

ΑΕΙΦΟΡΙΚΗ ΔΙΑΧΕΙΡΙΣΗ ΠΕΡΙΒΑΛΛΟΝΤΟΣ ΚΑΙ ΦΥΣΙΚΩΝ ΠΟΡΩΝ  
ΟΙΚΟΛΟΓΙΑ ΚΑΙ ΠΡΟΣΤΑΣΙΑ ΔΑΣΙΚΩΝ  
ΟΙΚΟΣΥΣΤΗΜΑΤΩΝ  
ΠΛΗΘΥΣΜΙΑΚΗ ΚΑΙ ΕΞΕΛΙΚΤΙΚΗ ΓΕΝΕΤΙΚΗ

**Στοχευμένη αναπαραγωγή  
(assortative mating)**

Το θεώρημα Hardy-Weinberg ξεκινά από την παραδοχή:

- Οι πληθυσμοί έχουν ουσιαστικά άπειρο μέγεθος
- Οι συζεύξεις είναι τυχαίες

Στην πραγματικότητα όμως:

- Το μέγεθος των πληθυσμών είναι πεπερασμένο
- Μέσα στους πληθυσμούς μπορεί να υπάρχουν καταστάσεις που επιβάλλουν αποκλίσεις από το μοντέλο των τυχαίων συζεύξεων

<http://www.dlisc.comments.com/love-is-blind/love-is-blind/type/1198-g>



Η πιθανότητα σύζευξης δύο ατόμων για παράδειγμα, μπορεί να επηρεάζεται από:

- Μορφολογικά χαρακτηριστικά
- Κοινωνική θέση
- Πολιτική ιδεολογία
- Μορφωτικό επίπεδο
- .....

Τελικά ο έρωσ ΔΕΝ είναι τυφλός...

# ΤΑ ΜΟΡΦΟΛΟΓΙΚΑ ΧΑΡΑΚΤΗΡΙΣΤΙΚΑ ΕΠΗΡΕΑΖΟΥΝ ΤΗΝ ΠΙΘΑΝΟΤΗΤΑ ΣΥΖΕΥΞΗΣ ΜΕΤΑΞΥ ΔΥΟ ΑΤΟΜΩΝ

Για παράδειγμα, τα θηλυκά του αφρικάνικου σπίνου, *Euplectes progne*, διαλέγουν αρσενικά με μακριές ουρές και απορρίπτουν άλλα με κοντές ουρές (Andersson M. 1982).

Κλασικό παράδειγμα  
φυλλοεπιλογής



[http://www.biodiversityexplorer.org/birds/ploceidae/euplectes\\_progne.htm](http://www.biodiversityexplorer.org/birds/ploceidae/euplectes_progne.htm)



<http://lefterisp.files.wordpress.com/2012/11/ra1.jpg>

Άρα αποκλίσεις από την παμμίξια λόγω φαινοτυπικών διαφορών επηρεάζουν τις συχνότητες μόνο εκείνων των γονιδίων που καθορίζουν αυτά τα φαινοτυπικά χαρακτηριστικά.

## ΤΙ ΕΙΝΑΙ ΣΤΟΧΕΥΜΕΝΗ ΑΝΑΠΑΡΑΓΩΓΗ;

Η επιτυχία προσέλκυσης του αντίθετου φύλου είναι πολλές φορές αντιστρόφως ανάλογης της φαινοτυπικής συχνότητας. Σε μερικά είδη του γένους *Drosophila* τα αρσενικά έχουν μεγάλη επιτυχία, αν ο γονότυπος τους μέσα στον πληθυσμό είναι σπάνιος (Ehrman L. 1967).

Το αντίθετο φαινόμενο, όπου αρσενικά και θηλυκά του ίδιου φαινοτύπου δείχνουν προτίμηση σύζευξης, είναι επίσης γνωστό. Το φαινόμενο αυτό είναι η στοχευμένη αναπαραγωγή, στοχευμένο ζευγάρισμα, εκλεκτική διασταύρωση ή αλλιώς ομοιοφαινοτυπικό ζευγάρισμα.



<http://pk-photography.blogspot.gr/2010/08/drosophila-melanogaster-life-cycle.html>

στοχευμένη  
αναπαραγωγή  
(assortative  
mating)

Συνηθισμένο  
φαινόμενο  
στους  
φυσικούς  
πληθυσμούς

**«στοχευμένη αναπαραγωγή (assortative mating) είναι μια μορφή διασταύρωσης σε σεξουαλικά αναπαραγόμενους πληθυσμούς, η οποία δεν είναι τυχαία αλλά δείχνει θετικές ή αρνητικές συσχετίσεις συγκεκριμένων χαρακτηριστικών».**

Η μορφή αυτή της επιλογής (σεξουαλικής) αφορά γονότυπους και / ή φαινοτύπους οι οποίοι επιλέγονται μεταξύ τους με συχνότητα διαφορετική από αυτή που θα συνέβαινε βάση τυχαίας επιλογής.

