

Student Code:

# 24<sup>th</sup> International Biology Olympiad

14<sup>th</sup>-21<sup>st</sup> July, 2013

Bern, Switzerland



**BERN 2013** International Biology Olympiad

## Practical Exam 4

실험 시험 4

## Comparative and Functional Biosystematics

비교 생물계통학 및 기능 생물계통학

Total points: **100**

Duration: **90 minutes**

Dear participants,

This test consists of three tasks: 이 실험 시험은 3 개의 과제로 구성됨.

**Task 1: Determine presence or absence of characters [42 points] 형질의 존재 유무 결정 8**

Part 1.1: Description of morphological characters

파트 1.1: 형태학적 형질 기술하기 8

Part 1.2: Determine all character states [42 points]

파트 1.2: 모든 형질 상태 결정하기 9

**Task 2: Resolve phylogenetic relationships [24 points] 계통학적 유연관계 해결 10**

Part 2.1: How maximum parsimony works

파트 2.1: 최대 단순성원리 적용하기 10

Part 2.2: Resolve the phylogenetic relationship using parsimony [10 points]

파트 2.2: 단순성원리 사용하여 계통 유연관계 해결하기 13

Part 2.3: Identify characters reflecting diet [4 points]

파트 2.3: 먹이 섭식 행동 동정하기 15

Part 2.4: How UPGMA works

파트 2.4: 산술평균을 활용한 비가중 대응집단분석법 적용하기 16

Part 2.5: Resolve the phylogenetic relationship using UPGMA [10 points]

파트 2.5: 산술평균을 활용한 비가중 대응집단분석법 사용하여 계통 유연관계 해결하기 19

**Task 3: Rate of morphological evolution [34 points] 형태학적 진화의 속도 22**

Part 3.1: Obtain necessary skull measurements [15 points]

파트 3.1: 필요한 두개골 측정치 구하기 22

Part 3.2: Calculate the morphological distance between species pairs [15 points]

파트 3.2: 생물종 쌍의 형태학적 거리 계산하기 23

Part 3.3: Plot the phylogenetic versus the morphological distance [2 points]

파트 3.3: 형태학적 거리에 대한 계통학적 거리의 그래프그리기 26

Part 3.4: Interpret the results [2 point]

파트 3.4: 결과 해석하기 27

**Appendix: Character states (presence or absence) of all specimens**

**부록: 모든 시료의 형질 상태(존재 유무) 28**

Please write your student code into the box on the title page.

당신의 학생번호 (student code)를 표지에 있는 빈 칸 속에 써 넣으시오.

There is no separate answer sheet. Please fill in your answers into the specific answers boxes indicated with a gray background. **Only answers given inside these boxes will be evaluated.**

별도로 주어지는 답지는 없음. 모든 답을 회색으로 칠해진 빈칸 속에 직접 써 넣으시오. 오직 이 빈 칸 안에 적힌 답만 채점됨.

The answers have to be given either with a tick (✓) or with Arabic numbers. The numbers "1" and "7" can look very similar in handwriting. To make sure that those two numbers can be well distinguished by the IBO staff, please write them as you normally would into the following box.

해답은 tick (✓) 또는 아라비아숫자로 표시합니다. 숫자 "1"과 "7"은 모양이 비슷해서 혼동 될 수 있으니 채점자가 판단기준으로 사용 할 수 있도록 당신이 평소에 이 숫자들을 적는 방식을 아래 칸 안에 써 넣으시오.

	1 = 	7 = 	
--	---	---	---

Stop answering and **put down your pen IMMEDIATELY** when the bell rings at the end of the exam. Put the entire protocol with all the answers back into the exam envelope.

벨이 울리면 즉시 펜을 내려놓고 답안 작성을 중지합니다.

그리고 모든 시험지와 답지를 주어진 봉투 안에 넣습니다.

## Material and equipment(재료 및 기구)

Make sure that you have received all the materials and equipment listed for each task. If any of these items are missing, please raise your hand.

각각의 과제를 위해 제공된 재료와 기구들을 확인하시오. 만약에 부족한 것이 있다면 손을 드시오.

### Equipment (기구)

- 1 sliding caliper (150 mm) ( 150mm 캘리퍼스 1 개)
- 1 ruler (300 mm) ( 300mm 자 1 개)
- 1 calculator (계산기 1 개)
- scratch paper (메모용지)

### Skull specimen (동물 두개골 )

- |                                |             |                                    |
|--------------------------------|-------------|------------------------------------|
| • <i>Arvicola terrestris</i>   | <b>arte</b> | European water vole (유럽 작은물쥐)      |
| • <i>Capreolous capreoulus</i> | <b>caca</b> | European roe deer (유럽고산사슴)         |
| • <i>Felis catus</i>           | <b>feca</b> | domestic cat (집고양이)                |
| • <i>Lepus europaeus</i>       | <b>leeu</b> | European/brown hare (유럽 갈색 토끼)     |
| • <i>Meles meles</i>           | <b>meme</b> | European badger (유럽 오소리)           |
| • <i>Sciurus vulgaris</i>      | <b>scvu</b> | Eurasian red squirrel (유라시안 붉은다람쥐) |
| • <i>Vulpes vulpes</i>         | <b>vuvu</b> | red fox (붉은 작은여우)                  |

### Additional taxa for which data is provided

- |                                    |             |  |
|------------------------------------|-------------|--|
| • <i>Ceratotherium simum</i>       | <b>cesi</b> | white or square-lipped rhinoceros (백코뿔소) |
| • <i>Didelphis marsupialis</i>     | <b>dima</b> | common opossum(주머니쥐)                     |
| • <i>Equus ferus</i>               | <b>eqfe</b> | horse (말)                                |
| • <i>Galago senegalensis</i>       | <b>gase</b> | Senegal bushbaby (세네갈 안경원숭이)             |
| • <i>Genetta genetta</i>           | <b>gege</b> | common genet (사향고양이)                     |
| • <i>Hippopotamus amphibius</i>    | <b>hiam</b> | hippopotamus (하마)                        |
| • <i>Inia geoffrensis</i>          | <b>inge</b> | Amazon river dolphin (아마존강 돌고래)          |
| • <i>Manis pentadactyla</i>        | <b>mape</b> | Chinese pangolin (중국 갑옷개미핥기)             |
| • <i>Macropus rufus</i>            | <b>maru</b> | red kangaroo (붉은캥거루)                     |
| • <i>Mustela nivalis</i>           | <b>muni</b> | least weasel (작은쪽제비)                     |
| • <i>Pipistrellus pipistrellus</i> | <b>pipi</b> | common pipistrelle (미니 박쥐)               |

- |                                 |             |  |
|---------------------------------|-------------|--|
| • <i>Procavia capensis</i>      | <b>prca</b> | rock or cape hyrax(바위히랙스)                    |
| • <i>Pteropus vampyrus</i>      | <b>ptva</b> | Malaysian large flying fox(말레이시아 과일박쥐)       |
| • <i>Sorex minutus</i>          | <b>somi</b> | Eurasian pygmy shrew(피그미땃쥐)                  |
| • <i>Tachyglossus aculeatus</i> | <b>taac</b> | short-beaked echidna(단공목 바늘두더쥐)              |
| • <i>Tolypeutes matacus</i>     | <b>toma</b> | southern three-banded armadillo<br>(남미아르마딜로) |

**Print outs (프린트물)**

- skull diagrams (두개골 다이어그램)
- color print outs illustrating the presence (1) and absence (-) of the morphological characters.  
Note legend on top. (형태적 특징이 존재하면(1), 존재하지 않으면(-) 로 표시된 칼라  
프린트물. 상단에 있는 범례를 확인하시오.)

