

# **Evolutionsbiologi**

**Tidligere eksamensopgaver**

Hans R. Siegismund

Biologisk Institut  
Københavns Universitet

# **Evolutionsbiologi**

Skriftlig eksamen, den 17. juni 2015

**Med hjælpemidler  
(Lærebøger, noter, computer)**

For hver opgave oplyses dens vægtning.

*Dette opgavesæt indeholder 9 sider inklusive forsiden  
Der må **IKKE** benyttes blyant.  
Opgaverne skal afleveres i den rækkefølge, de er stillet i.*

Jørgen Bundgaard

Jeppe Vinther

Søren Rosendahl

Hans R. Siegismund

Jesper Givskov Sørensen

### Opgave 1 (20 %)

En forsker starter to eksperimentelle populationer af kaniner: Én med individer indsamlet fra en stor skotsk population af vilde kaniner og én indsamlet på en lille ø ud for Skotland, hvor der findes en population, der er blevet sat ud for 50 generationer siden og som har haft en lille populationsstørrelse lige siden. Dens effektive populationstørrelse ( $N_e$ ) har været på 25 gennem alle 50 generationer



I begge populationer er gennemsnitsvægten – som er en kvantitativ karakter – 3 kg, og den fænotypiske varians for vægten,  $V_P$ , er 0,5 i begge populationer. Der selekteres ved kunstig selektion for en øget middelværdi. Dette gøres ved at begrænse avlen til særligt tunge individer med en gennemsnitsvægt på 3,6 kg i begge eksperimentelle populationer. I eksperimentet med kaniner fra den store population havde afkommets middelværdi en vægt på 3,480, medens afkommets middelværdi i eksperimentet med kaniner fra øen var på 3,175 kg.

- a) Hvad er heritabiliteten i de to eksperimentelle populationer?
- b) Hvor stor er den additive genetiske varians,  $V_A$ , i de to populationer?
- c) Hvorfor er der forskel på heritabiliteten i de to eksperimentelle populationer? Hvordan kan det forklares?
- d) I et andet forsøg selekteres der ved kunstig selektion for en øget middelværdi på en anden kvantitativ karakter i den eksperimentelle population, der stammer fra øen. Karakteren har meget høj varians, men lige meget hvor meget der selekteres, ændres fordelingen af den kvantitative karakter i population sig ikke. Middelværdien og variansen ændres ikke fra generation til generation. Hvad fortæller dette os om heritabilitet og den additive genetiske varians af denne karakter (Kort)
- e) Der selekteres for en anden karakter—og denne gang øges middelværdien af den kvantitative karakter fra 1,5 til 2,4 i løbet af 10 generationer. En tredje karakters middelværdi reduceres samtidig fra 3,2 til 2,1, uden at der har været nogen direkte selektion på denne karakter. Hvordan kan det bedst forklares.

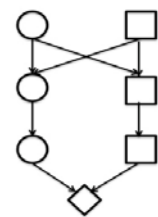
## Opgave 2 (25%)

En klassisk genetisk polymorfi i mennesket er evnen til at smage phenylthiocarbamide (PTC). Nogle kan smage PTC, mens andre ikke kan. Hvis du kan smage det, ville du ønske du ikke kunne, når du bliver budt det. Det smager meget bittert. Evnen til at smage PTC er bestemt af et enkelt autosomalt gen med to alleler. Alle ikke-smagere er recessivt homozygote for ikke-smager allelen. Antag, at smager og ikke-smager bestemmes af et autosomalt gen med to alleler.

I en given population, hvor genotyperne optræder i Hardy-Weinberg proportioner, er frekvensen af ikke-smagere 4%.

- Hvad er frekvensen af ikke-smager allelen? Vis dine udregninger.
- Hvilken andel af alle ægteskaber i populationen er smager  $\times$  ikke-smager (vi antager at ægteskaber er et tilfældigt møde mellem populationens genotyper).

Et studie undersøgte fordelingen af smagere og ikke-smagere blandt børn fra fætter-kusine ægteskaber (vist på figur) i populationen.



- I hvilken retning vil indavlen påvirke fordelingen af smagere og ikke-smagere i denne gruppe?
- Udregn andelen af ikke-smagere i denne gruppe (dvs. i børn fra fætter-kusine ægteskaber).

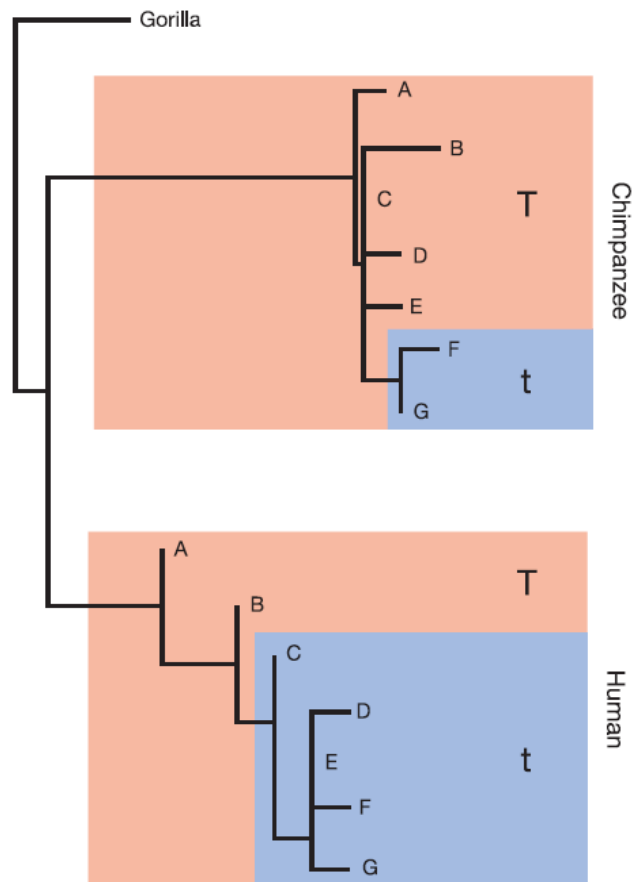
Ronald Fisher – én af grundlæggerne af populationsgenetikken – tænkte i 1930'erne over om vores nærmeste slægtning – chimpansen – havde den samme polymorfi. Han besøgte Edinburgh Zoo og tilbød chimpanserne PTC. Konklusionen var meget klar. Han blev spyttet på af den første chimpansen, der blev budt på PTC. Andre chimpanser reagerede ikke. Slutningen var åbenlys: chimpanser og mennesker har begge en polymorfi, hvor de er variable for at kunne smage eller ikke-smage PTC. Han undrede sig. Han mente, at sandsynligheden for at en sådan polymorfi i et locus kan findes hos både chimpanser og mennesket er meget lille på grund af den forholdsvis lange tid siden, hvor de spaltede fra hinanden (5-6 millioner år, men det eksakte tal kendte Fisher ikke). Derfor foreslog han, at polymorfien måtte opretholdes gennem overdominant selektion.



- Hos mennesket er den effektive populationsstørrelse ca. 10.000 medens den for chimpansen er ca. 25.000. Benyt dette til at estimere, hvad alderen (i år) er for den sidste fælles forfader for neutrale alleler i et locus hos mennesket og chimpansen. Vi ved, at tiden til most recent common ancestor er givet ved  $t_{MCA} = 4 \times N_e$  generationer. Antag, at generationstiden er 25 år hos mennesket og 20 år hos chimpansen. Er det sandsynligt, at polymorfien i både menneske og chimpanse vil kunne opretholdes fra deres fælles stamform?
- Som nævnt, så er den effektive populationsstørrelse hos mennesket ca. 10.000. Vi er flere end 7 milliarder mennesker. Der er en kæmpe forskel på den aktuelle, ( $N$ ) og den effektive populationsstørrelse,  $N_e$ . Hvilke faktorer reducer  $N_e$  i forhold til  $N$ ? Hvilken faktor anser du for at være den vigtigste hos mennesket?

Evnen til at smage PTC vides nu at være kontrolleret af genet TAS2R38. Det viser sig at både smager (*T*: taster) og ikke-smager (*t*: non-taster) fænotypen kodes af flere forskellige haplotyper. Fylogenen af genet har gorillaen som udgruppe. Bemærk, at A-G dækker over forskellige haplotyper hos mennesket og chimpansen.

