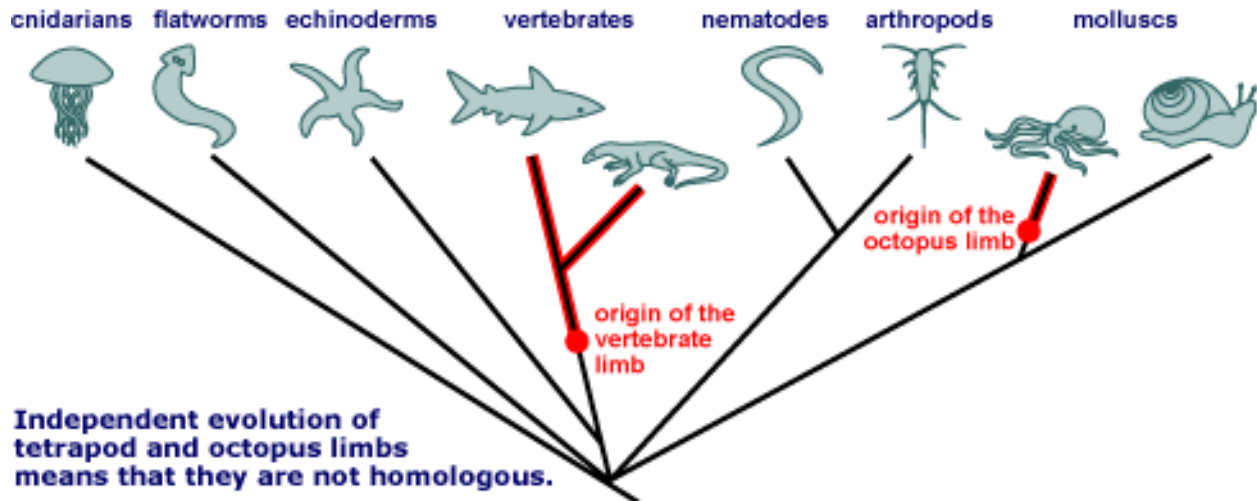
Kriterijumi homologosti:

- položaj karaktera u odnosu na druge djelove tela;
- struktura:
- sličnost (građa) embrionalnih stupnjeva

Karakteristike organizma skoro uvek evoluiraju iz prethodno postojećih karakteristika njihovih predaka.

2. HOMOPLAZIJA JE UOBIČAJENA U EVOLUCIJI

Homoplazičan je karakter koji je nezavisno nastao u više evolutivnih linija kao rezultat konvergentne evolucije



3. BRZINE EVOLUCIJE KARAKTERA SE RAZLIKUJU

U odnosu na morfologiju zajedničkog pretka, svaki takson poseduje mješavinu predačkih i izvedenih stanja karaktera.

KONZERVATIVNI KARAKTERI – se odlikuju malom brzinom evolucije

Mozaična evolucija (ili modularna evolucija) je "evolucija karaktera različitim brzinama unutar i između vrsta".

Druga definicija, uglavnom iz paleontologije, je da se evolucionarna promjena odvija u nekim dijelovima tijela ili sistemima bez istovremenih promjena u drugim dijelovima.

4. EVOLUCIJA JE ČESTO POSTEPENA

Nedostatak prelaznih ili intermedijarnih formi ne znači i da one nisu postojale. Takođe, ne možemo dogmatski tvrditi da je postepena evolucija jedini vid evolucije.

