



ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΑΙΓΑΙΟΥ
ΤΜΗΜΑ ΠΕΡΙΒΑΛΛΟΝΤΟΣ

Ex situ διατήρηση: γενετική διαχείριση για την αντιμετώπιση της γενετικής
προσαρμογής στις συνθήκες αιχμαλωσίας

Τσιοτσιόπουλος Στάθης

Επιβλέπων καθηγητής:
Θεοδώρου Κώστας

Μυτιλήνη,
Σεπτέμβριος 2013

Περίληψη

Η γενετική προσαρμογή των πληθυσμών στις συνθήκες αιχμαλωσίας σε συνδυασμό με την απώλεια της γενετικής τους ποικιλότητας, αποτελούν βασικά γενετικά προβλήματα των προγραμμάτων της *ex-situ* διατήρησης. Τα προβλήματα αυτά διαδραματίζουν καθοριστικό ρόλο στην πιθανότητα επιβίωσης που θα παρουσιάσουν οι πληθυσμοί κατά την επανεισαγωγή τους στο φυσικό τους περιβάλλον. Σκοπός της παρούσας εργασίας ήταν η εύρεση του κατάλληλου τρόπου γενετικής διαχείρισης των πληθυσμών, ούτως ώστε να αποφευχθούν τα προβλήματα αυτά. Πραγματοποιήσαμε συγκρίσεις ανάμεσα στην κυκλική αναπαραγωγή και σε μια μέθοδο που ελαχιστοποιεί την πιθανότητα συγγένειας ανάμεσα στα ζεύγη που αναπαράγονται (Gc/Mc μέθοδος). Παράλληλα λάβαμε υπ' όψιν μας, περιπτώσεις όπου ο πληθυσμός διαιρείται σε μικρότερους και οι οποίοι είτε ανταλλάσσουν άτομα μεταξύ τους, είτε παραμένουν απομονωμένοι. Καταλήξαμε πώς η κυκλική μέθοδος αναπαραγωγής, ανταποκρίνεται καλύτερα, καθώς εμφανίζει τους λιγότερο προσαρμοσμένους στην αιχμαλωσία πληθυσμούς και διατηρεί τη γενετική τους ποικιλότητα. Επιπλέον κατά την επανεισαγωγή τους οι πληθυσμοί αυτοί, εμφανίζουν τα υψηλότερα ποσοστά επιβίωσης. Διαπιστώσαμε επίσης πως στην περίπτωση του τεμαχισμού των πληθυσμών, θα ήταν προτιμότερο οι πληθυσμοί αυτοί να παραμένουν απομονωμένοι.

Abstract

Genetic adaptation to captivity in addition with loss of genetic diversity, constitute principal problems for *ex-situ* conservation programs. Such problems have a crucial role to the probability of population survival at re-introduction to the wild. In the present work, we aim to find the most efficient way of genetic management, in order to avoid these problems. We performed comparisons between the circular mating and a method where matings are performed so as to minimize mean pairwise coancestry (Gc/Mc method). We made our comparisons, by considering also the case of population fragmentation, with or without exchange of individuals between fragmented populations. We concluded that circular mating method seems to minimize genetic adaptation to captivity while it maintains high rates of genetic diversity. As a result, populations under circular mating show the highest probability of survival during their re-introduction. We also concluded that in case of fragmentation, the better way is to maintain isolated populations.

Περιεχόμενα

Περίληψη	2
Περιεχόμενα	3
1.Εισαγωγή	5
1.1 Ανάγκη για <i>ex-situ</i> διατήρηση	5
1.1.1 Τι είναι η <i>ex-situ</i> διατήρηση	5
1.1.2 Είδη προς <i>ex situ</i> διατήρηση	6
1.1.3 Στόχοι της <i>ex situ</i> διατήρησης	7
1.2 Προβλήματα της <i>ex situ</i> διατήρησης	8
1.2.1 Γενετικά προβλήματα	8
Ομομιξία	8
Ομομικτικός υποβιβασμός	8
Γενετική Παρέκκλιση	9
Συσσώρευση επιβλαβών αλληλόμορφων	9
Απώλεια γενετικής ποικιλότητας	9
Γενετική προσαρμογή στην αιχμαλωσία	10
1.2.2 Συμπεριφορικά Προβλήματα	10
1.2.3 Μέθοδοι γενετικής διαχείρισης και αντιμετώπιση προβλημάτων	11
1.3 Επανεισαγωγές	14
1.4 Περιορισμοί και κριτική της <i>ex-situ</i> διατήρησης	17
2. Ερευνητικά ερωτήματα	18
3. Μέθοδοι	19
3.1 Γενετικό Μοντέλο	19
3.2 Γενετική Ποικιλότητα	21
3.3 Κύκλος Ζωής	22
3.4 Τεμαχισμός πληθυσμών	23

4. Αποτελέσματα	24
4.1 Γενετική Ποικιλότητα	25
4.2 Προσαρμογή στην αιχμαλωσία	29
4.3 Επανεισαγωγή	31
5. Συζήτηση	34
Συστήματα αναπαραγωγής	35
Απομονωμένοι πληθυσμοί	36
Τεμαχισμός των πληθυσμών	36
Ανταλλαγή ατόμων ανάμεσα στους πληθυσμούς	36
6. Συμπεράσματα	37
7. Βιβλιογραφία	38

ΚΑΤΑΛΟΓΟΣ ΓΡΑΦΗΜΑΤΩΝ

Γράφημα 1	25
Γράφημα 2	26
Γράφημα 3α	27
Γράφημα 3β	28
Γράφημα 4α	29
Γράφημα 4β	30
Γράφημα 5α	31
Γράφημα 5β	32

ΚΑΤΑΛΟΓΟΣ ΣΧΗΜΑΤΩΝ

Σχήμα 1	21
Σχήμα 2	23

1.ΕΙΣΑΓΩΓΗ

1.1 Ανάγκη για *ex-situ* διατήρηση

1.1.1 Τι είναι η *ex-situ* διατήρηση

Αρκετά απειλούμενα είδη αδυνατούν να επιβιώσουν στο φυσικό τους περιβάλλον, εξαιτίας άμεσων ή έμμεσων ανθρωπογενών επεμβάσεων, όπως η απώλεια των ενδιαιτημάτων τους, η ρύπανση, η υπερεκμετάλλευση, η εισαγωγή ανταγωνιστικών ειδών και οι ασθένειες. (Millennium Ecosystem Assessment 2005, IUCN 2006)

Τα απειλούμενα αυτά είδη διατηρούνται σε συνθήκες αιχμαλωσίας μέχρις ότου εξαλειφθούν οι παράγοντες που απειλούν την ύπαρξη τους.(Bowkett Conservation Biology Volume 23, No. 3, 2009).

Οι συνθήκες αιχμαλωσίας αυτές ονομάζονται αλλιώς *ex situ* διατήρηση. Σύμφωνα με το (Convention on Biological Diversity, 1992) η *ex situ* διατήρηση ορίζεται ως «η διατήρηση των συστατικών της βιολογικής ποικιλότητας, μακριά από το φυσικό τους περιβάλλον».

Αναπαραγωγή στην αιχμαλωσία, ζωολογικοί κήποι, ενυδρεία, βοτανικοί κήποι, τράπεζες σπόρων και γονιδίων είναι κάποιες από τις τεχνικές που χρησιμοποιεί η *ex situ* διατήρηση με σκοπό την επανεισαγωγή των απειλούμενων ειδών στο φυσικό τους περιβάλλον (Griffith et al., 1989, Fischer and Lindenmayer, 2000).

Μικροί ή κατακερματισμένοι πληθυσμοί έχουν μικρότερη πιθανότητα επιβίωσης από τους μεγαλύτερους (χωρίς αυτό να τους καθιστά καταδικασμένους) και γι' αυτό το λόγο αποτελούν προτεραιότητα για τα προγράμματα της *ex situ* διατήρησης.(Soule et al., 1986)

Έτσι λοιπόν εφόσον τα απειλούμενα είδη δε μπορούν να ανταπεξέλθουν στις δυσκολίες του περιβάλλοντος τους και κινδυνεύουν με αφανισμό, τα προγράμματα *ex situ* διατήρησης καλούνται να τα προστατεύσουν και να τα συντηρήσουν σε ένα

ασφαλές περιβάλλον με σκοπό την επανεισαγωγή τους πίσω στο φυσικό τους περιβάλλον (Robert 2009).

Πέρα από την *ex situ* διατήρηση, υπάρχει και η *in situ* διατήρηση. Ως *in situ* διατήρηση ορίζεται η συντήρηση των οικοσυστημάτων, των φυσικών ενδιαιτημάτων καθώς και η ενίσχυση και αποκατάσταση των βιώσιμων πληθυσμών, στο φυσικό τους περιβάλλον (Convention on Biological Diversity, 1992). Η αιχμάλωτη αναπαραγωγή διαδραματίζει κρίσιμο ρόλο στην αποκατάσταση των ειδών, αλλά παράλληλα χρειάζεται και η προστασία του φυσικού ενδιαιτήματος και των οικοσυστημάτων. Χρειάζεται και υποστήριξη της *in situ* διατήρησης πριν επικαλεστεί η *ex situ* (Ebenhard, 1995).

1.1.2 Είδη προς *ex situ* διατήρηση

Ο συνολικός αριθμός των τάξεων που χρειάζονται προστασίας μέσω της *ex situ* διατήρησης φτάνει τα 3000 με τα περισσότερα να είναι πτηνά και θηλαστικά (Soule et al. 1986, Tudge, 1995, Ebenhard, 1995). Η πρόσφατη κρίση των αμφιβίων έρχεται να διπλασιάσει αυτό το νούμερο (Lacy, 2006, Frankham, 2008).

Διάφορα είδη έχουν διατηρηθεί στην αιχμαλωσία ύστερα από κίνδυνο εξάλειψης στο φυσικό τους περιβάλλον, συμπεριλαμβανομένων και ζωικών οργανισμών όπως η λευκή αντιλόπη (*Addax nasomaculatus*), ο αραβικός όρυξ (*Oryx Leucoryx*), το μαυροπόδαρο κουνάβι (*Mustela nigripes*), ο κόνδορας της Καλιφόρνια (*Gymnogyps californianus*), το ελάφι Pere David (*Elaphurus Davidianus*), ο κερασφόρος όρυξ (*Oryx dammah*) και 11 είδη σαλιγκαριού *Partula*, καθώς και διάφορα φυτά όπως το (*Alatamaha Franklinia*), και το *Kokia cookei* (Frankham et al. 2002).

Από το 1989 περισσότερα από 245 σπονδυλωτά απειλούμενα είδη ακολουθούν την αιχμάλωτη αναπαραγωγή σε ζωολογικούς κήπους και σε άλλες σχετικές εγκαταστάσεις (Magin et al. 1994).

Παραδείγματα επιτυχημένης επανεισαγωγής ειδών ύστερα από αιχμάλωτη αναπαραγωγή συναντούμε σε είδη όπως το γεράκι του Μαυρικίου (*Falco punctatus*),

και το μαυροπόδαρο κουνάβι (*Mustela nigripes*) (Derrickson and Snyder, 1992). Η επιτυχία σε αυτές τις περιπτώσεις ανέβασε την δημοτικότητα της αιχμάλωτης αναπαραγωγής ως μέθοδο διατήρησης (Ebenhard, 1995). Μέχρι το 2003, 489 είδη ακολουθούν προγράμματα αιχμάλωτης αναπαραγωγής (Seddon et al. 2005).

1.1.3 Στόχοι της *ex situ* διατήρησης

Τα προγράμματα της *ex situ* διατήρησης και αυτά των επανεισαγωγών στο φυσικό περιβάλλον, έχουν έναν συνεχώς αυξανόμενο ρόλο στη διατήρηση των απειλούμενων ειδών (Fischer and Lindenmayer, 2000). Αυτά τα προγράμματα έχουν σαν στόχο την διατήρηση της ποικιλομορφίας των ειδών και των ενδιαιτημάτων τους καθώς και των αλληλεξαρτήσεων των οργανισμών με το περιβάλλον τους (Spelleberg and Hardes, 1992).

Σκοπός των προγραμμάτων της αιχμάλωτης αναπαραγωγής, είναι η διατήρηση των απειλούμενων ειδών μακριά από το φυσικό τους περιβάλλον όπου μέσω του προσεκτικού ελέγχου της αναπαραγωγής, του μεγέθους, των γενετικών και δημογραφικών χαρακτηριστικών των πληθυσμών, να καταφέρουν να επιστρέψουν στο φυσικό τους περιβάλλον, ικανοί να αυτοσυντηρηθούν (Ebenhard, 1995).

Η διαχείριση ενός πληθυσμού που βρίσκεται στην αιχμαλωσία, πρέπει να έχει ως στόχο τη διατήρηση των χαρακτηριστικών αυτού του πληθυσμού. Η αποφυγή της γενετικής και συμπεριφοριακής προσαρμογής στην αιχμαλωσία καθώς και η διατήρηση της γενετικής ποικιλότητας του πληθυσμού, αποτελούν ζητήματα μείζονος σημασίας για να μπορέσει ο πληθυσμός να καταστεί βιώσιμος κατά την επιστροφή του στο φυσικό του περιβάλλον (Ebenhard, 1995).

Ο ευάλωτος πληθυσμός που βρίσκεται στο φυσικό του περιβάλλον, πρέπει να ενισχύεται με άτομα που εισάγονται ύστερα από αιχμάλωτη αναπαραγωγή. (IUCN 2006).

Ο τελικός στόχος ενός προγράμματος *ex situ* διατήρησης είναι

η συντήρηση των αιχμάλωτων πληθυσμών των απειλούμενων υπό εξαφάνιση ειδών, έως ότου μπορέσει να επιβεβαιωθεί η επιβίωση τους, ή το φυσικό τους περιβάλλον να έχει αποκατασταθεί (Fernandez and Caballero 2001, Ballou and Foose 1996).

1.2 Προβλήματα της *ex situ* διατήρησης

Η *ex situ* διατήρηση έχει να αντιμετωπίσει σημαντικά προβλήματα, είτε γενετικά είτε συμπεριφορικά.

1.2.1 Γενετικά προβλήματα

Οι μικροί σε μέγεθος πληθυσμοί συνήθως αντιμετωπίζουν μεγαλύτερα προβλήματα επιβίωσης (Soule et al., 1986). Η *ex situ* διατήρηση κρίνεται απαραίτητη για την αποφυγή της εξάλειψης αυτών των πληθυσμών.

Κατά τη διάρκεια της αιχμαλωσίας, οι πληθυσμοί έρχονται αντιμέτωποι με διάφορα γενετικά προβλήματα, όπως;

Ομομιξία (inbreeding)

Σε μικρού μεγέθους πληθυσμούς, συγγενικά άτομα διασταυρώνονται αναπόφευκτα μεταξύ τους με αποτέλεσμα να οδηγούμαστε στην ομομιξία η οποία ελαχιστοποιεί την ετεροζυγωτία και ως εκ τούτου φτάνουμε σε μείωση της γενετικής ποικιλότητας και στον ομομικτικό υποβιβασμό.