## Introduction

Mammals, which consist of more than 5700 extant species, are omnipresent on earth and often play key roles in shaping terrestrial and aquatic ecosystems, both as predators and herbivores. Mammals are morphologically very diverse. The smallest mammals, for instance, weigh only about 2g, whereas the blue whale, the largest animal that ever existed, is more than 100 million times larger.

5700 종이 넘게 현존하는 포유류는 지구상에서 여러 지역에 살고 있으며, 포식자와 초식자로서 종종 육상 생태계와 수중생태계를 형성하는데 중요한 역할을 하기도 한다. 포유류는 형태적으로도 매우 다양하다. 예를 들면, 가장 작은 포유류는 무게가 대략 2g 정도에 지나지 않는 반면에 가장 커다란 동물로 알려진 흰수염고래는 가장 작은 포유류보다 1 억배 이상 크기도 하다.

In this practical exam, you will attempt to resolve the phylogeny of some representatives of major mammal groups based on morphological characters of the skull (teeth and jaw), as well as molecular data. You will use cladistics, an approach to infer evolutionary relationships, which assumes that members of a taxonomic group have a common evolutionary history. They have therefore inherited a set of derived traits (synapomorphies) from their last common ancestor, which distinguishes members of this group from other groups.

이번 실험 시험에서는 동물의 두개골(이빨과 턱)의 형태적 특징과 분자생물학적 데이터에 근거하여 주요 포유류 집단의 대표 종들을 구별하여 계통을 세우는 문제를 해결해야 할 것이다. 여러분은 진화적 관계를 추론하기 위해 분기도를 사용하게 될 것이다. 이러한 분기도는 분류 집단의 일반적인 진화 역사를 가정하고 있다. 그러므로 분류 집단은 그들의 마지막 공동 조상(last common ancestor)으로부터 유래한 공동파생형질들을 가지고 있다. 이 형질은 이 분류 집단과 다른 분류 집단을 구별하는 특징을 가지고 있다.

Cladistic analysis consists of identifying specific traits and determining their state in all organisms included in the analysis. Traits can be both molecular (e.g. the specific amino acid at a specific position in a protein) or morphological (e.g. the presence or absence of a particular bone feature). The outcome of a cladistic analysis is a cladogram - a tree-shaped diagram (dendrogram) that represents the inferred phylogenetic relationships between organisms.

분기 분석은 특정 형질을 동정하여 분석 대상이 되는 모든 생물의 현재의 분류학적 상태를 결정하는 것이라 할 수 있다. 형질이란 분자생물학적(예를 들면, 단백질의 특정 위치에 있는 특정 아미노산) 또는 형태학적(예를 들면, 특별한 뼈의 특징의 존재 유무) 형질이다. 분기 분석의

결과물은 분기도이다. 즉 분기도는 생물의 계통학적 관계를 추론하여 나타낸 나무 모양의 다이어그램(dendrogram)이다.

## Task 1: Determine presence or absence of characters[42 points]

과제 1: 형질의 존재 유무 결정하기 [42 점]

### Part 1.1: Description of morphological characters

파트 1.1: 형태학적 형질 기술하기

The following table lists all morphological characters for which **the presence (1) or absence (-)** will be considered in this practical. Examples for each character are found on a color print out (**note the legend on top of each page**). For Characters 7 through 10, only examples of presence (1) are shown. All abbreviations given in brackets (e.g. [P]) refer to positions indicated in the skull diagrams. Note that the positions of incisors [**I**], canines [**C**], premolars [**P**] and molars [**M**] are enumerated from the snout to the back of the skull using superscript(upper jaw) or subscript(lower jaw) (e.g. [**P**<sup>3</sup>] refers to the third premolar on the upper jaw).

다음 표는 형태학적 형질을 나타낸 것으로서 이번 실험 시험에서 고려해야 할 두개골에서 형질이 **존재하면(1), 존재하지 않으면(-)**로 표시되어 있다. 각 형질의 예들은 칼라 프린트물(각 페이지의 상단에 범례가 표시되어 있다) 에서 확인할 수 있다. 형질 7 번에서 10 번까지의 경우는 형질이 존재하는(1)는 예들을 나타내고 있다. 괄호 안의 약자, 예를 들면 [P]와 같은 것은 두개골 다이어그램에 있는 위치를 나타내는 것이다. 앞니(I), 송곳니(C), 앞어금니(premolar, P), 어금니(M)의 위치들은 코에서 두개골 뒤쪽 방향으로 돌아가면서 순서를 윗첨자(윗턱) 또는 아래첨자(아래턱)로 표시하였다. (예를 들면 [P<sup>3</sup>]는 윗턱의 앞어금니 중에서 앞에서부터 뒤쪽으로 세번째에 위치한 것을 의미한다.)

Number	Description
1	Incisors [ <b>I</b> ] are present on the upper jaw. 앞니[I]는 윗턱에 존재한다.
2	Elongated incisors [ <b>I</b> ] with abrasive (rubbed) edges indicating continuously growth through life on upper and/or lower jaw. 가장 자리가 마모된 설치류의 기다란 앞니[I]로서 생활사 기간 동안 윗턱 또는 아래턱에서 계속 자란 것을 나타낸다.
3	Incisors [ <b>I</b> ] on the front side coated with dental enamel (orange color). 에나멜층으로 덮여 있는 앞쪽의 앞니[I](오렌지 색)
4	Third upper incisors [ <b>I</b> <sup>3</sup> ] reduced and positioned behind the second incisors. 두번째 앞니 뒤에 있는 작아진 세번째 윗앞니[I <sup>3</sup> ]
5	Diastema on upper jaw. A diastema is defined as a large gap (more than two times the width of the largest tooth adjacent to the gap) between the position of incisors [ <b>I</b> ]or canines [ <b>C</b> ]and the premolars [ <b>P</b> ]or molars [ <b>M</b> ]. Some of these teeth may be absent. 윗턱의 이틈. 이틈은 앞니[I] 또는 송곳니[C]와 앞어금니[P] 또는 어금니[M] 사이의



- 커다란 틸(그옆의 가장 큰 이빨의 너비의 두배 이상되는 틸)으로 정의한다. 이러한 이빨 중 몇 개는 없기도 하다.
- 6 Canines [**C**] are present on the upper jaw.  
송곳니[C]는 윗턱에 존재한다.
- 7 Carnassial dentition, characterized by [**P<sup>4</sup>**] in the upper jaw and [**M<sub>1</sub>**] in the lower jaw forming a scissor-like structure which allows cutting and breaking, but not chewing.  
윗턱의 [**P<sup>4</sup>**]과 가위 모양의 아랫턱에 있는 [**M<sub>1</sub>**]은 자르고 뜯을 수 있어 고기를 찢기에 알맞은 이빨의 상태로 특화되었으나 씹기에는 부적합하다.
- 8 Selenodont teeth, characterized by low crowns and longitudinal crescent-shaped cusps, when viewed from above. They form a series of triangular cusps when seen from the side.  
(위에서 볼 때 이빨의 윗부분이 무더져 있고(low crown) 초승달 모양의 돌기(cusp)가 있는 월상치. 옆에서 보면 삼각형 모양의 돌기들이 이어진 형태로 배열되어 있다.)
- 9 Lophodont teeth, characterized by elongated ridges that run between cusps. Ridges are perpendicular to the jaw (like an old-fashioned washboard).  
(돌기들이 연결되어 긴 타원형 모양의 융기들로 특화된 줄상치. 이 융기들은 (구형 빨래판 모양과 같이) 턱과 직각을 이룬다.)
- 10 Teeth characterized by a well-developed V- or W-shaped ectoloph (crest).  
(V 자 또는 W 모양의 엑톨로프(일종의 돌기)가 잘 발달된 이빨)
- 11 Pointed teeth forming conical tips.  
(끝이 원뿔형 모양인 뾰족한 이빨)
- 
- 12 The angular extension [**Ang. Pr.**] (*Processus Angularis*) of the lower jaw is bent medial (towards the centre) and therefore more medial than [**Cond. Pr.**](*Processus condularis*).  
아래턱의 각진 돌출부(angular extension)[**Ang. Pr.**] (*Processus Angularis*)가 안쪽으로 휘어져 있어 (중심부 방향으로) [**Cond. Pr.**](*Processus condularis*) 보다 더 중앙부에 위치하고 있다.
- 

