Vest-arktisk utbredelse, fjelltjæreblom, allelfrekvenser og kladistikk: en teoretisk øvelse

(Basert på upublisert manuskript skrevet i 1989)

KNUT ROGNES
(revidert 5. oktober 1994; 14. mars 1995)

Innledning

Redaktøren av Blyttia knytter generøst mitt navn til flere eksempler på hvor fruktbar mangelen på konsensus har vært i biologiens historie (Nordal 1989: 97). Hun tar utgangspunkt i min kritikk (Rognes, 1989: 154) av en tidligere artikkel av Nordal, Wesenberg & Ødegaard (1988) og nevner fenomener som klassisk darwinisme, Mendelsk genetikk, den nye syntese, gradualisme, punktualisme, Neodarwinisme og Neolamarckisme.

Dessverre ble ikke kladistikk (fylogenetisk systematikk) nevnt, selv om dette er den tankeretning som mer enn noen har preget de siste 20 års tenkning i biologisk systematikk og biogeografi. Den har ganske visst skapt røre og skarp meningsbrytning, men fremfor alt ført til klarlegging av essensielle begreper og tenkemåter, og således vist seg overmåte fruktbar. Den står imidlertid på en måte utenfor de ovennevnte meta-biologiske retninger og bør kanskje bedre betraktes som en empirisk oppdagelsesprosedyre. Det som skal oppdages er naturens hierarki, naturens orden om man vil, altså det som man i våre dager betegner som organismenes innbyrdes slektsskapsforhold. Kladistene hevder videre at et slikt hierarki må være kjent før en kan drøfte biogeografiske hypoteser (Rosen 1978; Humphries & Parenti, 1986).

Jeg vil derfor gjerne presentere et forsøk på en **kladistisk** analyse av Nordal et al's allelfrekvensdata vedrørende PGI enzymet hos fjelltjæreblom *Lychnis alpina* (Nordal et al 1988: Tabell 4). Fremstillingen er på ingen måte ment å gi noen løsning på problemet med det vest-arktiske utbredelsesmønsteret, og jeg ber om at den blir betraktet som en helt teoretisk øvelse. Den baserer seg bare på et gen (locus) med tre alleler (A, B, C) (egentlig bare "elektromorfer") som opptrer med ulik frekvens. Det er altså gjort forsøk på en teoretisk kladistisk analyse av kvantitative, kontinuerlige variabler (allelfrekvenser), selv om kladistiske analyser av diskrete kvalitative karakterer er vanligst og lettest å forstå. Ett locus er unektelig lite. Men det har vist seg tidligere at store monofyletiske grupper (i kladistisk forstand) er blitt definert både tidlig og varig ved én karakter (f.eks. fjær hos fugl, hår hos pattedyr, omforming av bakre vingepar til et par svingkøller hos tovingete insekter) så det er visse muligheter for at øvelsen kan vise seg å ha noe for seg. Iallfall skulle metoden være fruktbar. Men la meg først presentere resultatene av en **fenetisk** analyse av de samme data (Figur 1 og 2).

Fenetisk analyse

I Tabell 1 er fremstilt Nei's genetiske identitet (I) og Nei's genetiske distanse (D) mellom de 10 fjelltjæreblompopulasjonene som Nordal et al har undersøkt. Jeg har gått ut fra allelfrekvensopplysningene som de har oppgitt i sin Tabell 4, foruten formler gitt i Thorpe

(1982: 148) og Futuyma (1986: 102). Nordal et al (1988) oppgir selv en tabell over Nei's minimum D (Nei's minimum genetiske distanse) mellom de samme populasjonene (deres Tabell 5) så de gjentas ikke her. Merk at de tre mål er ulike: I og minimum D varierer mellom 0 og 1, D varierer mellom 0 og uendelig.

En fenetisk analyse baserer seg på generell likhet ("overall", "raw similarity"). Én prosedyre for gruppering av stadig større enheter som likner hverandre mest mulig (etter "overall similarity" kriteriet) er gitt ved en såkalt UPGMA "clustering" (se f.eks. Farris 1977). Resultatet av en UPGMA analyse av Nordal et al's (1988) data over minimum D (deres Tabell 5) er gitt i fenogrammet i Figur 1. Gjennomføres en tilsvarende analyse av verdiene for I gitt i Tabell 1 (nedre, venstre halvdel), fåes fenogrammet i Figur 2.