## ΘΕΤΙΚΗ ΚΑΙ ΑΡΝΗΤΙΚΗ ΣΤΟΧΕΥΜΕΝΗ ΑΝΑΠΑΡΑΓΩΓΗ

Στις Ηνωμένες Πολιτείες έχει διαπιστωθεί μια τάση, οι ψηλές γυναίκες να παντρεύονται ψηλούς άνδρες (Spuhler J.N. 1968). Στους ανθρώπους, η στοχευμένη αναπαραγωγή αναφέρεται σε φυσικά και άλλα χαρακτηριστικά όπως η ηλικία, ο δείκτης ευφυΐας, το ύψος, το βάρος, το μορφωτικό επίπεδο και η επαγγελματική κατάσταση.

Λιγότερο συχνά, σε αρνητικά στοχευμένη αναπαραγωγή, πραγματοποιούνται διασταυρώσεις ανάμεσα στα άτομα του πληθυσμού με διαφορετικά γνωρίσματα, συχνότερα από ό,τι θα αναμενόταν σε τυχαία σύζευξη χωρίς δηλαδή να υπάρχουν συγκεκριμένες αναπαραγωγικές προτιμήσεις.

Επηρεάζουν τη συχνότητα ορισμένων γενότυπων να διαφέρουν σε μεγάλο βαθμό από τις συχνότητες που προβλέπεται από το νόμο των HW με αποτέλεσμα οι συχνότητες τόσο των γενότυπων όσο και των αλληλομόρφων να μην είναι συνάρτηση των συχνοτήτων των αλληλομόρφων της προηγούμενης γενιάς.

**Η θετική στοχευμένη αναπαραγωγή αυξάνει το ποσοστό των ομόζυγων αλληλόμορφων, ενώ αντίθετα, η αρνητική στοχευμένη αναπαραγωγή αυξάνει τον αριθμό των ετεροζυγωτών.**



## ΘΕΤΙΚΗ ΣΤΟΧΕΥΜΕΝΗ ΑΝΑΠΑΡΑΓΩΓΗ

Σύμφωνα με τον Futuyma (1991) αν υποθέσουμε ότι δύο τόποι A και B επηρεάζουν το ύψος του ατόμου έτσι ώστε ο γονότυπος AABB είναι ο υψηλότερος (κατά μέσο όρο) και ο A'A'B'B' ο βραχύτερος. Μετά από επανειλημμένες γενιές όπου οι διασταυρώσεις «υψηλό x υψηλό» και «βραχύ x βραχύ» είναι πιο συχνές από ότι θα είχαμε σε μια κατάσταση παμμιξίας, η συχνότητα των ετεροζυγωτών θα μειωθεί και στην κατάσταση ισορροπίας ο πληθυσμός θα αποτελείται μόνο από AABB και A'A'B'B'.

Σε αντίθεση, η ομομιξία θα οδηγούσε στην παρουσία δύο επιπλέον γονοτύπων, των AAB'B' και A'A'BB.

Οι γονότυποι άλλων γενετικών τόπων δεν θα επηρεαστούν εφόσον δεν συνδέονται με τα γονίδια των τόπων A και B και εφόσον δεν επηρεάζουν το ανάστημα. Και αν όλες οι συζεύξεις είναι αυτού του τύπου (όμοιο x όμοιο) τελικά θα προκύψουν δύο νέοι πληθυσμοί με διαφορετικό φαινότυπο, δηλαδή δύο νέα είδη.

<http://bestclothinggallery.com/good-fashion-tips-for-tall-woman/tall-women-1>



[http://pinkandstray.blogspot.gr/2011\\_09\\_01\\_archive.html](http://pinkandstray.blogspot.gr/2011_09_01_archive.html)

