



Department of Biology

Examination paper for BI 2017 Genetics and Evolution

Academic contact during examination:

C. Pelabon: 908 24 159

H. Jensen: 918 97 064

Examination date: 21/12-2016

Examination time (from-to): 09:00 – 13:00

Permitted examination support material: authorized calculator

Other information:

Language: English / Bokmål / Nynorsk

Number of pages (front page excluded): 13

Number of pages enclosed: 14

Informasjon om trykking av eksamensoppgave

Originalen er:

1-sidig 2-sidig

sort/hvit farger

Checked by:

Date

Signature

English

Question 1 – Adaptive evolution (35 points)

Campanula rotundifolia (Campanulaceae) is a perennial herb spanning large altitudinal gradients in Norway. The flowers of *Campanula* are pollinated by bees at lower altitudes, and bumblebees at higher altitudes. Observations of different populations of *Campanula* show that high-altitude populations displayed smaller plants but larger flowers than did low-altitude populations.

In order to understand the reasons of these phenotypic differences, you will suggest a series of experiments to answer the following questions:

1 - Is the size variation in *Campanula* due to local adaptation or phenotypic plasticity?

2 – Assuming that the size differences are due to local adaptation, how can you estimate the heritability of the different traits?

3 - If the difference in flower size among populations at different altitudes results from the size difference of the pollinators (bees vs. bumblebees), how can you show that the selection for flower size differs between low- and high-altitude populations?

You should clearly explain the logic of each experiment, that is, the link between the question asked and the method used. Use schematic drawing if necessary.

Question 2 – Speciation (15 points)

In 1997, Coyne and Orr published an important study where they tested the importance of pre- and postzygotic isolation among species of *Drosophila* with different level of genetic differentiation and occurring in allopatry or sympatry. The main results of their study are presented in the four figures below.

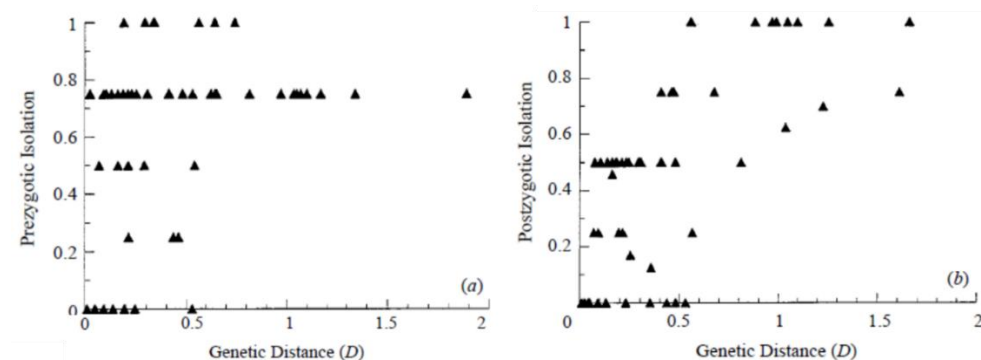


Figure 1 and 2 Strength of pre- (left) and postzygotic (right) isolation in *Drosophila* plotted against genetic distance

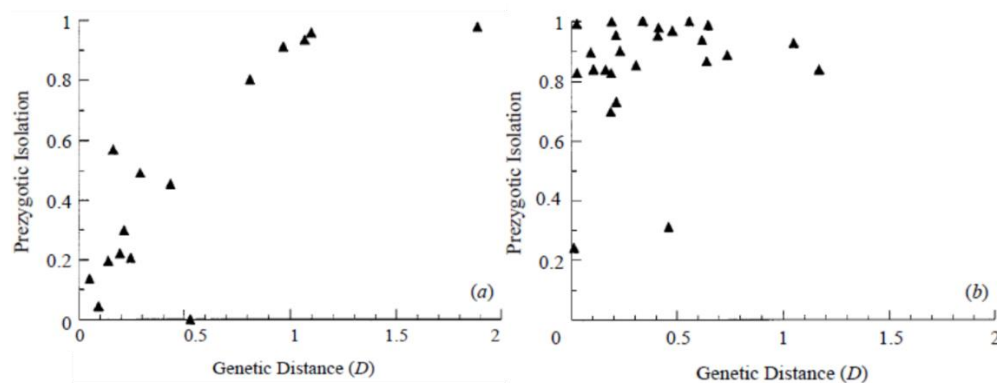


Figure 3 and 4: Strength of pre-zygotic isolation against genetic distance among allopatric (left) and sympatric (right) species.

1 – Explain the terms prezygotic and postzygotic isolation, and allopatry and sympatry.

2 – After briefly explaining the results presented in the figures, explain what particular mechanism in the speciation process this study aims at showing.

Question 3 – Evolutionary trees (25 points)

The islands of the Caribbean are home to more than hundred species of Anolis lizards, a closely related group of lizards in the genus *Anolis*. Research on these lizards has increased our understanding of evolutionary processes. For example, studies have shown that different types of Anolis lizards have evolved adaptations that enable them to be successful in different ecological niches. Hence, ecomorphs inhabiting different parts of trees, grasses, and bushes have evolved.

Assume you are studying a set of 16 species of Anolis lizards, each one living on one of the four islands Cuba, Jamaica, Hispaniola, or Puerto Rico. Each of the species belong to one of four ecomorphs: Grass-bush, Trunk-ground, Twig, or Trunk-crown. For each of the 16 species, the island it inhabits, and its ecomorph is listed in Table 1.

Two alternative hypotheses can be generated to explain why similar ecomorphs can be found on each of the different Caribbean islands:

Hypothesis 1: Each ecomorph evolved once and migrated to the other islands. Or perhaps the islands were contiguous in the past when the ecomorphs evolved, and then subsequently became separated.