Begge fenogrammene viser at populasjonene 3 (på serpentin, Feragsfjella ved Røros), 8 (serpentin, Gros Morne National Park, New Foundland, Canada) og 10 (Ipiutaq, Grønland) er temmelig like og muligens danner et eget taxon. Populasjonene 1, 2, 4, 5, 6, 7 og 9 (fra Oppland, Sør-Trøndelag, Østfold, Öland og Østlige Canada) er så og si identiske og meget forskjellig fra gruppen (3, 8, 10). De utgjør muligens også et eget taxon, "den egentlige fjelltjæreblom". Legg merke til at aksen på fenogrammene ikke er tid, men et eller annet uspesifisert "mål" for likhet eller ulikhet. Imidlertid er det vanlig at det tolkes mer eller mindre som en tidsakse, og det er et hovedpoeng for Nordal et al at genetisk avstand og tid er fenomener som er korrelerert sterkt om ikke lineært avhengige. Dette er essensen i prosjektbeskrivelsen i NAVF's prosjektkatalog for 1988 - prosjekt 487.

Fenetiske analysemetoder som grunnlag for hypoteser om slektskap har vært utsatt for nokså tilintetgjørende kritikk fra ulikt hold (Farris 1979a, 1979b, 1983). Jeg skal ikke komme inn på argumentasjonen her, men bare nevne at bruk av data av typen Nei's genetiske avstand for å si noe om divergens mellom populasjoner i forhold til tidsrom ikke er så uproblematisk som en kunne anta i første omgang (jfr. Farris 1981). Mickevich & Mitter (1981: 58) sier det slik:

> "A commonly used measure for estimating relationships based on gene frequency data is the genetic distance of Nei (1972). Nei's major assumption in deriving his measure is that population differentiation is a homogenous drift process. Having discovered that populations undergoing such a process would diverge on the average at a constant rate, Nei proposed to reconstruct genealogy by phenetic clustering on his genetic distance measure. The effect of Nei's proposal is to produce an arrangement in conformity with his assumptions, rather than in conformity with the data. Whether the resultant tree effectively or efficiently explains the distribution of particular alleles over populations is quite irrelevant to Nei's procedure."

Kladistisk analyse

Systematikere flest (enten de er klar over det eller ikke) og i særdeleshet kladister er rene empirikere og lager sine grupperinger uten bestemte antakelser om evolusjonen f.eks. at den skulle foregå med konstant fart. Hvis ikke, hvordan skulle det eventuelt kunne oppdages at den ikke gikk med konstant fart? Snarere er det underliggende prinsipp parsimoni (logisk sparsommelighet). Grupperingene skal forklare fordelingen av karakteregenskaper med færrest mulige hypoteser om uavhengig opprinnelse (homoplasi) (Farris 1983). Det er f.eks. sterk enighet om at alle pattedyr stammer fra en felles stamart, fra hvilken de arvet diverse

karakterer som f.eks. hår. Hår er en synapomorfi for pattedyr, og den antas å ha oppstått én gang. [Det er mulig at dette er et dårlig eksempel, men la oss for argumentets skyld anta at hår er en OK synapomorfi som definerer pattedyr]. Ingen hevder at noen pattedyr nedstammer fra f.eks. visse typer fugl, at hår for disse antas å være sekundære omdannelse av fjær (en synapomorfi for fugl) og at hår dermed skal ha oppstått minst to ganger. Ingen mener at svingkøllene hos fluer og mygg er oppstått uavhengig av hverandre i alle mygg- og fluearter. Det er heller ingen som har argumentert for at en skal følge slike tanker i praktisk systematisk arbeid.

Kan Nordal et al's elektroforesedata ordnes i noe system uten andre grunnleggende antakelser enn at allelfrekvensene er nedarvet fra tidligere populasjoner (Darwin's "descent with modification") ? Ja. Det er utviklet ulike metoder som med grunnlag i prinsippet om parsimoni kan generere forgrenete diagrammer som viser den mest sparsommelige "vei" mellom ulike allelfrekvenser målt i populasjoner, altså den vei som gir færrest mulige endringer fra et punkt (forgreningspunkt eller endepunkt) til et annet. Dette gir som resultat et såkalt "Wagner nettverk" (eng. "unrooted Wagner network"). Swofford & Berlocher (1987) har nylig publisert en slik metode som virker lovende. For mer omfattende datamengder er det et stort problem å finne det mest parsimoniske nettverk og en er henvist til bruk av datamaskiner for innen rimelig tid å teste de mange mulighetene. For Nordal et al's data over PGI genet var ikke problemet uoverkommelig. I Figur 3 er vist et Wagner nettverk som jeg har konstruert manuelt og som jeg antar er det mest parsimoniske for de oppgitte data. Nettverket består av terminaler, nummerert fra 1 til 10, og knutepunkt ("nodes") som er nummerert fra 11 til 15. Terminalene er Nordal et al's populasjoner. For hvert knutepunkt er anført en hypotetisk tabell over allelfrekvenser (A øverst, B i midten, C nederst). Hver slik tabell (for knutepunkt eller terminaler) er å oppfatte som én karakter [1]. Langs greinene er det angitt ulike tall som angir avstanden mellom knuter eller mellom knuter og terminaler. Avstandene er såkalte Manhattan avstander ("Manhattan distances"). Hvordan de er beregnet kan en lett se av allelfrekvens-tabellene. Ser vi f.eks. på greinen mellom knute 15 og terminal 8 finner vi at forskjellen i A frekvens er 0.28, forskjellen i B frekvens 0.31 (1.00-0.69) og forskjellen i C frekvens 0.05. Manhattan distansen er summen, her er den dividert med 2 (av grunner jeg ikke vil drøfte her), altså får vi 0.32 (0.64:2). Dette tallet gir et mål for hvor mye allelfrekvensene har endret seg, dvs hvor store endringer (hvor mye "evolusjon") som har skjedd langs vedkommende grein for akkurat denne karakter.

