

# **Evolutionsbiologi**

Skriftlig eksamen, den 21. juni 2017

**Med alle tilladte hjælpemidler  
(Lærebog, noter, computer)**

For hver opgave oplyses dens vægtning.

*Dette opgavesæt indeholder **6** sider inklusive forsiden  
Opgaverne skal afleveres i den rækkefølge, de er stillet i.*

Jørgen Bundgaard      Jeppe Vinther      Jesper Givskov Sørensen  
Rasmus Heller            Hans R. Siegismund

### Opgave 1 (25 %)

Betræt den følgende alignment af 40 basepar fra sekvensen af et ikke-kodende gen fra fem beslægtede arter. En prik i en arts sekvens betyder, at basen er identisk med art 1's sekvens.

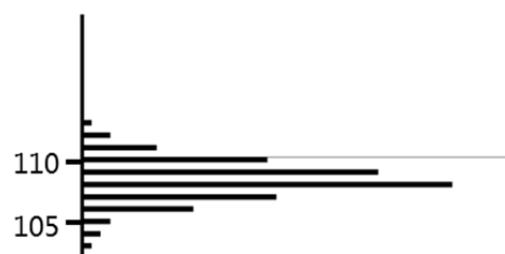
Art_1	actaacaaac	cgacaatgct	actgaaaatag	agctctcaga
Art_2	ct.....g.t	....t...c..	.....	....gc....
Art_3	c.....g.t	....t...c..	.....	....gc....
Art_4	c...g..g.t	.....	....g...a	....c.gc.
Art_5	c...g..g.t	.....	....g...a	....c.gc.

Art 1 kan betragtes som udgruppe til de øvrige.

- a) Benyt parsimony principippet til at finde det mest parsimoniske træ for de fem arter.
- b) Hvad er parsimoniscoren udregnet på dette træ?
- c) Hvor mange monofyletiske grupper findes i dette træ (Medregn ikke grupper, der kun består af én art eller af alle arter)? Skriv grupperne op ved hjælp af parenteser.
- d) Hvordan betegnes en gruppe, der består af arterne 2, 4 og 5?
- e) Angiv i det fylogenetiske træ, hvilke substitutioner der er opstået hvorhenne.
- f) Hvordan er substitutionsraten i et gen relateret til den neutrale mutationsrate af genet?
- g) Har den effektive populationsstørrelse  $N_e$  indflydelse på substitutionsraten af neutral variation?

### Opgave 2 (25 %)

Johannes Schmidt studerede morfologisk variation hos ålevabben (*Zoarces viviparus*) i forskellige populationer i Danmark. Ålevabben er en levendefødende fisk. Det benyttede Schmidt sig af til at estimere heritabiliteten for forskellige karakterer. Blandt andet talte han antallet af hvirvler. I en population fra bunden af Mariager Fjord fandt han den følgende fordeling over antal hvirvler



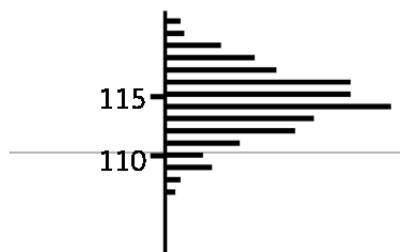
Middelværdien viste sig at være 108 i denne population. Ved at undersøge sammenhængen mellem hvirvler hos hun-fisk og antallet af hvirvler hos afkom, kunne Schmidt estimere narrow sense heritabiliteten for denne karakter til at være  $h^2 = 0,8$ .

- Hvordan kan man estimere narrow sense heritabiliteten  $h^2$  når man har målt fænotypiske karakterer hos forældre og afkom?
- Hvilken komponent af den fænotypiske varians måler man med narrow sense heritabiliteten  $h^2$ ?

Antag, at man udvælger fisk med et højere antal hvirvler, for eksempel alle med et højere antal end 110. Denne gruppe af fisk har en gennemsnitsværdi for antallet af hvirvler på 111. Disse forplanter sig indbyrdes.

- Hvad vil afkommets gennemsnitlige antal hvirvler være?

Schmidt undersøgte også en anden population ude ved mundingen af Mariager Fjord. Her fandt han den følgende fordeling af hvirvler.



Her var det gennemsnitlige antal hvirvler 114. Denne population havde samme heritabilitet for denne karakter som populationen i bunden af Mariager Fjord, nemlig 0,8.

- Hvordan ville du undersøge, om forskellen i antallet af hvirvler mellem populationerne fra bunden og munding af Mariager Fjord er genetisk betinget?

Antag, at forskellen imellem hvirvelantallet hos populationer i den indre del af fjorden og mundingen er genetisk betinget.

- Hvad fortæller det så om mængden af migration mellem de to populationer?

Johannes Schmidt kortlagde også ålens vandring. Han fandt ud af, at alle europæiske ål svømmer til Sargasso-havet, når de skal yngle. Her gyder de sæd og æg frit i vandmassen. Man må antage, at det sker ved tilfældig parring uanset, hvor ålene kommer fra i Europa.



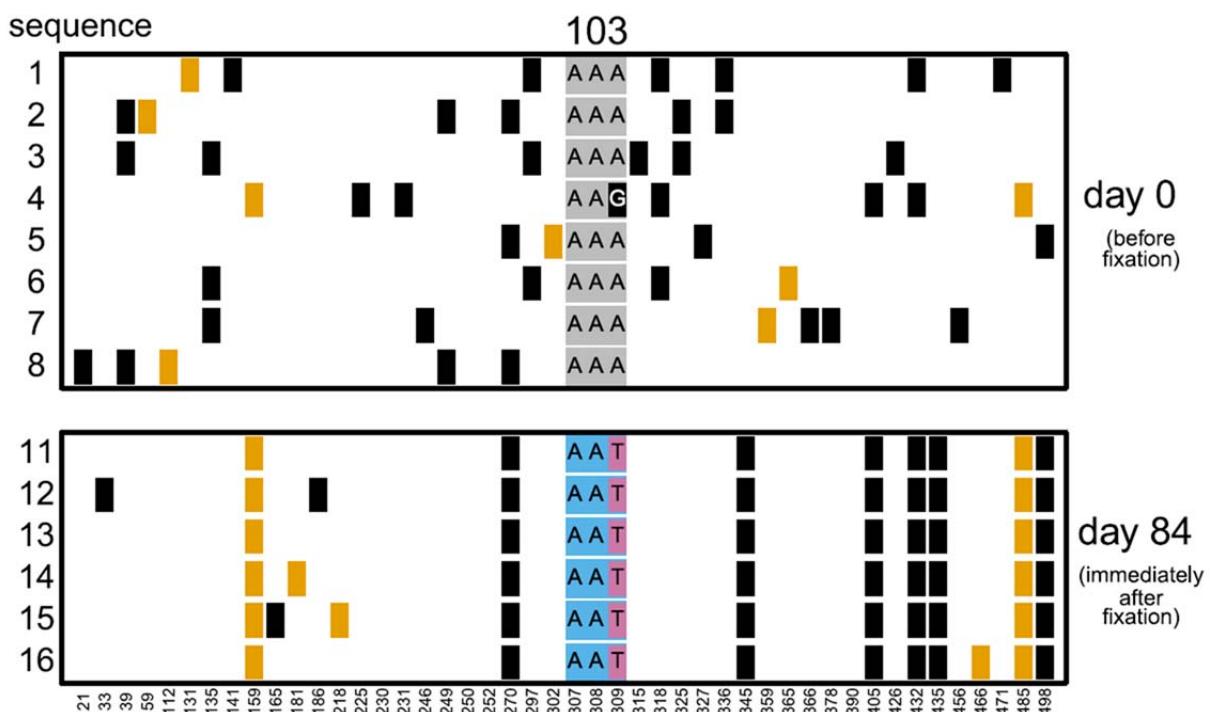
- Når man benytter genetiske markører til at beskrive populationsstrukturen af de europæiske ålepopulationer, hvilken værdi får man så, når man kvantificerer den med  $F_{ST}$ ?

Betrægt neutrale genetiske markører i en samling af populationer inden for en art. Populationerne antages alle at have den samme størrelse,  $N_e$ , og at udveksle gener mellem hinanden.

- a) Hvilke faktorer spiller en rolle for størrelsen af differentieringen mellem populationerne, målt som  $F_{ST}$ ? (Vi bruger her Wright's  $\phi$ -model som tilnærmelse/antagelse.)

### Opgave 3 (30%)

HIV virus kan nu til dags behandles med en række forskellige medikamenter, der er i stand til at holde virus populationen i en patient nede på et niveau, hvor patienten ikke bliver syg. Det sker ofte, at HIV virus udvikler resistens overfor et bestemt medikament. Den har en meget høj mutationsrate. Nedenstående figur illustrerer evolutionen i virus populationen i en enkelt patient over tid. Hver række i figuren viser sekvensen af polymorfe sites i en enkelt virus sekvens af patienten. (Positionerne findes nederst i figuren.) De øverste 8 viser sekvenser, der blev taget fra patientens blod før medikamentet blev givet til patienten, medens de nederste 6 viser sekvenser på dag 84 efter behandlingen med medikamentet blev påbegyndt. Desuden vises codon 103 (baseposition 307-309). AAA og AAG koder for lysin, medens AAT koder for asparagin. Asparagin i codon 103 medfører resistens overfor det nye medikament. Sorte firkanter angiver polymorfe synongyme sites, medens orange firkanter angiver ikke-synongyme sites.



- a) Hvor mange synongyme og ikke synongyme polymorfe sites findes i den øverste figur (sekvens 1 til 8).
- b) Hvilen form for naturlig selektion synes at have foregået før dag 0, når man fokuserer på forekomsten af synongyme og ikke-synongyme sites på dette tidspunkt?

- c) Hvilken evolutionær proces illustreres med figuren? (Når man sammenligner dag 0 og dag 84.)
- d) Beskriv **kort** hvad der sker under denne proces.
- e) Hvordan ændres nukleotiddiversiteten sig under denne proces?
- f) Hvordan påvirkes LD (linkage disequilibrium, koblingsuligevægt) under denne proces?
- g) Hvorfor findes der polymorfe sites i den nederste figur? Hvor kommer de fra?
- h) Hvad er antallet af synonyme og ikke synonyme polymorfe sites, som findes i den nederste figur (sekvens 11 til 16)?
- i) Hvorfor er forholdet nu anderledes end det, som fundet i spørgsmål a?

#### Opgave 4 (15%)

Betræt de følgende arter indenfor korsblomstfamilien (*Brassicaceae*). De tilhører alle slægten *Brassica*. Tre af arterne er diploide (deres kromosomtal er nævnt i parentes efter deres navn)

*Brassica nigra* (sort sennep) ( $2n = 16$ )

*Brassica oleracea* (havekål) ( $2n = 18$ )

*Brassica rapa* ( $2n = 20$ )



*Brassica oleracea* (havekål)

Slægten indeholder desuden (ud over en del andre arter) de følgende arter (deres kromosomtal er nævnt i parentes efter deres navn)

*Brassica carinata* ( $2n = 34$ )

*Brassica juncea* (sareptasennep) ( $2n = 36$ )

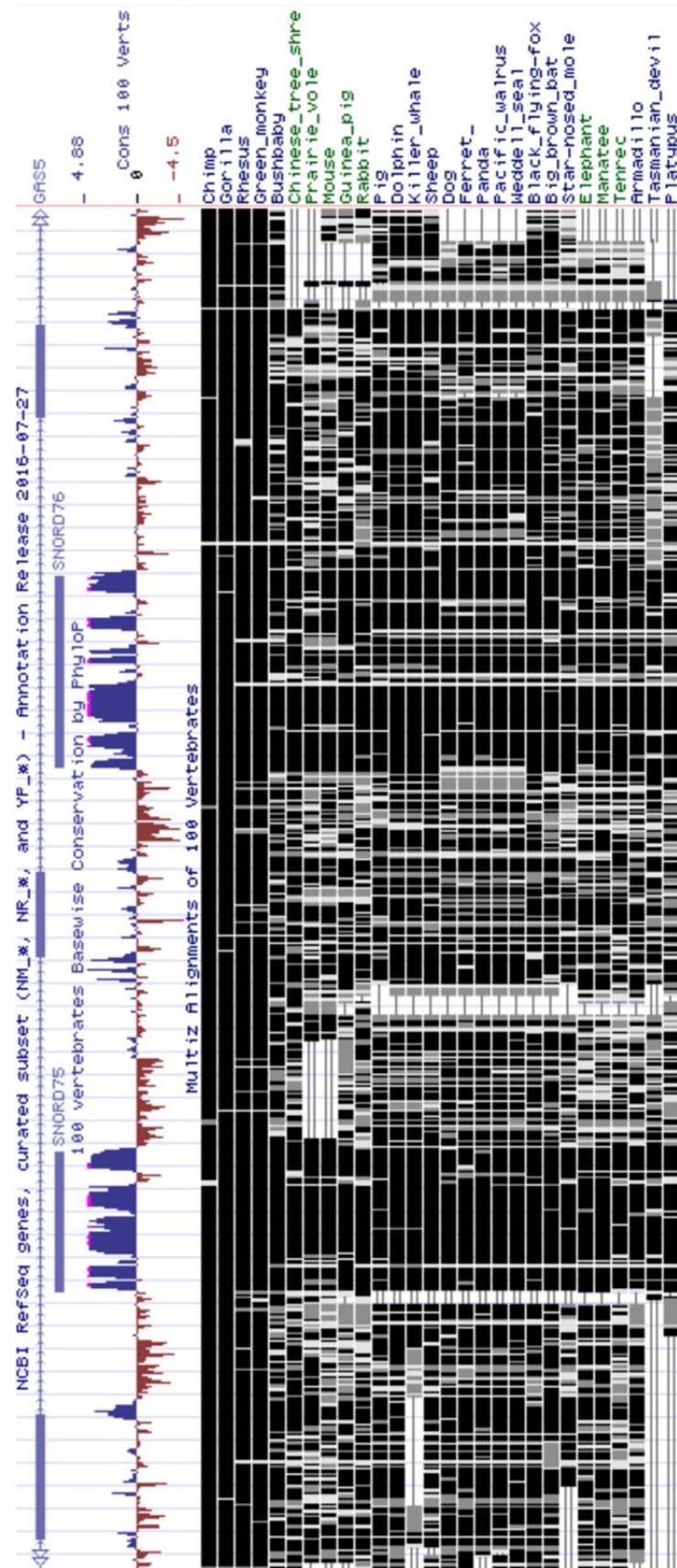
*Brassica napus* (raps) ( $2n = 38$ )

- a) Hvilken form for artsdannelse er involveret i dannelsen af de sidstnævnte tre arter?
- b) Hvilken form for artsdannelse er der tale om i de sidste tre arter, når man ser på det i et geografisk perspektiv?
- c) Hvad anser man for at være den mest almindelige artsdannelse hos dyr, når man ser på det i et geografisk perspektiv?
- d) Hvordan er de tre sidstnævnte *Brassica* arter relateret til de tre førstnævnte i slægten?

## Opgave 5 (5%)

Dette UCSC screenshot viser en del (578 bp) af det humane genom, samt konserveringen til en række andre organismer. I området finder vi en del af GAS5 genet, samt to ikke-protein kodende gener. Annoteringen af generne er vist i NCBI RefSeq Gen annoteringstrack øverst i figuren.

