

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: 27/5-2016**

**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): 9**

**Number of pages enclosed: 1**

|  |
| --- |
| **Informasjon om trykking av eksamensoppgave Originalen er:****1-sidig □ 2-sidig X****sort/hvit X farger □** |

**Checked by:**

\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_

Date Signature

**English**

**Question 1 - Speciation (20 points)**

In a paper published in *Evolution* in 1999, Suzanne Edmands reports the results of a series of crosses between populations of the copepod *Tigriopus californicus* that are separated by increasing geographic distances. The crosses are first made between pairs of parental populations to provide the F1. Individuals from the F1 are then crossed to produce the F2. Edmands also estimates the genetic divergence between populations by measuring the proportion of sequence divergence for a 606-bp region of the mitochondrial gene cytochrome oxidase I (COI). At each generation, she measures three traits that are closely related to fitness: hatching number, survival, and proportion of metamorphosis. The results of the experiment are presented in the figure below.



Fig. 1 Linear regressions of mean fitness components in F1 (white rectangles, dashed lines) and F2 (black ovals, solid lines) inter-population hybrids on the genetic and geographic divergence between populations. Data are standardized to have midparent means equal to one (stippled lines).

1. What is the general context of the study? (What is the general process the author aims at understanding?)
2. Explain which specific hypothesis is tested in this experiment. You will particularly explain the genetic mechanisms that are expected to be shown by this experiment.
3. Interpret the results.

**Question 2 – Life history evolution (20 points)**

1. Explain the evolutionary theory of aging. You can use a graphical or mathematical model to illustrate your explanation.
2. Explain why the concept of antagonistic pleiotropy is particularly important for this theory. Give an example of antagonistic pleiotropy.

**Question 3 – Macro-evolution (10 points)**

Gradualism and punctuated equilibrium have been suggested as two different patterns of evolution. Explain these two terms and provide arguments/evidence in favor or against each of these patterns.

**Question 4 – Population genetics (25 points)**

In a recent study published in Science, Lamichhanney et al. (2016) showed that the beak size of Darwin’s finches on the Galapagos islands is determined by a gene called HMGA2. This gene has two alleles L and S. Individuals who are homozygous LL at HMGA2 have large beaks, SS homozygotes have small beaks, and LS heterozygotes have intermediate sized beaks. As part of a long-term study of the medium ground finch (*Geospiza fortis*) on the island of Daphne Major, all the offspring produced in 2004 (n=71) were genotyped at the HMGA2 gene: 20 offspring had the LL genotype, 19 had the SS genotype, and 32 had the LS genotype.

1. Calculate the allele frequencies at the HMGA2 gene among offspring produced in 2004.
2. Use a chi-square test (χ2-test) to examine whether the HMGA2 gene was in Hardy-Weinberg equilibrium in the population of offspring produced in 2004 (see the attached chi-square table).

There was a severe drought on Daphne Major in 2004/05, and when the researchers returned to Daphne Major right before the breeding season in 2005 only 37 of the 71 offspring produced the year before were still alive and could start breeding (they start breeding as one year old): 6 individuals had the LL genotype, 14 individuals had the SS genotype, and 17 individuals had the LS genotype. Assume that the sex ratio among these surviving individuals was approx. 1:1 and that they mated randomly with each other and produced 80 offspring in the 2005 breeding season.

1. Explain what the relative fitness of the three HMGA2 genotypes were during the drought in 2004/05.
2. Calculate the allele frequencies and genotype frequencies at the HMGA2 gene among offspring produced in 2005.
3. Compare the allele frequencies and genotype frequencies in the offspring produced in 2004 and 2005, and explain what has happened (on both the phenotypic and genetic levels).

**Question 5 – Population genetics (15 points)**

In another study of the medium ground finch on the Galapagos islands which was published in Nature, Lamichhanney et al. (2015) found that alleles at the gene ALX1 cause variation in beak shape, i.e. whether the beaks are long and pointed or short and blunt. Both the ALX1 gene and the HMGA2 gene are located in chromosome 1, but they are located 7.5 million base pairs apart on this chromosome. Assume that there is no selection acting directly on the ALX1 gene.