5. KARAKTERISTIKE ČESTO DUGUJU SVOJU PROMJENU FORME PROMJENI FUNKCIJE

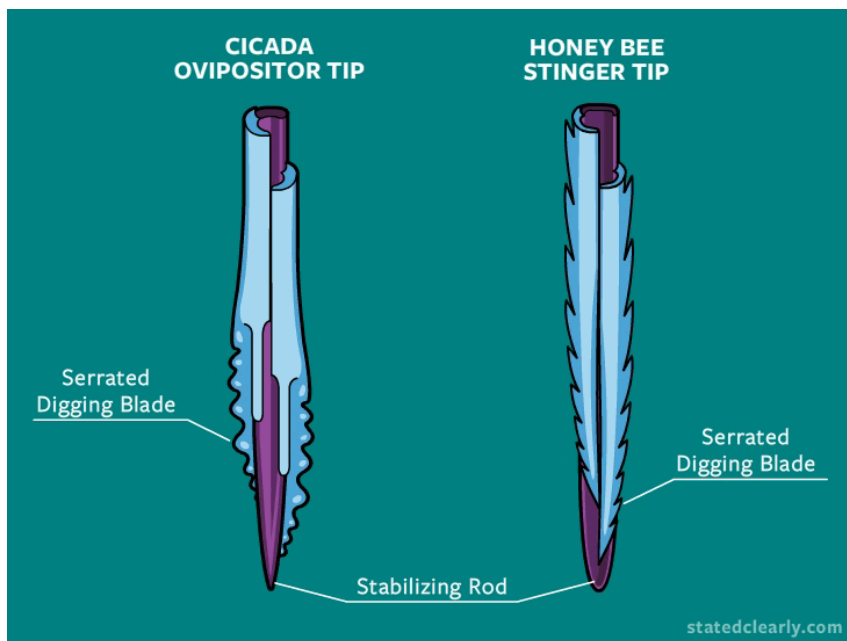
Jedan od razloga zašto homolog karakter može mnogo da varira medju taksonima – zbog promjenjene funkcije.

Primjer 1

Slušne koščice sisara – povezuju donju vilicu sa lobanjom kod gmizavaca-skeletni elementi škrga kod ribolikih predaka.

Primjer 2

Žaoka kod ženki Hymenoptera-legalica kod Cvrčaka



Iako se obično ne koristi kao oružje i njegove žlijezde ne proizvode otrov, legalica cikada gotovo je identična žaoki pčele

<https://www.statedclearly.com/wp-content/uploads/2020/01/stinger-ovipositor.gif>

6. FILOGENETIČKA ANALIZA DOKUMENTUJE EVOLUCIONE TRENDOVE

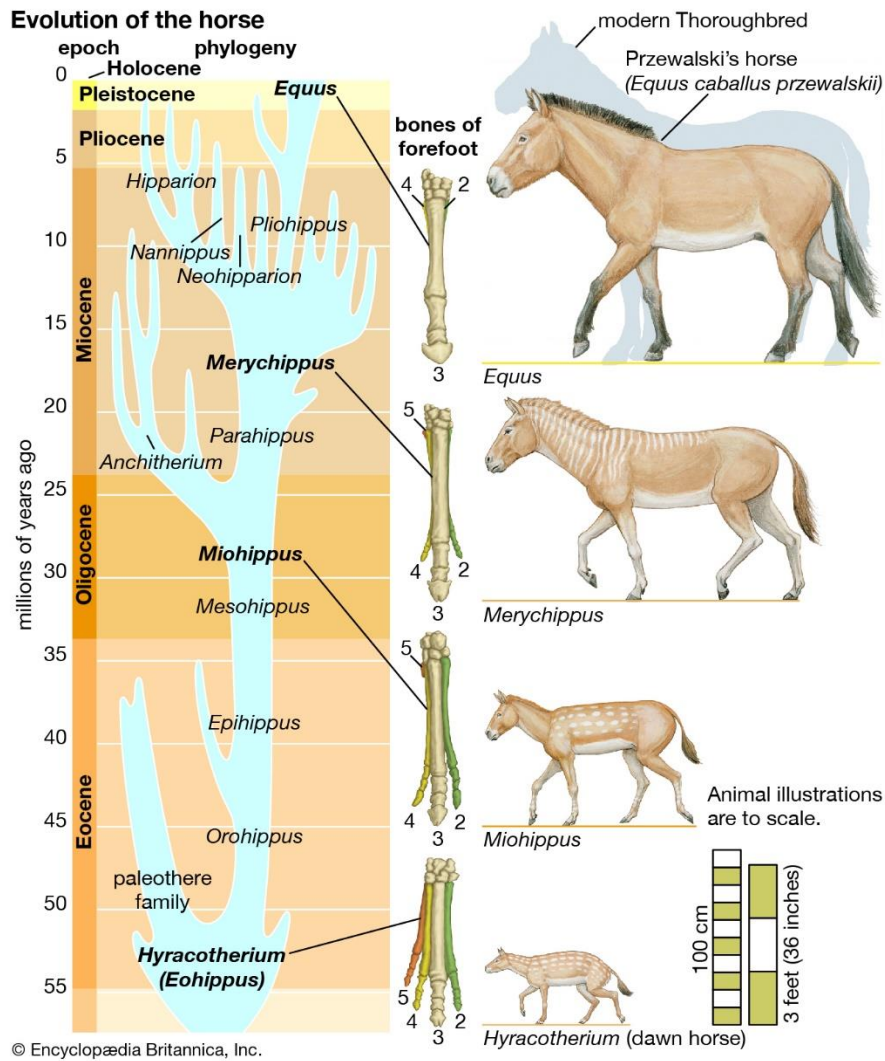
EVOLUCIONI TREND – unutar evolucione linije kontinuirano mjenjanje od predačkog ka savremenim stanjima.