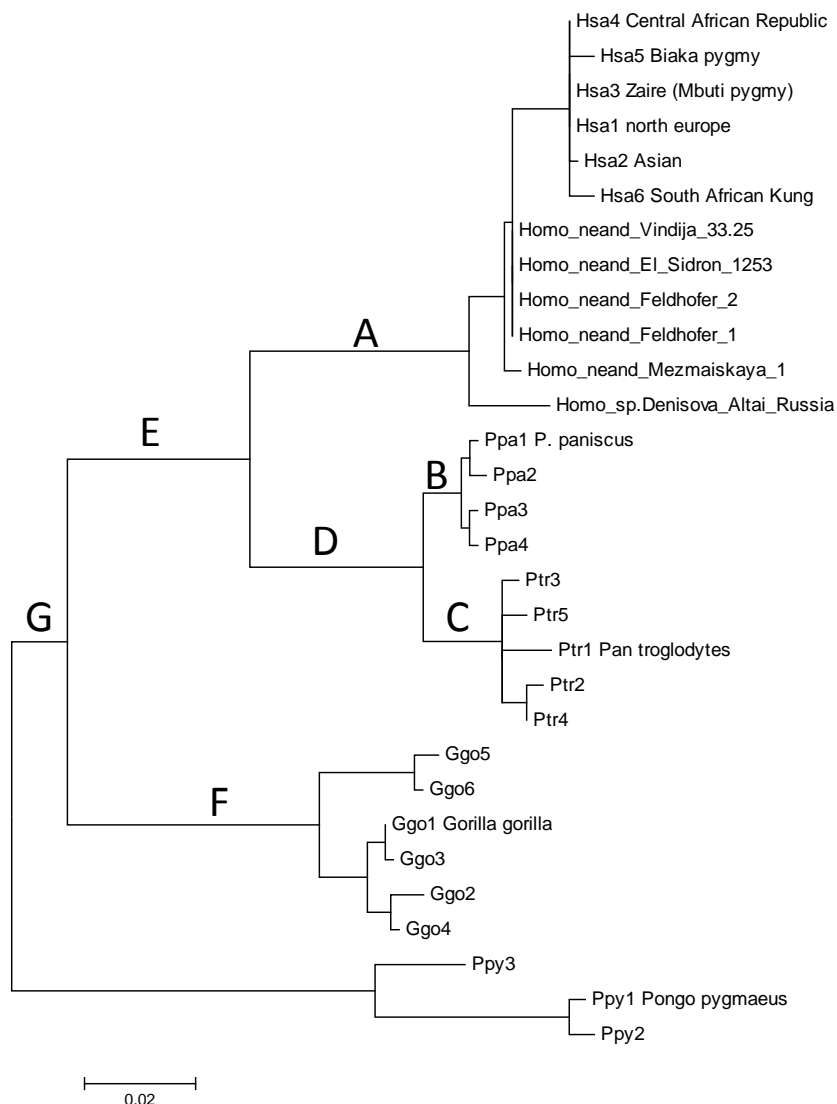
- g) Kan man ud fra fylogenen udtale sig om hvorvidt ikke-smager allelen er oprindelig, og passer det med Fishers hypotese?
- h) Betragt et locus, hvor der er balancerende selektion hos chimpansen, mennesket og deres fælles stamform, hvor nogle alleler er ældre end arterne. Hvordan ser et fylogenetisk træ ud for sådan et gen sammenlignet med et artstræ? (Husk: der er flere alleler end de to arter.)



### Opgave 3 (25 %)

I denne opgave analyserer vi slægtskabet af mennesket og dets nære slægtninge. Vi benytter programmet MEGA og tager som data en række mitokondrielle DNA sekvenser af cytochrome oxydase II (COII) fra både mennesker og menneskeaber. Desuden inkluderes data fra Neanderthalere og fra Denisova-fundet, som er nogle af menneskets nærmeste slægtninge. Data er indeholdt i filen "apes-COII.fas", som er analyseret i en øvelse i kurset.

Som analysemetode benytter vi Maximum Likelihood, hvor der skal specificeres en substitutionsmodel. Vi vælger Kimura 2-parameter modellen, når vi åbner vinduet "Analysis preferences" i programmet. Vi inkluderer information fra alle tre sites i alle codons. Fylogenien er vist i figuren nedenfor.



Forkortelserne for navnene er:

Hsa *Homo sapiens* mennesket

Homo\_neand: Neanderthaler

Homo\_sp.Denisova: Denisova-fundet

Ppa: *Pan paniscus* (Bonobo)

Ptr: *Pan troglodytes* (Almindelig chimpanse)

Ggo: *Gorilla gorilla* (Gorilla)

Ppy: *Pongo pygmaeus* Orangutang

- a) Hvad tages der hensyn til i Kimura 2-parameter modellen?

I MEGA kan vi i "Sequence Data Explorer" under Statistics" vælge "Nucleotide pair frequencies" Her får vi oplyst at der observeret 52 transitioner og 6 transversioner i datasættet.

- b) Hvad er transitions/transversions ratioen?
- c) Hvis transitioner og transversioner var lige sandsynlige, hvor mange transitioner ville du så forvente at observere for hver observeret transversion?
- d) Neighbor joining træer er ofte hurtigere at beregne end parsimoni træer og maximum likelihood træer. Hvorfor?
- e) Er mennesket et monofyletisk taxon?
- f) Hvordan vil du karakterisere Neanderthalerne som taxon.
- g) Hvem er nærmest beslægtet med chimpanse og Bonobo: Denisova, Neanderthaler eller mennesket?
- h) Denisova, Neanderthaler og mennesket udgør et taxon. Hvem er deres nærmeste slægtning, den almindelige chimpanse eller bonobo?

Tabellen nedenfor angiver hvilke baser der findes i seks positioner i alignmenten over cytochrome oxidase i de fem studerede arter.

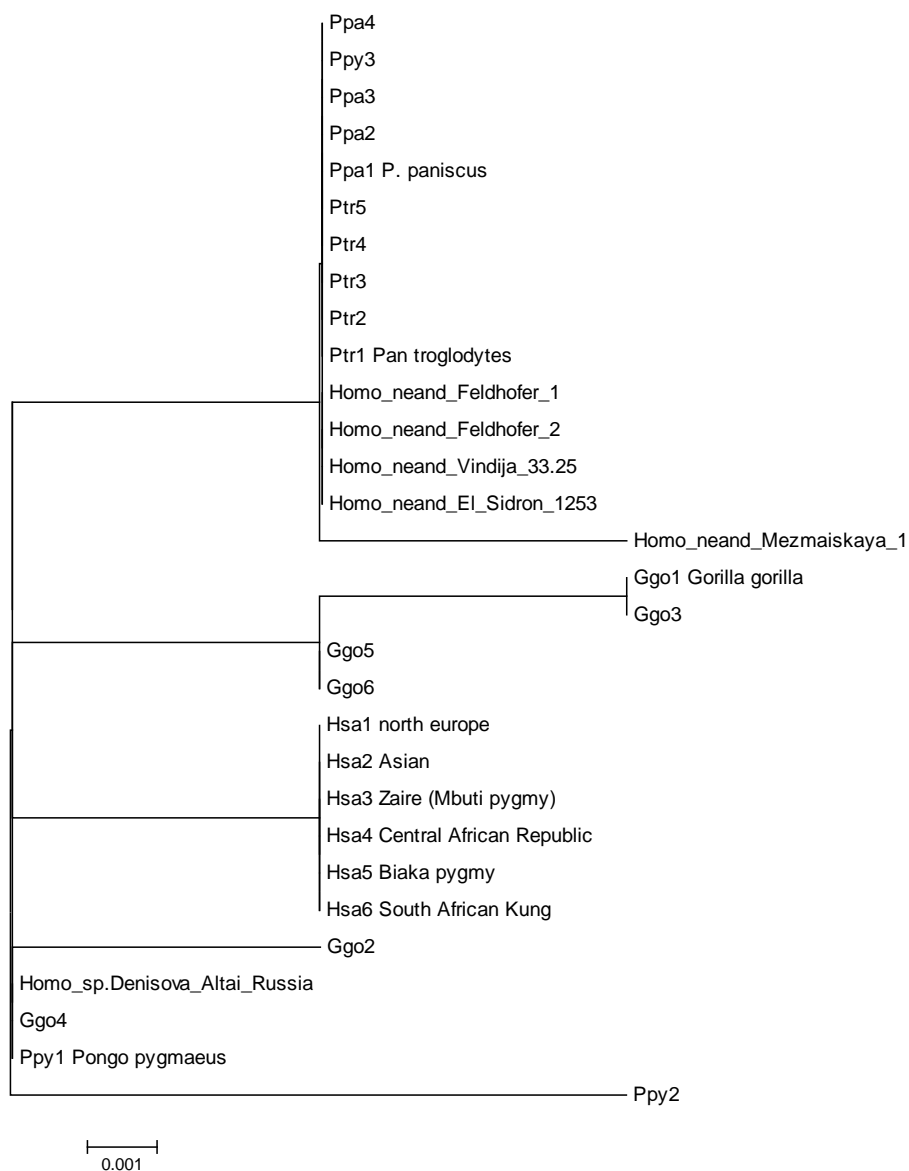
|   | Position |    |    |     |     |     |
|---|----------|----|----|-----|-----|-----|
|   | 42       | 75 | 99 | 300 | 345 | 464 |
| Menneske,<br>Neanderthaler<br>og Denisova | C        | T  | T  | T   | A   | A   |
| Chimpanse                                 | C        | C  | C  | C   | G   | A   |
| Bonobo                                    | C        | C  | C  | C   | A   | G   |
| Gorilla                                   | T        | T  | C  | C   | A   | A   |
| Orangutang                                | T        | C  | A  | C   | A   | A   |

Antag at baserne i orangutangen er de oprindelige og at andre baser er afledte herfra.

- i) Benyt parsimoni metoden til at angive på hvilke grene (A-G) der er sket hvilken mutation for de seks positioner.

I figuren her har vi beregnet den samme fylogeni med den samme alignment og samme indstillinger som før bortset fra, at vi kun har inkluderet data fra position 2 i alle codons.

- j) Fylogien ser noget anderledes ud, når vi kun ser på position 2. Giver den mening? Hvad er forklaringen på dette?