## Part 1.2: Determine all character states[42 points]

### 파트 1.2: 모든 형질 상태(character state) 결정하기[42 점]

For the later analysis, it is convenient to first determine the presence or absence of each of the morphological characters considered here in each of the species included in the analysis, and to report them in the table provided in **Appendix(last page)**. Indicate presence with a "1" and absence with a "-". **Please be extra careful when handling the skulls.** All specimens are originals and part of the collection of the Natural History Museum of Bern.

뒤에서 이루어질 분석(later analysis)을 위해서는, 분석에 포함된 각 종들의 형태학적 형질의 존재 유무를 우선 결정하고, 부록(마지막 페이지)에 제공된 표에 기록하는 것이 편리할 것이다. "1"은 형질존재함, "-"는 형질존재하지 않음을 나타낸다. 두개골을 만질 때에는 특별히 조심하시오. 모든 시료는 실물이며, 베른 자연사박물관에서 제공된 것이다.

## Task 2: Resolve phylogenetic relationships[24 points]

### 과제 2: 계통학적 유연관계 해결[24 점]

The goal of this task is to resolve the phylogenetic relationship among major mammalian groups. You will use two methods that will be explained in detail. In Part 2.1 -2.3, you will apply the concept of maximum parsimony to the presences and absences determined in Task 1 to estimate the phylogenetic relationship between several taxa representing different major groups of mammals. In Part 2.4 -2.5, you will use the UPGMA (Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean) approach to resolve the phylogeny among Carnivora to complete a more detailed phylogeny obtained from molecular data.

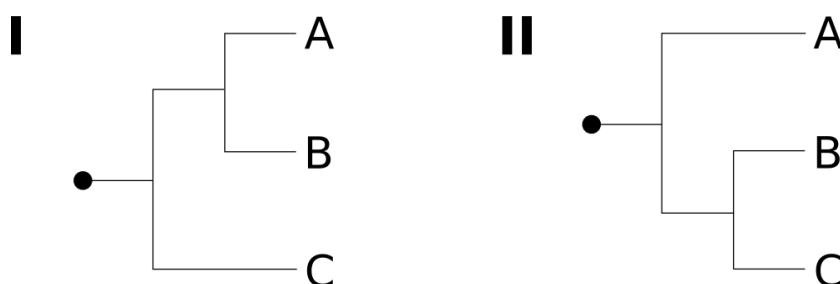
이 과제의 목적은 주요 포유류 집단간의 계통학적 관련성을 해결하는 것이다. 여러분은 앞으로 상세히 설명할 두 가지 방법을 사용할 것이다. 파트 2.1 에서 2.3 까지, 여러분은 과제 1(Task 1)에서 추정된 형질의 존재 유무를 토대로 최대 단순성(maximum parsimony)의 개념을 적용해서 주요 포유류 집단을 대표하는 몇 개의 분류군간의 계통학적 관계를 추정할 것이다. 파트 2.4 에서 2.5 까지, 분자생물학적 데이터로부터 얻은 구체적 계통을 완성하기 위해 육식동물들간의 계통을 해석하는 접근 방법인 UPGMA (산술평균을 활용한 비가중 대응집단분석법)을 사용해야 할 것이다.

### Part 2.1: How maximum parsimony works

#### 파트 2.1: 최대 단순성원리 적용하기

A common approach to resolve phylogenetic relationships between species is to identify the most parsimonious (the simplest) among competing phylogenies. A phylogenetic tree is called the most parsimonious if the fewest number of character state changes are invoked. To illustrate that concept, consider the following two competing phylogenies I and II for three taxa A, B and C.

종간 계통학적 관련성을 해결하기 위한 일반적인 접근 방법은 계통을 완성하면서 최대 단순성(the simplest)을 동정(identify)하는 것이다. 계통수는 최소의 형질 상태변화(state change)를 추구한다는 측면에서 최대단순성을 나타낸다고 할 수 있다. 그 개념을 알아보기 위해, A, B 와 C 3 개의 분류군에 대한 다음의 계통 I 과 II 를 생각해본다.



To choose among those phylogenies, the presence or absence of morphological characters 1 through 4 was assessed for each taxa and reported in the table below. All of these characters are known to be absent in closely related taxa, indicating that each character was absent at the root of the phylogenies (indicated by a black dot in the diagrams above).

계통들 중에서 선택하기 위해서, 각각의 분류군에서 1에서 4까지의 형태적 형질의 존재 유무를 평가하여 아래의 표에 제시하였다. 이 형질 모두는 가까운 유연 관계의 분류군에는 없는 것으로 알려져 있다. 계통의 근원(root of phylogenies, 앞의 다이어그램에 표시된 검은 점 부분)에는 어느 형질도 존재하지 않는다.

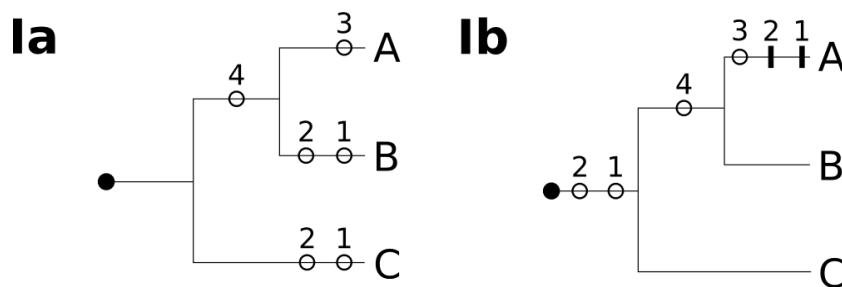
	1	2	3	4
A	-	-	<b>1</b>	<b>1</b>
B	<b>1</b>	<b>1</b>	-	<b>1</b>
C	<b>1</b>	<b>1</b>	-	-

First, the minimal number of state changes has to be determined for each character and phylogeny individually. Trait 4, for instance, is present in Taxa A and B, but not in Taxon C, indicating that the state of this character changed from absent to present along the lineages leading to A and B. While this change could have happened independently on Branches A and B, the explanation leading to the minimal number of state changes (and hence the most parsimonious solution) is a single change on the branch leading to the most recent common ancestor of A and B.

첫째, 최소의 상태 변화(minimal number of state changes)는 각각의 형질과 개별 계통을 결정하는데 사용된다. 예를 들면, 형질 4는 분류군 A와 B에는 존재하나, 분류군 C에는 없는데, A와 B로 이어지는 계통에서는 형질없음(absent)에서 형질존재(present)로의 변화된 상태를 나타낸다. 이러한 변화는 분기 A와 B에서는 독립적으로 일어날 수 있지만, 상태변화(state changes)의 최소 숫자는(최대단순성 해결) A와 B의 가장 가까운 최근의 공통 조상에 연결되는 단일 변화로 설명할 수 있다.

