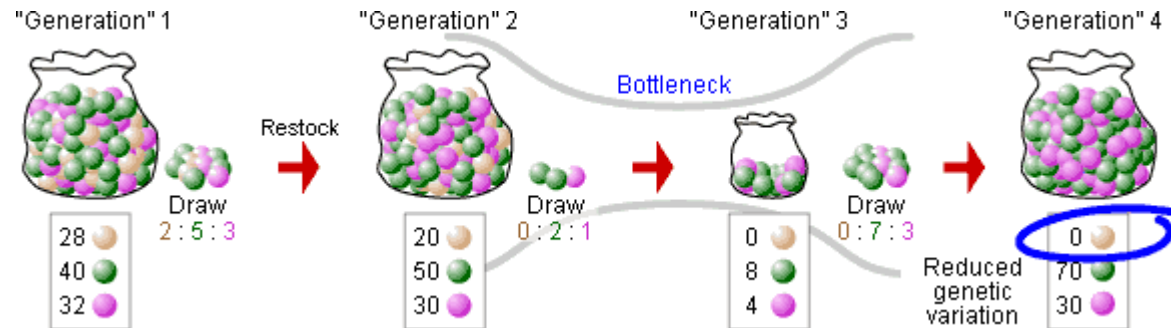


Εξελικτική Οικολογία - Διάλεξη 4

Πληθυσμιακή γενετική



Εισηγητής
Καθ. Πουλακάκης Νίκος
roulakakis@nhmc.uoc.gr

Οι πληθυσμοί των οργανισμών του πλανήτη μας εμφανίζουν τεράστια ποικιλία όσον αφορά το μέγεθος, τη δομή και τη δυναμική τους.

Πληθυσμιακό μέγεθος



Πολύ μικρός πληθυσμός

Το Jellyfish tree (ενδημικό στις Σεϋχέλλες) (*Medusagyne oppositifolia*) έχει διατηρηθεί για χιλιάδες χρόνια με ένα πληθυσμό που δεν ξεπερνά τα 12 άτομα!!! Αυτό το ανθεκτικό σε συνθήκες ξηρασίας φυτό αναπτύχθηκε κάτω από διαφορετικές συνθήκες από αυτές που επικρατούν σήμερα στον Ινδικό ωκεανό. Ο μικρός πληθυσμός πιθανά αντανάκλα την ικανότητά του να επιβιώνει σε δυσμενείς συνθήκες, παρά, όπως συνηθίζεται σε αυτές τις περιπτώσεις με τους υπολειμματικούς πληθυσμούς, σε ανθρώπινες επεμβάσεις!!!

Οι πληθυσμοί των οργανισμών του πλανήτη μας εμφανίζουν τεράστια ποικιλία όσον αφορά το μέγεθος, τη δομή και τη δυναμική τους.

Πληθυσμιακό μέγεθος

Τεράστιοι πληθυσμοί

Τα πεύκα του γένους *Pinus* στα δάση των κωνοφόρων ή ο κοννοχαίτης (*Connochaetes gnou*) στην ανατολική Αφρική



Οι πληθυσμοί των οργανισμών του πλανήτη μας εμφανίζουν τεράστια ποικιλία όσον αφορά το μέγεθος, τη δομή και τη δυναμική τους.

Δομή πληθυσμού

δηλαδή ο τρόπος με τον οποίο είναι οργανωμένοι οι πληθυσμοί

Από τη μία μεριά, ένας πληθυσμός που διακρίνεται ξεκάθαρα από όλους τους άλλους και του οποίου όλα τα άτομα που τον συνιστούν έχουν την ίδια πιθανότητα να αναπαραχθούν (Παμμικτικός πληθυσμός)

Από την άλλη πλευρά, ένας πληθυσμός μπορεί να διαιρείται (από κάποια φράγματα) σε μικρότερους υποπληθυσμούς (δήμους), στους οποίους η πιθανότητα σύζευξης είναι μεγαλύτερη εντός του υποπληθυσμού παρά μεταξύ των υποπληθυσμών.

Δυναμική πληθυσμού

δηλαδή η δυνατότητα του πληθυσμού να αλλάζει το μέγεθος και το εύρος κατανομής μέσα στο χρόνο

Η μελέτη και αποκρυπτογράφηση όλων αυτών των παραμέτρων ενός πληθυσμού είναι αντικείμενο της πληθυσμιακής γενετικής στην Μοριακή Οικολογία

Γενετική ποικιλότητα σε φυσικούς πληθυσμούς

Μια εξαιρετικά κρίσιμη θεώρηση που λαμβάνεται στη πληθυσμιακή γενετική είναι ότι οι γενετικοί τόποι που χρησιμοποιούνται για τη διερεύνηση της δομής των πληθυσμών είναι ουδέτεροι σε φυσική επιλογή. Εάν αυτό ισχύει, τότε οι διαφορές μεταξύ των πληθυσμών οφείλονται σε μεταλλάξεις και σε τυχαία γενετική παρέκκλιση.

Η ερμηνεία των πληθυσμιακών γενετικών δεδομένων είναι σχετικά πιο ξεκάθαρη υπό το πρίσμα της ουδετερότητας παρά αν στο παιχνίδι πρέπει να συμπεριληφθεί και η επιλογή.

There is much genetic variation within almost all species. The amount of genetic variation is too much to be maintained by selection.

Γενετική ποικιλότητα σε φυσικούς πληθυσμούς



Είναι ευρέως αποδεκτό ότι το μεγαλύτερο μέρος του γονιδιώματος είναι ουδέτερο ή σχεδόν ουδέτερο. Αυτό αφορά το μεγαλύτερο μέρος (συχνά $>90\%$) του πυρηνικού DNA αλλά και τμημάτων λειτουργικών γονιδίων, όπως τα εσώνια. Επίσης οι αλλαγές στη τρίτη θέση των κωδικονίων, συχνά, δεν αλλάζουν το αμινοξύ εξαιτίας του εκφυλισμού του γενετικού κώδικα.

Ποσοτικοποίηση της γενετικής ποικιλότητας σε φυσικούς πληθυσμούς

Η γενετική ποικιλότητα αποτελεί ένα από τα πιο σημαντικά γνωρίσματα κάθε πληθυσμού. Λόγω του ότι το περιβάλλον αλλάζει συνεχώς, η γενετική ποικιλότητα είναι αναγκαία ώστε οι πληθυσμοί να αλλάζουν και να προσαρμόζονται στις νέες συνθήκες.

Συνήθως χαμηλά επίπεδα γενετικής ποικιλότητας οδηγούν σε αυξημένα επίπεδα ενδογαμίας, τα οποία μπορεί να οδηγήσουν σε μειωμένη αρμοστικότητα των ατόμων και των πληθυσμών.

Συνεπώς η εκτίμηση της γενετικής ποικιλότητας έχει κεντρικό ρόλο στη Πληθυσμιακή Γενετική και εξαιρετικά σημαντικές εφαρμογές στη Διαχειριστική Βιολογία. Οι εκτιμήσεις βασίζονται είτε στην εκτίμηση της συχνότητας των αλληλομόρφων είτε των γονοτύπων.

Ισορροπία Hardy - Weinberg

Κάτω από συγκεκριμένες συνθήκες, οι συχνότητες των γονοτύπων σε ένα πληθυσμό θα ακολουθούν ένα προβλέψιμο (αναμενόμενο) πρότυπο.

Προϋποθέσεις

- Το μέγεθος του πληθυσμού είναι ουσιαστικά άπειρο
- Τα αλληλόμορφα διαχωρίζονται ακολουθώντας τους νόμους του Μέντελ
- Οι επιδράσεις της μετανάστευσης και των μεταλλαγών στις αλληλικές συχνότητες είναι αμελητέες (ο πληθυσμός είναι ένα κλειστό σύστημα)
- Δεν υπάρχει επιλογή (δεν επιλέγεται κάποιος γονότυπος έναντι κάποιου άλλου)
- Οι συζεύξεις εντός του πληθυσμού είναι τυχαίες (**παμμικξία**). Δηλαδή οι συζεύξεις είναι εξίσου πιθανές για όλα τα πιθανά ζευγάρια αρσενικών και θηλυκών ατόμων
- Οι οργανισμοί είναι διπλοειδείς και η αναπαραγωγή αμφιγονική!

Αν οι παραπάνω συνθήκες πληρούνται, τότε ο πληθυσμός αναμένεται να είναι σε ισορροπία **Hardy – Weinberg (HWE)**!

Ισορροπία Hardy - Weinberg

Αλληλική συχνότητα: πόσο κοινό είναι ένα αλληλόμορφο μέσα σε ένα πληθυσμό

Σε ένα τέτοιο πληθυσμό οι συχνότητες των γονοτύπων μπορούν να εκτιμηθούν από τις συχνότητες των αλληλομόρφων:

- η πιθανότητα ενός ατόμου (διπλοειδής οργανισμός) να έχει γονότυπο AA εξαρτάται από το πόσο πιθανό είναι ένα αλληλόμορφο A να συνευρεθεί με ένα άλλο A , και σε συνθήκες HWE αυτή η πιθανότητα είναι το τετράγωνο της αλληλικής συχνότητας (p^2)
- η πιθανότητα ενός ατόμου να έχει γονότυπο aa εξαρτάται από το πόσο πιθανό είναι ένα αλληλόμορφο a να συνευρεθεί με ένα άλλο a , και σε συνθήκες HWE αυτή η πιθανότητα είναι το τετράγωνο της αλληλικής συχνότητας (q^2)
- η πιθανότητα ενός ατόμου να έχει γονότυπο Aa εξαρτάται από το πόσο πιθανό είναι ένα αλληλόμορφο A να συνευρεθεί με ένα άλλο a , και σε συνθήκες HWE αυτή η πιθανότητα είναι το γινόμενο των επιμέρους αλληλικών συχνοτήτων ($2pq$) (Υπάρχουν 2 πιθανοί τρόποι για να δημιουργηθεί ένα ετερόζυγο άτομο)