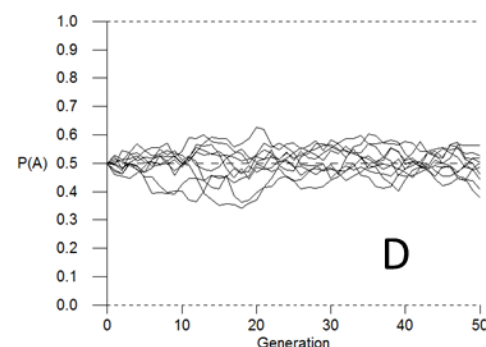
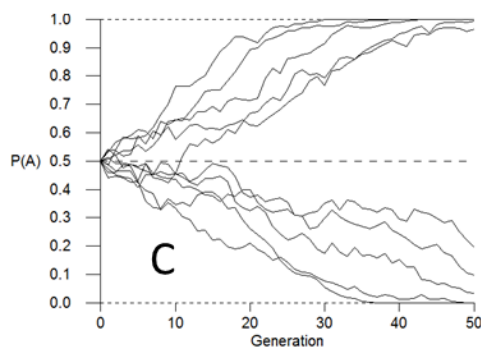
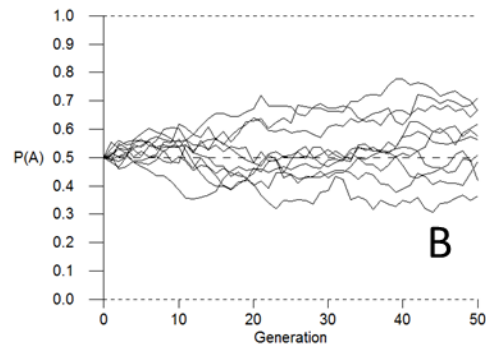
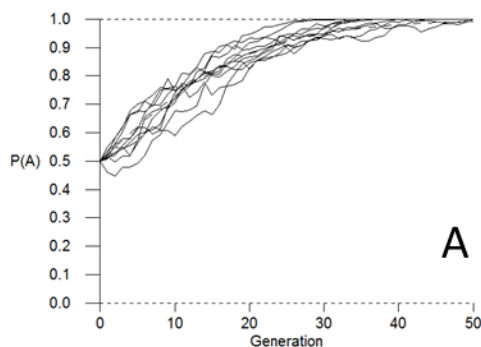
#### Opgave 4 (15 %)

En evolutionsbiolog simulerede en population med en størrelse på 200 individer i fire forskellige scenarier (I-IV) med forskellige typer naturlig selektion. Scenarierne var givet ved de følgende respektive fitness-værdier for de tre genotyper i fire autosomale loci:

| Locus | Genotype |    |     |
|-------|----------|----|-----|
|       | AA       | AB | BB  |
| I     | 1,2      | 1  | 1,2 |
| II    | 1        | 1  | 1   |
| III   | 0,8      | 1  | 0,8 |
| IV    | 1,1      | 1  | 0,9 |

Han simulerede 10 populationer for hvert scenarie i 50 generationer.

- Hvilken form for naturlig selektion er der tale om i de fire scenarier?
- Hvor mange ligevægte (stabile og ustabile) findes der for hvert af de fire scenarier?
- Hvilket locus (I-IV) er illustreret i de følgende fire scenarier (A-D)? (begrundes kort)



### Opgave 5 (10 %)

Under sidste istid har en sommerfugleart i Europa fået begrænset sit udbredelsesområde og er blevet trængt tilbage til to refugier, et i Spanien og et på Balkan. Her har populationsstørrelserne været stærkt reducerede. Efter istiden har de spredt sig mod nord og mødes igen.

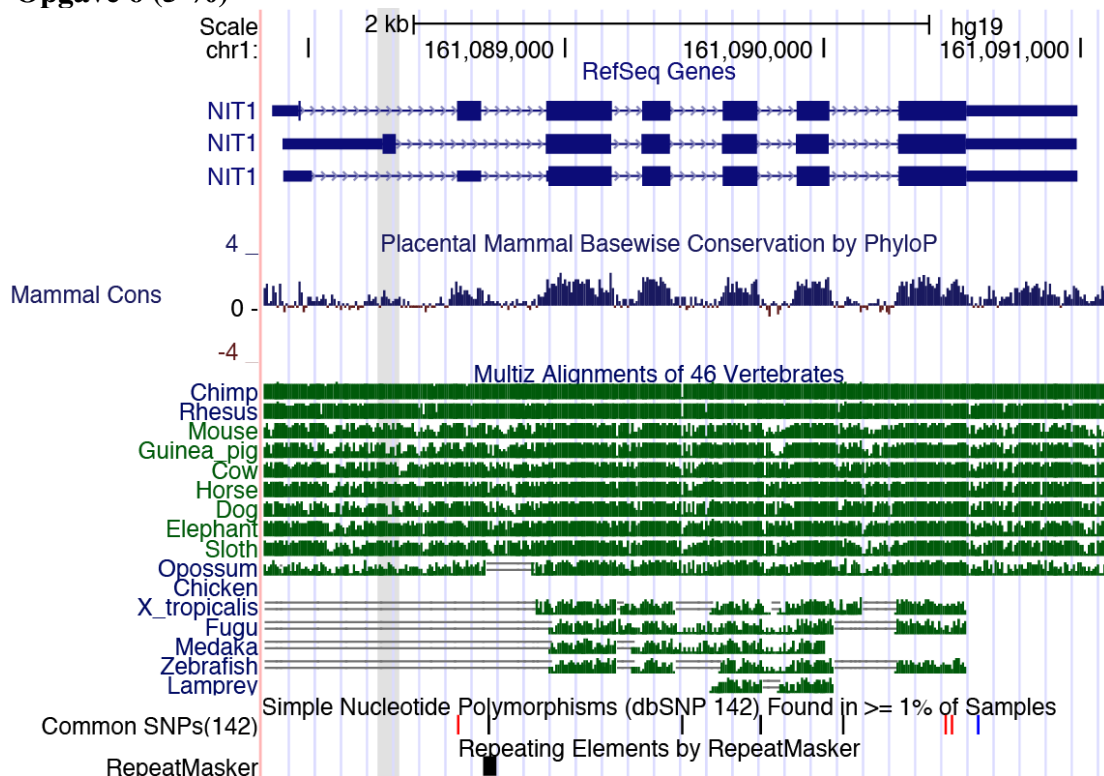
- a) Skitser **kort** hvad forskellen i udfald kan være, hvis hybriderne har enten *mindre* fitness end de parentale former eller har *samme* fitness som de parentale former.

Ovenstående scenarie over hybridisering mellem populationer af dyr kan se anderledes ud, når man ser på planter.

- b) Skitser **kort** hvad der kan ske i denne situation.

- c) Hvor hurtig er denne artsdannelse?

### Opgave 6 (5 %)



Ovenfor vises en region af det humane kromosom 1 i UCSC genom browseren. I denne region transkriberes genet NIT1. Kig på de forskellige annoteringer og svar på nedenstående spørgsmål.

- Hvor mange forskellige transkriptions start-sites findes der for dette gen ifølge RefSeq annoteringen?
- Hvor mange forskellige polyadenylering sites findes der for dette gen ifølge RefSeq annoteringen?
- Hvor mange forskellige proteiner koder de viste RefSeq mRNA for?
- Hvilke er de mindst konserverede exons?
- Hvilke er de mest konserverede exons?

# **Evolutionsbiologi**

Skriftlig eksamen, den 22. juni 2016

**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  
Rasmus Heller

Søren Rosendahl  
Hans R. Siegismund

Jesper Givskov Sørensen

### Opgave 1 (15 %)

Den almindelige kjove (*Stercorarius parasiticus*) findes i to faser, en lys og en mørk. (De er illustreret på billederne til højre.) I et studie over nedarvningen af disse to faser observerede man de følgende fænotypeudspaltninger i en række krydsninger af forskellige forælderkombinationer på Fair Isle øen ved Skotland.



| Forældrekombination | Afkom |      |
|---------------------|-------|------|
|                     | Lys   | Mørk |
| Lys $\times$ Lys    | 29    | 0    |
| Lys $\times$ Mørk   | 52    | 86   |
| Mørk $\times$ Mørk  | 25    | 240  |
| Total               | 106   | 326  |

- Hvorledes nedarves de to faser?
- Bestem frekvensen af allelen for den lyse fase. (Tag udgangspunkt i udspaltningen af det totale antal afkom.)

En molekylærgenetisk analyse har vist, at den mørke fase skyldes en aminosyresubstitution i MC1R (melanocortin-1 receptor) genet. Allelen for den mørke fase er den afledte. En sekvensanalyse af haplotyper, der bærer variationen for mørk og lys fase, viste at nukleotiddiversiteten ( $\pi$ ) var henholdsvis 0,021 og 0,094 (i procent). Diversiteten er signifikant lavere for haplotyper, der bærer variationen for den mørke fase.

- Forklar hvorfor der observeres lavere diversitet for haplotyper, der bærer variationen for den mørke fase?
- Hvor høj forventes nukleotiddiversiteten langs kromosomet at være som funktion af afstanden fra den aminosyre, der koder for den mørke fase?

### Opgave 2 (25 %)

Fie er forsker og arbejder med at fremavle kalkuner med hurtigere vækst. Den egenskab Fie selekterer på er, hvor hurtigt kalkunerne opnår en slagtevægt på 6 kg. I gennemsnit tager det almindelige kalkuner 12 uger at opnå en vægt på 6 kg. Heritabiliteten i snæver forstand,  $h^2$ , for dette træk er 0,4. Fie vil etablere en avlsstamme for hurtigere vækst. Hun udvælger en gruppe kalkuner, som i gennemsnit vejer 6 kg efter kun 11 uger, og deres afkom udgør første afkomsgeneration.

- a) Hvor stort er selektionsdifferentialet?
- b) Hvor mange uger vil det i gennemsnit tage for den første afkomsgeneration, at opnå en vægt på 6 kg?

Efter 8 generationers selektion lykkes det Fie at nå sit mål, nemlig at have kalkuner, der når en slagtevægt på 6 kg efter 10 uger. Responsen i den 8. generation er mindre end responsen i den første generation med selektion. Hun har benyttet det samme selektionsdifferentiale i hver generation.

- c) Hvorfor aftager responsen i løbet af et selektionseksperiment?

I mange selektionsforsøg på kvantitative karakterer når man et plateau, hvor man ikke længere ser en respons, lige meget hvor stærkt man selekterer på en karakter.