As shown in the following figure, two equally parsimonious Solutions Ia and Ib can be found for Phylogeny I when considering all characters. In Solution Ia, Characters 1 and 2 are assumed to have arisen independently on Branches B and C. Alternatively (Solution Ib), these characters arose on the branch coming from the root of the phylogeny, and were lost on the Branch A. Note that throughout this practical, **open circles indicate gains** (changes from absent → present) and **black bars indicate losses** (state changes from present → absent).

다음 그림에서 보듯이, 모든 형질을 고려할 때 계통 I 에서 최대 단순성 원리를 적용한 해법(parsimonious solution)으로 Ia 와 Ib 두 가지가 있다. 해법 Ia(solution Ia)에서는 형질 1 과 2 는 분기 B 와 C 에서 독립적으로 생성된다고 가정하고 있다. 이와는 달리(설명 Ib, solution Ib)에서는 이러한 형질이 계통의 근원으로부터 분기되고 분기 A 에서는 사라진다. 이번 실험 평가에서는 흰동그라미(open circle)는 형질이 생긴 것을 나타내며(형질없음 → 형질있음으로의 상태변화), 검은막대(black bar)는 형질이 사라진 것을 나타내는 것(형질있음 → 형질없음으로 상태 변화)에 주의하시오.

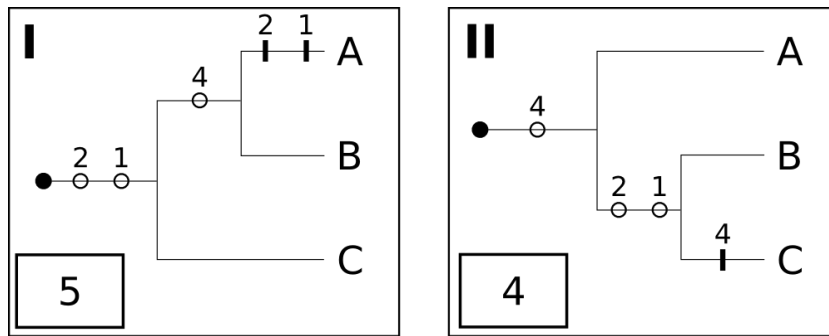


A key observation is that any character for which the state in a single taxon differs from the state at the root (such as Trait 3 in this example) invokes a single character change, regardless of the phylogeny considered. Such characters and those for which the state is identical in all taxa should be regarded as uninformative and discarded prior to the analysis.

단일 분류군의 상태를 근원(root)의 상태와 구분짓는 특징(이 예에서 형질 3)은 고려하고 있는 계통과 무관하게 하나의 형질 변화만을 유발한다는 점을 유의해서 관찰하라. 그러한 형질들과 모든 분류군에서 동일한 상태를 나타내는 형질들은 유용한 정보를 담고 있지 않으며(uninformative) 분석에서 고려하지 않아야 한다.

The following figure finally shows one of the most parsimonious solutions for each of the competing phylogenies, along with the number of character state changes invoked by these solutions given in the box. Thus, under the concept of maximum parsimony, Phylogeny II is chosen as the best estimate of the true phylogenetic relationship between Taxa A, B and C.

다음 그림은 두 가지 경쟁적인 계통 중 하나를 선정하기 위해 최대단순성원리를 이용해서 최종적으로 나타낸 것이다. 박스 안에는 이러한 해결 과정에서 유발된 형질상태변화(character state changes)의 수가 나타나 있다. 최대 단순성의 개념하에서 계통 II 는 분류군 A, B 와 C 사이의 진정한 계통유연관계를 최선으로 예측하여 선택된 것이다.



## Part 2.2: Resolve the phylogenetic relationship using parsimony [10 points]

파트 2.2: 단순성원리 사용하여 계통유연관계 해결하기[10 점]

You will now use maximum parsimony to resolve the phylogenetic relationship among the following taxa, representing a major mammal clade:

여러분은 이제 다음의 주요 포유류 분기군을 나타내는 분류군간의 계통 유연관계를 해결하기 위해 최대 단순성원칙을 사용할 것이다.

- *Arvicola terrestris* (**arte**)
- *Ceratotherium simum* (**cesi**)
- *Equus ferus* (**eqfe**)
- *Genetta genetta* (**gege**)
- *Lepus europaeus* (**leeu**)
- *Capreolus capreolus* (**caca**)
- *Sorex minutus* (**somi**)

First, indicate with a tick(✓) if Characters 1 through 12(page 8-9) are informative to resolve the phylogeny of these taxa, or not. Note that all characters are known to be absent at the root of these taxa, with the **exception of 1, 6 and 11, which are present at the root**.

첫째, 1 에서 12 까지 형질 중에서(page 8-9) 분류군의 계통을 해결하기 위해 중요한 정보를 담고 있는(informative) 것과 그렇지 않은(not informative) 것을 (✓)표를 하시오. 계통의 근원(root)에 존재하는 형질 1, 6 과 11 을 제외하고는 이 분류군들의 근원(root of these taxa)에 모든 형질이 존재하지 않는 것에 주의하시오.

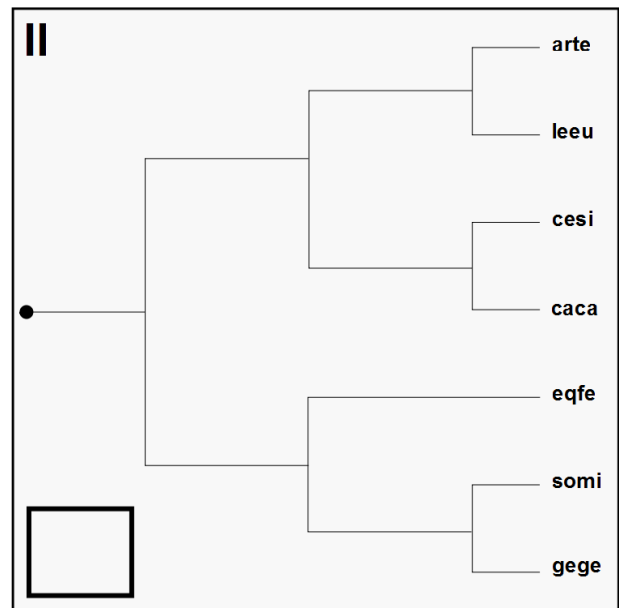
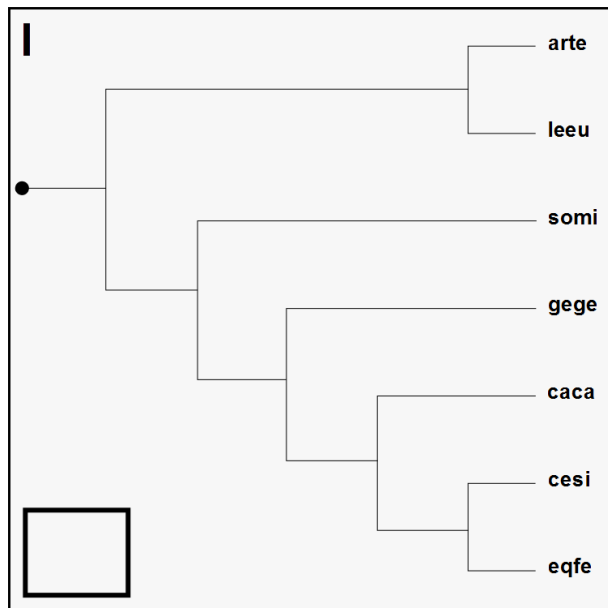
Character	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
informative												
not informative												

Next, indicate any of the most parsimonious solutions regarding character state changes for each of the two competing phylogenies I and II directly into the figure. Indicate **gains with empty circles and losses with bars** and write the number of the corresponding characters above it. Finally, indicate the total number of state changes necessary in the box provided.