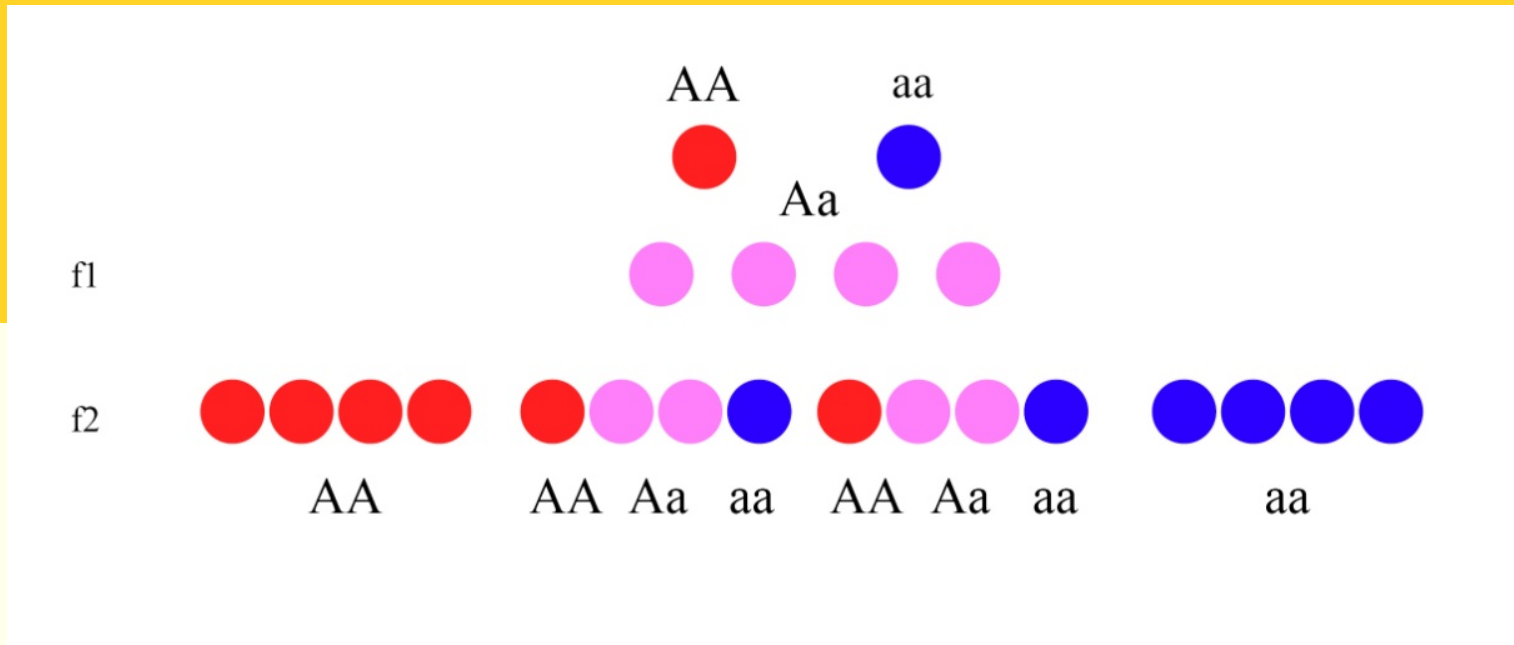
Έστω σε ένα φυτό το χρώμα των ανθέων καθορίζεται από ένα γονίδιο με δύο αλληλόμορφα.

