

2013 年第廿四屆國際生物奧林匹亞競賽 -- 實驗試題(IV)

中華民國生物奧林匹亞競賽代表團

實驗四：比較及功能性生物系統分類

總分：100 分，總操作時間：90 分鐘

【設備】

1. 1 支測距游標尺(150 mm)
2. 1 支直尺(300 mm)
3. 1 個計算機
4. 繪圖紙

【頭骨標本】

頭骨標本	頭骨標本
歐洲水鼠	歐洲小鹿
家貓	歐洲棕兔
歐洲獾	歐洲紅松鼠
紅狐	

【另提供附加類群之資料】

另提供附加類群之資料	另提供附加類群之資料
白(方唇)犀牛	負子鼠
馬	塞內加爾原猴
小靈貓	河馬
亞馬遜河豚	中國穿山甲
紅袋鼠	小黃鼠狼
家蝠	蹄兔
馬來亞狐蝠	歐洲侏儒鼩鼪
短吻刺蝟	南方三帶犴狴

【紙本資料】

- 頭骨圖
- 包含所有具有(1)或缺乏(-)的形態特徵之彩色圖，並留意圖上方之對應註記。

【背景介紹】

哺乳類有超過 5700 種現生物種，在地球上佔有優勢，且在陸生及水生生態系中扮演關鍵角色，包括獵食者及食草者。哺乳類在形態上極具多樣化，例如最小型哺乳類僅重約兩克，而最大的藍鯨其重量為最小哺乳類體重之一億倍。

本次實作測驗中，你必須利用頭骨(牙齒及下顎)的形態特徵以及分子生物學之資料，來解決主要哺乳動物親緣分類的問題。你將會使用支序學，這是一種用來表示演化關係之學門，其假設分類群的成員具有共同演化歷史，亦即他們自最近的相同祖先遺傳得一組衍生特徵(共同裔徵)，且藉以與其他不同群之動物成員區別。

支序學分析包括鑑別欲分析的所有生物之生物特徵及其狀態。這些特徵可以是分子生物特徵(例如蛋白質中特殊位置的胺基酸)及形態學特徵(例如特殊骨骼特徵之具有或缺乏)兩種。支序學分析的結果是支序圖，亦即用以顯示兩物種間之親緣關係的樹狀圖表示。

實作 1；寫出生物具有或缺乏哪些特徵(42 分)**1.1：形態特徵的描述**

下表顯示此次測驗中物種具有(1)或缺乏(-)之形態特徵。你可自所附之彩色圖表上發現各特徵之範例(請特別注意每頁上方之註記)。在特徵 7 至 10 的彩圖中，只顯示具有(1)此特徵者。所有縮寫顯示於中括號者(如[P])代表在頭骨圖中的位置。請特別注意在門齒[I]、犬齒[C]、小白齒[P]、及大白齒[M]後面之上標數字為位於上顎從頭骨前向後之次序，而下標數字為位於下顎從頭骨前向後之次序，例如[P³]為上顎第三小白齒。

編號	描述
1	門齒[I]出現於上顎
2	延長且具磨損邊緣之門齒[I]顯示門齒終其一生可持續在上顎或下顎生長
3	門齒[I]在前方且其上具珐瑯質(以橘色表示)
4	第三上門齒(I)變小且位於第二門齒之後
5	上顎出現齒虛位。所謂齒虛位是指在牙齒間(例如門齒[I]或犬齒[C]以及小白齒[P]及白齒[M])的無牙空位(超過鄰近此齒虛位之最大牙齒兩倍)。且可能沒有其中部分牙齒。

編號	描述
6	犬齒[C]出現於上顎
7	食肉齒(裂齒)齒式出現：其特徵為上顎[P4]處及下顎[M1]處特化成剪刀狀構造，以便切斷及咬碎食物，但不能用於咀嚼。
8	新月型牙齒：當由上至下觀察時，其特徵為低齒冠且具縱走型新月狀齒冠。若由側邊觀察，可發現這些牙齒形成三角形齒冠。
9	櫛狀齒冠：其特徵為兩齒冠間具有延長之隆脊。這些隆脊與上下顎相互垂直(如舊式洗衣板)
10	具發育良好之具發育良好之 V 型或 W 型外脊 (齒脊)之牙齒。
11	點狀牙齒形成圓錐狀齒尖。
12	下顎角狀延伸[Ang. Pr.]向中間彎曲故其位置比[Cond. Pr.] 較偏向中心。