Ομομικτικός υποβιβασμός (inbreeding depression)

Κατά την διασταύρωση συγγενικών ατόμων υπάρχει μεγαλύτερη πιθανότητα ένα γονίδιο να βρίσκεται σε ομόζυγη κατάσταση. Πολλά από τα επιβλαβή αλληλόμορφα βρίσκονται υπολειπόμενα σε ομόζυγη κατάσταση και η αύξηση αυτή της ομοζυγωτίας, οδηγεί στη μείωση της αρμοστικότητας (της επιβίωσης και/ή της αναπαραγωγικής επιτυχίας του ατόμου). Το φαινόμενο αυτό ονομάζεται ομομικτικός υποβιβασμός (Theodorou & Couvet, 2002).

Γενετική Παρέκκλιση (genetic drift)

Γενετική παρέκκλιση είναι η τυχαία διακύμανση των αλληλικών συχνοτήτων. Έτσι το ποιά αλληλόμορφο θα ενσωματωθεί σε ένα γαμέτη και ποιος γαμέτης θα σχηματίσει το ζυγότι είναι τυχαίες διαδικασίες. Η διαδικασία αυτή οδηγεί σε μείωση της γενετικής ποικιλότητας. Καθώς και στη συσσώρευση επιβλαβών αλληλόμορφων.

Συσσώρευση επιβλαβών αλληλόμορφων (accumulation of harmful alleles)

Επιβλαβή αλληλόμορφα μπορούν να συσσωρευτούν σε ένα πληθυσμό, λόγω της γενετικής παρέκκλισης, χωρίς η φυσική επιλογή να μπορέσει να τα απομακρύνει. Η συσσώρευση των επιβλαβών μεταλλάξεων μπορεί να μειώσει το μέγεθος του πληθυσμού (μειώνοντας την επιβίωση και αναπαραγωγή των ατόμων), επιταχύνοντας, έτσι, το ρυθμό συσσώρευσης των επιβλαβών αλληλόμορφων που, με τη σειρά του μπορεί να μειώσει περαιτέρω το μέγεθος του πληθυσμού μέχρι την εξαφάνισή του (Theodorou & Couvet, 2002). Η απειλή αυτή θεωρείται ιδιαίτερα υψηλή σε είδη με χαμηλό αναπαραγωγικό ρυθμό, όπως θηλαστικά και πουλιά. Επιπρόσθετα, η απειλή αυτή μπορεί να γίνει πιο έντονη αν συνδυαστεί με τη δημογραφική και περιβαλλοντική στοχαστικότητα (Simberloff, 1988)

Απώλεια γενετικής ποικιλότητας (Loss of genetic diversity)

Η γενετική ποικιλότητα επιτρέπει στους πληθυσμούς να προσαρμόζονται στις μεταβαλλόμενες περιβαλλοντικές συνθήκες. Η διατήρηση της γενετικής ποικιλότητας στα υπάρχοντα επίπεδα διαδραματίζει σημαντικό ρόλο στην επιβίωση των πληθυσμών (Allendorf & Ryman, 2002).

Η γενετική ποικιλότητα μειώνεται σε μικρούς πληθυσμούς γιατί αλληλόμορφα χάνονται από τον πληθυσμό λόγω τυχειότητας. Όσο λιγότερη γενετική ποικιλότητα υπάρχει σε ένα πληθυσμό, τόσο η δράση της φυσικής επιλογής θα είναι πιο ασθενής (με απλά λόγια, με λιγότερη γενετική ποικιλότητα τα άτομα θα μοιάζουν πολύ μεταξύ τους και έτσι δύσκολα θα μπορεί να γίνει επιλογή των πιο καλά προσαρμοσμένων στο περιβάλλον ατόμων). Σε μια τέτοια κατάσταση, αν το περιβάλλον αλλάξει, η εξαφάνιση του πληθυσμού μπορεί να συμβεί πριν η φυσική επιλογή να μπορέσει να

προσαρμόσει τον πληθυσμό στο νέο περιβάλλον. Αλλαγές του περιβάλλοντος σε ένα πληθυσμό με μικρή γενετική ποικιλότητα μπορεί, λοιπόν, να θέσει σε κίνδυνο την βιωσιμότητα του πληθυσμού.

Γενετική προσαρμογή στην αιχμαλωσία (genetic adaptation to captivity)

Κατά τη διάρκεια της αιχμαλωσίας, παρατηρούμε μειωμένη ένταση ή και απουσία της φυσικής επιλογής, όπως επίσης σε άλλες περιπτώσεις επιλογή που ασκείται σε αντίθετη κατεύθυνση από το φυσικό περιβάλλον.

Τα αλληλόμορφα γονίδια που ήταν υπολειπόμενα και επιβλαβή, ευνοούνται κατά τη διάρκεια της αιχμαλωσίας και αποτελούν την βάση της γενετικής προσαρμογής. Η γενετική προσαρμογή στην αιχμαλωσία θα είναι ιδιαίτερα επιβλαβής για τους πληθυσμούς όταν εκείνοι επιστρέψουν στο φυσικό τους περιβάλλον (Frankham, 2008).

Τα γνωρίσματα αυτά τα οποία υπερτερούν στην αιχμαλωσία λόγω απουσίας ή αντίθετης κατεύθυνσης της φυσικής επιλογής, στην ελευθερία θα αποτελούν μειονέκτημα θέτοντας σε κίνδυνο την επιβίωση του πληθυσμού (Ford, 2001).

Η γενετική προσαρμογή λοιπόν, αυξάνει την επιβίωση του πληθυσμού αλλά μόνο κατά τη διάρκεια της αιχμαλωσίας, καθώς μετά την διαδικασία της επανεισαγωγής, λειτουργεί αντιστρόφως ανάλογα (Woodworth et al. 2002).

1.2.2 Συμπεριφορικά Προβλήματα

Πέρα από τα προβλήματα γενετικής φύσης που εμφανίζουν τα είδη κατά την διάρκεια της αιχμαλωσίας, έχουν να αντιμετωπίσουν και προβλήματα που αφορούν τη συμπεριφορά τους. Κάποια από αυτά προκύπτουν εξαιτίας της εξημέρωσης κατά την αιχμαλωσία, την έλλειψη ψυχολογικών, φυσιολογικών και περιβαλλοντικών απαιτήσεων (Millam et al. 1988 & Merola, 1994), της ανεπαρκούς διατροφής (Setchell et al. 1987), των επιδράσεων της εκτροφής δια χειρός (Myers et al. 1988) και άλλες μη συμβατικές συμπεριφορές που προκύπτουν ύστερα από την επιβίωση

και την αναπαραγωγή στην αιχμαλωσία (Yamamoto et al. 1989). Η αναζήτηση τροφής και συντρόφων ανήκουν επίσης στα συμπεριφορικά προβλήματα καθώς κατά τη διάρκεια της αιχμαλωσίας οι διαδικασίες αυτές δεν αποτελούν πρόβλημα για τους πληθυσμούς (Cassinello, 2004). Παραδείγματος χάριν τα ζώα στους ζωολογικούς κήπους τρέφονται με συγκεκριμένες τροφές και συγκεκριμένες ώρες, κάτι το οποίο δε τους επιτρέπει να αναπτύξουν κανονικές συμπεριφορές αναζήτησης και επεξεργασίας της τροφής τους (Shepherdson et al., 1993). Μετά την επανεισαγωγή τους όμως θα δυσκολευτούν να προσαρμοστούν καθώς δε θα έχουν την απαιτούμενη εμπειρία.

Η εκτροφή δια χειρός έχει επικριθεί γιατί μπορεί να ευθύνεται για την παρουσίαση ανώμαλων συμπεριφορών μετά την απελευθέρωση, αλλά παρ' αυτά και η εκτροφή δια γονέα έχει αμφισβητηθεί από διάφορες μελέτες (Kreger et al. 2005). Στην περίπτωση του γερανού (*Grus Canadensis pulla*) τα αποτελέσματα μελέτης έδειξαν πως οι γερανοί που εκτρέφονταν δια χειρός, είχαν καλύτερα αποτελέσματα επιβίωσης μετά την απελευθέρωση (Ellis et al., 2000).

1.2.3 Μέθοδοι γενετικής διαχείρισης και αντιμετώπιση προβλημάτων

Ο τελικός στόχος των προγραμμάτων *ex situ* διατήρησης είναι τα είδη που κινδυνεύουν με εξάλειψη, να φτάσουν στο σημείο να μπορούν να επιστρέψουν στο φυσικό τους ενδιαίτημα όντας πλέον ικανά να επιβιώσουν, ή να παραμείνουν ασφαλή στην αιχμαλωσία μέχρις ότου το φυσικό τους περιβάλλον να αποκατασταθεί (Fernandez and Caballero, 2001, Ballou and Foose 1996). Σε κάθε περίπτωση κάθε προσπάθεια που γίνεται πρέπει να προσανατολίζεται στο να εξασφαλίσει την επιτυχία της επανεισαγωγής. Από γενετικής άποψης, το πιο σημαντικό είναι να διατηρηθεί η γενετική ποικιλότητα των πληθυσμών στην αιχμαλωσία και να παραμείνει σε όσο το δυνατόν χαμηλότερα επίπεδα η γενετική τους προσαρμογή σε αυτήν (Fernandez and Caballero, 2001). Έτσι λοιπόν το κάθε πρόγραμμα, καλείται να βρει τη βέλτιστη μέθοδο η οποία θα το βοηθήσει να φτάσει στους παραπάνω στόχους (Theodorou & Couvet, 2010).

Διάφορες μέθοδοι έχουν προταθεί με σκοπό να μειώσουν γενετική προσαρμογή στην αιχμαλωσία, την αποφυγή του ομομικτικού υποβιβασμού καθώς και τη διατήρηση της γενετικής ποικιλότητας.

Η εξισορρόπηση του οικογενειακού μεγέθους (Equalization of family size) αποτελεί μια στρατηγική αναπαραγωγής που είναι ικανή να αυξήσει την αρμοστικότητα των πληθυσμών (Theodorou & Couvet, 2003). Η διαδικασία αυτή είναι ικανή να ελαχιστοποιήσει τις αρνητικές συνέπειες της μειωμένης ή απύσας επιλογής που εμφανίζεται στα είδη κατά τη διάρκεια της αιχμαλωσίας (Theodorou & Couvet, 2004). Σύμφωνα με το μοντέλο αυτό, κάθε άτομο συνεισφέρει έναν αριθμό απογόνων στην επόμενη γενιά, ίσο με όλα τα υπόλοιπα. Η μέθοδος αυτή είναι μια από τις πιο απλές και γνωστές μεθόδους η οποία διατηρεί την γενετική ποικιλότητα και μειώνει την προσαρμογή στην αιχμαλωσία, καθώς δρα εναντίον της ομομιξίας και της γενετικής παρέκκλισης (Rodriguez- Ramilo et al., 2006). Η μείωση των διαφορών ανάμεσα στα οικογενειακά μεγέθη, μειώνει με τη σειρά της τη δράση της επιλογής, καθώς από τη στιγμή που όλα τα άτομα παράγουν τον ίδιο αριθμό απογόνων, δε θα υπάρχουν αναπαραγωγικές διαφορές (Allendorf, 1993). Παρολ'αυτά οι συνέπειες της στην αναπαραγωγική ικανότητα των μικρών πληθυσμών είναι ακόμα ασαφείς. Το κόστος επίσης για την πραγματοποίησή της, αποτελεί ένα σοβαρό εμπόδιο (Rodriguez- Ramilo et al., 2006).

Η ελαχιστοποίηση του αριθμού γενεών στην αιχμαλωσία είναι ο καλύτερος τρόπος να μειωθεί η ομομιξία και η γενετική προσαρμογή στην αιχμαλωσία (Frankham, 2008), καθώς και στην ελαχιστοποίηση των διαδιδόμενων ασθενειών (Ballou, 1993), όπως επίσης και στην προστασία από τη θνησιμότητα και το οικονομικό κόστος αυτών των προγραμμάτων (Robert ,2009).

Ο τεμαχισμός των πληθυσμών σε μικρότερους και απομονωμένους είναι επίσης μια μέθοδος ικανή να μειώσει την γενετική προσαρμογή στην αιχμαλωσία. Μικροί απομονωμένοι πληθυσμοί της *Drosophila Melanogaster* παρουσίασαν υψηλότερα ποσοστά επιβίωσης από αυτά που εμφάνιζαν σε έναν ενιαίο μεγάλο πληθυσμό (Margan et al. 1998). Επίσης η διατήρηση των πληθυσμών σε μικρούς και ανεξάρτητους και η σύνταξη τους σε έναν ενιαίο μεγάλο λίγο πριν την επανεισαγωγή είναι μια αποτελεσματική μέθοδος (Margan et al. 1998).

Η ανταλλαγή ατόμων μεταξύ των πληθυσμών του ίδιου είδους ενισχύει επίσης την αντιμετώπιση της ομομιξίας και της γενετικής παρέκκλισης των πληθυσμών στην αιχμαλωσία (Lewis 1990, Ebenhard 1995).

Η μετανάστευση ατόμων από τους ελεύθερους πληθυσμούς σε αυτούς που βρίσκονται στην αιχμαλωσία προτείνεται σαν μέθοδος ικανή να μειώσει τη γενετική προσαρμογή στην αιχμαλωσία, με την μείωση αυτή να είναι πιο αποτελεσματική όταν η μετανάστευση δε συμβαίνει από τις πρώτες γενιές αλλά από τις επόμενες (Frankham & Loebel, 1992). Διάφορες απόψεις εκφράστηκαν για το συνδυασμό της μετανάστευσης και των γενεών στην αιχμαλωσία. Οι Schwartz και Mills (2005) υποστήριξαν πως η μετανάστευση ενός ατόμου ανά γενιά στην αιχμαλωσία είναι ικανή να μειώσει την ομομιξία, αλλά για να έχει αποτέλεσμα θα πρέπει να αυξηθεί ο αριθμός των γενιών. Σε αντίθεση οι Lynch και O'Hely (2001) τόνισαν πως για να έχουν αποτελέσματα αυτά τα προγράμματα πρέπει να μειωθούν οι γενιές. Η μετανάστευση ενός ατόμου από το ελεύθερο στο αιχμάλωτο περιβάλλον ανά 1-2 γενιές είναι ικανή να μειώσει την ομομιξία και την γενετική προσαρμογή αλλά δε πρέπει να χρησιμοποιείται σα μέθοδος στην περίπτωση όπου ο ελεύθερος πληθυσμός βρίσκεται σε πολύ κρίσιμη κατάσταση, καθώς αυτό θα ελαχιστοποιήσει και άλλο τις πιθανότητες επιβίωσης του (Williams et Hoffman, 2009).

Πολλά είδη μπορεί να χρειασθούν πολλές γενιές στην αιχμαλωσία, ώστε να είναι έτοιμα να επανεισαχθούν με επιτυχία (100-200 γενιές). Είναι πολύ πιθανό το άγριο περιβάλλον να έχει δεχθεί μεταβολές. Έτσι λοιπόν για να έχουν αυτοί οι πληθυσμοί ικανοποιητικά ποσοστά επιβίωσης αλλά και γενετικής ποικιλότητας με σκοπό τη δυνατότητα εξέλιξης και αντιμετώπιση της εκάστοτε περιβαλλοντικής αλλαγής, θα πρέπει πριν την επανεισαγωγή τους τα ποσοστά ετεροζυγωτίας και της γενετικής τους ποικιλότητας να είναι όσο το δυνατόν μεγαλύτερα (Frankham, 2008).