Primjer 1

Scrophulariaceae – trend ka smanjenju broja prašnika
Od 5 4+sterilni 4 do 2

Primjer 2

Evolucija konja, sisara iz porodice Equidae, odvijala se u geološkom vremenskom rasponu od 50 miliona godina, transformirajući malog *Eohippusa* veličine psa koji je živio u šumi u modernog konja.



Evolution of the horse

7. VEĆINA KLADA POKAZUJE EVOLUTIVNU RADIJACIJU

Divergentna evolucija mnoštva srodnih evolutivnih linija za relativno kratko vreme.

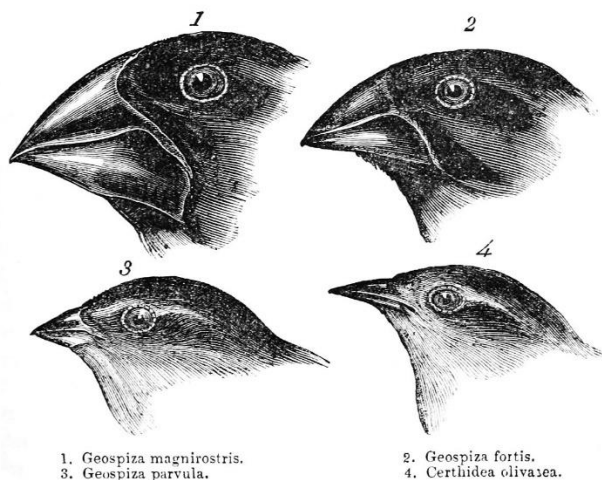
Modifikovane za različite načine života

različite okoline

različita hrana

različit način izbegavanja predatora.

Adaptivna radijacija predstavlja nastanak brojnih vrsta u relativno kratkom vremenu kao i adaptivnu modifikaciju ovih vrsta za različite načine života. Neka adaptivne radijacije, kao što je radijacija Darwinovih zeba na Galapagoskim ostrvima, proizvele su relativno mali broj ekološki različitih vrsta, ali neke druge proizvele su stotine vrsta.



Darwinove zebe.

http://darwin-online.org.uk/converted/published/1845_Beagle_F14/1845_Beagle_F14_fig07.jpg

MOLEKULARNI PODACI U FILOGENETIČKOJ ANALIZI

Molekularna filogenetika je grana filogenije koja analizira genetske, nasljedne molekularne razlike, pretežno u sekvencama DNK, kako bi dobila informacije o evolucijskim odnosima organizma. Iz ovih analiza moguće je utvrditi procese kojima je postignuta raznolikost među vrstama.

DNA sekvence koje brzo evoluiraju korisne su za analizu odnosa među blisko srodnim vrstama.

DNA sekvence koje sporo evoluiraju korisne su za prepoznavanje srodnosti među veoma starim grupama.

Rezultat molekularne filogenetske analize izražava se u **filogenetskom stablu**.

Filogenetska stabla gena predstavljaju istorijske odnose između varijanti DNK sekvenci (=haplotipova) odabranog gena kod različitih taksona.