Totalsummen av alle avstandene gir lengden av nettverket, den er her 1.07. Den korteste tenkelige vei mellom de innbyrdes mest fjerne populasjoner, altså mellom populasjon 8, som er fiksert for allel B, og populasjonene 4, 5, 6, 7 og 9, som alle er fiksert for allel A, er 1.00 [(1.00 + 1.00):2]. Forskjellen mellom det kortest tenkelige og det mest parsimoniske nettverk (0.07) skyldes her homoplasi. Hva dette er kan en forestille seg om en vandrer langs nettverket fra f.eks. knute 11 i retning av knute 15. Allel C oppstår med en frekvens 0.02 ved knute 12, men mistes igjen ved knute 13. Deretter oppstår det igjen ved knute 15 (frekvens 0.05) og mistes for siste gang ved terminal 8. Allel C oppstår og forsvinner altså to ganger i det nettverket som er tegnet. Jeg har ikke funnet noe tre som har en lavere grad av homoplasi. Det er rimelig å behandle nettopp allel C som homoplastisk siden det opptrer med svært lav frekvens og bare i populasjon 1 og 3. Det er ikke usannsynlig at allelet egentlig også finnes i lave frekvenser i flere andre populasjoner. Vi har bare ikke oppdaget det siden bare 20

[1]Med helt presist språk er en tabell over frekvenser av alleler egentlig å oppfatte som en karaktertilstand (character state) mens locuset selv er en karakter.

individer ble valgt ut til eksperimentet. Swofford & Berlocher (1987: 296) angir f.eks. at et allel som forekommer uniformt med en frekvens på 0.02 i en serie taxa statistisk sett vil forbli uoppdaget i 44.6 % av disse om prøveserier på 20 individer benyttes (som hos Nordal et al).

I dette nettverket er det ingen tidsakse. Problemet er nå å omdanne et slikt nettverk til det vi kaller et kladogram, altså gi det en rot et eller annet sted langs greinene i nettverket som dermed gir nettverket en tidsretning. Det er flere metoder for å gi rot til et slikt nettverk (såkalt "rooting") men vi skal la det ligge nå. På Figur 3 og 4 er nettverket gitt en rot ved såkalt "midpoint rooting" (Farris 1972). Den hypotetiske stampopulasjon for alle populasjonene, symbolisert ved merket R mellom knutene 13 og 14 (Figur 3), er gitt allelfrekvens 0.50, 0.50 og 0.00 for hhv A, B og C allelene ("midtveis" mellom fiksering av A og fiksering av B). Dette er rimelig siden vi ikke godt kan anta at stamarten har vært fiksert for det ene eller det annet allel A eller B.

Kladister ordner ikke grupper etter generell likhet ("overall" eller "raw similarity") men kun etter spesiell likhet, det vil si overensstemmelse i avledete karakterer (synapomorfier). Det er dette som fundamentalt skiller dem fra alle som benytter fenetisk baserte grupperinger (Farris 1983). Gruppene skal videre være monofyletiske, dvs omfatte alle dattergrupper som stammer fra en stamgruppe (om en ikke stiller dette krav blir enhver tenkelig gruppe monofyletisk). La oss se på hvilke avledete karakterer kladogrammet i Figur 4 viser.

Langs greinen til høyre oppover til populasjonene 10, 3 og 8 gjennom knutene 14 og 15 er tendensen at allel A opptrer med lavere og lavere frekvens for til slutt å forsvinne, og at allel B opptrer med større og større frekvens for til slutt å bli fiksert. Den primitive tilstand (0.50, 0.50, 0.00) i roten R (stamgruppen) transformeres til den mest avledete tilstand (0.00, 1.00, 0.00) hos populasjon 8 (jfr. Figur 3). Legg merke til at vi er blitt i stand til å bestemme hvilke genfrekvenser som er primitive og hvilke som er avledete først etter at vi har gitt nettverket en hypotetisk stamart, som igjen gir det en tidsdimensjon. Allel C oppstår før knute 15 og forsvinner før terminal 8.