Hypothesis 2: The ecomorphs evolved repeatedly and independently on each of the islands.

Table 1: A list of the 16 Anolis lizard species and the outgroup species used in your study. For each Anolis lizard species the island they live on and their ecomorph is given.

Species name	Island	Ecomorph
<i>Anolis alutaceus</i>	Cuba	Grass-bush
<i>Anolis angusticeps</i>	Cuba	Twig
<i>Anolis chlorocyanus</i>	Hispaniola	Trunk-crown
<i>Anolis cristatellus</i>	Puerto Rico	Trunk-ground
<i>Anolis cybotes</i>	Hispaniola	Trunk-ground
<i>Anolis evermanni</i>	Puerto Rico	Trunk-crown
<i>Anolis grahami</i>	Jamaica	Trunk-crown
<i>Anolis lineatopus</i>	Jamaica	Trunk-ground
<i>Anolis occultus</i>	Puerto Rico	Twig
<i>Anolis olssoni</i>	Hispaniola	Grass-bush
<i>Anolis ophiolepis</i>	Cuba	Grass-bush
<i>Anolis porcatus</i>	Cuba	Trunk-crown
<i>Anolis pulchellus</i>	Puerto Rico	Grass-bush
<i>Anolis sagrei</i>	Cuba	Trunk-ground
<i>Anolis shelpani</i>	Hispaniola	Twig
<i>Anolis valencienni</i>	Jamaica	Twig
<i>Leiocephalus barahonensis</i>		Outgroup

a) What is the prediction for each of the two hypotheses regarding evolutionary relationships between Anolis lizard species within ecomorphs versus within islands.

b) Briefly explain what convergent evolution is, and give at least two examples.

To determine the evolutionary history between the species you carried out a phylogenetic analysis based on mitochondrial DNA sequence data. You used the species *Leiocephalus barahonensis* as an outgroup. Based on your analyses you constructed the phylogenetic tree shown in Figure 5.

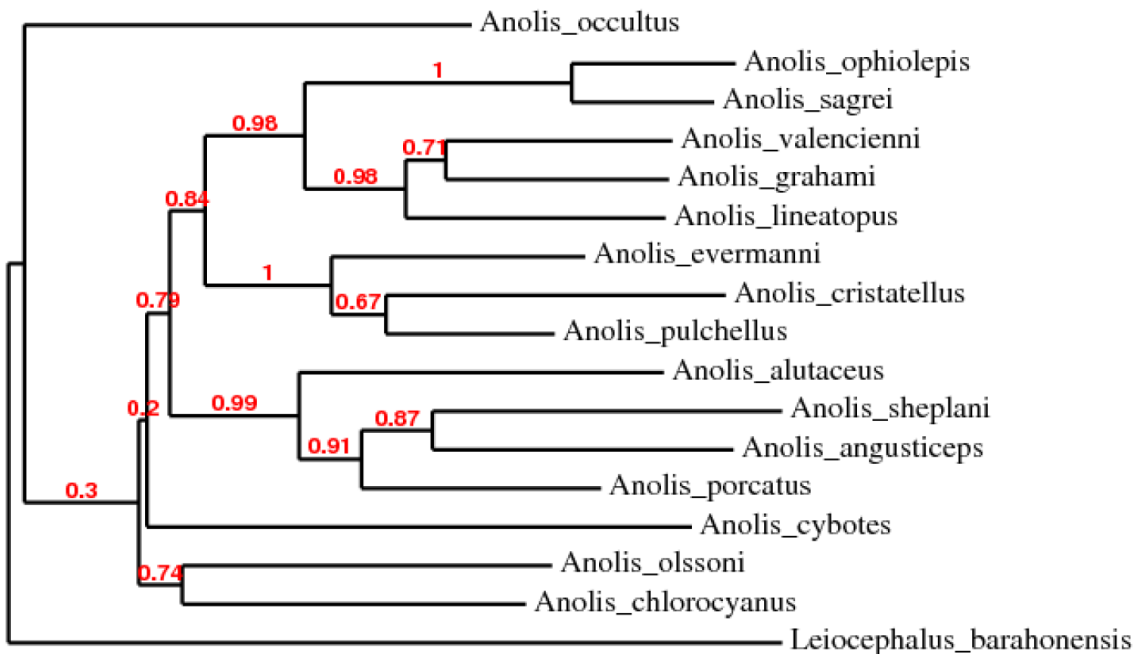


Figure 5: A phylogenetic tree based on mitochondrial DNA sequence data from 16 species of *Anolis* lizards, and *Leiocephalus barahonensis* (the outgroup).

c) Which hypothesis is supported by the general patterns you see in the phylogenetic tree? Justify your answer and explain your reasoning. (Hint: it may help if you color the branches in the phylogenetic tree to get a visual picture of how the species evolved; 1) color each branch according to the ecomorph, and 2) color each branch according to the island of origin.)

d) Examine the evolutionary relationship between *Anolis shelplani* and *Anolis angusticeps*. Does it obey the hypothesis you provided in the question above? Explain your answer, and develop a possible hypothesis that could explain this relationship.

Question 4 – Population genetics (25 points)

Populations of rock pocket mice (*Chaetodipus intermedius*) are found all over the Sonoran Desert in the southwestern United States. Two colour types occur widely in the area, a light-coloured type and a dark-coloured type. Similarly, there are two major colours of substrate (surface material), that make up the rocky desert floor. Most of the desert landscape consists of light-coloured sand and granite. Here and there there are patches of dark volcanic rocks that formed from cooling lava, which are separated by several kilometres of light-coloured substrate. These areas of dark volcanic rock range in age from 1,000 to more than 1million years old.

The gene *Mc1r* has been shown to affect fur colour in rock pocket mice. For simplicity we will here assume that fur colour is determined by only this gene and that it has two alleles: the allele for dark-coloured fur (*D*) is dominant over the allele for light-coloured fur (*d*).