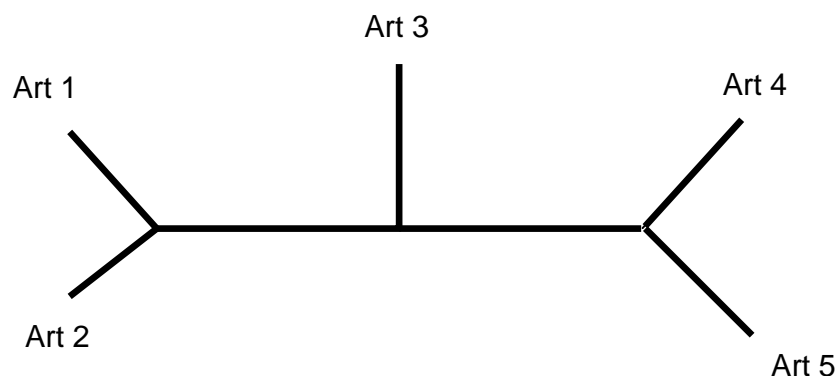
- d) Betyder det, at der ikke længere er genetisk variation der påvirker karakteren i populationen?

Fie har brugt en del SNP-markører i sit avlsarbejde. Når hun sammenligner nukleotiddiversiteten i udgangspopulationen med nukleotiddiversiteten efter 8 generationer, opdager hun at diversiteten er faldet til det halve.

- e) Ud fra det slutter hun, at den effektive populationstørrelse i avlspopulationen har været ca. 6 under selektionseksperimentet. Hvordan kommer hun til det resultat?
- f) Fie mener, at det er vigtigt at bevare så meget af den genetiske variation som muligt i avlsstammen. Hvilke(n) faktor(er) vil påvirke tabet af genetiske variation i avlsstammen og hvordan kan Fie modvirke dette?

### Opgave 3 (20%)

Betragt den følgende fylogeni:



- a) Hvad er parsimoniscoren udregnet på dette træ for følgende sekvenser:

123123123123123123123123123  
 Art 1 TCTCAGACCAGATGGCGGATGGGC  
 Art 2 ACTCAGACCTGATGGCGGATGGAC  
 Art 3 ACTCAGACCAGATGGCAGATGGAC  
 Art 4 ATTTCAGACCTGATGGCAGATGGGC  
 Art 5 ATTTCAGACCAGATGGCAGATGGAC

- 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)?
- Hvor mange transitioner og transversioner adskiller sekvenserne fra art 1 og art 2?
- Hvis roden i stedet var placeret på den gren som leder til art 3, hvilke monofyletiske grupper ville da kunne findes i træet?
- Tyder substitutionsmønstret på, at dette gen er et almindeligt proteinkodende gen? (Hjælp: se på antallet af substitutioner i position 1, 2 og 3.)
- Hvilke to parametre er de vigtigste i den neutrale teori?
- Hvilke to væsentlige forudsigelser indeholdes i den neutrale teori?

#### Opgave 4 (20%)

Husmus (*Mus domesticus*) forekommer i mange kromosomale racer i Europa. I en undersøgelse af to parapatrisk udbredte racer i det nordlige Italien lavedes de følgende krydsninger mellem forskellige dyr. Den kromosomale genotype af dyr fra den ene race betegnes som AA, medens den kromosomale genotype for den anden race betegnes som BB, dvs. at de er homozygote for den samme kromosomale genotype. I forskellige krydsninger mellem individer samt F<sub>1</sub> (AB) fra de to racer observerede man de følgende kuldstørrelser:



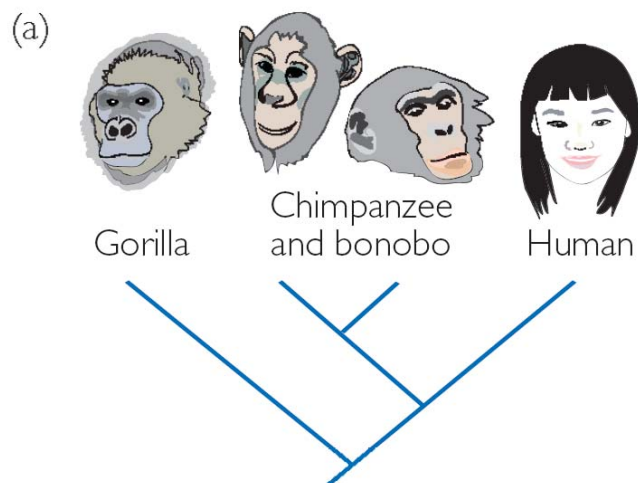
| Krydsning | Kuldstørrelse |
|-----------|---------------|
| AA × AA   | 6,8 ± 0,8     |
| BB × BB   | 6,6 ± 0,7     |
| AB × BB   | 2,3 ± 0,6     |
| AA × AB   | 1,9 ± 0,7     |

- Kuldstørrelsen kan betragtes som en vigtig fitness-komponent. Hvordan er fitness af de tre kromosomale genotyper?
- Hvilken form for naturlig selektion er der tale om?

- c) Hvor mange ligevægte findes der for sådan et system? Hvor mange er stabile, hvor mange er ustabile?
- d) Hvis et B-kromosomsæt introduceres i en meget stor population, der er homozygot AA, hvad vil der så mest sandsynligt ske med det nye B-kromosomsæt?
- e) Under hvilke forhold vil man kunne forestille sig, at B-kromosomsættet bliver introduceret i en AA population og bliver fikseret?
- f) Ovenstående naturlige selektion sammen med den parapatriske udbredelse af kromosomracer kan indgå som komponent i artsdannelse. Beskriv hvordan dannelsen af nye arter på denne baggrund kan foregå.
- g) Hos planter indgår en anden form for kromosommutation ofte i artsdannelsen. Beskriv denne **kort**.
- h) Artsdannelse, som nævnt under g) forvolder komplikationer i fylogenetiske analyser. Hvordan?

### Opgave 5 (20%)

Når man laver fylogener baseret på hele genomer hos mennesket, chimpansen og gorillaen finder man at kun i 70% af genomet er gentræer identiske med artstræet, som er illustreret nedenfor.



I 15 % af genomet er gorillaen en søstergruppe til mennesket og i 15% af genomet er mennesket en udgruppe til de øvrige.

- a) Tegn disse træer
- b) Hvem er menneskets nærmeste slægtning i artstræet, chimpansen eller bonobo?
- c) Hvad er årsagen til at hele 30% af de nævnte arters genom har gentræer, der afviger fra artstræet?

- d) Hvilke forhold hos den fælles forfader til chimpansen (samt bonobo) og mennesket kan have haft indflydelse på den afvigelse mellem gentræer og artstræer?
- e) Når vi taler om, at 30% af det humane genom har gentræer, der afviger fra artstræet, betyder det så, at 30% af de humane kodende gener har en anden fylogeni end arten har?
- f) Det moderne menneske forlod Afrika for ca. 50.000 år siden. Hvordan har koloniseringen af Asien, Europa, Australien og sidst Amerika efterladt spor i genomet hos populationer i disse kontinenter? (Hjælp: Hvilke mål ændrer sig som funktion af afstanden fra Afrika?)
- g) På vejen bort fra Afrika mødte det moderne menneske to andre hominider (Neandertaler og Denisova). Hvordan har disse møder efterladt sig spor i genomet hos populationer der i dag findes i Asien, Europa og Australien?



# **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 %)

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

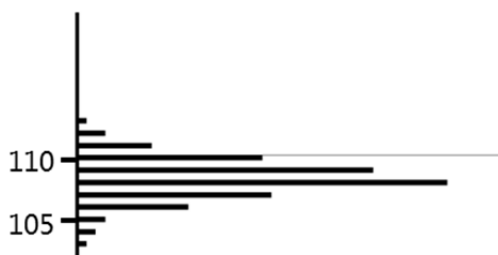
|       |            |            |            |            |
|-------|------------|------------|------------|------------|
| Art_1 | actaacaaac | cgacaatgct | actgaaatag | agctctcaga |
| Art_2 | ct.....g.t | ....t..c.. | .....      | ....gc.... |
| Art_3 | c.....g.t  | ....t..c.. | .....      | ....gc.... |
| 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.

- Benyt parsimoni princippet til at finde det mest parsimoniske træ for de fem arter.
- Hvad er parsimoniscoren udregnet på dette træ?
- 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.
- Hvordan betegnes en gruppe, der består af arterne 2, 4 og 5?
- Angiv i det fylogenetiske træ, hvilke substitutioner der er opstået hvorhenne.
- Hvordan er substitutionsraten i et gen relateret til den neutrale mutationsrate af genet?
- Har den effektive populationsstørrelse  $N_e$  indflydelse på substitutionsraten af neutral variation?

### Opgave 2 (25 %)

Johannes Schmidt studerede morfologisk variation hos ålekvabben (*Zoarces viviparus*) i forskellige populationer i Danmark. Ålekvabben 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



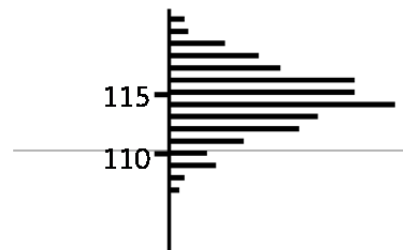
Middelværdien viste sig at være 108 i denne population. Ved at undersøge sammenhængen mellem hvirvler hos hun-fisk og antallet af hvirvler hos afkom, kunne Schmidt estimere narrow sense heritabiliteten for denne karakter til at være  $h^2 = 0,8$ .

- a) Hvordan kan man estimere narrow sense heritabiliteten  $h^2$  når man har målt fænotypiske karakterer hos forældre og afkom?
- b) 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.