Ένας άλλος τρόπος γενετικής διαχείρισης, είναι η λεγόμενη κυκλική αναπαραγωγή ή αλλιώς η αναπαραγωγή ανάμεσα σε ετεροθαλή αδέρφια (circular mating ή half-sib mating). Αυτό το σύστημα αναπαραγωγής φαίνεται να επιφέρει ένα υψηλό δραστικό μέγεθος του πληθυσμού σε συνδυασμό με μεγάλα επίπεδα γενετικής ποικιλότητας (Kimura and Crow, 1963). Επιπλέον, φαίνεται να μειώνει την πιθανότητα εξαφάνισης για τους επανεισαγμένους πληθυσμούς (Theodorou et Couvet, 2010). Παρ'όλα αυτά έχει αντιμετωπίσει έντονη κριτική, για το λόγο ότι έχει να κάνει με αναπαραγωγή μεταξύ συγγενικών ατόμων (ετεροθαλών αδελφών), πράγμα που σημαίνει αύξηση της ομομιξίας η οποία μπορεί να οδηγήσει στον ομομικτικό υποβιβασμό και ως εκ τούτου

να καταστήσει τον πληθυσμό ως μη βιώσιμο (Caballero & Toro 2002, Theodorou & Couvet 2010).

Η μέθοδος που έχει προταθεί από τους Fernández και Caballero (2001), γνωστή και ως Gc/Mc μέθοδος, έχει σκοπό να μειώσει όσο το δυνατόν την πιθανότητα συγγένειας ανάμεσα στα άτομα που αναπαράγονται μέσα στον πληθυσμό. Μέσω μελέτης της γενεαλογίας των ατόμων του πληθυσμού και αλγορίθμων βελτιστοποίησης, διαλέγονται τα άτομα που θα αναπαραχθούν αλλά και ο αριθμός των απογόνων που θα συνεισφέρουν στον πληθυσμό. Η μέθοδος αυτή είναι πολλά υποσχόμενη όσον αφορά την αποφυγή της ομομιξίας αλλά και την μετέπειτα αρμοστικότητα του πληθυσμού κατά την επανεισαγωγή, αλλά είναι αποδοτική για λίγες μόνο γενιές στην αιχμαλωσία. Μακροπρόθεσμα θα υπάρξει μείωση της γενετικής ποικιλότητας και φαινόμενα ομομιξίας μεγαλύτερα από μεθόδους όπου η αναπαραγωγή γίνεται μεταξύ ατόμων με κάποια συγγένεια μεταξύ τους (Theodorou et Couvet 2010, Caballero and Toro 2000). Επιπρόσθετα η ανάγκη για πλήρη γνώση της γενεαλογίας των ατόμων, αποτελεί ανασταλτικό παράγοντα για τη χρησιμοποίησή της (Theodorou et Couvet, 2010).

Ένας άλλος τρόπος ο οποίος όμως φαίνεται να μην είναι πολύ πρακτικός, είναι η προσπάθεια για όσο το δυνατόν εξομοίωση του αιχμάλωτου περιβάλλοντος με το άγριο με σκοπό τη μείωση της γενετικής προσαρμογής στην αιχμαλωσία (Woodworth et al. 2002).

1.3 Επανεισαγωγές

Η επανεισαγωγή των ειδών χρησιμοποιείται όλο και περισσότερο σαν εργαλείο στις μεθόδους συντήρησης, είτε για να σώσουν τα διάφορα είδη από την εξάλειψη, είτε για να επανεγκαταστήσουν είδη που είχαν τοπικά εκλείψει. Από τα μέσα του 20^{ου} αιώνα και μετά οι επανεισαγωγές διαδραματίζουν έναν όλο και αυξανόμενο ρόλο στις τεχνικές διατήρησης των ειδών. (Kramer-Schadt, 2005)

Σύμφωνα με την IUCN η επανεισαγωγή αποτελεί μια προσπάθεια καθιέρωσης ενός είδους σε μια περιοχή όπου ανήκε και τώρα πια εκλείπει ή τείνει να εξαφανιστεί (IUCN, 1998).

Οι επανεισαγωγές αποτελούν το σημαντικότερο στάδιο των προγραμμάτων διατήρησης. Σε περίπτωση αποτυχίας της επανεισαγωγής, ολόκληρο το πρόγραμμα θεωρείται αποτυχημένο καθώς δεν έχει επιτευχθεί ο απώτερος στόχος του. Τα προγράμματα επανεισαγωγής είναι εντατικά και υψηλά σε κόστος υλοποίησης, αλλά συνεισφέρουν στην αποκατάσταση της βιοποικιλότητας. (Seddon, 2004).

Παρότι οι πρώτες προσπάθειες επανεισαγωγών ξεκίνησαν πριν τουλάχιστον 100 χρόνια, ο τομέας της βιολογίας των επανεισαγωγών δημιουργήθηκε πολύ αργότερα, εξαιτίας των χαμηλών ποσοστών επιτυχίας τους. Ο όρος «βιολογία της επανεισαγωγής» αναφέρεται στις έρευνες που πραγματοποιήθηκαν για να βελτιώσουν τα αποτελέσματα των επανεισαγωγών, οι οποίες αποτελούν μέρος των προγραμμάτων διατήρησης των ειδών (Armstrong et Seddon 2008). Μολονότι υπήρχαν κάποιες επιτυχημένες απόπειρες, κατά τη διάρκεια της δεκαετίας του '80 έγινε σαφές ότι οι περισσότερες απόπειρες ήταν αποτυχημένες. Για το λόγο αυτό δημιουργήθηκε από την IUCN και την SSC (species survival commission) η ειδική ομάδα ενασχόλησης με τις επανεισαγωγές (Reintroduction specialist group, RSG) το 1988. (IUCN, 1998).

Η πρώτη επανεισαγωγή πιθανολογείται πως έλαβε χώρα στο 1907 με την απελευθέρωση 15 αμερικανικών βισόνων (Bison Bison) στην περιοχή της Οκλαχόμα, με την υποστήριξη της τοπικής κοινότητας και των μέσων της εποχής. (Kleiman, 1989, Seddon, 2006).

Έως το 2005 είχαν γίνει προσπάθειες επανεισαγωγής 489 ειδών, κυρίως θηλαστικών και πτηνών (Seddon 2005). Μέχρι το 2006 έχουν ξεκινήσει άλλες 700 προσπάθειες προγραμμάτων επανεισαγωγής (Seddon, 2006).

Επιτυχημένες προσπάθειες επανεισαγωγών συναντούνται σε είδη όπως το ροζ περιστέρι (*Columba mayeri*), το γεράκι του Μαυρικού (*Falco Punctatus*) και το χρυσό λιοντάρι (*Leontopithecus rosalia*) ένα είδος πιθήκου στην Βραζιλία (Mathews et al., 2006).

Πολλά είδη πουλιών επίσης έχουν καταφέρει μέσω της επανεισαγωγής να κατηγοριοποιηθούν από 'απειλούμενα' σε 'ελάχιστης ανησυχίας' (Seddon, 2005).

Όσον αφορά τα φυτά, σημαντικότερη είναι η περίπτωση του Βασιλικού Βοτανικού Κήπου στην Αγγλία, ο οποίος στεγάζει 2700 από τα συνολικά 25000 απειλούμενα είδη (Primack, 2006).

Σύμφωνα με τον Seddon (1999), η ύπαρξη των παρακάτω τεσσάρων κριτηρίων καθορίζει την επιτυχία μιας επανεισαγωγής:

- i) μια τουλάχιστον αναπαραγωγή στην πρώτη γενιά από τα άτομα που γεννήθηκαν στο φυσικό περιβάλλον
- ii) ένας πληθυσμός που να αναπαράγεται με ρυθμό που θα ξεπερνάει τα ποσοστά θανάτου των ενηλίκων ατόμων για 3 έτη τουλάχιστον
- iii) ένας άγριος πληθυσμός τουλάχιστον 500 ατόμων που να μπορεί να αυτοσυντηρείται
- iv) η καθιέρωση ενός αυτοσυντηρούμενου πληθυσμού

(Jule, Leaver και Lea, 2008).

Η επιτυχία των επανεισαγωγών μπορεί να επιτευχθεί πέρα από τα παραπάνω, με την αύξηση και βελτιστοποίηση του ελέγχου, της εφαρμογής και της χρήσης των πειραμάτων καθώς επίσης και με την βελτιστοποίηση των εγκαταστάσεων και των μεθόδων, μέσω της αυξημένης χρηματοδότησης (Fraser, 2008).

Στον αντίποδα τώρα οι αιτίες των αποτυχημένων επανεισαγωγών διαφέρουν ανάλογα με την περίπτωση, αλλά ως κύριο γνώμονα έχουν την αποτυχία αντιμετώπισης των συμπεριφοριακών και γενετικών προβλημάτων των ειδών κατά την αιχμαλωσία (Snyder et al, 1996). Περιπτώσεις επίσης όπως χαμηλή ποιότητα του φυσικού περιβάλλοντος στο σημείο επανεισαγωγής, κακή γενετική διαχείριση κατά την αιχμαλωσία, μέγεθος επανεισαχθέντος πληθυσμού και ύπαρξη αρπακτικών ζώων στην άγρια περιοχή, συντελούν σε πιθανή αποτυχία της επανεισαγωγής (Armstrong & Seddon, 2008).

1.4 Περιορισμοί και κριτική της *ex-situ* διατήρησης.

Τα τελευταία χρόνια υπάρχει μια όλο και αυξανόμενη χρήση της *ex-situ* διατήρησης ως μεθόδου για την αποφυγή εξάλειψης των απειλούμενων ειδών. Οι τεχνικές της αιχμάλωτης αναπαραγωγής, όπως και αυτές της επανεισαγωγής στο φυσικό περιβάλλον βελτιώνονται συνεχώς.

Παρολ'αυτά έντονη είναι η κριτική που έχει ασκηθεί στην αναπαραγωγή στην αιχμαλωσία και στο πόσο αποτελεσματική είναι στη διατήρηση των ειδών. Τα γενετικά και συμπεριφορικά προβλήματα που αναφέρθηκαν παραπάνω, καθώς επίσης και το χαμηλό ποσοστό των επιτυχημένων επανεισαγωγών σε συνδυασμό με την αδυναμία πολλές φορές των προγραμμάτων να καθιερώσουν αυτοϋποστηριζόμενους πληθυσμούς αποτελούν τη βάση πάνω στην οποία στηρίζονται αυτές οι αρνητικές κριτικές. Επιπρόσθετα σε όλα τα παραπάνω μπαίνει και το ιδιαίτερα υψηλό κόστος αυτών των προγραμμάτων καθώς και ο χωρικός περιορισμός των εγκαταστάσεων όπου αυτά φιλοξενούνται (Snyder et al., 1996).

Η *ex-situ* διατήρηση και γενικότερα οι τεχνικές της αιχμάλωτης αναπαραγωγής, σίγουρα δεν πρέπει να θεωρηθούν ως πανάκεια στη διατήρηση των ειδών. Παρολ'αυτά είναι αρκετές φορές όπου αυτή η μέθοδος κρίνεται απαραίτητη για τα απειλούμενα είδη. Η συνεχής βελτίωση της παράλληλα με την βελτίωση και των υπολοίπων στρατηγικών, η εφαρμογή της συνδυαστικά με την *in-situ* διατήρηση και η χρήση της σε περιπτώσεις όπου πραγματικά χρειάζεται και όχι ως μέσο προφύλαξης ,αποτελεί την καλύτερη στρατηγική από δω και στο εξής για την προστασία των ειδών (Ryder, 1995, Ebenhard, 1995).

2. ΕΡΕΥΝΗΤΙΚΑ ΕΡΩΤΗΜΑΤΑ

Η αποφυγή της γενετικής προσαρμογής στην αιχμαλωσία καθώς και η διατήρηση της γενετικής ποικιλότητας, σε συνδυασμό με την επανεισαγωγή πληθυσμών οι οποίοι θα μπορέσουν να καταστούν βιώσιμοι στο ελεύθερο περιβάλλον, αποτελούν τις βασικές προϋποθέσεις για την επιτυχία των προγραμμάτων της *ex-situ* διατήρησης.

Στόχος αυτής της εργασίας είναι η εύρεση της βέλτιστης στρατηγικής αναπαραγωγής, κατά την αιχμαλωσία για την επίτευξη αυτών των προϋποθέσεων.

Θα πραγματοποιήσουμε συγκρίσεις μεταξύ της κυκλικής αναπαραγωγής (Circular mating) και της Gc/Mc μεθόδου, παραθέτοντας και μια τρίτη, την μονογαμική αναπαραγωγή ως βάση σύγκρισης (Monogamy). (Αναλυτική αναφορά στις μεθόδους παρακάτω).

Οι συγκρίσεις αυτών των στρατηγικών θα γίνουν συνδυαστικά με τις συγκρίσεις και κάποιων άλλων μεθόδων γενετικής διαχείρισης με σκοπό, η κοινή αυτή δράση τους να μας οδηγήσει σε όσο το δυνατόν καλύτερα συμπεράσματα. Οι μέθοδοι αυτοί είναι:

i) *Τεμαχισμός των πληθυσμών*: Θα μελετηθεί το κατά πόσο μπορεί να ωφελήσει στη διατήρηση της γενετικής ποικιλότητας και την αποφυγή της γενετικής προσαρμογής στο αιχμάλωτο περιβάλλον, η διαίρεση ενός ενιαίου μεγάλου πληθυσμού σε μικρότερους ίσου μεταξύ τους μεγέθους.

ii) *Ανταλλαγή ατόμων*: Στην περίπτωση του τεμαχισμού θα χρησιμοποιηθούν δύο σενάρια. Το πρώτο θεωρεί πως οι πληθυσμοί αυτοί είναι απομονωμένοι και ασύνδετοι μεταξύ τους και το δεύτερο πως υπάρχει ανταλλαγή ατόμων ανάμεσα τους. Σε αυτήν την περίπτωση ερευνάται το κατά πόσο η είσοδος ενός νέου ατόμου, μπορεί να βοηθήσει στην αντιμετώπιση των γενετικών προβλημάτων που προκύπτουν κατά τη διάρκεια της αιχμαλωσίας.

Όσον αφορά την αρμοστικότητα κατά την επανεισαγωγή ελέγχθηκε επίσης το βέλτιστο μέγεθος που πρέπει να έχει ένας πληθυσμός για να παρουσιάσει καλύτερα αποτελέσματα. Τέλος υπήρξε και σύγκριση της κατανομής του μέσου γενότυπου και της γενετικής ποικιλότητας σε έναν ενιαίο μικρό και έναν ενιαίο μεγάλο πληθυσμό καθόλη την πορεία των γενιών της αιχμάλωτης αναπαραγωγής

3.ΜΕΘΟΔΟΙ

3.1 Γενετικό Μοντέλο

Χρησιμοποιήσαμε ποσοτικές – γενετικές, ατομοστραφείς προσομοιώσεις για να προσεγγίσουμε τη φαινοτυπική εξέλιξη μεταξύ της αιχμαλωσίας και του άγριου πληθυσμού.