**Κόκκινα άνθη: AA γενότυπος**

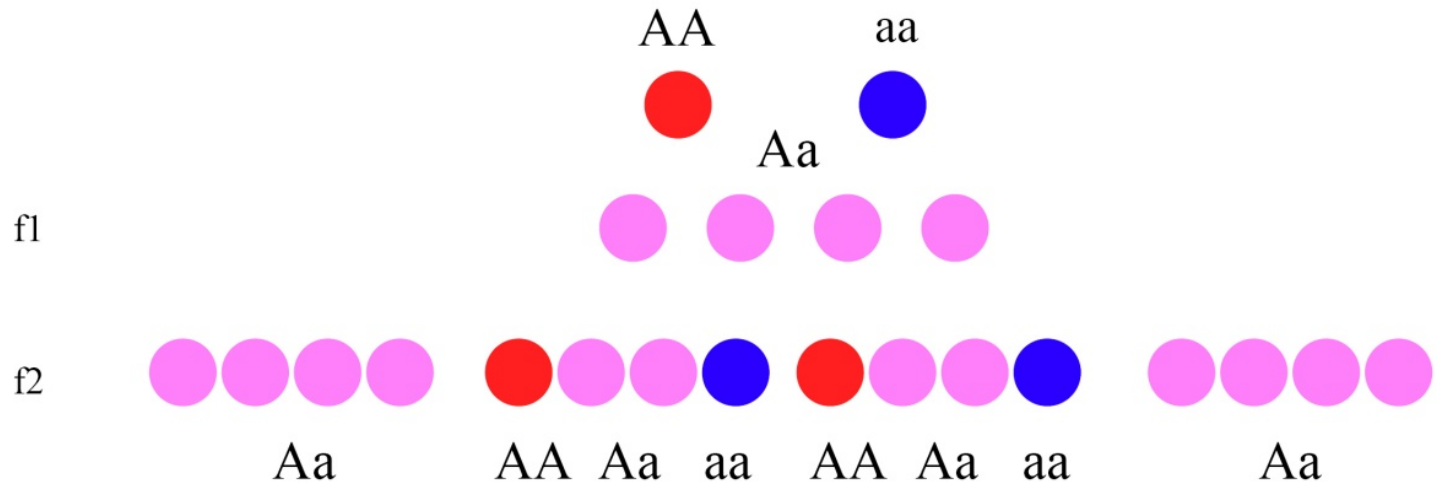
**Μπλε άνθη: aa γενότυπος**

Τα υβρίδια της πρώτης γενιάς (f1) έδωσαν άνθη με ενδιάμεσο χρώμα ροζ.

Στην περίπτωση θετικής στοχευμένης αναπαραγωγής παρατηρούμε:



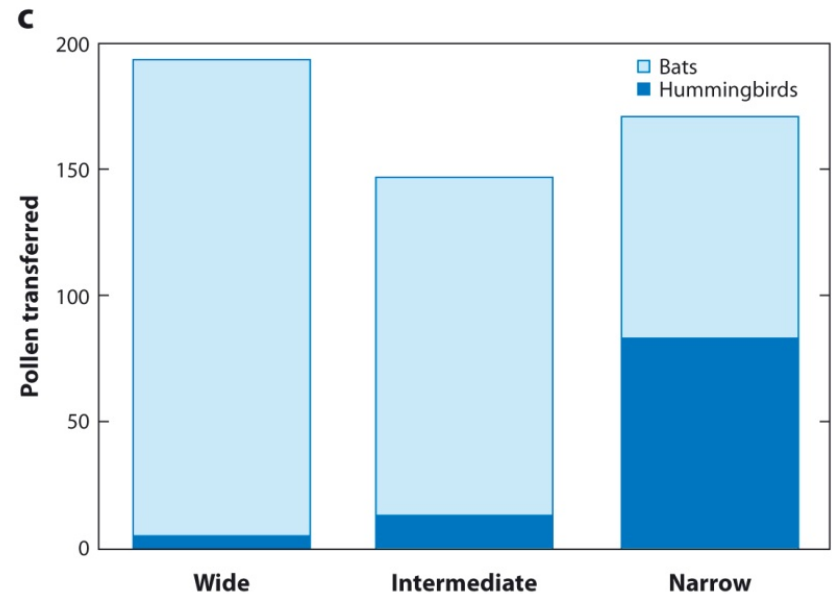
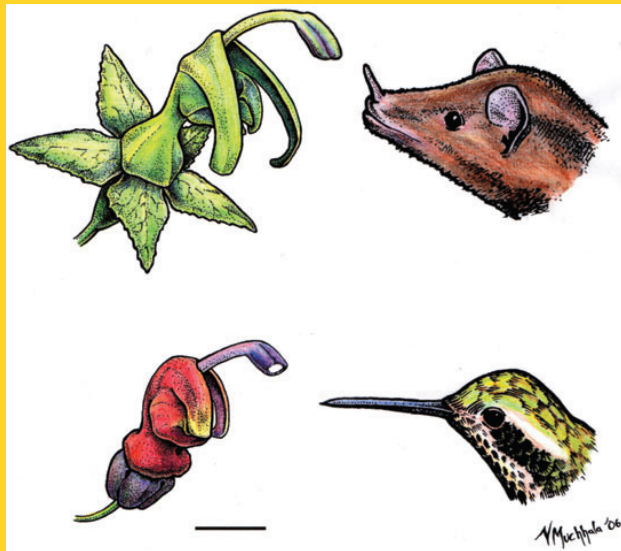
Στην περίπτωση αρνητικής στοχευμένης αναπαραγωγής παρατηρούμε:





# ΘΕΤΙΚΗ ΣΤΟΧΕΥΜΕΝΗ ΑΝΑΠΑΡΑΓΩΓΗ

Η περίπτωση επικονιαστών του γένους *Burmeistera*



Διαφορές μεταξύ των ειδών και /ή των οικοτόπων με προσέλκυση διαφορετικών επικονιαστών μπορεί να είναι το κλειδί στην εξέλιξη σε περίπτωση ανθικής απομόνωσης. Ο Muchhala το 2007 παρουσίασε ένα από τα πρώτα παραδείγματα σύνδεσης μεταξύ των προσαρμογών στα άνθη του γένους *Burmeistera* και τους είδους των επικονιαστών (νυχτερίδες ή κολιμπρί).