1. Given that the ALX1 and HMGA2 genes are located on the same chromosome, explain whether you expect the two genes to be in linkage equilibrium or linkage disequilibrium (LD).
2. Explain whether you expect alleles at ALX1 to change across generations (hint: use information from Question 4).
3. Explain how linkage disequilibrium between two genes can be reduced and eliminated in a population.

**Question 6 – Genomics (10 points)**

When we consider the genome sizes of multicellular organisms we say that there is a “C-value paradox”. Explain by using figures what this paradox is, and the reasons for this paradox.

**Norsk - Bokmål**

**Spørsmål 1 - Artsdannelse (20 poeng)**

I en artikkel publisert i 1999 i *Evolution*, presenterer Suzanne Edmands resultatene av en serie kryss mellom populasjoner av *Tigriopus californicus* over økende geografiske distanser. Kryssene er først gjort mellom par av foreldrepopulasjoner for å generere en F1, og F1 generasjonene er så krysset med hverandre for å generere F2. Edmands estimerer også den genetiske divergensen mellom populasjonene ved å måle sekvensdivergens for en 606-bp region av det mitokondrielle genet ’cytochrome oxidase I’ (COI). I hver generasjon måler hun tre trekk som er nært knyttet til fitness: hatching number, overlevelse (survival) og andel metamorfose (proportion metamorphosis). Resultatene av eksperimentet er presentert i figuren under:



Fig. 1. Lineære regresjoner mellom gjennomsnittlige fitnesskomponenter i F1 (hvite rektangler, ikke heltrukket linje) og F2 (svarte ovaler, heltrukket linje) mellompopulasjonshybrider og genetisk og geografisk avstand mellom populasjonene. Dataene er standardisert til et foreldregjennomsnitt (midparent mean) lik 1 (stipplet linje).

1. Hva er den overordnede konteksten for studiet? (Hvilken prosess ønsker forfatterne å forstå?)
2. Forklar hvilken spesifikk hypotese som blir testet i studiet. Forklar spesielt hvilke genetiske mekanismer som er forventet å bli vist i dette eksperimentet.
3. Tolk resultatene.

**Spørsmål 2 – Livshistorieevolusjon (20 poeng)**

1. Forklar den evolusjonære teorien for aldring. Du kan bruke en grafisk eller matematisk modell for å illustrere forklaringen.
2. Forklar hvorfor konseptet antagonistisk pleiotropi er spesielt relevant for denne teorien. Gi et eksempel på antagonistisk pleiotropi.

**Spørsmål 3 – Makroevolusjon (10 poeng)**

Gradualisme og ‘punctuated equilibrium’ er to foreslåtte evolusjonære mønster. Forklar disse to begrepene, og gi argumenter/bevis for og imot hver av dem.

**Spørsmål 4 – Populasjonsgenetikk (25 poeng)**

I en ny studie publisert i Science viste Lamichhanney et al. (2016) at nebbstørrelsen til Darwinsfinkene på Galapagosøyene er bestemt av genet HMGA2. Dette genet har to alleler L og S. Individer som er homozygote LL på HMGA2 har store nebb, SS homozygoter har små nebb, og LS heterozygoter har nebb med intermediær størrelse. Som en del av en langtidsstudie av mellomjordspurv (*Geospiza fortis*) på øya Daphne Major, ble alle avkom produsert i 2004 (n=71) genotypa på HMGA2-genet: 20 avkom hadde LL-genotypen, 19 hadde SS-genotypen, og 32 hadde LS-genotypen.

1. Beregn allelfrekvensene på HMGA2-genet blant avkom produsert i 2004.
2. Bruk en kji-kvadrat-test (χ2-test) for å undersøke om HMGA2-genet var i Hardy-Weinberg likevekt i populasjonen av avkom produsert i 2004 (se den vedlagte kji-kvadrat-tabellen).