Pretend you are a researcher who sampled rock pocket mice in four subpopulations across the Sonoran Desert. In the first subpopulation (nr. 1) you sampled 45 mice; three mice with the light fur phenotype, and 42 mice with the dark fur phenotype. This subpopulation was living on dark-coloured substrate.

a) Assume that the subpopulation was in Hardy-Weinberg equilibrium and calculate: 1) the allele frequencies, 2) the genotype frequencies, and 3) the expected numbers of individuals having each genotype.

You then sample mice in three more subpopulations (subpopulations 2, 3 and 4) and obtained the following data (Table 2):

Table 2: The substrate colour, total number of sampled rock pocket mice, allele frequencies at the Mc1r gene, and numbers of mice with the three genotypes, in each of the four sampled subpopulations in the Sonoran desert. Note that you calculate information for subpopulation 1 in part a) of this question.

Sub-pop. nr.	Substrate colour	Total number of mice	Frequency of D allele (p)	Frequency of d allele (q)	Mice with DD genotype	Mice with Dd genotype	Mice with dd genotype
1	Dark	45	See a)	See a)	See a)	See a)	See a)
2	Dark	50	0.8000	0.2000	32	16	2
3	Light	60	0.0084	0.9916	0	1	59
4	Light	85	0.0299	0.9701	0	5	80

b) Use a Chi-square test to examine if the four subpopulations are likely to be random samples from a large and panmictic (i.e. random mating) population which is in Hardy-Weinberg equilibrium. See the Appendix for a Chi-square table.

You then carry out two Chi-square tests to examine if the two populations on light substrate could be part of the same panmictic (i.e. random-mating) light-substrate population, and the two populations on dark substrate could be part of the another panmictic dark-substrate population. Your results show that you cannot reject the hypotheses that the two light-substrate populations are samples from a large population in Hardy-Weinberg equilibrium, and that the two dark-substrate populations are samples from another large population in Hardy-Weinberg equilibrium ($P > 0.05$ for both Chi-square tests). You then decide to pool the data from the two light-substrate populations, and pool the data from the two dark-substrate populations, before you examine the level of genetic differentiation between the pooled samples of populations living on either light or dark substrate.

c) Calculate F_{ST} between the pooled light-substrate population and the pooled dark-substrate population.

d) Explain which evolutionary forces that may affect variation at the Mc1r gene within and between rock pocket mouse populations. Based on the results in a)-c) explain which evolutionary force(s) you believe is/are most important for the observed patterns.

Norsk - Bokmål

Spørsmål 1 – (35 poeng)

Campanula rotundifolia (Blåklokke, Campanulaceae) er en flerårig urt som strekker seg over store høydegradienter i Norge. Blomstene til *Campanula* bestøves av bier i lavlandet, og humler i høytliggende strøk. Observasjoner av forskjellige populasjoner av *Campanula* viser at høytliggende populasjoner har mindre planter, men større blomster enn lavlandspopulasjoner.

For å forstå årsakene til disse fenotypiske forskjellene, vil du foreslå en rekke eksperimenter for å svare på følgende spørsmål:

1 – Er størrelsesvariasjon i *Campanula* forårsaket av lokal tilpasning, eller fenotypisk plastisitet?

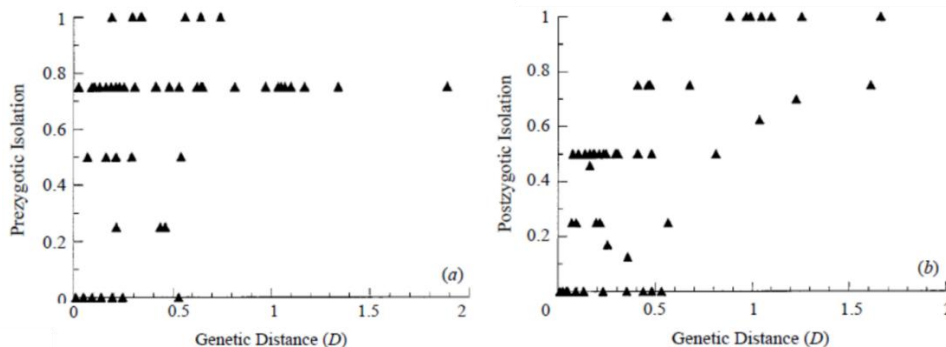
2 – Forutsatt at størrelsesforskjeller skyldes lokal tilpasning, hvordan kan du beregne arvbarheten av de forskjellige egenskapene?

3 – Hvis forskjellen i blomsterstørrelse mellom populasjoner på forskjellige høyder resulterer fra størrelsesforskjellen på pollinatorene (bier eller humler), hvordan kan du vise at utvalget (seleksjon) for blomsterstørrelse skiller seg mellom lavt- og høytliggende populasjoner?

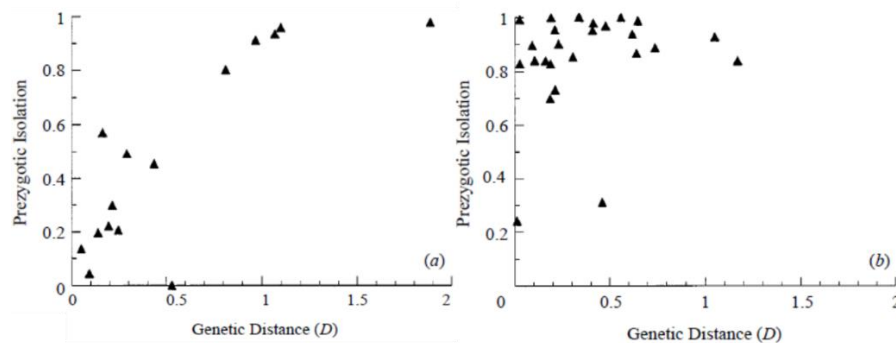
Du bør tydelig forklare logikken i hvert forsøk, det betyr forklar sammenhengen mellom spørsmålet og hvilken metode som brukes. Bruk skjematisk tegning om nødvendig.