## ΑΡΝΗΤΙΚΗ ΣΤΟΧΕΥΜΕΝΗ ΑΝΑΠΑΡΑΓΩΓΗ

Παράδειγμα αρνητικής στοχευμένης αναπαραγωγής αποτελεί το ζευγάρι των πλατωνιών (*Dama dama*) αλλά και άλλων πολυγαμικών θηλαστικών (βίσωνες, ελάφια). Οι Farrell M.E. et al. (2011) υποστηρίζουν ότι η αρνητική στοχευμένη αναπαραγωγή μπορεί να εξηγήσει την ύπαρξη ενός σημαντικού ποσοστού θηλυκών ατόμων τα οποία δεν ζευγαρώνουν με κυρίαρχα αρσενικά τα οποία κατέχουν υψηλή κοινωνική θέση αλλά σε πολλές περιπτώσεις, ζευγαρώνουν με νεώτερα αρσενικά και χαμηλότερης κοινωνικής θέσης.

FHR-10282-00245-168 © FLPA/Terry Whitaker



<http://www.agefotostock.com/en/Stock-Images/Rights-Managed/FHR-10282-00245-168>

Στην περίπτωση της ενδογαμίας μόνοικων φυτών με διγενή άνθη, παρατηρούμε αποκλίσεις από το νόμο HW με την αύξηση των συχνότητας των ομοζυγωτών και ελάττωσης των συχνότητων των ετεροζυγωτών χωρίς να αλλάζει τις συχνότητες των αλληλομόρφων.

P		Aa x Aa	
F1	25% AA	50% Aa	25% AA
F2	37,5% AA	25% Aa	37,5% AA
F3	43,75% AA	12,5% Aa	43,75% AA

Κάποια όμως μόνοικα φυτά, με διγενή άνθη, έχουν αναπτύξει μηχανισμούς, όπως η **ετεροστυλία** ώστε να αποτραπεί η αυτογονιμοποίηση.

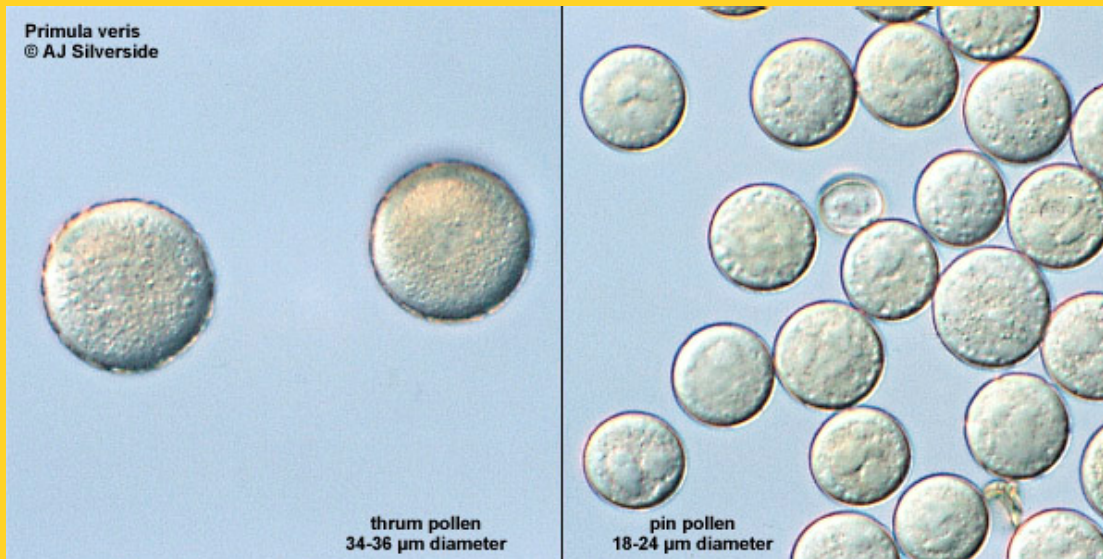
Η ετεροστυλία είναι ένας φυτικός πολυμορφισμός όπου δύο ή τρεις γενετικοί τύποι ερμαφρόδιτων φυτών (morphs) συνυπάρχουν σε ένα πληθυσμό, και όπου τα morphs εμφανίζουν διαφορές στο στύλο και στο ύψος των ανθών (Chen & Zhang 2010, Ganders 1979, Maruyama et al. 2010, Tom et al. 2005).