Langs greinen til venstre gjennom knutene 13, 12 og 11 er tendensen at allel B forsvinner og at allel A fikseres (jfr. Figur 3). Transformasjonsserien blir altså fra stamartens (0.50, 0.50, 0.00) til (1.00, 0.00, 0.00) i populasjonene 4, 5, 6, 7 og 9. (Populasjon 1 er litt problematisk siden frekvensene ikke summerer til 1). Allel C oppstår (homoplastisk) mellom knute 13 og 12, men forsvinner igjen mellom knute 12 og 11.

Hva forteller så kladogrammet (Figur 4) ? Jo, noe av det samme som jeg antydet ved drøftingen av fenogrammene. Populasjonene 3, 8, 10 utgjør en monofyletisk gruppe (definert ved ganske høye frekvenser av allel B), og den "egentlige fjelltjæreblom" utgjøres av de resterende populasjoner som er fiksert for eller nesten fiksert for allel A (også monofyletisk). Muligens har altså Nordal et al arbeidet med to mer fjernt beslektete taxa. **Men legg merke til at det innbyrdes forhold mellom populasjon 3, 8 og 10 er ulikt i fenogrammene og kladogrammet.** Kladogrammet grupperer 3 og 8 sammen som en monofyletisk gruppe (pga av synapomorfi: stadig økende frekvens av allel B). Denne omfatter altså interessant nok serpentinpopulasjonene. Kanskje botanikere kan finne morfologiske synapomorfier som understøtter denne hypotese? Fenogrammene (Figur 1 og 2) grupperer 3 og 10 sammen (pga størst generell likhet). Tolker en fenogrammene genealogisk (og gir dem samme tidsretning som kladogrammet), blir de begge klart mindre parsimoniske enn kladogrammet. Det er altså grunn til å se med stor skepsis på evolusjonær tolkning av fenogrammer.

Hva kan trekkes ut av kladogrammet (om en er meget dristig)? Thorpe (1982: 154) antyder at en målt Nei's genetisk avstand (D) på én enhet (1.00) representer et tidsrom på 18-20 millioner år. Mellom knute 14 (identisk med terminal 10) og terminal 8 er det en avstand (målt i Nei's minimum D som er mindre enn D og derfor gir et forsiktigere estimat) på 0.20 enheter (Nordal et al's Tabell 5). Det skulle gi en alder på ca. 3-4 millioner år for gruppen (3, 8, 10). Dette er sen Pliocen alder. Legg merke til at denne gruppen omfatter de geografiske områder Norge, Grønland og Newfoundland (Figur 4). Kladogrammet angir som nevnt også gruppen (3, 8), som er utbredt over Norge og Newfoundland. Felles landområder, eventuelt en landbro, må altså ha eksistert helt til tidspunktet for denne gruppens opprinnelse (om vi vil greie oss uten ad hoc hypoteser om langdistansespredning). Men det er også omtrent hva Dahl (1989) antyder på grunnlag av geologiske data.

Gruppen til venstre på kladogrammet tillater ikke noen utsagn om innbyrdes slektskap siden knutene 13, 12 og 11 ligger så nær hverandre at vi egentlig ikke kan skille dem (kladogrammet er her "unresolved"). Muligens vil andre analyserte loci gi grunnlag for oppdeling av denne gruppen. Legg merke til at også den omfatter populasjoner som finnes både øst og vest for Atlanterhavet. En kladistisk analyse av denne gruppen når ytterligere data blir tilgjengelige vil kanskje inneholde en forgrening som svarer til den mellom 3 (Norge) og 8 (New Foundland) i høyre gruppe, slik at vi får et mønster.

Fjellpopulasjonene 1, 2 og 4 er representert i venstre gruppe, fjellpopulasjon 3 i høyre. Serpentinpopulasjonene finnes bare i den høyre gruppen (3, 8).

Konklusjon?

Jeg vil ikke trekke noen. Swofford & Berlocher (1987: 321) advarer mot bruk av sin algoritme på konspesifikke populasjoner fordi den påtvinger dem en **hierarkisk** innbyrdes struktur der en **retikulær** innbyrdes struktur muligens er mer sannsynlig. I tillegg har det ofte vist seg at én avledet karakter (f.eks. homoiothermi = "varmblodighet") ikke har tillatt en å slå sammen to grupper (f.eks. pattedyr og fugl) til en større gruppe, fordi likheten senere viste seg å være homoplastisk. Muligens er PGI dataene alle homoplastiske, men det kan bare analysene av de andre enzymsystemene vise. Parsimoni må imidlertid være det underliggende prinsipp når en skal skille mellom synapomorfi og konvergens (homoplasi) og bare synapomorfi gir oss et grunnlag til å bedømme de innbyrdes slektsskapsforhold mellom populasjonene, ikke Nei's genetisk avstand.