Spørsmål 2 – (15 poeng)

I 1997 publiserte Coyne og Orr en viktig studie hvor de testet betydningen av pre- og postzygotisk isolasjon mellom arter av *Drosophila* (bananfluer) med ulik grad av genetisk differensiasjon og som opptrer allopatrisk eller sympatrisk. De viktigste resultatene av deres studie er presentert i de fire figurene nedenfor.



Figur 1 og 2: Styrke av pre- (venstre) og postzygotisk (høyre) isolasjon i *Drosophila* plottet mot genetisk avstand.



Figur 3 og 4: Styrke av prezygotisk isolasjon mot genetisk avstand mellom allopatriske (venstre) og sympatriske (høyre) arter.

1 - Forklar begrepene prezygotisk og postzygotisk isolasjon, og allopatri og sympatri.

2 - Etter å kort ha forklart resultatene presentert i figurene, forklar hvilken bestemt mekanisme i artsdannelsesprosessen denne studien tar sikte på å vise.

Spørsmål 3 – Evolusjonære trær (25 poeng)

På øyene i det Karibiske hav lever det mer enn hundre arter anoleøgler, ei nært beslektet gruppe øgler i slekta *Anolis*. Forskning på disse øglene har økt forståelsen vår av evolusjonære prosesser. Studier har for eksempel vist at ulike typer *Anolis*-øgler har utviklet tilpasninger som gjør det mulig for dem å være framgangsrike i ulike økologiske nisjer. Som et resultat av dette har det blitt utviklet (evolvert) økomorfer som lever i ulike deler av trær, gras og busker.

Anta at du studerer et sett av 16 arter *Anolis*-øgler. Hver av artene lever på en av øyene Cuba, Jamaica, Hispaniola, eller Puerto Rico. Hver av artene tilhører en av de fire økomorfene: Grass-bush (gras-busk), Trunk-ground (trestamme-jord), Twig (kvist), eller Trunk-crown (trestamme-trekrone). I Tabell 1 finner du ei liste over alle de 16 artene, øya de lever på, og økomorfen deres.

Det kan settes opp to alternative hypoteser som forklarer hvorfor de samme økomorfene kan finnes på hver av øyene i det Karibiske hav:

Hypotese 1: Hver økomorf utviklet seg én gang og spredte seg så til de andre øyene. Eller kanskje øyene hang sammen da økomorfene utviklet seg, og øyene deretter ble separert.

Hypotese 2: Økomorfene utviklet seg flere ganger og uavhengig av hverandre på hver av øyene.

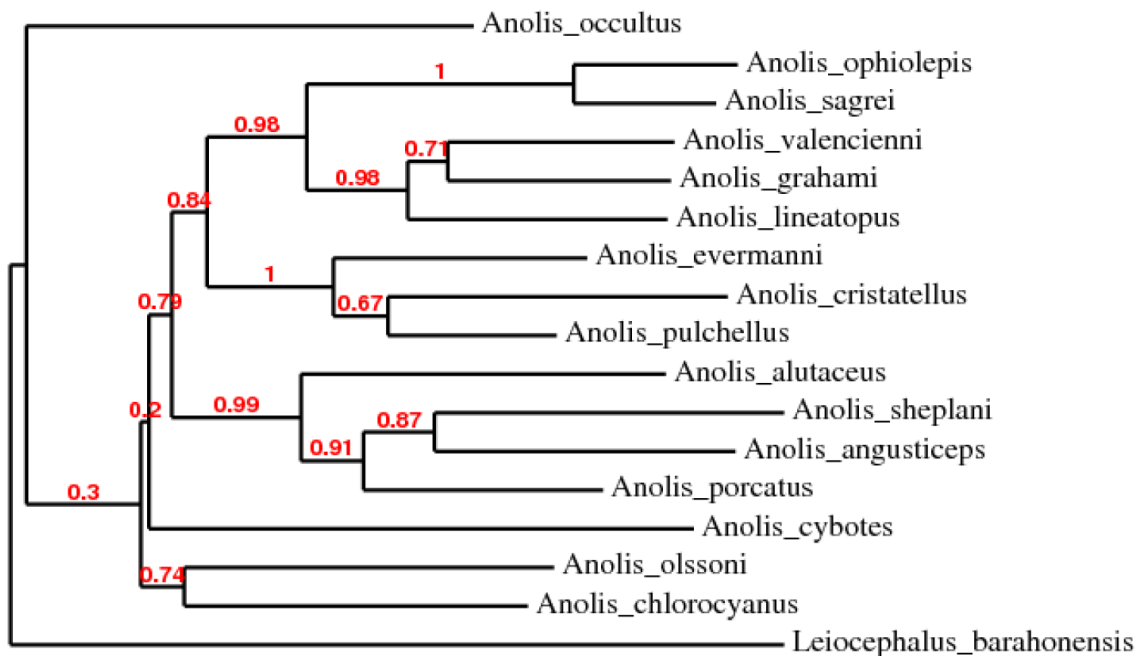
Tabell 1: Liste med de 16 *Anolis*-øgleartene og utgruppe-arten i studien din. For hver *Anolis*-øgleart (Species name) er det oppgitt hvilken øy den lever på (Island) og økomorfen den tilhører (Ecomorph).