- c) Hvad vil afkommets gennemsnitlige antal hvirvler være?

Schmidt undersøgte også en anden population ude ved munden 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.

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

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

- e) 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.



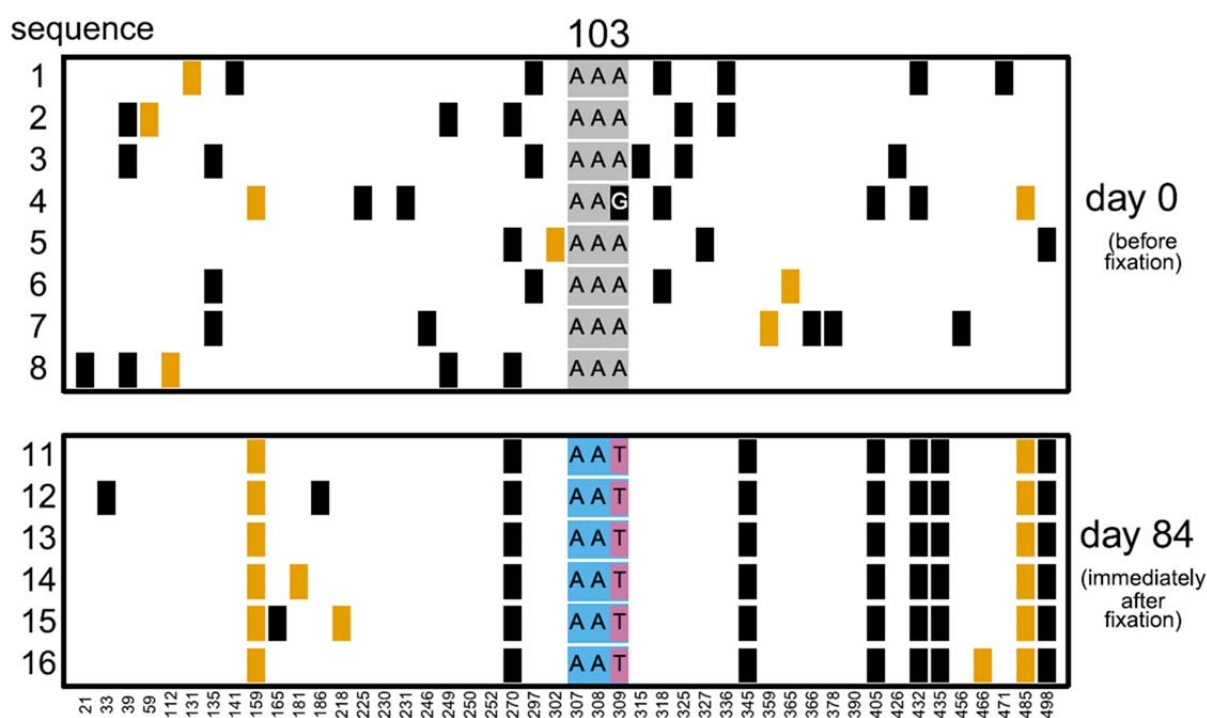
- f) Når man benytter genetiske markører til at beskrive populationsstrukturen af de europæiske ålepopulationer, hvilken værdi får man så, når man kvantificerer den med  $F_{ST}$ ?

Betrakt 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 ø-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 sekvensen 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 synonyme sites, medens orange firkanter angiver ikke-synonyme sites.



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

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

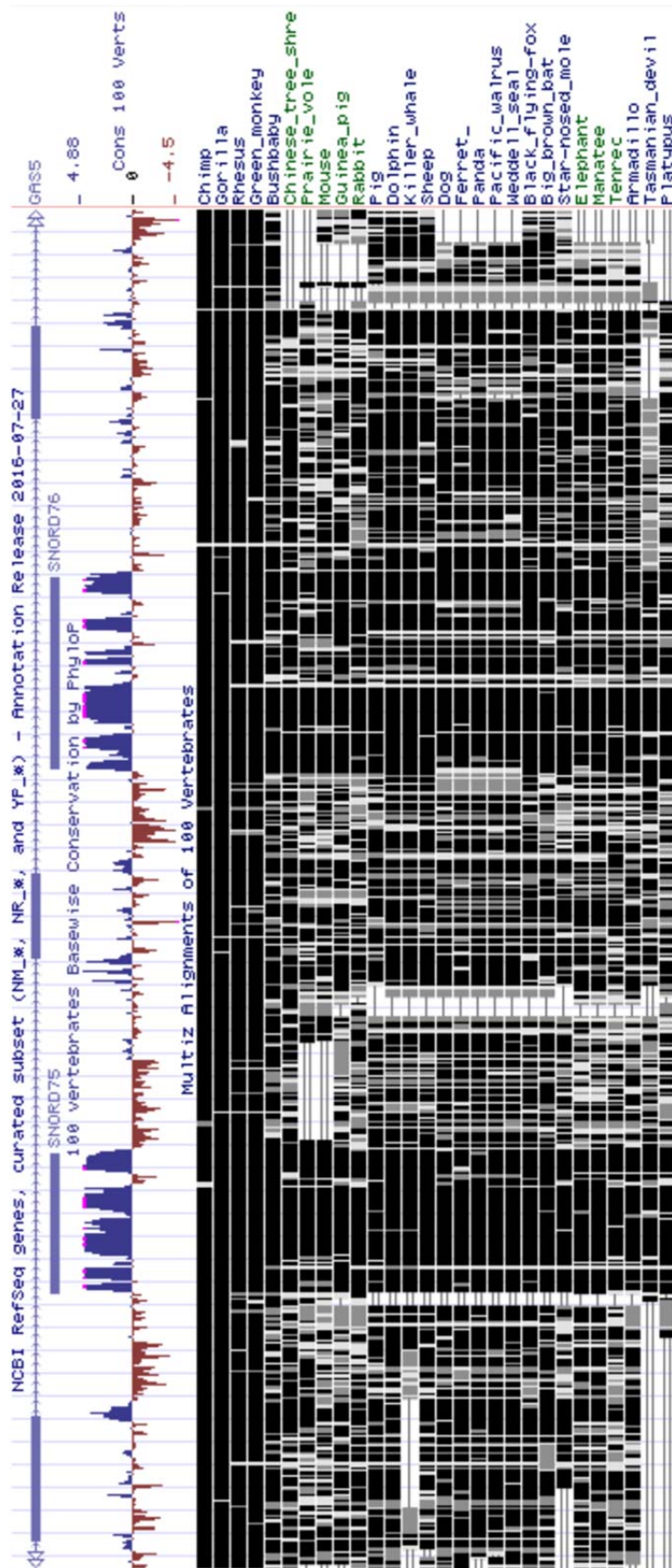
*Brassica carinata* ( $2n = 34$ )  
*Brassica juncea* (sareptasennep) ( $2n = 36$ )  
*Brassica napus* (raps) ( $2n = 38$ )

- 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.*

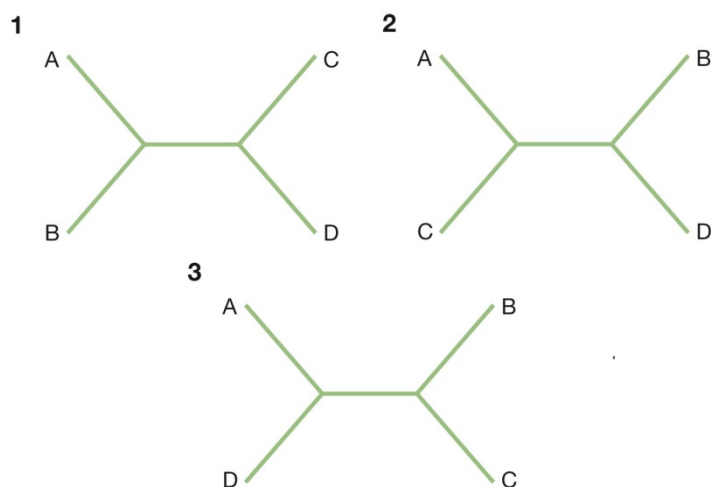
|                |                          |                         |
|----------------|--------------------------|-------------------------|
| Censorer:      | Tove Hedegaard Jørgensen | Jesper Givskov Sørensen |
| Eksaminatorer: | Rasmus Heller            | Hans R. Siegismund      |

### Opgave 1 (14 %)

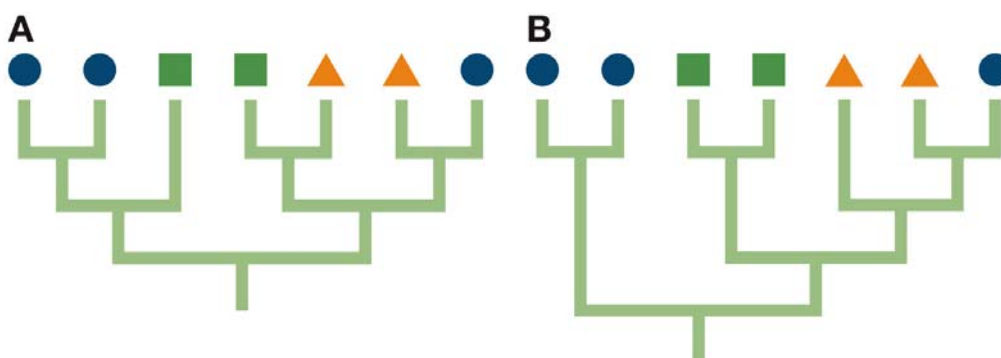
En undersøgelse af DNA-sekvenser fra fire arter resulterede i den følgende tabel over afstande imellem dem:

|       | 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.)