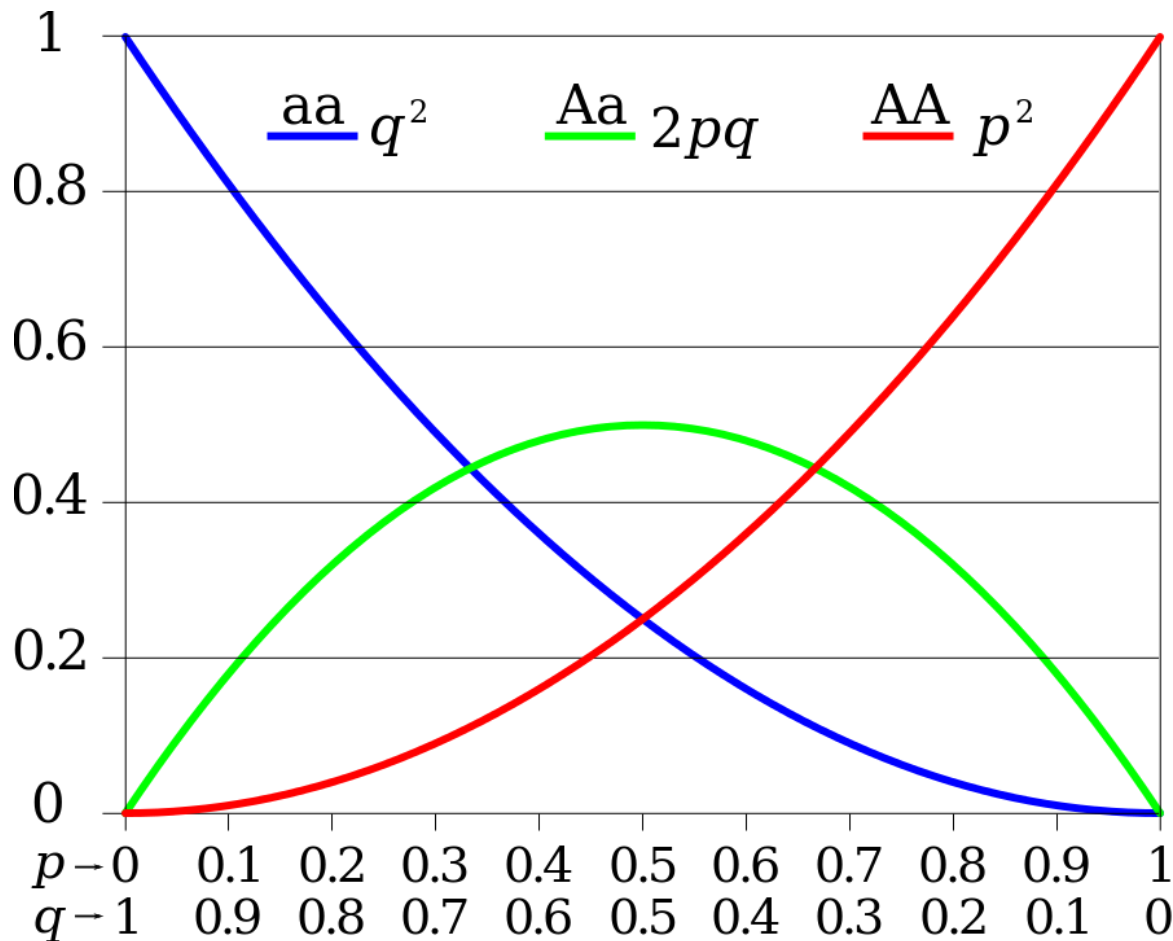
		Females	
		A (p)	a (q)
Males	A (p)	AA (p^2)	Aa (pq)
	a (q)	Aa (pq)	aa (q^2)

Ισορροπία Hardy - Weinberg

Αλληλική συχνότητα: πόσο κοινό είναι ένα αλληλόμορφο μέσα σε ένα πληθυσμό

Συνεπώς οι γονοτυπικές συχνότητες σε ένα πληθυσμό σε κατάσταση ισορροπίας δίνονται από τη σχέση (Hartl & Clark 1989)

$$p^2 + q^2 + 2pq = 1$$



Η συχνότητα των ετερόζυγων είναι στο μέγιστο όταν οι αλληλικές συχνότητες είναι ίσες $p=q=0.5$

Ισορροπία Hardy - Weinberg

Αλληλική συχνότητα: πόσο κοινό είναι ένα αλληλόμορφο μέσα σε ένα πληθυσμό

Για έναν τόπο με 2 αλληλόμορφα, οι συχνότητες των γονοτύπων δίνονται από τη σχέση

$$p^2 + q^2 + 2pq = 1$$

Έστω ο παρακάτω πληθυσμός. Είναι αυτός ο πληθυσμός σε HWE;

	Αριθμός ατόμων	Αριθμός P alleles	Αριθμός Q alleles	Αριθμός γονοτύπων
PP ομοζυγώτες	10	20	0	
PQ ετεροζυγώτες	13	13	13	
QQ ομοζυγώτες	7	0	14	
Σύνολο	30	33	27	

Ποια είναι η αλληλική συχνότητα του P;

$$(10+10+13)/60 = 0.55$$

Ποια είναι η αλληλική συχνότητα του Q;

$$(7+7+13)/60 = 0.45$$

Ισορροπία Hardy - Weinberg

Χρησιμοποιώντας την εξίσωση HW, οι αναμενόμενες συχνότητες των τριών γονοτύπων είναι

- ❑ PP ομοζυγώτες = $0.55^2(\text{συχνότητα αλληλίου}) \times 30$ (μέγεθος δείγματος) = 9.0
- ❑ PQ ετεροζυγώτες = $2 \times 0.55 \times 0.45 \times 30 = 14.9$
- ❑ QQ ομοζυγώτες = $0.45^2 \times 30 = 6.1$

	Αριθμός ατόμων	Αριθμός P alleles	Αριθμός Q alleles	Αναμενόμενες συχν. γονοτύπων
PP ομοζυγώτες	10	20	0	9.0
PQ ετεροζυγώτες	13	13	13	14.9
QQ ομοζυγώτες	7	0	14	6.1
Σύνολο	30	33	27	

Ισορροπία Hardy - Weinberg

Ένας έλεγχος χ^2 μπορεί να καθορίσει εάν οι αναμενόμενες συχνότητες διαφέρουν από αυτές που παρατηρούμε στο δείγμα του πληθυσμού

$$\chi^2 = \sum (\text{παρατηρούμενες} - \text{αναμενόμενες})^2 / \text{αναμενόμενες}$$

δηλαδή
$$\chi^2 = (10-9)^2/9 + (13-14.9)^2/14.9 + (7-6.1)^2/6.1 = 0.48$$

Βαθμοί ελευθερίας = [αριθμός διαφορετικών γονοτύπων-1]-[αριθμός αλληλομόρφων-1]

δηλαδή
$$B.ε. = [3-1]-[2-1]=1$$

	Αριθμός ατόμων	Αριθμός P alleles	Αριθμός Q alleles	Αναμενόμενες συχν. γονοτύπων
PP ομοζυγώτες	10	20	0	9.0
PQ ετεροζυγώτες	13	13	13	14.9
QQ ομοζυγώτες	7	0	14	6.1
Σύνολο	30	33	27	

Ισορροπία Hardy - Weinberg

Κοιτάζοντας ένα στατιστικό πίνακα μία τιμή $\chi^2 = 0.48$ με $\beta.ε. = 1$ δίνει μια πιθανότητα (P) > 0.5, η οποία σημαίνει ότι η μηδενική υπόθεση (μη σημαντική διαφορά μεταξύ των παρατηρούμενων και των αναμενόμενων γονοτύπων) δεν μπορεί να απορριφθεί, **ΣΥΝΕΠΩΣ** ο πληθυσμός μας είναι σε **ισορροπία HW**.

	Αριθμός ατόμων	Αριθμός P alleles	Αριθμός Q alleles	Αναμενόμενες συχν. γονοτύπων
PP ομοζυγώτες	10	20	0	9.0
PQ ετεροζυγώτες	13	13	13	14.9
QQ ομοζυγώτες	7	0	14	6.1
Σύνολο	30	33	27	

Ισορροπία Hardy - Weinberg

Η απόκλιση από την ισορροπία HW μας λέει ενδιαφέροντα στοιχεία είτε για τον εξεταζόμενο τόπο (επιλογή) είτε για τον πληθυσμό (ενδογαμία).

Όμως, πρέπει να αποκλείσουμε τις περιπτώσεις αυτό να οφείλεται σε πειραματικό (άρα ανθρώπινο) λάθος!!

Π.χ. κακή δειγματοληψία (ιδανικά 30-40 άτομα ανά πληθυσμό), όπως

- μικρός αριθμός ατόμων,
- συλλογή ατόμων από διαφορετικούς πληθυσμούς κατά λάθος (νομίζοντας ότι πρόκειται για τον ίδιο πληθυσμό) (Πρόβλημα ορισμού του Πληθυσμού!!!!)

Wahlund effect: Αν συνδυαστούν γενετικά δεδομένα από διαφορετικούς πληθυσμούς, οι οποίοι έχουν διαφορετικές αλληλικές συχνότητες, η αναλογία των ομοζυγωτών θα είναι μεγαλύτερη στο ετερογενές δείγμα που εξετάζεται, από ότι θα περιμέναμε εάν οι πληθυσμοί αναλύονταν χωριστά). Αυτό θα μας οδηγούσε στο να υποθέσουμε (λανθασμένα) ότι ο πληθυσμός δεν είναι σε HW ισορροπία!!!

Ισορροπία Hardy - Weinberg

Ένα τέτοιο παράδειγμα παρατηρήθηκε σε ένα υδρόβιο κολεόπτερο (*Hydroporus glabriusculus*) στην ανατολική Αγγλία.

Η ανάλυση αλλοενζύμων αποκάλυψε σημαντικό έλλειμμα ετεροζυγωτίας (Bilton 1992), η οποία όμως διαπιστώθηκε ότι οφείλονταν στο ότι κάθε λιμνούλα δεν φιλοξενεί ένα πληθυσμό, όπως ο ερευνητής αρχικά είχε υποθέσει, αλλά πολλούς οι οποίοι σπάνια συζεύγνυνται.