Summary

A cladistic analysis of 10 populations of *Lychnis alpina* from both sides of the North Atlantic is performed on the basis of allele frequency data (taken from Nordal et al 1988) from a single locus (PGI) and according to a parsimony method recently proposed by Swofford & Berlocher (1987). Each array of allele frequencies is treated as a character. Phenograms produced by UPGMA clustering of various genetic distances of Nei are compared to the unrooted Wagner network and the cladogram (rooted by midpoint rooting) produced by the cladistic analysis. The analysis is intended as a theoretical exercise. When additional data

become available it will be possible to test the hypothesis that the observed trends in PGI allele frequencies are synapomorphic.

Takk

Takk til Eilif Dahl for å ha latt meg lese manus til sin artikkel.

Litteratur

Dahl, E. 1989. Nunatakkteorien III. Amfiatlanter og disjunkter. *Blyttia* **47**: xxx-xxx. Publisert i Blyttia 49: 17-33 (1991)

Farris, J. S. 1972. Estimating phylogenetic trees from distance matrices. *American Naturalist* **106**: 645-668.

- 1977. On the phenetic approach to vertebrate classification. Pp. 823-850 in: Hecht, Goody & Hecht (eds.), *Major patterns in vertebrate evolution*. Plenum Press, New York, London.

- 1979a. On the naturalness of phylogenetic classification. *Systematic Zoology* **28**: 200-214.

- 1979b. The information content of the phylogenetic system. *Systematic Zoology* **28**: 483-519.

- 1981. Distance data in phylogenetic analysis. Pp. 3-23 in: Funk & Brooks (eds.), ***Advances in cladistics. Proceedings of the first meeting of the Willi Hennig Society***. New York Botanical Garden, Bronx, New York.

- 1983. The logical basis of phylogenetic analysis. Pp. 7-36 in: Platnick & Funk (eds.), *Advances in cladistics. 2. Proceedings of the second meeting of the Willi Hennig Society.* Columbia University Press, New York.

Futuyma, D. J. 1986. ***Evolutionary biology.*** Second edition. Sinauer Associates, Sunderland, Massachussetts. 600pp.

Humphries, C. J. & Parenti, L. R. 1986. *Cladistic biogeography*. Clarendon Press, Oxford. 98pp. (Reprint with corrections 1989).

Mickevich, M. F. & Mitter, C. 1981. Treating polymorphic characters in systematics: a phylogenetic treatment of electrophoretic data. Pp. 45-58 in: Funk & Brooks (eds.), *Advances in cladistics. Proceedings of the first meeting of the Willi Hennig Society.* New York Botanical Garden, Bronx, New York.

Nordal, I. 1989. Fra redaksjonen. *Blyttia* **47**: 97.

Nordal, I., Wesenberg, J. & Ødegaard, M. 1988. " Overvintringsteorien" belyst ved populasjonsgenetiske analyser - presentasjon av et prosjekt. *Blyttia* **46**: 85-96.

Rognes, K. 1989. Populasjonsgenetisk analyse og overvintringsteori. *Blyttia* **47**: 154-155.

Rosen, D. E. 1978. Vicariant patterns and historical explanation in biogeography. *Systematic*

Zoology **27**: 159-188.

Swofford, D. L. & Berlocher, S. H. 1987. Inferring evolutionary trees from gene frequency data under the principle of maximum parsimony. *Systematic Zoology* **36**: 293-325.

Thorpe, J. P. 1982. The molecular clock hypothesis: biochemical evolution, genetic differentiation and systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics* **13**: 139-168.

Tabell 1. Nederst tilvenstre: Nei's genetiske identitet I for allelfrekvensdata (PGI-locus) i Nordal et al (1988: Tabell 4). Numrene referer til fjelltjæreblompopulasjonene i Nordal et al (1988). Øverst til høyre: Nei's genetiske avstand D (= - ln I) for de samme data.
Lower left: Nei's genetic identity I for allele frequency data (PGI-locus) in Nordal et al (1988: Table 4). Numbers refer to populations of Lychnis alpina *as given in Nordal et al (1988). Upper right: Nei's genetic distance D (= - ln I) for the same data.*