1.2：判斷所有特徵的狀態(42 分)

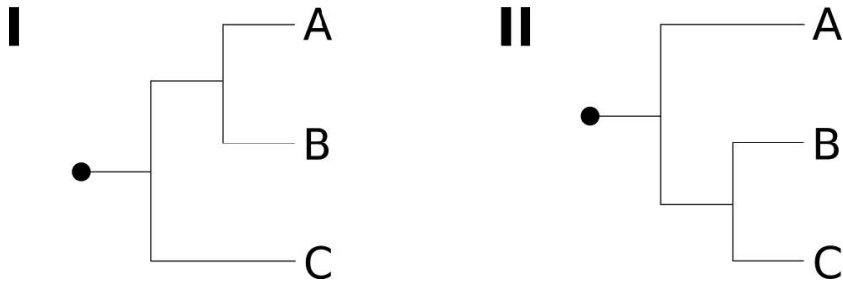
在以下之分析中，首先是去判斷本分析中所有物種之形態特徵的具有或缺乏，並將答案填在附錄(最後一頁)中所提供之表格中(每一個背景為灰色之表格皆須作答)。以“1”表示具有該特徵，並以“-”表示缺乏該特徵。當處理及操作頭骨時請務必小心。所有標本皆為伯恩自然科學博物館之收藏。

實作 2：釐清生物的親緣關係(24 分)

本部分之主要目的為釐清主要哺乳動物群間之親緣關係。你會使用文章中所描述之兩種方法來釐清親緣關係。在 2.1 到 2.3 部分中，你需要應用最簡約原理之概念，來分析在第一部分所得之許多不同主要之哺乳動物分類群中具有或缺乏之生物特徵，並用評估其親緣關係。在 2.4 到 2.5 部分中，使用 UPGMA(Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean 無加權之數學平均值配對法)去釐清食肉目動物間之親緣關係，用來補充分子生物學資料分析而得之較精細的親緣關係。

2.1: 最大簡約法之作法

最常用來釐清物種間親緣關係的方法是先找出物種間最簡約的親緣關係。最簡約的親緣關係樹是指特徵狀態改變次數最少者。為了說明此概念，請比較 A、B、C 三種不同分類群所得的 I 及 II 兩種親緣關係樹。

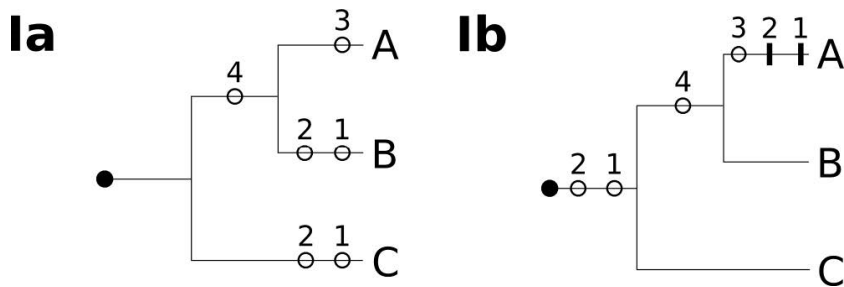


為選擇最適的親緣關係，各分類群的形態特徵 1 至 4 的具有或缺乏列於下表。這些特徵若在親緣最近的兩分類群中都缺乏，亦即顯示這些特徵在親緣樹根部也都缺乏 (在上方樹狀圖中以黑點顯示)。