[Bilton 1992 *Heredity* 69, 503-511 (01)]

Heredity 69 (1992) 503-511
© The Genetical Society of Great Britain

Received 14 February 1992

Genetic population structure of the Postglacial relict diving beetle *Hydroporus glabriusculus* Aubé (Coleoptera: Dytiscidae)

D. T. BILTON

*Department of Biology, Royal Holloway and Bedford New College, University of London, 'Huntersdale', Callow Hill,
Virginia Water, Surrey, U.K.*

Εκτίμηση της γενετικής ποικιλότητας ενός πληθυσμού

Υπάρχουν διάφοροι τρόποι για να ποσοτικοποιήσουμε τη γενετική ποικιλότητα ενός πληθυσμού

Αλληλική ποικιλότητα (allelic diversity or richness, A): ο μέσος αριθμός αλληλομόρφων ανά γενετικό τόπο, λαμβάνοντας υπόψη το σύνολο των τόπων που αναλύονται και αντισταθμίζοντας με βάση το μέγεθος του δείγματος.

Π.χ. σε ένα πληθυσμό, που έχει 4 αλληλόμορφα για έναν τόπο και 6 για άλλον, η αλληλική ποικιλότητα είναι $(4+6)/2=5$

Αναλογία πολυμορφικών τόπων (Proportion of polymorphic loci, P): είναι η αναλογία ή το ποσοστό των γενετικών τόπων που εξετάζονται και εμφανίζουν περισσότερα από ένα αλληλόμορφα σε ένα πληθυσμό.

Π.χ. εάν σε ένα πληθυσμό εξετάζονται 10 γενετικοί τόποι και οι 6 από αυτούς έχουν τουλάχιστον 2 αλληλόμορφα, το P είναι $6/10 = 0.6$ ή 60%.

Εκτίμηση της γενετικής ποικιλότητας ενός πληθυσμού

Υπάρχουν διάφοροι τρόποι για να ποσοτικοποιήσουμε τη γενετική ποικιλότητα ενός πληθυσμού

Ετεροζυγωτία (heterozygosity, H): Η παρατηρούμενη ετεροζυγωτία (H_o) είναι ο λόγος των ετερόζυγων ατόμων δια το σύνολο των ατόμων

Δεδομένα από 1612 scarlet tiger moth (*Panaxia domicula*)

Φαινότυπος	Αριθμός ατόμων	Γονότυπος	Αριθμός αλληλίου A	Αριθμός αλληλίου α
Με άσπρα στίγματα	1469	AA	1469*2=2938	--
Ενδιάμεσος	138	Aα	138	138
Χωρίς στίγματα	5	αα	--	5*2=10

$$H_o = 138 / 1612 = 0.085$$

Εκτίμηση της γενετικής ποικιλότητας ενός πληθυσμού

Υπάρχουν διάφοροι τρόποι για να ποσοτικοποιήσουμε τη γενετική ποικιλότητα ενός πληθυσμού

Γονιδιακή ποικιλότητα (gene diversity, h): Η παράμετρος αυτή δίνεται από τη σχέση

$$h = 1 - \sum_{i=1}^m x_i^2$$

όπου x_i είναι η συχνότητα του αλληλομόρφου i , και m ο αριθμός των αλληλομόρφων που έχουν βρεθεί σε κάθε γενετικό τόπο

Ουσιαστικά το h αντιπροσωπεύει τη πιθανότητα 2 αλληλόμορφα, τυχαία επιλεγμένα από ένα πληθυσμό, να είναι διαφορετικά. Σε ένα παμμικτικό πληθυσμό το h είναι ισοδύναμο με την αναμενόμενη ετεροζυγωτία (**expected heterozygosity, H_e**) και εκφράζει τη συχνότητα των ετερόζυγων που αναμένονται σε ένα πληθυσμό που είναι σε ισορροπία HW.

Εκτίμηση της γενετικής ποικιλότητας ενός πληθυσμού

expected heterozygosity, H_e : Η εκτίμηση του H_e βασίζεται, συνήθως, σε πολυάριθμους γενετικούς τόπους, όπου η H_e υπολογίζεται για κάθε τόπο χωριστά και στη συνέχεια υπολογίζεται ο μέσος όρος για το σύνολο των τόπων, δίνοντας μια τιμή για τη ποικιλότητα κάθε πληθυσμού

Δεδομένα αλληλικών συχνοτήτων για ένα μικροδορυφορικό τόπο σε 2 πληθυσμούς κουνουπιών (*Culex quinquefasciatus*) από τη Χαβάη (Fonseca et al. 2000)

	Αλληλικές συχνότητες	
Αλληλόμορφο (bp)	Πληθυσμός A	Πληθυσμός B
212	0.000	0.022
216	0.250	0.333
218	0.200	0.333
224	0.550	0.311

Πληθυσμός A: $H_e = 1 - (0.250^2 + 0.200^2 + 0.550^2) = 1 - (0.0625 + 0.04 + 0.3025) = 0.595$

Πληθυσμός B: $H_e = 1 - (0.022^2 + 0.333^2 + 0.333^2 + 0.311^2) = 0.68$

Συμπέρασμα: ο πληθυσμός B εμφανίζει μεγαλύτερη ποικιλότητα από τον A

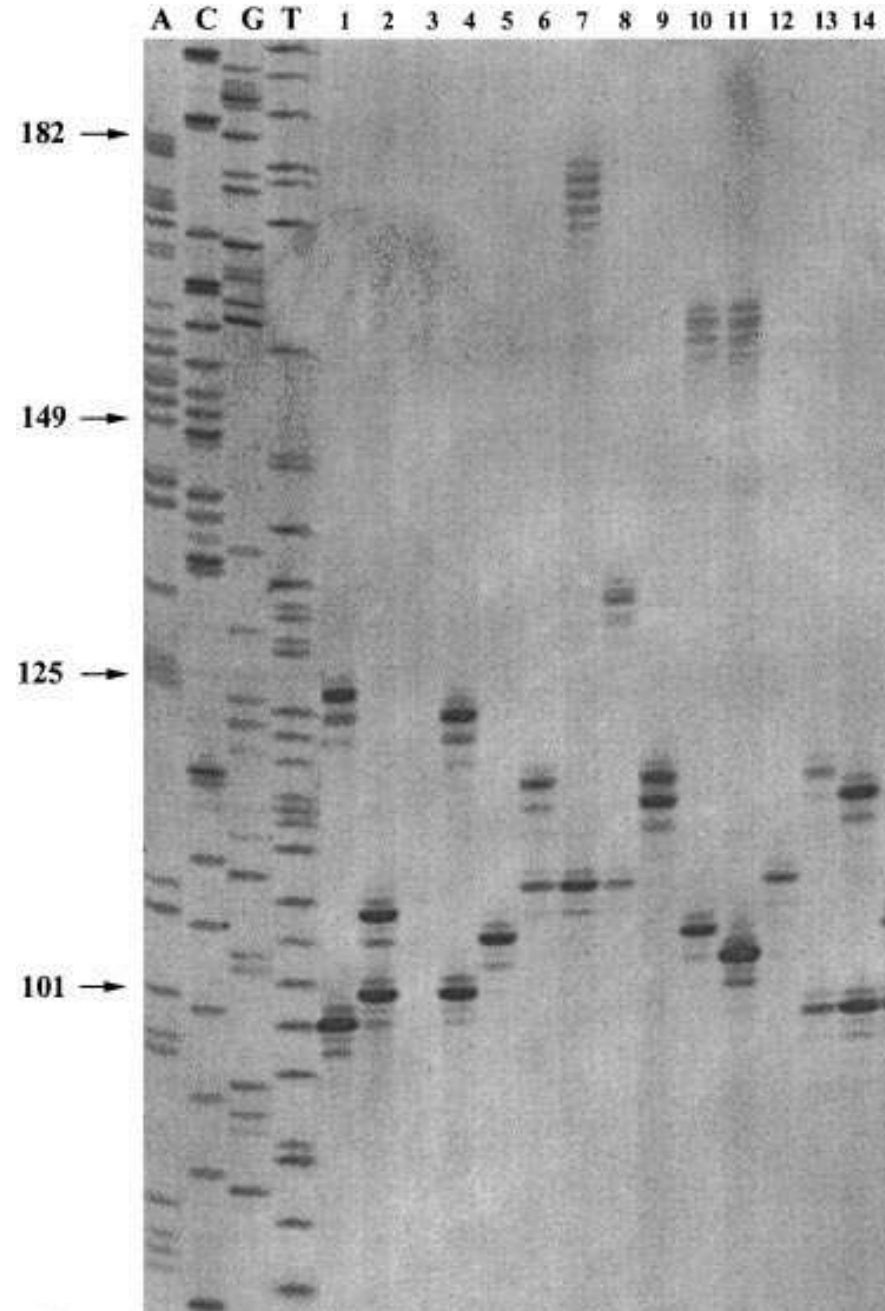
Εκτίμηση της γενετικής ποικιλότητας ενός πληθυσμού

Συνήθως είναι δύσκολο να καθορίσεις που οφείλεται η διαφορά ανάμεσα στο H_e και H_o

π.χ.

η μελέτη 12 ευρωπαϊκών πληθυσμών της κοινής φλαμουριάς (*Fraxinus excelsior*) βάσει 5 μικροδορυφορικών τόπων. Απόκλιση από την ισορροπία HW παρατηρήθηκε σε 10 από τους 12 πληθυσμούς, γεγονός ιδιαίτερα σπάνιο για πληθυσμούς δέντρων

[Morand et al. 2002 *Molecular Ecology* 11, 377 – 385 (02)]



Εκτίμηση της γενετικής ποικιλότητας ενός πληθυσμού

[Morand et al. 2002 *Molecular Ecology* 11, 377 – 385 (02)]

Table 1 Levels of genetic diversity and deviation of observed genotypes from Hardy–Weinberg equilibrium (HWE) assessed for the seeds with five microsatellite loci

