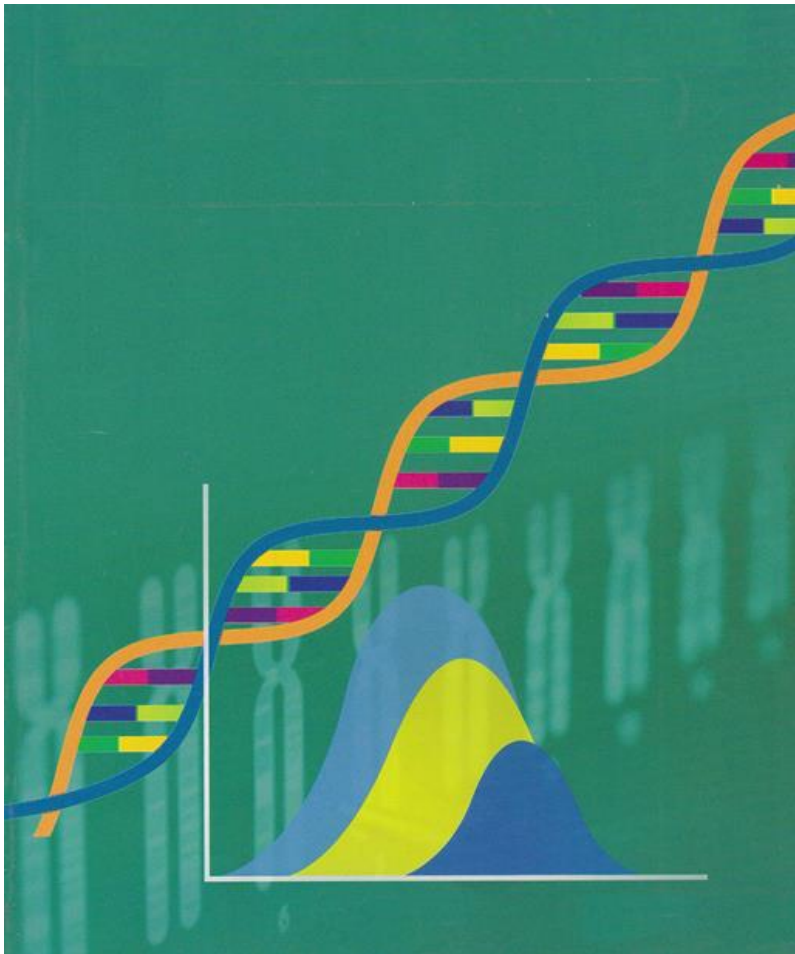


ΓΕΝΕΤΙΚΗ ΠΛΗΘΥΣΜΩΝ & ΕΞΕΛΙΞΗ



Η εξέλιξη των ποσοτικών γνωρισμάτων

2

- Άμεση εξελικτική μεταβολή
- Έμμεση εξελικτική μεταβολή
- Φαινοτυπική πλαστικότητα

Ιωάννης Τοκατλίδης



ΕΡΩΤΗΜΑΤΑ:

- Άμεση εξελικτική μεταβολή
 - Ποιοι συντελεστές είναι κρίσιμοι;
 - Πρόβλεψη εξελικτικής μεταβολής

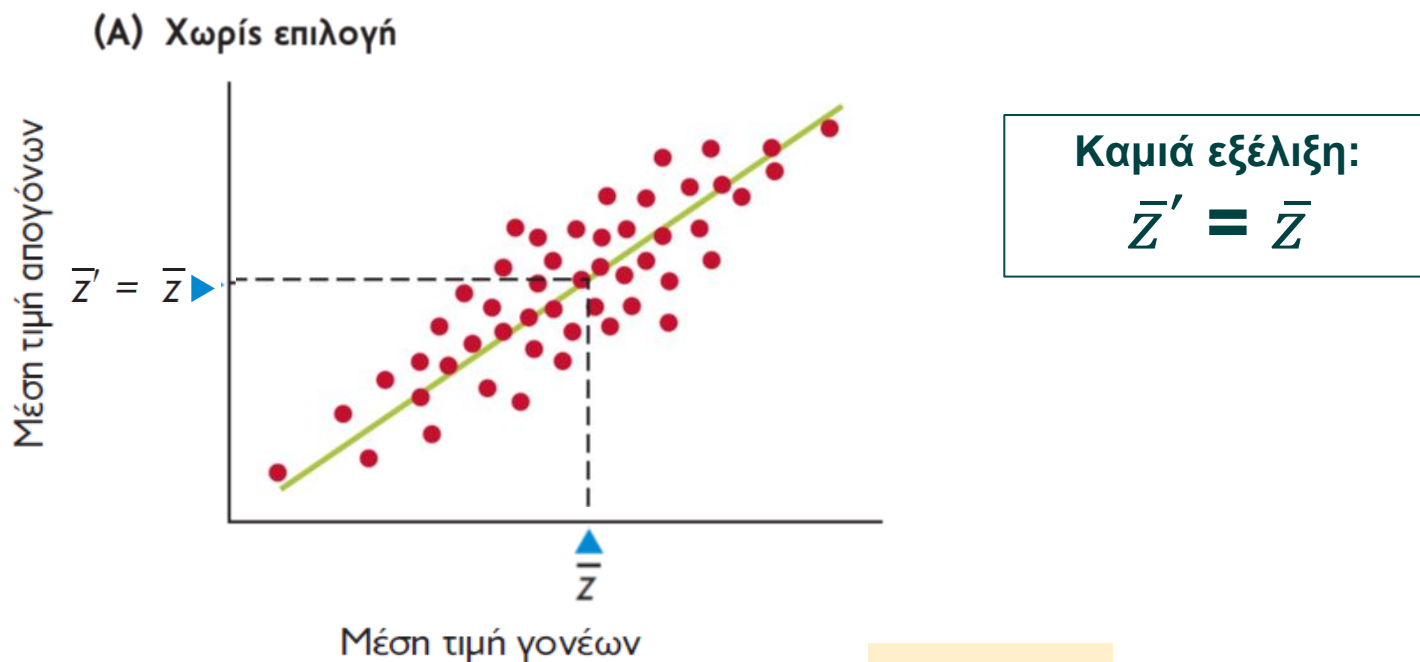
- Έμμεση εξελικτική μεταβολή
 - Γενετική συνδιακύμανση

- Συνολική εξελικτική μεταβολή

- Φαινοτυπική πλαστικότητα
 - Σε τι εξυπηρετεί

ΑΜΕΣΗ ΕΞΕΛΙΚΤΙΚΗ ΜΕΤΑΒΟΛΗ

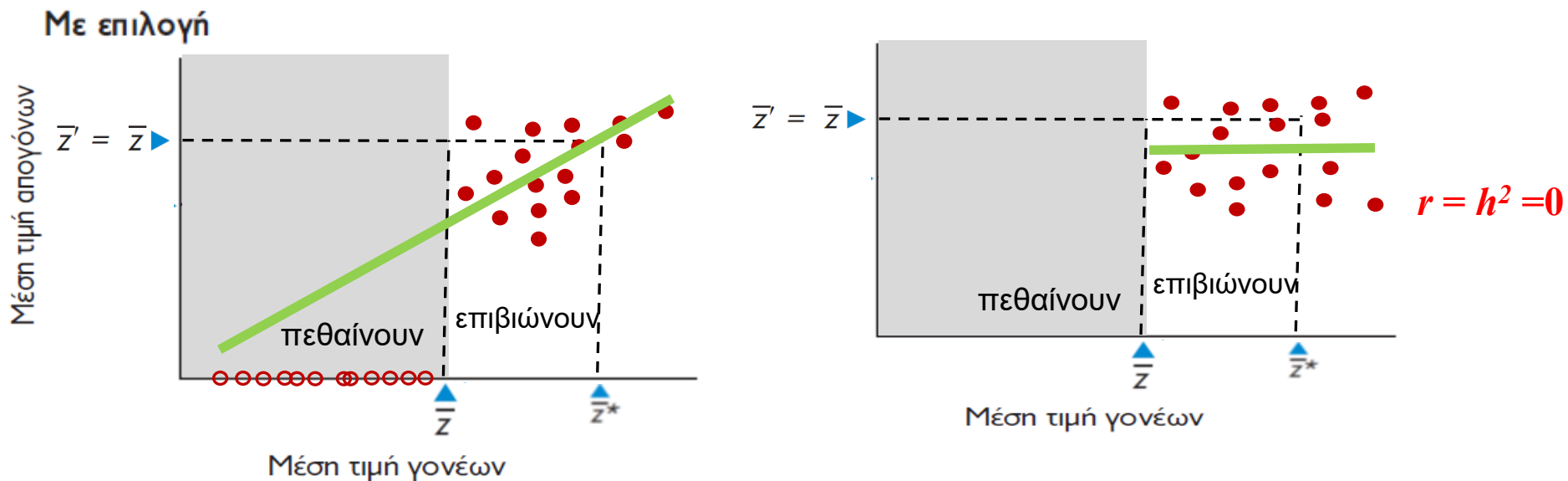
ΕΞΕΛΙΞΗ ΜΕΣΩ ΚΑΤΕΥΘΥΝΟΥΣΑΣ ΕΠΙΛΟΓΗΣ



Εικόνα 6.13

Η μέση τιμή των γονέων συσχετίζεται γραμμικά με τη μέση τιμή των απογόνων. Εάν δεν υπάρχει επιλογή η μέση τιμή του πληθυσμού διαγενεαλογικά παραμένει σταθερή → ΔΕΝ ΥΠΑΡΧΕΙ ΕΞΕΛΙΞΗ

ΕΞΕΛΙΞΗ ΜΕΣΩ ΚΑΤΕΥΘΥΝΟΥΣΑΣ ΕΠΙΛΟΓΗΣ



Καμιά εξέλιξη:

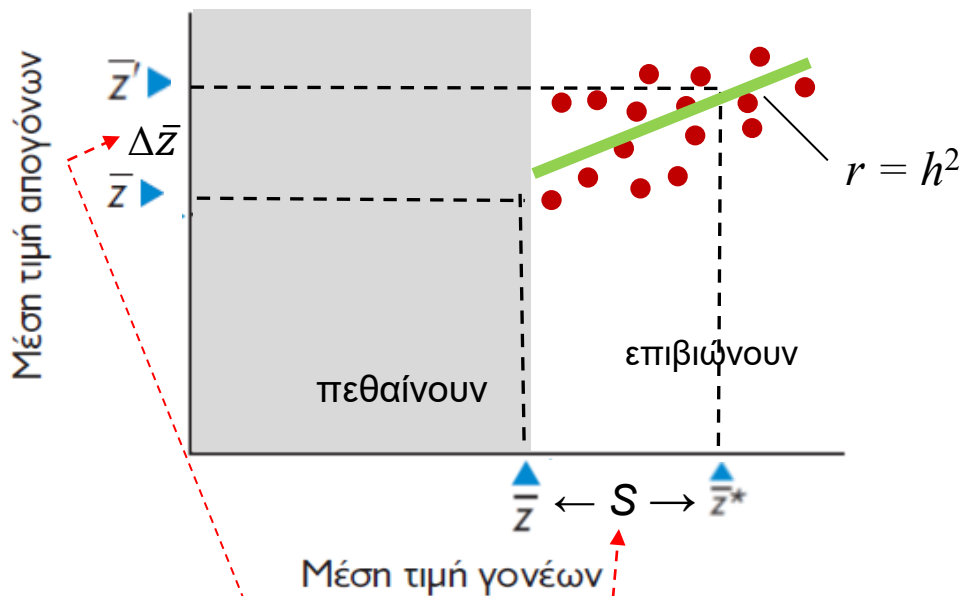
$$\bar{z}' = \bar{z}$$

Εάν η επιλογή δεν οδηγεί σε δια-γενεαλογική μεταβολή της μέσης τιμής του πληθυσμού δεν προκύπτει εξέλιξη.