Species name	Island	Ecomorph
<i>Anolis alutaceus</i>	Cuba	Grass-bush
<i>Anolis angusticeps</i>	Cuba	Twig
<i>Anolis chlorocyanus</i>	Hispaniola	Trunk-crown
<i>Anolis cristatellus</i>	Puerto Rico	Trunk-ground
<i>Anolis cybotes</i>	Hispaniola	Trunk-ground
<i>Anolis evermanni</i>	Puerto Rico	Trunk-crown
<i>Anolis grahamae</i>	Jamaica	Trunk-crown
<i>Anolis lineatopus</i>	Jamaica	Trunk-ground
<i>Anolis occultus</i>	Puerto Rico	Twig
<i>Anolis olssoni</i>	Hispaniola	Grass-bush
<i>Anolis ophiolepis</i>	Cuba	Grass-bush
<i>Anolis porcatus</i>	Cuba	Trunk-crown
<i>Anolis pulchellus</i>	Puerto Rico	Grass-bush
<i>Anolis sagrei</i>	Cuba	Trunk-ground
<i>Anolis shelpani</i>	Hispaniola	Twig
<i>Anolis valencienni</i>	Jamaica	Twig
<i>Leiocephalus barahonensis</i>		Outgroup

a) Hva er prediksjonen for hver av de to hypotesene når det gjelder evolusjonære slektskap mellom *Anolis*-øgleartene innen økomorfer kontra innen øyer?

b) Forklar kort hva konvergent evolusjon er, og gi minst to eksempler.

For å avgjøre den evolusjonære historien mellom artene utførte du en fylogenetisk analyse basert på DNA sekvens data fra mitokondrier. Du brukte arten *Leiocephalus barahonensis* som en utgruppe. Basert på analysene dine lagde du det fylogenetiske treet som vises i Figur 5.



Figur 5: Et fylogenetisk tre basert på mitokondrielle DNA sekvenser fra 16 arter av Anolis-øglar, og *Leiocephalus barahonensis* (utgruppa).

c) Hvilken hypotese støttes av de generelle mønstrene du ser i det fylogenetiske treet? Begrunn svaret ditt og forklar hvordan du tenker. (Hint: Det kan hjelpe hvis du fargelegger greinene i det fylogenetiske treet for å få et visuelt bilde av hvordan artene utvikla seg; 1) fargelegg hver grein i henhold til økomorf, og 2) fargelegg hver grein i henhold til øya som arten lever på.)

d) Undersøk det evolusjonære slektskapet mellom *Anolis shelplani* og *Anolis angusticeps*. Stemmer det du ser med hypotesen du identifiserte i c)? Forklar svaret ditt, og sett opp en mulig hypotese som kan forklare dette slektskapet.

Spørsmål 4 – Populasjonsgenetikk (25 poeng)

En finner populasjoner av «rock pocket mouse» (*Chaetodipus intermedius*) over hele Sonoraørkenen i sørvest USA. To fargetyper finnes spredt over hele området, en lys type og en mørk type. Den steinete Sonoraørkenen består av to typer substrat («jordsmonn»). Det meste av ørkenlandskapet består av lys sand og granitt. Her og der er det imidlertid områder med mørk vulkansk stein som har blitt danna av avkjølt lava, og disse mørke områdene er atskilt av flere kilometer med lyst substrat. Områdene med mørk vulkansk stein er mellom 1000 og mer enn 1 million år gamle.

Det har blitt vist at Mc1r-genet påvirker pelsfargen hos rock pocket mouse. For enkelhets skyld antar vi at pelsfargen kun bestemmes av dette genet, og at genet har to alleler: Allelet for mørk pels (*D*) er dominant over allelet for lys pels (*d*).

Lat som om du er en forsker som har sampla (tatt prøver av) rock pocket mouse i fire subpopulasjoner i Sonoraørkenen. I den første subpopulasjonen (nr. 1) sampla du 45 mus; tre med lys pels fenotype og 42 med mørk pels fenotype. Denne subpopulasjonen lever på mørkt substrat.

a) Anta at subpopulasjonen er i Hardy-Weinberg likevekt og beregn: 1) allelfrekvensene, 2) genotypfrekvensene, og 3) de forventede antallene av individer med hver genotype.

Du sampla så mus i tre andre subpopulasjoner (subpopulasjoner 2, 3 og 4) og fikk følgende data (Tabell 2):

Tabell 2: Substratfargen, totalt antall sampla rock pocket mouse, allelfrekvenser på Mc1r genet, og antall mus med hver av de tre genotypene i hver av de fire subpopulasjonene du sampla i Sonoraørkenen. Tallene for subpopulasjon 1 beregna du i del a) av spørsmålet.

Sub-pop. nr.	Substrat-farge	Totalt antall mus	Frekvens av D allelet (p)	Frekvens av d allelet (q)	Mus med DD genotypen	Mus med Dd genotypen	Mus med dd genotypen
1	Mørkt	45	Se a)	Se a)	Se a)	Se a)	Se a)
2	Mørkt	50	0.8000	0.2000	32	16	2
3	Lyst	60	0.0084	0.9916	0	1	59
4	Lyst	85	0.0299	0.9701	0	5	80

b) Bruk en Kji-kvadrat-test for å undersøke om det er sannsynlig at de fire subpopulasjonene er sampler fra en stor og panmiktisk (dvs. tilfeldig-parende) populasjon som er i Hardy-Weinberg likevekt. See Appendix for en Kji-kvadrat-tabell.