Locus	Population												All pop.
	Hut	Mar	Sgo	Ath	Sps	Sma	Mwr	Lar	Par	Tav	Vsp	Bri	
M2–30													
N	14	14	15	18	19	14	14	20	18	19	20	19	
A _O	17	16	16	21	20	18	18	17	16	21	23	25	56
H _E	0.942	0.955	0.952	0.959	0.959	0.963	0.966	0.946	0.932	0.932	0.968	0.969	0.953
H _O	0.929	0.857	0.600	0.889	0.947	0.786	0.786	0.700	0.778	0.737	0.900	0.789	0.800***
4													
N	19	16	17	13	18	14	17	19	16	19	19	19	
A _O	11	11	13	13	13	12	12	17	12	12	17	16	37
H _E	0.853	0.847	0.868	0.920	0.894	0.884	0.841	0.916	0.907	0.905	0.930	0.917	0.891
H _O	0.789	0.750	0.647	0.769	0.889	0.643	0.765	0.947	0.688	0.737	0.789	0.842	0.800***
5													
N	18	17	14	18	20	15	14	16	14	15	17	18	
A _O	14	10	5	15	13	13	14	19	17	13	21	13	52
H _E	0.719	0.708	0.561	0.916	0.763	0.749	0.926	0.931	0.966	0.874	0.966	0.856	0.827
H _O	0.778	0.882	0.429	0.444	0.600	0.733	0.929	0.500	0.500	0.533	0.647	0.389	0.600***
11													
N	18	17	19	20	15	18	17	19	17	20	20	19	
A _O	11	10	21	15	13	13	13	15	13	18	14	12	40
H _E	0.873	0.865	0.962	0.897	0.901	0.908	0.911	0.899	0.939	0.938	0.904	0.883	0.907
H _O	0.889	0.882	0.842	0.850	0.933	0.833	0.706	0.737	0.882	0.750	0.650	0.632	0.800***
19													
N	17	17	11	13	18	11	16	20	15	13	19	17	
A _O	17	15	10	14	16	15	17	12	12	11	15	18	36
H _E	0.952	0.904	0.848	0.932	0.916	0.952	0.948	0.909	0.892	0.898	0.935	0.936	0.920
H _O	0.941	0.765	0.636	1.000	0.611	0.636	0.750	0.750	0.933	0.692	0.842	0.882	0.800***
All loci													
H _E	0.863	0.852	0.849	0.924	0.884	0.888	0.916	0.920	0.927	0.912	0.940	0.912	
H _O	0.860	0.827	0.645	0.780	0.789	0.736	0.782	0.734	0.763	0.698	0.768	0.707	
HWE	ns	ns	***	***	***	***	**	***	***	***	***	***	

Με κόκκινο $H_e > H_o$

Με πράσινο $H_e < H_o$

δηλαδή οι παρατηρούμενοι ερετοζυγώτες είναι λιγότεροι από τους αναμενόμενους

For each locus in each population the number of samples successfully genotyped (N), the observed number of alleles (A_O), and the observed (H_O) and expected (H_E) heterozygosities are reported. For each locus H_O and H_E and departure from Hardy–Weinberg equilibrium (HWE) tested with the program GENEPOP (Raymond & Rousset 1995) are shown. For each population H_O and H_E , A_O are shown and the departure from Hardy–Weinberg equilibrium is indicated by asterisks. ns, nonsignificant; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$.

Εκτίμηση της γενετικής ποικιλότητας ενός πληθυσμού

[Morand et al. 2002 *Molecular Ecology* 11, 377 – 385 (02)]

Αιτίες:

- **Επιλογή** δηλαδή οι τόποι είναι κάτω από επιλογή [επειδή συμβαίνει και στους 5 τόπους ταυτόχρονα (οι οποίοι είναι θεωρητικά ουδέτεροι) αυτό είναι μάλλον απίθανο]
- **Ενδογαμία**, εξίσου απίθανο λόγω της μεγάλης ικανότητας της γύρης των οργανισμών να διασπείρεται σε μεγάλες αποστάσεις
- **Walhund effect:** δεν έχουμε 12 αλλά περισσότερους πληθυσμούς (δομή εντός των πληθυσμών)
- **Null alleles:** αλληλόμορφα μικροδορυφορικών που δεν πολλαπλασιάζονται στη PCR (σφάλμα της PCR) που μπορεί να οδηγήσει σε λανθασμένα αποτελέσματα

Οι ερευνητές απέκλεισαν τα 2 πρώτα αλλά δεν μπορούσαν να αποκλείσουν το τελευταίο, οπότε θεωρούν ότι η έλλειψη ετεροζυγωτίας οφείλεται είτε σε μη πολλαπλασιασμό αλληλομόρφων είτε σε δομή.

Εκτίμηση της γενετικής ποικιλότητας ενός πληθυσμού (απλοειδικά δεδομένα)

Η Γονιδιακή ποικιλότητα (gene diversity, h) μπορεί να εκτιμηθεί και σε απλοειδικά δεδομένα (π.χ. μιτοχονδριακές αλληλουχίες, όπου το h μετράει την ποικιλότητα απλοτύπων).

Σε αυτό το πλαίσιο, το h περιγράφει τον αριθμό και τη συχνότητα των διαφορετικών μιτοχονδριακών απλοτύπων.

Ωστόσο η ποικιλότητα των απλοτύπων, ειδικά σε γρήγορα εξελισσόμενα γονιδιώματα, όπως το ζωικό μιτοχονδριακό, θα προσεγγίζει **συχνά το 1** μέσα στον πληθυσμό ένα μεγάλο ποσοστό ατόμων έχουν μοναδικούς απλοτύπους!!!

Φυσικά αυτή η παράμετρος μπορεί να γίνει πληροφοριακή με το να εκτιμήσουμε τον αριθμό των νουκλεοτιδικών διαφορών που έχουν 2 αλληλουχίες από το να πούμε απλά ότι διαφέρουν

$$h = 1 - \sum_{i=1}^m x_i^2$$

όπου x_i είναι η συχνότητα του αλληλομόρφου i , και m ο αριθμός των αλληλομόρφων που έχουν βρεθεί σε κάθε γενετικό τόπο

Εκτίμηση της γενετικής ποικιλότητας ενός πληθυσμού (απλοειδικά δεδομένα)

Αυτό γίνεται μέσω της **Νουκλεοτιδικής Ποικιλότητας (nucleotide diversity, π)** η οποία ποσοτικοποιεί τη μέση διαφοροποίηση των αλληλουχιών και δίνεται από τη σχέση

$$\pi = \sum f_i f_j p_{ij}$$

όπου f_i και f_j είναι οι συχνότητες του απλοτύπου i th και j th στον πληθυσμό και p_{ij} είναι οι νουκλεοτιδικές διαφορές μεταξύ των απλοτύπων

Θεωρήστε έναν πληθυσμό όπου υπάρχουν 4 αλληλόμορφα (απλότυποι) σε ένα γονίδιο. Χρησιμοποιώντας την παρακάτω ευθυγράμμιση (alignment) και τις συχνότητες, υπολογίστε την νουκλεοτιδική ποικιλότητα του πληθυσμού.

seq #	alignment	freq
1	ATCGTTCAGG--TCTTGGACATTAAGACAAAAACATGCATAGCAT	0.40
2	ATG-ACAGGGGGTCATGGACAATAAGTCAA----CATCCACAGAAT	0.08
3	ATA-ACAGGCGGTCATGCACAATAAGTCTA----CATCGACAGAAT	0.02
4	ATG-ACAGGGGCTCTTGGGCAATTAGTCAG----GATCCACAGAAT	0.50

Η νουκλεοτιδική ποικιλότητα είναι το άθροισμα των $x_i x_j p_{ij}$ για όλα τα ζεύγη, όπου x η συχνότητα κάθε αλληλίου και p είναι η νουκλεοτιδική ποικιλότητα για κάθε ζευγάρι αλληλουχιών

Στην περίπτωση εδώ, το p για κάθε ζευγάρι είναι

$$\begin{aligned}
 1 \quad 2 &: 11/46 = 0.24 \\
 1 \quad 3 &: 15/46 = 0.32 \\
 1 \quad 4 &: 14/46 = 0.30 \\
 2 \quad 3 &: 5/46 = 0.11 \\
 2 \quad 4 &: 6/46 = 0.13 \\
 3 \quad 4 &: 11/46 = 0.24
 \end{aligned}$$

Οπότε το π είναι το άθροισμα όλων των παρακάτω

$$\begin{aligned} \pi = & 0.40 \times 0.08 \times 0.24 + 0.40 \times 0.02 \times 0.32 + 0.40 \times \\ & 0.50 \times 0.30 + 0.08 \times 0.02 \times 0.11 + 0.08 \times 0.50 \times 0.13 + \\ & 0.02 \times 0.50 \times 0.24 = \mathbf{0.08} \end{aligned}$$

Εάν ένας πληθυσμός βρεθεί ότι έχει νουκλεοτιδική ποικιλότητα 0.008, ποια μπορεί να είναι η αιτία που παρατηρείται αυτή η διαφορά;

Το αποτέλεσμα για τον πρώτο πληθυσμό σημαίνει ότι 8% των νουκλεοτιδικών θέσεων (δηλαδή περίπου 4 θέσεις, αφού συνολικά μελετάμε περίπου 40) αναμένεται να διαφέρουν μεταξύ 2 ατόμων. Εάν ένας άλλος πληθυσμός έχει 10 φορές μικρότερη ποικιλότητα για τον ίδιο γενετικό τόπο, αυτό μπορεί να οφείλεται στο ότι υπάρχουν περισσότερα αλληλόμορφα ή στο ότι οι αλληλουχίες είναι πιο διαφοροποιημένες ή και στα δύο. Το πρότυπο αυτό μπορεί να προκληθεί είτε μέσω μικρότερης επίδρασης της επιλογής στα γονίδια που εξετάστηκαν στον πληθυσμό με την μεγαλύτερη ποικιλότητα είτε ο πληθυσμός αυτός είχε ιστορικά μεγαλύτερο μέγεθος.