- Kommenter på konserveringen af de forskellige regioner af de viste gener.
- Tror du GAS5 er et vigtigt protein kodende gen?  
Hvorfor/hvorfor ikke?



## **Evolutionsbiologi**

Skriftlig eksamen, den 20. juni 2018

**Med alle tilladte hjælpemidler  
(Lærebog, noter, computer)**

For hver opgave oplyses dens vægtning.

*Dette opgavesæt indeholder 8 sider inklusive forsiden  
Opgaverne skal afleveres i den rækkefølge, de er stillet i.*

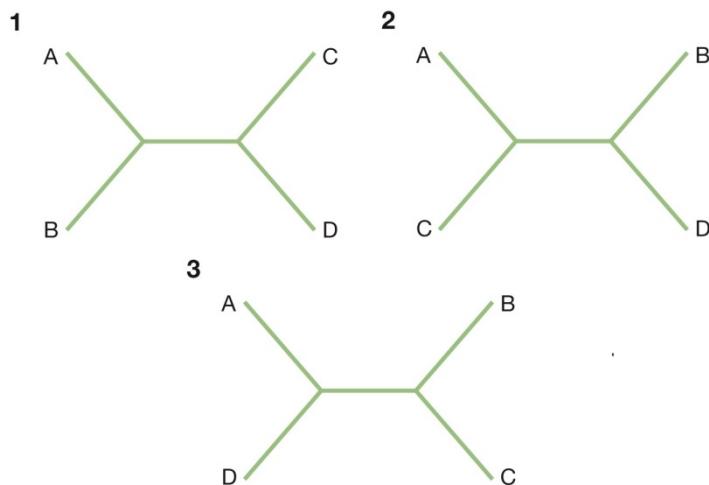
Censorer: Tove Hedegaard Jørgensen      Jesper Givskov Sørensen  
Eksaminatorer:            Rasmus Heller      Hans R. Siegismund

### Opgave 1 (14 %)

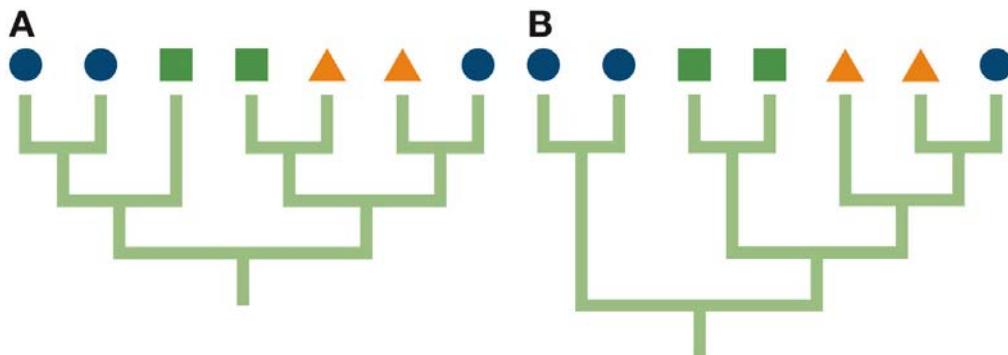
En undersøgelse af DNA-sekvenser fra fire arter resulterede i den følgende tabel over afstande imellem dem:

	Art A	Art B	Art C	Art D
Art A		0.18	0.07	0.17
Art B			0.16	0.05
Art C				0.18
Art D				

- a) Hvilket af de afbildede træer er det mest sandsynlige for den givne afstandstabel? Begrundes **kort**.  
(Man behøver ikke regne for at give svaret.)

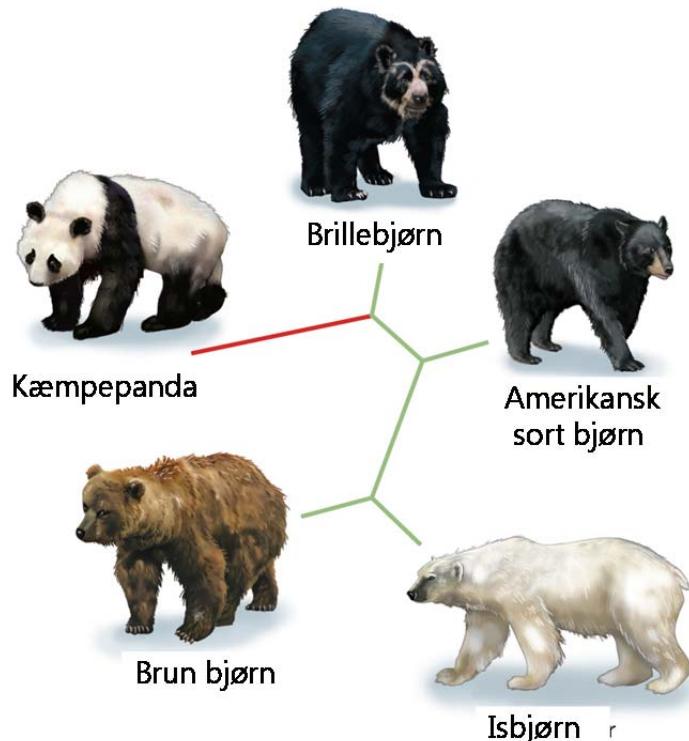


Betrægt de følgende to træer, hvor firkanten antages at være den oprindelige karakter:



- b) Hvilket af de to træer giver den mest parsimoniske forklaring på fordelingen af karaktererne i de to træer? (Angiv antal karakterændringer for hvert af dem.)

Betræt det følgende træ. Det illustrerer en fylogeni uden rod af flere arter af bjørne baseret på DNA-sekvenser. Kæmpepandaen kan benyttes som udgruppe til de øvrige.



- c) Benyt udgruppe metoden til at tegne en fylogeni med rod over de fem arter af bjørne.
- d) Hvor mange monofyletiske grupper er der indeholdt i træet (medtag alle grupper med over 1 art)?
- e) Hvordan betegnes en gruppe, der udelukkende indeholder den brune bjørn, den amerikanske sorte bjørn samt deres fælles forfader?

### Opgave 2 (22 %)

Hos den nordamerikanske sorte bjørn (*Ursus americanus*) findes en mutant i melanocortin 1 receptor genet (mc1r). En mutation fra A til G i codon 298 resulterer i en aminosyresubstitution af Tyrosin til Cystein. Individer, der er homozygote GG får fænotypen hvid (se billedet). Vi har derfor tre genotyper, som resulterer i to fænotyper

Genotype	AA	AG	GG
Fænotype	Sort	Sort	Hvid

Antag, at vi har observeret  $N_W$  hvide og  $N_B$  sorte bjørne i en population med summen  $N_T$ .

- a) Hvordan ville du beregne frekvenserne for de to alleleler ud fra fænotyperne? Angiv de formler, man kan bruge til at beregne hhv. frekvensen af allele A og allele G.



- b) Hvilke forudsætninger blev gjort for at kunne beregne frekvenserne?

I et molekulært studie sekventerede man mc1r genet, og bestemte på denne måde frekvensen af A og G i codon 298 af mc1r genet. På tre små øer ud for Canadas vestkyst fandt man den følgende genotypefordeling

Population	Genotype			$\chi^2$	F
	AA	AG	GG		
Gribbell	7	6	10	??	??
Princess Royal	26	17	10	4.59	0.29
Roderick	9	1	2	6.70	0.75

- c) Beregn frekvenserne for allel A og G for de tre populationer.
- d) Test, om der er afvigelse fra Hardy-Weinberg proportioner for Gribell populationen.
- e) Beskriv afvigelser fra Hardy-Weinberg proportioner ved hjælp af indavlskoefficienten  $F$ . [ $F = (H_e - H_o)/H_e$ , hvor  $H_e$  og  $H_o$  er henholdsvis forventet og observeret hyppighed af heterozygoter]. Er der overskud af heterozygoter eller overskud af homozygoter? Det skal beregnes for Gribbell populationen, for de to øvrige er tallene angivet.

Der blev fremsat to forskellige forslag til at forklare afvigelsen fra Hardy-Weinberg proportioner. Det kunne være positiv assortativ parring eller indavl.

- f) Er det muligt ud fra fordelingen af genotypefrekvenserne i et enkelt locus (her mc1r) at afgøre om det er positiv assortativ parring eller indavl, der er skyld i afvigelsen fra Hardy-Weinberg proportioner? Begrund dit svar **kort**.

Der blev i det samme studie undersøgt variationen i 10 autosomale mikrosatellitter i de undersøgte tre populationer. Her fandt man ingen afvigelse fra Hardy-Weinberg proportioner.

- g) Benyt denne oplysning til at afgøre om afvigelsen fra Hardy-Weinberg proportioner skyldes indavl eller positiv assortativ parring. Giv en **kort** begrundelse.

En sammenligning af allelfrekvenserne i de tre ø-populationer viste, at de var signifikant forskellige fra hinanden. En undersøgelse af flere fastlandspopulationer viste, at frekvensen af den lyse morf var meget lav i dem alle sammen, og at der ikke var nogen forskel mellem populationerne.

- h) Giv en forklaring på, hvorledes populationerne på øerne er divergeret fra hinanden og fra fastlandspopulationen.

### Opgave 3 (14 %)

Betræt et autosomalt locus med to alleler, der har indflydelse på bærerens fitness, som angivet i tabellen:

Genotype	$A_1A_1$	$A_1A_2$	$A_2A_2$
Fitness	0.6	1	0.4

- a) Hvilken form for selektion foregår? Hvad er selektionskoefficenterne for de to homozygoter?

Betræt en population af dyr med tilfældig parring, hvor vi har zygoter med Hardy-Weinberg proportioner og fitness som angivet ovenfor. Vi antager at populationen er meget stor og derfor ikke udsættes for genetisk drift.

- b) Hvor mange ligevægte findes i dette system? Hvor mange stabile, hvor mange ustabile? Angiv frekvensen for allel 1 ( $p$ ) for alle mulige ligevægte.

Betræt nu en population af en selvbestøvende plante med fitness som angivet ovenfor. De forplanter sig udelukkende ved selvbestøvning. Vi betragter det samme locus. Antag, at vi starter med en 1/3 af hver genotype. Der ses igen bort fra genetisk drift.

- c) Hvordan vil evolutionen i en sådan plante foregå?

Betræt nu en population af en apomiktisk plante (som mælkebøtter f.eks.). I en apomiktisk population er alt afkom af en plante en klon af moderens genotype. Antag, at vi starter med en 1/3 af hver genotype, og at fitness er som angivet ovenfor. Der ses igen bort fra genetisk drift.

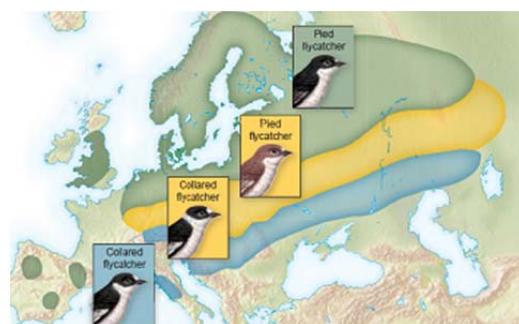


- d) Hvordan vil evolutionen i en sådan plante foregå?

- e) I hvilken af de tre nævnte tilfælde har populationen den højeste fitness, når der er opnået en ligevægt?

### Opgave 4 (14%)

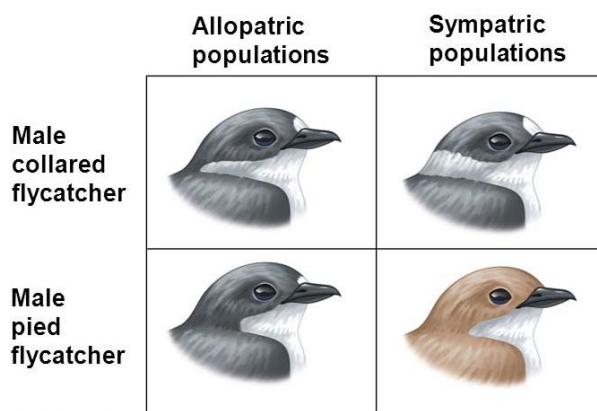
Figuren viser udbredelsen af to arter af fluesnappere: broget fluesnapper (*Ficedula hypoleuca*, pied flycatcher) og hvidhalset fluesnapper (*Ficedula albicollis*, collared flycatcher). I områder, hvor begge arter forekommer, sker det sjældent at de hybridiserer. Det viser sig, at hybridhunner altid er sterile, medens hybridhanner kan få afkom. De får dog færre afkom relativt til de to forældrearter gennem hele deres liv. De opfylder Haldane's regel.



- a) Hvilket køn er det heterogametiske køn?

Figuren viser hanner fra de to arter, hvor de henholdsvis forekommer allopatriske og sympatriske.

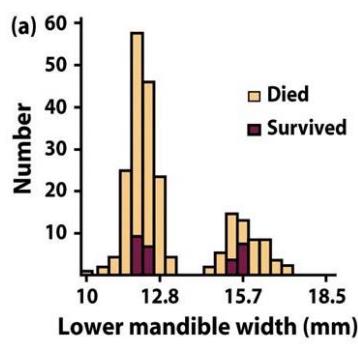
- b) Diskuter **kort**, hvilke evolutionsmekanismer, der kan forklare hvorfor de to arter ligner hinanden i allopatriske populationer, men ser mere forskellige ud i sympatriske populationer.



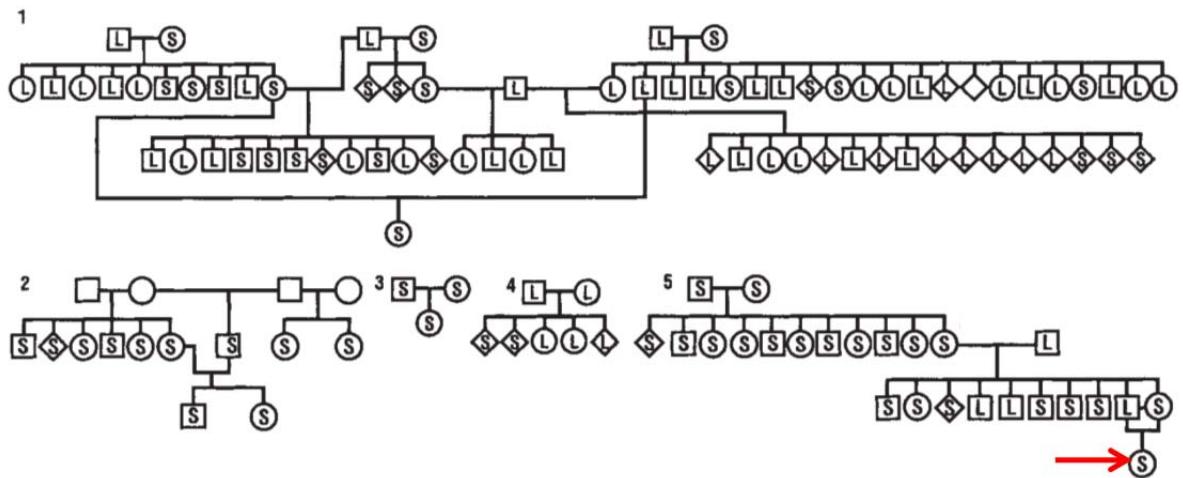
- c) Dobzhansky delte reproduktive isolationsmekanismer op i to kategorier. Hvilken form er der tale om i henholdsvis 1) sterilitet hos hybridhunner og nedsat fertilitet hos hanner samt 2) det emne, der diskuteres i spørgsmål b?
- d) Hvilken af de to mekanismer øges gennem naturlig selektion i sympatriske områder? Begrundes **kort**.
- e) Hvilken form for artsdannelse anses for at være den mest udbredte hos dyr?