Οι γενετικές υποθέσεις του μοντέλου μας προέρχονται κατά κύριο λόγο από τους Burger et al. (1989), Burger and Lynch (1995) και Ford (2001). Θεωρήσαμε την εξέλιξη ενός μοναδικού γνωρίσματος και υποθέσαμε ότι η γενοτυπική τιμή G του χαρακτηριστικού καθορίζεται από $L=50$ ελεύθερους ανασυνδυασμένους γενετικούς τόπους. Υποθέσαμε ότι τα διαφορετικά αλληλόμορφα είναι συνεπικρατούντα τόσο σε κάθε γενετικό τόπο όσο και ανάμεσα στους γενετικούς τόπους. Η φαινοτυπική τιμή ενός ατόμου, Z , λαμβάνεται με την προσθήκη στη γενοτυπική τιμή του, μιας τυχαίας περιβαλλοντικής επιρροής όπου κατανέμεται κανονικά με μέση τιμή θ και διασπορά $\sigma_{\epsilon}^2=1$. Υποθέσαμε επίσης πως η ύπαρξη σταθεροποιητικής επιλογής επηρεάζει το φαινοτυπικό χαρακτηριστικό. Η πιθανότητα επιβίωσης ενός ατόμου με φαινότυπο Z υποτίθεται, συνεπώς, να είναι

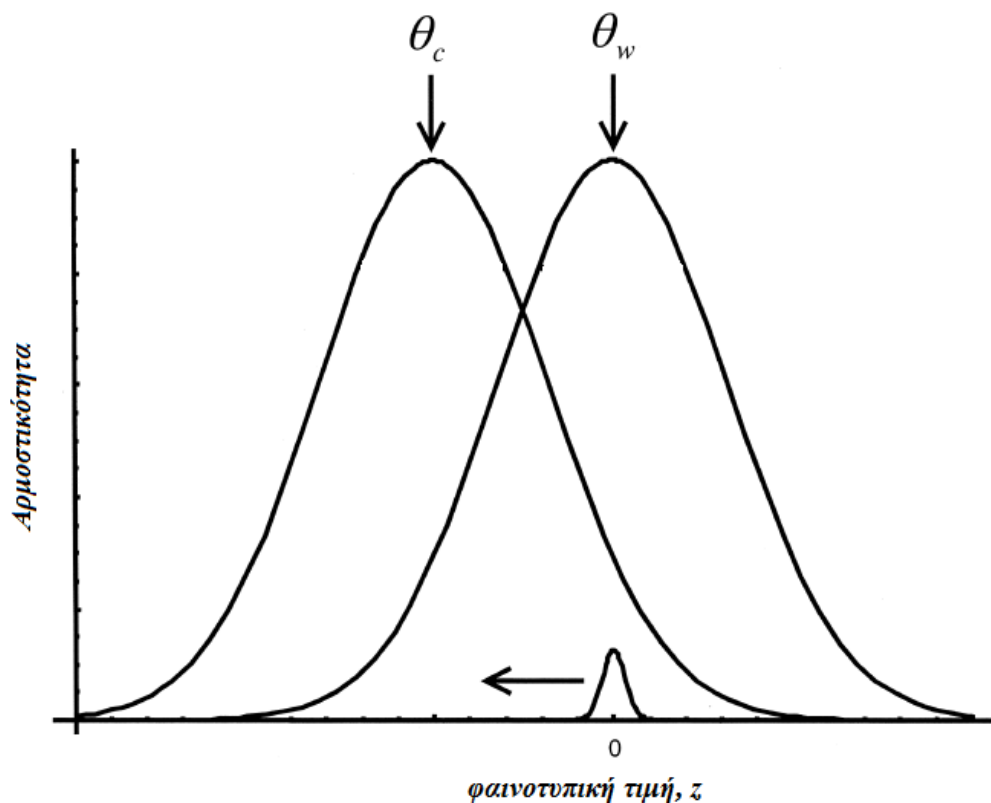
$$W(Z) = \exp \left[-\frac{(Z - \theta_i)^2}{2\omega^2} \right]$$

όπου το ω^2 είναι αντιστρόφως ανάλογο της δύναμης της σταθερής επιλογής και το θ_i είναι ο βέλτιστος φαινότυπος στο περιβάλλον i . Στο μοντέλο μας, το αιχμάλωτο περιβάλλον διαφέρει με το άγριο σε δύο χαρακτηριστικά. Πρώτον, η επιβίωση στο άγριο περιβάλλον μεγιστοποιείται για άτομα που έχουν τιμή γνωρίσματος $Z = \theta_w$ ενώ η βέλτιστη τιμή στο αιχμάλωτο περιβάλλον είναι $Z = \theta_c$. Οπότε υπάρχει διαφορά μεταξύ των βέλτιστων φαινοτύπων στα δυο περιβάλλοντα $\Delta\theta = |\theta_w - \theta_c|$ (Σχήμα 1). Δεύτερον η επιλογή στην αιχμαλωσία είναι χαμηλότερης έντασης σε σχέση με το άγριο περιβάλλον. Στις προσομοιώσεις μας η δύναμη της επιλογής στην ελευθερία είναι $\omega_w^2 = 3$ όπως προτείνεται από τους Estes και Arnold (2007). Στην αιχμαλωσία

η επιλογή είναι από δέκα έως εκατό φορές μικρότερη ($\frac{\omega_c^2}{\omega_w^2} = 10 - 100$).

Ο αριθμός των αλληλόμορφων που μπορούν να εμφανιστούν ταυτόχρονα σε κάθε τόπο είναι απεριόριστος. Η μετάλλαξη δημιουργεί νέα αλληλόμορφα με συνεισφορά

στην γενοτυπική τιμή του χαρακτηριστικού που καθορίζεται από την κατανομή του Gauss, με μέση τιμή 0 και διασπορά $\alpha^2 = 0.05$. Οι μεταλλάξεις συμβαίνουν ανεξάρτητα σε κάθε γενετικό τόπο και σε κάθε γαμέτη με πιθανότητα μ . Ο ρυθμός μετάλλαξης ανά διπλοϊδές γονιδίωμα έχει οριστεί ως $U = 2l\mu = 0.02$. Οι τιμές αυτές οδηγούν σε μια μεταλλακτική διασπορά $\sigma_{\mu}^2 = U\alpha^2 = 10^{-3}\sigma_{\epsilon}^2$ όπως προτείνεται από τη βιβλιογραφία (π.χ. Burger *et al.*, 1989). Για την αρχικοποίηση του πληθυσμού, δημιουργήθηκε ένας αριθμός N γενετικά ασύνδετων ατόμων με γενετική διασπορά με μηδενική μέση τιμή και τυπική απόκλιση μονάδα, $\mathcal{N}(0,1)$ (Bjorklund *et al.* 2009). Υποθέσαμε τέλος πως αυτά τα αρχικά άτομα είναι προσαρμοσμένα στο άγριο περιβάλλον, δηλαδή ο μέσος φαινότυπος συμπίπτει με τον βέλτιστο φαινότυπο ($\theta_w = \mathbf{0}$).



Σχήμα 1: Ποιοτική αναπαράσταση του φαινοτυπικού μοντέλου του Ford(2001). Δεξιά είναι η καμπύλη που περιγράφει την αρμοστικότητα ενός ατόμου με φαινοτυπική τιμή z στην ελευθερία και αριστερά στο αιχμάλωτο περιβάλλον. Η βέλτιστη τιμή της αρμοστικότητας στην ελευθερία είναι για τα άτομα που έχουν φαινοτυπική τιμή $z = \theta_w$ ενώ στην αιχμαλωσία για τα άτομα που έχουν $z = \theta_c$. Η επιλογή στην αιχμαλωσία, είναι μικρότερης έντασης από αυτήν στο ελεύθερο περιβάλλον. Τέλος η μικρότερη καμπύλη αφορά την υπόθεση ότι οι πληθυσμοί είναι απόλυτα προσαρμοσμένοι στην ελευθερία ($\theta_w = 0$) και το βελάκι προς τα αριστερά την μετακίνηση της κατανομής του φαινότυπου προς την αιχμαλωσία.

3.2 Γενετική Ποικιλότητα

Μετρήσαμε τη γενετική ποικιλότητα ως γενετική διασπορά του ποσοτικού χαρακτηριστικού (V_g) και ως ουδέτερη γενετική ποικιλότητα (N_{brall} : μέσος αριθμός αλληλόμορφων ανά ουδέτερο γενετικό τόπο και N_{trhet} : μέση ετεροζυγωτία ανά γενετικό τόπο) στον αιχμάλωτο πληθυσμό. Στην περίπτωση των τεμαχισμένων πληθυσμών, μετρήσαμε την ουδέτερη γενετική ποικιλότητα (N_{brall} και N_{trhet}) όχι για κάθε πληθυσμό ξεχωριστά αλλά στο συνολικό μέγεθος του. Αυτό έγινε για να πάρουμε ένα πιο ρεαλιστικό δείγμα για τα επίπεδα της γενετικής ποικιλότητας που θα

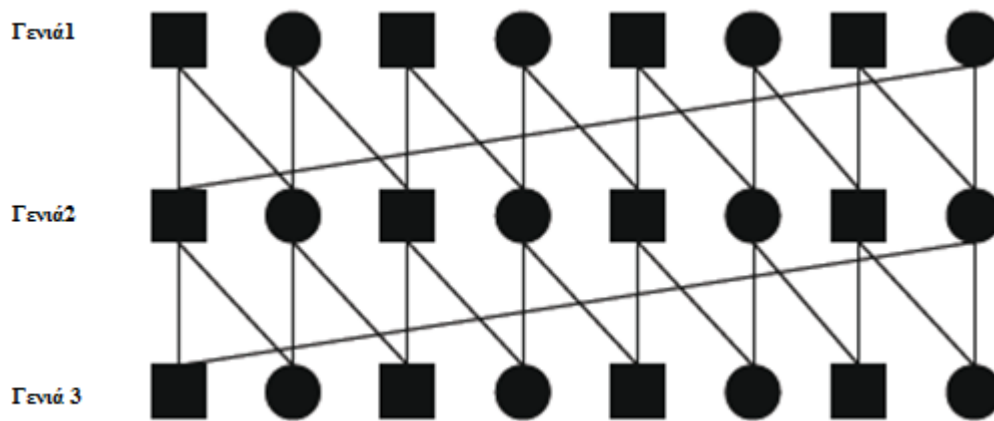
επιδείξει ο πληθυσμός κατά την επανεισαγωγή του, όπου οι τεμαχισμένοι πληθυσμοί θα ανασυνταχτούν σε έναν ενιαίο.

Για να μετρήσουμε τη γενετική ποικιλότητα, υποθέσαμε 200 ελεύθερους ανασυνδυασμένους γενετικούς τόπους. Στην πρώτη γενιά, ο πληθυσμός έχει σε κάθε γενετικό τόπο $2N$ αλληλόμορφα γονίδια (όπου N το συνολικό μέγεθος του πληθυσμού) και επομένως ετεροζυγωτία ίση με 1.

3.3 Κύκλος Ζωής

Στο μοντέλο θεωρήσαμε ότι το μέγεθος του πληθυσμού παραμένει σταθερό με την πάροδο των γενεών, όπως σταθερή παραμένει και η αναλογία των φύλων στο 1:1. Για κάθε γενιά η σειρά των γεγονότων ήταν: μετάλλαξη, αναπαραγωγή και επιλογή πάνω στην επιβίωση, ενώ για το σενάριο των τεμαχισμένων πληθυσμών, η ανταλλαγή ατόμων ανάμεσα στους πληθυσμούς. Οι γενιές είναι διακριτές και μη επικαλυπτόμενες. Η επιλογή στα ζεύγη αναπαραγωγής και στην παραγωγή απογόνων διαφέρουν ανάλογα με τη στρατηγική της αναπαραγωγής. Εμείς προσομοιώσαμε τρεις στρατηγικές αναπαραγωγής:

i) **Η μέθοδος Gc/Mc:** Πρόκειται για μια μέθοδο που έχει ως σκοπό να ελαχιστοποιήσει την πιθανότητα συγγένειας ανάμεσα στα άτομα του πληθυσμού που θα αναπαραχθούν, όπως προτείνεται από τους Fernández και Caballero (2001). Αυτή η μέθοδος περιλαμβάνει δύο στάδια: Πρώτον, η συνεισφορά του κάθε γονέα στην επόμενη γενιά επιλέχθηκε κατά τέτοιο τρόπο ώστε να ελαχιστοποιείται ο συντελεστής συγγένειας ανάμεσα στους απογόνους. Μόλις οριστεί η συμβολή του κάθε γονέα, επιλέγουμε το συνδυασμό των απογόνων που θα ζευγαρώσουν και ο οποίος παρουσίασε το χαμηλότερο συντελεστή συγγένειας μεταξύ του. Η ελαχιστοποίηση διεξήχθη χρησιμοποιώντας τον “Ουγγρικό αλγόριθμο”. Για κάθε ζευγάρι αναπαραγωγής, η βιωσιμότητα των απογόνων, συγκρίθηκε με ένα ομοιόμορφα κατανομημένο τυχαίο αριθμό στο εύρος $[0, 1]$, προκειμένου να αποφασιστεί εάν ο απόγονος είναι ικανός να επιβιώσει. Η διαδικασία συνεχίζεται, μέχρις ότου όλα τα ζεύγη αναπαραγωγής, παρουσιάσουν τον αριθμό των βιώσιμων απογόνων όπως αυτός καθορίζεται από τη μέθοδο Gc/Mc.



Σχήμα 2: Σχηματική αναπαράσταση για δύο γενιές της κυκλικής μεθόδου αναπαραγωγής, σε ένα πληθυσμό οκτώ ατόμων (τέσσερα αρσενικά και τέσσερα θηλυκά).

ii) **Η αναπαραγωγή μεταξύ των ετεροθαλών αδελφών ή κυκλική αναπαραγωγή (circular mating) :** Η μέθοδος αυτή προτάθηκε από τους Theodorou και Couvet (2010). Τα ζευγάρωματα πραγματοποιήθηκαν όπως φαίνεται στο σχήμα 2. Η επιλογή της βιωσιμότητας, προσομοιώθηκε όπως στην Gc/Mc μέθοδο. Η μέθοδος αυτή φαίνεται να επιφέρει ένα υψηλό δραστικό μέγεθος του πληθυσμού σε συνδυασμό με μεγάλα επίπεδα γενετικής ποικιλότητας (Kimura and Crow, 1963).

iii) **Μονογαμική αναπαραγωγή (monogamy):** Τυχαιό ζευγάρι που χρησιμοποιήθηκε ως σημείο αναφοράς και συγκρίσεων. Η επιλογή της βιωσιμότητας, προσομοιώθηκε όπως στην Gc/Mc μέθοδο.