Αυτό θεωρητικά ισχύει όταν η φαινοτυπική διακύμανση οφείλεται αποκλειστικά στην επίδραση του περιβάλλοντος (έλλειψη γενετικής παραλλακτικότητας)

ΕΞΕΛΙΞΗ ΜΕΣΩ ΚΑΤΕΥΘΥΝΟΥΣΑΣ ΕΠΙΛΟΓΗΣ

Με επιλογή



Θετική εξέλιξη:
 $\bar{z}^* \text{ \& } \bar{z}' > \bar{z}$

h^2 ο συντελεστής κληρονομικότητας

Εξέλιξη προκύπτει όταν η επιλογή μεταβάλλει τη μέση τιμή του αρχικού πληθυσμού (\bar{z}^*) και τη μέση τιμή των απογόνων (\bar{z}')

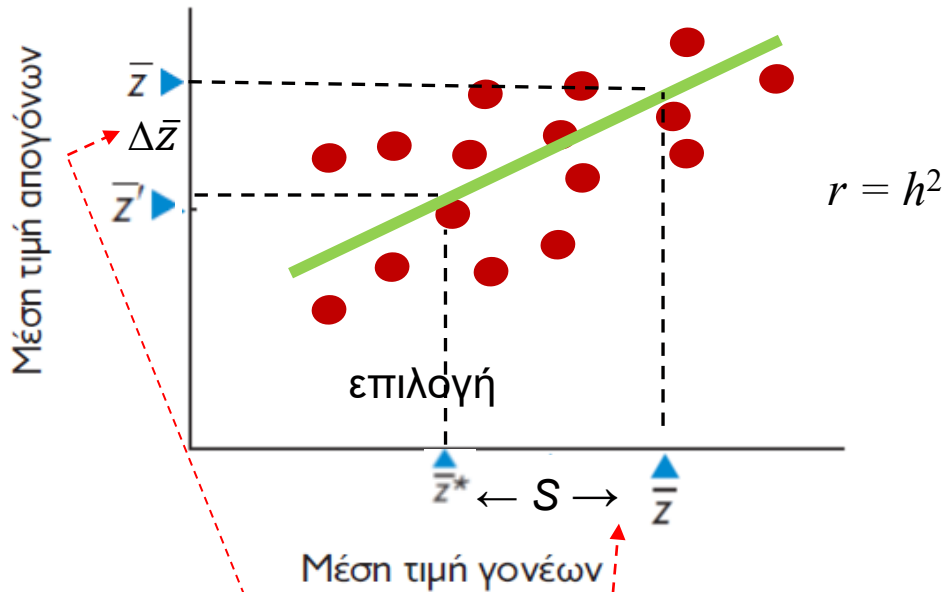
Η διαφορά $\bar{z}^* - \bar{z} = S$ αποτελεί μέτρο της πίεσης (διαφορικό) επιλογής

Η διαφορά $\bar{z}' - \bar{z} = \Delta \bar{z}$ αποτελεί την εξελικτική μεταβολή

$\Delta \bar{z} < S$

ΕΞΕΛΙΞΗ ΜΕΣΩ ΚΑΤΕΥΘΥΝΟΥΣΑΣ ΕΠΙΛΟΓΗΣ

Με επιλογή



Αρνητική εξέλιξη:

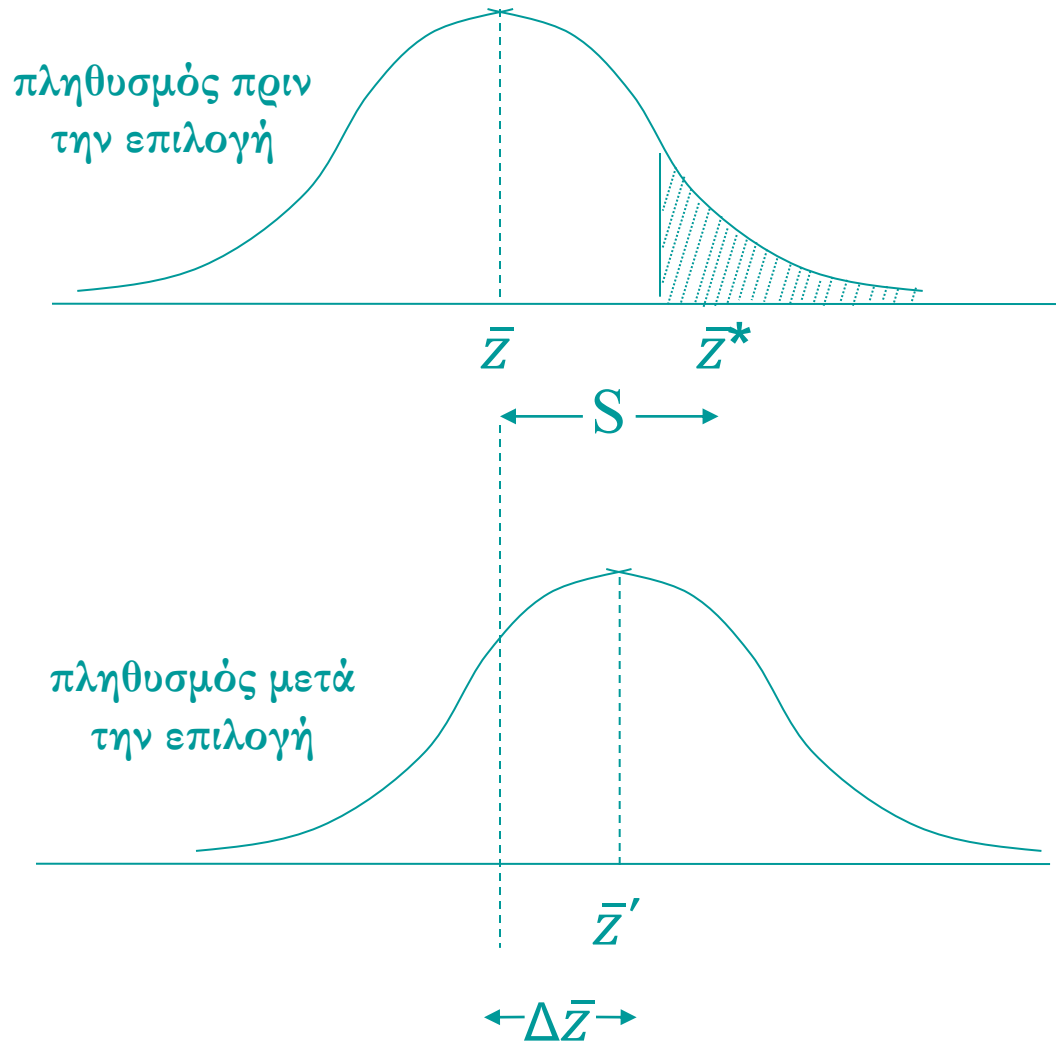
$$\bar{z}^* \text{ \& } \bar{z}' < \bar{z}$$

h^2 ο συντελεστής κληρονομικότητας

Εξέλιξη προκύπτει όταν η επιλογή μεταβάλλει τη μέση τιμή του αρχικού πληθυσμού (\bar{z}^*) και τη μέση τιμή των απογόνων (\bar{z}')

Η διαφορά $\bar{z}^* - \bar{z} = S$ αποτελεί μέτρο της πίεσης (διαφορικό) επιλογής

Η διαφορά $\bar{z}' - \bar{z} = \Delta \bar{z}$ αποτελεί την εξελικτική μεταβολή (**ΑΡΝΗΤΙΚΗ**)



Διαφορικό επιλογής (S):

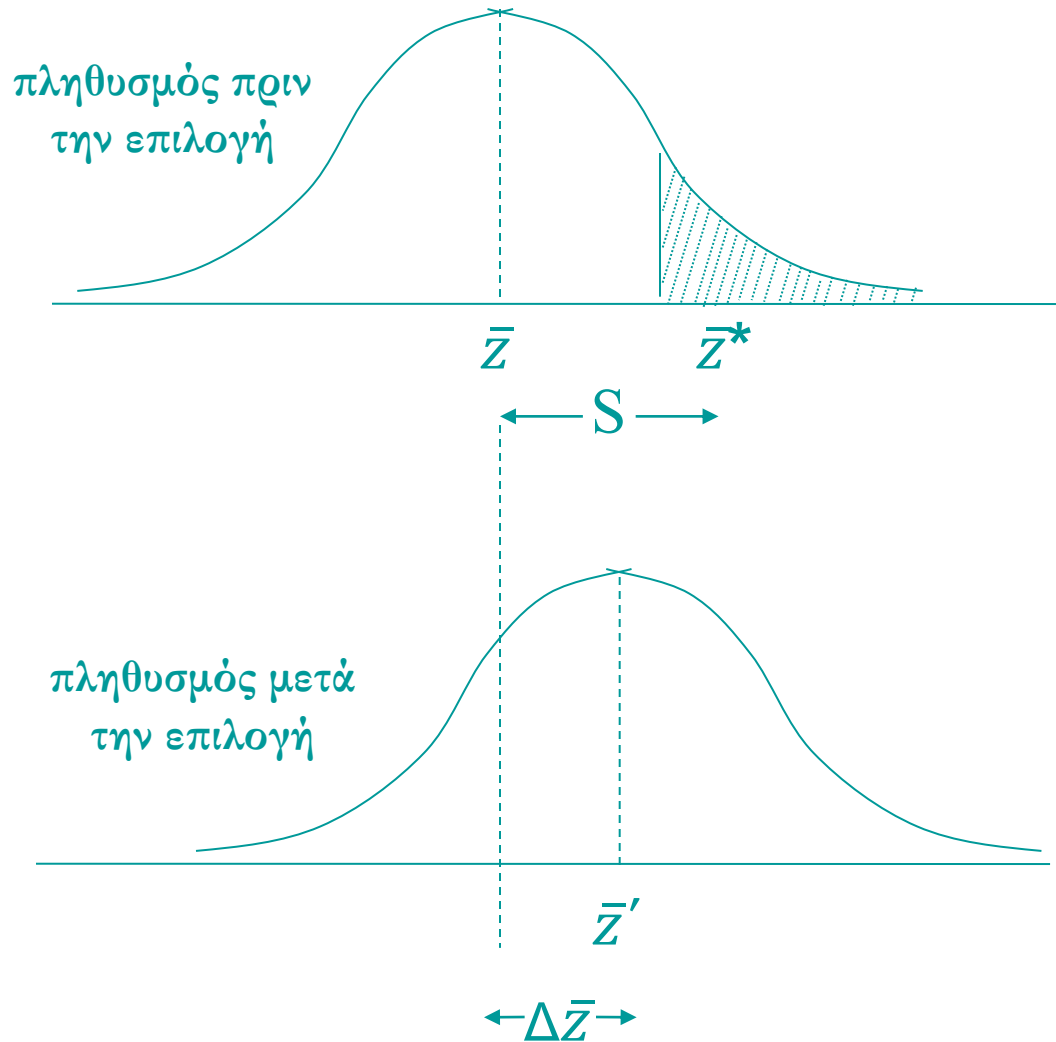
$$S = \bar{z}^* - \bar{z}$$

Εξελικτική μεταβολή:

$$\Delta\bar{z} = \bar{z}' - \bar{z}$$

$$\Delta\bar{z} = H^2 S$$

Μοντέλο που συνάδει με τεχνητή επιλογή όπου στην επόμενη γενεά συμβάλλουν ΑΠΟΚΛΕΙΣΤΙΚΑ τα επιλεγόμενα το ποσοστό των οποίων καθορίζεται από το διαφορικό (πίεση) επιλογής



Διαφορικό επιλογής (S):

$$S = \bar{z}^* - \bar{z}$$

$$S = P\beta$$

Εξελικτική μεταβολή:

$$\Delta\bar{z} = \bar{z}' - \bar{z}$$

$$\Delta\bar{z} = H^2 S$$

$$\Delta\bar{z} = H^2 P\beta$$

Η φυσική επιλογή εστιάζει στα επιλεγόμενα που αυτά κυρίως συμβάλλουν στην επόμενη γενεά (συμβολή όμως έχουν και μη επιλεγόμενα)

ΕΞΕΛΙΞΗ ΜΕΣΩ ΚΑΤΕΥΘΥΝΟΥΣΑΣ ΕΠΙΛΟΓΗΣ

Εξίσωση του ‘βελτιωτή’ (Falconer):

$$\Delta \bar{z} = H^2 P \beta$$

- ✓ $\Delta \bar{z}$ η εξελικτική μεταβολή
- ✓ H^2 ο συντελεστής κληρονομικότητας
- ✓ P το μέγεθος της φαινοτυπικής παραλλακτικότητας
- ✓ β η διαβάθμιση επιλογής

ΕΞΕΛΙΞΗ ΜΕΣΩ ΚΑΤΕΥΘΥΝΟΥΣΑΣ ΕΠΙΛΟΓΗΣ

Εξελικτική μεταβολή

$$\Delta \bar{z} = H^2 P \beta = G \beta$$

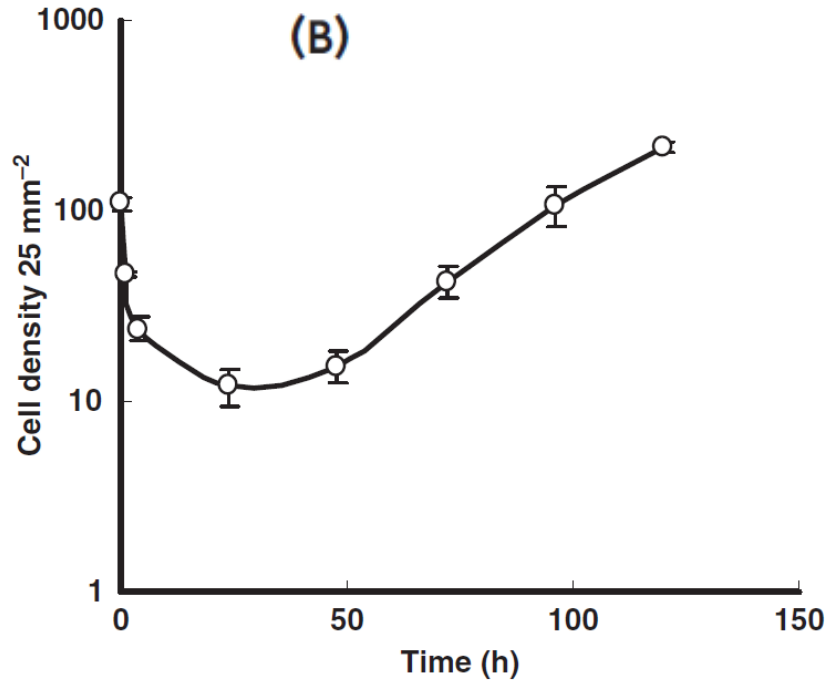
$$H^2 = G/P$$

$$H^2 P = G$$

ΦΥΣΙΚΗ ΕΠΙΛΟΓΗ

Σε βάθος χρόνου εξελικτική μεταβολή και δυνατότητα προσαρμογής καθορίζονται από τη συνολική γενετική διακύμανση και το μέγεθος του πληθυσμού → κρίσιμος ο συντελεστής κληρονομικότητας με την ευρεία έννοια H^2

ΙΚΑΝΟΤΗΤΑ ΠΡΟΣΑΡΜΟΓΗΣ ΣΕ ΝΕΕΣ ΣΥΝΘΗΚΕΣ



Κρίσιμοι παράγοντες

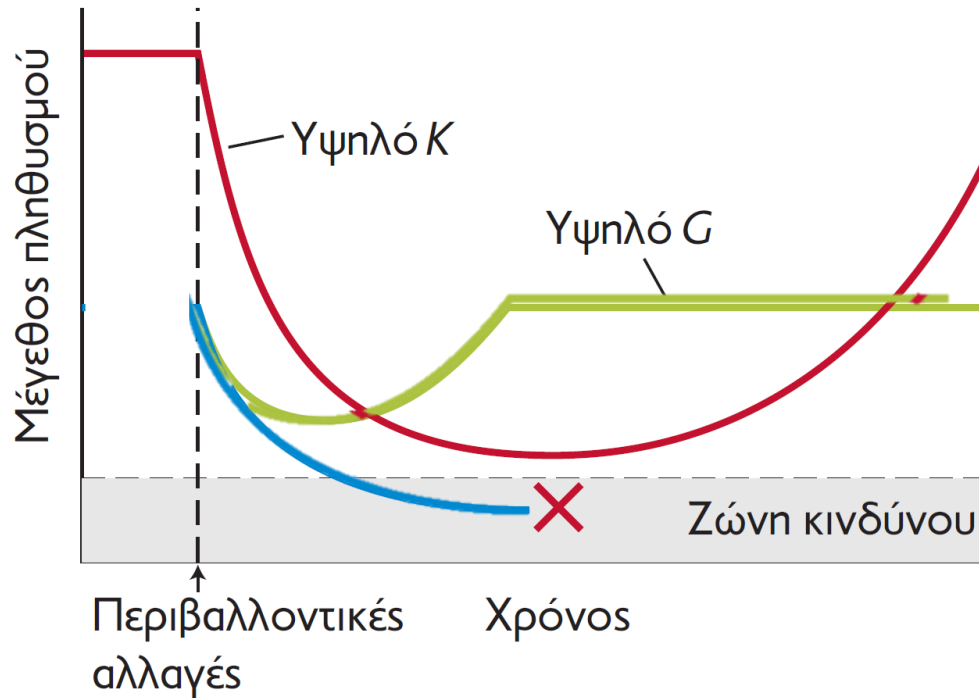
- Γενετική παραλλακτικότητα
- Μέγεθος πληθυσμού

Εικόνα 6.15

Η προσαρμογή επιβίωσης ενός πληθυσμού ζύμης (500.000 κύτταρα ανά 25 mm²) σε περιβάλλον άλατος (10 ml διαλύματος με 125 g/l NaCl) (Bell G and Gonzalez A. 2009. *Ecology letters* 12:942-948)

ΤΟ ΜΟΝΤΕΛΟ ΠΡΟΣΑΡΜΟΓΗΣ

(A)



Εικόνα 6.15

Το μεγάλο μέγεθος πληθυσμού ισορροπίας (K) δίνει χρόνο και η μεγάλη γενετική παραλλακτικότητα (G) ταχύτητα για έγκαιρη προσαρμογή και αποφυγή εισόδου στη ζώνη κινδύνου

ΕΞΕΛΙΞΗ ΜΕΣΩ ΚΑΤΕΥΘΥΝΟΥΣΑΣ ΕΠΙΛΟΓΗΣ

Εξελικτική μεταβολή

$$\Delta \bar{z} = H^2 P \beta = G \beta$$

ΦΥΣΙΚΗ ΕΠΙΛΟΓΗ

Σε βάθος χρόνου εξελικτική μεταβολή και δυνατότητα προσαρμογής καθορίζονται από τη συνολική γενετική διακύμανση και το μέγεθος του πληθυσμού → κρίσιμος ο συντελεστής κληρονομικότητας με την ευρεία έννοια H^2

$$\Delta \bar{z}_a = h^2 P \beta = G_a \beta$$

ΤΕΧΝΗΤΗ ΕΠΙΛΟΓΗ

Βραχυπρόθεσμα ο ρυθμός εξέλιξης καθορίζεται κυρίως από την αθροιστική διακύμανση και το διαφορικό επιλογής → κρίσιμος ο συντελεστής κληρονομικότητας με τη στενή έννοια h^2