Det var kraftig tørke på Daphne Major i 2004/05, og da forskerne kom tilbake til Daphne Major rett før hekkesesongen i 2005 var bare 37 av de 71 avkommene som ble produsert året før fortsatt i live og kunne starte hekkinga (de begynner å hekke som ettåringer): 6 individer hadde LL-genotypen, 14 individer hadde SS-genotypen, og 17 individer hadde LS-genotypen. Anta at kjønnsratioen blant individene som overlevde var ca 1:1 og at de para seg tilfeldig med hverandre og produserte 80 avkom i 2005-hekkesesongen.

1. Forklar hva den relative fitnessen til de tre HMGA2-genotypene var under tørkeepisoden i 2004/05.
2. Beregn allelfrekvensene og genotypefrekvensene på HMGA2-genet blant avkom produsert i 2005.
3. Sammenlign allelfrekvensene og genotypefrekvensene hos avkommene som ble produsert i 2004 og 2005, og forklar hva som har skjedd (både fenotypisk og genetisk).

**Spørsmål 5 – Populasjonsgenetikk (15 poeng)**

I en annen studie på mellomjordspurv på Galapagosøyene som ble publisert i Nature fant Lamichhanney et al. (2015) at allelene på genet ALX1 forårsaker variasjon i nebbform; dvs. om nebbene blir lange og spisse eller korte og butte. Både ALX1-genet og HMGA2-genet ligger på kromosom 1, men de ligger 7,5 millioner basepar fra hverandre på dette kromosomet. Anta at det ikke er seleksjon som virker direkte på ALX1-genet.

1. Gitt at ALX1- og HMGA2-genene er plassert på samme kromosom, forklar om du forventer at de to genene er i koblings-likevekt (linkage equilibrium) eller koblings-ulikevekt (linkage disequilibrium, LD).
2. Forklar om du forventer at allelfrekvensene på ALX1-genet vil forandre seg fra generasjon til generasjon (hint: Bruk informasjon fra Spørsmål 4).
3. Forklar hvordan koblings-ulikevekt (linkage disequilibrium) mellom to gener kan reduseres og fjernes i en populasjon.

**Spørsmål 6 – Genomics (10 poeng)**

Når vi tenker på genom-størrelsen til flercella organismer sier vi at vi har et “C-verdi paradoks”. Forklar ved å bruke figurer hva dette paradokset er, og årsakene til dette paradokset.

**Norsk - Nynorsk**

**Spørsmål 1 – Artsdanning (20 poeng)**

I ein artikkel publisert i 1999 i *Evolution*, presenterer Suzanne Edmands resultata av ein serie kryss mellom populasjonar av *Tigriopus californicus* over aukande geografiske distanser. Kryssa er først gjort mellom par av foreldrepopulasjonar for å generere ein F1, og F1 generasjonane er så kryssa med kvarandre for å generere F2. Edmands estimerer også den genetiske divergensen mellom populasjonane ved å måle sekvensdivergens for en 606-bp region av det mitokondrielle genet ’cytochrome oxidase I’ (COI). I kvar generasjon måler hun tre trekk som er nært knytt til fitness: hatching number, overlevelse (survival) og del metamorfose (proportion metamorphosis). Resultata av eksperimentet er presentert i figuren under:



Fig. 1. Lineære regresjonar mellom gjennomsnittlige fitnesskomponentar i F1 (kvite rektangel, ikkje heiltrekt linje) og F2 (svarte ovalar, heiltrekt linje) mellompopulasjonshybridar og genetisk og geografisk avstand mellom populasjonane. Dataa er standardisert til eit foreldregjennomsnitt (midparent mean) lik 1 (stipla linje).

1. Kva er den overordna konteksten for studien? (Kva for prosess ønskjer forfatterane å forstå?)
2. Forklar kva for spesifikk hypotese som blir testa i studien. Forklar spesielt kva for genetiske mekanismar som er forventa å bli vist i dette eksperimentet.
3. Tolk resultata.