### Opgave 5 (14%)

Den afrikanske finke (*Pyrenestes ostrinus*) er blevet studeret af Thomas Bates Smith. Fugle i denne art findes i to grupper med forskellig næbstørrelse; en gruppe med store næb og en gruppe med små næb. Figuren til højre viser en fordeling af næbstørrelsen i en naturlig population i Cameroun (som størrelse for næbstørrelsen er vist breden af næbbet).



Bates Smith analyserede udspaltningen af afkom fra forskellige parringer i en population. Der foregår tilfældig parring med hensyn til næbstørrelse. Den følgende figur viser stamtavler for forskellige krydsninger. I stamtavlen får hunner en cirkel,  $\circ$ , medens hanner får en firkant,  $\square$ . Er kønnet ukendt, angives det som  $\diamond$ . Individer med stor næbstørrelse er angivet med L (Large), medens individer med små næb er angivet med S (Small)



- Benyt stamtavlerne til at udlede den genetiske baggrund for fænotyperne S og L. Angiv hvilke genotyper, der bestemmer de to fænotyper og angiv dominansforhold. Begrundes *kort*.
- Angiv genotyperne for forældrene i stamtavle nr. 4.
- Hvad er indavlskoefficienten af individet, der er angivet med en pil, hvis vi antager at olde- og bedsteforældrene er ubeslægtede?

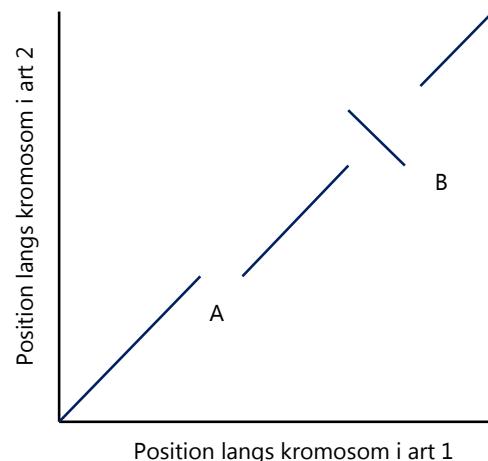
Finken lever hovedsageligt af frø, hvor størrelsen af de frø, der spises, er korreleret med næbstørrelsen. Finker med små næb spiser små bløde frø, medens finker med store næb spiser store hårde frø. Fordelingen over næbstørrelsen vises for unge fugle, hvor de mørke søjler er dem, der overlever til voksenstadiet, medens de lyse søjler viser fugle, som ikke overlever til voksenstadiet.

- Hvilken form for naturlig selektion virker, når man betragter begge størrelsesklasser af finken?
- Hvilken form for naturlig selektion virker, når man betragter de to størrelsesklasser af finken hver for sig?

### Opgave 6 (22%)

I figuren til højre sammenligner man det samme kromosom fra to nært beslægtede arter i et såkaldt "syntetic dot plot". Der er åbenlyst sket ændringer i to områder af kromosomet, som er angivet med A og B.

- Hvilke evolutionære hændelser er sket i de to områder af kromosomet? I A kan der være sket to forskellige hændelser.
- Hvordan ville du undersøge hvilken af de to hændelser, der er sket i A? (Vink: inddrag yderligere en art.)



- c) Hvordan varierer rekombinationsraten langs kromosomer hos eukaryote organismer, som for eksempel mennesket?
- d) Hvordan påvirkes LD (linkage disequilibrium, koblingsulige vægt) i et område, hvor der er høj rekombinationsrate i hver ende af området og mindre rekombinationsrate ind imellem?

Betræt et område som nævnt ovenfor (i spørgsmål d), hvor man har fundet to haplotyper i en population, haplotype I og haplotype II. Haplotype I forefindes med en frekvens på 40% i populationen, medens haplotype II forefindes med en frekvens på 60% i populationen. De to haplotyper bærer den følgende variation i locus C og D. I haplotype I har locus C allelen  $C_1$  medens den i locus D har allelen  $D_1$ . Tilsvarende forefindes der i haplotype II allelerne  $C_2$  og  $D_2$ .

- e) Hvad er frekvensen af de to alleler i hvert locus,  $p(C_1)$ ,  $p(C_2)$ ,  $p(D_1)$ ,  $p(D_2)$ ?
- f) Er der koblingsulige vægt (LD) mellem de to loci? (Begrundes **kort**). Beregn dernæst koblingsulige vægten  $D$ .
- g) Hvad sker der, når der er retningsselektion i locus D, hvor fitness for de tre genotyper er givet ved

Genotype	$D_1D_1$	$D_1D_2$	$D_2D_2$
Fitness	1.2	1.1	1

Der skal ses bort fra genetisk drift.

- h) Hvordan påvirkes variationen i locus C?

## **Evolutionsbiologi**

Skriftlig eksamen, den 19. juni 2019

**Alle hjælpemidler tilladt  
(Lærebog, noter, computer)**

For hver opgave oplyses dens vægtning.

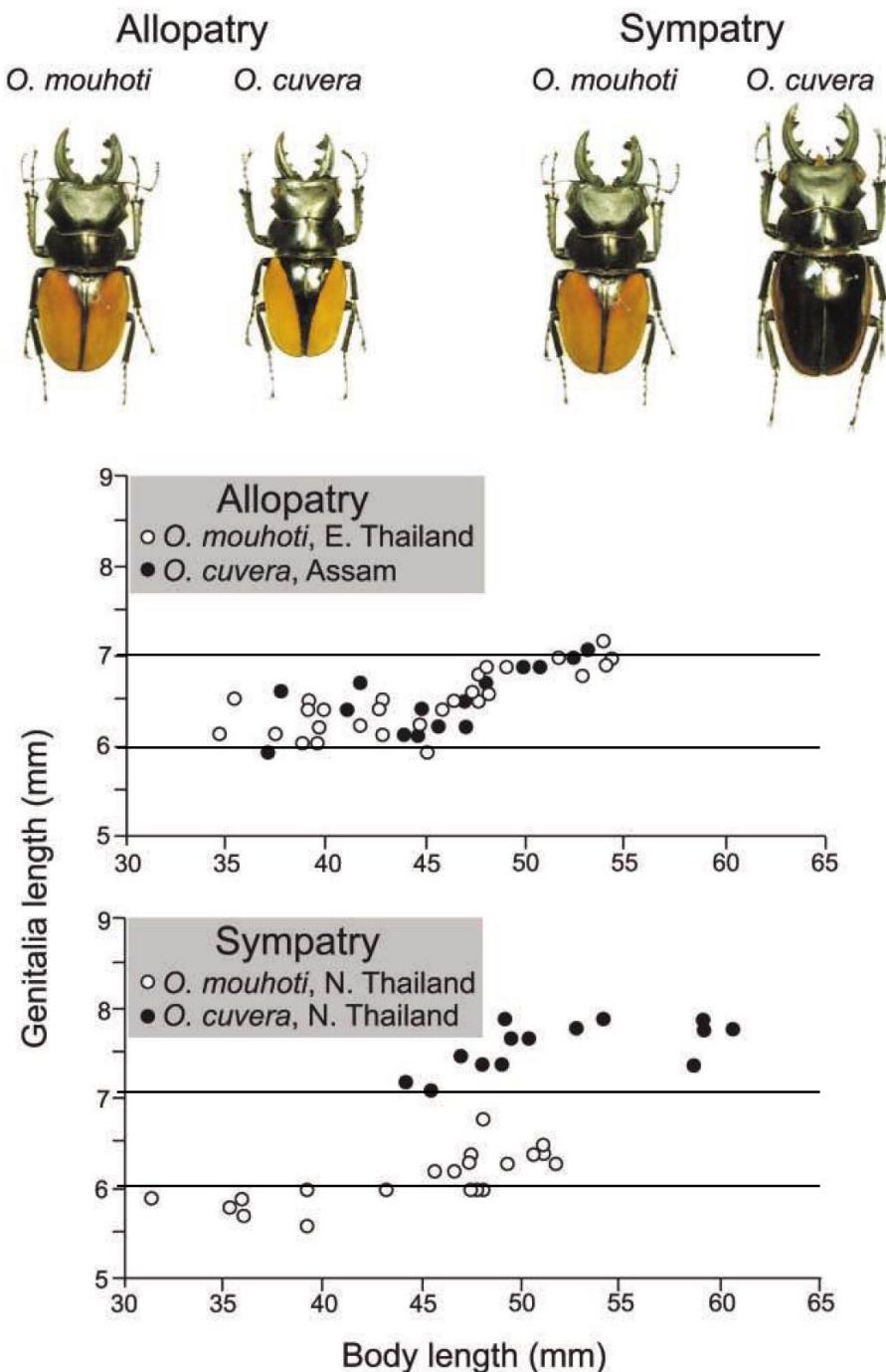
*Dette opgavesæt indeholder **6** sider inklusive forsiden  
Opgaverne skal afleveres i den rækkefølge, de er stillet i.*

Censorer: Tove Hedegaard Jørgensen  
Eksaminatorer: Rasmus Heller

Jesper Givskov Sørensen  
Hans R. Siegismund

### Opgave 1 (20 %)

Kawano (2003)<sup>1</sup> har undersøgt morfologisk variation hos to billearter i slægten *Odontolabis*, *O. mouhoti* og *O. cuvera*, i Sydøstasien. Billerne tilhører familien hjortebiller (*Lucanidae*), hvor også eghjorten (*Lucanus cervus*) findes.



Figuren viser de målinger, som Kawano foretog på hanner af de to arter fra populationer, der var henholdsvis allopatriske og sympatriske mellem de to arter. Desuden er der vist billeder af hanner fra allopatrisk og sympatrisk udbredelse.

<sup>1</sup> Kawano, K. 2003 *Annals of the Entomological Society of America* **96**: 503–511.

- Sammenlign udseendet og de morfologiske målinger af de to arter i allopatri og sympatri.
- Hvilket fænomen er illustreret i figuren?
- Giv et bud på, hvordan fitness af hybrider mellem de to arter i sympatri er relativt til fitness af afkom, hvor begge forældre tilhører samme art.
- Beskriv hvilke evolutionære processer, der har resulteret i de observerede forskelle mellem populationer i allopatri og sympatri.
- Hvilke typer inddeltes arts dannelse i, når der fokuseres på udbredelsesmæssige aspekter?

### Opgave 2 (30 %)

Chen et al. (2017)<sup>2</sup> har rapporteret de følgende genotypefordelinger for en SNP [C1orf62 (rs7551421)] for to grupper af mennesker i Europa, finner og ikke-finske personer:

Population	Genotype			Sum
	AA	AB	BB	
Europæisk (finsk)	864	1630	812	3306
Europæisk (ikke-finsk)	5564	15393	12372	33329

- Beregn frekvenserne for allel A og B for de to populationer.
- Stemmer genotypefordelingerne overens med Hardy-Weinberg-fordelingen? (Angiv de forventede genotyper og lav en  $\chi^2$ -test.)
- Hvordan afviger de observerede fra de forventede genotypefordelinger?
- Hvad er den mest sandsynlige forklaring på afvigelsen fra Hardy-Weinberg proportioner?

Finnerne har en forskellig allelfrekvens fra andre europæere i den ovennævnte SNP. Dette synes at være generelt fænomen hos finnerne. Desuden har de også variation i arvelige sygdomme, som gør dem unikke. For eksempel, sygdommen diastrophisk dysplasi, som er en recessiv arvelig lidelse, forekommer hos én ud af 15000 i Finland, medens den forekommer hos én ud af 500000 i USA.

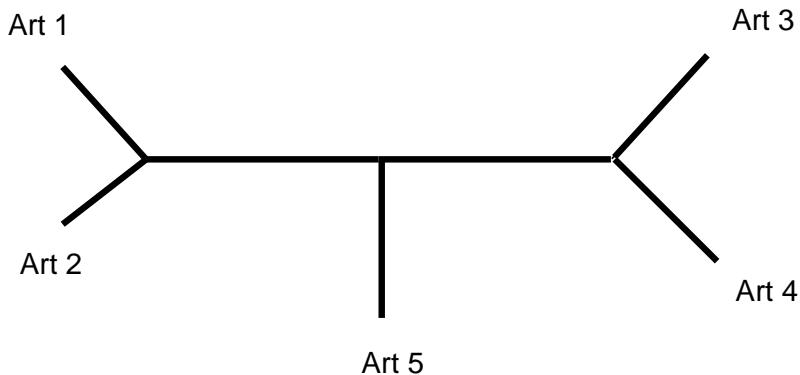
- Bestem frekvensen for den recessive allel og angiv hvilken antagelse der blev taget for at beregne den.
- Hvordan kan man forklare, at finnerne er så genetisk unikke?

<sup>2</sup>Chen, B, Cole, JW & Grond-Ginsbach, C (2017) *Front. Genet.* **8**:167. doi: 10.3389/fgene.2017.00167

- g. Hvordan kan det være, at skadelige recessive alleler har fået så en høj frekvens i den finske befolkning?

### Opgave 3 (20%)

Den følgende fylogeni skal analyseres.