Η ετεροστυλία έχει διαπιστωθεί σε τουλάχιστον 193 γένη τα οποία ανήκουν σε 30 οικογένειες αγγειοσπέρμων, οι περισσότερες από τις οποίες δεν έχουν μεταξύ τους συγγένεια. Αυτό αποδεικνύει ανεξάρτητη προέλευση της ετεροστυλίας (Chen et al. 2010).

[http://bioref.lasdragon.org/Magnoliophytina/Primula\\_veris\\_heterostyly.html](http://bioref.lasdragon.org/Magnoliophytina/Primula_veris_heterostyly.html)



Άνη *Primula veris*: άνθος τύπου thrum (αριστερά) & άνθος τύπου pin (δεξιά)



[http://bioref.lastdragon.org/Magnoliophytina/Primula\\_veris\\_heterostyly.html](http://bioref.lastdragon.org/Magnoliophytina/Primula_veris_heterostyly.html)

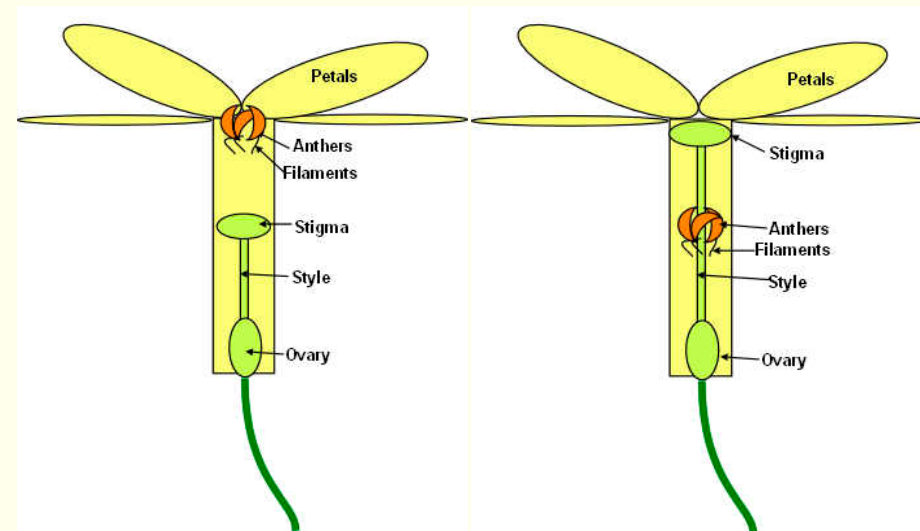
Τα άνθη των *Primula vulgaris* και *P. veris* για παράδειγμα είναι ετερόστυλα δύο τύπων. Ο τύπος pin που έχει μακρύ στύλο και χαμηλά τοποθετημένους ανθήρες κληρονομείται σαν να είναι υπολειπόμενος του τύπου thrum που έχει κοντό στύλο και ανυψωμένους ανθήρες. Επιπλέον οι δύο αυτοί τύποι διαφέρουν επίσης και στο μέγεθος των κόκκων γύρης, στο μήκος των θηλών του στίγματος και στη συμβατότητα μεταξύ του στίγματος και γύρης.

Αυτός ο γενετικός πολυμορφισμός ελέγχεται από ένα υπεργονίδιο με τρεις κύριες συνιστώσες:

**μήκος στύλου:** (G,g) G το αλληλόμορφο για κοντό στύλο και στενές θηλές του στίγματος και g το αλληλόμορφο για μακρύ στύλο και ευρείες θηλές του στίγματος