	1	**2**	**3**	**4**	**5**	**6**	**7**	**8**	**9**	**10**
1	-	0.00	0.96	0.00	0.00	0.00	0.00	5.28	0.00	0.48
2	1.00	-	0.81	0.00	0.00	0.00	0.00	2.59	0.00	0.39
3	0.38	0.44	-	0.98	0.98	0.98	0.98	0.08	0.98	0.04
4	1.00	1.00	0.38	-	0.00	0.00	0.00	∞	0.00	0.48
5	1.00	1.00	0.38	1.00	-	0.00	0.00	∞	0.00	0.48
6	1.00	1.00	0.38	1.00	1.00	-	0.00	∞	0.00	0.48
7	1.00	1.00	0.38	1.00	1.00	1.00	-	∞	0.00	0.48
8	0.01	0.08	0.92	0.00	0.00	0.00	0.00	-	∞	0.24
9	1.00	1.00	0.38	1.00	1.00	1.00	1.00	0.00	-	0.48
10	0.62	0.68	0.96	0.62	0.62	0.62	0.62	0.79	0.62	-

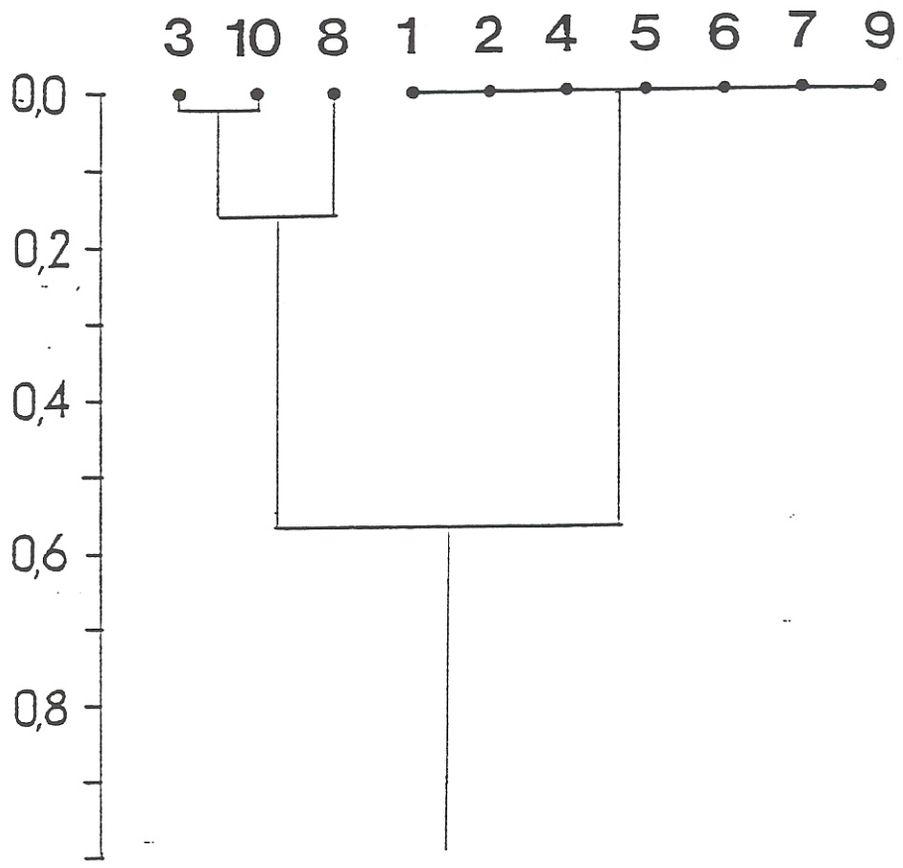

Fig. 1. Fenogram (UPGMA clustering) over Nei's minimum genetiske avstand basert på allelfrekvenser (PGI-locus) i 10 populasjoner av fjelltjæreblom (data fra Nordal et al 1988: Tabell 4).

Phenogram produced by UPGMA clustering of Nei's genetic minimum distance data based on allele frequencies (PGI-locus) in 10 populations of Lychnis alpina *(data from Nordal et al 1988: Table 4).*