	1	2	3	4
A	-	-	1	1
B	1	1	-	1
C	1	1	-	-

首先，你應先找出每個特徵及每個親緣關係之狀態改變次數之最小值。例如特徵 4，分類群 A 與 B 中具有，但 C 分類群中缺乏，顯示這個特徵狀態在衍生成 A 及 B 的譜系上是從缺乏改變為具有。而此改變也可在 A 與 B 分支上獨立發生，由此可推得最小改變次數(即最簡約數)是在 A 及 B 的最近共同祖先分支上有一次改變。

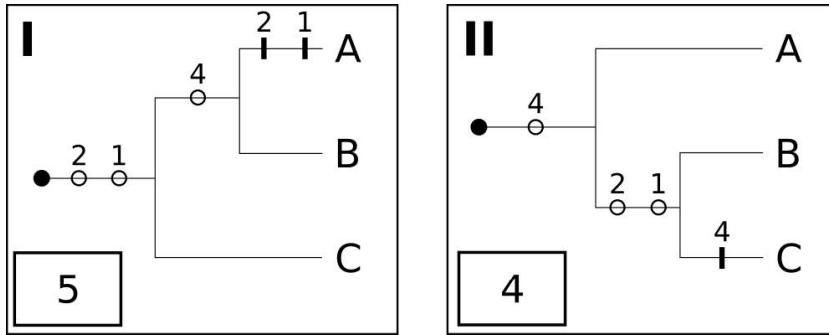
當包含所有特徵時，親緣關係樹 I 有同等簡約的結果 Ia 及 Ib(如圖所示)。在 Ia 中，特徵 1 與 2 在兩分支 B 與 C 上獨立改變。然而在 Ib 中，這兩個特徵源自親緣關係樹根部，然後又在分支 A 中喪失。然後又在請注意在此實作題中，空白圓圈顯示此特徵之獲得(從缺乏改變為具有)，而黑色條狀圖表示此特徵喪失(從具有改變為缺乏)。



關鍵性的觀察是:不論是哪個親緣關係，任何一個僅發生在單一分類群的改變，且其

狀態與親緣關係樹的根部不同，如特徵 3。此類廣泛出現於所有分類群之相同特徵，即視為無法提供有效資訊之特徵，且應在分析前即捨棄不用。

在最後下圖顯示每個親緣關係樹分析而得的最簡約樹。其特徵改變次數標示於方格中。所以，根據最簡分析原理，親緣關係樹 II 可視為分類群 A, B, C 三者間之親緣關係之最佳估計方式。



2.2: 利用簡約法來釐清親緣關係(10 分)