Τι επηρεάζει τη γενετική ποικιλότητα ενός πληθυσμού

Η γενετική ποικιλότητα επηρεάζεται από πολλούς παράγοντες γι' αυτό και ποικίλει σημαντικά μεταξύ των πληθυσμών

Τέτοιοι παράγοντες είναι

- η γενετική παρέκκλιση (genetic drift)
- πληθυσμιακοί στενωποί (bottlenecks)
- φυσική επιλογή (natural selection)
- μέθοδοι αναπαραγωγής (method of reproduction)

Σημείωση

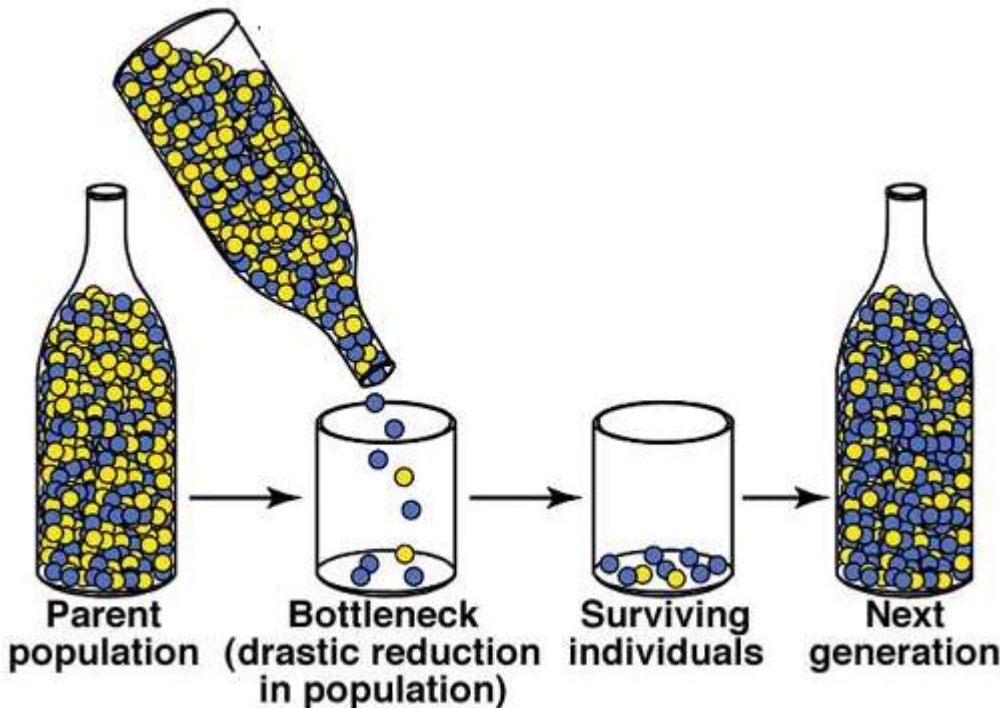
κανένας από τους παραπάνω παράγοντες δεν δρα κατά αποκλειστικότητα π.χ. ο ρυθμός με τον οποίο ένας πληθυσμός θα ανακάμψει από μία στενωπό εξαρτάται σε ένα ποσοστό από τις οικολογικές συνθήκες και απαιτήσεις του πληθυσμού, όπως η αναπαραγωγή

Τι επηρεάζει τη γενετική ποικιλότητα ενός πληθυσμού

Γενετική παρέκκλιση (genetic drift)

Είναι η διαδικασία (μηχανισμός) που προκαλεί την αλλαγή των αλληλικών συχνοτήτων σε έναν πληθυσμό από τη μια γενιά στην άλλη ως αποτέλεσμα της τύχης.

Επειδή η παρέκκλιση τροποποιεί τις συχνότητες των αλληλομόρφων με ένα τυχαίο τρόπο, οδηγεί σε μια μη προσαρμοστική εξελικτική αλλαγή.



Αποτελεί σημαντική εξελικτική διαδικασία που οδηγεί σε τυχαία αύξηση ή ελάττωση των αλληλομόρφων από γενιά σε γενιά, στην τυχαία εγκαθίδρυση ή και απώλειά τους. Είναι εντονότερη όσο μικρότεροι είναι οι πληθυσμοί, ωστόσο η σημασία της γενετικής παρέκκλισης δεν περιορίζεται στους μικρούς πληθυσμούς!

Τι επηρεάζει τη γενετική ποικιλότητα ενός πληθυσμού

Δραστικό πληθυσμιακό μέγεθος

Αποτελεί τη βάση για μια από τις σημαντικές θεωρητικές μετρήσεις της γενετικής δομής ενός πληθυσμού που είναι το δραστικό μέγεθος του πληθυσμού (N_e).

Ο αριθμός των ενεργά αναπαραγόμενων ατόμων σε ένα ιδεατό πληθυσμό που εμφανίζουν την ίδια δυνατότητα διασποράς των αλληλομόρφων κάτω από τυχαία γενετική παρέκκλιση ή την ίδια πιθανότητα διασταύρωσης όπως όλος ο πληθυσμός».

Σε ιδεατούς πληθυσμούς, το N_e είναι ίσο με το απόλυτο πληθυσμιακό μέγεθος (N_c). Συνήθως όμως είναι μικρότερο.

Τι επηρεάζει τη γενετική ποικιλότητα ενός πληθυσμού

Δραστικό πληθυσμιακό μέγεθος

Οι τρεις κύριοι παράγοντες που επηρεάζουν το N_e ώστε να είναι μικρότερο από N_c είναι

- η αναλογία των φύλων (όχι 50:50) (sex ratio)
- διαφορά στην αναπαραγωγική επιτυχία μεταξύ των ατόμων
- διακυμάνσεις του απόλυτου πληθυσμιακού μεγέθους

Sex ratio - Η άνιση αναλογία φύλου συνήθως μειώνει το N_e

Πως θα μπορούσε να συμβεί κάτι τέτοιο;
π.χ. από προσαρμοστική γονική συμπεριφορά

Τι επηρεάζει τη γενετική ποικιλότητα ενός πληθυσμού

Sex ratio - Η άνιση αναλογία φύλου συνήθως μειώνει το N_e

Στους θαλάσσιους ελέφαντες (*Mirounga spp.*), οι μάχες ανάμεσα σε αρσενικά άτομα για τα χαρέμια είναι άγριες.



Αυτός ο έντονος ανταγωνισμός σημαίνει ότι σε μια τυπική περίοδο αναπαραγωγής μόνο ένα μέρος από το σύνολο των αρσενικών ατόμων θα συνεισφέρει τα γονίδια του στην επόμενη γενιά, ενώ η πλειονότητα των θηλυκών γονιμοποιείται. Αυτό προκαλεί μια αναλογία φύλων με μεροληψία προς τα θηλυκά (effectively female-biased sex ratio).

Τι επηρεάζει τη γενετική ποικιλότητα ενός πληθυσμού

Διαφορά στην αναπαραγωγική επιτυχία μεταξύ των ατόμων (variation in reproductive success (VRS) – Η διαφορά αυτή προκαλεί συνήθως μείωση του N_e

Δεν παράγουν όλα τα άτομα ενός πληθυσμού τον ίδιο αριθμό βιώσιμων απογόνων



Γενετικά και δημογραφικά δεδομένα ενός πληθυσμού πέστροφας (*Oncorhynchus mykiss*) στην Ουάσιγκτον, έδειξαν ότι η διαφορά στην αναπαραγωγική επιτυχία των ατόμων είναι ο κυριότερος παράγοντας που προκαλεί μείωση του N_e [Ardren & Kapuscinski 2003 *Molecular Ecology* 12, 35-49 (0.3)].

Όταν ο πληθυσμός είναι πυκνός (N_c είναι μεγάλο), ο ανταγωνισμός στα θηλυκά για αρσενικά, θέσεις ωοτοκίας και τροφής είναι αυξημένος. Οι κερδισμένοι του ανταγωνισμού θα δώσουν περισσότερους απογόνους.

Τι επηρεάζει τη γενετική ποικιλότητα ενός πληθυσμού

Διακυμάνσεις του απόλυτου πληθυσμιακού μεγέθους – Οι μεταβολές του N_c επηρεάζουν το N_e

Σημαντικές μεταβολές του N_c έχουμε όταν οι πληθυσμοί περνάνε στενωπούς π.χ. εξαιτίας μιας ασθένειας, μιας φυσικής καταστροφής, υπερβολικής θήρευσης.

Παράδειγμα μελέτης: εκτίμηση της γενετικής ποικιλότητας στις γιγάντιες χελώνες των Γκαλάπαγκος

[Beheregaray et al. (2003) *Science* 302 (5642), 75 (04)]

[Beheregaray et al. (2004) *PNAS*, 101(17), 6514–6519 (05)]



Έλεγχος της περιοχής ελέγχου του mtDNA σε **802** άτομα!!!

Τεχνικές ελέγχου του σχήματος (μορφής) των μορίων του DNA

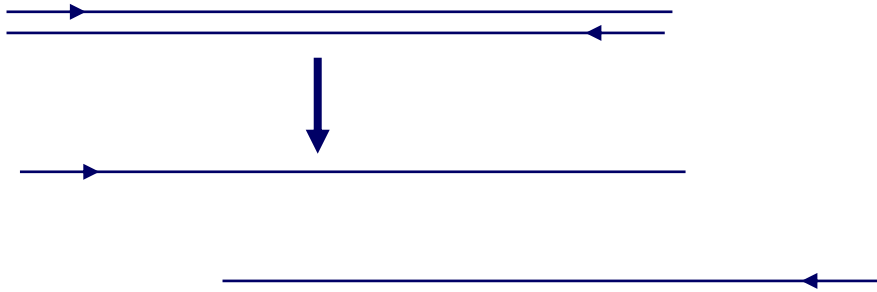
- **Σχετικά φθηνή μέθοδος**
- **Αρκετά ακριβής**

Single-Strand Conformational Polymorphism

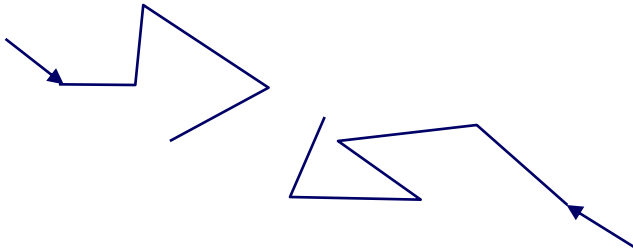
1. Πολλαπλασιασμός αλληλουχίας στόχου



2. Αποδιάταξη προϊόντος με θέρμανση και φορμαμίδη



3. Ανάλυση σε πήκτωμα πολυακρυαμίδης



4. Η αλληλουχία των βάσεων καθορίζει την 3-διάστατη διαμόρφωση του μορίου και το ρυθμό μετακίνησης στο πήκτωμα

- Πολύ ευαίσθητη: μπορεί να διακρίνει μόρια DNA που διαφέρουν σε μία βάση
- Απλή διαδικασία όμως δύσκολο να επαναληφθεί