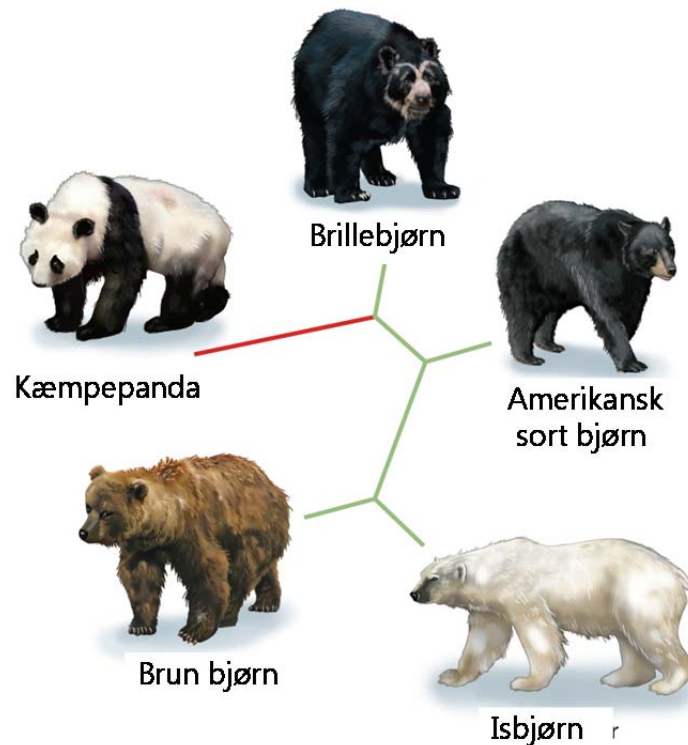
Betragt de følgende to træer, hvor firkanten antages at være den oprindelige karakter:



- 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,)



Betragt 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.



- Benyt udgruppe metoden til at tegne en fylogeni med rod over de fem arter af bjørne.
- Hvor mange monofyletiske grupper er der indeholdt i træet (medtag alle grupper med over 1 art)?
- 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. Individuer, 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  $N_T$ .

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



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

I et molekylært studie sekventerede man mclr genet, og bestemte på denne måde frekvensen af A og G i codon 298 af mclr 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 Gribbell 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 mclr) 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 mikrosatelliter 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 %)

Betragt 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 selektionskoefficienterne for de to homozygoter?

Betragt 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.

Betragt 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?

Betragt 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.

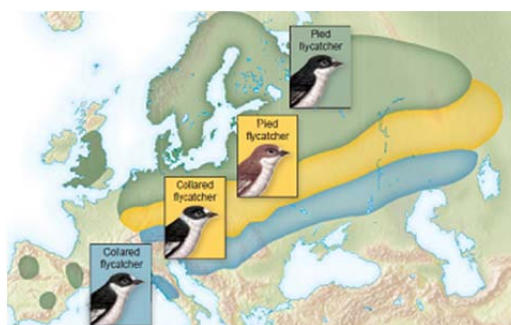


- d) Hvordan vil evolutionen i en sådan plante foregå?

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

### Opgave 4 (14%)

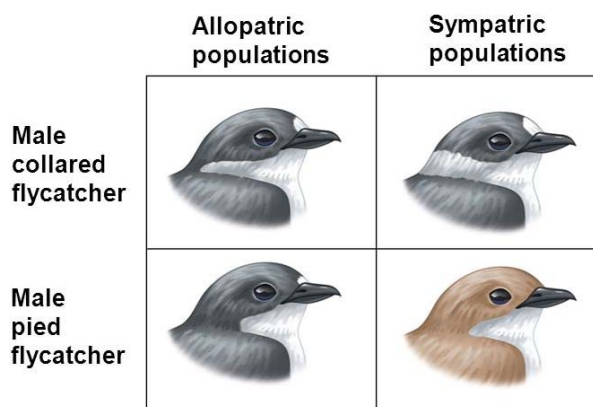
Figuren viser udbredelsen af to arter af fluesnapper: broget fluesnapper (*Ficedula hypoleuca*, pied flycatcher) og hvidhalset fluesnapper (*Ficedula albicollis*, collared flycatcher). I områder, hvor begge arter forekommer, sker det sjældent at de hybridiserer. Det viser sig, at hybridhunner altid er 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.

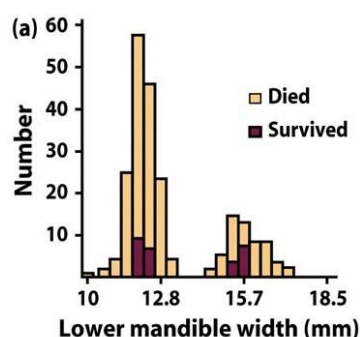
- b) Diskuter **kort**, hvilke evolutionsmekanismer, der kan forklare hvorfor de to arter ligner hinanden i allopatriske populationer, men ser mere forskellige ud i sympatriske populationer.



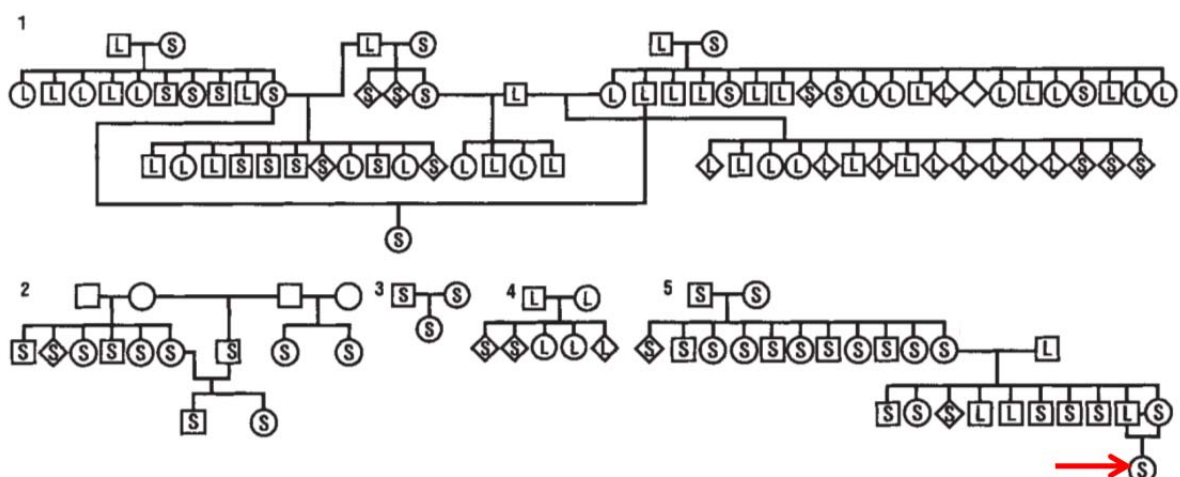
- c) Dobzhansky delte reproduktive isolationsmekanismer op i to kategorier. Hvilken form er der tale om i henholdsvis 1) sterilitet hos hybridhunner og nedsat fertilitet hos hanner samt 2) det emne, der diskuteres i spørgsmål b)?
- d) Hvilken af de to mekanismer øges gennem naturlig selektion i sympatriske 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 bredden 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, ○, medens hanner får en firkant, □. Er kønnet ukendt, angives det som ◇. Individuer 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?

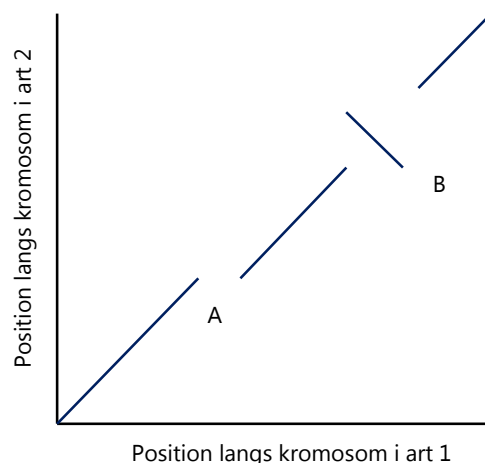
Finken lever hovedsageligt af frø, hvor størrelsen af de frø, der spises, er korreleret med næbstørrelsen. Finker med små næb spiser små bløde frø, medens finker med store næb spiser store hårde frø. Fordelingen over næbstørrelsen vises for unge fugle, hvor de mørke søjler er dem, der overlever til voksenstadiet, 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 "syntenic 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, koblingsuligevægt) i et område, hvor der er høj rekombinationsrate i hver ende af området og mindre rekombinationsrate ind imellem?