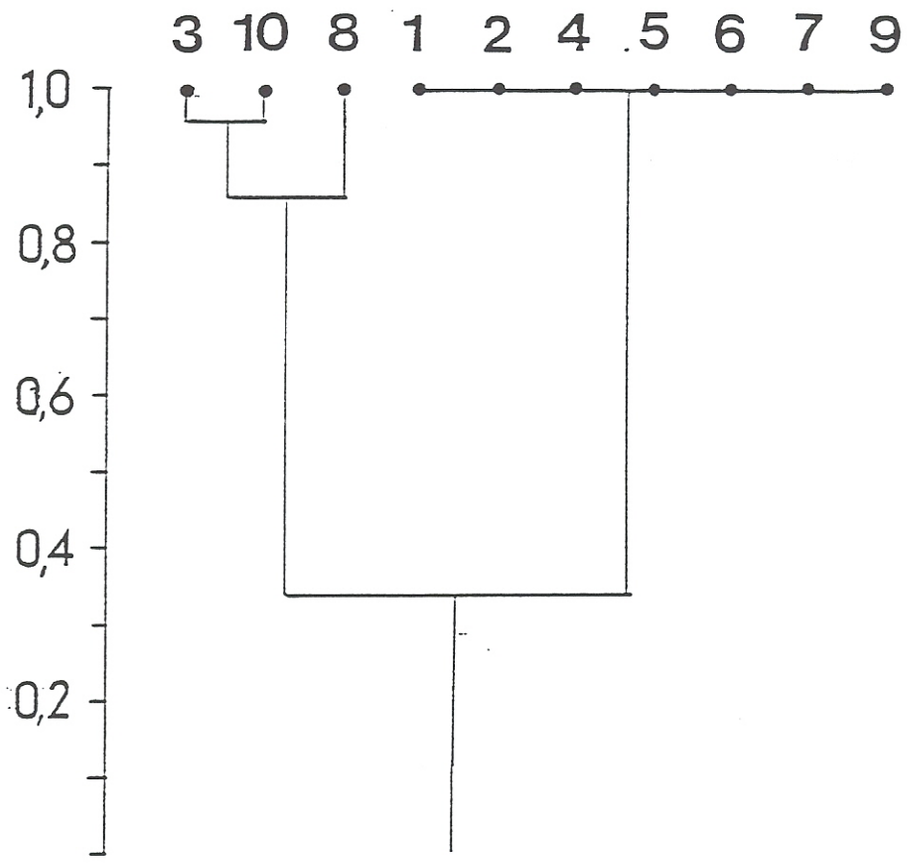

Fig. 2. Fenogram (UPGMA clustering) over Nei's genetiske identitet basert på allelfrekvenser (PGI-locus) i 10 populasjoner av fjelltjæreblom (data fra Tabell 1).
Phenogram produced by UPGMA clustering of Nei's genetic identity data based on allele frequencies (PGI-locus) in 10 populations of Lychnis alpina *(data from Table 1).*