Ona ne odražavaju obavezno evolucionu istoriju vrsta

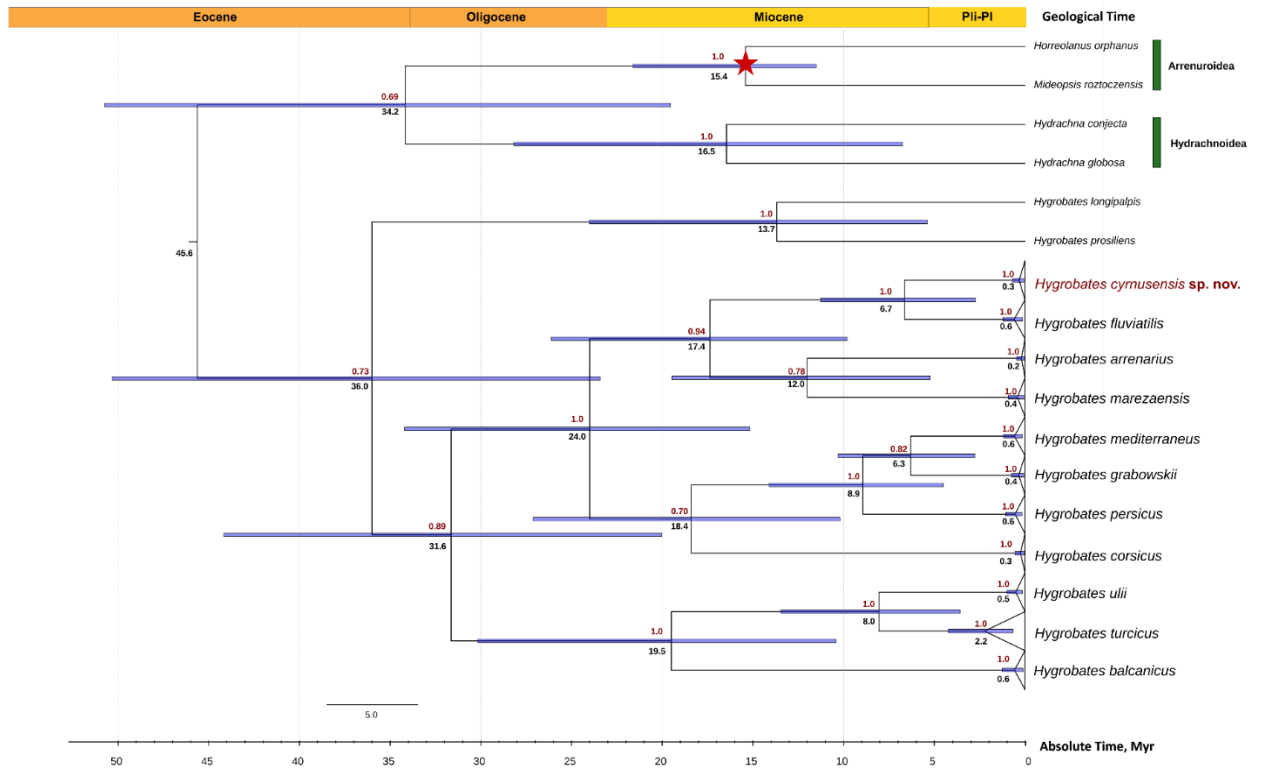
Molekularna filogenetika jedan je aspekt **molekularne sistematike**, širi pojam koji također uključuje korištenje molekularnih podataka u taksonomiji i biogeografiji.

Molekularna filogenetika i molekularna evolucija koreliraju. **Molekularna evolucija** je proces selektivnih promjena (mutacija) na molekularnom nivou (geni, proteini, itd.) kroz različite grane u stablu života (evolucija). Molekularna filogenetika donosi zaključke o evolucijskim odnosima koji nastaju uslijed molekularne evolucije i rezultira izgradnjom filogenetskog stabla.

Molekularni sat

Molekularni sat je figurativni izraz za tehniku koja koristi stopu mutacije biomolekula za određivanje vremena u praistoriji kada su se dva ili više taksona odvojila. Biomolekularni podaci koji se koriste za takve proračune obično su nukleotidne sekvence za DNA, RNA ili sekvence aminokiselina za proteine. Mjerila za određivanje stope mutacije često su fosilni ili arheološki datumi. Molekularni sat je prvi put testiran 1962. godine na varijantama proteina hemoglobina raznih životinja i obično se koristi u molekularnoj evoluciji za procjenu vremena specijacije ili divergencije. **Po ovom konceptu makromolekuli evoluiraju konstantnom stopom.**

Za korišćenje molekularnih satova za procjenu vremena divergencije, molekularni satovi moraju biti "kalibrirani". To je zato što sami molekularni podaci ne sadrže nikakve informacije o apsolutnim vremenima. **Sat može biti kalibrisan putem podataka od fosilnih nalaza o apsolutnom vremenu divergencije određenih taksona.**



Primjer za vremenski kalibriranu rekonstrukciju filogenije. Za kalibraciju je korišćen nalaz fosila iz Miocena (crvena zvjezdica)
 Iz Pešić et al. (2023) <https://doi.org/10.24349/h12f-rs8x>