Betragt 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 koblingsuligevægt (LD) mellem de to loci? (Begrundes **kort**). Beregn dernæst koblingsuligevægten  $D$ .
- g) Hvad sker der, når der er retningss Selektion 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.*

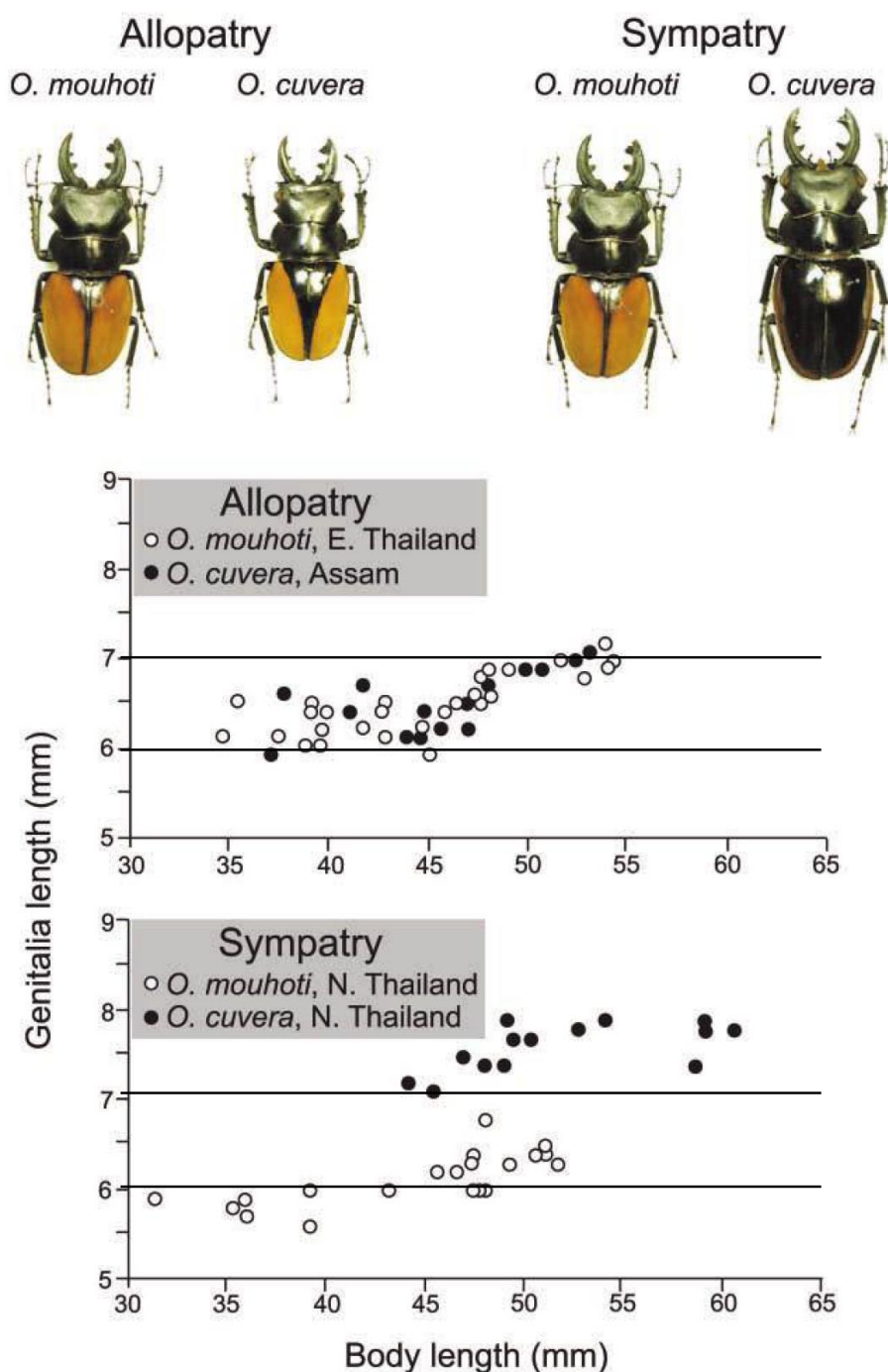
Censorer: Tove Hedegaard Jørgensen  
Eksaminatorer: Rasmus Heller

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 inddeles artsdannelse i, når der fokuseres på udbredelsesmæssige aspekter?

### Opgave 2 (30 %)

Chen et al. (2017)<sup>2</sup> har rapporteret de følgende genotypfordelinger 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 genotypfordelingerne overens med Hardy-Weinberg-fordelingen? (Angiv de forventede genotyper og lav en  $\chi^2$ -test.)
- Hvordan afviger de observerede fra de forventede genotypfordelinger?
- 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.

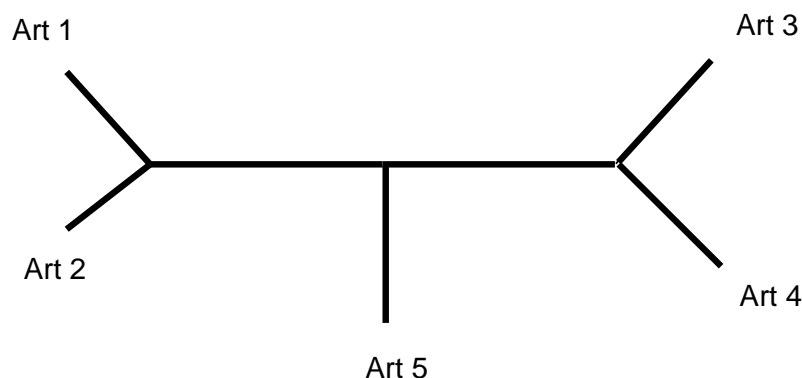
- Bestem frekvensen for den recessive allel og angiv hvilken antagelse der blev taget for at beregne den.
- Hvordan kan man forklare, at finnerne er så genetisk unikke?

<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 | 1 | 2 | 3 | 1 | 2 | 3 | 1 | 2 | 3 | 1 | 2 | 3 |
|-------|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Art 1 | T | C | C | A | G | A | C | C | A | G | G | T | G | G | C |
| Art 2 | T | C | C | A | G | A | C | C | A | G | G | T | G | G | C |
| Art 3 | T | C | T | C | A | A | A | C | C | A | G | A | T | G | G |
| Art 4 | G | C | T | C | A | A | A | C | C | A | G | A | T | G | G |
| Art 5 | T | C | T | C | A | G | A | C | C | A | G | A | T | G | G |

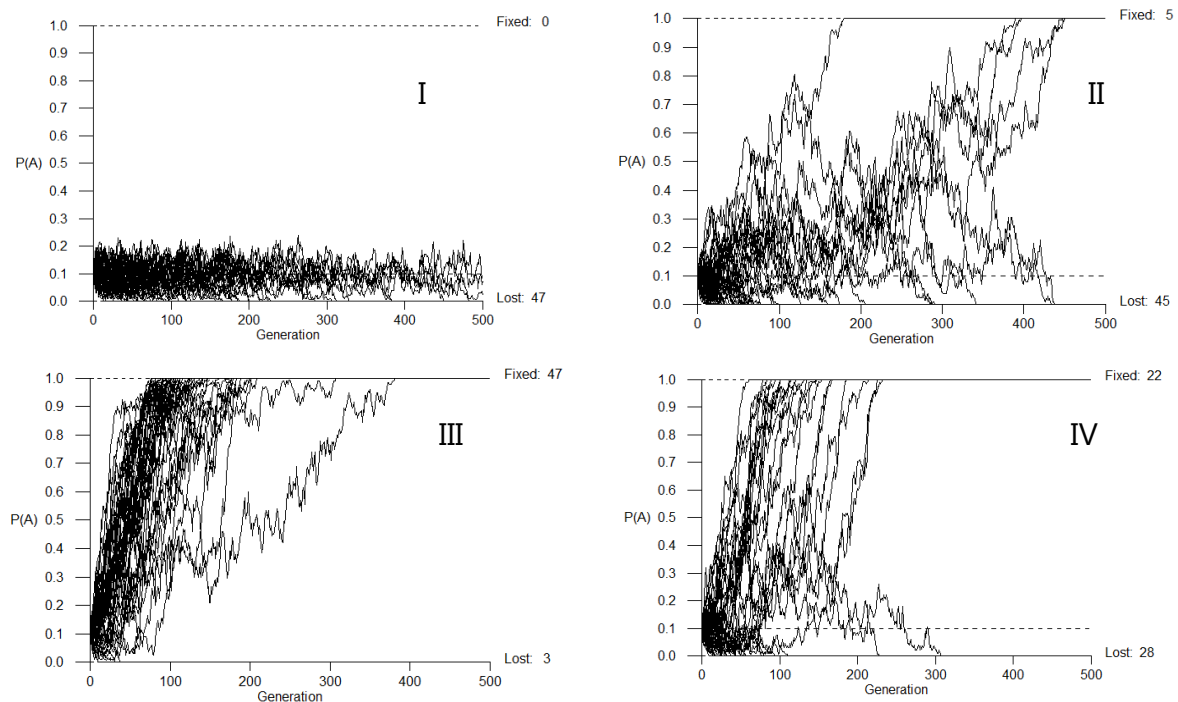
- b. Antag, at art 5 er udgruppe til de øvrige. Hvor mange monofyletiske grupper findes i dette træ hvis roden er placeret på den gren, der leder til art 5? (Medregn ikke grupper, der kun består af én art eller af alle 5 arter)?
- c. Hvor mange transitioner og transversioner adskiller sekvenserne fra 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 allel A var i alle tilfælde 0,1 i generation 0. Den anden allel 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.  $W_{AA} > W_{AB}$  og  $W_{BB} > W_{AB}$ ) 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 abeblomst (*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?

Selektionseksperimentet 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.