Automatic Sequencing



~ \$2,000 experiment costs

~ \$90,000 set up costs

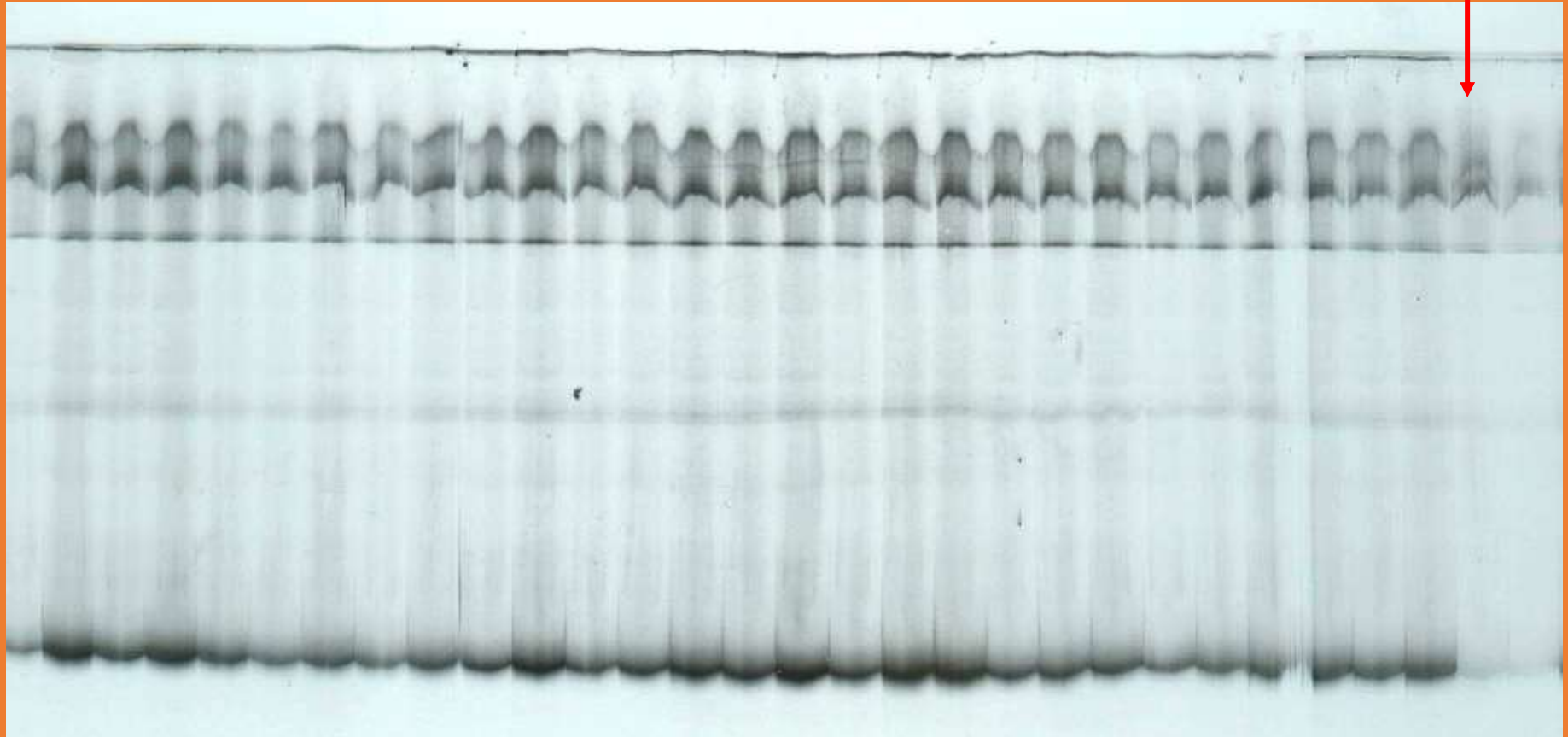
SSCP



~ \$500 experiment costs

~ \$300 equipment costs

SSCP στην περιοχή ελέγχου του mtDNA στον πληθυσμό Volcano Alcedo



30 χελώνες, 2 απλότυποι

Μη αναμενόμενα χαμηλά επίπεδα γενετικής διαφοροποίησης σε έναν από τους μεγαλύτερους πληθυσμούς των γιγάντιων χελωνών (Volcan Alcedo).

Island (volcano or site)	Estimated population size*	<i>n</i>	No. of haplotypes [†]	<i>h</i>
San Cristóbal	500–700	27	1	–
Española	15 (native)	16	1	–
Santa Cruz (La Caseta)	2,000–3,000	66	12	0.80
Santa Cruz (Cerro Fatal)	20	16	1	–
Pinzón	150–200	53	8	0.76
Pinta	1	1	1	–
Santiago	500–700	48	8	0.82
Isabela (V. Wolf)	1,000–2,000	83	4	0.69
Isabela (V. Sierra Negra)	100–300	168	13	0.83
Isabela (V. Cerro Azul)	400–600	211	26	0.87
Isabela (V. Alcedo)	3,000–5,000	84	5	0.17
Isabela (V. Darwin)	500–1,000	29	2	0.50

Γενετική ποικιλότητα στο νησί Isabela

Διαφοροποίηση σε επίπεδο
απλοτύπων

V. Wolf

$h = 0.69$

V. Darwin

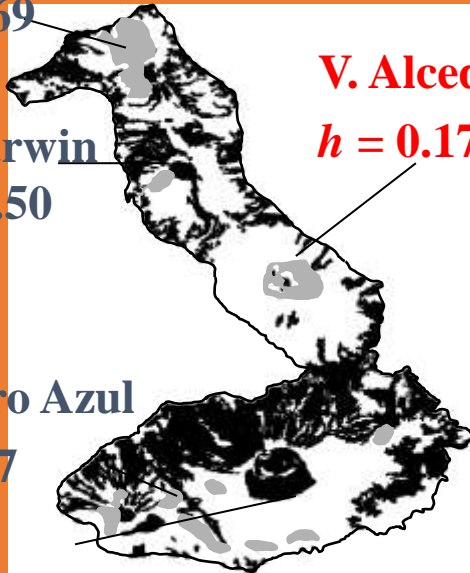
$h = 0.50$

V. Cerro Azul

$h = 0.87$

V. Sierra Negra

$h = 0.83$



V. Alcedo

$h = 0.17!!!$

Γιατί όμως συμβαίνει αυτό στον πληθυσμό
από το ηφαίστειο *Alcedo*?

- ο μεγαλύτερος πληθυσμός στο αρχιπέλαγος (3,000 – 5,000)
- ένας από τους πρώτους που εποίκισαν το νησί
- *Alcedo* είναι τόσο παλιός όσο και το παλιότερο ηφαίστειο της *Isabela*
- *Alcedo* πιθανά ποτέ δεν επηρεάστηκε από τους φαιλονοθήρες

Το ηφαίστειο Alcedo υπέφερε από μια τρομερή ηφαιστειακή έκρηξη πριν από περίπου 100 (± 20) χιλ. χρόνια



Αυτή προκάλεσε μια δραματική μείωση του πληθυσμού (στενωπός)

- 91% των χελωνών μοιράζονται την ίδια μητρική γενεαλογία-απλότυπο
- Επιβίωση ενός απλότυπου (που οδήγησε στην επαναδημιουργία του πληθυσμού)
- Χρονολόγηση της εξαφάνισης των απλοτύπων = 88.000 χρόνια (72.400-118.700)

Τι επηρεάζει τη γενετική ποικιλότητα ενός πληθυσμού

Αντικρουόμενα αποτελέσματα από τη μελέτη διαφορετικών γονιδιωμάτων

Π.χ. η περίπτωση της καφέ αρκούδας στη Σκανδιναβία (*Ursus arctos*), η οποία πέρασε μια στενωπό από τα μέσα του 18^{ου} αιώνα ως το 1930, όπου ο πληθυσμός έπεσε από τα 5000 άτομα στα 130. Σήμερα ο πληθυσμός ανακάμπτει και έχει φθάσει στα 1000 άτομα.

Η μελέτη των Waits et al. (2000) αποκάλυψε **μόλις 2 mtDNA** απλοτύπους σε 380 άτομα, το οποίο αντανάκλα την απώλεια των περισσότερων απλοτύπων κατά τη διάρκεια της στενωπού. **ΟΜΩΣ** η ανάλυση 19 **μικροδορυφορικών** τόπων αποκάλυψε ποικιλότητα (τιμές H_e) που είναι συγκρίσιμη με τους πληθυσμούς της βόρειο αμερικάνικης καφέ αρκούδας, η οποία δεν έχει περάσει στενωπούς!!!

....it is often attributed to differences in the levels of male and female gene flow

Μια περίπτωση στενωπού είναι και το φαινόμενο ιδρυτή

Φαινόμενα ιδρυτή συνήθως εμφανίζονται όταν ένας μικρός αριθμός ατόμων ενός πληθυσμού εποίκίζει ένα νέο ενδιαίτημα και δημιουργεί ένα νέο πληθυσμό.

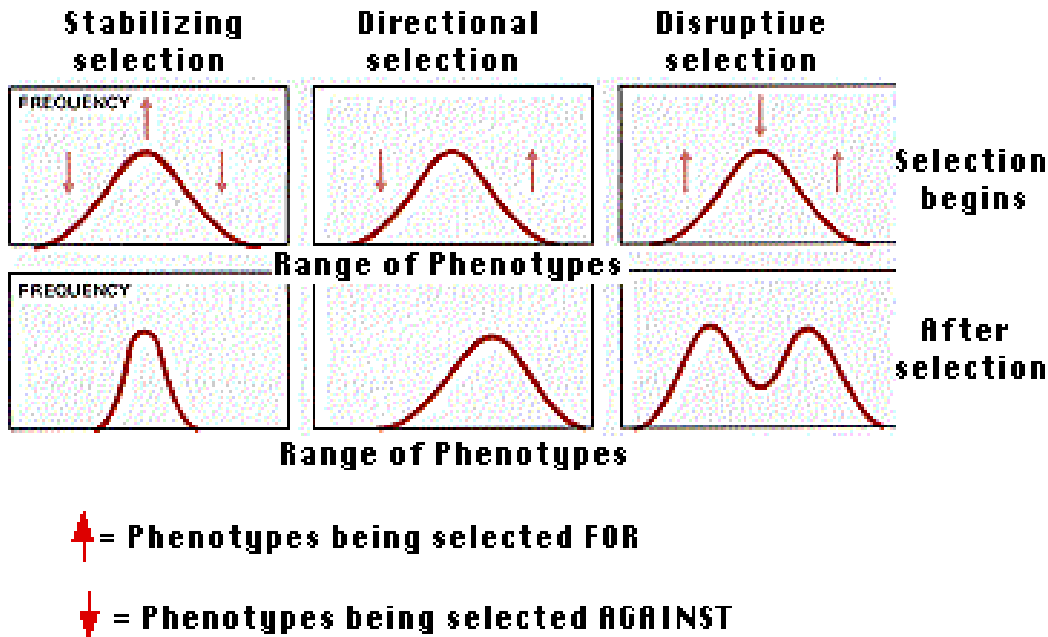
Αιτίες:

- φυσική μετανάστευση
- ανθρώπινες μετατοπίσεις

Τι επηρεάζει τη γενετική ποικιλότητα ενός πληθυσμού

Φυσική επιλογή: Η γενετική ποικιλότητα επηρεάζεται από τη φυσική επιλογή, τη διαδικασία δηλαδή που οδηγεί σε αναπαραγωγική διαφοροποίηση των γενετικά διαφορετικών ατόμων ή γονοτύπων μέσα σε ένα πληθυσμό (Li, 1997).