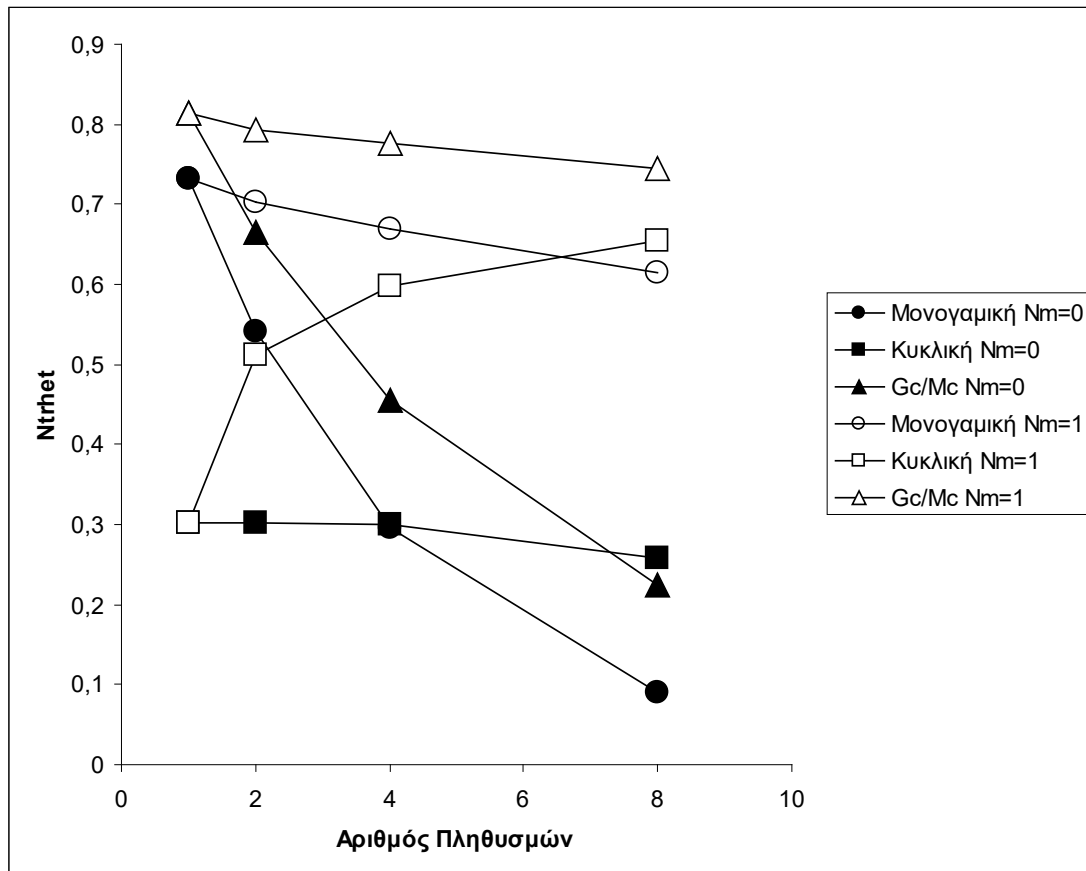
3.4 Τεμαχισμός πληθυσμών

Εφαρμόσαμε σενάρια όπου οι αιχμάλωτοι πληθυσμοί είναι χωρισμένοι σε μικρότερους ισάριθμους πληθυσμούς. Εδώ δημιουργήσαμε δύο υποθέσεις: i) Οι πληθυσμοί είναι τελείως απομονωμένοι κατά τη διάρκεια της αιχμαλωσίας. ii) Κάθε γενιά κάποιος πληθυσμός δέχεται ένα άτομο από κάποιον άλλο πληθυσμό (η επιλογή του δότη και παραλήπτη πληθυσμού, είναι τυχαία).

4. ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ

Στα γραφήματα που ακολουθούν μετρήθηκαν πέντε σημαντικές παράμετροι για τους στόχους της γενετικής *ex situ* διατήρησης, δηλαδή, της συγκράτησης της γενετικής ποικιλότητας και της αποφυγής της γενετικής προσαρμογής στο αιχμάλωτο περιβάλλον. Μετρήσαμε τη γενετική ποικιλότητα με δύο τρόπους: i) γενετική διασπορά του ποσοτικού χαρακτηριστικού (Vg) και ii) ως ουδέτερη γενετική ποικιλότητα, μέσω δύο δεικτών: του μέσου αριθμού αλληλόμορφων ανά ουδέτερο γενετικό τόπο (Nbrall) και της συχνότητας των ετερόζυγων ουδέτερων γενετικών τόπων (Ntrhet). Επίσης, μετρήσαμε τη μέση τιμή της γενοτυπικής τιμής του ποσοτικού χαρακτηριστικού, M_g , ως μέτρο προσαρμογής στο περιβάλλον αιχμαλωσίας. Όσο πιο κοντά είναι το M_g στο βέλτιστο γενότυπο στην αιχμαλωσία τόσο ο πληθυσμός έχει προσαρμοστεί στο νέο περιβάλλον (κάτι που είναι ανεπιθύμητο όταν ο πληθυσμός θα επανεισαχθεί στο φυσικό περιβάλλον). Τα αποτελέσματα λαμβάνονται για την 50^η και τελευταία γενιά στην αιχμαλωσία, πέραν του M_g και του Vg για το οποία μετριοούνται και οι τιμές τους καθόλη την διάρκεια του προγράμματος (ανά 10 γενιές στο σύνολο των 50). Τέλος κατά την πρώτη γενιά της επανεισαγωγής μετριέται η αρμοστικότητα (W), δηλαδή η ικανότητα επιβίωσης και αναπαραγωγής που επιδεικνύει ο πληθυσμός όταν επανεισαχθεί στο φυσικό περιβάλλον συγκρίνοντας ταυτόχρονα τις τεχνικές του τεμαχισμού του πληθυσμού σε μικρότερους με ή χωρίς ανταλλαγή ατόμων μεταξύ των πληθυσμών. Αυτές οι συγκρίσεις των τεχνικών πραγματοποιούνται και στα προηγούμενα γραφήματα, με τη διαφορά ότι για την αρμοστικότητα (W) γίνεται και σύγκριση ανάμεσα στα διάφορα μεγέθη ενός ενιαίου πληθυσμού (20,40,60,80 και 100 άτομα).

4.1 Γενετική ποικιλότητα

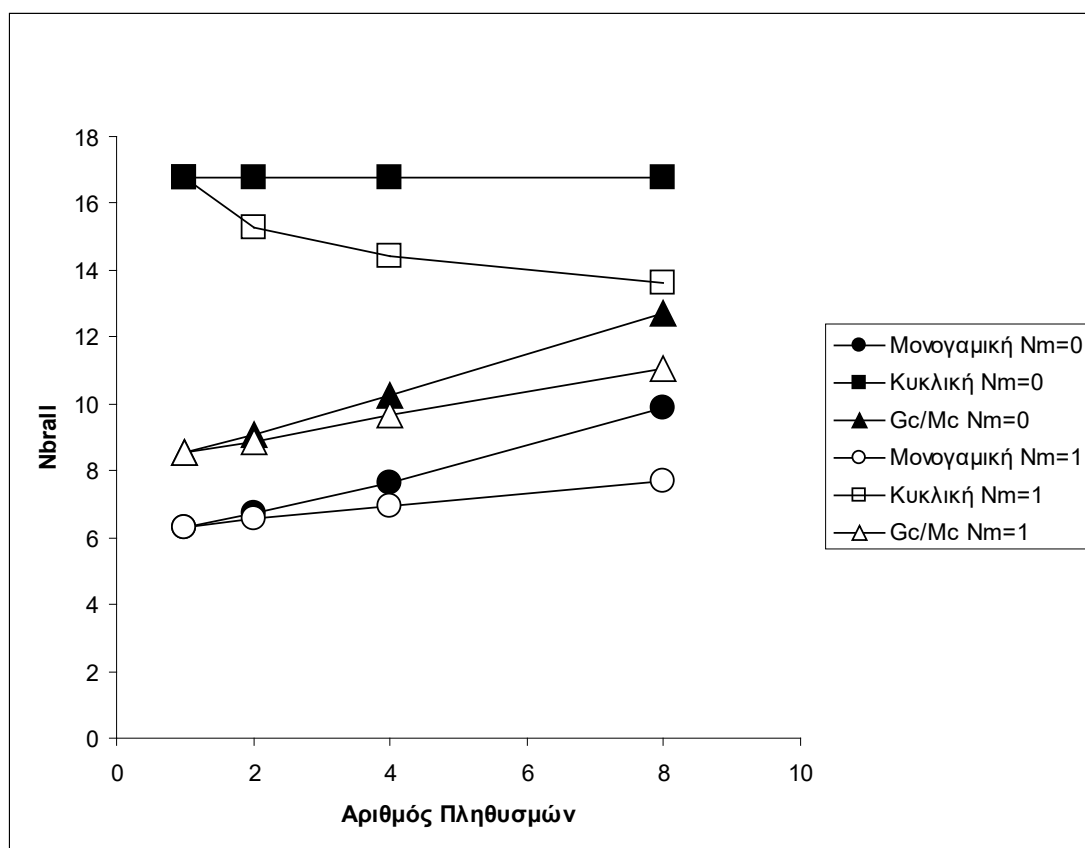


Γράφημα 1. Ποσοστό ετεροζυγωτίας μετά 50 γενιές στην αιχμαλωσία $Ntrhet$ = Ετεροζυγωτία. Το συνολικό μέγεθος του πληθυσμού είναι 80 άτομα. Nm = Αριθμός των ατόμων που ανταλλάσσονται ανάμεσα στους πληθυσμούς.

Σε έναν ενιαίο μεγάλο πληθυσμό, αποδοτικότερη παρουσιάζεται η μέθοδος Gc/Mc καθώς εμφανίζει το υψηλότερο ποσοστό ετεροζυγωτίας και αυτό οφείλεται στο χαμηλό δείκτη συγγένειας που λαμβάνει χώρα κατά την αναπαραγωγή με αυτή τη μέθοδο. Στην κυκλική αναπαραγωγή παρατηρείται ύπαρξη ομομιξίας καθώς η αναπαραγωγή γίνεται μέσω συγγενικών ατόμων και γι'αυτό το λόγο το ποσοστό της ετεροζυγωτίας είναι πολύ χαμηλό.

Στην περίπτωση όπου διαιρείται ο πληθυσμός, η κυκλική παραμένει στα ίδια χαμηλά επίπεδα με αυτά του ενιαίου πληθυσμού, εν αντιθέσει με τις άλλες δύο για τις οποίες ο τεμαχισμός του πληθυσμού σε μικρότερους μειώνει κατά πολύ την ετεροζυγωτία (ειδικά στην περίπτωση όπου έχουμε 8 πληθυσμούς των 10 ατόμων).

Τέλος, για την περίπτωση όπου υπάρχει ανταλλαγή ατόμων, η ετεροζυγωτία στην τυχαία αναπαραγωγή και στη Gc/Mc είναι αρκετά υψηλή. Η είσοδος νέων ατόμων στους πληθυσμούς φαίνεται πως ευνοεί και την κυκλική καθώς η τάση προς την ομομιξία που παρουσιάζει η συγκεκριμένη μέθοδος, φαίνεται να ελαχιστοποιείται με την εισαγωγή νέων ατόμων και σε όσο το δυνατό περισσότερους πληθυσμούς.

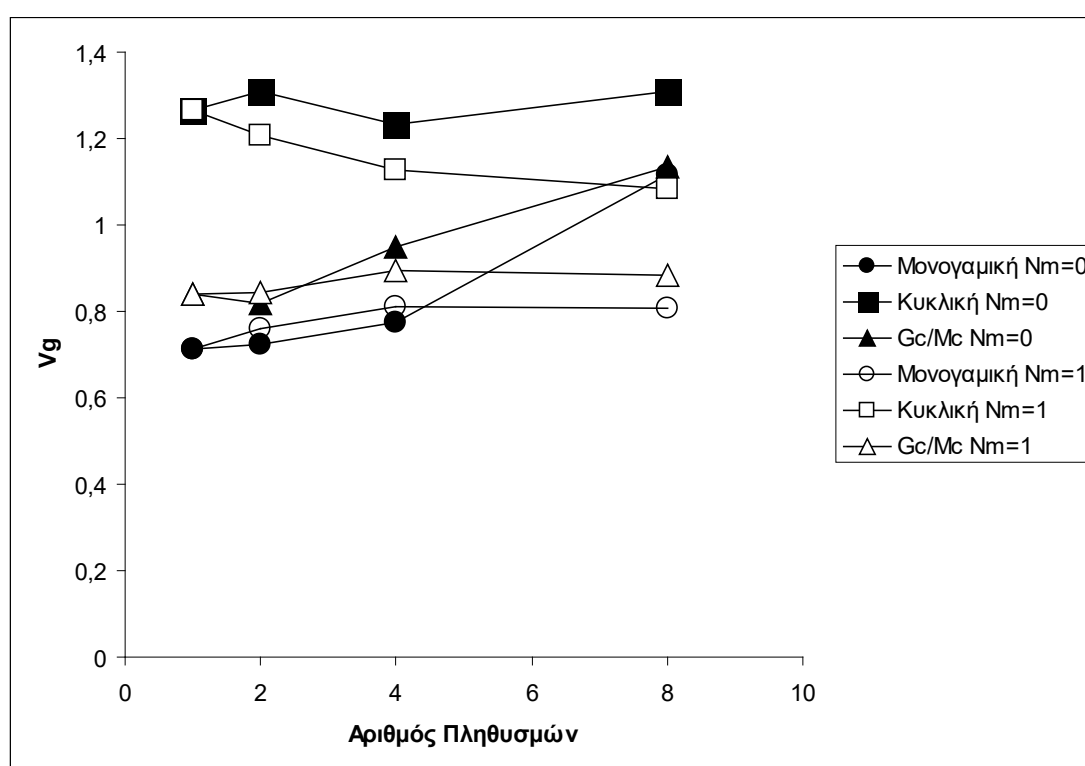


Γράφημα 2. Αριθμός αλληλόμορφων γονιδίων μετά 50 γενιές στην αιχμαλωσία. N_{brall} = Αριθμός αλληλόμορφων. Το συνολικό μέγεθος του πληθυσμού είναι 80 άτομα. N_m = Αριθμός των ατόμων που ανταλλάσσονται ανάμεσα στους πληθυσμούς.

Ο αριθμός των αλληλόμορφων γονιδίων όπως και η ετεροζυγωτία αποτελούν δείκτες της γενετικής ποικιλότητας σε έναν πληθυσμό. Για όλα τα σενάρια διακρίνουμε πως η αποδοτικότερη μέθοδος, όσον αφορά τον αριθμό των αλληλόμορφων γονιδίων, είναι η κυκλική αναπαραγωγή. Πιο αναλυτικά:

Σε έναν ενιαίο μεγάλο πληθυσμό, παρατηρούμε πως η κυκλική μέθοδος παρουσιάζει σχεδόν διπλάσιο αριθμό αλληλόμορφων γονιδίων συγκριτικά με τις άλλες δύο. Στην περίπτωση όπου υπάρχει τεμαχισμός των πληθυσμών με ανταλλαγή ατόμων, όσο μειώνεται το μέγεθος του πληθυσμού τόσο παρατηρείται και μια ελαφρά μείωση των αλληλόμορφων.