- a. Beregn parsimoniscoren for dette træ baseret på de følgende sekvenser:

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
Art 1	T	C	C	A	G	A	C	C	A	G	G	T	G	G	G	A	T	G	A	G	C		
Art 2	T	C	C	A	G	A	C	C	A	G	G	T	G	G	G	A	T	G	A	G	C		
Art 3	T	C	T	C	A	A	C	C	A	G	A	T	G	G	G	A	T	G	A	G	C		
Art 4	G	C	T	C	A	A	C	C	A	G	A	T	G	G	G	A	T	G	A	G	C		
Art 5	T	C	T	C	A	C	A	C	A	G	A	T	G	G	G	A	T	G	A	G	C		

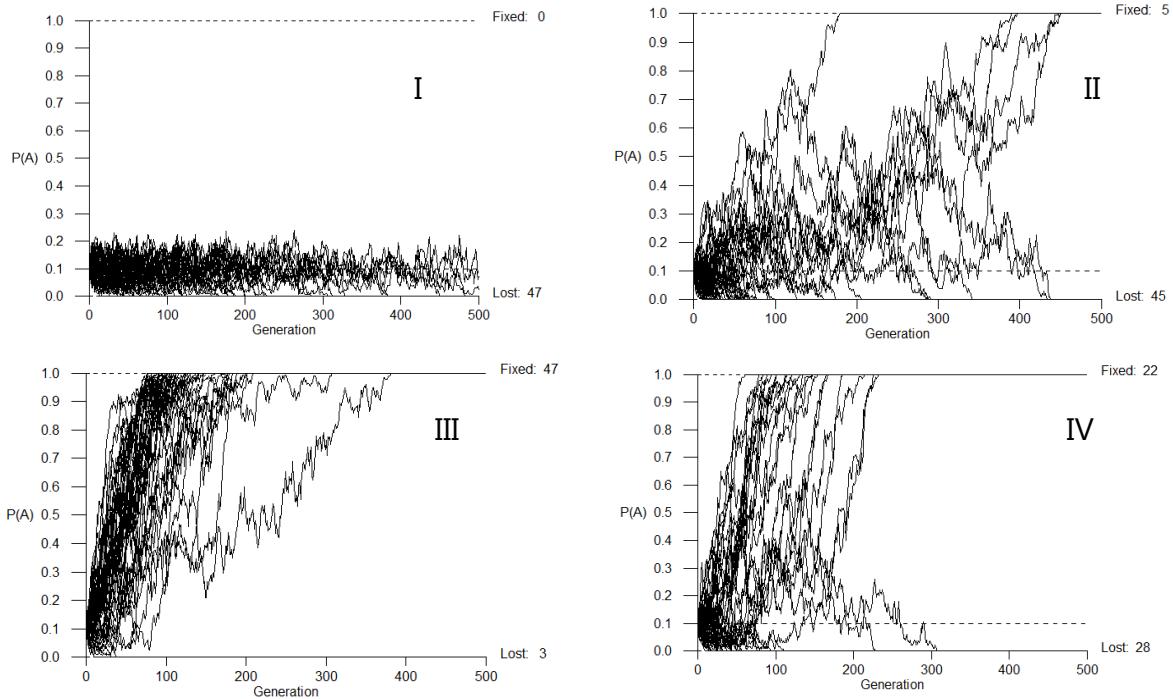
- b. Antag, at art 5 er udgruppe til de øvrige. Hvor mange monofyletiske grupper findes i dette træ hvis roden er placeret på den gren, der leder til art 5? (Medregn ikke grupper, der kun består af én art eller af alle 5 arter)?
- c. Hvor mange transitioner og transversioner adskiller sekvenserne fra art 1 og art 4?
- d. Hvis roden i stedet var placeret på den gren som leder til art 3, hvilke monofyletiske grupper ville da kunne findes i træet?
- e. Tyder substitutionsmønstret på, at dette gen er et almindeligt proteinkodende gen? (Hjælp: antag at 1, 2 og 3 svarer til kodonpositioner.)

### Opgave 4 (10 %)

En evolutionsbiolog har lavet fire simulationer, hvor populationens størrelse har været sat til 100 i alle tilfælde. I tre af tilfældene indgik der forskellig form for naturlig selektion. Frekvensen af allele A var i alle tilfælde 0,1 i generation 0. Den anden allele er B. Simulationerne varede 500 generationer, og der indgik 50 populationer i hver af de fire simulationer. Resultaterne af simulationerne fremgår af figuren.

- a. Angiv for Figur I til IV om der foregår selektion og i givet fald, hvilken form for selektion, der foregår. Angiv fitnessværdierne for de tre genotyper  $W_{AA}$ ,  $W_{AB}$  og  $W_{BB}$  relativt til hinanden. (F.eks.  $W_{AA} > W_{AB} > W_{BB}$ ) Begrundes kort.

- b. Tre af simulationerne har et sammenfaldende ligevægtspunkt. Hvad er allelfrekvensen af det?
- c. Hvilken form for ligevægt er der tale om i de tre tilfælde?



### Opgave 5 (10 %)

Kelley (2008)<sup>3</sup> har lavet et selektionsforsøg på blomsterstørrelsen hos planten åben abebłomst (*Mimulus guttatus*) fra maskeblomstfamilien (Scrophulariaceae), se billedet forneden. Udgangspopulationen havde en gennemsnitsbredde af blomsten på 18.9 mm. De 20% individer med de bredeste blomster blev udvalgt som forældre til næste generation. Disse havde en gennemsnitsstørrelse på 22,9 mm. Narrow sense heritabiliteten i denne population blev estimeret til  $h_N^2 = 0,3$ .



- a. Hvad bliver gennemsnitsstørrelsen af blomsterbredde i afkomsgenerationen?

Selektionsexperimentet blev fortsat i 5 generationer. Samtidigt blev der lavet et parallelt forsøg, hvor man selekterede for mindre blomster. Da man stoppede eksperimentet, målte

<sup>3</sup> Kelley J.K. (2008) *Genetica* 132:187–198

man endvidere planternes biomasse (tørvægt af plantedelen over jorden i mg). "Kontrol" i den følgende tabel er en fortsættelse af udgangspopulationen med tilfældig parring over 5 generationer. Bemærk, der blev udelukkende selekteret på blomsternes størrelse.

Selektionsexperiment			
Karakter	Små	Kontrol	Store
Blomsterbredde (mm)	13,0	18,9	26,2
Biomasse (mg)	28,0	44,8	81,9

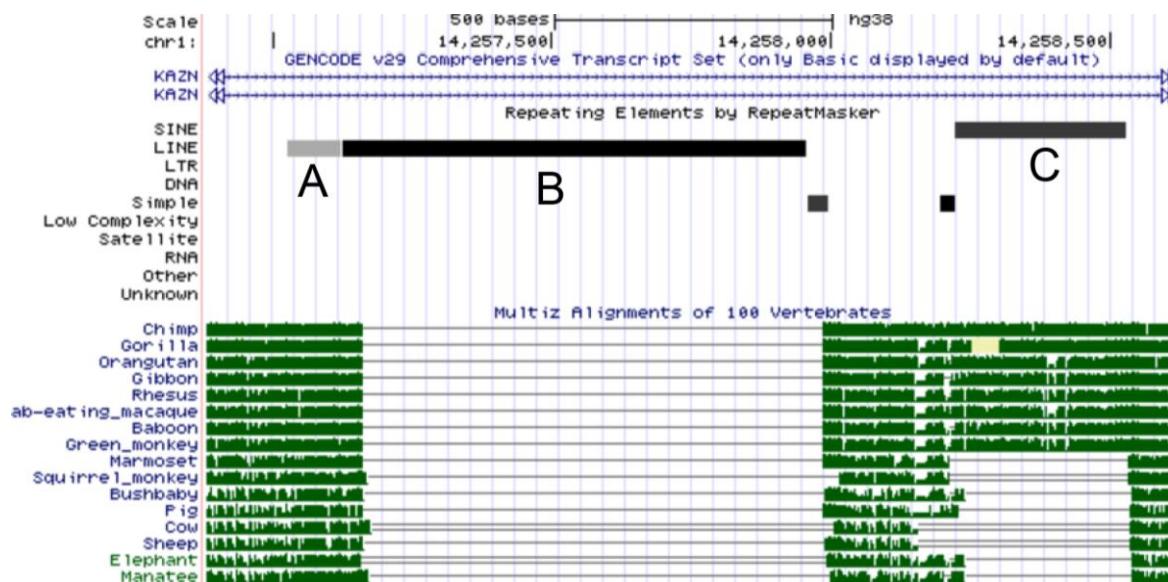
- b. Hvorfor ændrede biomasse sig i selektionsexperimentet for mindre og større blomsterbredde?

Når man laver selektionsexperimenter, der varer i meget lang tid, resulterer det ofte i et selektionsplateau, hvor der ikke sker nogen ændring.

- c. Skyldes dette, at der ikke forefindes genetisk variation for den karakter, der er blevet selekteret på?

### Opgave 6 (10 %)

På UCSC genom browser figuren vises en genomisk region på det humane kromosom 1, nærmere bestemt en del af et intron i KAZN genet. I dette intron findes i det humane genom nogle transposons.



- a. Hvad er transposons og hvorfor findes de i det humane genom?
- b. Hvad er forskellen på LINE og SINE transposons?
- c. Kan du ud fra figuren sige noget om i hvilken forfader de 3 transposons (A, B, C) er blevet en del af genomet?

## **Evolutionsbiologi**

Skriftlig eksamen, den 17. juni 2020

**Alle hjælpemidler tilladt  
(Lærebog, noter, computer)**

For hver opgave oplyses dens vægtning.  
**Benyt dette til at disponere tiden med.**  
**(10% svarer til 24 minutter, 20% svarer til 48 minutter)**

Dette opgavesæt indeholder **8** sider inklusive forsiden  
*Opgaverne skal afleveres i den rækkefølge, de er stillet i.*

Censorer: Tove Hedegaard Jørgensen  
Eksaminatorer: Rasmus Heller

Jesper Givskov Sørensen  
Hans R. Siegismund

**Opgave 1 (10 %)**

Mennesker har immigreret til Grønland i flere omgange, men de fleste immigrationer uddøde. Den sidste immigration skete for cirka tusind år siden. Menneskene har levet af en ernæring der er ekstrem protein- og fedtholdig kost, som har medført selektion for at kunne fordøje denne kost. Blandt andet er der tegn på positiv selektion i carnitine palmitoyl-transferase 1A (*CPT1A*) genet, der er involveret i stofskiftet af fedtsyrer. De oprindelige grønlændere er blevet fikseret for basen T i en SNP. Europæere, herunder danskere, er fikseret for basen C. I en undersøgelse over den genetiske variation af mennesker fra alle større bygder og byer på Grønland fandt man den følgende fordeling af genotyper

TT	TC	CC	Sum
1800	991	214	3005

- Bestem frekvenserne af de to alleler.
- Er der Hardy-Weinberg proportioner?
- Beregn indavlskoefficienten  $F$ . Hvordan afviger de observerede genotyper fra de forventede ifølge Hardy-Weinberg proportioner?
- Hvad kan årsagen til en eventuel afvigelse være?
- Med hvor stor en del er den grønlandske befolkning blevet opblandet med europæiske gener? Tag udgangspunkt i *CPT1A* genet. Giv et bud på, hvordan denne opblanding har fundet sted.

**Opgave 2 (20 %)**

En forsker analyserer 40 basepar fra en region og håber ved hjælp af disse data at estimere en fylogeni for fire arter. Hun finder følgende alignment:

Art 1: acgttgca~~gt~~ acattgc~~gt~~ tcattgc~~gt~~ acattgc~~gt~~  
Art 2: ..... a.....  
Art 3: ..a..... c..... a..... t..  
Art 4: ..a.....a. .... a..... t..

En prik i en sekvens viser, at basen er identisk med basen i sekvensen for art 1

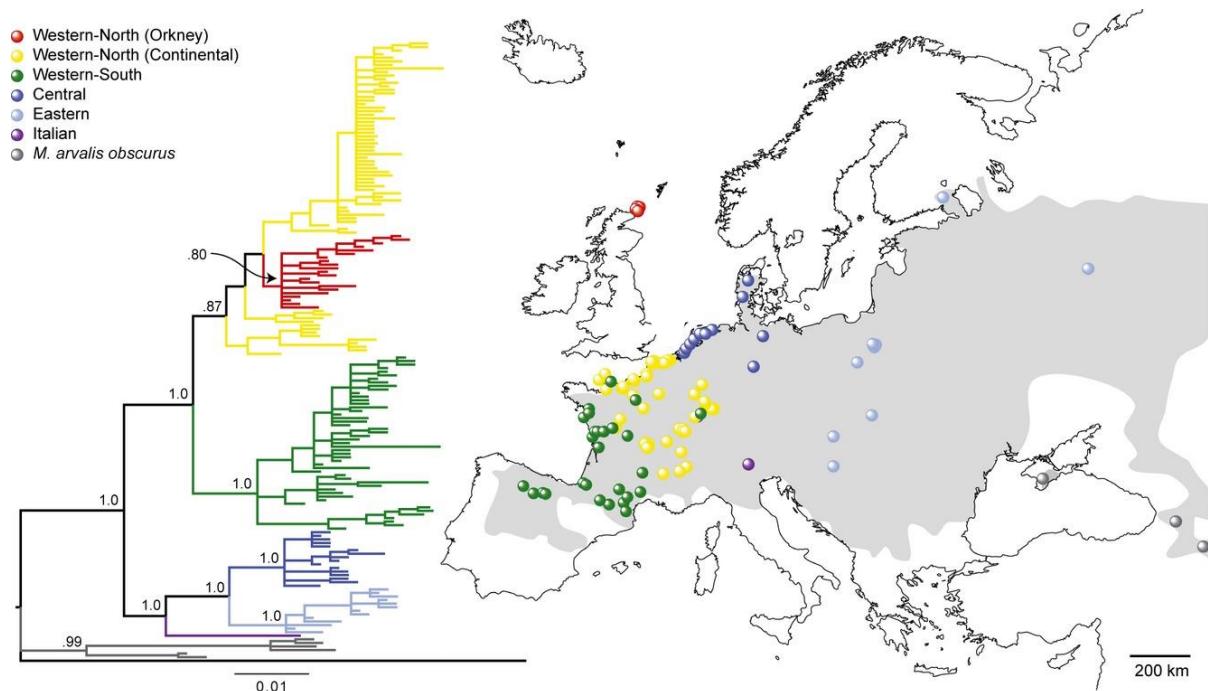
- Hvor mange forskellige topologier er der for fylogenien for fire arter med og uden rod?
- Hvis art 1 og art 2 er søstertaxa, hvor mange mutationer må der som minimum være sket i disse sekvenser.
- Tæl antallet af mutationer på hvert af de (andre) mulige træer (uden rod) under antagelse af parsimoni.
- Hvilket træ (uden rod) er maksimum parsimoni træet?

- e) Antag at art 1 og art 2 er søster taxa og at art 4 er udgruppe (outgroup). Bortset fra grupper, der inkluderer enten 1 eller 4 arter, hvilke monofyletiske grupper findes der da i denne fylogeni?
- f) Antag at art 1 og art 2 er søster taxa og at art 4 er udgruppe (outgroup). Hvordan ville du så betegne en gruppe, der består af art 1 og art 3?
- g) Brug parsimonikriteriet til at bestemme hvilket nukleotid (base) der var i den sidste fælles stamfader (most recent common ancestor) for disse fire sekvenser i det første, tredje, og 21. position i den viste alignment.

### Opgave 3 (20%)

Udbredelsen af Sydmarkmusen *Microtus arvalis* fremgår af det grå område i den følgende figur. Det er overraskende at findearten på Orkney ("Western-North (Orkney)"), når den ellers ikke findes i Storbritannien.

For at forstå denne disjunkte udbredelse blev DNA fra 10-26 individer i en række populationer indsamlet (på de med farver angivne lokaliteter i figuren). Nogle få individer per lokalitet blev sekventeret for *cytb*-genet og disse sekvenser blev brugt til en fylogenetisk analyse. I træet er grenlængden et udtryk for genetisk afstand og alle grene med høj statistisk sikkerhed har et tal associeret med sig.



Alle indsamlede individer i 10 udvalgte populationer blev genotypet i en række neutrale loci (mikrosatellitter) og disse data blev brugt til at beregne en forventet heterozygoti ( $H_e \pm$  standardfejl den følgende tabel).

Population	Land	$H_e (\pm SE)$
1	Belgien	0,72 (0,15)
2	Frankrig	0,75 (0,17)
3	Frankrig	0,73 (0,25)
4	Tyskland	0,80 (0,09)
5	Frankrig	0,70 (0,23)
6	Tyskland	0,74 (0,11)
7	Holland	0,75 (0,23)
8	Orkney (UK)	0,23 (0,26)
9	Orkney (UK)	0,21 (0,26)
10	Orkney (UK)	0,19 (0,29)

- a) I populationsgenetikken beregner vi ofte to typer af heterozygoti: observeret heterozygoti ( $H_o$ ) og forventet heterozygoti ( $H_e$ ). Forklar forskellen mellem de to typer med dine egne ord.
- b) Brug træet til at give et bud på en koloniseringsvej for *M. arvalis* til Orkney.
- c) Brug træet og  $H_e$  til at diskutere hvilke evolutionære processer, der har haft betydning for niveauet af den genetiske variation i populationerne på Orkney.
- d) Brug træet og/eller  $H_e$  til at diskutere, hvorvidt koloniseringen af Orkney er sket for nyligt eller længere tid siden.