**Spørsmål 2 – Livshistorieevolusjon (20 poeng)**

1. Forklar den evolusjonære teorien for aldring. Du kan bruke ein grafisk eller matematisk modell for å illustrere forklaringa.
2. Forklar kvifor konseptet antagonistisk pleiotropi er spesielt relevant for denne teorien. Gi eit eksempel på antagonistisk pleiotropi.

**Spørsmål 3 – Makroevolusjon (10 poeng)**

Gradualisme og ‘punctuated equilibrium’ er to foreslåtte evolusjonære mønster. Forklar disse to begrepa, og gi argument/bevis for og imot kvar av dei.

**Spørsmål 4 – Populasjonsgenetikk (25 poeng)**

I ein ny studie publisert i Science viste Lamichhanney et al. (2016) at nebbstørrelsen til Darwins-finkane på Galapagosøyene er bestemt av genet HMGA2. Dette genet har to allel L og S. Individ som er homozygote LL på HMGA2 har store nebb, SS homozygotar har små nebb, og LS heterozygotar har nebb med intermediær størrelse. Som ein del av ein langtidsstudie av mellomjordspurv (*Geospiza fortis*) på øya Daphne Major, blei alle avkomma produsert i 2004 (n=71) genotypa på HMGA2-genet: 20 avkom hadde LL-genotypen, 19 hadde SS-genotypen, og 32 hadde LS-genotypen.

1. Berekn allelfrekvensane på HMGA2-genet blant avkomma produsert i 2004.
2. Bruk ein kji-kvadrat-test (χ2-test) for å undersøke om HMGA2-genet var i Hardy-Weinberg likevekt i populasjonen av avkom produsert i 2004 (sjå den vedlagte kji-kvadrat-tabellen).

Det var kraftig tørke på Daphne Major i 2004/05, og da forskarane kom tilbake til Daphne Major rett før hekkesesongen i 2005 var berre 37 av dei 71 avkomma som ble produsert året før fortsatt i live og kunne starte med å hekke (dei begynner å hekke som eittåringar): 6 individ hadde LL-genotypen, 14 individ hadde SS-genotypen, og 17 individ hadde LS-genotypen. Anta at kjønnsraten blant individa som overlevde var om lag 1:1 og at dei para seg tilfeldig med kvarandre og produserte 80 avkom i 2005-hekkesesongen.

1. Forklar kvva den relative fitnessen til dei tre HMGA2-genotypane var under tørkeepisoden i 2004/05.
2. Berekn allelfrekvensane og genotypefrekvensane på HMGA2-genet blant avkom produsert i 2005.
3. Samanlikn allelfrekvensane og genotypefrekvensane hos avkomma som blei produsert i 2004 og 2005, og forklar kva som har skjedd (både fenotypisk og genetisk).

**Spørsmål 5 – Populasjonsgenetikk (15 poeng)**

I ein annan studie på mellomjordspurv på Galapagosøyene som ble publisert i Nature fant Lamichhanney et al. (2015) at allela på genet ALX1 forårsakar variasjon i nebbform; dvs. om nebba blir lange og spisse eller korte og butte. Både ALX1-genet og HMGA2-genet ligg på kromosom 1, men dei ligg 7,5 millionar basepar frå kvarandre på dette kromosomet. Anta at det ikkje er seleksjon som verkar direkte på ALX1-genet.

1. Gitt at ALX1- og HMGA2-gena er plassert på same kromosom, forklar om du forventar at dei to gena er i koplings-likevekt (linkage equilibrium) eller koplings-ulikevekt (linkage disequilibrium, LD).
2. Forklar om du forventar at allelfrekvensane på ALX1-genet vil forandre seg frå generasjon til generasjon (hint: Bruk informasjon frå Spørsmål 4).
3. Forklar korleis koplings-ulikevekt (linkage disequilibrium) mellom to gen kan bli redusert og fjerna i ein populasjon.

**Spørsmål 6 – Genomics (10 poeng)**

Når vi tenker på genom-størrelsen til flercella organismar seier vi at vi har eit “C-verdi paradoks”. Forklar ved å bruke figurar kva dette paradokset er, og årsakene til dette paradokset.

**Chi-square table:**