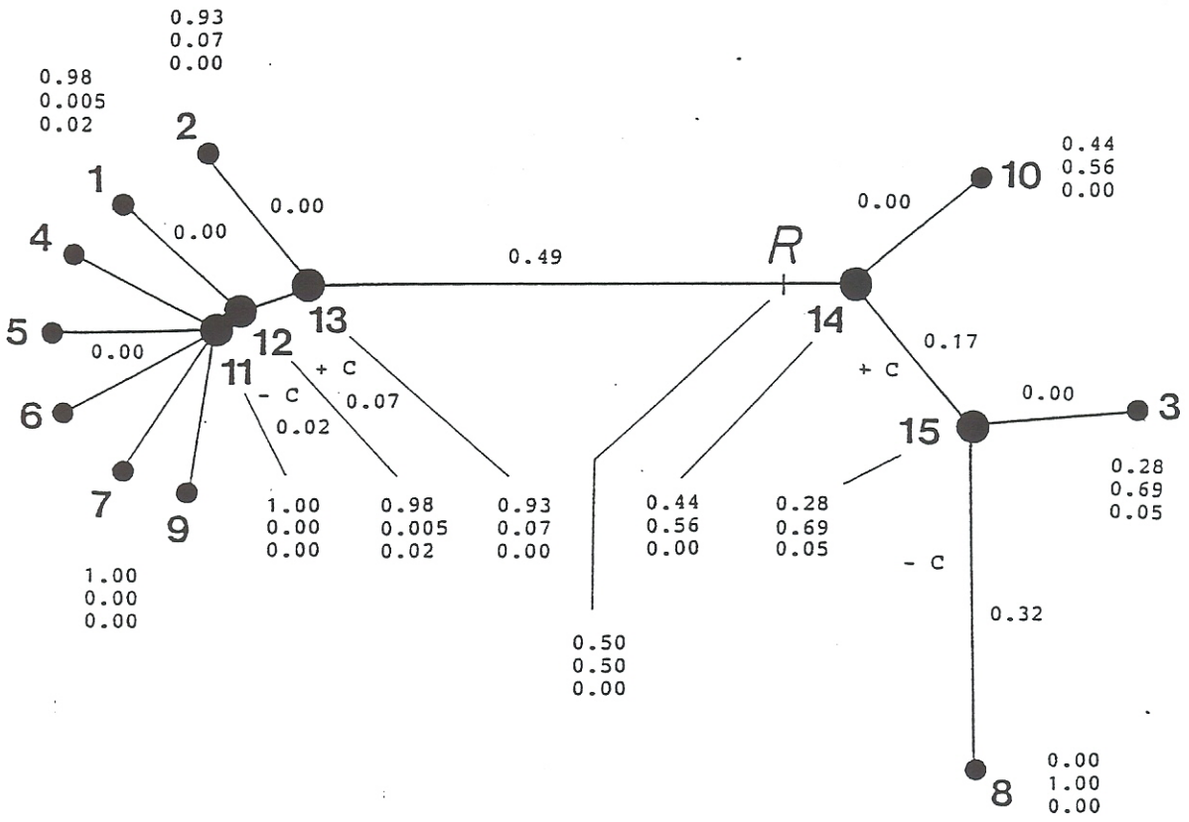

Fig. 3. Wagner-nettverk basert på allelfrekvenser (PGI-locus) (allel A øverst, allel B i midten, allel C nederst) for 10 populasjoner (1-10) av fjelltjæreblom. Interne knuter (11-15) og R er hypotetiske populasjoner. Data for terminale populasjoner etter Nordal et al (1988: Tabell 4). Interne knuter er tilskrevet allelfrekvenser etter kriteriet om maksimal parsimoni (Swofford & Berlocher 1987). Tall ved greinene er Manhattan avstander (dividert med 2). R = rot (midpoint rooting). Se teksten for nærmere forklaring.

Unrooted Wagner network based on allele frequencies (PGI-locus) (allele A above, allele B in middle, allele C below) in 10 populations of Lychnis alpina. *Internal nodes (11-15) and R are hypothetical populations. Data for terminal populations from Nordal et al (1988: Table 4). Internal nodes assigned arrays of allele frequencies according to the maximum parsimony criterion (Swofford & Berlocher 1987). Numbers along branches are Manhattan distances (divided by 2). R = root (midpoint rooting). See text for further explanation.*

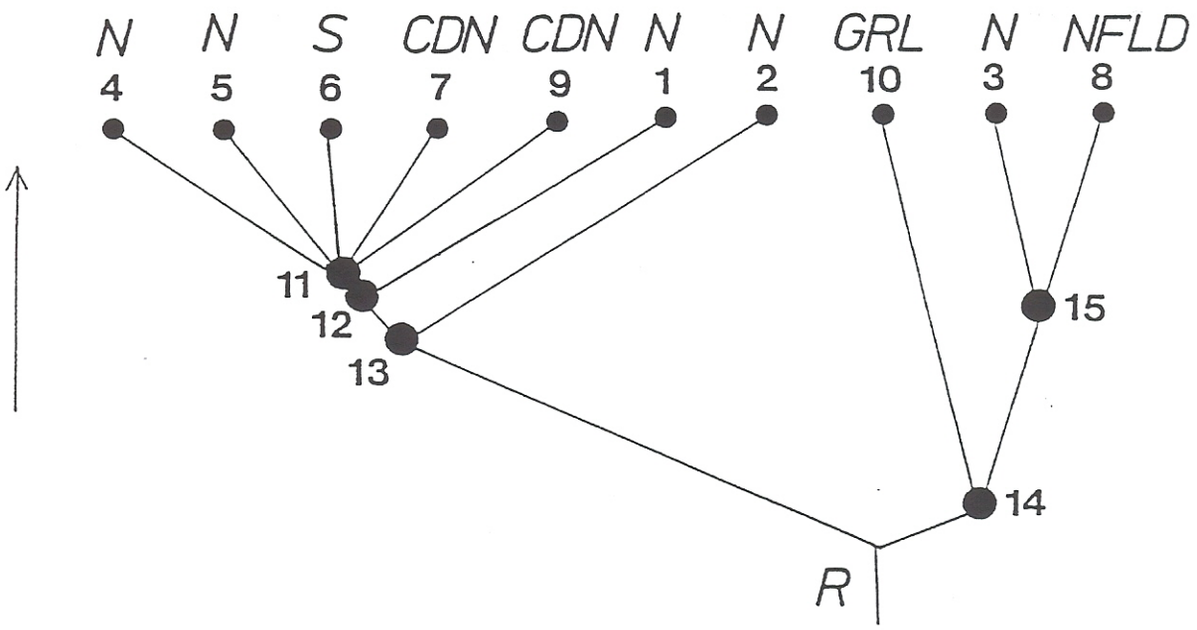

Fig. 4. Kladogram over 10 populasjoner (1-10) av fjelltjæreblom basert på Wagner-nettverket i Figur 3. Gitt rot R ved "midpoint rooting". CDN = Canada (utenom Newfoundland), GRL = Grønland, N = Norge, NFLD = Newfoundland, S = Sverige. Pilen angir tidsretning. Se teksten for nærmere forklaring.

Cladogram for 10 populations (1-10) of Lychnis alpina *based on the unrooted Wagner network in Figure 3. Rooted at R by midpoint rooting. CDN = Canada (excluding Newfoundland), GRL = Greenland, N = Norway. NFLD = Newfoundland, S = Sverige. Arrow indicates direction of time. See text for further explanation.*