#### Opgave 4 (20 %)

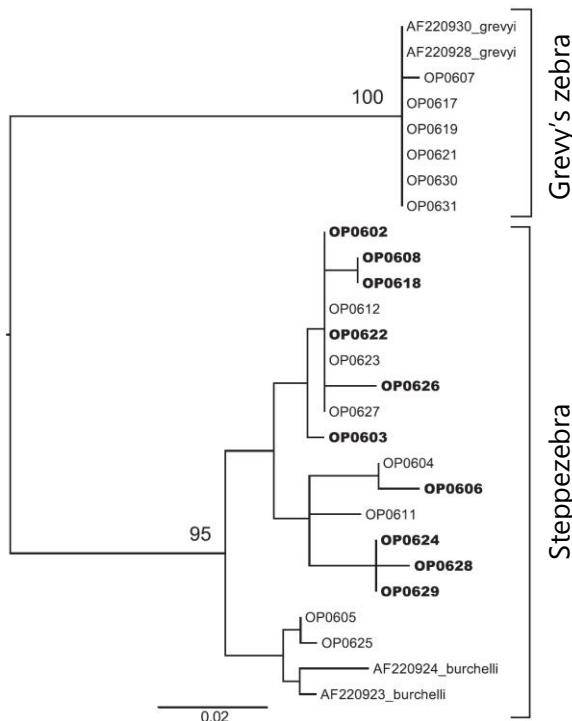
Grevy's zebra (*Equus grevyi*), afbildet i figuren til højre, er én af tre eksisterende zebraarter. De to andre er steppezebra (*Equus quagga*), der har en større udbredelse (fra Etiopien i nord til Sydafrika i syd) og bjergzebraen (*Equus zebra*), der kun findes i Namibia og Sydafrika. Grevy's zebra findes i Etiopien og Kenya. Den har været igennem en drastisk tilbagegang og er i kategorien "truet" ifølge IUCNs rødliste. I 1970erne fandtes der ca. 16.000, men i dag er der kun cirka 2500 tilbage.



I 2009 publicerede Cordingley et al. en artikel med titlen "Is the endangered Grevy's zebra threatened by hybridization?" i *Animal Conservation* **12**, 505–513. De havde i en sympatrisk bestand af steppezebra og Grevy's zebra observeret hybridiseringer mellem de to arter. Som titlen ganske rigtigt antyder kan hybridisering være en trussel mod sjældne arter, hvis de i høj grad udsættes for hybridisering med en art, der er mere almindelig. De analyserede mitokondrie og Y-kromosom DNA-sekvenser.

Det fylogenetiske træ over mitokondriesekvenser fra det undersøgte område i Kenya viser slægtskabet mellem Grevy's zebra, steppezebra samt hybriderne. Hybriderne er fremhævet med **fed**. I alt blev fundet 10 hybrider mellem de to arter. Hanlige hybrider fik også analyseret deres Y-kromosomer. Det viste sig, at de alle bar på en haplotype, der grupperede dem sammen med Grevy's zebra.

- Giv et bud på hvilket køn forældrene til hybriderne havde.
- Baseret på det fylogenetiske træ bedes du besvare: Hvilken art har haft den største effektive populationsstørrelse for hunner?
- Alle hybrider blev observeret i flokke af steppezebraer. Giv dit bud på, hvilken vej genflowet mellem de to arter har.
- Vurder, hvorvidt hybridisering er en trussel mod Grevy's zebra. Giv dit bud på, hvordan man bør håndtere de to lokale bestande ud fra et conservation synspunkt.
- Cordingley et al. benyttede udelukkende mitokondrie og Y-kromosomal variation. Er det tilstrækkeligt til også at analyse tilbagekrydsninger? Hvilke genetiske data ville du inkludere for at undersøge dette? (Besvares **kort**)



Den følgende tabel viser kromosomantal ( $2n$ ) i hestefamilien

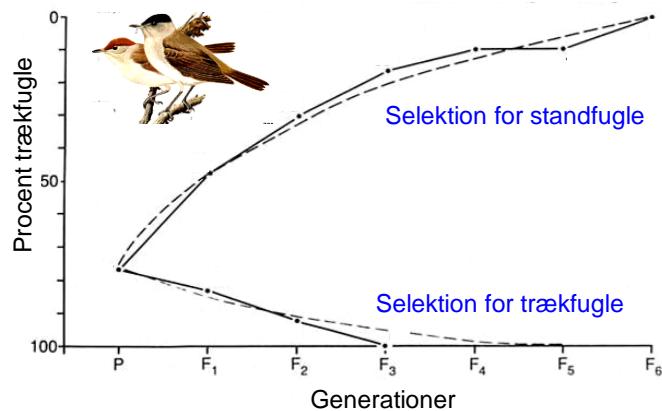
Art	Antal
<i>Equus przewalski</i> (vildhest, forvildet)	66
<i>E. caballus</i> (tamhest)	64
<i>E. asinus</i> (æsel)	62
<i>E. onager</i> (halvæsel)	56
<i>E. kiang</i> (halvæsel)	52
<i>E. grevyi</i> (Grevy's zebra)	46
<i>E. quagga</i> (Steppezebra)	44
<i>E. zebra</i> (bjergzebra)	32

- Hvordan er fertiliteten af en krydsning mellem hest og æsel? Hvilken form for isolationsmekanisme er der tale om? Tyder denne isolationsmekanisme på, at arterne er dannet sympatrisk eller allopatrisk? (Begrundes **kort**)
- Hvad forventer du, at fertiliteten for en krydsning mellem en Grevy's zebra og steppezebra er?

- h) Hvis der sker hybridisering mellem arter, hvor hybrider har nedsat fertilitet, hvilken isolationsmekanisme vil så over tid blive øget gennem naturlig selektion?

### Opgave 5 (10%)

Munken (*Sylvia atricapilla*) har populationer i Tyskland, hvor nogle individer er standfugle og andre individer er trækfugle. Man har lavet forsøg i en af disse populationer, hvor man har selekteret for større og mindre "trækuro". Dette er et mål for hvorvidt en fugl ender som standfugl eller som trækfugl. Den population, man undersøgte, havde cirka 75%, der var trækfugle, og 25%, der var standfugle. Man lavede to forsøg: Et, hvor man selekterede for stigende trækuro og et, hvor man selekterede for lav trækuro. De to forsøg er illustreret i figuren. (Se bort fra de stippled kurver. Data for de forskellige generationer er angivet med prikker og er forbundet med linjer.)



- a) Hvilken form for selektion er der tale om?
- b) Hvilke andre former for selektion har vi på kvantitative karakterer?
- c) Vurderer du at den additive varians for trækuro er høj eller lav baseret på de to forsøg?
- d) I forsøgene med munken ser vi, at selektion for trækfugle endte med 100% trækfugle efter tre generationers selektion. Er der så stadig genetisk variation for karakteren i populationen? Begrundes **kort**.

### Opgave 6 (20%)

Kopier disse spørgsmål ind i jeres besvarelse og **fremhæv** de/det korrekte svar.

- a) Hvilke data kan anvendes til fylogeni?

- 1) fossiler
- 2) morfologi
- 3) gensekvenser
- 4) alle de nævnte typer af data

- b) Genetisk drift medfører

- 1) stigende indavl
- 2) tab af genetisk variation
- 3) differentiering mellem populationer
- 4) alle de nævnte ting

c) Hvad er indavlskoefficienten F et udtryk for?

- 1) sandsynligheden for at et individ er homozygot
- 2) sandsynligheden for at et individ bærer to gener, der er identiske gennem arv
- 3) sandsynligheden for at et individ bærer to gener, der er ens
- 4) alle de nævnte muligheder

d) Hvad er en substitution?

- 1) et andet udtryk for mutation
- 2) når en purin erstattes med en pyrimidin eller omvendt
- 3) når en allele erstattes fuldstændig af en anden i en population eller art over evolutionær tid
- 4) når en plesiomorf karakter bliver til en apomorf karakter

e) For en karakter med en høj heritabilitet:

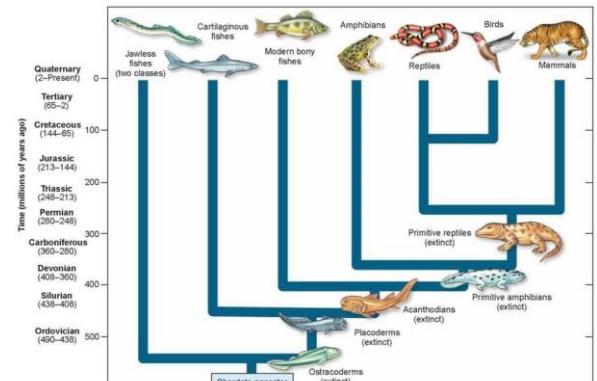
- 1) er forskelle mellem populationer genetisk betingede
- 2) er miljøvariansen  $V_E$  meget stor
- 3) er en stor del af populationens fænotypiske varians genetisk betinget
- 4) gælder alle tre udsagn

f) En adaptation:

- 1) skyldes negativ selektion
- 2) er en egenskab, der øger et individts overlevelse eller reproduktion
- 3) optræder, når genetisk drift får en population ned igennem en fitness-dal
- 4) er resultatet af genetisk hitchhiking

g) Figuren viser en fylogeni over chordata. Hvem er ifølge denne fylogeni tættest beslægtet med amfibier? (Der skal kun kigges på nulevende dyr.)

- 1) benfisk
- 2) reptiler
- 3) reptiler, fugle og pattedyr
- 4) benfisk, reptiler, fugle og pattedyr



h) En nukleotid substitution i et protein-kodende gen som forårsager en ændring af proteinsekvensen kaldes:

- 1) Translokation
- 2) Synonym substitution
- 3) Ikke-synonym substitution
- 4) Tilbagemutation
- 5) En duplikation

i) Hvilke(n) af følgende processer bidrager med ny variation?

- 1) Rekombination
- 2) Genetisk drift
- 3) Mutation
- 4) Selektion
- 5) Indavl

- j) Udviklingen af samme karaktertilstand hos forskellige uafhængige evolutionære linjer kaldes
- 1) dominans
  - 2) konvergens
  - 3) homologi
  - 4) founder effect
  - 5) naturlig selektion
- k) Mennesket og dets nærmeste uddøde (fossile) slægtninge kaldes homininer. Hvilken blandt homininerne kunne man med rette kalde for den første “værktøjs-mand”?
- 1) *Homo erectus*
  - 2) *Homo sapiens*
  - 3) *Homo habilis*
  - 4) *Homo neanderthalensis*
- l) Hvilken er størst
- 1) Broad sense heritabilitet
  - 2) Narrow sense heritabilitet
- m) I humane populationer vil der som funktion af deres afstand fra Afrika gælde for gendiversitet og linkage disequilibrium (LD), at
- 1) gendiversitet stiger og linkage disequilibrium (LD) stiger
  - 2) gendiversitet stiger og linkage disequilibrium (LD) aftager
  - 3) gendiversitet aftager og linkage disequilibrium (LD) stiger
  - 4) gendiversitet aftager og linkage disequilibrium (LD) aftager
- n) Hvilken proces indgår *ikke* i horizontal gen transfer hos prokaryoter?
- 1) conjugation
  - 2) transduktion
  - 3) inversion
  - 4) transformation
- o) De proteinkodende gener i det menneskelige genom udgør den følgende procentdel
- 1) 15%
  - 2) 1.5%
  - 3) 25%
  - 4) 50%
- p) Eukaryote genomer er ofte opdelt i haplotype blokke. For disse gælder, at linkage disequilibrium (LD) er
- 1) høj inden for en haplotype blok, høj imellem haplotype blokke
  - 2) høj inden for en haplotype blok, lav imellem haplotype blokke
  - 3) lav inden for en haplotype blok, lav imellem haplotype blokke
  - 4) lav inden for en haplotype blok, høj imellem haplotype blokke
- q) I en pattedyrpopulation er den effektive populationsstørrelse  $N_e$ . Der er det samme antal hunner og hanner i populationen. Hvad er den effektive populationsstørrelse for mitokondrier?
- 1)  $N_e$
  - 2)  $2N_e$
  - 3)  $N_e/2$
  - 4)  $N_e/4$

## **Evolutionsbiologi**

Skriftlig eksamen, den 23. juni 2021

**Alle hjælpemidler tilladt  
(Lærebog, noter, computer)**

For hver opgave oplyses dens vægtning.

Dette opgavesæt indeholder 11 sider inklusive forsiden  
*Opgaverne skal afleveres i den rækkefølge, de er stillet i.*

Censorer:

Tove Hedegaard Jørgensen

Jesper Givskov Sørensen

Eksaminatorer:

Rasmus Heller

Hans R. Siegismund

**Eksamensvejledning**

Eksamenssættet udleveres som et word-dokument. I skal skrive jeres besvarelse ind i Word-dokumentet (benyt gerne en anden farve end i det udleverede dokument) og uploadet det på Digital Eksamen.

I forventes at lave eksamensbesvarelsen selvstændigt, det vil sige, at I sidder alene i et rum og ikke kommunikerer med andre.

### Opgave 1 (20 %)

Den vilde hvede *Avena barbata* er udbredt omkring Middelhavet. Arten er selvkompatibel, det vil sige, at den kan selvbestøve. Den er blevet indført til Nordamerika, hvor den har spredt sig som invasiv art, specielt i Californien. Her har den fortrængt en del hjemmehørende græsser. Marshal og Allard har undersøgt genetisk variation i en række enzymloci. I et locus fandt de den følgende genetiske fordeling:



Genotype	11	12	22	Sum
Antal	31	6	50	87

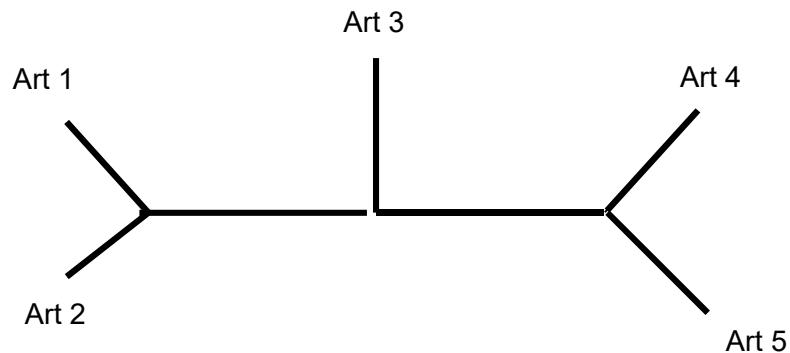
- Bestem frekvenserne af de to alleler.
- Er der Hardy-Weinberg proportioner? (Benyt  $\chi^2$ -test.)
- Beregn indavlskoefficienten  $F$ . Hvordan afviger de observerede genotyper fra de forventede ifølge Hardy-Weinberg proportioner?
- Hvad kan årsagen til en eventuel afvigelse være?