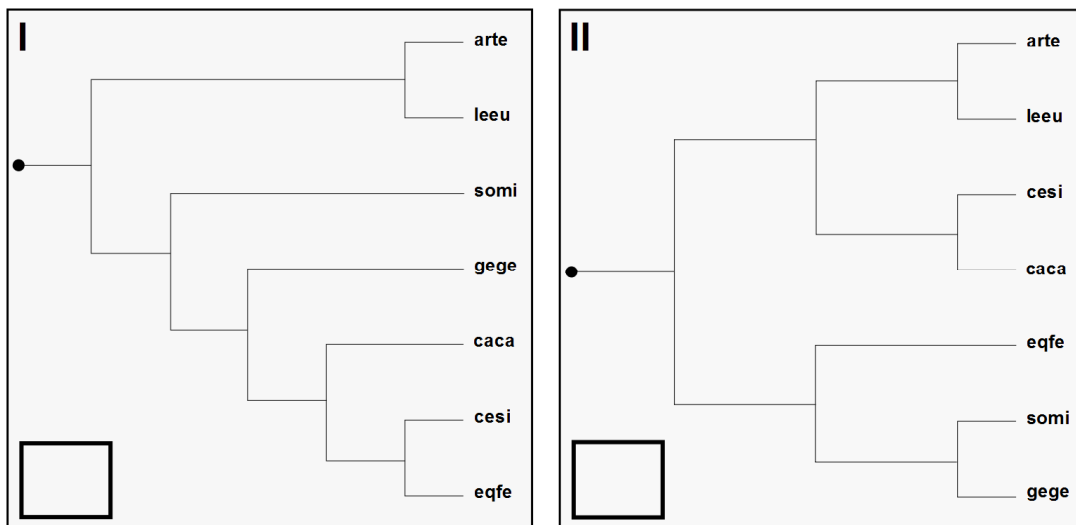
使用最大簡約原理來釐清以下主要哺乳動物分類系之親緣關係：

- 歐洲水鼠
- 白(方唇)犀牛
- 馬
- 小靈貓
- 歐洲棕兔
- 歐洲小鹿
- 歐洲侏儒鼩鼪

首先，請勾選(√)特徵 1 到 12 中是否為有助於釐清這些分類群中親緣關係之有用或者無用之資訊。請注意：除了出現於親緣關係樹基部之特徵 1、6 與 11 外，這些特徵在分類群的根部之狀態為缺乏。

特徵		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Q2.	可提供相關資訊												
	不可提供相關資訊												

接下來，分別在親緣關係樹 I 與 II 上標出最簡約的改變情況，以空白圓圈代表獲得，而條狀代表喪失該特徵，並請在其上寫下相對應特徵之數目字(如之前所舉之例子)。最後，寫下所有改變的總次數於所提供之方格中。



根據最簡約原理，請於下表勾選(✓)最適於代表上述七個分類群之親緣關係樹

	I	II
Q4. 利用最大簡約原理顯示之最適親緣關係樹		

2.3: 判斷可反應攝食方式的特徵(4分)

若無大量特徵所提供之資訊，最大簡約法可能會過於簡化而無法正確釐清兩個關係較遠的分類群之親緣關係。此種失誤尤其會出現在因飲食而非親緣訊息所造成之相反適應的現象。為了評估此假說，請鑑別食肉性及食草性動物生活型態之特徵。在此實作題所提供之下列物種，其彼此間親緣關係並不密切，但都是高度肉食性之動物且獵食多種生物如節肢動物，軟體動物，環節動物或(及)脊椎動物:

- 負子鼠
- 塞內加爾原猴
- 亞馬遜河豚
- 小黃鼠狼
- 家蝠
- 歐洲侏儒鼩鼪
- 南方二帶犴狽

下列物種間的親緣關係較遠，但皆為高度草食性且多攝取草，樹葉及植物根部。

- 歐洲水鼠
- 歐洲小鹿
- 馬
- 歐洲棕兔
- 紅袋鼠
- 蹄兔
- 馬來亞狐蝠

在下表特徵 1 到 12 中，從典型肉食性動物及草食動物生活型態，勾選(√)出可表現具有或缺乏狀態之典型特徵。請注意所謂典型特徵狀態指的是在一群動物中至少三種分類群為具有，而在另一群動物中則為缺乏。

特徵		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Q5.	肉食性動物之典型特徵												
	草食性動物之典型特徵												
	在兩種動物皆非典型特徵												

2.4 : UPGMA 如何作用

僅憑形態特徵具有或缺乏，無法量化分類群之演化距離。所以，可提供大量具相似狀態變化概率資訊之分子生物學數據就變得十分重要。而 UPGMA(Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean 無加權之數學平均值配對法)就是一種簡單，可重覆的方法，用以估算每一演化分支之相對距離及其親緣關係，在 UPGMA 分析中，可將具最短距離的群(cluster)合併為更高一階的群。

為了說明此種概念，請考慮分類群 A、B、C、D 中之分子距離(例如鹼基對之數目)

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

整併一：首先，成對物種 C 與 D 間之分子距離最短，可合併為一較高階之分類群 (C,D)；而此種新形成之分類群之相對距離則可利用其分子距離之半數來計算。在此例中，此分類群之相對距離數值為 2

接下來，所有距離所形成之新矩陣可藉由計算兩兩分類群(cluster)的距離(即兩個分類群所含之所有物種距離之平均值)。例如物種群 A 及分類群(C,D)間的距離是 $d(A,C)$ 及 $d(A,D)$ 的平均，其距離數值 $d(x,y)$ 可用以標示物種群 x 及 y 之演化距離。