Εξελικτική μεταβολή του γνωρίσματος x : $\Delta\bar{z}_x$

$$\Delta\bar{z}_x = G_x \beta_x$$

άμεση
απόκριση

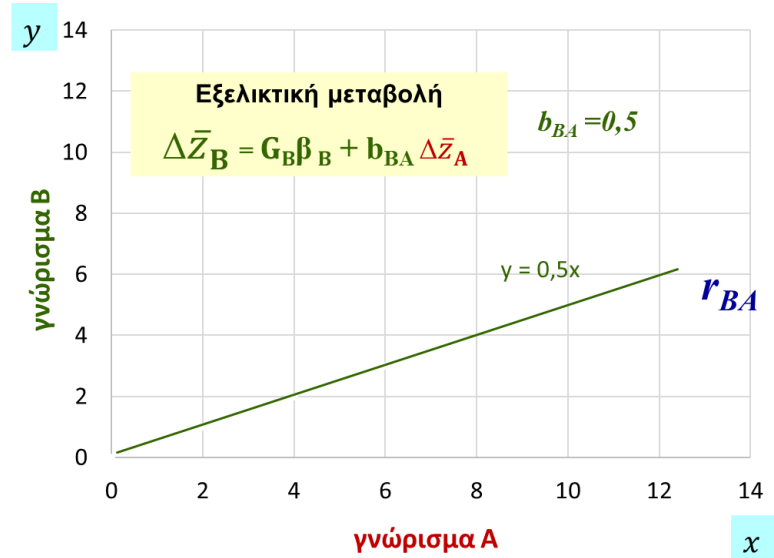
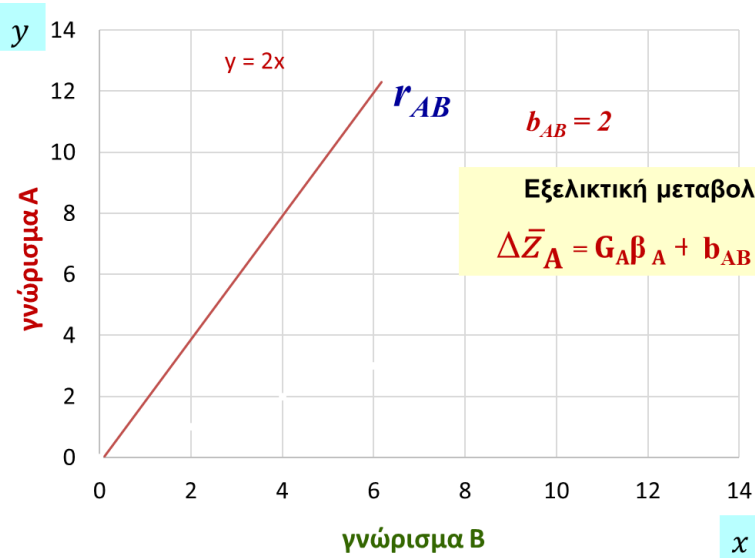
G_x η γενετική διακύμανση

β_x ο συντελεστής διαβάθμισης επιλογής

ΕΜΜΕΣΗ ΕΞΕΛΙΚΤΙΚΗ ΜΕΤΑΒΟΛΗ

- Υπολογισμός μέσω του συντελεστή συμμεταβολής
- Υπολογισμός μέσω της συνδιακύμανσης

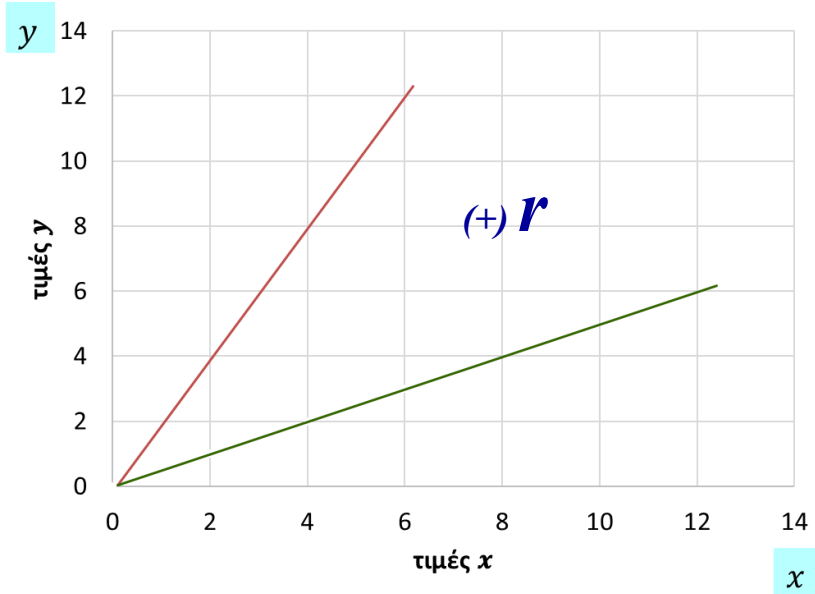
Υπολογισμός μέσω του συντελεστή συμμεταβολής



$$r_{AB} = r_{BA}$$

$$b_{AB} = 1 / b_{BA}$$

Υπολογισμός μέσω της συνδιακύμανσης



Εξελικτική μεταβολή

$$\Delta \bar{Z}_x = G_x \beta_x + G_{x,y} \beta_y$$

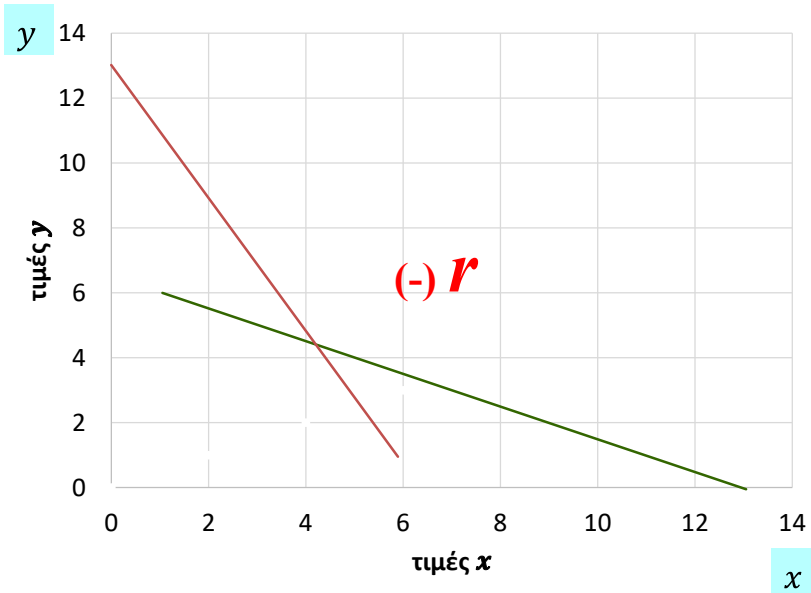
$$\Delta \bar{Z}_y = G_y \beta_y + G_{x,y} \beta_x$$

Η γενετική συνδιακύμανση ($G_{y,x}$)

$$G_{x,y} = r_{y,x} \cdot \sigma_y \cdot \sigma_x$$

σ = τοπική απόκλιση

Υπολογισμός μέσω της συνδιακύμανσης



Εξελικτική μεταβολή

$$\Delta \bar{Z}_x = G_x \beta_x - G_{x,y} \beta_y$$

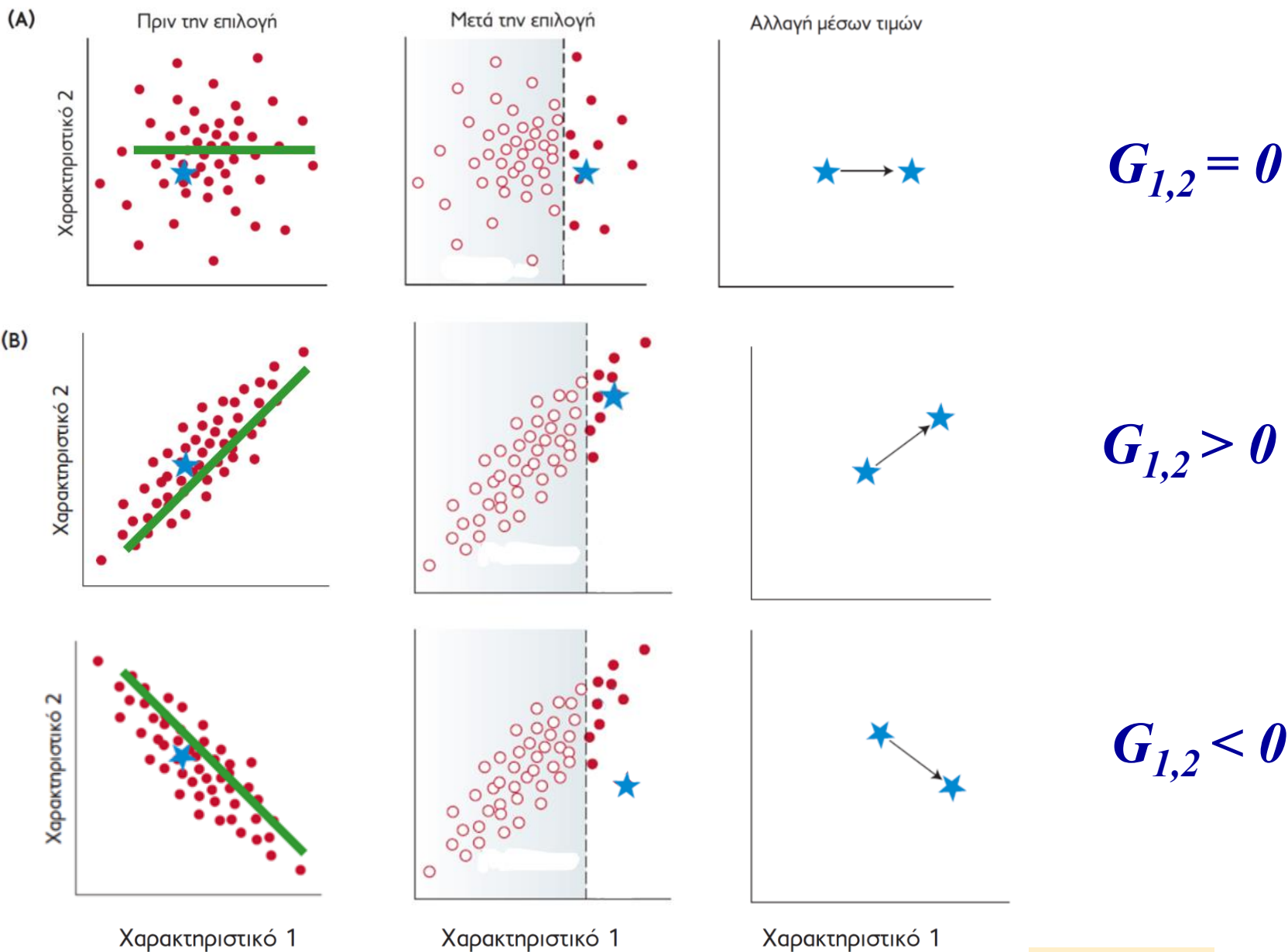
$$\Delta \bar{Z}_y = G_y \beta_y - G_{x,y} \beta_x$$

Η γενετική συνδιακύμανση ($G_{y,x}$)

$$(-) G_{x,y} = r_{y,x} \cdot \sigma_y \cdot \sigma_x$$

$\sigma =$ τυπική απόκλιση

Έμμεση μεταβολή του χαρακτηριστικού 2 λόγω επιλογής στο χαρακτηριστικό 1



Συνολική εξελικτική μεταβολή

$$\Delta \bar{Z}_x = G_x \beta_x \pm G_{x,y} \beta_y$$

άμεση
απόκριση

έμμεση
απόκριση

Η φυσική επιλογή εξελίσσει τα γνωρίσματα ακόμη και χωρίς να ασκείται άμεση πίεση επιλογής μέσω της έμμεσης απόκρισης στην επιλογή σε συνδεδεμένα γνωρίσματα

Εξελικτικός περιορισμός

Η γενετική σύνδεση των ποσοτικών γνωρισμάτων οδηγεί σε εξελικτικούς περιορισμούς. Η άμεση μεταβολή σε ένα γνώρισμα για προσαρμογή στις τρέχουσες συνθήκες διαβίωσης μπορεί να συνοδεύεται με περιορισμό της γενετικής ποικιλότητας σε συνδεδεμένο γνώρισμα. Συνέπεια μπορεί να είναι η αδυναμία προσαρμογής σε νέα αλλαγή των συνθηκών.