Du utførte så to andre Kji-kvadrat-tester for å undersøke om det er sannsynlig at de to populasjonene på lyst substrat er sampler fra den samme panmiktiske (dvs. tilfeldig-parende) lyst-substrat-populasjonen, og om de to populasjonene på mørkt substrat er sampler fra en annen panmiktisk mørkt-substrat-populasjon. Resultatene dine viser at du verken kan forkaste hypotesen om at de to lyst-substrat-subpopulasjonene er sampler fra en stor populasjon i Hardy-Weinberg likevekt, eller hypotesen at de to mørkt-substrat-subpopulasjonene er sampler fra en annen stor populasjon i Hardy-Weinberg likevekt ($P > 0.05$ for begge Kji-kvadrat-tester). Du bestemmer deg derfor for å slå sammen dataene fra de to lyst-substrat-subpopulasjonene, og slå sammen dataene fra de to mørkt-substrat-subpopulasjonene, før du undersøker nivået av genetisk differensiering mellom de sammenslåtte populasjonene som lever på enten lyst eller mørkt substrat.

c) Beregn F_{ST} mellom den sammenslåtte lyst-substrat-populasjonen og den sammenslåtte mørkt-substrat-populasjonen.

d) Forklar hvilke evolusjonære krefter som kan påvirke variasjon på Mc1r-genet innen og mellom rock pocket mouse populasjoner. Forklar basert på resultatene i a)-c) hvilken/hvilke evolusjonære kraft/krefter du mener er viktigst for de observerte mønstrene.

Norsk - Nynorsk

Spørsmål 1 – (35 poeng)

Campanula (Blåklukke, Campanulaceae) er ein fleirårig urt som strekkjer seg over store høgdegradientar i Noreg. Blomane vert bestøva av bier i låglandet, og humler i høgareliggende strøk. Observasjonar av ulike populasjonar av *Campanula* viser at høgtliggende populasjonar har lågare planter, men større blomar enn låglandspopulasjonar.

For å forstå årsakene til desse fenotypiske forskjellane, vil du foreslå ei rekkje eksperimenter for å svare på følgjande spørsmål:

1 – Er størrelsesvariasjon i *Campanula* grunna lokal tilpassing, eller fenotypisk plastisitet?

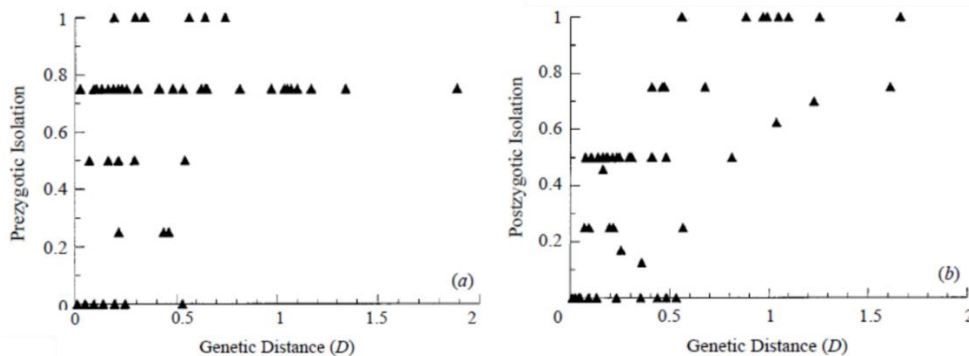
2 – Føreset at størrelsesforskjellar er skulda lokal tilpassing, korleis kan du rekne ut arvelegheita til dei ulike eigenskapane?

3 – Dersom forskjellen i blomestørrelse mellom populasjonar på ulike høgder er eit resultat av forskjellar i størrelsen på pollinatorane (bier eller humler), korleis kan du vise at utvalet (seleksjon) for blomestørrelse skil seg mellom lågt- og høgtliggende populasjonar?

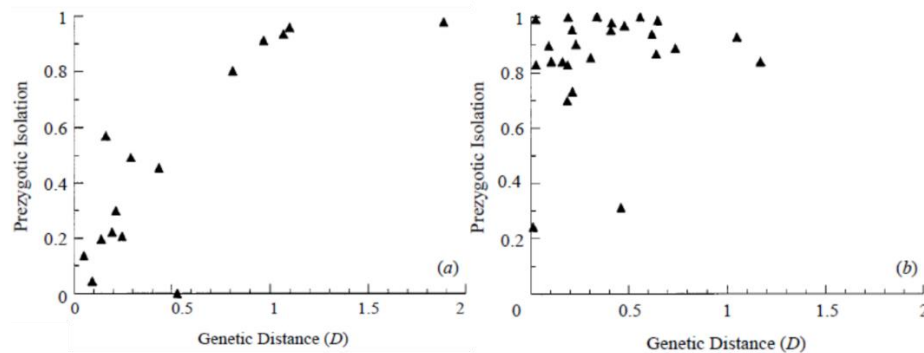
Du bør forklare tydeleg logikken i kvart forsøk, altså forklare samanhengen mellom spørsmålet og kva metode som vert brukt. Bruk skjematisk teikning om det er nødvendig.

Spørsmål 2 – (15 poeng)

I 1997 publiserte Coyne og Orr ein viktig studie der dei testa viktige av pre- og postzygotisk isolasjon mellom artar av *Drosophila* (bananfluge) med ulik grad av genetisk differensiering og som opptrer allopatrisk eller sympatrisk. Dei viktigaste resultatane av studien er presentert i dei fire figurene under.



Figur 1 og 2: Styrke av pre- (venstre) og postzygotisk (høyre) isolasjon i *Drosophila* plotta mot genetisk avstand.



Figur 3 og 4: Styrke av prezygotisk isolasjon mot genetisk avstand mellom allopatriske (venstre) og sympatriske (høyre) artar.

1 - Forklar omgrepa prezygotisk og postzygotisk isolasjon, og allopatri og sympatri.

2 – Etter å kort ha forklart resultatene som er presentert i figurane, forklar kva bestemt mekanisme i artsdanningsprosessen denne studien tar sikte på å vise.