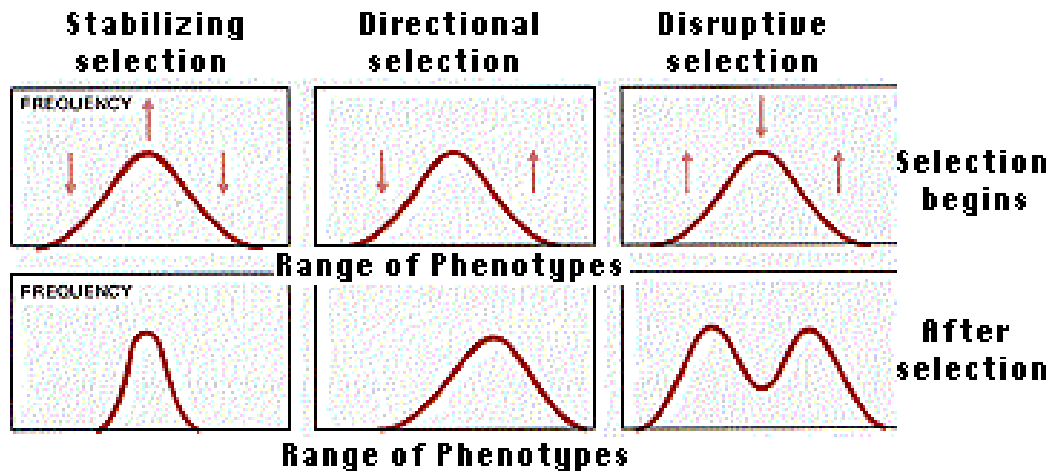
Η σταθεροποιούσα και η κατευθυνόμενη επιλογή σε γενικές γραμμές μειώνουν την ποικιλότητα!



Η σταθεροποιούσα επιλογή μειώνει την ποικιλότητα ευνοώντας τον μέσο φαινότυπο

Η κατευθυνόμενη επιλογή μειώνει την ποικιλότητα είτε μέσω αρνητικής (επιλογή ενάντια της μεταλλαγής που μειώνει την αρμοστικότητα του ατόμου) ή θετικής επιλογής (επιλογή κάθε μεταλλαγής που αυξάνει την αρμοστικότητα του ατόμου)

Τι επηρεάζει τη γενετική ποικιλότητα ενός πληθυσμού



↑ = Phenotypes being selected FOR

↓ = Phenotypes being selected AGAINST

Η διασπαστική ή

διαφοροποιούσα επιλογή αυξάνει την ποικιλότητα και συμβαίνει όταν δύο ή περισσότεροι φαινότυποι είναι «καλύτεροι» σε σχέση με τους φαινότυπους που βρίσκονται ενδιάμεσά τους.

Η εξισορροπούσα επιλογή: επιλογή που διατηρεί τη γενετική ποικιλότητα γιατί σε ορισμένες περιπτώσεις επιλέγει κάποια αλληλόμορφα και σε κάποιες άλλες όχι (π.χ. το πλεονέκτημα του ετεροζυγώτη και η περίπτωση της β αιμοσφαιρίνης και της δρεπανοκυτταρικής αναιμίας)

Τι επηρεάζει τη γενετική ποικιλότητα ενός πληθυσμού

Αναπαραγωγή: Αν και η αμφιγονική αναπαραγωγή είναι κοστοβόρα για τα είδη που την έχουν υιοθετήσει, έχει κυριαρχήσει μεταξύ των ευκαρυωτών εξαιτίας της ικανότητάς της να αυξάνει τη γενετική ποικιλότητα μέσω του ανασυνδυασμού.

Παράδειγμα: ένας είδος αφίδας (*Sitobion avenae*) αναπαράγεται **αμφιγονικά** σε περιοχές της Ευρώπης με δριμείς χειμώνες (Ρουμανία), γιατί τα αμφιγονικά παραγόμενα αβγά μπορούν να επιβιώσουν στις χαμηλές θερμοκρασίες και **παρθενογενετικά** σε περιοχές με ήπιους χειμώνες (δυτική Γαλλία), παράγοντας περισσότερους απογόνους, αφού τα ενήλικα μπορούν να επιβιώσουν.



Μια σύγκριση αυτών των πληθυσμών μέσω μικροδορυφορικών έδειξε ότι ο πληθυσμός της Ρουμανίας εμφανίζει πολύ μεγαλύτερη ποικιλότητα σε σχέση με τον πληθυσμό της Γαλλίας. [Papura et al. 2003 *Heredity* 90, 397-404 (06)]

Τι επηρεάζει τη γενετική ποικιλότητα ενός πληθυσμού

Σύνοψη



Πληθυσμιακή δομή – Population Structure

Η υποδιαίρεση είναι ένα πολύ κοινό χαρακτηριστικό των φυσικών πληθυσμών.

Είναι ευρέως αποδεκτό ότι λίγα είδη συνίστανται από ένα παμμικτικό πληθυσμό, όμως η πλειοψηφία των ειδών χαρακτηρίζονται από συγκεκριμένους τύπους πληθυσμιακής υποδιαίρεσης.

Στόχος της ΜΟ είναι η αποκάλυψη αυτών των προτύπων πληθυσμιακής υποδιαίρεσης, η οποία θα βοηθήσει στην καλύτερη κατανόηση της δυναμικής των πληθυσμών (ποσοστό μετανάστευσης κ.α.).

Με διάφορα εργαλεία αναζητούμε την ύπαρξη ή όχι δομής (υποδιαίρεση σε πληθυσμούς) και στη συνέχεια προσδιορίζουμε την κλίμακα στην οποία συμβαίνει αυτό.

Πληθυσμιακή δομή – Population Structure

Ο καθορισμός των πληθυσμών είναι μια εξαιρετικά δύσκολη υπόθεση, ειδικά όταν δεν υπάρχουν προφανή φράγματα που να διαχωρίζουν τους πληθυσμούς (π.χ. στους ωκεανούς ή στα εκτενή τροπικά δάση).

Η εύρεση της ύπαρξης ή δομής γίνεται μέσω ειδικών ελέγχων ανάθεσης (assignment test), οι οποίοι κατηγοριοποιούν τους γονοτύπους σε γενετικά διακριτές ομάδες

Τέτοιες προσεγγίσεις έχουν υιοθετηθεί σε αρκετά προγράμματα όπως τα

STRUCTURE (Pritchard et al. 2000), **GENELAND** (Guillot et al. 2005), **BAPS** (Corander et al. 2003, 2004)

Πληθυσμιακή δομή – Population Structure

Παράδειγμα μελέτης

Σε μια εργασία για την εύρεση της δομής στις γιγάντιες χελώνες του Αμαζονίου (*Podocnemis expansa*), αναλύθηκαν 18 μικροδορυφορικοί τόποι σε ένα σύνολο 453 ατόμων που συλλέχθηκαν από 18 διαφορετικές περιοχές.

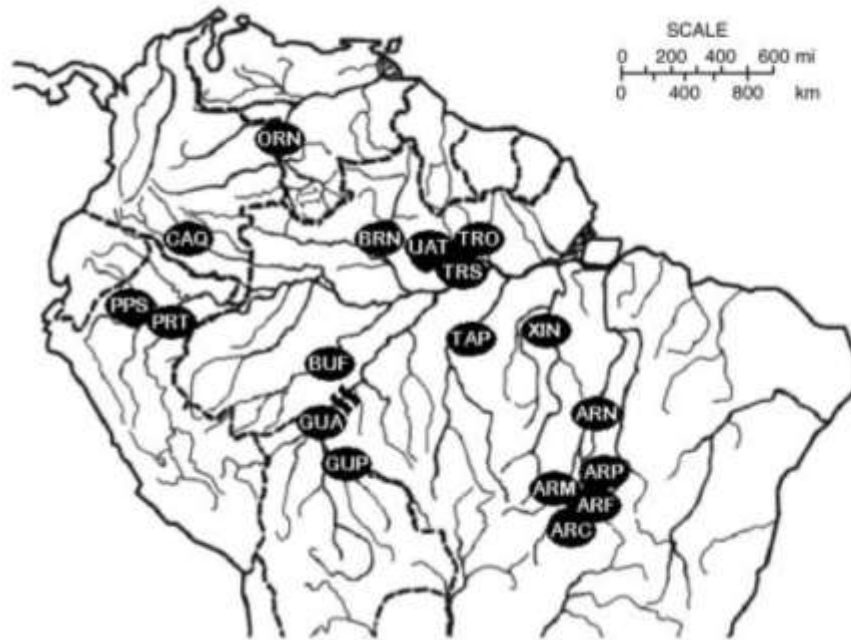


Fig.1 Map of northern South America with sample sites labelled as in Table 1. Each site is considered a single population sample, identified by the major river basin of origin; \equiv identifies location of Brazo Casiquiare, and \blacklozenge identifies a major cataract on Madeira River. The four Caquetá samples (all < 100 km apart) are indicated by the single 'CAQ' and were grouped for some analyses. See text for details.