다음, 최단순성원칙을 적용하여 형질상태변화를 고려하여 그림에 직접 표시하여 계통 I 과 II 두 개 모두를 완성하십시오. 형질을 획득한 경우는 빈둥그라미로, 형질이 사라진 경우는 막대로 표시하고, 앞에서 제시된 형질의 번호를 적으시오. 마지막으로 아래의 박스 안에는 상태변화가 일어난 총 수를 적으시오.



Q3



Indicate the phylogeny that represents the best estimate of the true phylogenetic relationship among those 7 taxa according to the concept of maximum parsimony with a tick(✓) in the table below

최대 단순성원칙의 개념에 의해 7 개 분류군간의 최선의 진정한 계통학적 유연관계를 추정한 것을 골라 아래의 표에 (✓)표하십시오.



Q4

	I	II
Preferred phylogeny according to the concept of maximum parsimony 최대 단순성원칙의 개념을 적용하여 얻은 최선의 계통		



## Part 2.3: Identify characters reflecting diet [4 points]

### 파트 2.3: 먹이 섭식 형질 동정하기[4 점]

Unless a large number of characters are included, maximum parsimony is often too simplistic an approach to correctly disentangle the phylogeny of distantly related taxa. This is particularly true when some character state differences between taxa reflect opposing adaptations to diet rather than a phylogenetic signal. To evaluate this hypothesis, identify the characters that are typical for either an carnivorous or a herbivorous life style.

수많은 형질이 포함되어 있지 않다면, 최대 단순성원칙은 지나치게 단순한 접근이 되어 유연관계가 먼 분류군의 계통을 정확하게 설명하기 어렵다. 분류군 간 몇 개의 형질 상태의 차이가 계통학적 특징을 나타내는 신호(phylogenetic signal)라기 보다는 먹이에 대한 상반된 적응 반영하기도 하는 것은 사실이다. 이러한 가설을 평가하기 위해서 육식성 또는 초식성 생활에 대한 전형적인 형질을 동정해야 한다.

Among the species included in this practical, the following are very distantly related but are highly carnivorous and prey on living Arthropoda, Mollusca, Annelida and/or Vertebrata:

다음의 생물종들은 매우 유연관계는 멀지만 육식성이 강하며 절지동물, 연체동물, 환형동물 그리고 척추동물 등을 먹이로 한다.

- *Didelphis marsupialis* (**dima**)
- *Galago senegalensis*(**gase**)
- *Inia geoffrensis* (**inge**)
- *Mustela nivalis* (**muni**)
- *Pipistrellus pipistrellus* (**pipi**)
- *Sorex minutus* (**somi**)
- *Tolypeutes matacus* (**toma**)

The following are very distantly related species but are known to be highly herbivorous and feed on grass, leaves, fruits and roots:

다음 생물종들은 매우 유연관계는 멀지만 초식성이 강한 것으로 알려져 있으며, 풀, 잎, 과일과 뿌리를 먹이로 한다.

- *Arvicola terrestris* (**arte**)
- *Capreolous capreolus* (**caca**)
- *Equus ferus* (**eqfe**)
- *Lepus europaeus*(**leeu**)
- *Macropus rufus* (**maru**)
- *Procapra capensis* (**prca**)
- *Pteropus vampyrus* (**ptva**)

Indicate with a tick (✓) in the table below for each Character 1 through 12 whether its presence or absence is typical for either a carnivorous or herbivorous lifestyle. Here, a typical character state is defined as any character state shared by at least three of the taxa from one of the two groups but absent from all members of the other group.

육식성 또는 초식성 생활을 하는 전형적인 형질의 존재 유무에 대해 형질 1 에서 12 까지 각각에 대해 아래의 표에 (✓)표를 하시오. 여기서는 전형적인 형질 상태를 두 개의 집단중 하나로부터 유래된 적어도 3 개의 분류군이 공유하고 있는 형질이나 다른 집단의 모든 분류군에는 존재하지 않는 형질로 정의된다.



Q5

Character (형질)	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
typical for carnivores (육식동물의 전형적 형질)												
typical for herbivores (초식동물의 전형적 형질)												
not typical for either (육식동물이나 초식동물의 형질 어느 것도 없음)												



## Part 2.4: How UPGMA works

파트 2.4: UPGMA (산술평균을 활용한 비가중 대응집단분석법) 적용하기

An approach that is purely based on the presence or absence of morphological characters does not lend itself readily for estimating evolutionary distance between taxa quantitatively. This is where molecular data, which provides a large set of characters with similar state change probabilities, becomes very handy. A simple, iterative approach to estimate a phylogeny along with the relative length of each branch from molecular data is UPGMA (Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean), in which the pair of clusters with the shortest distance is combined into a higher level cluster at each iteration.

형태학적 형질의 존재 유무에 근거한 접근 방법은 분류군간의 진화적 거리를 정량적으로 측정하기 위해 사용하지는 않는다. 유사한 상태변화 가능성을 가진 형질의 많은 정보를(a large set of characters) 제공하는 분자생물학적 데이터는 매우 다루기가 쉽다. 분자생물학적 데이터로부터 얻은 각 분기의 상대적인 길이로 계통을 추정하는 단순하고 반복적인 접근 방법이 UPGMA (산술평균을 활용한 비가중 대응집단분석법)이다. 이 방법은 가장 가까운 거리의 무리를 쌍(pair of clusters)으로 조합하여 반복함으로써 더 높은 수준의 무리(higher level cluster)로 나타내는 방법이다.



To illustrate that concept, consider the molecular distances (e.g. number of base pair differences) between the Taxa A, B, C and D.

이 개념을 나타내기 위해, 분류군 A, B, C와 D의 분자적인 거리(예를 들면, 염기쌍 차이의 수)를 고려해보자.

	A			
A	0	B		
B	6	0	C	
C	7	8	0	D
D	8	9	4	0

**Iteration 1:** First, the pair of clusters with the smallest distance is the pair C and D, which is combined into a higher-order cluster (C, D). The relative age of the newly formed cluster is computed as half of the distance between the two clusters combined. In this case, the relative age of the cluster is thus 2.

반복 1: 첫째, 가장 근거리의 무리(cluster)의 쌍은 C와 D의 쌍이다. 이는 높은 수준의 무리로 조합된다. 새롭게 형성된 무리의 상대적 나이는 두 무리 사이의 거리의 반으로 계산된다. 이 경우는 무리의 상대적 나이는 2이다.

Next, a new matrix of all distances is generated by computing the distance between clusters as the average distance between all taxa from one cluster to all taxa of the other cluster. The distance between cluster A and cluster (C, D), for instance, is computed as the average between  $d(A,C)$  and  $d(A,D)$ , where  $d(x,y)$  is a notation to indicate the distance between clusters x and y.