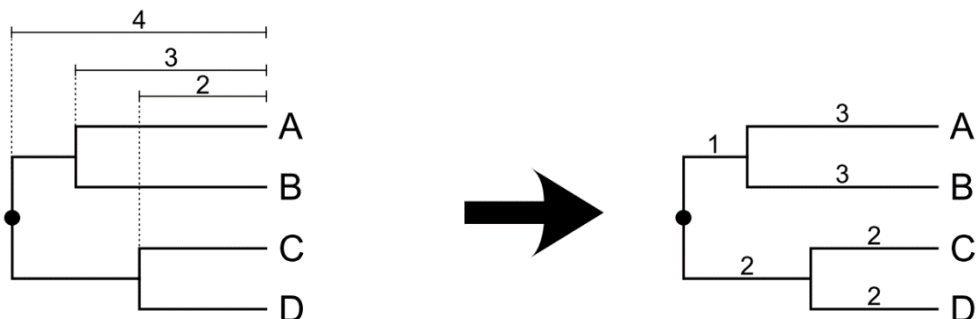
	A		
A	0	B	
B	6	0	(C,D)
(C,D)	7	8	0

整併二：此時，具最短距離之成對分類群為 A 與 B，這兩者可合併為較高階的分類群(A, B)，而其相對距離為 3。同樣的方法可用以計算兩者間距離。兩較高階分類群之相對距離 $[d((A,B),(C,D))]$ 為 AC 間距離 $d(A,C)$ ，AD 間距離 $d(A,D)$ ，BC 間距離 $d(B,C)$ 及 BD 間距離 $d(B,D)$ 之平均值，其值等同於 A 與較高階分類群(C,D) $[d(A,(C,D))]$ 及 B 與較高階分類群(C,D) $[d(B,(C,D))]$ 之平均值。

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

整併三：在最後兩種剩下的分類群又可合併為新的高階分類群((A,B),(C,D))，而此新的較高分類群之平均相對距離為 4。

計算分支長度：當所有分類群皆合併為一個高階分類群，可利用各較高分類群之相對距離繪製出一個樹狀圖。經由這些相對的時間整併數，可計算出個別分支的長度。



2.5: 如何利用 UPGMA 來釐清親緣關係(10 分)

請利用 UPGMA 的方法來釐清此實作題所包括之五種食肉目動物的親緣關係。下表所提供的是成對分類群之標準化的分子距離數值。

		A				
紅狐	A	0.11				
小黃鼠狼	B	4.18	0.00			
小靈貓	C	4.96	4.96	0.00		
歐洲獾	D	4.18	0.48	4.96	0.00	E
家貓	E	4.96	4.96	2.82	4.96	0.00

反覆運算並在答案表中填入分子距離。確認要在行列處寫上分類群代碼。並利用上述之表示方式顯示較高之分類群。舉例來說，((x,y),z)表示由分類群(x,y)及 z 所組成之較高分類群。同時，寫出每一整併過程新形成之較高階分類群之相對距離(請寫至小數點後第二位)。

整併一

Q6

		0.00		
			0.00	
				0.00

較高階分類群之相對距離

整併二

Q7

		0.00		
			0.00	
				0.00

較高階分類群之相對距離

整併三

Q8

		0.00	
			0.00

較高階分類群之相對距離

整併四

Q9

較高階分類群之相對距離

現在請描繪出五種物種之親緣關係，以刻度計量並標示每一分支之相對距離於分支上方而物種代號標示於其右方(如之前圖例)。請注意，以 5mm 為你所計算出之樹狀圖上之相對距離的 0.1 單位。

Q10

實作 3：形態演化的速度(34 分)

如果形態改變以一恆定速率發生，以多項特徵所測得之兩兩物種間的形態區別，應該與從分子資料所估計的物種間親緣距離高度相關。在此實驗部份，請用一系列的頭骨測量來測試此一假說。雖然結果中提供許多其他物種對，你應執行對歐洲水鼠(arte)和歐洲棕兔(leeu)物種對的必要測量與計算。

3.1: 獲取必要的頭骨測量值(15 分)