Για τις άλλες δύο μεθόδους, παρατηρούνται καλύτερα αποτελέσματα στην περίπτωση των πολλών μικρών πληθυσμών και πιο συγκεκριμένα, χωρίς να υπάρχει ανταλλαγή ατόμων μεταξύ τους.

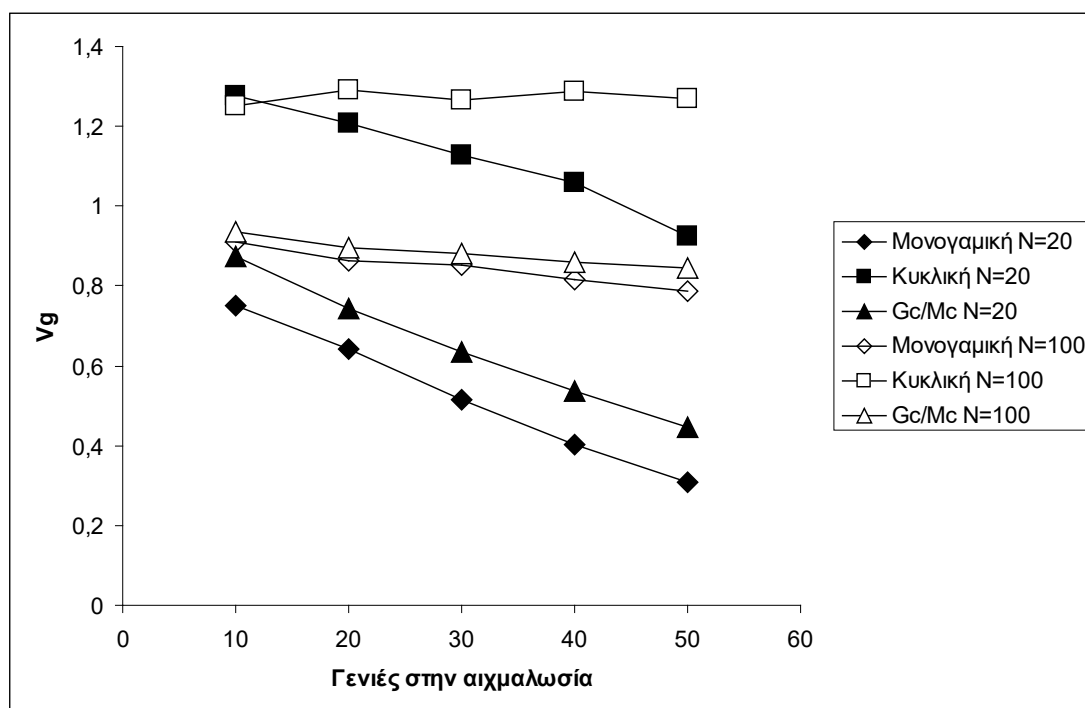


Γράφημα 3α. Γενετική ποικιλότητα των πληθυσμών μετά 50 γενιές στην αιχμαλωσία. V_g = διασπορά των γενοτυπικών τιμών του ποσοτικού χαρακτηριστικού των ατόμων. Το συνολικό μέγεθος του πληθυσμού είναι 80 άτομα. N_m = Αριθμός των ατόμων που ανταλλάσσονται ανάμεσα στους πληθυσμούς.

Η κυκλική μέθοδος φαίνεται να είναι αυτή η οποία διατηρεί τον πληθυσμό στα μεγαλύτερα επίπεδα ποσοτικής γενετικής ποικιλότητας, τόσο για έναν ενιαίο πληθυσμό, όσο και για την περίπτωση του τεμαχισμού με ή χωρίς την ανταλλαγή

ατόμων. Στην περίπτωση όπου υπάρχει ανταλλαγή ατόμων παρουσιάζει πάντως χαμηλότερα αποτελέσματα από αυτά όπου οι πληθυσμοί είναι απομονωμένοι.

Οι άλλες δύο μέθοδοι έχουν να επιδείξουν χαμηλότερα αποτελέσματα και φαίνονται να ευνοούνται στις περιπτώσεις πολλών μικρών και αποκλεισμένων πληθυσμών (8 πληθυσμοί των 10 ατόμων).

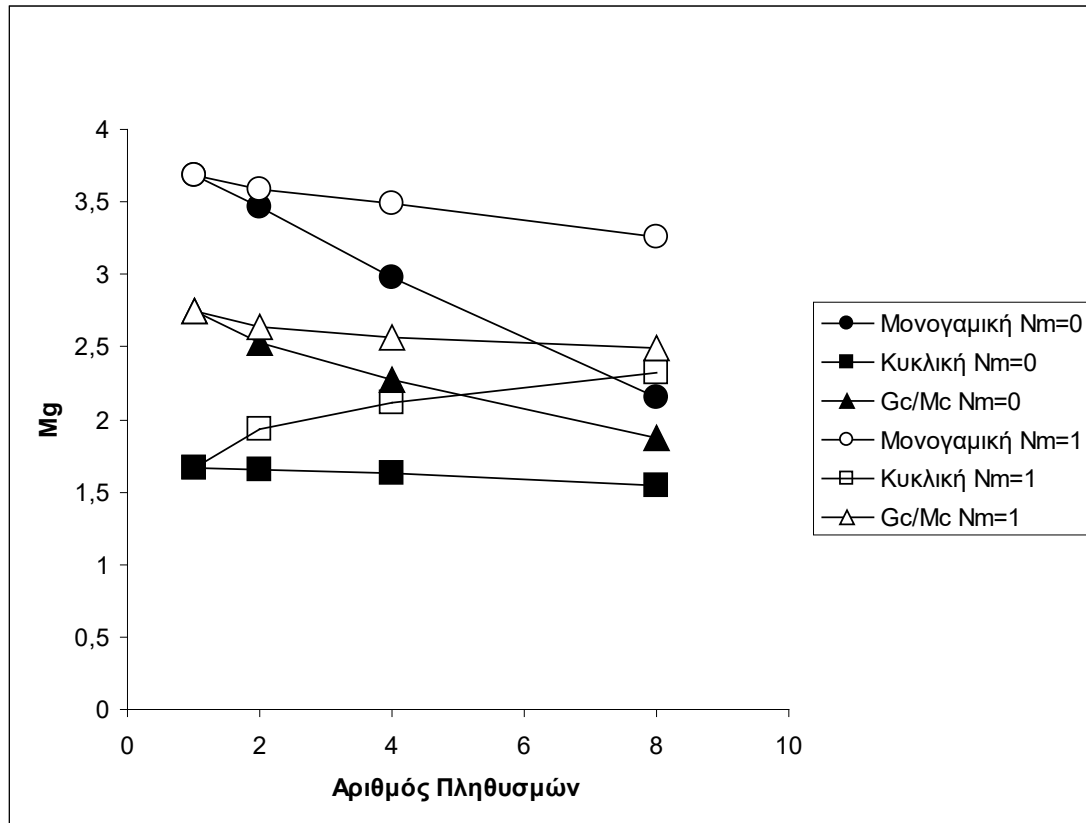


Γράφημα 3β. Γενετική ποικιλότητα σε συνάρτηση με τον αριθμό των γενιών στην αιχμαλωσία Vg =διασπορά των γενοτυπικών τιμών του ποσοτικού χαρακτηριστικού των ατόμων N = Μέγεθος πληθυσμού

Στο γράφημα αυτό παρατηρείται η πορεία της γενετικής ποικιλότητας από την αρχή μέχρι το τέλος του προγράμματος της αιχμάλωτης αναπαραγωγής. Τα σενάρια είναι για τους μικρότερους και τους μεγαλύτερους ενιαίους πληθυσμούς, από αυτούς που μελετήθηκαν (20 και 100 άτομα αντίστοιχα). Η κυκλική μέθοδος εμφανίζει τα μεγαλύτερα ποσοστά γενετικής ποικιλότητας από τις άλλες δύο. Στην περίπτωση του μεγάλου πληθυσμού φαίνεται πως δεν έχει απώλειες στη γενετική της ποικιλότητα με την πάροδο των γενιών. Το πολύ μικρό μέγεθος του πληθυσμού από την άλλη (20 άτομα) και τα φαινόμενα ομομιξίας που παρατηρούνται με αυτή τη μέθοδο, ρίχνουν

τη γενετική ποικιλότητα από γενιά σε γενιά. Παρόλα αυτά παραμένει σε υψηλότερα επίπεδα από τις άλλες δύο.

4.2 Προσαρμογή στην αιχμαλωσία



Γράφημα 4a. Μέσος γενότυπος μετά από 50 γενιές στην αιχμαλωσία Mg =Μέσος γενότυπος. Το συνολικό μέγεθος του πληθυσμού είναι 80 άτομα. Nm = Αριθμός των ατόμων που ανταλλάσσονται ανάμεσα στους πληθυσμούς.

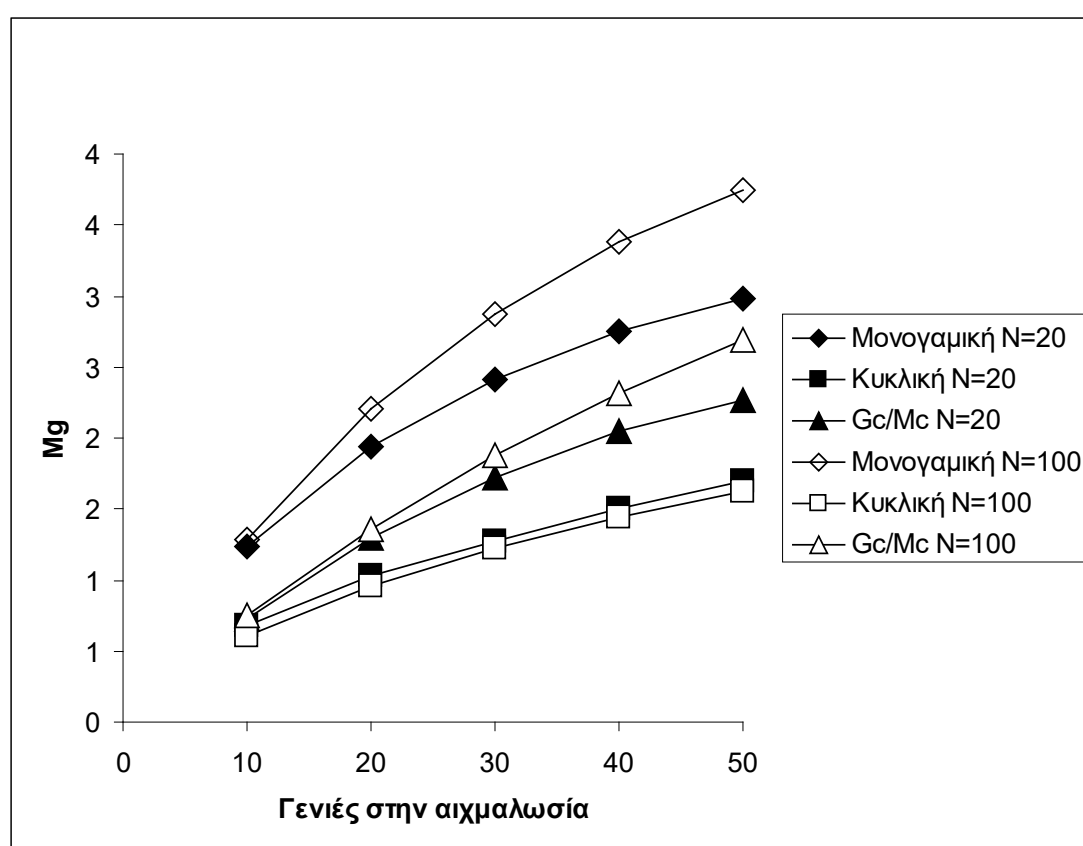
Ο δείκτης του Mg μας δίνει πληροφορίες για τα επίπεδα της γενετικής προσαρμογής του πληθυσμού στην αιχμαλωσία. Μέσω της τιμής του μέσου γενότυπου, αντιλαμβανόμαστε και την μετακίνηση αντίστοιχα της φαινοτυπικής τιμής (Ford, 2001). Η χαμηλή τιμή στο Mg δηλώνει στην ουσία πως ο μέσος φαινότυπος δε μετακινείται πολύ σε σχέση με την αρχική τιμή του (την τιμή στο ελεύθερο περιβάλλον) του και ο πληθυσμός είναι λιγότερο προσαρμοσμένος γενετικά στο αιχμάλωτο περιβάλλον.

Η κυκλική μέθοδος παρουσιάζει τα χαμηλότερα επίπεδα γενετικής προσαρμογής για τις περιπτώσεις του ενιαίου πληθυσμού αλλά και για τους τεμαχισμένους πληθυσμούς

δίχως την ανταλλαγή ατόμων. Η περίπτωση της μετακίνησης ανάμεσα στους πληθυσμούς, φαίνεται να ευνοεί την προσαρμογή στο αιχμάλωτο περιβάλλον ιδιαίτερος για τους μικρού μεγέθους πληθυσμούς.

Μεγαλύτερη προσαρμογή παρουσιάζει η περίπτωση της μονογαμικής αναπαραγωγής και μετά της Gc/Mc μεθόδου. Για αυτά τα δύο συστήματα, ο τεμαχισμός των πληθυσμών σε πολλούς μικρούς και χωρίς ανταλλαγή ατόμων, αποτελεί το ιδανικό σενάριο για όσο το δυνατόν χαμηλότερη προσαρμογή.

Η περίπτωση της ανταλλαγής ατόμων δεν ευνοεί καμία από τις τρεις στρατηγικές.