다음, 모든 거리의 새로운 행렬은 특정 무리의 모든 분류군과 다른 무리의 모든 분류군간의 평균 거리로 무리간 거리를 계산함으로써 생성된다. 예를 들면, 무리 A와 무리(C, D) 사이의 거리는 A와 C의 거리( $d(A, C)$ )와 A와 D 사이의 거리( $d(A, D)$ )의 평균값으로 계산된다. 여기에서  $d(x, y)$ 는 군집 x와 y 사이의 거리를 나타낸다.

	A		
A	0	B	
B	6	0	(C,D)
(C,D)	7.5	8.5	0

**Iteration 2:** The pair of clusters with the smallest distance is now the pair of A and B, which is thus combined into a higher level cluster (A, B) with a relative age of 3. Again, distances are recomputed as indicated above. The distance  $d((A,B),(C,D))$  is thus the average between  $d(A,C)$ ,  $d(A,D)$ ,  $d(B,C)$  and  $d(B,D)$ , which is the same as the average between  $d(A,(C,D))$  and  $d(B,(C,D))$ .

반복 2: 이제 가장 근거리의 무리의 쌍은 A 와 B 의 쌍이다. 이는 상대적 나이가 3 인 높은 수준의 무리(A, B)이다. 다시, 거리는 위에서 제시된 것과 같이 다시 계산된다. (A, B)와 (C, D)의 거리는  $d(A,C)$ ,  $d(A,D)$ ,  $d(B,C)$  와  $d(B,D)$ 의 평균이다. 이는  $d(A,(C,D))$  과  $d(B,(C,D))$ 의 평균과 같다.

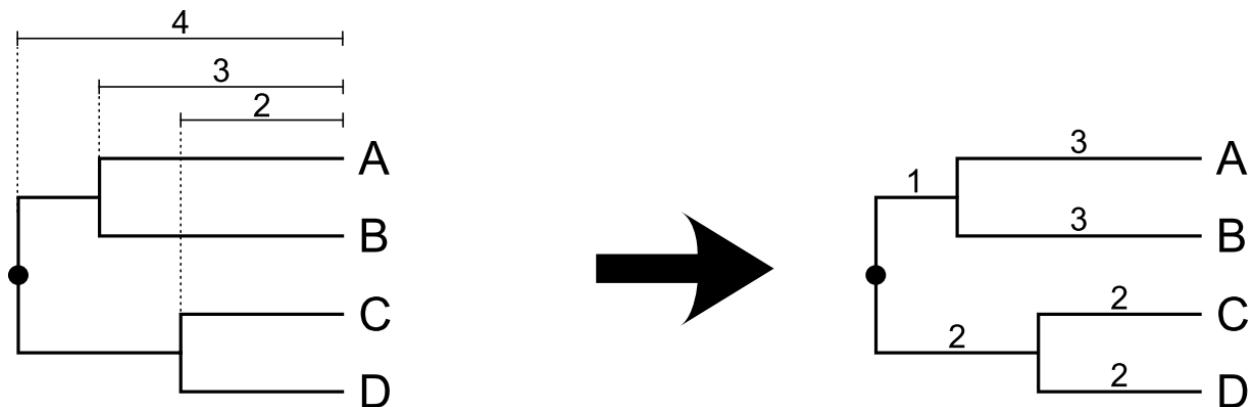
	(A,B)		
(A,B)	0	(C,D)	
(C,D)	8	0	

**Iteration 3:** In the last iteration, the two remaining taxa are combined into the new cluster ((A,B),(C,D)) and the relative age of this cluster is 4.

반복 3: 마지막 반복에서는 나머지 두 개의 분류군은 새로운 무리 ((A,B), (C,D))으로 조합되고 이 무리의 상대적 나이는 4 가 된다.

**Computing branch length:** After all taxa have been combined into a single cluster, the resulting tree is plotted with the relative age of each cluster. From these relative times, it is then straight forward to compute individual branch length.

분기 거리 계산: 모든 분류군을 단일 무리로 조합한 후, 그 결과로 그려진 tree 는 각각의 무리 상대적인 나이로 그려진다. 이러한 상대적 시간으로부터 개별 분기 거리를 계산한다.





## Iteration 2



Q7

	0.00		
		0.00	
			0.00

Relative age of newly  
formed cluster

## Iteration 3



Q8

	0.00		
			0.00

Relative age of newly  
formed cluster

## Iteration 4



Q9

Relative age of newly  
formed cluster

Now draw the resulting phylogeny of the five species to scale and indicate the length of each branch on the top and the species code on the right of it. Note that 5mm indicates 0.1 unit of relative age of your calculated tree.

이제 5 가지 생물종의 계통을 그림으로 나타내보자. 그림의 맨 위에는 각 분기의 거리를 나타내고 그것의 오른쪽에는 종의 기호를 적으시오. 계산하여 그린 계통도의 상대적 나이의 단위는 5mm 를 0.1unit 으로 계산하시오.



Q10



### Task 3: Rate of morphological evolution [34 points]

#### 과제 3: 형태학적 진화 속도 [34 점]

If morphological changes happen at a constant rate, the morphological difference between pairs species measured at multiple characters should be highly correlated with the phylogenetic distance between the species as estimated from molecular data. In this task, you will test this hypothesis by using a series of skull measurements. While the results are provided for many additional species pairs, you will perform the necessary measurements and calculations for the species pair *Arvicola terrestris* (**arte**) and *Lepus europaeus* (**leeu**).

형태적 변화가 일정한 속도로 일어난다면, 여러가지 형질을 측정하여 얻은 한쌍의 종간의 거리는 분자적 데이터로부터 추정해서 얻은 종간의 계통적 거리와 높은 상관을 보여야 한다. 이 과제에서는 일련의 두개골 측정을 통해 이러한 가설을 검증하고자 한다. 많은 생물종쌍에 대한 결과가 추가적으로 주어지지만, *Arvicola terrestris* (**arte**) 와 *Lepus europaeus* (**leeu**) 생물쌍에 대해 필요한 측정과 계산을 해야 할 것이다.

#### Part 3.1: Obtain necessary skull measurements[15 points]

##### 파트 3.1: 필요한 두개골 측정치 구하기 [15 점]

The table below indicates a series of skull features which you will have to measure for the two species mentioned above. All measurements are also indicated in the skull diagrams.

아래 표는 위에서 언급한 두 생물종에서 여러분이 측정해야 할 일련의 두개골 특징들을 제시하고 있다. 모든 측정치는 두개골 다이어그램에서도 언급할 것이다.

	Description 설명
M <sub>1</sub>	distance in mm between [ <b>I<sup>1</sup></b> ] and [ <b>NF1</b> ]. [I <sup>1</sup> ]와[NF1]사이의 거리(mm)
M <sub>2</sub>	distance in mm between [ <b>Ang. Pr.</b> ] and end of masseter depression (masseter muscle attachment point). [Ang. Pr.]와 저작근 끝의 움푹패인 곳 (저작근 부착부위) 사이의 거리(mm)
M <sub>3</sub>	distance in mm between [ <b>Ang. Pr.</b> ] and [ <b>Cond. Pr.</b> ] [Ang. Pr.]와[Cond. Pr.]사이의 거리(mm)
M <sub>4</sub>	distance in mm between [ <b>I</b> ] and [ <b>Cond. Pr.</b> ] [I]과 [Cond. Pr.] 사이의 거리(mm)
M <sub>5</sub>	distance in mm between end of eyes and end of [ <b>PA</b> ] 눈의 끝과 [PA]의 끝 사이의 거리(mm)
M <sub>6</sub>	distance in mm between eyes and [ <b>PMX</b> ] 눈과 [PMX]사이의 거리(mm)
M <sub>7</sub>	distance in mm between [ <b>PMX</b> ] or [ <b>NA</b> ]or [ <b>I</b> ]and [ <b>Cond. Pr.</b> ] [PMX] 또는 [NA]또는[I]와 [Cond. Pr.]사이의 거리(mm)

While results for features  $M_5$  and  $M_6$  will be provided below, measure the five features ( $M_1$  through  $M_4$  and  $M_7$ ) for both specimens (**arte** and **leeu**). Focus on the right side of the skull (the left side when facing the skull). Report your results in mm in the table to a precision of 0.1mm.