下表顯示前面提到的兩應測量物種的頭骨系列特徵。所有測量結果也在頭骨關係圖中顯示。

描述	
M ₁	[I ¹] 與 [NF1]間之距離以 mm 表示
M ₂	[Ang. Pr.]與嚼肌下沉之末端(嚼肌接觸點)
M ₃	[Ang. Pr.]與[Cond. Pr.]間之距離以 mm 表示。
M ₄	[I]與[Cond. Pr.] 間之距離以 mm 表示
M ₅	[PA]末端至眼睛末端之距離以 mm 表示
M ₆	[PMX]與眼睛間之距離以 mm 表示
M ₇	[PMX]或[NA]或[I]與[Cond. Pr.] 間之距離以 mm 表示。

下表提供 M5 和 M6 的結果，寫出該二物種（歐洲水鼠 arte 和歐洲棕兔 leeu）其他的五個測量值（M1 到 M4 以及 M7）。請著重在頭骨的右側(正對頭骨時，在你的左側)。在下表中以 mm 為單位寫出你的結果，並精準到 0.1 mm。

特徵	M ₁	M ₂	M ₃	M ₄	M ₅	M ₆	M ₇
Q11 歐洲水鼠							
歐洲棕兔							

3.2: 計算二物種對間的形態距離(15 分)

在研究不同頭骨特徵時的一個主要困難，是它們會受樣本個體體型大小的影響。為研究頭骨形狀，須先作該一頭骨個體體型大小的校正，將每個測量值除以頭骨長度 (M₇)後，並取其以 10 為底數的對數值。對每個測量值， $M_i = \{M_1, \dots, M_4\}$ ，請計算：

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

在下表中寫出你的結果，並精準到小數點後第三位。

	\widehat{M}_1	\widehat{M}_2	\widehat{M}_3	\widehat{M}_4	\widehat{M}_5	\widehat{M}_6
Q12 歐洲水鼠					-0.367	-0.478
歐洲棕兔					-0.547	-0.382

其次，計算 x 及 y 二物種間 i 的絕對形態距離 $d_i(x, y)$ ：

$$d_i(x, y) = \left| \widehat{M}_i(x) - \widehat{M}_i(y) \right|$$

其中的 $\widehat{M}_i(x)$ 代表物種 x 的標準化測量 i。絕對差異是不考慮正負數，亦即為絕對值。在下表中寫出你的結果，並精確到小數點後第三位。

	$d_1(x, y)$	$d_2(x, y)$	$d_3(x, y)$	$d_4(x, y)$	$d_5(x, y)$	$d_6(x, y)$
Q13 歐洲水鼠與歐洲棕兔						

當要將不同的測量法組合到單一距離時，重要的是要先將距離標準化，使其能有同等權重。一個標準化的簡單過程是將絕對差異 $d_i(x, y)$ 除以跨所有物種對的中位數差 \hat{d}_i ：

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

各適當的中位數如下表中所示：

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

將你所有結果間距標準化，並在下表中寫出結果，並精確到小數點後第三位。

	$\hat{d}_1(x, y)$	$\hat{d}_2(x, y)$	$\hat{d}_3(x, y)$	$\hat{d}_4(x, y)$	$\hat{d}_5(x, y)$	$\hat{d}_6(x, y)$
Q14 歐洲水鼠與歐洲棕兔						