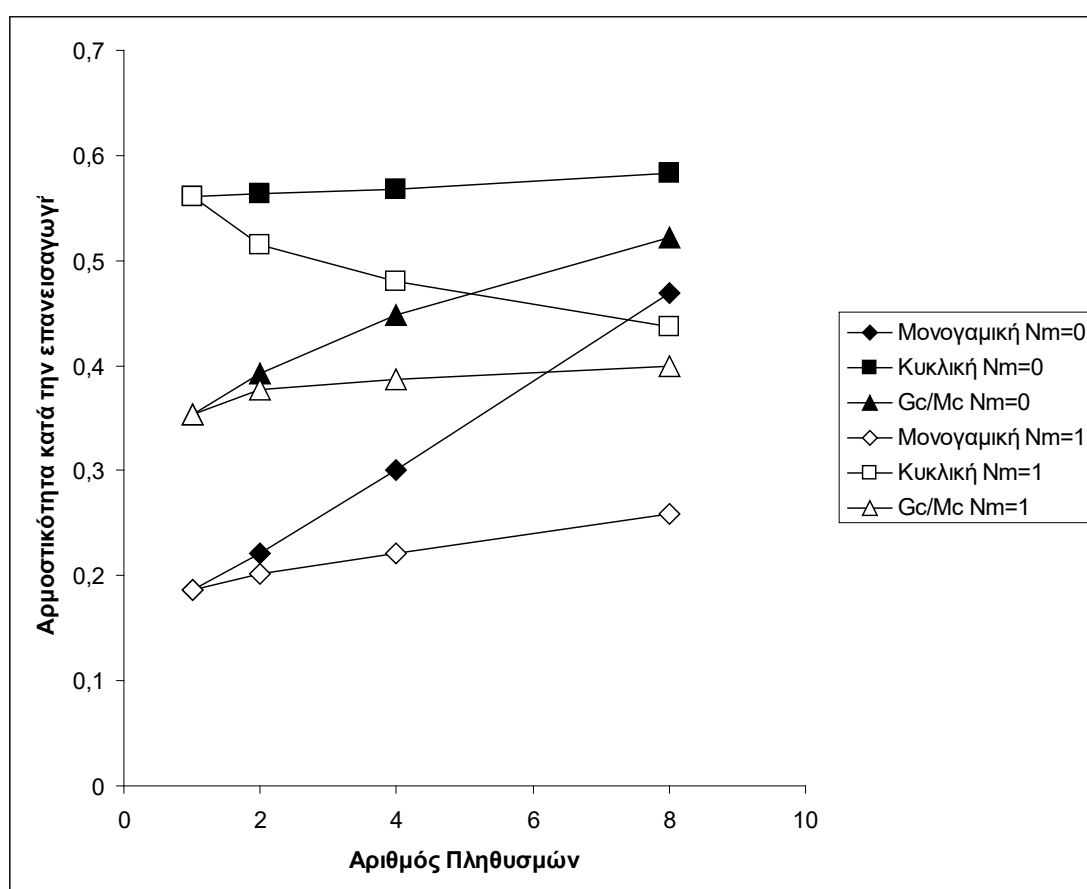


Γράφημα 4β. Μέσος γενότυπος σε συνάρτηση με τον αριθμό των γενιών στην αιχμαλωσία Mg =Μέσος γενότυπος N = Μέγεθος πληθυσμού

Στο παραπάνω γράφημα παρατηρούμε την πορεία του μέσου γενότυπου καθόλη τη διάρκεια της αιχμαλωσίας. Θεωρώντας πως στην γενιά 0 η τιμή του είναι 0 (δηλαδή ίση με αυτή στο ελεύθερο περιβάλλον) μετρήσαμε την $10^{\text{η}}$, $20^{\text{η}}$, $30^{\text{η}}$, $40^{\text{η}}$ και $50^{\text{η}}$ και τελευταία γενιά για πληθυσμούς δύο μεγεθών (20 και 100 ατόμων).

Σε όλες τις περιπτώσεις παρατηρούμε πως η ύπαρξη πολλών γενιών ευνοεί την προσαρμογή του πληθυσμού στην αιχμαλωσία, καθώς όσο αυτές αυξάνονται, αυξάνεται και η τιμή του μέσου γενότυπου. Επίσης οι μεγαλύτερου μεγέθους πληθυσμοί προσαρμόζονται πιο εύκολα εξαιρώντας την περίπτωση της κυκλικής μεθόδου, όπου οι διαφορές είναι πολύ μικρές. Για κάθε σενάριο και κάθε γενιά η κυκλική μέθοδος εμφανίζει τη μικρότερη προσαρμογή σε σχέση με τις άλλες δύο στρατηγικές αναπαραγωγής.

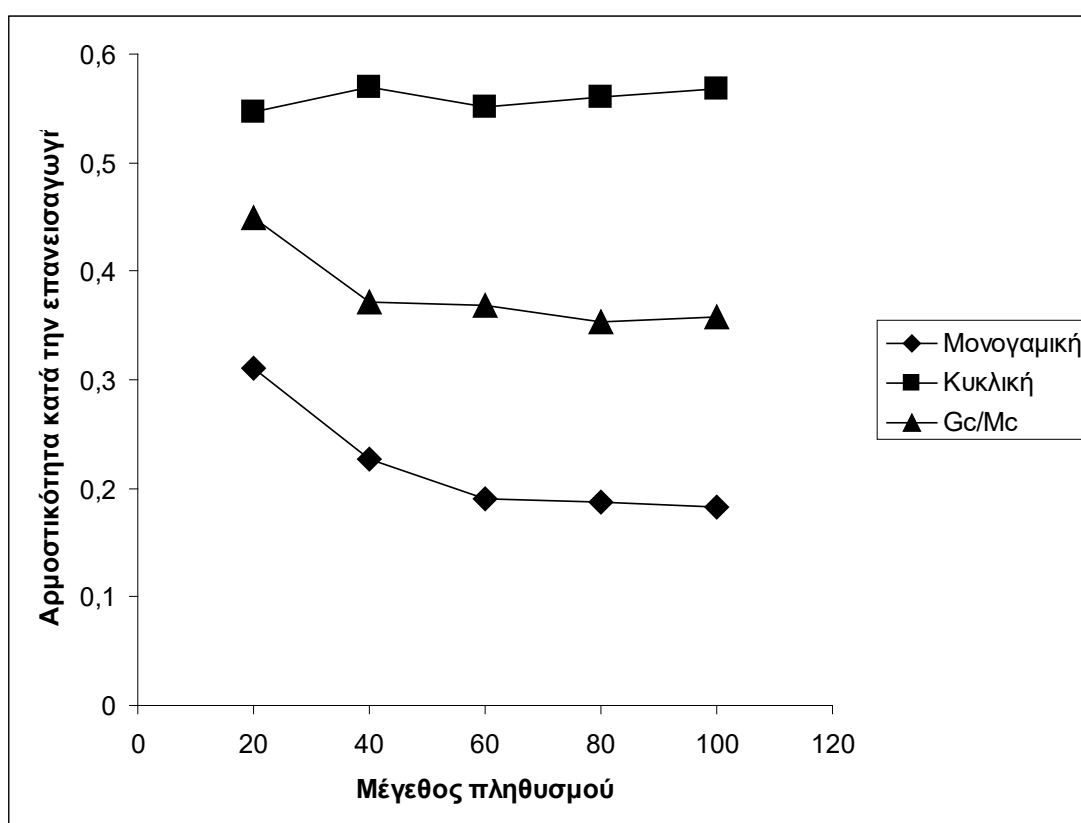
4.3 Επανεισαγωγή



Γράφημα 5α. Τιμή αρμοστικότητας κατά την επανεισαγωγή, ύστερα από 50 γενιές στην αιχμαλωσία. Το συνολικό μέγεθος του πληθυσμού είναι 80 άτομα. Nm = Αριθμός των ατόμων που ανταλλάσσονται ανάμεσα στους πληθυσμούς.

Στο γράφημα αυτό επιδεικνύεται η αρμοστικότητα που εμφανίζουν οι πληθυσμοί αμέσως μετά την απελευθέρωση τους στο φυσικό τους περιβάλλον, το κατά πόσο δηλαδή είναι ικανοί να επιβιώσουν και να αναπαραχθούν μετά το πέρας της αιχμάλωτης αναπαραγωγής.

Από τις 3 μεθόδους, η κυκλική αναπαραγωγή παρουσιάζει μεγαλύτερη πιθανότητα επιβίωσης για τους πληθυσμούς της είτε για έναν ενιαίο, είτε για 2, 4, ή 8 μικρότερους. Στα άλλα δυο συστήματα όσο περισσότεροι και μικρότεροι πληθυσμοί, τόσο μεγαλύτερη αρμοστικότητα. Η ανταλλαγή ατόμων δεν ευνοεί καμία από τις τρεις μεθόδους.



Γράφημα 5β. Τιμή αρμοστικότητας κατά την επανεισαγωγή ύστερα από 50 γενιές στην αιχμαλωσία, σε συνάρτηση με το μέγεθος του πληθυσμού.

Με το τελευταίο αυτό γράφημα γίνεται προσπάθεια εύρεσης του ιδανικού μεγέθους που πρέπει να κατέχει ο πληθυσμός κατά την επανεισαγωγή, για την όσο το δυνατόν μεγαλύτερη αρμοστικότητα του συγκρίνοντας παράλληλα τα τρία συστήματα αναπαραγωγής.

Για κάθε περίπτωση η κυκλική μέθοδος εμφανίζει τις μεγαλύτερες τιμές αρμοστικότητας για τους πληθυσμούς της, ανεξαρτήτως του μεγέθους το οποίο έχουν. Για τις άλλες δύο, φαίνεται προτιμότερο ο πληθυσμός κατά την επανεισαγωγή να έχει όσο το δυνατό μικρότερο μέγεθος ($N=20$) για να μπορέσει να ανταπεξέλθει.

5.ΣΥΖΗΤΗΣΗ

Όπως έχει αναφερθεί αρκετές φορές προηγουμένως, ο κυριότερος στόχος της *ex situ* διατήρησης είναι να καταστήσει τους πληθυσμούς ικανούς να αυτοσυντηρηθούν, μετά το πέρας της αιχμαλωσίας τους και να εξαλείψει την πιθανότητα εξαφάνισής τους. Τα προβλήματα που έχει να αντιμετωπίσει κατά την αιχμαλωσία είναι αρκετά.

Στην παρούσα εργασία ασχοληθήκαμε με την προσπάθεια εύρεσης της βέλτιστης στρατηγικής η οποία θα ανταπεξέλθει με όσο το δυνατόν πιο επιτυχή τρόπο στα προβλήματα που εμφανίζονται καθ'όλη τη διάρκεια του προγράμματος της *ex situ* διατήρησης. Τα προβλήματα αυτά όπως αναφέρθηκε είναι είτε συμπεριφορικά, είτε γενετικά. Εμείς στοχεύσαμε στα γενετικά προβλήματα με τα οποία τίθενται αντιμέτωποι οι πληθυσμοί και κυρίως στην αποφυγή της γενετικής προσαρμογής στην αιχμαλωσία και την απώλεια της γενετικής ποικιλότητας.

Η αναζήτηση της βέλτιστης στρατηγικής αναπαραγωγής για την αντιμετώπιση των παραπάνω προβλημάτων πραγματοποιήθηκε μέσω του μοντέλου που χρησιμοποιήσαμε και δίνοντας ειδικό βάρος σε συγκεκριμένες παραμέτρους, οι οποίες θεωρήσαμε πως διαδραματίζουν σημαντικό ρόλο κατά τη διάρκεια της διαδικασίας ενός προγράμματος αιχμάλωτης αναπαραγωγής. Παράμετροι όπως η ανταλλαγή ατόμων μεταξύ των πληθυσμών (ροή γονιδίων) και ο τεμαχισμός του πληθυσμού (η ύπαρξη ενός ενιαίου μεγάλου ή ισαριθμών μικρότερων). Επιπλέον γενετικά χαρακτηριστικά, όπως ο αριθμός των αλληλόμορφων γονιδίων και της ετεροζυγωτίας, ο μέσος γενότυπος και η γενετική ποικιλότητα που παρουσιάζαν οι πληθυσμοί κατά την αιχμαλωσία και τέλος η τιμή της αρμοστικότητας που είχαν να επιδείξουν αμέσως μετά την επανεισαγωγή τους στο φυσικό τους περιβάλλον.

Συστήματα αναπαραγωγής

Σύμφωνα με τα αποτελέσματα, αποδοτικότερη εμφανίζεται η κυκλική μέθοδος. Πρόκειται για τη μέθοδο που ανταποκρίνεται με περισσότερη επιτυχία στα προβλήματα που παρουσιάζονται κατά τη διαδικασία της αιχμαλωσίας. Στην περίπτωση της γενετικής ποικιλότητας εμφανίζεται πιο αποτελεσματική από τις άλλες δύο καθώς διατηρεί τη γενετική ποικιλότητα σε υψηλά επίπεδα σε συνδυασμό με τον μεγαλύτερο αριθμό αλληλόμορφων γονιδίων. Η περίπτωση όπου αυτή η μέθοδος υστερεί είναι στα ποσοστά ετεροζυγωτίας που παρουσιάζει. Αυτό οφείλεται στα υψηλά ποσοστά ομομιξίας που παρατηρούνται με την αναπαραγωγή μέσω αυτής της μεθόδου. Παρ'όλα αυτά και επειδή στα αποτελέσματα θεωρείται πως βρισκόμαστε στην τελευταία γενιά πριν την επανεισαγωγή, η κυκλική μέθοδος φαίνεται πως οδηγεί τον πληθυσμό στο ελεύθερο περιβάλλον με τα υψηλότερα ποσοστά γενετικής ποικιλότητας. Επιπλέον εκτός της περίπτωσης του πολύ μικρού πληθυσμού (N=20) διατηρεί τα επίπεδα της γενετικής της ποικιλότητας καθόλη τη διάρκεια του προγράμματος της αιχμάλωτης αναπαραγωγής.

Στον τομέα της γενετικής προσαρμογής εμφανίζεται πάλι αποδοτικότερη καθώς οι πληθυσμοί που αναπαρήχθησαν με αυτή τη μέθοδο φαίνονται οι λιγότερο προσαρμοσμένοι στο περιβάλλον της αιχμαλωσίας σε σχέση με τις άλλες μεθόδους. Όπως είναι φυσικό, μετά από 50 γενιές στην αιχμαλωσία οι πληθυσμοί σίγουρα παρουσιάζουν μια τάση προσαρμογής σε αυτό το περιβάλλον. Η τιμή του μέσου γενοτύπου ανεβαίνει καθώς ο φαινοτυπικός μέσος μετακινείται προς τον βέλτιστο για την αιχμαλωσία. Ωστόσο, η κυκλική μέθοδος στο πέρασμα των γενιών παρουσιάζει τη μικρότερη αλλαγή του μέσου γενοτύπου και ως εκ τούτου τη μικρότερη προσαρμογή, σε σχέση με τις άλλες δύο μεθόδους.

Τέλος, για τον απώτερο στόχο των προγραμμάτων της *ex-situ* διατήρησης, την επανεισαγωγή στο ελεύθερο περιβάλλον, η κυκλική μέθοδος εμφανίζει τα υψηλότερα ποσοστά αρμοστικότητας για τους πληθυσμούς της. Με διαφορά από τις άλλες δύο και ανεξαρτήτως μεγέθους του πληθυσμού, τα άτομα που αναπαρήχθησαν με αυτή τη στρατηγική φαίνονται πιο ικανά να επιβιώσουν ελεύθερα μετά από 50 γενιές στην αιχμαλωσία.

Δεύτερη αποδοτικότερη μέθοδος εμφανίζεται η Gc/Mc και τρίτη η μονογαμική, οι οποίες όμως σε όλες τις περιπτώσεις πέραν του ποσοστού ετεροζυγωτίας, υστερούν κατά πολύ της κυκλικής.