$M_5$  와  $M_6$  에 대한 결과는 아래와 같이 주어질 것이다. 두 생물종 (**arte**, **leeu**)에 대한 5 가지 특징( $M_1$  부터  $M_4$ , 그리고  $M_7$ )을 측정하십시오. 두개골의 오른쪽 측면(두개골을 바라볼 때, 왼쪽 측면이 된다)에 초점을 두고 측정하십시오. 0.1mm 까지 정확하게 측정하여 결과를 mm 단위로 표에 제시하십시오.



Q11

	$M_1$	$M_2$	$M_3$	$M_4$	$M_5$	$M_6$	$M_7$
<b>arte</b> <i>Arvicolaterrestris</i>							
<b>leeu</b> <i>Lepuseuropaeus</i>							



### Part 3.2: Calculate the morphological distance between species pairs [15 points]

파트 3.2 생물종 쌍 사이의 형태학적 거리 계산하기[15 점]

A major hurdle when studying different skull features is that they are primarily determined by the overall size of the specimen. To study skull shape, begin by correcting for the overall size of the skull by dividing each measurement by the length of the skull ( $M_7$ ) and taking the logarithm to base 10 from this ratio. For each measurement  $M_i = \{M_1, \dots, M_4\}$ , calculate:

서로 다른 두개골 특징을 연구할 때, 주요한 문제는 표본의 전체 크기를 측정하는 데에 있다. 두개골 모양에 대한 연구에서는 두개골 전체 크기를 두개골의 길이( $M_7$ )로 나누고 이 비율의 상용로그값을 구함으로써 연구를 시작한다. 각 측정치 ( $M_i = \{M_1, \dots, M_4\}$ )를 계산하십시오.

$$\hat{M}_i = \log_{10} \left( \frac{M_i}{M_7} \right)$$

Report your results in the table below with a precision of three digits after the decimal point.

아래 표에 측정 결과를 소수점 이하 셋째 자리까지 기록하십시오.



Q12

	$\hat{M}_1$	$\hat{M}_2$	$\hat{M}_3$	$\hat{M}_4$	$\hat{M}_5$	$\hat{M}_6$
<b>arte</b> <i>Arvicola terrestris</i>					-0.367	-0.478
<b>leeu</b> <i>Lepus europaeus</i>					-0.547	-0.382



Next, compute the absolute morphological distance  $d_i(x, y)$  between the two species  $x$  and  $y$  for each measurement  $i$  as

다음, 각 측정치  $i$  에 대한 두 생물종  $x$  와  $y$  사이의 형태적 거리  $d_i(x, y)$ 의 절대값을 아래 식을 이용해서 계산하시오.

$$d_i(x, y) = |\hat{M}_i(x) - \hat{M}_i(y)|$$

where  $\hat{M}_i(x)$  is the standardized measure  $i$  of species  $x$ . The absolute difference is the difference regardless of whether it is negative or positive (indicated by  $|\cdot|$ ). Report your results with a precision of three digits after the decimal point in the table below.

여기서  $\hat{M}_i(x)$ 는 생물종  $x$  의 표준화된 측정치  $i$  이다. 절대값의 차이는 플러스 마이너스값을 고려하지 않은 차이( $|\cdot|$ 로 나타낸다)이다. 계산한 결과를 소수점 이하 셋째 자리까지 아래 표에 기록하시오.



Q13

	$d_1(x, y)$	$d_2(x, y)$	$d_3(x, y)$	$d_4(x, y)$	$d_5(x, y)$	$d_6(x, y)$
<b>arte and leeu</b>						



When combining the different measures into a single distance, it is important to first standardize the distances in order to give them equal weight. A simple procedure to standardize is to divide the absolute differences  $d_i(x, y)$  by the median difference  $\tilde{d}_i$  across all species pairs considered:

서로 다른 측정을 하나의 거리로 합칠 때는 동일한 가중치를 주기 위해서 거리를 표준화하는 것이 중요하다. 표준화하는 간단한 방법은 차이의 절대값  $d_i(x, y)$  을, 고려중인 모든 생물종쌍의 중앙값(median)  $\tilde{d}_i$ 으로 나누는 것이다.

$$\hat{d}_i(x, y) = \frac{d_i(x, y)}{\tilde{d}_i}$$

The appropriate medians are indicated in the table below.

대략적인 중앙값은 아래의 표에 제시되어 있다.



$\tilde{d}_1(x, y)$	$\tilde{d}_2(x, y)$	$\tilde{d}_3(x, y)$	$\tilde{d}_4(x, y)$	$\tilde{d}_5(x, y)$	$\tilde{d}_6(x, y)$
0.084	0.139	0.067	0.026	0.110	0.082

Standardize all distances and report your results with a precision of three digits after the decimal point in the table below.

모든 거리를 표준화하고, 계산한 결과를 소수점 이하 셋째 자리까지 아래의 표에 기록하시오.

	$\hat{d}_1(x, y)$	$\hat{d}_2(x, y)$	$\hat{d}_3(x, y)$	$\hat{d}_4(x, y)$	$\hat{d}_5(x, y)$	$\hat{d}_6(x, y)$
<b>Q14</b> arte and leeu						

The combined morphological distance  $D(x, y)$  of a pair  $(x, y)$  is defined as the sum across all standardized distances of that pair:

$(x, y)$ 쌍의 형태학적 거리  $D(x, y)$ 를 그 쌍의 모든 표준화된 거리의 합으로 정의한다.

$$D(x, y) = \sum_{i=1}^6 \hat{d}_i(x, y)$$

Calculate  $D(x, y)$  for arte and leeu and report your results with a precision of three digits after the decimal point in the table below.

arte 와 leeu 에 대한  $D(x, y)$ 를 계산하고 그 결과를 소수점 이하 셋째 자리까지 아래의 표에 기록하시오.