*Avena barbata* har et kromosomsæt på  $2n = 28$ . Dens to nærmeste slægtninge er *Avena hirtula* og *Avena wiestii*, der begge har kromosomsæt på henholdsvis  $2n = 12$  og  $2n = 16$ .

- Hvordan er de tre arter relateret til hinanden. Mere specifikt, giv et bud på, hvordan *Avena barbata* er opstået som art.
- Hvilken artsdannelse anses for den mest udbredte hos dyr? Forklaries **kort**.

### Opgave 2 (20 %)

Betrakt den følgende fylogeni:



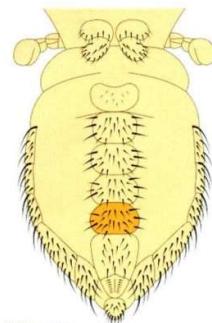
- Hvilke monofyletiske grupper findes i dette træ, hvis roden er placeret på den gren, der leder til art 5? (Medregn ikke grupper, der kun består af én art eller af alle 5 arter)?
- Baseret på parsimoniprincippet skal antallet af mutationer udregnes på dette træ for følgende sekvenser:

Art 1 TCTCAGACCAGATGGCGGATGGCG  
Art 2 ACTCAGACCTGATGGCGGATGGCA  
Art 3 ACTCAGACCAGATGGCAGATGGCA  
Art 4 ACCCAGACCTGATGGCAGATGGCG  
Art 5 ACCCAGACCAGATGGCAGATGGCA

- c) Hvor mange transitioner og transversioner adskiller sekvenserne fra art 1 og art 2?
- d) Baseret på parsimoniprincippet udregn antallet af transitioner og transversioner i de fem ovenstående sekvenser baseret på fylogenien afbildet foroven, hvis man placerer rodens på den gren, der leder til art 5.
- e) Hvis rodens i stedet var placeret på den gren som leder til art 3, hvilke monofyletiske grupper ville da kunne findes i træet?

### Opgave 3 (20 %)

Fra en meget stor population af *Drosophila melanogaster* udtagtes en stikprøve, der bruges som første forældregeneration i et selektionsforsøg for antal børster på en abdominalplade. Gennemsnittet af børster i stikprøven er 20. Man udvælger de 20 fluer (10 hanner og 10 hunner), der har det højeste antal børster, i gennemsnit 28, og benytter disse som forældre (Generation 0).



- a) Hvor stort er selektionsdifferentialet?
- b) Afkommet (generation 1) har i gennemsnit 24 børster. Benyt denne oplysning til at beregne responset på selektionen.
- c) Hvor stor er heritabiliteten for denne karakter?
- d) Man fortsætter forsøget igennem 10 generationer. Ud fra responset i generation 1, hvad er så den maksimalt mulige middelværdi for antal børster, som populationen forventes at have når forsøget slutter? (Besvares **kort**)
- e) Hvilken antagelse er dette skøn baseret på? (Besvares **kort**)
- f) Det oprindelige eksperiment fortsættes igennem mange generationer. Hvad forventes heritabiliteten at blive til sidst?

#### Opgave 4 (20 %)

Den almindelige eland antilope (*Taurotragus oryx*) er den største af alle antiloper og findes vidt udbredt på savannerne i det østlige og sydlige Afrika. I en undersøgelse af variation i det mitokondrielle d-loop af Lorenzen *et al.* (2010) indsamledes der bl.a. 46 prøver fra Tanzania. Her er kun angivet variationen i to basepositioner, der sidder tæt sammen (med to baser ind imellem sig)

$$f_{TT} = 22/46 = 0,48$$

$$f_{TC} = 0/46 = 0$$

$$f_{CT} = 20/46 = 0,43$$

$$f_{CC} = 4/46 = 0,09$$



Her repræsenterer  $f_{XY}$  variationen i den første position (X) og den anden position (Y) i sekvensen.

- Beregn frekvenserne af de to baser i de to positioner. Lad  $p_T$  og  $p_C$  være frekvenserne i position 1 og lad  $q_T$  og  $q_C$  være frekvenserne i position 2.
- Beregn koblingsuligevægten  $D$  mellem de to positioner.

Koblingsuligevægtens størrelse er bestemt af frekvenserne af de to alleler i de to loci (her basepositioner). Det kan vises at den maksimalt kan være  $p_T \times q_C$ .

- Er den fundne værdi for  $D$  ekstrem?
- Hvad kan forklaringen være?
- Der er kun fundet tre haplotyper. Hvor mange mutationer skal der som minimum til for at forklare det?
- Hvilke evolutionære processer kan i fremtiden være med til at danne den fjerde haplotype,  $f_{TC}$ ?

#### Opgave 5 (20%)

a) Antag, at en founder population har en allelfrekvens, der afviger fra den population, som den kommer fra. Hvilken af de følgende effekter vil sandsynligvis føre til genetisk homogenisering mellem den oprindelige population og founder populationen?

- genetisk drift i founder population
- tilfældig parring i founder populationen
- ingen mutationer i begge populationer
- migration mellem den oprindelige population og founder populationen
- Intet af ovenstående

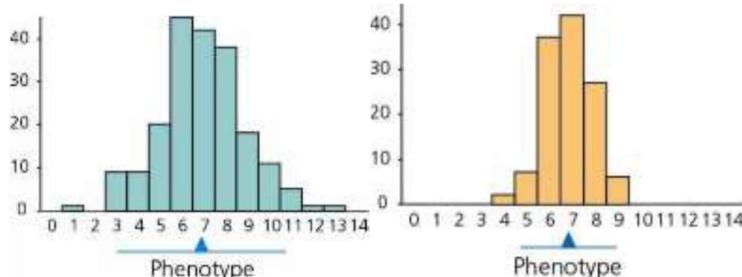
b) Når genotyper i et locus er uafhængige af genotyper i et andet locus, så er de

- 1) i koblingsligevægt (linkage equilibrium)
- 2) i koblingsuligevægt (linkage disequilibrium)
- 3) ikke koblede
- 4) Intet af ovenstående.

c) Hvilken af de følgende evolutionære processer kan producere koblingsuligevægt (linkage disequilibrium)?

- 1) genetisk drift
- 2) naturlig selektion
- 3) blanding af to forskellige populationer
- 4) alle de ovennævnte processer

d) Betrag nedenstående figurer. Figur A viser en kvantitativ karakter i en population på tidspunktet 0, og figur B repræsenterer det samme karakter nogle generationer senere. Hvilken form for selektion har da virket?

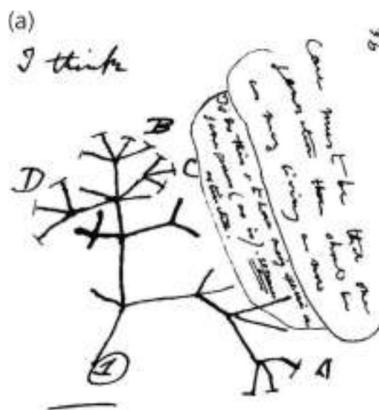


Figur A

Figur B

- 1) Stabiliserende selektion
- 2) Disruptiv selektion
- 3) Retningsselektion
- 4) Frekvensafhængig selektion

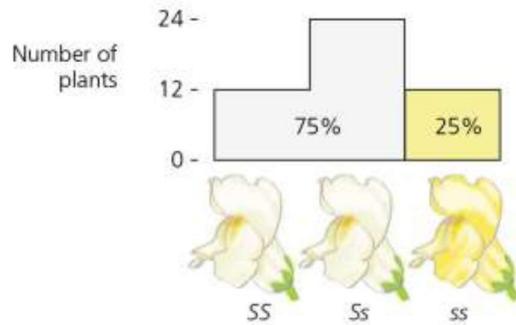
e) Den følgende figur repræsenterer et tidligt fylogenetisk træ som er tegnet af



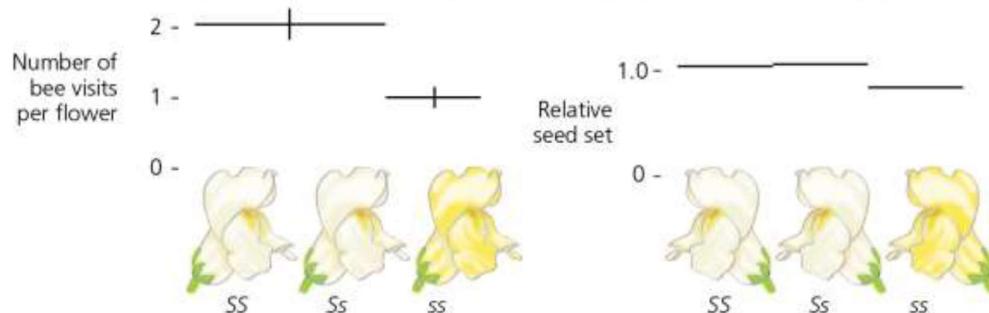
- 1) Mendel
  - 2) Wallace
  - 3) Lamarck
  - 4) Darwin
- f) En ny afledt karakter kaldes også en
- 1) apomorfi
  - 2) plesiomorfi
  - 3) synapomorfi
  - 4) klade
- g) En gruppe, der består af en fælles forfader og nogle af, men ikke alle, dens efterkommere kaldes en
- 1) monofyletisk gruppe
  - 2) parafyletisk gruppe
  - 3) polyfyletisk gruppe
  - 4) polytomi gruppe
- h) Mere end 45 procent af det menneskelige genom er sammensat af
- 1) repeterede sekvenser
  - 2) exons
  - 3) introns
  - 4) heterochromatin
  - 5) mikrosatellitter

i) Den følgende figur viser forsøg med løvemunden, hvor gul blomsterfarve er recessiv overfor hvid blomsterfarve. Hvad er det mest sandsynlige resultat?

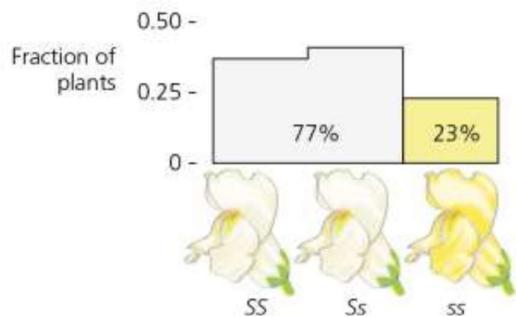
(a) Composition of parental population



(b) Differences in reproductive success through male function (left) and female function (right)



(c) Composition of offspring population

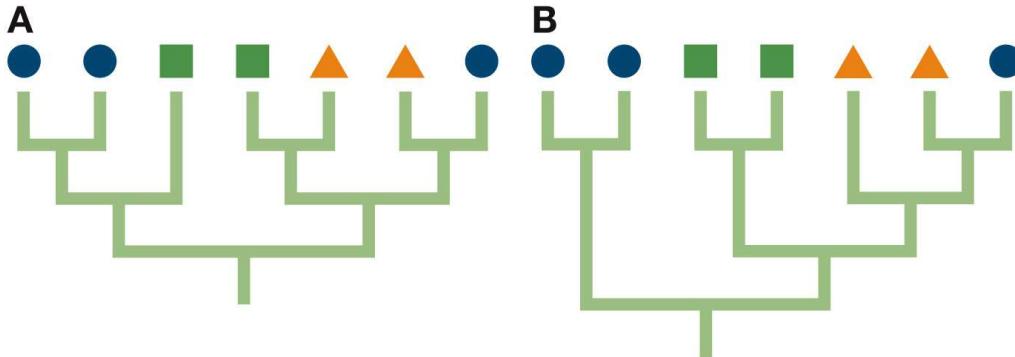


- 1) En ændring på 2% er for lille til at være signifikant, så procentdelen af gule og hvide blomster forbliver nogenlunde lige i fremtidige generationer.
- 2) Gule og hvide blomster svinger i frekvenser afhængigt af miljøet.
- 3) Hvide blomster vil fortsætte med at stige i hyppighed sammenlignet med gule blomster.
- 4) Fordi det gule træk er recessivt, vil dets hyppighed forblive omkring 0,25.

j) Hvilket af de følgende udtryk repræsenterer den fænotypiske varians  $V_P$  i en kvantitativ karakter?

- 1)  $V_G + V_A$
- 2)  $V_A + V_E$
- 3)  $V_G + V_E$
- 4)  $V_G + V_M$
- 5)  $V_M + V_E$

k) Hvilket af de følgende to fylogenetiske træer er det mest parsimoniske?



- 1) A
- 2) B

l) Hvordan adskiller eukaryote gener sig fra generne fra bakterier og archaea?

- 1) Gener hos bakterier og archaea kodes af RNA, ikke DNA.
- 2) Eukaryote gener indeholder ofte introns.
- 3) Eukaryote gener er meget mindre.
- 4) Eukaryote gener mangler cis-regulerende elementer.
- 5) Intet af det ovenstående; eukaryote gener adskiller sig ikke fra generne fra bakterier og archaea.

m) Virus genomer er meget små, på grund af

- 1) codon bias.
- 2) at vira har først udviklet sig for nyligt.
- 3) at små genomer er en tilpasning, der muliggør hurtigere kopiering.
- 4) at mange vira anvender deres værtscelles molekulære maskineri.
- 5) Både 3 og 4

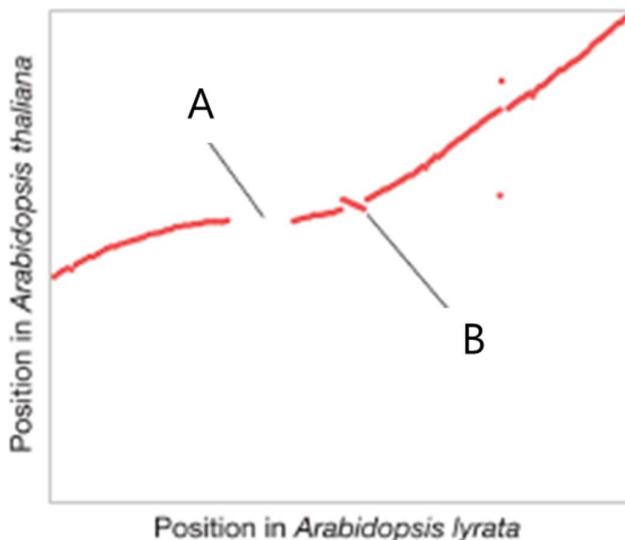
n) Hvilken af de følgende hypoteser kan forklare, hvorfor forskellige gener kan understøtte forskellige fylogenier?

- 1) Variationen af mutationsrate på tværs af genomet
- 2) Incomplete lineage sorting
- 3) Variation af rekombinationsrate på tværs af genomet
- 4) Variation i effektiv populationsstørrelse blandt forskellige arter
- 5) Alternativ splejsning

o) Konjugation

- 1) skyldes optagelse af frie DNA fragmenter
- 2) er et eksempel på horisontal gentransfer
- 3) involverer bakteriofager
- 4) foregår mellem bakterier og bakteriofager

p) Figuren nedeunder sammenligner kromosomer fra to arter af *Arabidopsis* i et såkaldt "syntenic dot plot"



De evolutionære hændelser, der er sket i A og B er

- 1) A: Inversion, B: inversion
- 2) A: Inversion, B: (deletion eller insertion)
- 3) A: (Deletion eller insertion), B: inversion
- 4) A: (Deletion eller insertion), B: (Deletion eller insertion)

q) I et locus findes to alleler (A og B). Under antagelse af der ikke findes nogen stabiliserende kræfter, vil A-allelen i sidste ende blive

- 1) fikseret.
- 2) enten tabt eller fundet.
- 3) bevaret.
- 4) enten fikseret eller tabt.

r) Den additive genetiske varians af strandkrabbens klos længde er 0,50, mens miljøvariansen er 0,30. Hvad er heritabiliteten for denne karakter? (Der er ingen andre komponenter, der bidrager til den fænotypiske varians.)