Πχ η αδυναμία *Drosophila* που ζει μόνο σε υγρά τροπικά να μη προσαρμόζεται σε κρύα και ξηρά περιβάλλοντα αποδίδεται σε εξελικτικό περιορισμό.

(A)



(B)



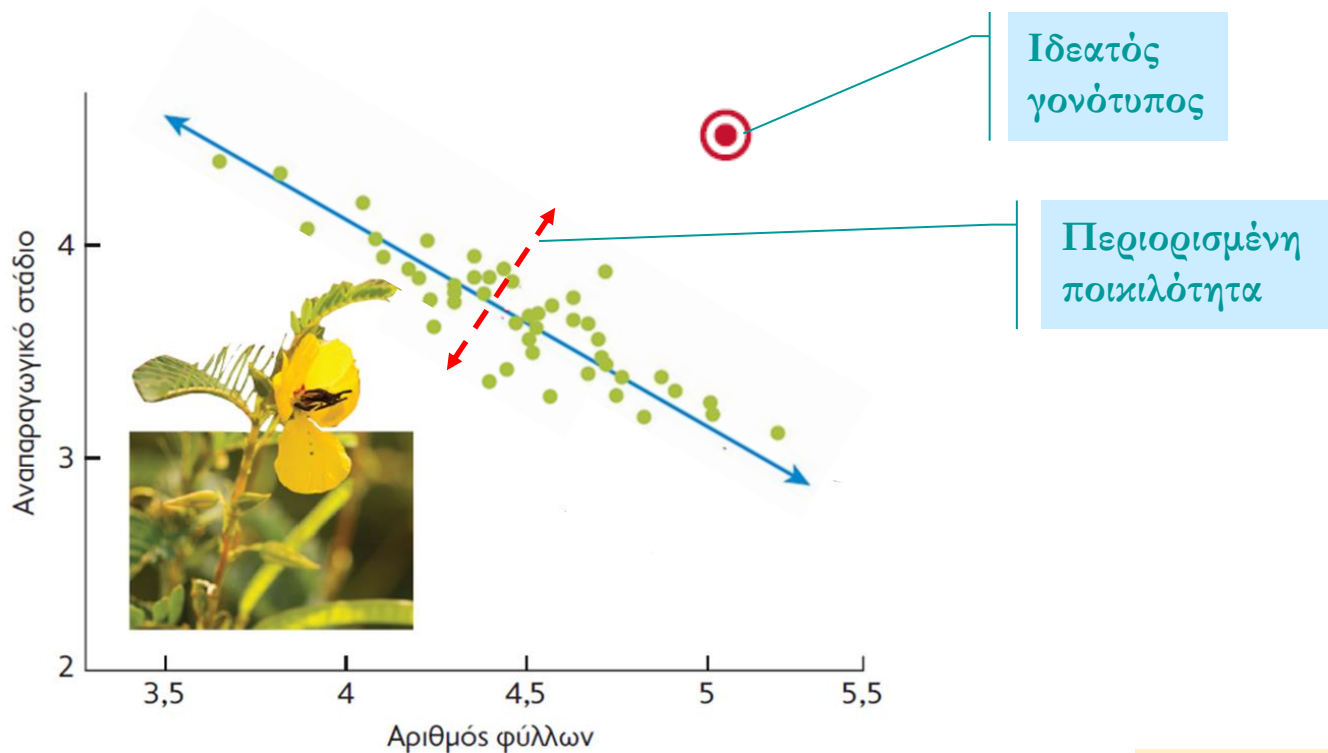
Εξελικτικός περιορισμός ?

Εικόνα 6.20

(A) Οι πληθυσμοί της μεξικανικής τέτρας (*Astyanax mexicanus*) που ζουν στην επιφάνεια του νερού έχουν μάτια

(B) Οι πληθυσμοί που ζουν σε σπήλαια έχουν χάσει τα μάτια. Αποδίδεται σε αρνητική σύνδεση του γνωρίσματος με την ανάπτυξη κυττάρων-αισθητήρων για την αναζήτηση τροφής στο σκοτάδι.

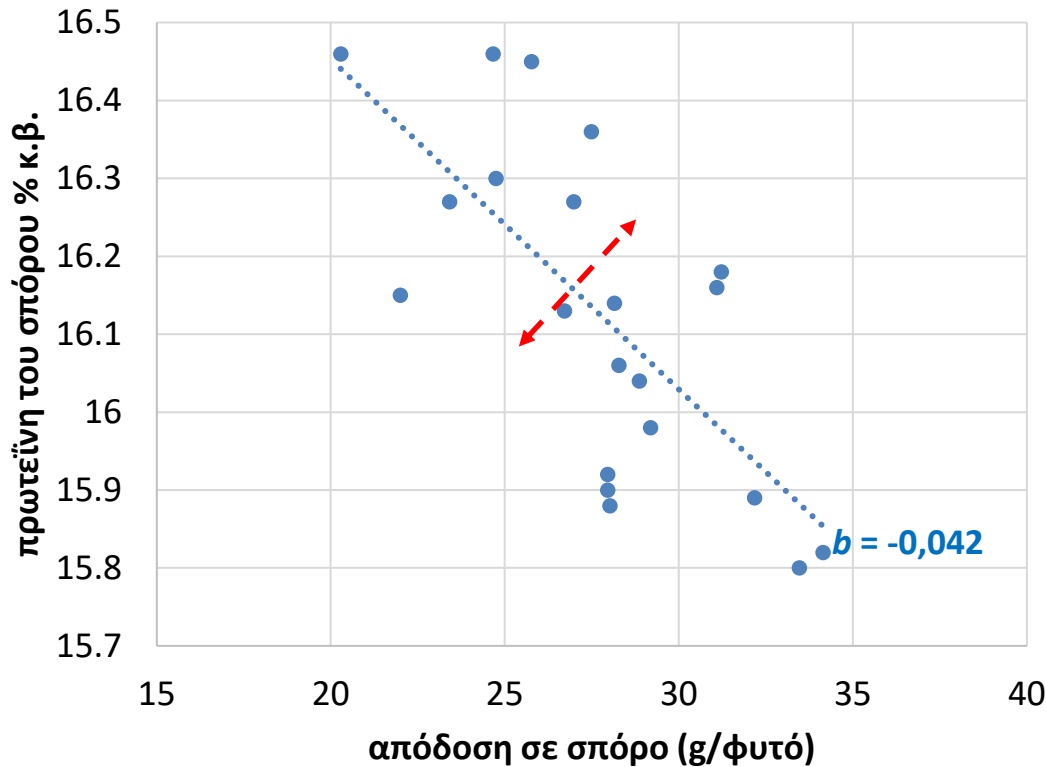
Ρυθμός αύξησης



Εικόνα 6.21

- Η προσαρμογή του φυτού *Chamaecrista fasciculata* σε ασταθές περιβάλλον απαιτεί το συνδυασμό «μεγάλο μέγεθος και γρήγορη αύξηση»
- Υπάρχει γενετική ποικιλότητα και για τα δύο γνωρίσματα, όμως η αρνητική όμως συσχέτιση επιφέρει εξελικτική περιορισμό
- Είδος προς εξαφάνιση εξαιτίας μικρής ποικιλότητας προς την αντίθετη κατεύθυνση (κόκκινη γραμμή)

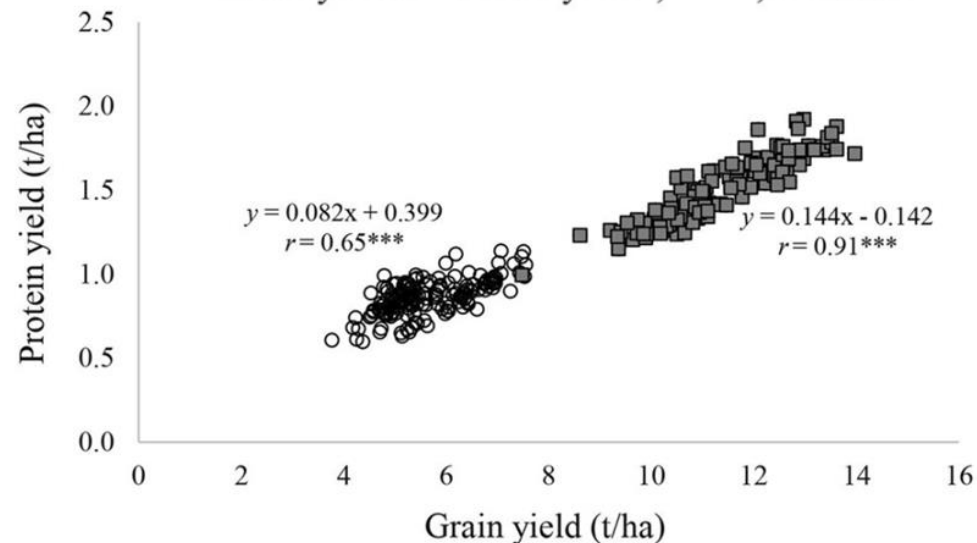
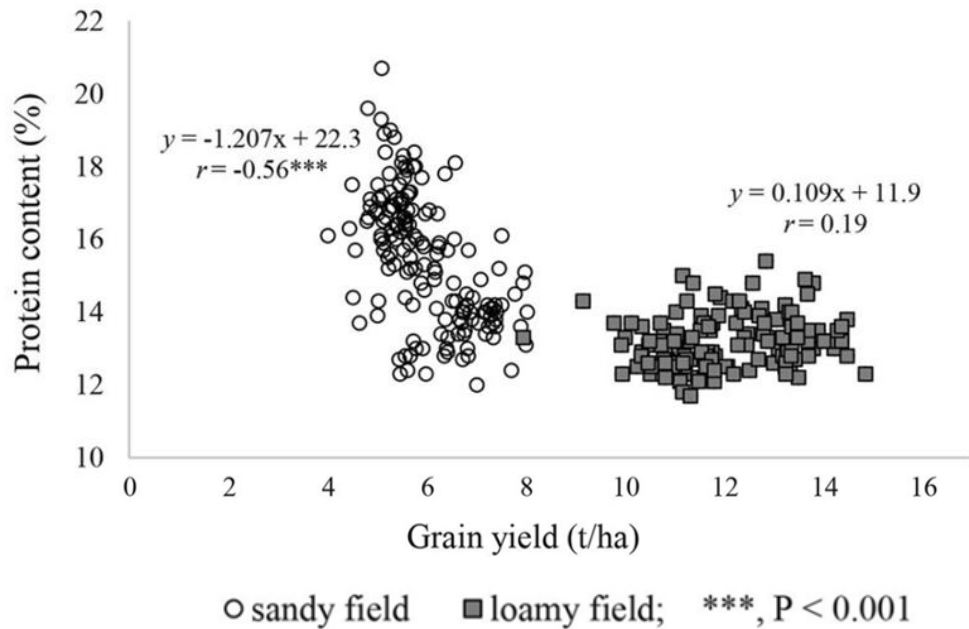
πρωτεΐνη (%) – απόδοση (g/φυτό): $y = -0,042x + 17,3$ ($r = -0,71, P < 0,001$)