Spørsmål 3 – Evolusjonære tre (25 poeng)

På øyane i det Karibiske hav lever det meir enn hundre arter anoleøgler, ei gruppe øgler i slekta *Anolis* som er nært i slekt. Forsking på desse øglene har gjort at vi forstår evolusjonære prosessar betre. Studiar har for eksempel vist at ulike typar *Anolis*-øgler har utvikla tilpassingar som gjer det mogleg for dei å være framgangsrike i ulike økologiske nisjar. Som eit resultat av dette har det blitt utvikla (evolvert) økomorfar som lever i ulike delar av trær, gras og busker.

Anta at du studerer eit sett av 16 arter *Anolis*-øgler. Kvar av artene lever på ei av øyane Cuba, Jamaica, Hispaniola, eller Puerto Rico. Kvar av artene høyrer til ein av dei fire økomorfane: Grass-bush (gras-busk), Trunk-ground (trestamme-jord), Twig (kvist), eller Trunk-crown (trestamme-trekrone). I Tabell 1 finn du ei liste over alle dei 16 artene, øya dei lever på, og økomorfen dei har.

Vi kan sette opp to alternative hypotesar som forklarar kvifor dei same økomorfane kan finnast på kvar av øyane i det Karibiske hav:

Hypotese 1: Kvar økomorf utvikla seg ein gong og spreidde seg så til dei andre øyane. Eller kanskje øyane hang saman da økomorfane utvikla seg, og øyane deretter blei separert.

Hypotese 2: Økomorfane utvikla seg fleire gonger og uavhengig av kvarandre på kvar av øyane.

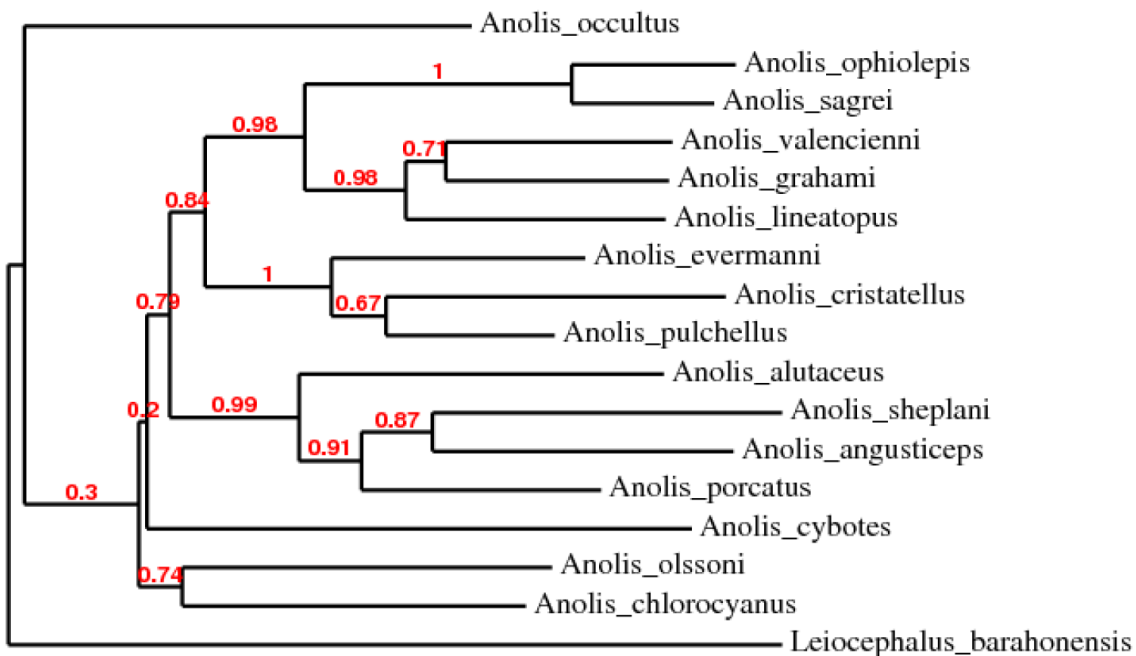
Tabell 1: Liste med dei 16 *Anolis*-øgleartene og utgruppe-arten i studien din. For kvar *Anolis*-øgleart (Species name) er det oppgitt kva for øy den lever på (Island) og økomorfen dei har (Ecomorph).

Species name	Island	Ecomorph
<i>Anolis alutaceus</i>	Cuba	Grass-bush
<i>Anolis angusticeps</i>	Cuba	Twig
<i>Anolis chlorocyanus</i>	Hispaniola	Trunk-crown
<i>Anolis cristatellus</i>	Puerto Rico	Trunk-ground
<i>Anolis cybotes</i>	Hispaniola	Trunk-ground
<i>Anolis evermanni</i>	Puerto Rico	Trunk-crown
<i>Anolis grahami</i>	Jamaica	Trunk-crown
<i>Anolis lineatopus</i>	Jamaica	Trunk-ground
<i>Anolis occultus</i>	Puerto Rico	Twig
<i>Anolis olssoni</i>	Hispaniola	Grass-bush
<i>Anolis ophiolepis</i>	Cuba	Grass-bush
<i>Anolis porcatus</i>	Cuba	Trunk-crown
<i>Anolis pulchellus</i>	Puerto Rico	Grass-bush
<i>Anolis sagrei</i>	Cuba	Trunk-ground
<i>Anolis shelpani</i>	Hispaniola	Twig
<i>Anolis valencienni</i>	Jamaica	Twig
<i>Leiocephalus barahonensis</i>		Outgroup

a) Kva er forventninga (prediksjonen) for kvar av dei to hypotesane når det gjeld evolusjonære slektskap mellom *Anolis*-øgleartene innan økomorfar kontra innan øyar?

b) Forklar kort kva konvergent evolusjon er, og gi minst to eksempel.

For å fastsette den evolusjonære historia mellom artene gjorde du ei fylogenetisk analyse basert på DNA sekvens data frå mitokondrier. Du brukte arten *Leiocephalus barahonensis* som ei utgruppe. Basert på analysane dine lagde du det fylogenetiske treet i Figur 5.