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

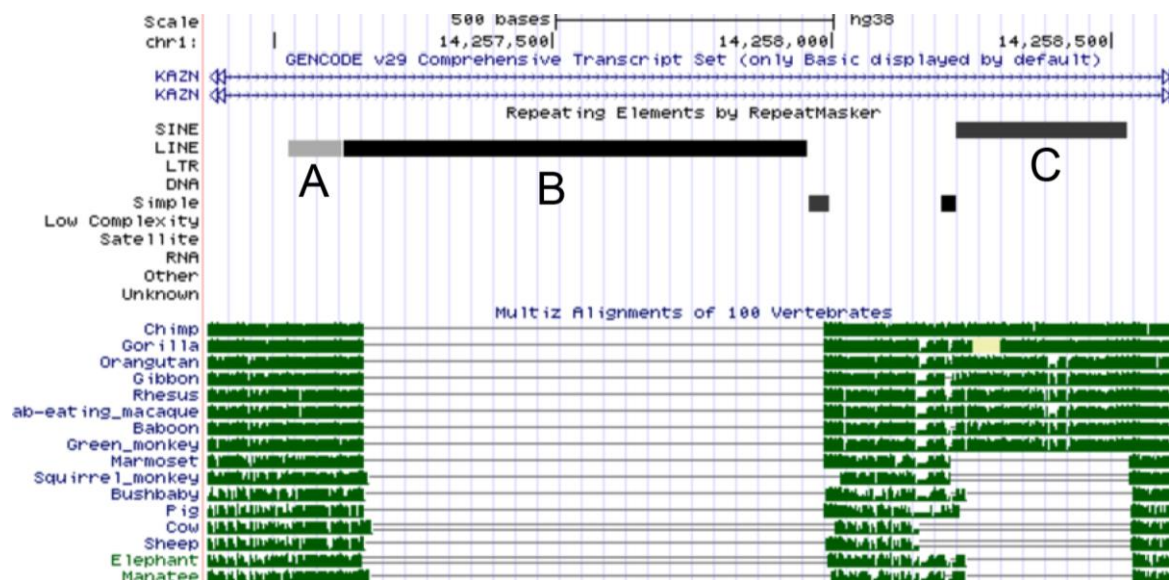
- b. Hvorfor ændrede biomasse sig i selektionseksperimentet for mindre og større blomsterbredde?

Når man laver selektionseksperimenter, 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: acgttgcagt acattgcagt tcattgcagt acattgcagt
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 sekvens for art 1

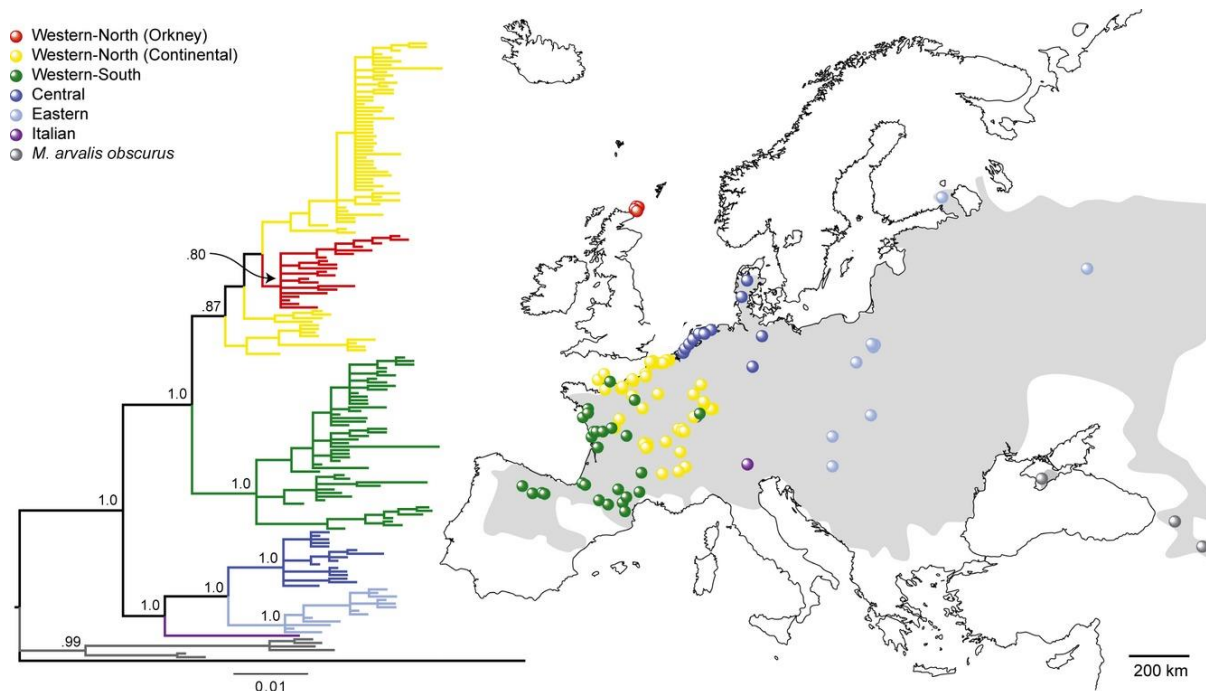
- Hvor mange forskellige topologier er der for fylogenen for fire arter med og uden rod?
- Hvis art 1 og art 2 er søstertaxa, hvor mange mutationer må der som minimum være sket i disse sekvenser.
- Tæl antallet af mutationer på hvert af de (andre) mulige træer (uden rod) under antagelse af parsimoni.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

- 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.
- Brug træet til at give et bud på en koloniseringsvej for *M. arvalis* til Orkney.
- 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.
- Brug træet og/eller  $H_e$  til at diskutere, hvorvidt koloniseringen af Orkney er sket for nyligt eller længere tid siden.

#### Opgave 4 (20 %)

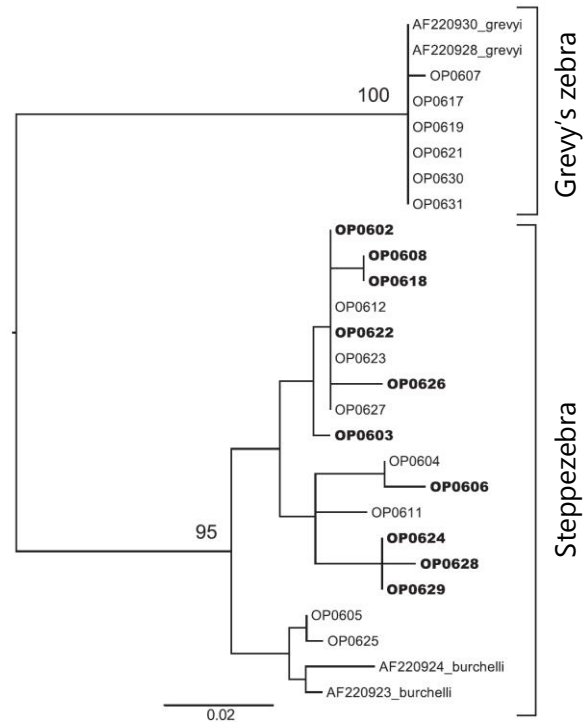
Grevy's zebra (*Equus grevyi*), afbildet i figuren til højre, er én af tre eksisterende zebraarter. De to andre er steppezebra (*Equus quagga*), der har en større udbredelse (fra Etiopien i nord til Sydafrika i syd) og bjergzebraen (*Equus zebra*), der kun findes i Namibia og Sydafrika. Grevy's zebra findes i Etiopien og Kenya. Den har været igennem en drastisk tilbagegang og er i kategorien "truet" ifølge IUCNs rødliste. I 1970'erne 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 mitokondriesequenser 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 tilstrækkelig til også at analysere tilbagekrydsninger? Hvilke genetiske data ville du inkludere for at undersøge dette? (Besvares **kort**)

Den følgende tabel viser kromosomantal (2n) i hestefamilien

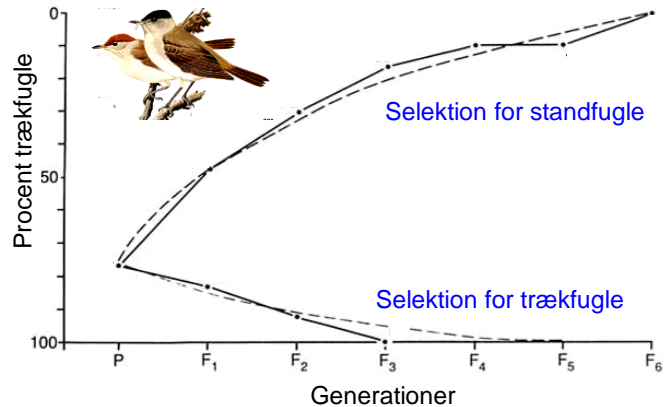
| Art   | Antal |
|---|-------|
| <i>Equus przewalski</i> (vildhest, forvildet) | 66    |
| <i>E. caballus</i> (tamhest)                  | 64    |
| <i>E. asinus</i> (æsel)                       | 62    |
| <i>E. onager</i> (halvæsel)                   | 56    |
| <i>E. kiang</i> (halvæsel)                    | 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 stiplede kurver. Data for de forskellige generationer er angivet med prikker og er forbundet med linjer.)



- Hvilken form for selektion er der tale om?
- Hvilke andre former for selektion har vi på kvantitative karakterer?
- Vurderer du at den additive varians for trækuro er høj eller lav baseret på de to forsøg?
- 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.

- Hvilke data kan anvendes til fylogeni?
  - fossiler
  - morfologi
  - gensekvenser
  - alle de nævnte typer af data
- Genetisk drift medfører
  - stigende indavl
  - tab af genetisk variation
  - differentiering mellem populationer
  - 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 allel 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 individs 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.)

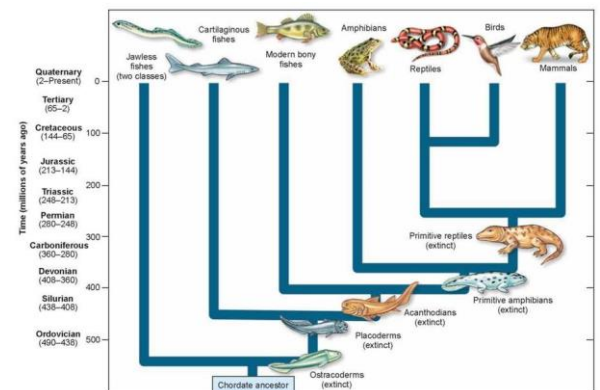
- 1) benfisk
- 2) reptiler
- 3) reptiler, fugle og pattedyr
- 4) benfisk, reptiler, fugle og pattedyr

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) Tilbage mutation
- 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)  $N_e/4$