- 1) 1,667
- 2) 0,600
- 3) 0,625
- 4) 0,200
- 5) 0,500



s) Hvis der observeres to arter af cichlider i den samme sø, siges de at være \_\_\_\_\_. Hvis to fuglearter forekommer på separate kontinenter, siges de at være \_\_\_\_\_.

- 1) sympatriske; allopatriske
- 2) parapatriske; parapatriske
- 3) parapatriske; allopatriske
- 4) allopatriske; sympatriske
- 5) allopatriske; parapatriske

t) En afledt karakter som deles af to evolutionære linjer kaldes også en

- 1) apomorfi
- 2) plesiomorfi
- 3) synapomorfi
- 4) klade

## **Evolutionsbiologi**

Skriftlig eksamen, den 25. juni 2022

**Alle hjælpemidler tilladt**

For hver opgave oplyses dens vægtning.

Dette opgavesæt indeholder 7 sider inklusive forsiden  
*Opgaverne skal afleveres i den rækkefølge, de er stillet i.*

Censorer: Tove Hedegaard Jørgensen      Jesper Givskov Sørensen  
Eksaminatorer: Rasmus Heller      Hans R. Siegismund

## **Eksamensvejledning**

Eksamenssættet udleveres som et Word-dokument. I skal skrive jeres besvarelse ind i dokumentet (benyt gerne en anden farve end i det udleverede dokument) og uploadet det på Digital Eksamen.

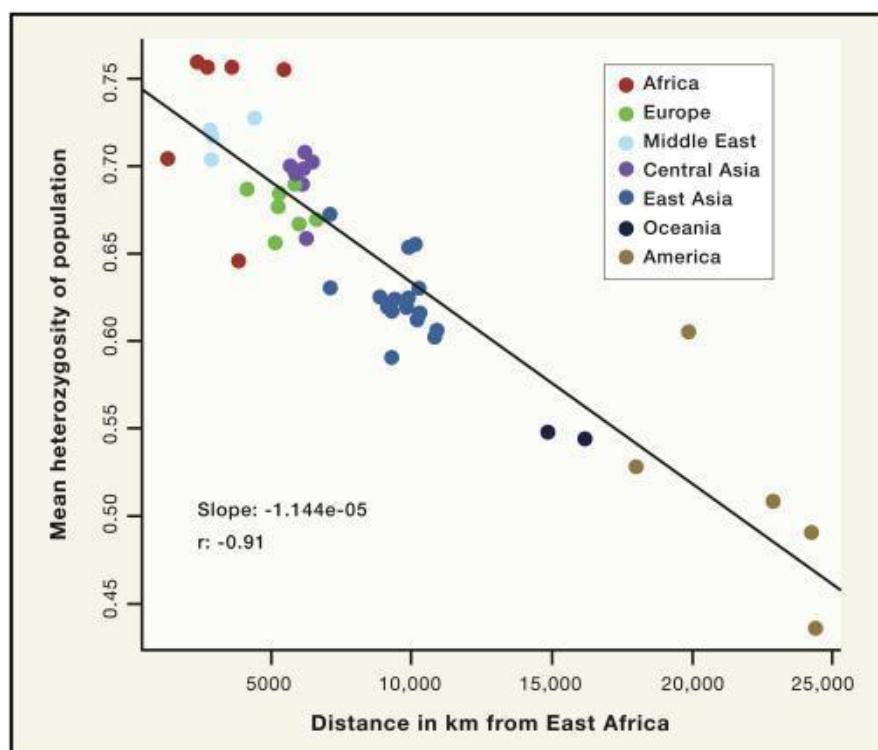
### Opgave 1 (30 %)

En ung uerfaren biolog<sup>1</sup> har indsamlet data for den humane SNP rs16891982 for europæere (EUR) og afrikanere (AFR) fra flere forskellige lande. Han fandt den følgende genotypetfordeling

	CC	CG	GG	Sum
AFR O	617	41	3	661
EUR O	4	54	445	503

- Beregn allelfrekvensen af C i de to grupper.
- Afviger genotypefrekvenserne fra Hardy-Weinberg proportioner i de to stikprøver? (Benyt  $\chi^2$  test og karakteriser en afvigelse ved hjælp af indavlskoefficienten  $F$ .)
- Hvad kan have forårsaget en mulig afvigelse fra Hardy-Weinberg proportioner?

Når man mäter genetisk diversitet hos forskellige menneskepopulationer får man den følgende sammenhæng mellem diversitet (Mean heterozygosity of population) i en population og dens afstand fra Østafrika



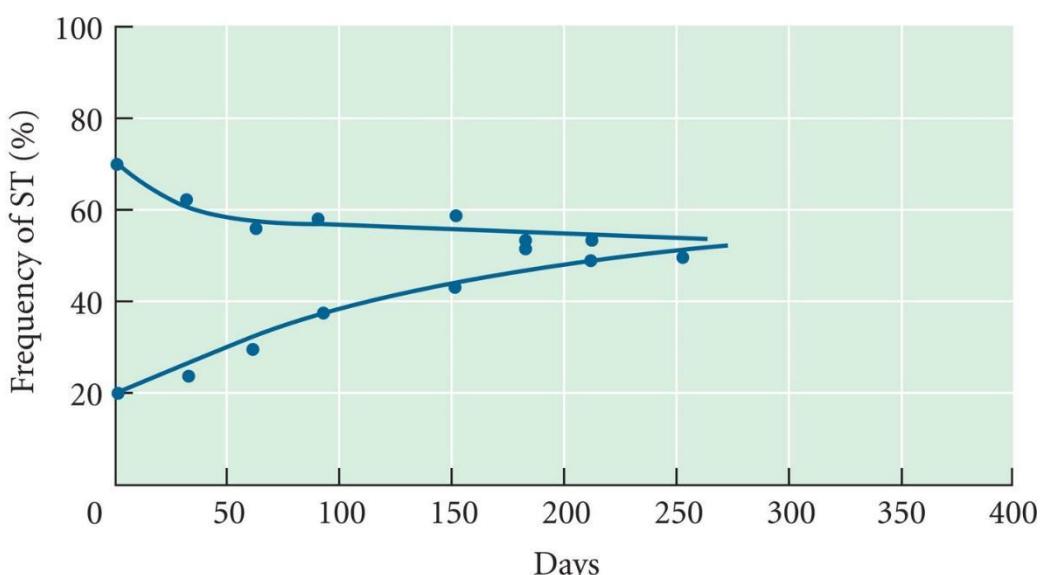
- Diversiteten aftager lineært som funktion af populationens afstand fra Østafrika. Hvad kan forklaringen for denne sammenhæng være?

<sup>1</sup> Han havde ikke taget kurset i evolutionsbiologi endnu.

- e) I menneskepopulationer med meget lav genetisk diversitet, observeres det ofte at i gener, hvor der forekommer skadelige alleler, har disse alleler en forholdsvis høj hyppighed. Hvad skyldes dette?

### Opgave 2 (30 %)

Dobzhansky lavede flere forsøg med kromosompolymorfier hos *Drosophila pseudoobscura*. Han benyttede to forskellige inversioner i sine forsøg, kaldet ST og AR. Den følgende figur viser frekvensen af kromosominversionen ST i to forsøg, der startede med forskellige frekvenser af ST inversionen til dag 0 i forsøget (ca. 0,20 og 0,70). Observationerne er angivet med prikker, medens de fuldt optrukne kurver er tilnærmelser.



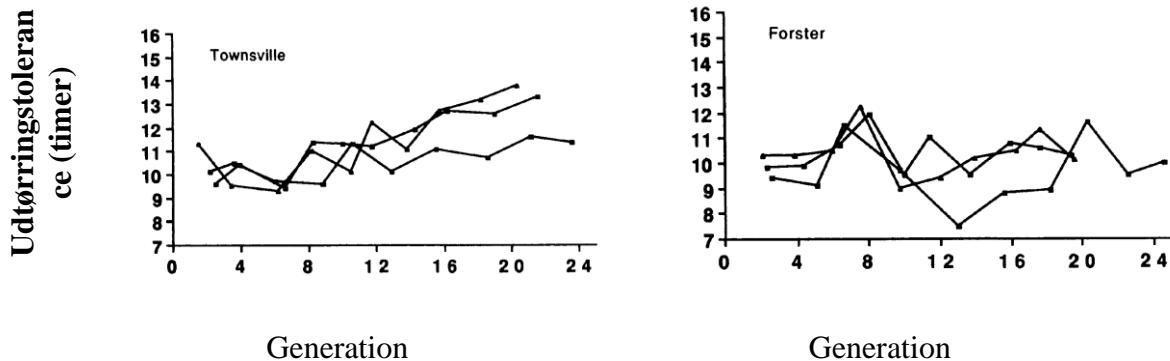
- Beskriv forløbet af ST i de to forsøg.
- Hvad er forklaringen på forløbet i de to forsøg?
- Nævn KORT forskellige typer af naturlig selektion i et enkelt locus samt hvorvidt der opretholdes genetisk variation i stabile ligevægte?

Lad fitnessværdierne af genotyperne ST/ST, ST/AR AR/AR være  $W_{ST/ST}$ ,  $W_{ST/AR}$  og  $W_{AR/AR}$ .

- Hvordan er de tre fitnessværdier relateret til hinanden i ovenstående forsøg?
- Ligevægten ser ud til at være tæt på 0,5. Benyt dette til at udtale dig om hvor forskellige fitnessværdierne for de to homozygoter er.

### Opgave 3 (vægter 20%)

Resultaterne fra en undersøgelse af udtørringstolerance i seks populationer af den tropiske bananflue *Drosophila serrata* er vist i nedenstående figur. Her er tre populationer fra artens centrale udbredelsesområde nær Townsville og tre populationer fra artens sydlige udbredelse på Australiens østkyst blev utsat for selektion for øget udtørringstolerance i op til 25 generationer.



- a) Beskriv helt kort resultaterne i figuren og diskutér hvad der kan forklare forskellen mellem populationer fra Townsville og populationer fra Forster.

De gennemsnitlige heritabiliteter ( $\pm$  standard fejl) for udtørringstolerance blev i forsøget estimeret til  $0,21 \pm 0,007$  (Townsville) og  $0,007 \pm 0,010$  (Forster).

- b) Beregn responsen til én generations selektion i en population fra Townsville og en population fra Forster, under antagelse af at populationernes gennemsnitlige udtørringstolerance er 10 timer, og de individer, der udvælges til at grundlægge næste generation, har en gennemsnits udtørringstolerance på 13 timer.
- c. Beskriv de teoretiske forventninger for udfaldet af selektion for større udtørringstolerance, hvis den fortsætter i mange generationer endnu.

#### Opgave 4 (10%)

En biolog har undersøgt fire arter for tilstedeværelse af oprindelig (0) eller afledt (1) tilstand for 6 karakterer. Art D er en udgruppe til de tre andre arter.

Karakter

	1	2	3	4	5	6
Art A	1	1	1	1	1	1
Art B	0	1	0	1	0	1
Art C	1	0	1	0	0	0
Art D	0	0	0	0	0	0

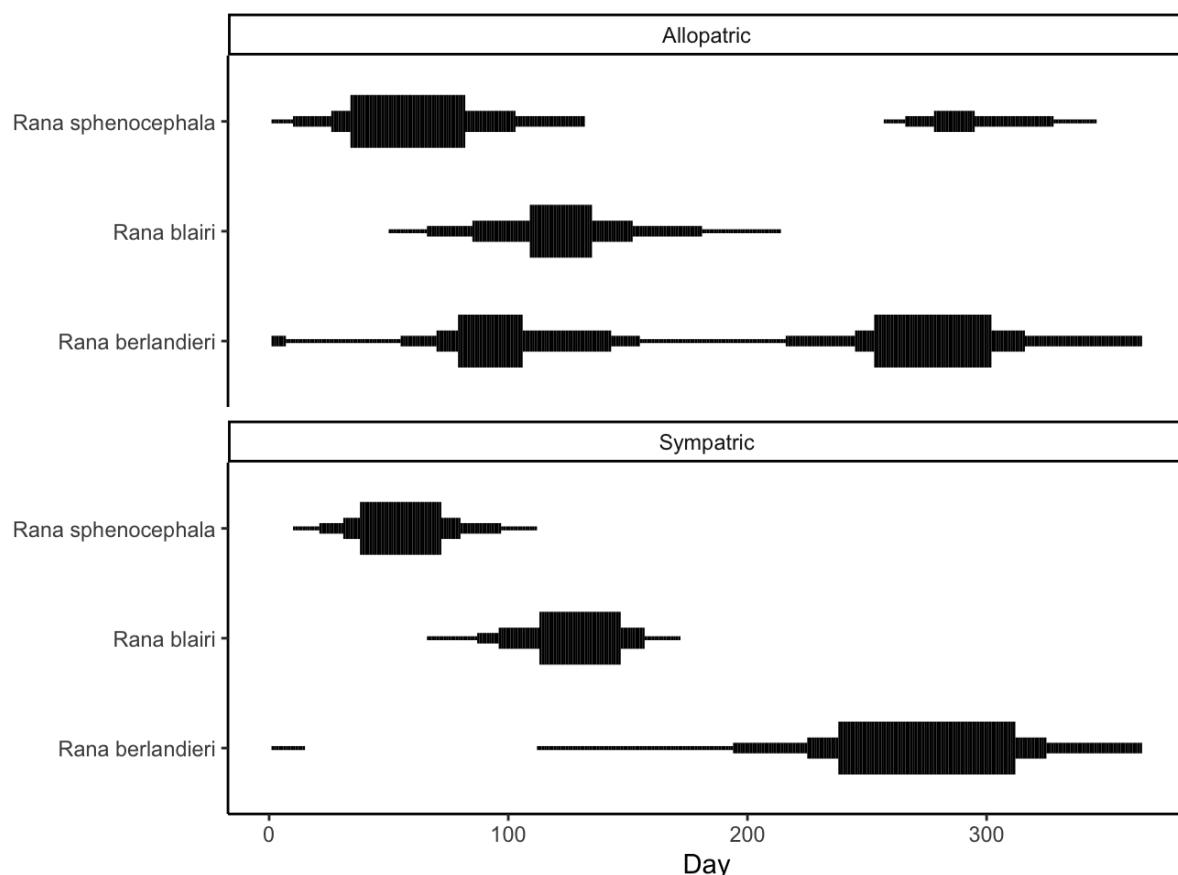
- a) Tegn de mulige stamtræer for disse arter (Husk på, at D er en udgruppe.)
- b) Tæl antallet af ændringer i karaktertilstanden i de grene, hvor der er sket ændringer.
- c) Hvilket er det mest parsimoniske træ?
- d) Hvordan ser et urodet træ ud for det mest parsimoniske træ?