Η τεχνητή επιλογή στο σιτάρι (*Triticum aestivum*) για μεγαλύτερη παραγωγή σπόρου ανά μονάδα επιφάνειας ενδέχεται να επιφέρει υποβάθμιση της ποιότητας (μειωμένη περιεκτικότητα σε πρωτεΐνη)

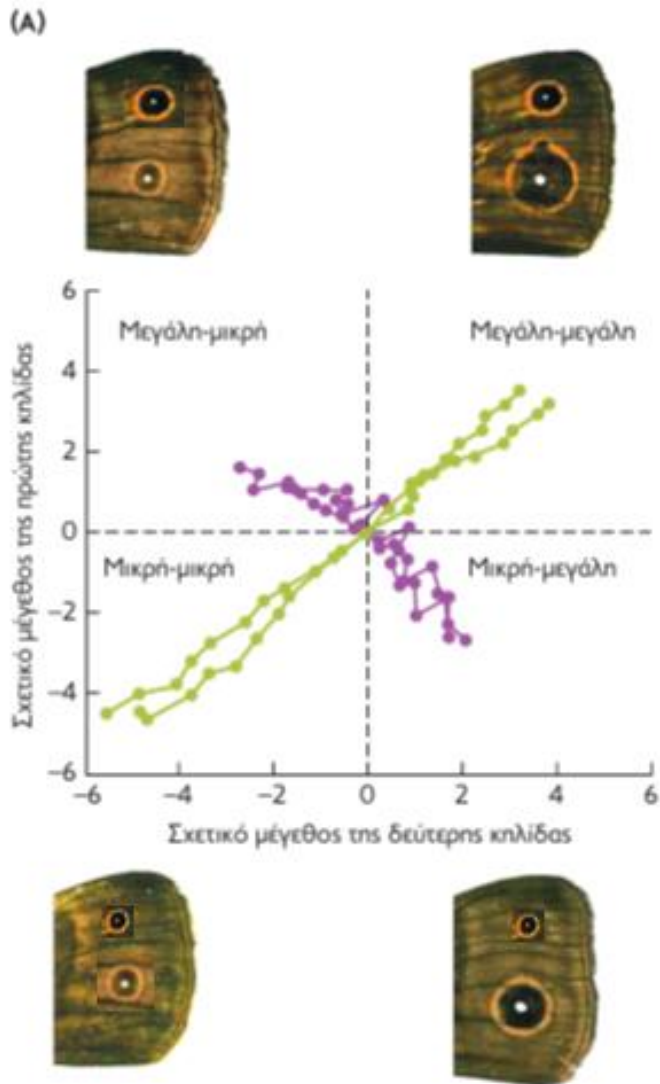
Υπάρχει δυνατότητα αξιοποίησης ελάχιστης γενετικής παραλλακτικότητας

Tokatlidis et al, Field Crops Res. (2004)



Η τεχνητή επιλογή στο σιτάρι (*Triticum aestivum*) για μεγαλύτερη παραγωγή σπόρου ανά μονάδα επιφάνειας ενδέχεται να επιφέρει υποβάθμιση της ποιότητας (μειωμένη περιεκτικότητα σε πρωτεΐνη)

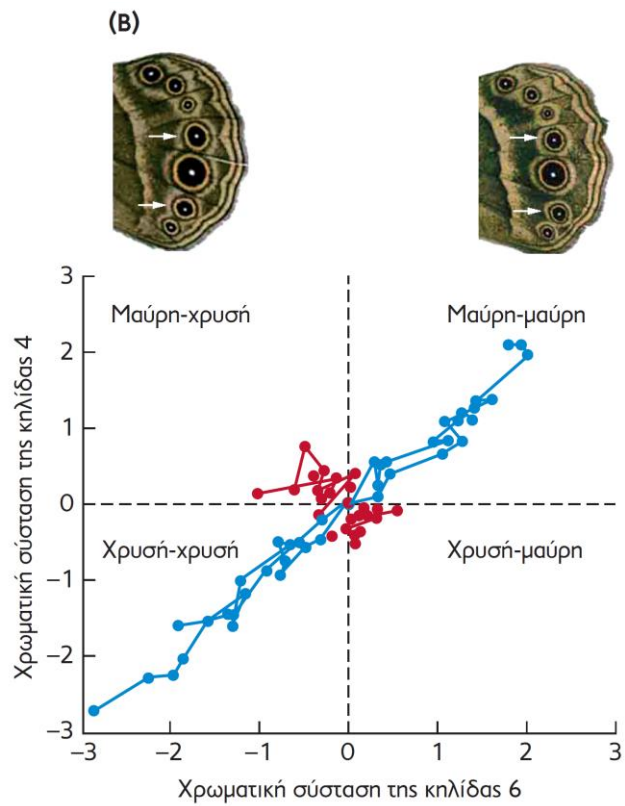
όχι όμως από την υψηλότερη παραγωγή πρωτεΐνης ανά μονάδα



Δεν υπάρχει εξελικτικός περιορισμός χάρη σε χιάσματα και ανταλλαγές που διατηρούν την ποικιλότητα προς δύο κατευθύνσεις (περιορίζεται όμως για το γνώρισμα που μεταβάλλεται έμμεσα).

Εικόνα 6.22

Μέγεθος των δύο κηλίδων στα μάτια της πεταλούδας *Bicyclus anynana*:



Εξελικτικός περιορισμός λόγω στενής σύνδεσης (ποικιλότητα προς μια κατεύθυνση)

Εικόνα 6.22

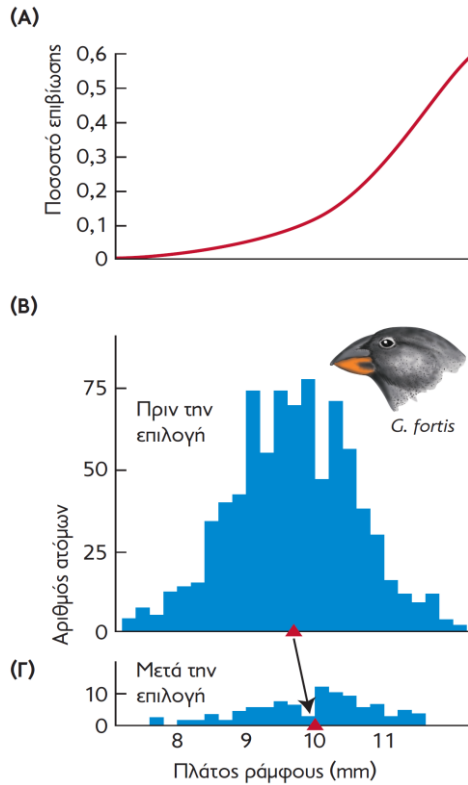
Χρώμα κηλίδων 4 & 6 στα μάτια της πεταλούδας *Bicyclus anynana*:

Εξελικτικός περιορισμός → εξελικτική αντιστάθμιση

Υπάρχουν περιπτώσεις που η σύνδεση γνωρισμάτων προκαλεί εξελικτική αντιστάθμιση. Σε μια ακραία περίπτωση, άμεση επιλογή προς μια κατεύθυνση να προκαλέσει εξέλιξη του προς την αντίθετη λόγω ισχυρότερης έμμεσης επιλογής στο συνδεδεμένο γνώρισμα.

Στα ελάφια η φυσική επιλογή για μεγαλύτερη ταχύτητα μέσω μεγαλύτερης οστικής μάζας αντισταθμίζεται από το επερχόμενο μεγαλύτερο βάρος.

ΚΑΤΕΥΘΥΝΟΥΣΑ ΕΠΙΛΟΓΗ

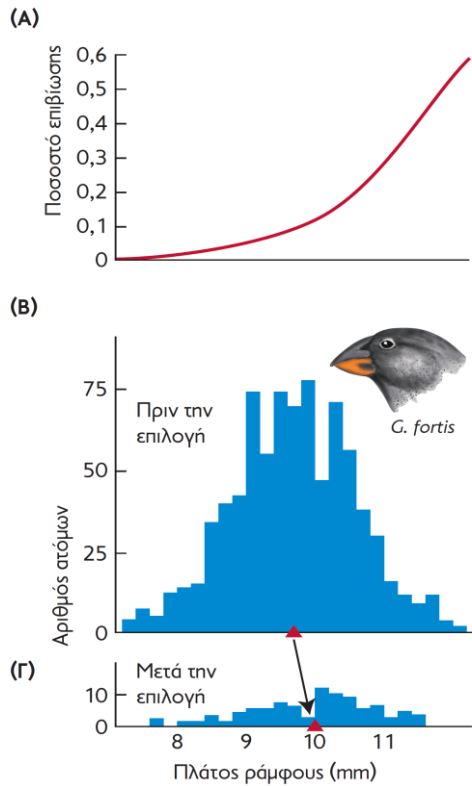


Εικόνα 6.7

Το αυξημένο πλάτος του ράμφους στους σποροφάγους σπίνους των Galápagos (*Geospiza fortis*) συνδέεται με μεγαλύτερο ποσοστό επιβίωσης σε χρονιά με ξηρασία

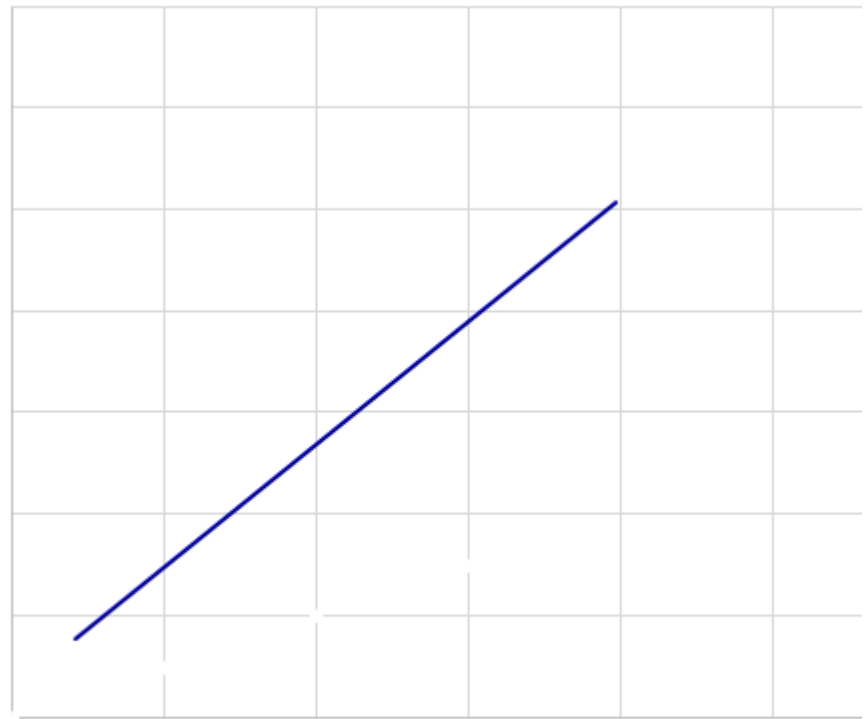
Συνάρτηση αρμοστικότητας που προέκυψε από δεδομένα της ίδιας γενεάς (επισφαλής?)