**μέγεθος γύρης:** (P, p) P το αλληλόμορφο για τη γύρη στον τύπο thrum, p το αλληλόμορφο για τη γύρη στον τύπο pin

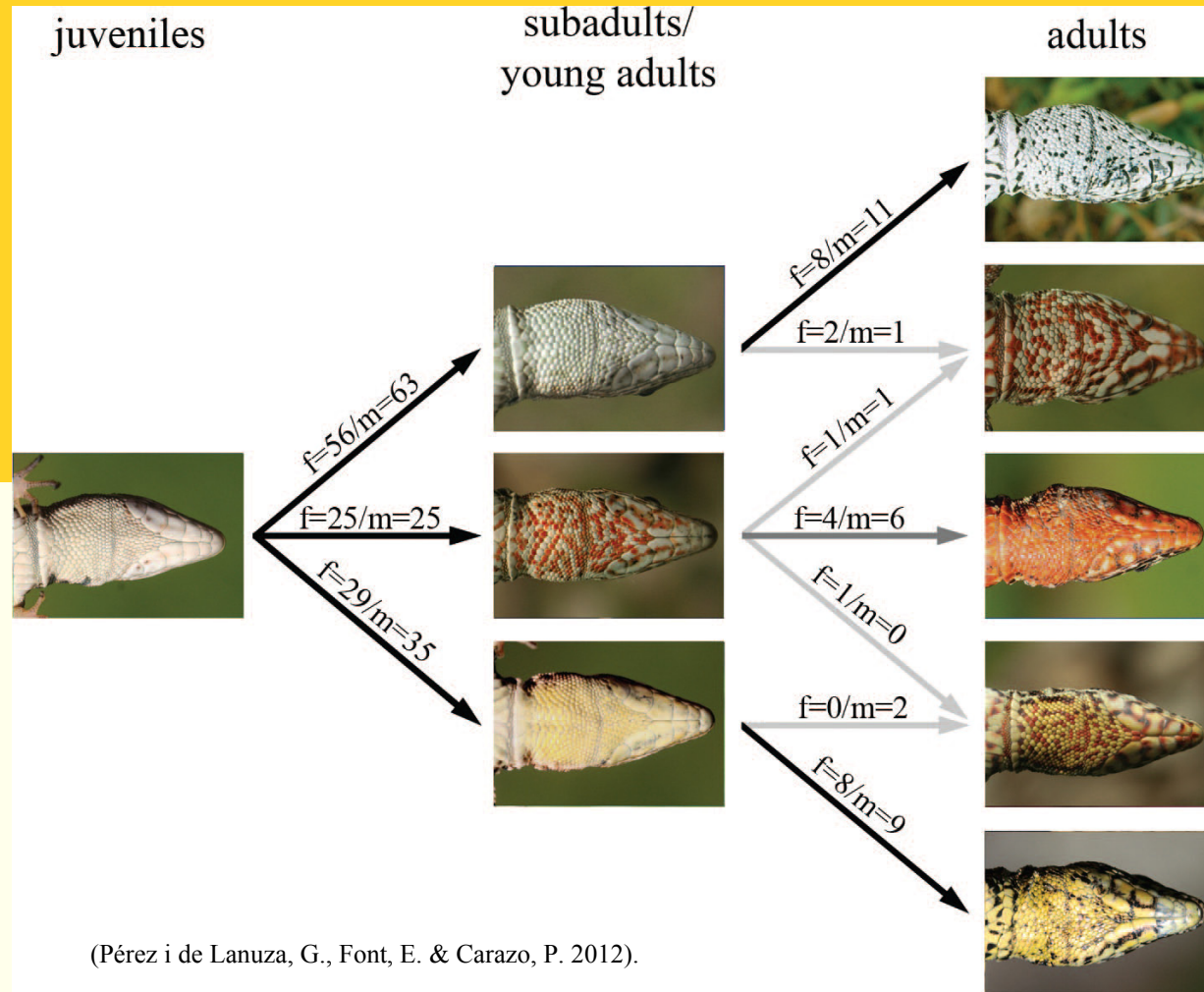
**θέση ανθήρα:** (A,a) A το αλληλόμορφο για τη θέση του ανθήρα στον τύπο thrum, a το αλληλόμορφο για τη θέση του ανθήρα στον τύπο pin



**Άνθη *Primula veris*:** άνθος τύπου thrum (αριστερά) & άνθος τύπου pin (δεξιά) ([http://www.countrysideinfo.co.uk/devon\\_bap/prim2.htm](http://www.countrysideinfo.co.uk/devon_bap/prim2.htm))



Η αρνητική στοχευμένη αναπαραγωγή ερμηνεύει τη διατήρηση σπάνιων φαινοτύπων στους χρωματισμούς της σαύρας *Podarcis muralis*. Σε περίπτωση θετικής στοχευμένη αναπαραγωγής αυτή θα μείωνε τη γονιδιακή ροή μεταξύ διαφορετικών μορφών με συνέπεια την αναπαραγωγική απομόνωση τους είδους.



## ΤΙ ΕΠΗΡΕΑΖΕΙ Η ΣΤΟΧΕΥΜΕΝΗ ΑΝΑΠΑΡΑΓΩΓΗ;

Κατά κύριο λόγο η στοχευμένη θετική αναπαραγωγή μειώνει, όπως αναφέρθηκε, τους ετεροζυγωτούς σε έναν πληθυσμό αυξάνει τους ομοζυγωτούς, αυτό έχει ως αποτέλεσμα τη μη ευνόηση της εξέλιξης των πολυμορφισμών (Fronhofer et al. 2011).