Figur 5: Eit fylogenetisk tre basert på mitokondrielle DNA sekvensar frå 16 arter av Anolis-øglar, og *Leiocephalus barahonensis* (utgruppa).

c) Kva for ein hypotese blir støtta av dei generelle mønstra du ser i det fylogenetiske treet? Grunn-
 gjø svaret ditt og forklar korleis du tenkjer. (Hint: Det kan hjelpe om du fargelegg greinene i det
 fylogenetiske treet for å få eit bilde av korleis artene utvikla seg; 1) fargelegg kvar grein ifølgje
 økomorf, og 2) fargelegg kvar grein ifølgje øya som arten lever på.)

d) Undersøk den evolusjonære slektskapen mellom *Anolis shelplani* og *Anolis augusticeps*. Stem-
 mer det du ser med hypotesen du identifiserte i c)? Forklar svaret ditt, og sett opp ein mulig hy-
 potese som kan forklare denne slektskapen.

Spørsmål 4 – Populasjonsgenetikk (25 poeng)

Vi finn populasjonar av «rock pocket mouse» (*Chaetodipus intermedius*) over hele Sonoraørkenen i sør-
 vest USA. To fargetypar finnast spreidd over hele området, ein lys type og ein mørk type. Den steinete
 Sonoraørkenen består av to typar substrat («jordsmonn»). Det meste av ørkenlandskapet består av lys
 sand og granitt. Men her og der er det område med mørk vulkansk stein som har blitt danna av avkjølt
 lava, og desse mørke områda er skilt av fleire kilometer med lyst substrat. Områda med mørk vulkansk
 stein er mellom 1000 og meir enn 1 million år gamle.

Ein har vist at Mc1r-genet påverkar pelsfargen hos rock pocket mouse. For enkelheits skyld går vi
 ut frå at pelsfargen berre blir bestemt av dette genet, og at genet har to allel: Allelet for mørk pels (*D*) er
 dominant over allelet for lys pels (*d*).

Lat som om du er ein forskar som har sampla (tatt prøver av) rock pocket mouse i fire subpopula-
 sjonar i Sonoraørkenen. I den første subpopulasjonen (nr. 1) sampla du 45 mus; tre med lys pels fenotype
 og 42 med mørk pels fenotype. Denne subpopulasjonen lever på mørkt substrat.

a) Gå ut frå at subpopulasjonen er i Hardy-Weinberg likevekt og rekn ut: 1) allelfrekvensane, 2) genotypfrekvensane, og 3) dei forventa tala av individ med kvar genotype.

Du sampla så mus i tre andre subpopulasjonar (subpopulasjonar 2, 3 og 4) og fikk desse dataa (Tabell 2):

Tabell 2: Substratfargen, totalt tal sampla rock pocket mouse, allelfrekvensar på Mc1r genet, og tal mus med kvar av dei tre genotypane i kvar av dei fire subpopulasjonane du sampla i Sonoraørkenen. Tala for subpopulasjon 1 rekna du ut i del a) av spørsmålet.

Sub-pop. nr.	Substrat-farge	Totalt tal mus	Frekvens av D allelet (p)	Frekvens av d allelet (q)	Mus med DD genotypen	Mus med Dd genotypen	Mus med dd genotypen
1	Mørkt	45	Se a)	Se a)	Se a)	Se a)	Se a)
2	Mørkt	50	0.8000	0.2000	32	16	2
3	Lyst	60	0.0084	0.9916	0	1	59
4	Lyst	85	0.0299	0.9701	0	5	80

b) Bruk ein Kji-kvadrat-test for å finne ut om det er sannsynleg at dei fire subpopulasjonane er sampele frå ein stor og panmiktisk (dvs. tilfeldig-parande) populasjon som er i Hardy-Weinberg likevekt. See Appendix for ein Kji-kvadrat-tabell.

Du gjorde så to andre Kji-kvadrat-testar for å finne ut om det er sannsynleg at dei to populasjonane på lyst substrat er sampele frå den same panmiktiske (dvs. tilfeldig-parande) lyst-substrat-populasjonen, og om dei to populasjonane på mørkt substrat er sampele frå ein annan panmiktisk mørkt-substrat-populasjon. Resultata dine viser at du ikkje kan forkaste hypotesen om at dei to lyst-substrat-subpopulasjonane er sampele frå ein stor populasjon i Hardy-Weinberg likevekt, og at dei to mørkt-substrat-subpopulasjonane er sampele frå ein annan stor populasjon i Hardy-Weinberg likevekt ($P > 0.05$ for begge Kji-kvadrat-testar). Du bestemmer deg derfor for å slå saman dataa frå dei to lyst-substrat-subpopulasjonane, og slå saman dataa frå dei to mørkt-substrat-subpopulasjonane, før du undersøker nivået av genetisk differensiering mellom dei samanslåtte populasjonane som lever på enten lyst eller mørkt substrat.

c) Rekn ut F_{ST} mellom den samanslåtte lyst-substrat-populasjonen og den samanslåtte mørkt-substrat-populasjonen.

d) Forklar kva for evolusjonære krefter som kan påverke variasjon på Mc1r-genet innan og mellom rock pocket mouse populasjonar. Forklar basert på resultatane i a)-c) kva for evolusjonær kraft/krefter du meiner er viktigast for dei observerte mønstra.

Appendix

Chi-square table: Critical values of the Chi-square distribution for up to 5 degrees of freedom (d.f.). The proportions in the table (corresponding to $\alpha=0.05$, 0.01, etc.) represent the area to the right of the critical value of Chi-square given in the table, as shown in the figure below. The null-hypothesis is usually not rejected unless the probability associated with the calculated Chi-square is less than 0.05.