Το ενδεχόμενο εξέλιξης εξαρτάται από τη διαχρονική πίεση του κρίσιμου περιβαλλοντικού παράγοντα



Εικόνα 6.7

σωματικό μέγεθος



πλάτος ράμφους

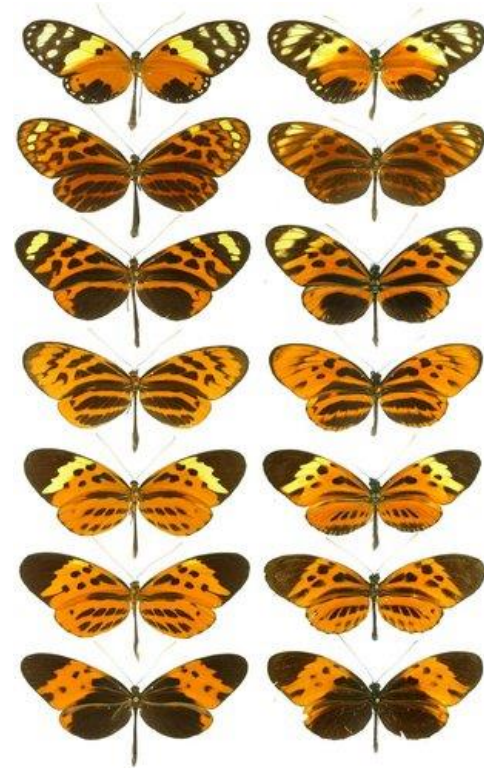
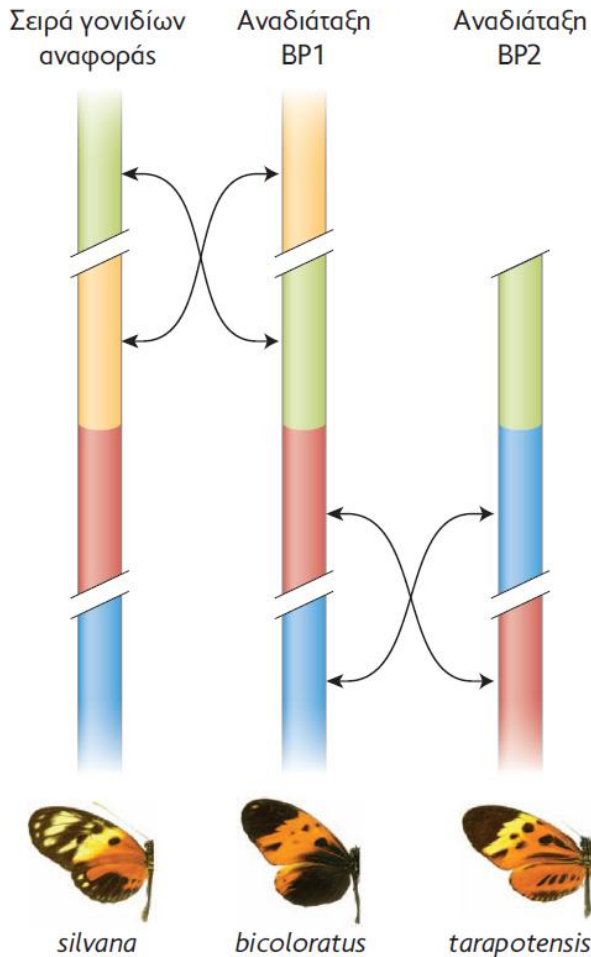
Στην πραγματικότητα το μεγαλύτερο πλάτος ράμφους στους σποροφάγους σπίνους των Galapagos (*Geospiza fortis*) μετά από ξηρασία ήταν αποτέλεσμα εξελικτικής αντιστάθμισης για το σωματικό βάρος (Price et al. 1984. *Nature*, 309: 797-789). Η άμεση πίεση επιλογής αφορούσε μικρότερο πλάτος ράμφους και μεγαλύτερο σωματικό μέγεθος.

Γενετικά αίτια συσχετίσεων γνωρισμάτων

- Πλειοτροπική δράση γονιδίων
- Στενή σύνδεση γονιδίων (ανισορροπία σύνδεσης)

Γενετικά αίτια συσχετίσεων γνωρισμάτων

➤ Σύνδεση γονιδίων



Αναστροφές στο χρωμοσωμικό τμήμα που ελέγχει το συνδυασμό χρωμάτων στην πεταλούδα (*Heliconius numata*) οδηγεί σε χρωμικό πολυμορφισμό (υποείδη) ώστε να προσομοιάζει άλλα είδη

Εικόνα 6.23

ΦΑΙΝΟΤΥΠΙΚΗ ΠΛΑΣΤΙΚΟΤΗΤΑ

Απόρροια της αλληλεπίδρασης γονότυπου – περιβάλλοντος (GxE)
επικρατούν διαφορετικοί γονότυποι σε διαφορετικά περιβάλλοντα

Η ΑΛΛΗΛΕΠΙΔΡΑΣΗ ΓΕΝΟΤΥΠΟΥ ΠΕΡΙΒΑΛΛΟΝΤΟΣ (ΓxΠ)



Achillea millefolium
ssp



Υψόμετρο 3.050 μ



Υψόμετρο 1.400 μ

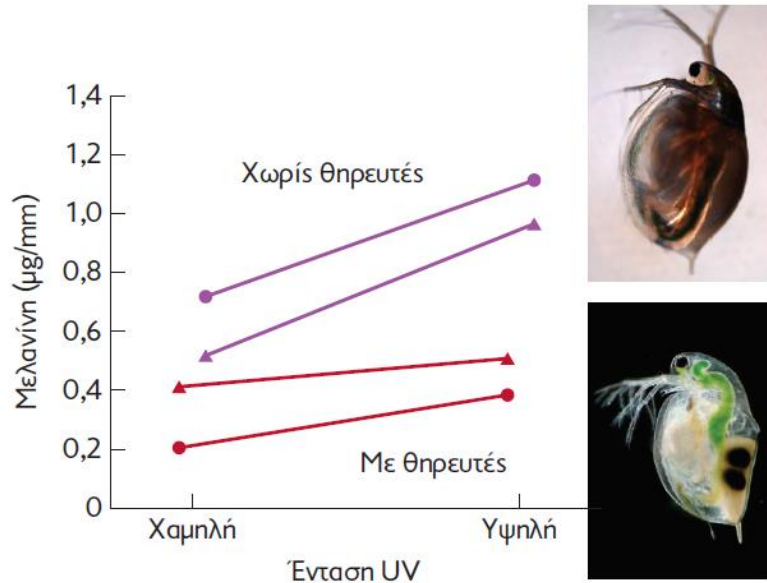


Υψόμετρο 30 μ



Ο τυπικός γυρίνος του είδους *Spreea bombifrons* τρέφεται με φύκη και οργανικά υπολείμματα, όμως σε περιβάλλον με λεία ζωικής προέλευσης μετατρέπεται σε σαρκοφάγο με μεγαλύτερη ανάπτυξη και πρόωμη ενηλικίωση για να προλάβει την ξήρανση των λιμνών και νερόλακκων.

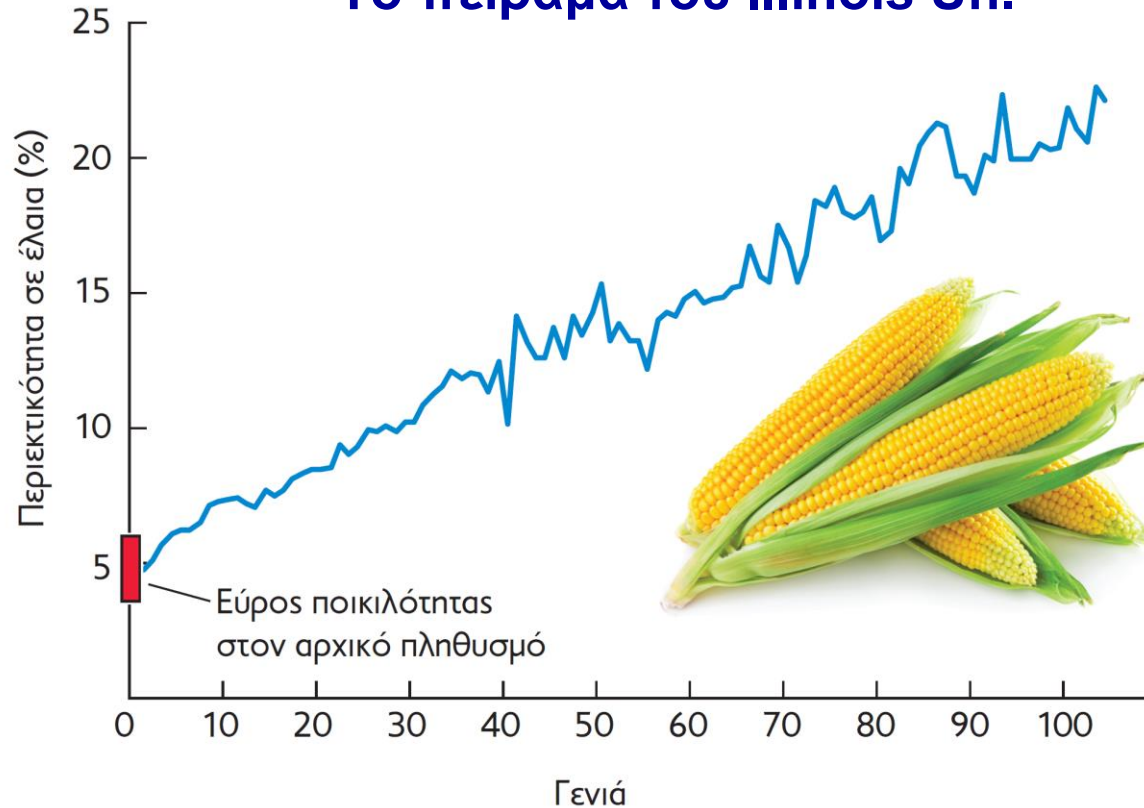
Εικόνα 6.24



Η φαινοτυπική προσαρμογή της δάφνιας (*Daphnia melanica*) στα επίπεδα της UV ανάλογα με την παρουσία ή απουσία θρευτών.