Στη φύση οι σπάνιοι φαινότυποι είναι σε μειονεκτική θέση λόγω της στοχευμένης αναπαραγωγής, επειδή είναι λιγότερο πιθανό να βρουν σύντροφο απ' ό τι οι πολύ συχνοί φαινότυποι. Έτσι, η στοχευμένη αναπαραγωγή μπορεί να εξουδετερώσει την εξέλιξη των πολυμορφικών στρατηγικών (Fronhofer et al. 2011).

Σύμφωνα με τους Soularue & Kremer (2012), σε αρχικά στάδια των εξελικτικών σεναρίων, η στοχευμένη αναπαραγωγή αυξάνει τις εντός πληθυσμού γενετικές διαφορές, όμως είναι υπεύθυνη για τη σοβαρή μείωση της γενετικής διακύμανσης στις επόμενες γενιές. Δηλαδή ομογενοποιεί τη γονοτυπική δομή του πληθυσμού, με αποτέλεσμα να μειώνεται και η ποικιλότητά τους (Castro & Toro, 2006).

Τέλος, αποτελεί σημαντικό παράγοντα στη διαδικασία της ειδογένεσης (Bjorklund & Rova, 2012) και επίσης έχει περιγραφεί και ως πιθανός μηχανισμός που οδηγεί σε συμπατρική (δηλαδή, χωρίς γεωγραφική απομόνωση) ή παραπατρική ειδογένεση (Dieckmann & Doebeli, 1999; Gavrilets 2004) (Bjorklund & Rova, 2012), αφού, όπως προαναφέρθηκε, επηρεάζει συγκεκριμένα γονίδια και αν όλες οι συζεύξεις είναι αυτού του τύπου (όμοιο x όμοιο) στο τέλος θα προκύψουν δύο νέοι πληθυσμοί με διαφορετικό φαινότυπο και άρα δύο νέα είδη.



# ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

Andersson M., 1982. Female choice selects for extreme tail length in a widowbird. *Nature* 299: 818-820

Björklund, M., Rova, E., 2012. Assortative mating and the cost of inbreeding - A simulation approach. *Ecological Informatics*, 9:59-63

Castro, L., Toro, M.A., 2006. Assortative mating through a mechanism of sexual selection. *Journal of Theoretical Biology*, 243(3):386-392

Chen, M.L., You, Y.L., Zhang, X.P., 2010. Advances in the research of heterostyly. *Acta Pratacult. Sin.* 19:226-239

Chen, M.L., 2012. Floral morphology and breeding system in *Polygonum hastato-sagittatum* Mak. (Polygonaceae). *Flora* 207 (2012) 365– 371

Dieckmann, U. & Doebeli, M., 1999. On the origin of species by sympatric speciation. *Nature* 400:354-357

Ehrman, L., 1967. Further studies on genotype frequency and mating success in *Drosophila*. *Amer Natur*, 101:415-425

Fronhofer, E.A., Kubisch, A., Hovestadt, T., Poethke, H.J. 2011. Assortative mating counteracts the evolution of dispersal polymorphisms. *Evolution* no-Online publication date: 1-Apr-2011.

Farrell, M.E., Briefer, E., McElligott, A.G., 2011. Assortative Mating in Fallow Deer Reduces the Strength of Sexual Selection. *PloS one*, 6(4)

Futuyma, D.J. 1995. *Εξελικτική Βιολογία*. Πανεπιστημιακές Εκδόσεις Κρήτης Ηράκλειο, σ. 742

Ganders, F.R., 1979. The biology of heterostyly. *New Zealand Journal of Botany*, 17(4):607-635

Kay, K.M. and Sargent, R.D., 2009. The Role of Animal Pollination in Plant Speciation: Integrating Ecology, Geography, and Genetics. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40:637-56

Maruyama, H. Morino, H. Ito, Y. Izumi, H. Kato, Y. Watanabe, Y. Kinoshita, M. Kamada, H. Nodera, H. Suzuki H. et al., 2010. Mutations of optineurin in amyotrophic lateral sclerosis. *Nature*, 465:223-226

Pérez i de Lanuza, G., Font, E. & Carazo, P. 2012. Colour assortative mating in a colour polymorphic lacertid lizard. *Behavioral Ecology*, In press.

Spuhler, J. N., 1968. Assortative mating with respect to physical characteristics. *Biodemography and Social Biology*, 15(2):128-140

Soularue, J.P. and Kremer, A., 2012. Assortative mating and gene flow generate clinal phenological variation in trees. *Soularue and Kremer BMC Evolutionary Biology*, 12:79



<http://thingstodo.viator.com/ecuador-galapagos/diverse-wildlife-of-the-galapagos/>