- e) Nævn nogle alternativer til parsimoni når man skal finde det bedst mulige træ baseret på karakterer i forskellige arter.
- f) En af metoderne kan vises at være ikke-konsistent. Dette betyder, at jo mere data man har, jo mere sandsynligt er det at få et forkert træ. Hvilken metode er det, og under hvilke betingelser sker det?

### Opgave 5 (10%)



Tre arter frøer i slægten *Rana* har udbredelsesområder, der hovedsageligt er allopatriske, men deres udbredelse overlapper i Texas og Oklahoma. Den følgende figur viser deres ynglesæson i løbet af året for de tre arter. (Jo tykkere stregen er, jo højere er yngleaktiviteten. "Day" er dag i løbet af året.)



- a) Beskriv KORT ligheder og forskelle i ynglesæsonen mellem allopatriske og sympatriske populationer.

- b) Forklar, hvad der kan have forårsaget forskellen i ynglesæsonen i allopatriske og sympatriske populationer.
- c) Kan du give et bud på, om hybrider mellem de tre arter har lige så høj fitness, lavere fitness eller højere fitness som krydsninger inden for arter.

# **Evolutionsbiologi**

Skriftlig eksamen, den 21. juni 2023

**Alle hjælpemidler tilladt**

For hver opgave oplyses dens vægtning.

Dette opgavesæt indeholder 6 sider inklusive forsiden  
*Opgaverne skal afleveres i den rækkefølge, de er stillet i.*

Censorer: Tove Hedegaard Jørgensen      Jesper Givskov Sørensen  
Eksaminatorer: Rasmus Heller      Hans R. Siegismund

### Opgave 1 (25 %)

*Phlox cuspidata* er en hermafroditisk plante, som er delvist selvbestøvende. Den forekommer naturligt i Nordamerika. Man har undersøgt variationen i et locus, der koder for enzymet phosphoglucomutase, hvor man fandt to alleler, *a* og *b*. Fordelingen af genotyperne er givet i den følgende tabel

Genotyper	aa	ab	bb	Sum
Antal	15	6	14	35



- Bestem frekvenserne for allel *a* og *b*.
- Stemmer genotypefordelingen overens med Hardy-Weinberg forventninger? (Benyt  $\chi^2$ -test)
- Karakteriser en eventuel afvigelse ved hjælp af indavlskoefficienten *F*.
- Hvad kan have forårsaget en eventuel afvigelse fra Hardy-Weinberg proportioner?

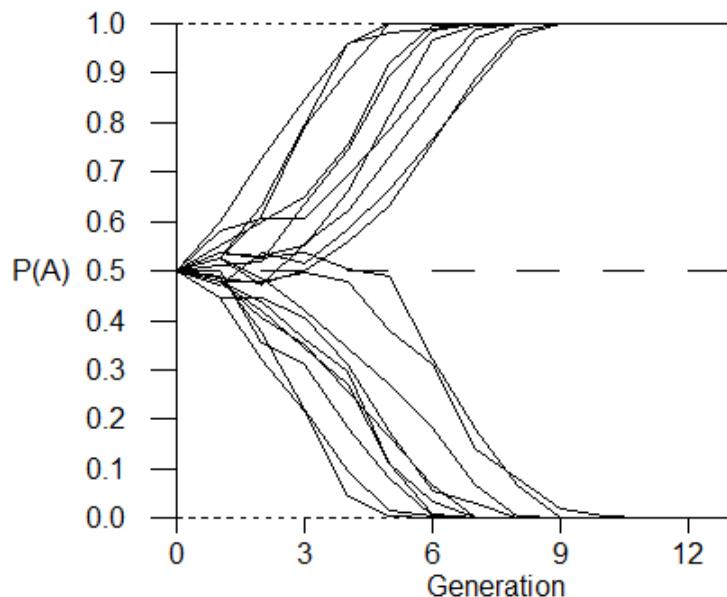
Mange planter har udviklet et gametofytisk selvforenelighedssystem, hvor er det pollenenets egen genotype, der afgør, om det kan spire på en given plante. Pollenet kan kun spire på en plante, hvis den bærer en allele, som ikke forekommer i planten, det lander på. Systemet forhindrer således selvbestøvning.

- Hvor mange alleler skal der mindst være i et sådant system? Hvorfor?
- Hvilken form for selektion vil der være for alleler i et sådant system? Tag udgangspunkt i en ny allele, der opstår ved en mutation, og tegn en skitse over allelfrekvenser for den nye allele samt de allerede eksisterende.
- Forekommer der Hardy-Weinberg proportioner i et sådant system? Forklar.
- Forventes der Hardy-Weinberg proportioner for andre loci, som ikke er koblet til lociet for selvforenelighed? Planten er vindbestøvet og pollen transportereres vidt omkring i populationen.

### Opgave 2 (25 %)

En genetiker laver et forsøg med *Drosophila melanogaster*, hvor han starter 20 populationer med en populationsstørrelse på 100, der holdes konstant gennem eksperimentet. Hver population var polymorf for to kromosominversioner, der hver havde en hyppighed på 0,5 i generation 0. Nedenstående figur viser frekvensen af den ene kromosominversion (angivet som P(A)) i hele forløbet af eksperimentet.





- a) Kan dette forløb forklares som følge af genetisk drift? (Forklares kort)
- b) Hvilken anden evolutionær kraft er det nødvendigt at inddrage for at forklare forløbet i eksperimentet? (Forklares kort.)
- c) Hvilken egenskab ved en population er vigtig i forbindelse med genetisk drift.
- d) Betragt en række populationer, der alle har den samme populationsstørrelse. Hvilken effekt har genetisk drift på den genetiske variation indenfor og imellem populationerne?
- e) Når en population gennemgår genetisk drift, forventes der så afvigelser fra Hardy-Weinberg proportioner, når det antages, at genetisk drift er den eneste evolutionære kraft der virker?

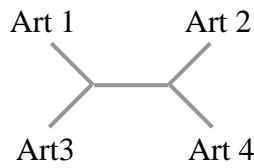
### Opgave 3 (25%)

En forsker har observeret følgende DNA sekvenser fra fire forskellige arter:

	1	2	3	4
	1234567890	1234567890	1234567890	1234567890
Art 1:	actagcagac	cgacaatcg	actgaaatag	agctctcaga
Art 2:	.g.....a	t.....a....	...c....g..	..t..a.....
Art 3:	.g.....	t.....a....	.....g..	....a.....
Art 4:	.....	.....c.	.....	.....
	1231231231	2312312312	3123123123	1231231231

Baser i Art 2, 3 og 4, der er identiske med basen i den homologe position i Art 1 er vist som et punktum.

- a) Brug parsimoniprincippet til at tælle antallet af mutationer i disse sekvenser på nedenstående fylogeni:



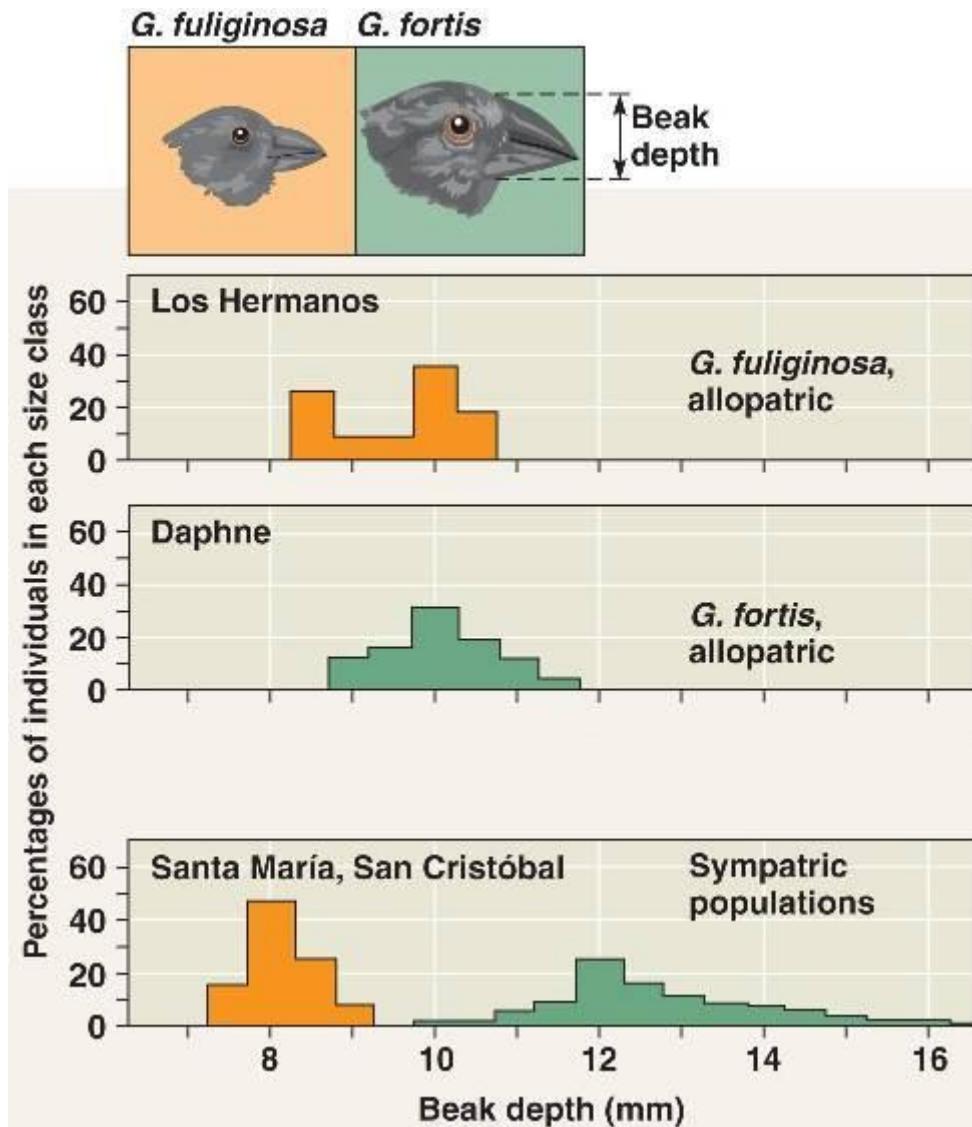
- b) Hvilket træ uden rod er maksimum parsimoni træet, dvs. træet med færrest mulige mutationer ifølge parsimoniprincippet?
- c) Hvilke monofyletiske grupper findes, hvis der placeres en rod på grenen til art 4 i træet vist i spørgsmål a?
- d) I hvor mange af de *polymorfe sites* er der sket transitioner og i hvor mange er der sket transversioner?
- e) Er substitutionsmønstret typisk for et kodende gen? (Hint: benyt tallene under sekvenserne som indikator for kodonpositionerne.)

Antag, at et molekylært ur tikker med mutationsraten  $\mu = 10^{-9}$  per base per år. Betragt tre arter, A, B og C, hvor art A og B er splittet fra hinanden for 10 millioner år siden og C er splittet fra linjen, der leder til A og B for 20 millioner år siden.

- f) Hvor mange forskelle forventes der i en 1000 basepar lang sekvens mellem de tre artspar?

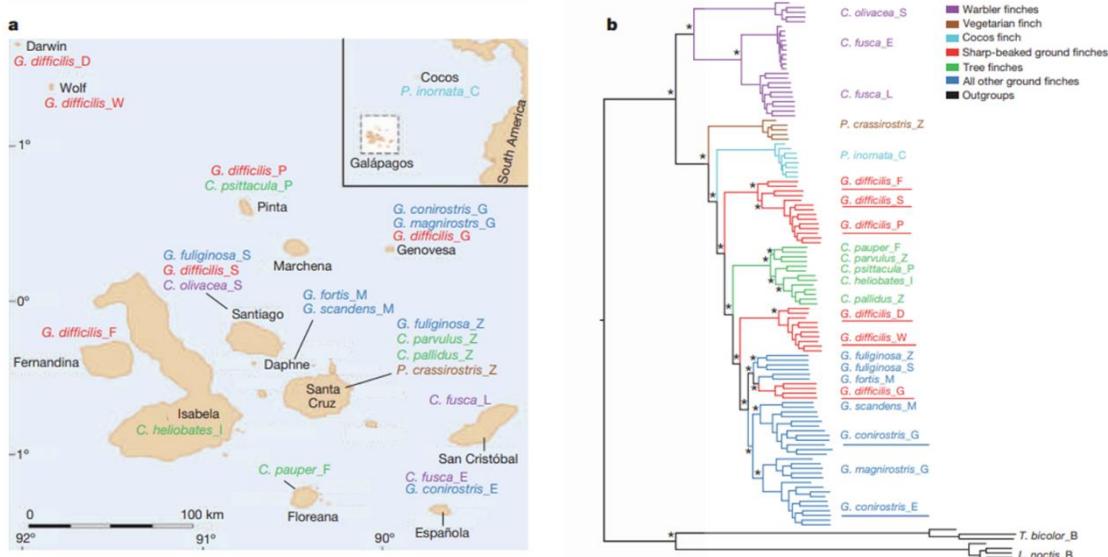
#### Opgave 4 (25%)

Darwin's finker er en gruppe på ca. 18 arter, som forekommer på Galapagos-øerne. De har en høj diversitet i næbbets størrelse og funktion. Fugle med større næb er i stand til at tage større og hårdere frø end fugle med mindre næb. Den følgende figur viser næbbets størrelse (målt som højde af næbbet) for to af arterne, *Geospiza fuliginosa* (Lille Darwinfinke) og *Geospiza fortis* (Melleml Darwinfinke) på fire øer. På to af øerne, Los Hermanos og Daphne, forekommer der kun én af de to arter, mens begge arter optræder sympatisk på øerne Santa Maria og San Cristobal.



- Beskriv (kort) hvad du ser på figuren angående fordelingen af næbbets størrelse for allopatriske og sympatriske populationer.
- Giv en forklaring på, hvorfor næbstørrelsen ikke er overlappende på de to øer, hvor de to arter forekommer sympatriske.

I 2015 blev sekventeret for alle arter af Darwin's finker. Man sekventerede flere individer for alle arter, heriblandt blev der sekventeret individer fra alle de øer, hvor en given art fandtes. Nedenstående figur viser udbredelsen af de forskellige arter (til venstre) og fylogeniens af de inkluderede individer (til højre). Artsnavnene har fået tilføjet \_ samt et bogstav, der angiver ø de stammer fra.



**Figure 1 | Sample locations and phylogeny of Darwin's finches.**

a, Geographical origin of samples; the letter after the species name is the abbreviation used for geographical origin. The map is modified from ref. 30.  
b, Maximum-likelihood trees based on all autosomal sites; all nodes having full

Vi vil her fokusere på to af arterne, *G. conirostris* (Stor Kaktusfinke) og *G. difficilis* (Spidsnæbbet Darwinfinke)

- Stemmer arterne defineret i den traditionelle taxonomi (baseret på morfologi) overens med det fylogenetiske træ baseret på genomer?
- Giv en evolutionær forklaring på, hvorfor Stor Kaktusfinke befinner sig i to adskilte fylogenetiske grupper og Spidsnæbbet Darwinfinke befinner sig i tre grupper.