Εικόνα 6.25

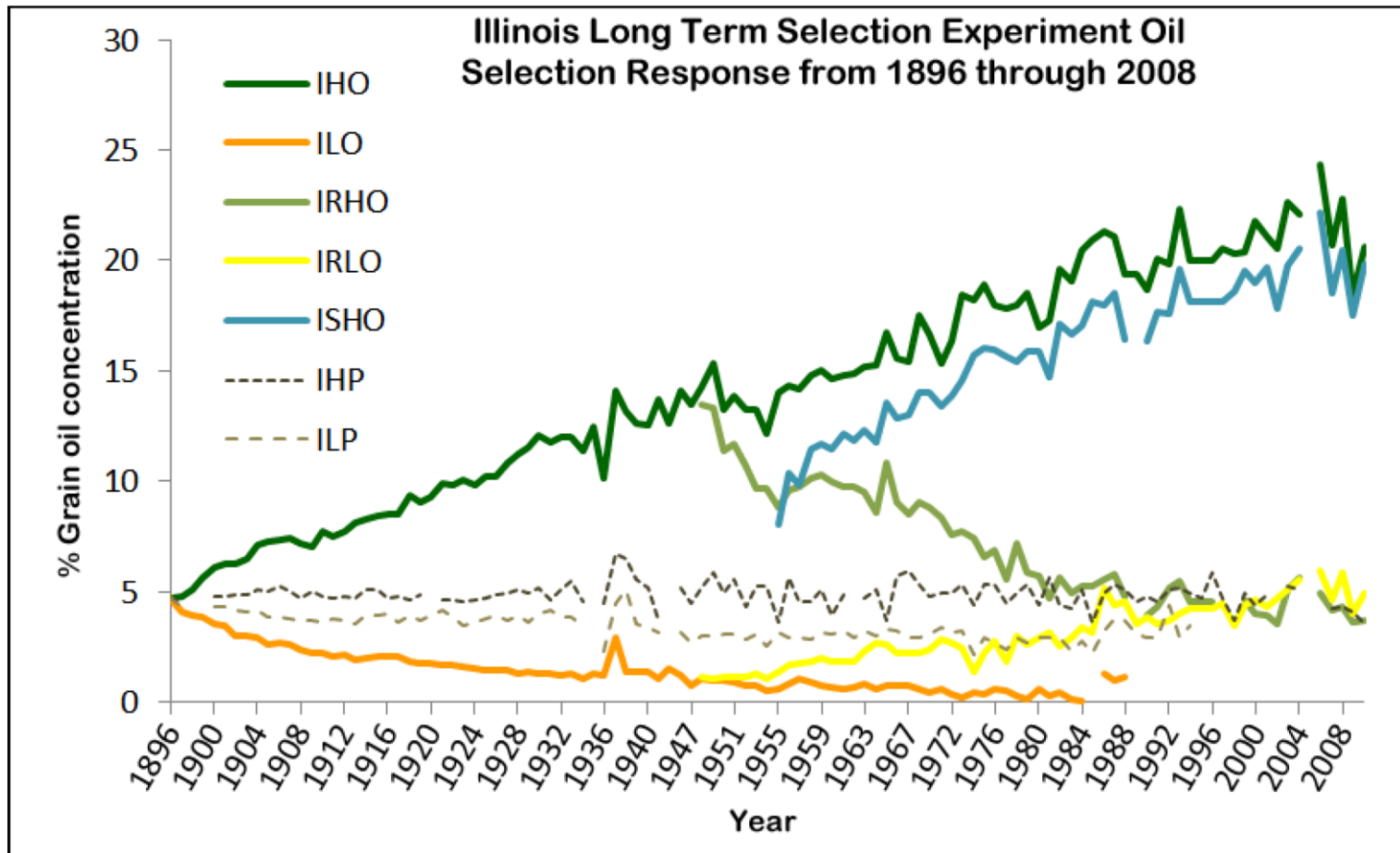
Το πείραμα του Illinois Un.



Εικόνα 6.17

Η επίδραση της τεχνητής επιλογής για υψηλή περιεκτικότητα των κόκκων καλαμποκιού σε έλαια μετά από >100 γενεές

Το πείραμα του Illinois Un.



<http://mooselab.cropsci.illinois.edu/longterm.html>

ΣΥΝΟΨΗ_1

- Η εξελικτική μεταβολή είναι η διαφορά της μέσης τιμής των γονέων και απογόνων, και είναι άμεση και έμμεση
- Άμεση εξελικτική μεταβολή προκύπτει από την πίεση επιλογής στο γνώρισμα
- Η μεταβολή της μέσης τιμής των γονέων λόγω επιλογής αποτελεί το διαφορικό επιλογής (πίεση επιλογής)
- Το διαφορικό επιλογής είναι το γινόμενο της συνολικής παραλλακτικότητας και της πίεσης επιλογής (συντελεστή διαβάθμισης)
- Η άμεση εξελικτική μεταβολή είναι ανάλογη του διαφορικού επιλογής και του συντελεστή κληρονομικότητας (εξίσωση Falconer)
- Η ικανότητα προσαρμογής σε νέες συνθήκες με εξελικτική μεταβολή εξαρτάται από το μέγεθος του πληθυσμού και τη γενετική παραλλακτικότητα
- Έμμεση εξελικτική μεταβολή του γνωρίσματος προκύπτει από άμεση μεταβολή ενός συσχετισμένου γνωρίσματος
- Η έμμεση εξελικτική μεταβολή είναι ανάλογη της συνδιακύμανσης και του συντελεστή διαβάθμισης του συσχετισμένου γνωρίσματος

ΣΥΝΟΨΗ_2

- Η γενετική συσχέτιση γνωρισμάτων ενδεχόμενα επιφέρει εξελικτικό περιορισμό (η άμεση μεταβολή του ενός περιορίζει τη γενετική παραλλακτικότητα του άλλου)
- Η γενετική συσχέτιση γνωρισμάτων ενδεχόμενα επιφέρει εξελικτική αντιστάθμιση (η άμεση επιλογή προς μια κατεύθυνση εξελίσσει το γνώρισμα προς την αντίθετη κατεύθυνση λόγω ισχυρότερης επίδρασης από την έμμεση επιλογή)
- Η φαινοτυπική πλαστικότητα επιτρέπει προσαρμογή σε διαφορετικά περιβάλλοντα

ΑΣΚΗΣΕΙΣ

5. Σε μελέτη για την επιλογή στο μήκος των ποδιών των μεταναστευτικών ακριδών, το μέσο μήκος ποδιού είναι 18,6 mm, η διαβάθμιση επιλογής είναι $\beta = -0,13/\text{mm}$, η φαινοτυπική διακύμανση είναι $P = 1,4 \text{ mm}^2$ και η κληρονομησιμότητα είναι $H^2 = 0,37$. α) Ποια είναι η αναμενόμενη απόκριση στην επιλογή στην επόμενη γενιά; β) Πόσο προβλέπετε να είναι το μέσο μήκος ποδιού στην επόμενη γενιά; Μπορείτε να εκτιμήσετε (γ) τη γενετική διακύμανση και (δ) την περιβαλλοντική διακύμανση στον πληθυσμό κατά την επιλογή; ε) Το διαφορικό επιλογής; στ) Τη μέση τιμή των γονέων που επιλέχτηκαν; ζ) Πώς θα χαρακτηρίζατε την εξέλιξη;

6. Στον ίδιο πληθυσμό ακριδών, το μέσο μήκος του φτερού είναι 47 mm, η διαβάθμιση επιλογής για το μήκος του φτερού είναι $\beta = 0,12/\text{mm}$, η φαινοτυπική διακύμανση για το μήκος φτερού είναι $P = 3,6 \text{ mm}^2$ και η κληρονομησιμότητα του μήκους φτερού είναι $H^2 = 0,27$. Επιπλέον, γνωρίζουμε ότι η γενετική συνδιακύμανση μεταξύ του μήκους φτερού και του μήκους ποδιού είναι $0,6 \text{ mm}^2$. i) Ποια είναι η αναμενόμενη έμμεση εξελικτική αλλαγή στο μέσο μήκος του ποδιού εξαιτίας της επιλογής στα φτερά; ii) Ποια είναι η αναμενόμενη έμμεση εξελικτική αλλαγή στο μέσο μήκος των φτερών εξαιτίας της επιλογής στα πόδια; iii) Ποιο από τα δύο γνωρίσματα επηρεάζεται περισσότερο από έμμεση επιλογή και ποιο είναι το μέτρο που το αντανακλά; iv) Ποια είναι η αναμενόμενη εξελικτική αλλαγή στο μέσο μήκος του ποδιού λόγω επιλογής τόσο στα φτερά όσο και στα πόδια; v) Επαναλάβετε τους υπολογισμούς αυτούς για να προβλέψετε τι θα συμβεί στο μήκος του φτερού ως αποτέλεσμα της επιλογής τόσο στα φτερά όσο και στα πόδια. vi) Ποιο προβλέπετε ότι θα είναι το μέσο μήκος φτερών και ποδιών στην επόμενη γενιά; vii) Πώς θα χαρακτηρίζατε την εξέλιξη των δύο γνωρισμάτων; viii) Τα δύο γνωρίσματα συνδέονται θετικά ή αρνητικά;

7. Η γενετική διακύμανση (G) για το γνώρισμα A είναι 49 gr^2 και το γνώρισμα B 100 mm^2 , με συντελεστή διαβάθμισης (β) $+0.5/\text{gr}$ και $-3/\text{mm}$, αντίστοιχα. Τα δύο γνωρίσματα συνδέονται με συντελεστή συσχέτισης $r = -0,5$. Ποια είναι η συνδιακύμανση; Ποια είναι η άμεση και έμμεση εξελικτική μεταβολή για το A και B. Ποια η αναμενόμενη εξελικτική μεταβολή για το A και B. Τα γνωρίσματα συνδέονται θετικά ή αρνητικά, πως αυτό απεικονίζεται στα αποτελέσματα