	$D(x, y)$
<b>Q15</b> arte and leeu	

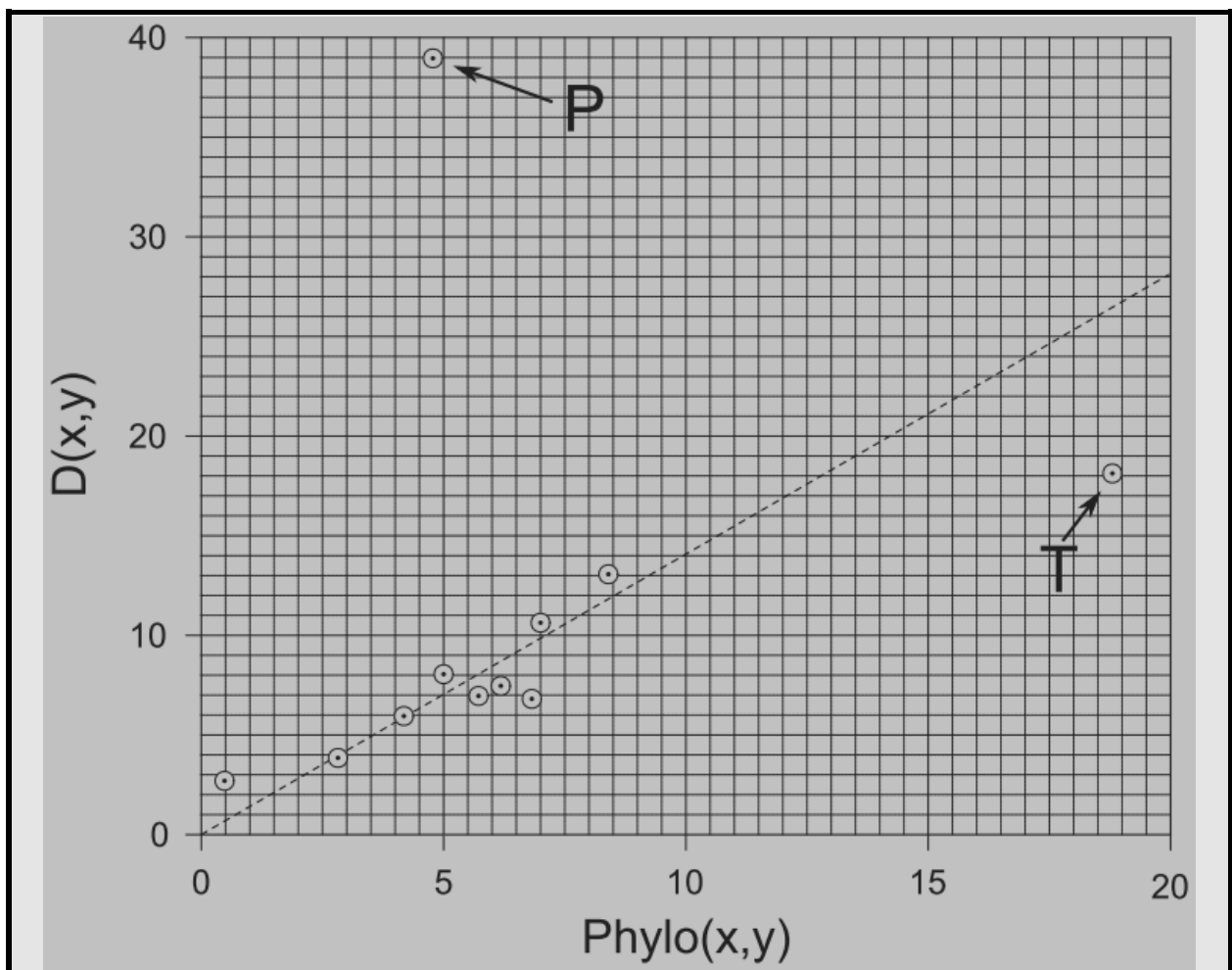
**Part 3.3: Plot the phylogenetic versus the morphological distance [2 points]****Part 3.3 형태학적 거리에 대한 계통학적 거리의 그래프 그리기[2 점]**

The graph below shows the phylogenetic distance  $Phylo(x,y)$  against the morphological distance  $D(x,y)$  for pairs of some of the species listed in the Appendix, along with a linear regression best explaining the observed values. Add your calculated distances to this plot by using a dot with a circle around, similar to the other points. The phylogenetic distance between **arte** and **leeu** is 6.80.

아래의 그래프는 부록에 열거된 일부 생물종 쌍의 형태학적 거리  $D(x,y)$ 에 대한 계통학적 거리  $Phylo(x,y)$ 를 관찰값을 가장 잘 설명하는 선형회귀와 함께 나타내고 있다. 다른 점(the other points)과 유사하게 이 그래프상에 원으로 둘러싸인 점을 이용하여 계산한 거리를 표시하라. **Arte** 와 **leeu** 사이의 계통학적 거리는 6.80 이다.



Q16



**Part 3.4: Interpret the results [2 point]****Part 3.4 결과해석하기 [2 점]**

The plot of the phylogenetic versus the morphological distance shows two obvious outliers, points P and T. Indicate with a tick (✓) for each of the following hypotheses whether it could explain these outliers or not.

형태학적 거리에 대한 계통학적 거리를 나타낸 그래프는 두 개의 분리된 지점 P 와 T 를 보여준다. 다음의 각 가설이 이 분리된 지점을 잘 설명할 수 있는지 또는 없는지를 (✓)로 표시하십시오.



Q17

	yes	no
<p>Both species of pair P are closely related but were geographically separated and evolved convergent adaptations to very similar habitats.</p> <p>P 쌍의 두 생물 종은 밀접하게 연관되어 있지만, 지리적으로 분리되어 있었으며 매우 유사한 서식지로 수렴적응으로 진화하였다.</p>		
<p>The ancestor of one species of pair P colonized a totally different environment with very different selection pressures, changing its skull morphology dramatically.</p> <p>P 쌍의 생물종 중 하나의 조상은 매우 다른 선택압을 가지는 완전히 다른 환경에 서식하여, 두개골의 형태를 급격하게 변화시켰다.</p>		
<p>Both species of pair T are part of a fast, ecologically driven adaptive radiation.</p> <p>T 쌍의 두 생물종 모두는 빠르게 생태학적으로 일어난 적응방산의 일부이다.</p>		
<p>While only distantly related, both species of pair T feed on very similar resources, for which their skulls evolved convergent adaptations.</p> <p>T 쌍의 두 생물종 모두는 유연관계가 멀지만 매우 유사한 먹이 자원을 먹고 살기 때문에, 그들의 두개골은 수렴적응으로 진화하였다..</p>		



End of practical exam—실험 시험 끝 -

## Appendix: Character states (presence or absence) of all specimens

### 부록 : 모든 시료의 형질 상태(존재 유무)

Presences are indicated with a "1" and absences with a "-".

존재하는 것은 "1"로 표시하였고 존재하지 않는 것은 "-"로 표시하였다.



Q1

Character		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
arte	<i>Arvicola terrestris</i>												
caca	<i>Capreolus capreolus</i>												
feca	<i>Felis catus</i>												
leeu	<i>Lepus europaeus</i>												
meme	<i>Meles meles</i>												
scvu	<i>Sciurus vulgaris</i>												
vuvu	<i>Vulpes vulpes</i>												
cesi	<i>Ceratotherium simum</i>	-	-	-	-	1	-	-	-	1	-	-	-
dima	<i>Didelphis marsupialis</i>	1	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1	1
eqfe	<i>Equus ferus</i>	1	-	-	-	1	1	-	-	1	-	-	-
gase	<i>Galago senegalensis</i>	1	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1	-
gege	<i>Genetta genetta</i>	1	-	-	-	-	1	1	-	-	-	1	-
hiam	<i>Hippopotamus amphibius</i>	1	1	-	-	-	1	-	-	1	-	-	-
inge	<i>Inia geoffrensis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-
mape	<i>Manis pentadactyla</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
maru	<i>Macropus rufus</i>	1	1	-	-	1	-	-	-	1	-	-	1
muni	<i>Mustela nivalis</i>	1	-	-	-	-	1	1	-	-	-	1	-
pipi	<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	1	-	-	-	-	1	-	-	-	1	1	-
prca	<i>Procavia capensis</i>	1	1	-	-	1	-	-	-	1	-	-	-
ptva	<i>Pteropus vampyrus</i>	1	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-
somi	<i>Sorex minutus</i>	1	-	-	-	-	1	-	-	-	1	1	-
taac	<i>Tachyglossus aculeatus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
toma	<i>Tolypeutes matacus</i>	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1	-