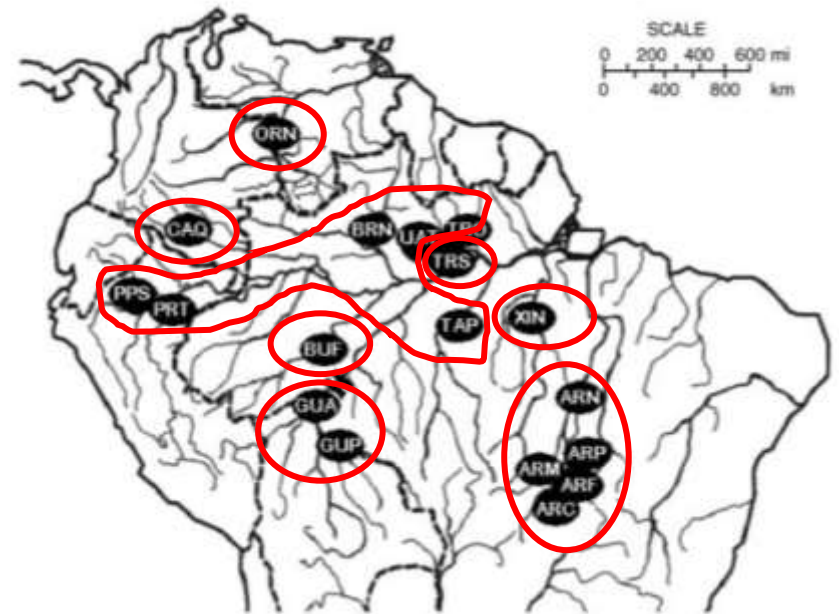
Πληθυσμιακή δομή – Population Structure

Παράδειγμα μελέτης

Η ανάλυση αυτών μέσω του BAPS αποκάλυψε τη διάκριση του συνόλου των ατόμων σε 8 ομάδες

Table 4. Clusters of populations supported by the program BAPS; this arrangement of population clusters was supported with a probability of 1.00 (abbreviations as in Table 1)

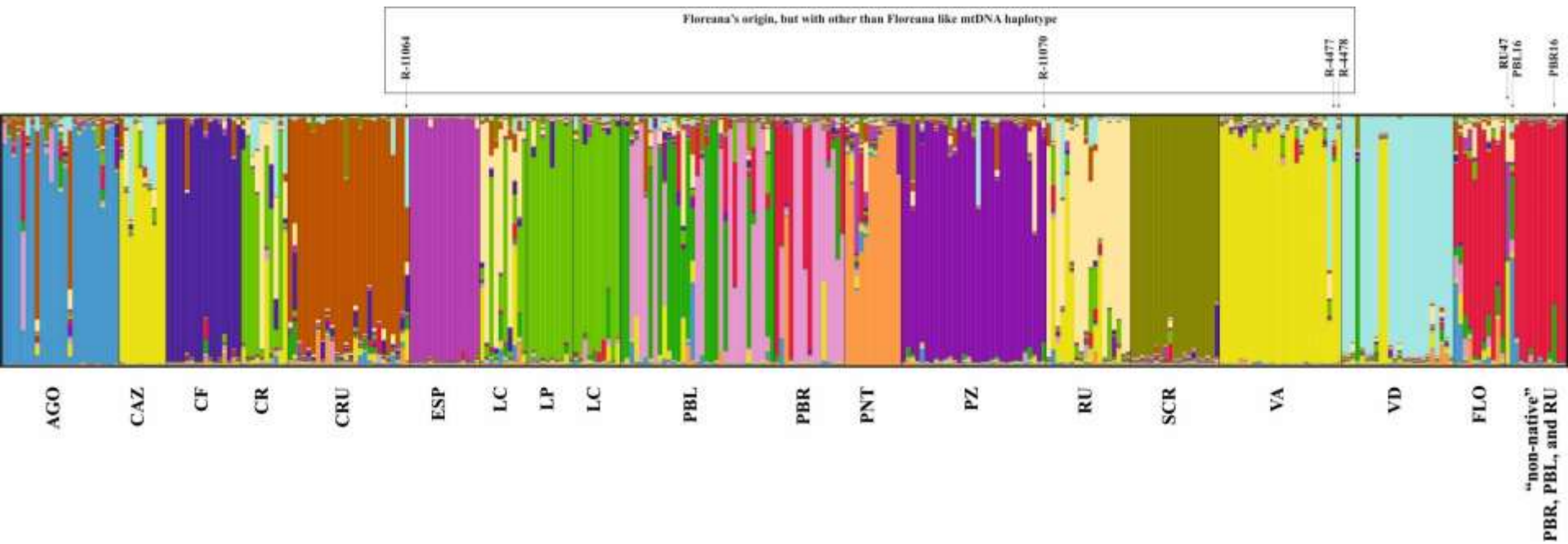
Cluster	Populations
Araguaia	ARF, ARP, ARC, ARM, ARN
Xingu	XIN
Amazon	TAP, UAT, PPS, PRT, BRN
Guapore	GUP, GUA
Terra Santa	TRS
Abufari	BUF
Caquetá	CAQ
Orinoco	ORN



Πληθυσμιακή δομή – Population Structure

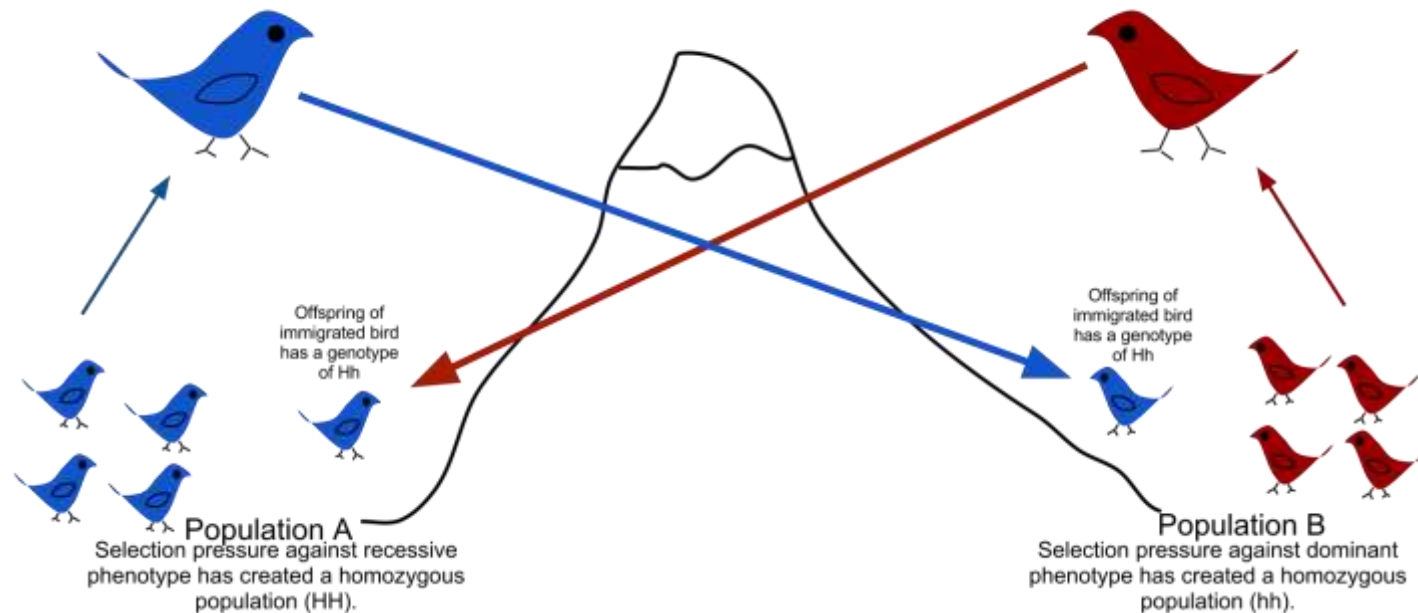
Παράδειγμα μελέτης

Η ανάλυση των γιγάντιων χελωνών των Γκαλάπαγκος μέσω 12 μικροδορυφορικών τόπων [*Poulakakis et al. 2008 PNAS 105(40), 15464–15469 (06)*]

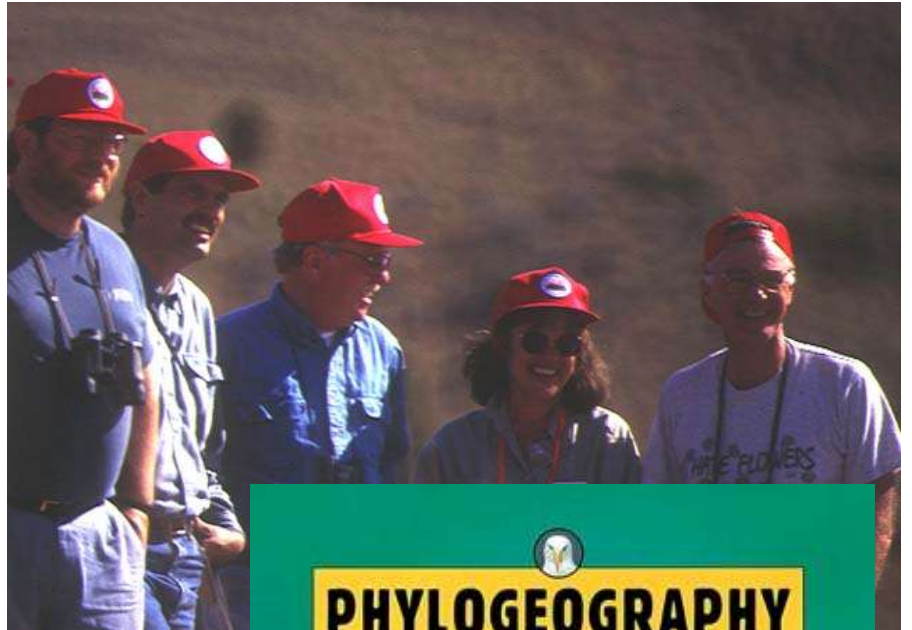


Γονιδιακή ροή και ρυθμός μετανάστευσης

Γονιδιακή ροή ορίζεται η μετακίνηση γονιδίων, μέσω των ατόμων (μετανάστευση) ή των γαμετών (διασπορά γύρης μέσω του αέρα) τους, μεταξύ των πληθυσμών. Αν η ροή μεταξύ δυο πληθυσμών είναι μεγάλη, τότε οι πληθυσμοί τείνουν να έχουν παρόμοιες αλληλικές συχνότητες, αποτρέποντας τη σαφή διάκριση αυτών των πληθυσμών.



Στο επόμενο



Φυλογεωγραφία