現在每對 (x, y) 之綜合形態距離 $D(x, y)$ ，即為該配對所有標準化距離的總和

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

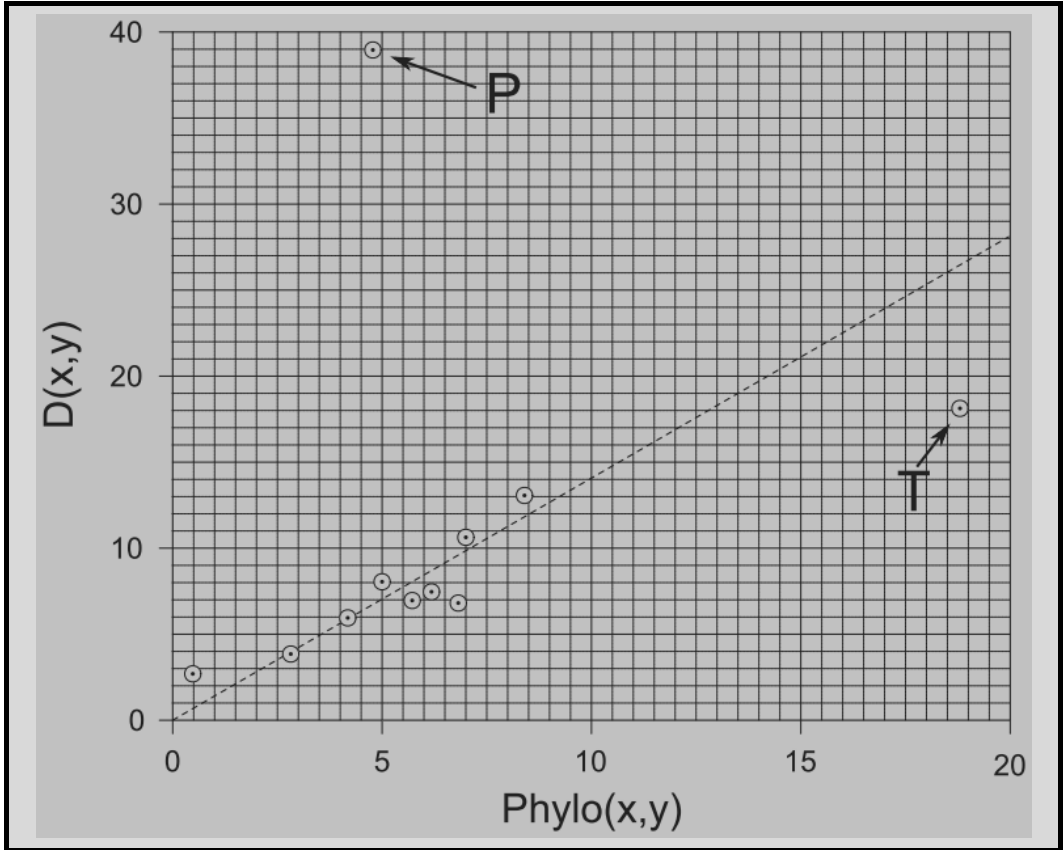
計算兩物種間(arte 及 leeu)之綜合形態距離 $D(x, y)$ ，並在下表中寫出你的結果，並精確到小數點後第三位。

	$D(x, y)$
Q15 歐洲水鼠與歐洲棕兔	

3.3: 繪製系統發生對形態距離關係圖(2分)

下圖顯示在附錄中列出的某些物種對，其系統發生距離 對形態距離 的相關性，其線性回歸是觀察值的最佳解釋。將你所計算的距離用一個周圍有圓圈的點(比照其他點)加入此圖中。歐洲水鼠(arte)和歐洲棕兔(leeu) 間的親緣距離為 6.80。

Q16



3.4 : 結果解釋 (2 分)

在系統發生對形態距離關係圖中有 P 和 T 兩個明顯的異常值，針對下列各假說是否可以解釋這些異常值，請打勾(√)與正確位置。

		是	否
Q17	P 配對的兩個物種親緣相近但地理分離，向非常相似的棲地趨同演化。	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>
	P 配對中一個物種的祖先拓殖到基本選擇壓力完全不同的環境，導致其頭骨形態有戲劇化的改變。	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>
	T 配對的兩個物種均為一快速、生態驅動適應性輻射的一部分。	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>
	雖然只是遠親，T 配對的兩個物種有非常相似的食物來源，其頭骨有趨同演化。	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>

實作考試至此結束

附錄：所有標本之生物特徵狀態(具有或缺乏)

具有之特徵請以“1”表示；而缺乏之特徵以“-”表示。

特徵		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	
Q1	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>ciurus 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>Procapra 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	-	

轉載自：中華民國生物奧林匹亞委員會網站 National Biology Olympiad, Taiwan, R.O.C
<http://www.ibo.nsysu.edu.tw/>