Τεμαχισμός των πληθυσμών

Οι περιπτώσεις που σχολιάσθηκαν παραπάνω συγκρίνοντας τις στρατηγικές αναπαραγωγής, αφορούσαν την περίπτωση ενός ενιαίου πληθυσμού. Στα γραφήματα όπου χρησιμοποιήθηκε τεμαχισμός, το συνολικό μέγεθος του πληθυσμού ήταν 80 άτομα και διαιρέθηκε είτε σε δύο πληθυσμούς των 40 ατόμων, είτε σε τέσσερις των 20, είτε σε οκτώ των 10 ατόμων. Τα δύο σενάρια που λάβαμε υπ' όψιν είναι πρώτον οι πληθυσμοί να παραμένουν απομονωμένοι και δεύτερων να υπάρχει ανταλλαγή ενός τυχαίου ατόμου μεταξύ των πληθυσμών για κάθε γενιά που περνάει.

Απομονωμένοι πληθυσμοί

Για κάθε μια από τις παραμέτρους που μελετήθηκαν η κυκλική μέθοδος, παρουσιάζει τα ίδια σχεδόν αποτελέσματα (απειροελάχιστες διαφορές) με αυτά του ενιαίου και αδιαίρετου πληθυσμού. Επίσης εξακολουθεί και στην περίπτωση του τεμαχισμού των πληθυσμών να αποτελεί την αποδοτικότερη μέθοδο. Στην περίπτωση του αριθμού της ετεροζυγωτίας, εξακολουθεί να έχει χαμηλά ποσοστά αλλά το μικρό μέγεθος των πληθυσμών ειδικά των 20 και 10 ατόμων δεν ευνοεί καθόλου τις άλλες δύο μεθόδους που εμφανίζουν ραγδαία πτώση στην ετεροζυγωτία τους, χαμηλότερη και από αυτή της κυκλικής αναπαραγωγής. Πέρα από αυτό, η περίπτωση του τεμαχισμού σε απομονωμένους πληθυσμούς, ευνοεί τις άλλες δύο μεθόδους και ειδικά στην περίπτωση των πολλών μικρών πληθυσμών.

Ανταλλαγή ατόμων ανάμεσα στους πληθυσμούς

Η περίπτωση αυτή φαίνεται πως δεν έχει ουσιαστικά θετικά αποτελέσματα για τους πληθυσμούς. Η κυκλική μέθοδος σε κάθε περίπτωση παρουσιάζει καλύτερα αποτελέσματα από τις άλλες δύο, αλλά με χαμηλότερη απόδοση από τον ενιαίο πληθυσμό ή τους διαιρεμένους πληθυσμούς σε απομόνωση. Ευνοείται στην περίπτωση της ετεροζυγωτίας ειδικά στην περίπτωση των πολλών μικρών. Για τις άλλες δύο μεθόδους φαίνεται πως προτιμότερο είναι οι πληθυσμοί να μένουν απομονωμένοι παρά να ανταλλάσσουν άτομα μεταξύ τους.

6.ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑΤΑ

Μελετήσαμε την απόκριση διαφορετικών μεθόδων αναπαραγωγής σε βασικά προβλήματα που εμφανίζονται κατά τη διάρκεια της αιχμάλωτης αναπαραγωγής, όπως η γενετική προσαρμογή στις συνθήκες αιχμαλωσίας και η απώλεια της γενετικής ποικιλότητας. Επιπλέον εξετάσαμε την πιθανότητα επιβίωσης των πληθυσμών κατά την επανεισαγωγή τους στο φυσικό περιβάλλον, μέσω της τιμής της αρμοστικότητας. Σύμφωνα με τα αποτελέσματα της εργασίας, φαίνεται πως η κυκλική μέθοδος ανταποκρίνεται καλύτερα στους στόχους της *ex-situ* διατήρησης συγκριτικά με τις υπόλοιπες (μέθοδος Gc/Mc και μονογαμική μέθοδος). Επιπλέον στα θετικά της συγκαταλέγεται και η ευκολότερη πραγματοποίηση της σε σχέση με την Gc/Mc μέθοδο, για την οποία πρέπει να υπάρχει μια ενδελεχής γνώση της γενεαλογίας των ατόμων, κάτι το οποίο δεν είναι πάντα εφικτό. Για την περίπτωση της χρησιμοποίησης της κυκλικής μεθόδου καταλήξαμε στα εξής συμπεράσματα:

- i) Ο τεμαχισμός του πληθυσμού σε μικρούς απομονωμένους, παρουσιάζει τα ίδια αποτελέσματα με αυτά του ενιαίου σε κάθε περίπτωση και η χρησιμοποίηση αυτής της στρατηγικής, έχει να κάνει μόνο με πρακτικούς λόγους όπως π.χ. χωρικός περιορισμός των εγκαταστάσεων όπου φιλοξενείται το πρόγραμμα.
- ii) Στην περίπτωση του τεμαχισμού των πληθυσμών, η ανταλλαγή ατόμων ανάμεσα στους πληθυσμούς, δε δίνει τα βέλτιστα αποτελέσματα και πρέπει να αποφευχθεί.
- iii) Όσον αφορά τη διατήρηση της γενετικής ποικιλότητας, για έναν ενιαίο πληθυσμό, το μέγεθος του θα ήταν προτιμότερο να μην είναι πολύ μικρό (π.χ. 20 άτομα).

7. ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

Allendorf F. and Ryman N. (2002). The role of genetics in population viability. Population Viability Analysis. The University of Chicago Press. P.50-85.

Allendorf, F. W. (1993). Delay of adaptation to captive breeding by equalizing family size. Conservation Biology 7:416-419.

Armstrong D., Seddon P.,(2008). Directions in reintroduction biology. Trends in Ecology and Evolution 23, 20–25

Ballou J., (1993). Assessing the risks of infectious diseases in captive breeding and reintroduction programs. Journal of Zoo and Wildlife Medicine, 24, 327–335.

Ballou J., Foose T., (1996). Demographic and genetic management of captive populations. In: Kleiman, D.G., Allen, M.E., Thompson, K.V., Lumpkin, S. (Eds.), Wild Mammals in Captivity. University of Chicago Press, Chicago, pp. 260–283.

Björklund M., Ranta E., Kaitala V., Bach L., Lundberg P. and Stenseth N., (2009). Quantitative Trait Evolution and Environmental Change. Public Library of Science One 4(2), e4521.

Bowkett A., (2009). Recent captive-breeding proposals and the return of the ark concept to global species conservation. Conservation Biology 23, 773–776.

Burger R, Lynch M.,(1995). Evolution and extinction in a changing environment: a quantitative genetic analysis. Evolution 49: 151–163.

Burger R., Wagner G., Stettinger F., (1989). How much heritable variation can be maintained in finite populations by mutation selection balance. Evolution 43:1748–1766

Caballero A, Toro M., (2000). Interrelations between effective population size and other pedigree tools for the management of conserved populations. *Genet Res* 75:331–343.

Caballero A, Toro M., (2002). Analysis of genetic diversity for the management of conserved subdivided populations. *Conserv Genet* 3:289–299.

Cassinello J. (2004). Inbreeding depression on reproductive performance and survival in captive gazelles of great conservation value. *Biological Conservation* 122 ,453–464.

Convention on Biological Diversity, (1992). Convention on Biological Diversity: Text and Annexes, pp. 1–34. Secretariat of the Convention on Biological Diversity, Montreal

Derrickson, S. R., and N. F. R. Snyder. (1992). Potentials and limits of captive breeding in parrot conservation. Pages 133-163 in S. R. Beissinger and N. F. R. Snyder, editors. *New World parrots in crisis: solutions from conservation biology*. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.

Ebenhard T., (1995). Conservation breeding as a tool for saving animal species from extinction. *Trends in Ecology & Evolution* 10:438–443.

Ellis D., Gee G., Hereford S., Olsen G., Chisolm T. and Nicolich J., (2000). Post-release survival of hand-reared Mississippi sandhill cranes. *The Condor*. 2000, 102:104–112.

Estes, S. and Arnold S., (2007). Resolving the paradox of stasis: models with stabilizing selection explain evolutionary divergence on all timescales. *American Naturalist* 169: 227-244.

- Fernández J., Caballero A. (2001)** A comparison of management strategies for conservation with regard to population fitness. *Conserv. Genet.* 2:121–131
- Fischer J., Lindenmayer B., (2000).** An assessment of the published results of animal relocations. *Biological Conservation* 96, 1–11.
- Ford M., (2001).** Selection in captivity during supportive breeding may reduce fitness in the wild. *Conservation Biology* 16, 815–825.
- Frankham R., Loebel D., (1992).** Modeling problems in conservation genetics using captive *Drosophila* populations: rapid genetic adaptation to captivity. *Zoo Biology*, 11, 333–342
- Frankham R. (2008)** Genetic adaptation to captivity in species conservation programs. *Mole. Ecol.*, 17:325–333
- Frankham R., Ballou J., Briscoe D., (2002).** Introduction to Conservation Genetics. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Fraser D., (2008).** How well can captive breeding programs conserve biodiversity? A review of salmonids. *Evol. Appl.* 1:535–586.
- Griffith, B., J. M. Scott, J. W. Carpenter, and C. Reed. (1989).** Translocation as a species conservation tool: status and strategy. *Science* 245:477-480.
- IUCN, (1998).** Guidelines for Re-Introductions. Prepared by the IUCN/SSC Re-Introduction Specialist Group. IUCN (<http://www.iucnsscrg.org/>).
- IUCN, (2006).** IUCN Red List of Threatened Species. (<http://www.redlist.org/>).

- Jule K., Leaver A., Lea S., (2008).** The effects of captive experience on reintroduction survival in carnivores: a review and analysis. *Biological Conservation* 141, 355–363.
- Kimura M., Crow J., (1963)** On the maximum avoidance of inbreeding. *Genet Res* 4:399–415.
- Kleiman D. G. (1989).** Reintroduction of captive mammals for conservation. *BioScience* 39:152-160
- Kramer-Schadt S., Revilla E. and Wiegand T. (2005).** Lynx reintroductions in fragmented landscapes of Germany: Projects with a future or misunderstood wildlife conservation? *Biol. Conserv.* 125: 169-182.
- Kreger A. , McConville P. , Elliot W. and Leopold W. (2005).** Evaluation of MRI in a mouse model of liver metastasis. *Tumor Biology* 25 : *In Vivo* Imaging Using Magnetic Resonance and Computerized Tomography.
- Lacy R., (2006).** The crisis. *CBSG News*, 17 (2), 1–2.
- Lewis J. C. (1990).** Captive propagation in the recovery of the Whooping Crane. *Endangered Species Update* 8(1):46-48.
- Lynch M., O’Hely M., (2001).** Captive breeding and the genetic fitness of natural populations. *Conservation Genetics* 2, 363–378.
- Magin C., Johnson T., Groombridge B., Jenkins M. and Smith H., (1994).** Species extinctions, endangerment and captive breeding. *Creative conservation: interactive management of wild and captive animals:* pp 3-31.
- Margan S., Nurthen R., Montgomery M., Woodworth L., Lowe E., Briscoe D. and Frankham R., (1998).** Single large or several small? Population fragmentation in the captive management of endangered species. *Zoo Biology*, 17, 467–480.
- Mathews F., Strachan R., Gelling M. And Buller N., (2006).** Health surveillance in wildlife reintroductions. *Biological Conservation* 131 338-347

- Merola M., (1994).** A reassessment of homozygosity and the case for inbreeding depression in the Cheetah. *Conservation Biology* 8:961-971
- Millam J., Roudybush T. and Grau C., (1988).** Influence of environmental manipulation and nest-box availability on reproductive success of captive Cockatiels (*Nymphicus hollandicus*). *Zoo Biology* 7:25-34.
- Millennium Ecosystem Assessment (2005).** Ecosystems and Human Well-Being: Current State and Trends, Volume 1: Findings of the Conditions and Trends Working Group of the Millennium Ecosystem Assessment. Island Press, Washington, D.C.
- Myers S., Millam J., Roudybush T. and Grau C., (1988).** Reproductive success of hand-raised vs. parent-reared Cockatiels. *Auk* 105:536-542.
- Primack R., (2006).** Essentials of Conservation Biology, 4th edn. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Robert A. (2009).** Captive breeding genetics and reintroduction success. *Biological Conservation* 142 2915–2922.
- Rodriguez-Ramilo S., Moran T., Caballero A., (2006).** Relaxation of selection with equalization of parental contributions in conservation programs: an experimental test with *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 172, 1043–1054.
- Ryder O.,(1995).** Conservation and Ex-situ Population management. *Genetics: Within-Species Diversity*.
- Schwartz M., Mills L., (2005).** Gene flow after inbreeding leads to higher survival in deer mice. *Biological Conservation* 123, 413–420.
- Seddon P., (1999).** Persistence without intervention: assessing success in wildlife reintroductions. *Trends Ecol. Evol.*14, 503.

Seddon P., Armstrong D. and Maloney R. (2006). Developing the Science of Reintroduction Biology. Conservation Biology Volume 21, No.2, 303-312.

Seddon P., Soorae P. and Launay F. (2005). Taxonomic bias in reintroduction projects. Animal Conservation (2005) 8, 51-58 C_2005 The Zoological Society Of London. Printed in the United Kingdom.

Setchell K., Gosselin M., Welsh J., Johnston W., Balistreri W., Kramer L., Dresser B. and Tarr M., (1987). Dietary estrogens-- a probable cause of infertility and liver disease in captive cheetahs. Gastroenterology 93:225-233.

Shepherdson D., Carlstead K., Mellen J. and Seidensticker J. (1993). The influence of food presentation on the behavior of small cats in confined environments. Zoo Biology 12, 2-3-216.

Simberloff D. (1988). The contribution of population and community biology to conservation science. Annual Review of Ecology and Systematics 19:473-511.

Snyder N., Derrickson S., Beissinger S., Wiley J., Smith T., Toone W., and Miller B. (1996). Limitations of captive breeding in endangered species recovery. Conservation Biology 10:338-348.

Soule M., Gilpin W., Conway W., and Foose T., (1986). The millennium ark: how long a voyage, how many staterooms, how many passengers? Zoo Biology 5:101-114.

Spellerberg I. and Haldes S., (1992). Biological Conservation. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom

Theodorou K. and Couvet D., (2002). Inbreeding Depression and heterosis in a subdivided population, Influence of the mating system. Genetical Research, 80, 107-116.

Theodorou K. and Couvet D. (2003). Familial versus mass selection in small populations. *Genet. Sel. Evol.*, 35:425–444

Theodorou K. and Couvet D. (2004) Introduction of captive breeders to the wild: harmful or beneficial? *Conserv. Genet.*, 5:1–12

Theodorou K. and Couvet D. (2010). Genetic management of captive populations: the advantages of circular mating. *Conservation Genetics*, 11, pp. 2289-2297.

Tudge C., (1995). Captive audiences for future conservation. *New Scient.*, 145(1962), 51–52.

Williams E. and Hoffman A., (2009). Minimizing genetic adaptation in captive breeding programs: A review. *Biological Conservation* 142 2388–2400.

Woodworth L., Montgomery M., Briscoe D., Frankham R., (2002). Rapid genetic deterioration in captivity: causes and conservation implications. *Conservation Genetics* 53, 277–288.

Yamamoto J. Shields T., Millam J., Roudybush T. and Grau C., (1989). Reproductive activity of force-paired Cockatiels (*Nymphicus hollandicus*). *Auk* 106:86-93.